

Universidade de  
Santiago de  
Compostela

# Densidad de población y selección artificial para producción de biomasa en *Drosophila melanogaster*



Ana María Pérez López  
2008

**UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA**  
**FACULTADE DE BIOLOXÍA**

**Densidad de población y selección artificial para  
producción de biomasa en *Drosophila melanogaster***

**Ana M. Pérez López, 2008**



**CARLOS GARCÍA SUÁREZ**, Profesor Titular del Departamento de Xenética de la Universidad de Santiago de Compostela

**CERTIFICA:**

que el trabajo de investigación reflejado en la memoria titulada "Densidad de población y selección artificial para producción de biomasa en *Drosophila melanogaster*", presentada por Ana M. Pérez López para optar al grado de Doctora en Biología, ha sido realizado bajo su dirección, que lo considera concluido y autoriza su presentación al tribunal calificador.

Y para que así conste, expide el presente certificado en Santiago de Compostela a tres de Mayo de dos mil ocho.



A Moisés y Neli



## Agradecimientos

A Carlos García por la dirección de este trabajo, por sus ideas y apoyo, por su paciencia y confianza durante tantos años.

A Manuel en especial, por su ayuda y apoyo imprescindible, por hacerme reír siempre que lo necesité.

A Puri, sobre todo por su amistad, por nuestros inolvidables cafés, nuestros paseos por Santiago y los bocadillos de la facultad.

A Isabel, mi compañera en todo, por su amistad y momentos compartidos.

A Marta, mi compañera durante nuestro primer año, por conseguir que fuesen divertidas las largas horas que pasamos haciendo medio, lavando tubos y pesando pupas, por los buenos momentos que pasamos durante y después del trabajo, por haber hecho fácil mi comienzo en el departamento.

A Raquel, por su ayuda en este trabajo antes de pasarse a las litorinas. A Pol, por su ayuda con el MTGSAM y, en especial, por estar siempre dispuesto a echar una mano.

A todos los que estaban en el Departamento de Genética cuando comencé, Pol, Francisco, Xulio, Maribel, Humberto, Carlos Saavedra, Emilio,... por conseguir que me sintiese a gusto nada más llegar.

A los que comenzaron conmigo y a los que llegaron después, Antonio, José Antonio, Xabi y Jose, a Merchi, Raquel y Fani, por tantos buenos momentos, los cafés de la mañana, el té de la tarde, los pinchos, ...

A Carlos Vilas, por sus instrucciones con el formato, y, junto a él, a todos los que forman parte y mantienen "Vilaxenética de arriba" a pesar del paso del tiempo.

A mis compañeras de piso, Montse, Marina, Patricia y Aurora, por formar parte de mi felicidad en Santiago. A Sonia y Mami por el año que compartimos.

A mi hermana, por su ayuda ya en mis primeras tablas de datos. A mis padres, por las prisas en casa, las carreras en coche a la estación,... A mi abuela en especial, por su cariño cada vez que volvía a casa y cada vez que me volvía a ir.



---

---

## ÍNDICE

---

---

<b>1</b>	<b>INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
1.1	- Ambiente y Variabilidad Genética .....	1
1.2	- Selección de un carácter en diferentes ambientes: Interacciones genotipo-ambiente .....	3
1.3	- Adaptación a nuevos ambientes y respuesta evolutiva .....	7
1.4	- Ambiente de selección y cambios en la plasticidad fenotípica .....	12
1.5	- Consistencia del efecto ambiental sobre la heredabilidad y varianza genética .....	17
1.6	- Densidad como factor ambiental y <i>Drosophila</i> .....	23
1.7	- Objetivos del trabajo .....	25
<b>2</b>	<b>MATERIAL Y MÉTODOS .....</b>	<b>27</b>
2.1	- Población experimental .....	27
2.2	- Medios de cultivo .....	28
2.2.1.	Medio de mantenimiento .....	28
2.2.2.	Medio de puesta .....	28
2.2.3.	Medio de competencia .....	29
2.3	- Densidades de población .....	30
2.4	- Experimento de selección .....	31
2.4.1.	Evaluación en los tubos de competencia: Medición del carácter objeto de selección .....	33
2.4.2.	Líneas de selección .....	34
2.4.3.	Líneas de control .....	35
2.5	- Experimento factorial .....	37
2.6	- Análisis de los datos .....	41

2.6.1. Varianzas genéticas y correlaciones en la población base .....	41
2.6.2. Respuesta de los caracteres: Experimento de Selección .....	42
2.6.3. Respuesta de los caracteres: Experimento factorial .....	43
2.6.4. Adaptación diferencial a las densidades de selección.....	44
2.6.5. <i>Tradeoffs</i> : comparaciones con la línea de control.....	45
2.6.6. <i>Tradeoffs</i> : correlaciones entre densidades .....	46
2.6.7. Plasticidades .....	47

### **3 RESULTADOS ..... 49**

3.1 - Experimento de selección .....	49
3.1.1. Respuesta a la selección.....	49
3.1.2. Varianzas genéticas y correlaciones en la población base .....	55
3.2 - Experimento factorial.....	58
3.2.1. Respuesta de los caracteres a la selección en cada densidad .....	58
3.2.2. Adaptación diferencial a la densidad de selección .....	64
3.2.3. <i>Tradeoffs</i> .....	65
3.2.4. Cambios en la plasticidad de los caracteres .....	66
3.2.5. Correlación entre plasticidades.....	68

### **4 DISCUSIÓN ..... 71**

4.1 - Selección y densidad .....	71
4.1.1. Causas de la ineficacia de la selección en biomasa a altas densidades.....	74
4.1.2. Consistencia del efecto del ambiente en las correlaciones entre caracteres.....	78
4.2 - Componentes de la respuesta y adaptación a la densidad .....	83
4.2.1. Respuesta de los caracteres en baja densidad.....	85
4.2.2. Respuesta de los caracteres en la densidad intermedia .....	88
4.2.3. Respuesta de los caracteres en alta densidad.....	89
4.3 - Especialización de las líneas seleccionadas: <i>tradeoffs</i> y plasticidad fenotípica .....	94
4.3.1. <i>Tradeoffs</i> .....	95
4.3.2. Plasticidad fenotípica .....	98

4.4 - Cambios en las líneas seleccionadas no debidos a la selección....	102
4.4.1. Consanguinidad y deriva genética.....	102
4.5 - Variabilidad genética y densidad: Condiciones extremas e inusuales .....	103
4.6 - Implicaciones para la respuesta evolutiva de las poblaciones.....	112
<b>5 CONCLUSIONES .....</b>	<b>115</b>
<b>6 BIBLIOGRAFIA.....</b>	<b>117</b>



---

---

**INTRODUCCIÓN**

---

---

**1.1 - AMBIENTE Y VARIABILIDAD GENÉTICA**

El fenotipo de un individuo es el resultado de su genotipo, del ambiente en el que se desarrolla y de cómo interaccionan ambos factores. Esta relación entre el fenotipo de los individuos y su entorno implica directamente un efecto del ambiente sobre la media de una población. Sin embargo, no es tan obvio hasta qué punto las diferencias ambientales podrían provocar alteraciones importantes sobre la variabilidad genética de la población. Los estudios que han intentado medir explícitamente el efecto del ambiente sobre los parámetros genéticos de las poblaciones naturales han sido poco numerosos hasta hace relativamente poco tiempo, y esto ha contribuido a que el grado de dependencia ambiental por parte de estos parámetros no sea todavía suficientemente conocido (Bennington y MacGraw, 1996; Merilä *et al.*, 1999; Blanckenhorn, 2002; Sgrò y Hoffmann, 2004; Talloen *et al.*, 2008).

En concreto, el estudio del efecto del ambiente sobre la variabilidad genética es importante en cuanto que ésta representa la capacidad de una población para responder a la selección y, como consecuencia, para evolucionar y adaptarse a unas nuevas condiciones. Sabemos que la respuesta de una población a la selección depende de la presencia de variabilidad genética aditiva para los caracteres relacionados con la eficacia biológica o *fitness*, pero, cuando el ambiente varía, surge la posibilidad de que ocurran cambios en la expresión fenotípica de esa variabilidad. Como consecuencia, si una población experimenta un cambio ambiental, la magnitud de la respuesta a la selección dependerá tanto del nivel inicial de variabilidad genética como del cambio que ocurra en la expresión de esa variación. En general, en caracteres cuantitativos, utilizamos medidas relativas de variabilidad genética para estimar o medir la capacidad de respuesta de una población a la

selección. La predicción de esta respuesta se realiza habitualmente en base a la magnitud de la heredabilidad de los caracteres sobre los que se selecciona. No obstante, debido precisamente a que las estimas de los componentes de la heredabilidad (tanto genético como ambiental) derivan de medidas fenotípicas, las estimas de este parámetro no son sólo específicas de una población determinada sino además de unas condiciones ambientales concretas (Falconer 1989, p. 164). Por esta misma razón, la heredabilidad no es totalmente adecuada para comparar variabilidad entre poblaciones, dada su dependencia directa de la varianza fenotípica, y por ello en ocasiones se han intentado utilizar otras medidas de variabilidad genética diferentes. Éste es el caso de la “evolucionabilidad” o *evolability* propuesta por Houle (1992) para definir la capacidad de respuesta a la selección basándose en estimas del coeficiente de variación genética aditiva de los caracteres; estas estimas permiten comparaciones más adecuadas de variabilidad al tratarse de una medida de variación estandarizada por la media de cada carácter e independiente de la varianza ambiental. Al igual que ocurre con la heredabilidad, existen numerosas evidencias de que las medidas de *evolability* pueden verse afectadas por el entorno. Por ejemplo, utilizando dos muestras de una población natural de la mosca *Drosophila melanogaster* recogidas en una misma localidad en diferentes años, Karan *et al.* (1999b) observaron cambios en las estimas de la heredabilidad y el coeficiente de variación genética del tamaño corporal (concretamente, de la longitud del tórax y del ala, y del radio ala/tórax) a lo largo de una serie de ambientes que diferían en la temperatura a la que se desarrollaban los individuos, observando que la heredabilidad cambiaba de manera irregular y que la *evolability* tendía a ser menor en las temperaturas intermedias. Messina y Fry (2003) estimaron en una población del escarabajo *Callosobruchus maculatus* la heredabilidad y coeficiente de variación genética aditiva para la fecundidad y la longevidad en dos ambientes que diferían en la disponibilidad de semillas huésped, y encontraron que el coeficiente de variación genética aumentaba en el ambiente sin semillas para ambos caracteres, mientras que la heredabilidad disminuía para la fecundidad y era similar entre ambientes para la longevidad.

En definitiva, resulta evidente actualmente que el entorno influye en nuestras medidas del potencial de respuesta a la selección, pero se desconoce hasta qué punto y de qué manera influye en la capacidad real de respuesta de una población. Dado que, en último término, la heterogeneidad de la varianza genética entre ambientes influirá en la tasa de cambio evolutivo de una población, pudiendo influir en su capacidad para evitar la extinción (Franklin y Frankham, 1998), se hace interesante comprobar el mayor o menor grado de estabilidad de los parámetros genéticos frente a las variaciones del ambiente, así como observar si cuando estos parámetros cambian lo hacen de acuerdo con patrones predecibles. Tal y como han señalado Hoffmann y Merilä (1999), entender la relación que mantienen la variabilidad genética y la variabilidad ambiental será necesario si queremos predecir el destino de una población cuando sus condiciones ambientales cambian y, en general, a la hora de determinar la dinámica de las poblaciones, sobre todo cuando se desarrollan en ambientes heterogéneos.

### **1.2 - SELECCIÓN DE UN CARÁCTER EN DIFERENTES AMBIENTES: INTERACCIONES GENOTIPO-AMBIENTE**

Desde hace tiempo se ha reconocido el hecho de que distintos genotipos pueden no responder a un cambio ambiental en la misma medida (por ejemplo, Schmalhausen, 1949; Bradshaw, 1965; citados ambos en Gebhardt y Stearns, 1993a); cuando esto ocurre hablamos de interacción genotipo-ambiente. Las interacciones genotipo-ambiente pueden llegar a provocar que el valor fenotípico relativo de los genotipos varíe de tal manera que el *ranking* u ordenamiento de los valores genotípicos cambie entre ambientes. Gupta y Lewontin (1982), por ejemplo, mostraron en su trabajo con *Drosophila pseudoobscura* que el ordenamiento de los genotipos respecto a su mayor o menor viabilidad podía variar en función de la temperatura a la que se medía este carácter. Giesel *et al.* (1982) y Murphy *et al.* (1983) encontraron en *D. melanogaster* y en *D. simulans*, respectivamente, que el ordenamiento de los genotipos en función de sus valores para diversos caracteres relacionados directamente con la supervivencia y la reproducción (los denominados caracteres de *life history*: Reznick *et al.*, 2000; de aquí en adelante, caracteres

de LH) cambiaba con la temperatura. Situaciones similares han sido observadas asimismo en trabajos como los de Via (1984) en la mosca *Liriomyza sativae* al cambiar el tipo de planta huésped en la que el desarrollo tenía lugar, en el trabajo de Wade (1990) en el escarabajo *Tribolium castaneum* al cambiar las características del clima y la especie de escarabajo competidor, o en el de Mazer y Shick (1991a) en la planta *Raphanus sativus* al variar la densidad. Danielson-François et al. (2006) han mostrado recientemente un ejemplo de interacción genotipo-ambiente en un carácter relacionado con el éxito reproductivo en la polilla *Achroia grisella*, al observar que el grado de atractivo de los machos para las hembras variaba en función de la calidad nutricional del ambiente en el que éstos crecían. En general, cuando el ordenamiento de los genotipos varíe entre ambientes, no habrá un único genotipo con el máximo valor del carácter en todas las condiciones y, como consecuencia, la selección sobre ese carácter en diferentes ambientes podría favorecer a distintos genotipos en cada ambiente. Esto podrá suceder aunque la varianza genética no cambie entre ambientes; en este caso, la tasa de respuesta a la selección sería la misma en las diversas condiciones, pero los alelos que aumentan su frecuencia en cada ambiente serían diferentes (Conner et al., 2003).

Una de las aproximaciones básicas utilizadas para estudiar la selección de un carácter en distintos ambientes fue la propuesta por Falconer (1952, 1989) sobre la correlación genética entre “estados de carácter”. De acuerdo con este autor, cuando se realiza la medición de un mismo carácter en dos ambientes distintos (por ejemplo, la tasa de crecimiento de un individuo o la biomasa producida a diferentes temperaturas o a diferentes niveles de nutrición), las medidas pueden ser tratadas en un contexto genético como dos caracteres diferentes. Dado que la expresión de un carácter en ambientes distintos puede estar influida en cierta medida por los mismos genes pero también por genes diferentes, la magnitud de la correlación genética existente entre las distintas expresiones del carácter reflejaría hasta qué punto los mismos genes están implicados y en qué grado el efecto de los alelos correspondientes es el mismo (Via y Lande, 1985). La selección de un carácter realizada en dos ambientes sería entonces equivalente a la selección realizada sobre dos caracteres

distintos. Diversos autores (por ejemplo, Robertson, 1960b; Yamada y Bell, 1969) han utilizado la aproximación de Falconer sobre la correlación genética de un carácter expresado en diferentes condiciones ambientales para estudiar el efecto de las interacciones genotipo-ambiente como un caso de selección indirecta, en donde la respuesta obtenida en un entorno determinado se manifestaría en cualquier otro como una respuesta correlacionada. Dado que la correlación genética entre ambientes medirá el grado hasta el cual el valor fenotípico de los individuos en un ambiente permite predecir su valor fenotípico en otro ambiente, la falta de correlación perfecta podría complicar la selección artificial de caracteres, independientemente de que se produzcan o no cambios en la varianza genética simultáneamente. En concreto, la respuesta a la selección conseguida en un ambiente determinado podría no mantenerse si las condiciones ambientales de la población cambiasen (Robertson, 1960b). Por este motivo el fenómeno de las interacciones genotipo-ambiente es de principal interés tanto en mejora genética vegetal, donde este tipo de interacciones podrían limitar la ganancia de los cultivos superiores seleccionados, como en mejora animal, donde los *stocks* reproductivos son desarrollados generalmente por unas pocas compañías pero usados en todo el mundo (Emebiri *et al.*, 2005).

Debido precisamente a las consecuencias que desde un punto de vista práctico este tipo de interacciones podían tener en la selección artificial, los mejoradores comenzaron a interesarse por su estudio en una época relativamente temprana (Haldane, 1947, citado en Cooper y DeLacy, 1994; Falconer, 1952; Dickerson, 1962; Baker y Briggs, 1982). Determinar sus consecuencias y cómo tener en cuenta su efecto a la hora de hacer selección han sido temas discutidos en múltiples ocasiones (por ejemplo, Allard y Bradshaw, 1964; Orozco, 1976; Johansen *et al.*, 1993; Ceccarelli, 1994), dirigiéndose la investigación posteriormente en especial hacia el desarrollo de la metodología analítica para cuantificar su magnitud y hacia el desarrollo de estrategias eficaces para la selección de genotipos teniendo en cuenta el rango de ambientes que podría experimentar con posterioridad la población seleccionada (Cooper y DeLacy, 1994; Wu y Stettler, 1997; Aduagna y Labuschagne, 2002; Emebiri *et al.*, 2005; Yang y Zhu, 2005).

El interés por las interacciones genotipo-ambiente desde un punto de vista evolutivo ha aumentado recientemente. Esto se debe, por un lado, al reconocimiento de su ubicuidad, en parte resultado del cada vez mayor número de estudios que ponen de manifiesto interacciones genotipo-ambiente demostrando la expresión diferencial de genes en caracteres cuantitativos. Por ejemplo, Vieira *et al.* (2000) identificaron una serie de QTL (*Quantitative Trait Locus*) que contribuían a la variación en longevidad entre líneas consanguíneas recombinantes de *Drosophila melanogaster*, y observaron que algunos de estos QTL presentaban un efecto significativo únicamente cuando los individuos se desarrollaban en unas condiciones de temperatura o disponibilidad de alimento concretas; es más, algunos de los QTL mostraban efectos pleiotrópicos antagónicos entre los diferentes ambientes (es decir, que un mismo QTL presentaba un efecto positivo sobre la longevidad de los individuos en unas determinadas condiciones pero negativo en otras condiciones). Leips y Mackay (2000) mostraron un resultado similar utilizando cruces entre estas mismas líneas y las líneas parentales, cuando estudiaron la arquitectura genética de la variación en la longevidad de adultos que se habían desarrollado o bien en condiciones de alta densidad larvaria, o bien en condiciones de baja densidad; detectaron en concreto seis QTL que afectaban a la longevidad y en los cuales tanto los efectos aditivos como los grados de dominancia se mostraban fuertemente dependientes del ambiente larvario. Wayne *et al.* (2001) han llegado a sugerir de hecho que la sensibilidad ambiental alélica podría ser un sello distintivo de la varianza genética en los caracteres de LH. A su vez, la observación de mutaciones con efectos dependientes del ambiente ha sido otra forma de poner en evidencia interacciones genotipo-ambiente (por ejemplo, Remold y Lenski, 2001, en *Escherichia coli*, ó Szafraniec *et al.*, 2001, en *Saccharomyces cerevisiae*; Martin y Lenormand, 2006, incluye revisiones de estudios que han documentado diferencias en los efectos mutacionales a través de ambientes en caracteres cuantitativos más o menos relacionados con la *fitness*).

El creciente interés por las interacciones genotipo-ambiente desde un punto de vista evolutivo se debe, por otro lado, a su incidencia en la respuesta a la selección natural en ambientes heterogéneos y a su relación directa con la

plasticidad fenotípica de los caracteres (Via y Lande, 1985; Sultan, 1987; Stearns, 1989, 1992; Thompson, 1991). La plasticidad fenotípica representa la capacidad de un genotipo individual de expresar diferentes fenotipos en diferentes ambientes, por lo que la interacción genotipo-ambiente constituye una medida de la cantidad de variación genotípica en plasticidad fenotípica. Se ha señalado que en ambientes heterogéneos las interacciones genotipo-ambiente podrían tener un importante papel en el mantenimiento de la variabilidad genética de las poblaciones naturales para caracteres relacionados con la eficacia biológica (Gillespie y Turelli, 1989) o, al menos, un papel retardando su pérdida (Via y Lande, 1987). En concreto, dado que este tipo de interacciones reducen la correlación entre el genotipo y el fenotipo, la eficiencia con que la selección natural discrimina entre los genotipos puede ser menor en ambientes que varían espacial o temporalmente, por lo que las interacciones genotipo-ambiente podrían actuar restringiendo la evolución fenotípica (Rawson y Hilbish, 1991). La falta de correlación de los valores fenotípicos entre ambientes permite que la eficacia biológica o *fitness* relativa de los genotipos cambie entre ambientes y, por tanto, cuando exista migración entre los diferentes ambientes (o solapamiento de generaciones en ambientes que son heterogéneos en el tiempo), la selección natural podrá favorecer a un conjunto diverso de genotipos (Kasule, 1991; Mazer y Shick, 1991a, Reznick *et al.*, 2000; Danielson-François *et al.*, 2006). Tal y como comentamos a continuación, las consecuencias que las interacciones genotipo-ambiente, y en especial, la falta de correlación genética entre ambientes, pueden tener en la adaptación y respuesta evolutiva de las poblaciones serán de especial relevancia en el proceso de divergencia genética entre poblaciones y en la evolución de los caracteres de LH.

### **1.3 - ADAPTACIÓN A NUEVOS AMBIENTES Y RESPUESTA EVOLUTIVA**

La respuesta evolutiva de una población a nuevos ambientes dependerá en general de numerosos factores, tanto por los cambios que se producen en las presiones de selección cuando varían las condiciones del entorno (Larsson, 1993) como por el hecho de que las varianzas genéticas puedan o no permanecer constantes. Se piensa que cuando una población experimenta un

nuevo ambiente es probable que la variación genética expresada aumente, y así se ha observado en diversas ocasiones (por ejemplo, McLaren, 1976; Holloway *et al.*, 1990; Schoen *et al.*, 1994; Guntrip *et al.*, 1997). Este incremento es probable que ocurra porque bajo condiciones habituales la selección puede haber conducido tanto a la fijación de alelos para alta *fitness*, actuando en contra de los alelos desfavorables en esas condiciones (Pigliucci *et al.*, 1995; Kawecki *et al.*, 1997), como haber conducido a un incremento de la canalización de los caracteres disminuyendo las diferencias fenotípicas entre individuos (Waddington, 1961; Holt, 1996; Joshi y Thompson, 1997; Pál, 1998); como resultado, la variación genética tendería a disminuir en el ambiente habitual de una población. Sin embargo, cuando el entorno varía, nueva variación genética puede aparecer porque diferentes genes pueden contribuir a las diferencias fenotípicas en un mismo carácter o porque los efectos génicos pueden ser distintos en las nuevas condiciones. Hermisson y Wagner (2004) han argumentado recientemente que no es necesario que la selección haya favorecido la canalización genética de los caracteres en el ambiente habitual para encontrar un incremento de la varianza genética en un nuevo ambiente, sino que este incremento sería de esperar siempre que existan epistasia y efectos alélicos variables.

Obviamente, el efecto de las condiciones ambientales sobre la variación genética, y por tanto, sobre la capacidad de una población para responder a la selección natural, influirá en el desarrollo de nuevas adaptaciones. Así, si la varianza genética de una población aumenta al cambiar el ambiente, también lo hará la probabilidad de adaptación exitosa a ese nuevo ambiente. Pero además, las mismas causas o mecanismos que pueden provocar cambios en las varianzas genéticas y heredabilidades podrían afectar a las covarianzas genéticas y correlaciones entre caracteres (de Jong, 1990; Stearns *et al.*, 1991); como resultado, una población podría responder en cada ambiente a la misma presión de selección con distintos cambios genéticos debidos a diferentes respuestas correlacionadas. En diversas ocasiones se ha puesto de manifiesto que covarianzas y correlaciones han cambiado a causa de las condiciones ambientales, tanto en su magnitud como, con menos frecuencia, en su signo, constituyendo una evidencia empírica del efecto del entorno en la arquitectura

genética de los caracteres (Service y Rose, 1985; Schlichting, 1986; Hébert et al., 1994; Kause y Morin, 2001; Ernande et al., 2004; Sgrò y Hoffmann, 2004; Engqvist, 2007). Por ejemplo, Czesak y Fox (2003) investigaron en *Stator limbatus*, un escarabajo cuya oviposición y desarrollo tiene lugar en semillas de leguminosas, el efecto del ambiente (en este caso, el tipo de huésped) sobre la correlación genética existente entre el tamaño de los descendientes (longitud de huevo) y el número de éstos; como resultado observaron que, en función del tipo de huésped o semilla en el que las hembras ponían sus huevos, la correlación genética entre la longitud del huevo y la fecundidad de la hembra pasaba de ser fuertemente negativa en un huésped a ser muy débil en el otro, y, a la vez, la correlación genética entre la longitud del huevo y el tamaño corporal de la hembra era positiva en el segundo huésped pero casi no existía en el primero. Marden et al. (2003), al estudiar el efecto de la mutación *Indy* en *Drosophila* (moscas mutantes de larga vida) en diferentes condiciones ambientales encontraron que la correlación positiva entre la longevidad y la fecundidad observada en estos mutantes en condiciones normales de nutrición se hacía negativa cuando las moscas eran criadas en una dieta calóricamente restringida.

En general, el efecto del entorno en las covarianzas y correlaciones genéticas cobrará especial importancia en la adaptación a nuevos ambientes porque la expresión de correlaciones genéticas negativas entre componentes de *fitness* ante determinadas condiciones ambientales puede imponer restricciones a la respuesta a la selección natural; como consecuencia, la respuesta de los caracteres relacionados con la eficacia biológica en esas condiciones podría ser muy diferente de la predicha a partir de las estimas de varianzas genéticas por sí solas (Price y Langen, 1992). Alternativamente, la desaparición en un nuevo ambiente de una correlación genética negativa entre caracteres relacionados positivamente con la eficacia biológica posibilitaría nuevas adaptaciones previamente restringidas por la arquitectura genética en el ambiente habitual (Kause y Morin, 2001).

Por su parte, el grado de adaptación diferencial a las nuevas condiciones ambientales se verá afectado por la interdependencia genética existente entre

la expresión de los caracteres en el nuevo ambiente y en el ambiente habitual (Via, 1991; Shaw *et al.*, 1995; Agrawal, 2000). Las consecuencias de esta dependencia genética serán fundamentales en la evolución de poblaciones que viven en ambientes heterogéneos porque las interacciones genotipo-ambiente que resultan de adaptaciones específicas de subpoblaciones a unas nuevas condiciones pueden llegar a desempeñar un papel central en la genética de la especiación, pudiendo facilitar o no la evolución indirecta del aislamiento reproductivo y la restricción del flujo génico entre especies incipientes (Johnson y Wade, 1996; Hawthorne y Vía, 2001). En general, cuando en una población la correlación genética aditiva entre el desarrollo o la eficacia biológica de los individuos en diferentes ambientes es positiva o cero, la evolución de generalistas adaptados a los diversos ambientes podría estar favorecida, mientras que, si esta correlación es negativa (lo que se denomina *tradeoff* en *fitness* entre ambientes), predominaría la selección divergente hacia la especialización en cada ambiente (Vía y Lande, 1987). En el caso de especialización al tipo de dieta o tipo de huésped, Joshi y Thompson (1995) han señalado que sería en poblaciones ya adaptadas a más de un huésped donde, en función de otros factores genéticos y factores ecológicos, unas correlaciones genéticas aditivas de signo negativo entre el desarrollo alcanzado en distintos huéspedes podrían constituir una fuerza selectiva que favorecería la evolución posterior de la especialización hacia uno u otro huésped.

Se han propuesto dos procesos genéticos que podrían conducir a la evolución de la especialización ecológica (Futuyma y Moreno, 1988; Holt, 1996; Kassen, 2002): la acumulación mutacional y la pleiotropía antagónica; ambos procesos se han utilizado para explicar la existencia de costes en la adaptación a condiciones ambientales particulares, es decir, cómo la adaptación de una población a un ambiente concreto puede conducir a una pérdida de eficacia biológica en ambientes alternativos. En la acumulación mutacional, la adaptación a un ambiente y mala adaptación en ambientes alternativos se debería a distintos alelos o mutaciones; en la pleiotropía antagónica, ambos efectos estarían causados por los mismos genes o mutaciones, originándose de esta manera, en este último caso, un *tradeoff*

entre la eficacia biológica o desarrollo alcanzado por los individuos en los distintos ambientes. Aunque diversos trabajos han mostrado correlaciones genéticas negativas entre líneas o poblaciones que se han adaptado a diferentes condiciones (por ejemplo, Fry 1990; Via, 1991; Leroi *et al.*, 1994; Bell y Rebound, 1997; Shirley y Sibly, 1999; Cooper y Lenski, 2000; Cooper *et al.*, 2001; MacLean *et al.*, 2004; Lee *et al.*, 2007), sugiriendo por tanto la existencia de *tradeoffs* genéticos entre ambientes, el soporte empírico para su existencia es generalmente ambiguo y las evidencias de su papel en la especialización limitando la expansión en la utilización de recursos, de hábitat, etc, han sido relativamente escasas (Joshi y Thompson, 1997; Kassen, 2002; aunque ver por ejemplo a Hawthorne y Via, 2001).

En cualquier caso, ni siquiera la presencia de este tipo de *tradeoffs* en *fitness* sería por sí sola determinante del resultado de la selección natural, puesto que, aún cuando la correlación genética entre la eficacia biológica de los individuos en uno y otro ambiente fuese negativa, la respuesta a largo plazo a la selección natural podría depender de la cantidad de varianza genética para plasticidad fenotípica. Si esta varianza genética fuese lo suficientemente alta en la población y el coste fisiológico de la plasticidad no demasiado grande, la selección podría debilitar el *tradeoff* existente y favorecer a pesar de todo la evolución de genotipos generalistas (Van Tienderen, 1991; Gomulkiewicz y Kirkpatrick, 1992).

En definitiva, la adaptación a nuevos ambientes constituye un paso fundamental en la evolución biológica de las poblaciones. Sin embargo, los diversos aspectos del proceso de adaptación que se acaban de comentar han sido escasamente estudiados de manera simultánea, por lo que hoy en día, en general, no existe todavía un conocimiento amplio sobre cómo los organismos se adaptan a ambientes diferentes y cambiantes ni de los factores que conllevan a la aparición de *tradeoffs* entre los caracteres de LH. Para alcanzar un conocimiento más profundo es necesario previamente comprender cómo influye la diversidad ambiental en la varianza genética y entender cómo la heterogeneidad de varianzas y la falta de correlación de los valores fenotípicos

entre ambientes pueden facilitar u obstaculizar la adaptación a unas nuevas condiciones ambientales.

#### **1.4 - AMBIENTE DE SELECCIÓN Y CAMBIOS EN LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA**

El hecho de que la respuesta a la selección pueda depender de las condiciones ambientales ofrece por otro lado la posibilidad de que exista un ambiente óptimo para la selección. Desde el punto de vista de la selección artificial, un ambiente que favoreciese la identificación de los “buenos” genotipos y tendiese a maximizar la cantidad de varianza genética en una población podría considerarse un buen ambiente para seleccionar.

La elección de las condiciones en las que realizar selección artificial fue uno de los aspectos que provocó un mayor interés en el inicio de las investigaciones sobre las interacciones genotipo-ambiente, y las opiniones surgidas al respecto han sido muy diversas. Lush (1945) ya recomendaba en animales que las condiciones ambientales de una población mejorada deberían ser similares a aquellas en las que se había realizado la selección, mientras que Hammond (1947) proponía que la selección debería realizarse en un ambiente favorable porque éste permitiría la expresión completa de las diferencias genéticas entre individuos respecto a su potencial de crecimiento (citados ambos en Yamada y Bell, 1969). En la misma línea que este último, Kyriakou y Fasoulas (1985) y Jensen (1988), por ejemplo, proponían que la selección para caracteres productivos en poblaciones de plantas cultivadas debería realizarse a baja densidad porque la competencia por los recursos reduciría la diferenciación genética y disminuiría por tanto la eficacia de la selección. Otros autores, en cambio, han aconsejado la selección artificial en plantas cultivadas a alta densidad (Chebib *et al.*, 1973; Hébert *et al.*, 1994). Aunque, como comentaremos más adelante, las hipótesis planteadas respecto a si determinados tipos de ambientes podrían favorecer la expresión de la variación genética de una población han sido diversas y en ocasiones opuestas, la opinión más generalizada actualmente, de acuerdo con las ideas de Lush y precisamente debido a posibles interacciones genotipo-ambiente, es que si se quiere mejorar un carácter en un ambiente determinado se debería

realizar la selección en ese ambiente concreto y no en otro, puesto que las respuestas observadas en los ambientes donde no se ha seleccionado son generalmente de menor magnitud que la respuesta directa producida en el ambiente de selección (Falconer, 1990; Ceccarelli, 1994). No obstante, en muchas ocasiones, lo realmente interesante no sería obtener la máxima respuesta en el ambiente concreto de selección, sino obtener una buena respuesta "promedio" al medir la población seleccionada en una variedad de ambientes. Una buena respuesta promedio representará un criterio de selección cuando no se conoce el ambiente que experimentará una línea seleccionada o si se sabe que este ambiente incluirá factores que varían de manera impredecible, como podría ser por ejemplo la distribución de lluvia caída de año a año para una variedad de plantas de cultivo (Adugna y Labuschagne, 2002).

Se propuso inicialmente que para conseguir una buena respuesta promedio a la selección a través de ambientes, ésta debería realizarse en unas condiciones en las que los individuos experimentasen un estrés fisiológico (James, 1961). En base a diversos experimentos realizados en ratones, Falconer (1989, p. 325) sugirió que para aumentar el valor de un carácter como el desarrollo medio en varios ambientes se debería realizar la selección en un entorno desfavorable (calificándolo como desfavorable porque su efecto disminuiría la media del carácter), y constituyendo el tipo de selección que él denominó selección "antagónica": aquella en la que la selección y el ambiente producen cambios en el carácter en direcciones opuestas. Sin embargo, y a pesar de que en los resultados de la mayoría de los experimentos sí parecía confirmarse esta predicción, observándose que la selección antagónica tendía a producir una mejor respuesta promedio que la selección sinérgica (aquella en la que la selección y el ambiente producen cambios en el carácter en la misma dirección), el mismo autor mostró posteriormente su opinión de que no existía justificación teórica para que ocurriese así necesariamente (Falconer, 1990). Diversos trabajos de selección en cerdos, por ejemplo, se muestran en desacuerdo con la idea inicial de Falconer (1989), como es el caso del experimento de Johansen *et al.* (1993). Estos autores compararon diversas líneas que habían sido seleccionadas previamente para aumento de la tasa de

crecimiento en tejido magro a distintos niveles de proteína en la dieta (alta, intermedia y baja) y observaron que el mejor valor promedio del carácter lo mostraba la línea seleccionada en el nivel de máxima concentración de proteína (la línea resultante de una selección "sinérgica" en la terminología de Falconer).

En cualquier caso, si lo que se pretende es aumentar el valor de un carácter en diferentes condiciones ambientales, lo que interesará es obtener genotipos no sólo con un alto valor promedio para ese carácter sino, a la vez, genotipos que se vean poco influidos por el efecto del entorno, es decir, caracterizados por una alta estabilidad fenotípica o baja sensibilidad ambiental. Los individuos mantendrían de esta manera su alto valor genotípico aunque experimentasen temporalmente un ambiente desfavorable. Desde este punto de vista, una baja plasticidad fenotípica podría ser en sí misma un objetivo de la selección (de Jong y Bijma, 2002). Desde hace tiempo los mejoradores han puesto de manifiesto que la plasticidad fenotípica de una población puede cambiar predeciblemente como resultado de la selección para producción en ambientes particulares. En concreto, se ha propuesto que el aumento del valor de un carácter en un ambiente poco favorable provocaría la reducción de la sensibilidad ambiental de una población seleccionada (Jinks y Connolly, 1973), o que este tipo de selección daría lugar probablemente a una plasticidad menor de lo que lo haría la selección en un buen ambiente (Falconer, 1990). De hecho, a causa de esta respuesta correlacionada en la plasticidad fenotípica, se llegó a señalar que el procedimiento de selección usado por lo general en los programas de mejora genética desarrollados hasta el momento, en el cual la selección sobre el carácter de interés se llevaba a cabo en unas buenas condiciones ambientales, podría haber sido responsable de la escasa ganancia que con frecuencia se observaba en ambientes estresantes o marginales (Jinks y Connolly, 1973; Ceccarelli, 1994). Como consecuencia, la selección en ambientes desfavorables o de baja calidad como medio de extender la amplitud de la adaptación de una población ha sido propuesta reiteradamente con posterioridad tanto en mejora animal como vegetal (Ceccarelli y Grando, 1991; Kassen, 2002). Si bien la existencia de una estrecha relación positiva entre la media de un carácter a través de ambientes y

su plasticidad podría impedir conseguir simultáneamente un alto valor promedio y una baja plasticidad, tal y como han señalado diferentes autores (Schlichting, 1986; Scheiner y Lyman, 1989, 1991; Falconer, 1990), existen diversos ejemplos que indican al menos cierta independencia genética entre el valor del carácter y su plasticidad fenotípica (Jinks *et al.*, 1977, citado en Scheiner 2002; Schlichting, 1986; Gebhardt y Stearns, 1993b; Noach *et al.*, 1997; Gurganus *et al.*, 1998; Karan *et al.*, 1999a, 2000).

Por otro lado, la evolución de la plasticidad de una población ha despertado el interés de numerosos investigadores, ya no sólo con el objetivo de obtener una buena respuesta promedio en la selección artificial, sino desde el punto de vista de la evolución del fenotipo y de las normas de reacción (conjunto de fenotipos producidos por un genotipo a lo largo de una serie de ambientes; Stearns *et al.*, 1995), por ejemplo, Scheiner (1993a, 1998), Via *et al.* (1995), Lortie y Aarssen (1996), Agrawal (2001), Ernande y Dieckmann (2004), de Jong *et al.* (2005), Pigliucci (2005), Czesak *et al.* (2006), etc. En un contexto ecológico, se ha generado una amplia discusión respecto al carácter adaptativo de la plasticidad fenotípica (Bradshaw, 1965; Scheiner y Lyman, 1989; Via *et al.*, 1995; Nylin y Gotthard, 1998), aumentando cada vez más el número de estudios que intentan comprobar este carácter adaptativo en poblaciones naturales, por ejemplo en anfibios (Newman, 1992; Lind y Johansson, 2007), pájaros (Both *et al.*, 2000; Nussey *et al.*, 2005), moluscos (Hollander *et al.*, 2006), insectos como mariposas (Wijngaarden y Brakefield, 2001; Gotthard, 2004; Steigenga *et al.*, 2005), la denominada “mosca del estiércol” *Scathophaga stercoraria* (Blanckenhorn, 1998) o algunos escarabajos (Czesak *et al.*, 2006), o en plantas (Donohue *et al.*, 2000a; Dorn *et al.*, 2000; Steinger *et al.*, 2003; van Kleunen *et al.*, 2007). Ha existido un gran debate en concreto en relación a si la plasticidad fenotípica evolucionaría simplemente de manera indirecta como resultado de la selección fenotípica que actuaría sobre el valor de los caracteres en cada ambiente, o si, por el contrario, evolucionaría como un carácter en sí mismo (Scheiner, 1993b; Schlichting y Pigliucci, 1993; Via, 1993). En principio, ambas hipótesis no serían excluyentes, y la falta de consenso ha permanecido en la importancia relativa de una u otra en la evolución de la plasticidad; de hecho, la validez de una u

otra parece depender del tipo de plasticidad, de su base genética y de la estructura de la población (Scheiner, 1998). Por ejemplo, si un único individuo puede expresar múltiples fenotipos durante su tiempo de vida, como ocurre con una planta que produce distintos tipos de hojas en defensa de parásitos, entonces, la plasticidad podría ser el objeto directo de la selección; sin embargo, si un único individuo expresa sólo un único fenotipo, como ocurre con el tamaño corporal a la emergencia del adulto en un insecto holometabólico, la plasticidad es una propiedad de un genotipo expresada sobre múltiples individuos, con lo que, en este caso, la selección sobre la plasticidad dependerá de la eficacia biológica o *fitness* global a través de ambientes e individuos (Karan *et al.*, 2000).

En general, se espera que la plasticidad de caracteres relacionados con la *fitness* esté favorecida en ambientes variables o heterogéneos (Via y Lande 1985; Van Tienderen, 1991; Lind y Johansson, 2007). En esta situación, la plasticidad fenotípica será adaptativa si la selección sobre el valor del carácter plástico es dependiente del entorno, favoreciendo a un fenotipo en cada ambiente respecto a otros alternos (Van Tienderen, 1991; Thompson, 1991). Si la selección actuase directamente sobre la plasticidad en sí misma, los genotipos plásticos podrían tener mayor *fitness* que los no plásticos dentro de un ambiente expresando la misma media fenotípica dentro de ese mismo ambiente. En cualquier caso, la evolución de la plasticidad exigirá que exista variación aditiva para ésta en la población, pero podría verse restringida por correlaciones genéticas dentro y a través de ambientes (Wijngaarden y Brakefield, 2001), así como por los posibles costes derivados de la producción del nuevo fenotipo y aquellos derivados del mantenimiento de la capacidad de cambiar (deWitt *et al.*, 1998; Dorn *et al.*, 2000; Agrawal *et al.*, 2002; Merilä *et al.*, 2004). Actualmente existen evidencias concretas de que la plasticidad fenotípica es un carácter sobre el que se puede seleccionar, actuando tanto directamente sobre ella como indirectamente a través de la selección correlacionada en un único ambiente; no obstante, dado que la heredabilidad de la plasticidad fenotípica parece ser pequeña, se ha señalado que lo más probable sería que la plasticidad evolucionase en la naturaleza

fundamentalmente como una respuesta correlacionada a la selección fenotípica dentro de ambiente (Scheiner, 2002).

### **1.5 - CONSISTENCIA DEL EFECTO AMBIENTAL SOBRE LA HEREDABILIDAD Y VARIANZA GENÉTICA**

En un contexto general, la posibilidad de que pudiera existir un ambiente óptimo para la selección ha conducido a la discusión sobre si determinados tipos de condiciones ambientales podrían presentar un efecto consistente sobre la expresión de la variabilidad genética (Hoffmann y Parsons, 1991; Benington y MacGraw, 1996; Merilä, 1997) o, lo que es lo mismo, y como decíamos al principio de esta *Introducción*, sobre si los cambios que provoca el ambiente en los parámetros genéticos resultan predecibles. Los intentos de comprobar si esta consistencia existe han sido escasos hasta hace relativamente poco tiempo y, entre éstos, los investigadores se han centrado en gran parte en los cambios que podrían esperarse cuando las condiciones ambientales se vuelven extremas o estresantes para el desarrollo de los individuos (por ejemplo, Sgrò y Hoffmann, 1998a, b; Hoffmann y Schiffer, 1998; Bublly y Loeschcke, 2002; Talloen *et al.*, 2008).

Existen entre los investigadores puntos de vista opuestos sobre cuál es el efecto de un ambiente estresante o desfavorable en la heredabilidad de los caracteres (revisión en Hoffmann y Merilä, 1999), pudiendo implicar o no a la vez cambios en la varianza genética. Algunas de las hipótesis formuladas acuden a la historia de selección experimentada por la población en el entorno más favorable para explicar una mayor heredabilidad y varianza genética en condiciones desfavorables (Holloway *et al.*, 1990), aunque esto, siempre y cuando obviamente el ambiente más favorable sea el habitual de la población. La heredabilidad en un ambiente desfavorable podría ser mayor además debido a que la varianza genética aumentase a causa de un efecto directo del estrés, bien al incrementar éste la tasa de mutación y recombinación (Hoffmann y Parsons, 1991; Goho y Bell, 2000; Tenailon *et al.*, 2004), bien al aumentar las diferencias fenotípicas entre genotipos, como podría ocurrir cuando la cantidad de recursos se convierte en un factor limitante

(Blanckenhorn y Heyland, 2004). Un efecto en la heredabilidad en la misma dirección podría observarse por ejemplo en el caso de la variación que afecta a rutas morfogénicas, la cual se ha visto que podría estar en gran parte “tamponada” por una proteína de protección celular ante choques térmicos (*heat-shock protein*), la Hsp90: así, en condiciones normales, una considerable cantidad de variación genética podría ser silente, pero, en situaciones de estrés celular, como el que se produce por un incremento de la temperatura, la disponibilidad de la proteína de protección en las diversas rutas de desarrollo podría disminuir, permitiendo entonces la expresión de las variantes que en condiciones normales permanecían “ocultas” (Rutherford y Lindquist, 1998; Milton *et al.*, 2006; Sangster *et al.*, 2008). La “exposición” de variabilidad genética que estaba oculta en los individuos, como consecuencia de que éstos experimenten unas condiciones ambientales estresantes, ha sido repetidamente demostrada en *Drosophila* en caracteres morfológicos, lo cual se ha tomado generalmente como una evidencia de la suspensión de mecanismos de canalización genética (Eshel y Mathessi, 1998; aunque ver Hermisson y Wagner, 2004).

Otra serie de hipótesis, por el contrario, predicen una menor heredabilidad en ambientes poco favorables, bien porque el estrés aumente la varianza ambiental (Blum, 1988), bien como consecuencia de que el potencial genético de los organismos no sea alcanzado, como podría suceder cuando el nivel de nutrición es bajo (Gebhardt-Henrich y van Noordwijk, 1991). Por último, algunas hipótesis, que consideran el efecto del error de medición de los caracteres o la existencia de variación genética en la plasticidad fenotípica, proponen que el efecto del ambiente en la heredabilidad será variable y no conducen a predicciones específicas (Hoffmann y Merila, 1999).

De acuerdo con esta diversidad de hipótesis, la evidencia experimental es heterogénea. Diversos estudios realizados en distintos organismos han mostrado tanto un incremento (Holloway *et al.*, 1990; Hébert *et al.*, 1994; Barker y Krebs, 1995; Pigliucci *et al.*, 1995; Loeschcke *et al.*, 1999; Swindell y Bouzat, 2006) como una reducción (Wade, 1990; Kasule, 1991; Ebert *et al.*, 1993; Sultan y Bazzaz, 1993; Toro y Paredes, 1996; Larsson *et al.*, 1997;

Hawthorne, 1997; Wu y Stettler, 1997; Gorny, 2000) de los valores de heredabilidad u otras medidas de variabilidad genética en ambientes estresantes o desfavorables. En otras ocasiones ningún efecto sobre la heredabilidad se ha llegado a detectar (por ejemplo, Bublisy *et al.*, 1998, 2000b). En agricultura, en concreto, son numerosos los trabajos que han mostrado que la heredabilidad de caracteres relacionados con la producción tiende a ser menor en un ambiente estresante, aunque no tanto como resultado de cambios en la varianza genética aditiva, sino más bien debido a que la varianza ambiental tiende a aumentar (Blum, 1988; Jensen, 1988); esta situación parece ser frecuente en este tipo de organismos porque en ellos pequeñas diferencias en la cantidad de recursos (situación causante del estrés en gran parte de los estudios) conducen fácilmente a amplias diferencias en su crecimiento. No obstante, en poblaciones naturales de plantas la situación es menos clara. Por ejemplo, Bennington y McGraw (1996) observaron en poblaciones de *Impatiens pallida* que las estimas de heredabilidad de diversos caracteres tendían también a ser menores en el ambiente menos favorable, pero debido más a cambios en el componente genético que en el componente ambiental. En el trabajo de Conner *et al.* (2003) en una población natural de *Rhaphanus raphanistrum*, en el que se comparaba el crecimiento de los individuos en condicionales naturales y estresantes frente al crecimiento en unas condiciones más favorables en invernadero, se observó que la menor heredabilidad estimada en el ambiente más estresante era consecuencia tanto de una menor varianza aditiva como de una mayor varianza ambiental. Por el contrario, Mazer y Shick (1991b) y Shaw y Platenkamp (1993) mostraron en sus trabajos en *Rhaphanus sativus* y *Nemophila menziesii*, respectivamente, que la heredabilidad de los caracteres parecía variar en función de las diferencias en densidad o régimen competitivo sin una dirección concreta.

En pájaros, la heredabilidad de los caracteres generalmente estudiados (caracteres relacionados con el tamaño y el crecimiento) ha sido con frecuencia menor en ambientes de baja calidad, situación resultante de una menor varianza genética aditiva y/o una mayor varianza ambiental (Merilä, 1997); ha habido excepciones no obstante, donde las diferencias en la heredabilidad se debían fundamentalmente a una baja correlación genética

entre los ambientes de mayor y menor calidad (Merila y Fry, 1998), haciendo impredecible entonces la dirección del cambio en la varianza genética. Una tendencia en la heredabilidad a presentar valores más altos en ambientes de mayor calidad se ha observado con frecuencia también en trabajos de mejora genética animal y recientemente se ha sugerido en poblaciones naturales (Charmantier y Garant, 2005). Por ejemplo, Réale *et al.* (1999) encontraron en una población no doméstica de ovejas (*Ovis canadensis*) que la heredabilidad de la masa corporal era mayor en el mes de septiembre que en junio, debido, según explicaron los autores, al acortamiento en la cantidad de recursos disponibles que tenía lugar durante el invierno y que provocaba que tras esta estación la varianza aditiva en el carácter fuese menor y la varianza ambiental mayor. McAdam y Boutin (2003), por el contrario, al comparar condiciones ricas y pobres de alimento en una población natural de ardillas (*Tamiasciurus hudsonicus*), obtuvieron un mayor coeficiente de variación aditiva para la masa corporal en individuos nacidos en condiciones de alimento pobres.

Ninguna tendencia general se ha identificado en invertebrados. En *Drosophila* en concreto la disminución de las estimas de la heredabilidad a causa del estrés parece ocurrir con frecuencia en la naturaleza, al menos en caracteres morfológicos (Prout y Barker, 1989). Sin embargo, diversos trabajos en el laboratorio que han utilizado caracteres fisiológicos o caracteres relacionados con la eficacia biológica han sugerido que la varianza genética aditiva tiende a ser mayor en ambientes estresantes (Westerman y Parsons, 1973; Luckinbill y Clare, 1985; Neyfakh y Hartl, 1993; Sgrò y Hoffmann, 1998a, b; Leips y Mackay, 2000). Por ejemplo, en el trabajo de Neyfakh y Hartl (1993) se hizo selección artificial para aumentar la velocidad de desarrollo embrionario en *Drosophila melanogaster*; mientras que en trabajos anteriores la selección sobre este carácter realizada a 25°C no había tenido éxito, estos autores realizaron la selección a 32°C, una temperatura muy estresante para este organismo (prácticamente en su límite de tolerancia térmica), y consiguieron en estas condiciones una respuesta positiva a la selección en tan sólo tres generaciones. Sgrò y Hoffmann (1998a) encontraron que la varianza aditiva de caracteres de LH como el tiempo de desarrollo o la fecundidad aumentaba a ciertas temperaturas extremas de cultivo, pero no

observaron ningún efecto sobre la varianza aditiva de un carácter morfológico como era la longitud de ala.

Hasta cierto punto, y de acuerdo con lo sugerido previamente por los trabajos de diversos autores (por ejemplo, Mazer y Schick, 1991b; Imasheva et al., 1998, 1999; Sgrò y Hoffmann, 1998a, b), la gran heterogeneidad de resultados existente podría explicarse en parte teniendo en cuenta que el tipo de carácter podría influir en el efecto del ambiente sobre los parámetros genéticos, en función de su mayor o menor relación con la eficacia biológica, de su mayor o menor grado de canalización, etc. Charmantier y Garant (2005) han señalado por ejemplo que encontrar un efecto significativo del ambiente sobre la heredabilidad podría ser más difícil en caracteres relacionados con la *fitness* que en el caso de caracteres morfológicos debido simplemente a que el primer tipo de caracteres tienden a presentar menores heredabilidades, haciendo relativamente más difícil entonces la detección significativa de diferencias entre ambientes en las estimas obtenidas. Por otro lado, parece razonable en principio que el grado de canalización de un carácter pueda influir en la magnitud del efecto de un cambio ambiental sobre los componentes de varianza. De hecho, es posible esperar que en función de la relación de los caracteres con la eficacia biológica sobre ellos predominen distintos tipos de selección (Houle, 1992; Stearns, 1992), los cuales, a su vez, podrían tener diferentes consecuencias sobre el grado de canalización de los caracteres (Falconer, 1990; Gavrillets y Hastings, 1994; Kawecki, 2000). Existe en general un amplio consenso respecto a que la selección estabilizadora favorecería un aumento de la canalización ambiental; por tanto, en gran parte de caracteres morfológicos, en los que se asume que este tipo de selección es predominante, la varianza ambiental podría ser menor que en caracteres más relacionados con la *fitness*, y posiblemente perturbaciones ambientales importantes serían necesarias para obtener un incremento de la varianza. No obstante, dado que una mayor canalización tendería a reducir tanto la varianza ambiental como la varianza genotípica, el efecto de un cambio ambiental sobre la heredabilidad no es necesariamente obvio. En realidad, todavía no parece haber unanimidad respecto a qué tipo de caracteres deberían estar más o menos canalizados (Wolfe y Mazer, 2005), ni siquiera respecto a cuál sería

el régimen de selección predominante en los caracteres más relacionados con la eficacia biológica o de LH (Stearns *et al.*, 1995; Joshi, 2004). Hoffmann y Schiffer (1998), en base a diversas comparaciones realizadas entre heredabilidades de caracteres morfológicos estimadas en el campo y en el laboratorio en especies de *Drosophila*, sugirieron que el grado de canalización podría influir a la hora de comparar el efecto de la heterogeneidad ambiental en un mismo tipo de caracteres, y, desde luego, los resultados de algunos experimentos han sido variables incluso para un mismo carácter. Estos autores (Hoffmann y Schiffer, 1998) midieron en *Drosophila melanogaster* tres caracteres morfológicos relacionados con el tamaño del ala y dos caracteres merísticos (número de quetas esternopleurales y número de quetas supraorbitales) y observaron menores heredabilidades en condiciones estresantes para los caracteres relacionados con el tamaño del ala (en dos de ellos la varianza genética aditiva no cambiaba y en un tercero disminuía), sin encontrar ningún patrón evidente de cambio ni en la varianza aditiva ni en la heredabilidad de los dos caracteres merísticos. Swindell y Bouzat (2006) encontraron en cambio que la heredabilidad y varianza aditiva del número de quetas esternopleurales eran significativamente mayores a una temperatura alta y estresante. Bublly y Loeschcke (2002) estudiaron el efecto de una baja temperatura estresante durante el desarrollo larvario en dos caracteres de LH, la viabilidad y el tiempo de desarrollo, y encontraron que tanto la heredabilidad como las estimas de varianza genética aditiva tendían a ser mayores en la temperatura estresante que en la temperatura estándar en el caso de la viabilidad, mientras que lo contrario parecía ocurrir para el tiempo de desarrollo. Sin embargo, Gebhardt y Stearns (1992) no encontraron ningún cambio consistente en la varianza genética del tiempo de desarrollo a temperaturas relativamente estresantes, aunque sí en medios de cultivo con bajas concentraciones de levadura; por otro lado, no observaron ninguna tendencia significativa sobre la varianza genética del peso seco de adulto ni con la temperatura ni con la concentración de levadura.

En definitiva, el tipo de carácter por sí solo no parece ser suficiente para dar cuenta de la gran heterogeneidad y disparidad de evidencias existente, y aunque otras posibles causas se han considerado para intentar explicar las

discrepancias entre estudios, como el factor ambiental concreto que varía (Gebhardt y Stearns, 1992, 1993b; Hoffmann y Parsons, 1997; Imasheva y Bublik, 2003) o la historia de selección previa de la población experimental (Hoffmann y Merilä, 1999; por ejemplo, McAdam y Boutin, 2003), todavía no hay un consenso: La inconsistencia o sensibilidad de las estimas de la varianza genética a través de ambientes es un tema actualmente en debate, y la necesidad de obtener nuevos datos empíricos que contribuyan a detectar tendencias en los cambios de la varianza genética y heredabilidad frente a condiciones y factores ambientales concretos es obvia.

Con este objetivo, en el trabajo que se expone a continuación hemos realizado un experimento de laboratorio en el cual poblaciones de *Drosophila melanogaster* son seleccionadas para un mismo carácter (aumento de producción de biomasa) en tres ambientes distintos, definidos cada uno de ellos por una densidad larvaria diferente y representando ambientes más o menos favorables (más o menos estresantes) para el desarrollo de los individuos.

### **1.6 - DENSIDAD COMO FACTOR AMBIENTAL Y DROSOPHILA**

La densidad puede ser un componente importante del ambiente de los insectos. En poblaciones naturales de *Drosophila*, las larvas de numerosas especies ocupan hábitats efímeros como frutos en proceso de putrefacción, donde las larvas tienen que enfrentarse con una fuerte presión de selección para un rápido desarrollo y a menudo hacerlo así en las condiciones derivadas del *crowding* o amontonamiento larvario (Joshi *et al.*, 2001; Prasad *et al.*, 2001). Una alta densidad en la población resultaría estresante para los individuos debido a la competencia por los recursos y a la alteración química del medio en el que se desarrollan como consecuencia del metabolismo larvario. En *D. melanogaster* es bien conocido que, cuando la densidad es alta, la competencia por el alimento entre las larvas tiende a provocar una menor supervivencia, un menor tamaño de los individuos y un aumento del tiempo de desarrollo (Bakker, 1961). La reducción de tamaño debida a la competencia podría tener un efecto negativo en la *fitness* de los adultos, tanto en los

machos como en las hembras (Roper *et al.*, 1996; Lefranc y Bundgaard, 2000b; Bangham *et al.*, 2002; Houle y Rowe, 2003). A su vez, la mayor mortalidad larvaria que existiría en los cultivos densos podría imponer una fuerte selección para mejorar la capacidad competitiva de las larvas. Como caracteres importantes en la determinación de la capacidad competitiva larvaria de *Drosophila* se han señalado, entre otros, la eficiencia en el uso del alimento ingerido y el peso mínimo de pupación (Bakker, 1961; Robertson, 1963), la tasa de alimentación larvaria y el tiempo de desarrollo (Bakker, 1969; Burnet *et al.*, 1977; Joshi y Mueller, 1988; Ruiz-Dubreuil *et al.*, 1996), o la tolerancia a los productos de desecho (Mensua y Moya, 1983; Hemmat y Eggleston, 1988b; Botella *et al.*, 1985; Moya y Botella, 1985). Realmente, diversos modelos teóricos han confirmado que tanto una tasa de crecimiento rápido como unas necesidades mínimas de alimento pueden conferir una ventaja competitiva a las larvas de *Drosophila* (de Jong, 1976; Nunney, 1983). Esta situación podría favorecer un *tradeoff* entre la eficacia biológica de las larvas y la de los adultos dependiente de la densidad. Santos *et al.* (1994) han sugerido de hecho que la variación en densidad larvaria podría ser en ocasiones una potente fuerza selectiva capaz de mantener varianza genética y diferenciación poblacional para el tamaño corporal en la naturaleza. En diversos trabajos se ha visto que la adaptación a distintos niveles de densidad puede implicar tanto cambios fisiológicos como cambios en el comportamiento larvario, de forma que caracteres tales como tasa de alimentación larvaria (Joshi y Mueller, 1988, 1996), elección de sitio de pupación (Guo *et al.*, 1991; Mueller *et al.*, 1993), distancia recorrida por las larvas durante la alimentación (Sokolowski *et al.*, 1998), requerimientos mínimos de alimento para alcanzar la pupación (Mueller, 1990) o tolerancia a productos metabólicos (Shiotsugu *et al.*, 1997) han llegado a diferenciarse entre poblaciones que han estado sometidas a un régimen de alta densidad y poblaciones sometidas a un régimen de baja densidad.

En general, los caracteres implicados en la capacidad competitiva de *Drosophila* pueden presentar variación individual dentro de una población: esta variabilidad genética para los diversos componentes que constituyen la capacidad competitiva de los individuos se ha puesto de manifiesto en este

organismo tanto en lo que se refiere al efecto que produce un individuo sobre los demás como a la susceptibilidad de cada uno frente a los otros (Mather y Caligari, 1988; Hemmat y Eggleston, 1988a, b; de Miranda y Eggleston, 1989). Obviamente, es la existencia de esta variabilidad genética la que permite que la capacidad competitiva de una población pueda responder a la selección, pudiendo contribuir a la adaptación y diferenciación de poblaciones que se desarrollan en distintas densidades.

### **1.7 - OBJETIVOS DEL TRABAJO**

El objetivo general de este trabajo es el estudio del efecto que las diferencias ambientales, y en concreto, diferencias en la densidad y disponibilidad de recursos, pueden tener sobre la estabilidad de los parámetros genéticos en una población de *Drosophila melanogaster*, así como poner de manifiesto el impacto de las interacciones genotipo-densidad en la variabilidad genética a través de su relación con la respuesta a la selección. Se comparan a su vez los diversos patrones de adaptación de una población a los distintos ambientes definidos por las diferencias en densidad.

El trabajo incluyó dos experimentos consecutivos. El primero de ellos, en el que se seleccionó para aumentar la producción de biomasa en líneas de *D. melanogaster* en distintas densidades larvarias, fue planteado con el propósito de obtener una evidencia experimental de la relación que existe entre la respuesta a la selección y la densidad en este organismo. Con el segundo experimento, en el que se compararon las distintas líneas seleccionadas en cada una de las densidades de selección, se ha pretendido conocer con más detalle la naturaleza de la respuesta y adaptación en cada densidad, y, al mismo tiempo, comparar el resultado de la selección para aumento de un carácter productivo en condiciones ambientales favorables con el resultado de la selección en ambientes menos favorables o estresantes.

Se estudian específicamente cuatro cuestiones que podrían jugar un papel importante en la adaptación de las poblaciones a nuevos ambientes: (1) ¿Los cambios ambientales generan cambios en las varianzas y correlaciones

genéticas de los caracteres, y en concreto, de los caracteres relacionados con el desarrollo y la eficacia biológica?; (2) ¿Es importante el potencial de adaptación a condiciones ambientales particulares y, por consiguiente, el potencial para la especialización local?; (3) ¿Existen *tradeoffs* entre ambientes, de modo que la adaptación a un ambiente se consigue a costa de reducir la correspondiente adaptación a ambientes alternativos?; (4) ¿En qué medida puede el proceso de adaptación a nuevos ambientes inducir cambios en la plasticidad fenotípica?.

La selección artificial en caracteres relacionados con la *fitness*, aún con sus limitaciones, puede ser un útil instrumento en los estudios sobre mecanismos de adaptación (Harshman y Hoffmann, 2000; Prasad y Joshi, 2003), haciendo posible determinar los objetivos de selección. Cuando es aplicada en condiciones ambientales controladas puede facilitar la interpretación de los resultados experimentales. La biomasa es un carácter complejo que es posible utilizar como un sustituto de la *fitness*; en nuestro experimento, este carácter está compuesto por la viabilidad, ya que el número de individuos iniciales era fijo y los cambios en la densidad se obtenían variando la cantidad de alimento disponible, y por el peso de pupa, carácter altamente correlacionado en insectos con el tamaño corporal a la emergencia del adulto (Roff, 2000), siendo éste un importante determinante de la fecundidad de las hembras y del éxito del apareamiento en machos.

---

---

**MATERIAL Y MÉTODOS**

---

---

**2.1 - POBLACIÓN EXPERIMENTAL**

Como organismo experimental del trabajo se decidió utilizar la mosca *Drosophila melanogaster*, entre otras razones, por la facilidad con la que se puede mantener en el laboratorio, porque su intervalo de generación es relativamente corto (alrededor de 15 días a una temperatura de 25°C; Shorrock, 1982) y porque su biología es hoy en día ampliamente conocida. Por otra parte, en esta especie es posible distinguir y por tanto separar machos de hembras en el estadio de pupa, lo cual permite la utilización de moscas vírgenes en los apareamientos y, por consiguiente, la identificación de progenitores; la identificación del sexo de las pupas es posible porque a través del *puparium* se pueden ver fácilmente mediante una lupa binocular los oscuros peines sexuales que el imago macho en formación posee en el primer par de patas.

Los individuos que participaron en las distintas repeticiones procedían de una población natural recogida en el campo en septiembre de 1991 en Santiago de Compostela. Esta población fue mantenida en el laboratorio en 20 botellas de cristal de 150 c.c. durante 14 generaciones antes del inicio del primer experimento; durante este periodo, los individuos de diferentes botellas eran mezclados y transferidos a botellas con medio de cultivo fresco cada 15 días. Tanto los individuos de la población base como los individuos utilizados directamente en los experimentos fueron mantenidos en el interior de una cámara de cultivo sin luz y a una temperatura de  $25 \pm 2^\circ \text{C}$ . La transferencia de los individuos, tanto la realizada entre botellas de mantenimiento como la realizada entre tubos en los experimentos, tuvo lugar siempre a temperatura ambiente y sin anestesia.

## **2.2 - MEDIOS DE CULTIVO**

En este trabajo se utilizaron tres medios de cultivo diferentes, los cuales, debido a que contenían agar en su composición, se solidificaban al enfriarse. Cuando el medio estaba aún caliente y líquido era posible introducirlo en los tubos correspondientes mediante una micropipeta automática regulable, lo que permitía dosificar con bastante precisión la cantidad de medio introducida en cada tubo. Esta precisión era necesaria especialmente en los tubos de competencia.

### *2.2.1. Medio de mantenimiento*

El medio de cultivo utilizado para el mantenimiento de los adultos y la progenie de las parejas reproductoras se componía de: agar (18 g), sal (3 g), agua (1.800 ml), levadura de panadería (180 g) y harina de maíz (250 g); por último, y con una función antifúngica (Ashburner y Wright, 1978), se añadía Nipagín (3 g), alcohol etílico (33,3 ml) y ácido propiónico (9,4 ml). Además de ser éste el medio utilizado en las botellas de mantenimiento de la población base, fue utilizado en los experimentos para mantener a parejas individuales de moscas en tubos de plástico de 20 ml de capacidad total (tubos que denominamos “tubos de mantenimiento”); cada uno de estos tubos contenía 5 ml de medio de mantenimiento. El mismo medio fue usado además para mantener la descendencia de cada una de las parejas seleccionadas hasta el momento de los cruces: machos y hembras eran separados en el estadio de pupa y mantenidos en diferentes tubos desde entonces y hasta el momento de los apareamientos (tubos de plástico de 10 c.c., conteniendo cada uno entre 1 y 2 ml de medio).

### *2.2.2. Medio de puesta*

Un segundo tipo de medio de cultivo fue utilizado para favorecer la oviposición y posterior recogida de huevos y larvas. Se componía de agua (1.000 ml), agar (11 g), levadura de panadería (100 g), azúcar (100 g), Nipagín (1,5 g), alcohol etílico (16 ml), ácido propiónico (5 ml) y ácido acético (22,8

ml), actuando éste último como estimulante de la oviposición. Los tubos en los que tenía lugar la puesta de huevos eran tubos de plástico de 10 c.c. que, con el objeto de facilitar la recogida de los huevos que las hembras depositarían sobre el medio, habían sido agujereados previamente por su extremo cerrado (quedando así abiertos por ambos extremos). El extremo agujereado se cerraba mediante un tapón de plástico que constituía el fondo del tubo y sobre el cual se vertía el medio; de esta manera, una vez finalizado el periodo de puesta, era posible extraer este tapón con los huevos depositados sobre el medio y proceder a continuación a la recogida de los huevos o larvas recién emergidas. La cantidad de medio de puesta introducido en cada tubo fue de 0,25 ml.

### 2.2.3. Medio de competencia

Éste fue el medio utilizado en aquellos tubos donde tendría lugar la competencia entre descendientes de una misma pareja con el objetivo de evaluar a los progenitores; por ello, denominamos a estos tubos "tubos de competencia". El medio se componía de agua (1.000 ml), agar (11 g), levadura de panadería (50 g) y ácido propiónico (5 ml). Es importante señalar que el medio utilizado para la competencia no contenía azúcar, pues, dado que ésta es el sustrato usado por las levaduras para crecer, en su ausencia y en la de sustratos similares conseguimos evitar el crecimiento de la levadura en los tubos. Esto permitía determinar con precisión la cantidad de alimento (levadura) disponible por tratamiento, reduciendo así el error experimental (Bakker, 1961).

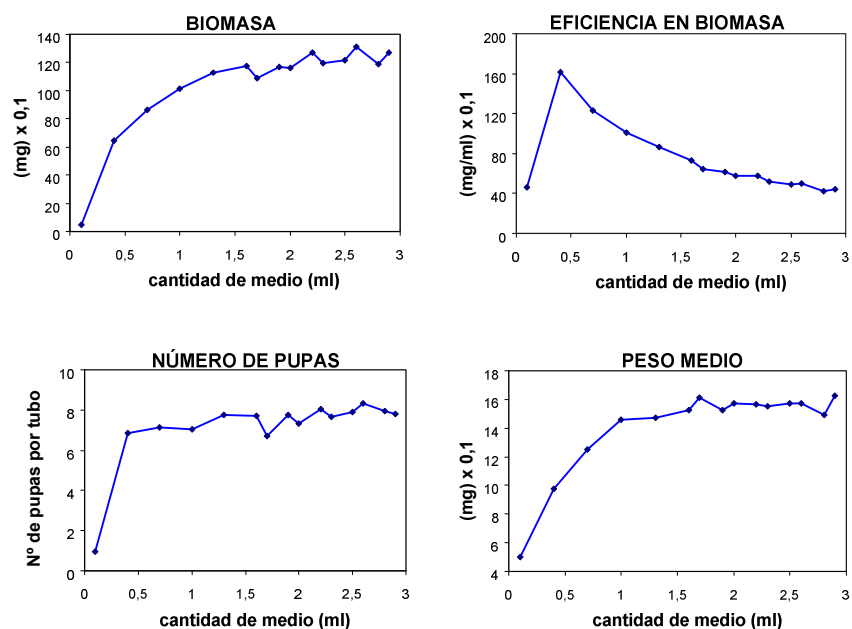
Los tubos de competencia eran tubos de plástico de 10 c.c., similares a los tubos de puesta pero que no habían sido agujereados previamente, es decir, abiertos sólo por uno de los extremos. En cada uno de estos tubos, y antes de introducir el medio de competencia, se introducían 2 ml de medio de agar con el objeto de atenuar la desecación de los tubos, en especial la de aquellos que contendrían una menor cantidad de medio de competencia (Martín *et al.*, 1988; Lefranc y Bundgaard, 2000a). El medio de agar consistía en agar (11 g), ácido propiónico (5 ml) y agua (1.000 ml). Para evitar mezclas entre ambos tipos de medios, había que esperar a que el medio de agar se hubiese

solidificado en cada tubo antes de introducir sobre éste el medio de competencia.

### **2.3 - DENSIDADES DE POBLACIÓN**

Se utilizaron tres densidades de población (baja, alta e intermedia) para dar lugar a tres intensidades de competencia diferentes. Las diferencias en densidad se obtuvieron variando la cantidad de medio introducido en cada tubo de competencia y manteniendo constante el número inicial de individuos (10 individuos por tubo).

En baja densidad, la cantidad de medio de cultivo introducido en cada tubo de competencia fue de 1,30 ml; en la densidad media fue de 0,36 ml; y en alta densidad de 0,10 ml por tubo. Estas cantidades fueron elegidas en base a los resultados de un experimento preliminar en el que se investigó la intensidad de competencia originada al variar la cantidad de medio de cultivo por tubo de competencia (Figura 2.1). De esta manera, la cantidad elegida para representar nuestra alta densidad se caracterizaba por presentar en los experimentos preliminares una viabilidad promedio del 10%, mientras que la densidad intermedia se caracterizaba por maximizar el cociente de la biomasa producida respecto a la cantidad de medio invertido (lo que denominamos eficiencia en biomasa). Por último, la cantidad utilizada en baja densidad fue elegida porque, a partir de ella, aunque se incrementase la cantidad de medio de cultivo invertido por tubo, la biomasa de pupas aumentaba sólo marginalmente. No obstante, y dado que en las dos primeras repeticiones del experimento factorial final fue frecuente que ningún individuo consiguiese alcanzar la pupación en los tubos de competencia a alta densidad, en la tercera repetición se decidió reducir muy ligeramente la intensidad de competencia existente en estas condiciones, utilizando 0,15 ml de medio de cultivo por tubo en vez de 0,10 ml para definir las condiciones de máxima competencia.



**Figura 2.1.** Experimento preliminar realizado para elegir las densidades de población a utilizar en los experimentos de selección y factorial. Se representa la producción media por tubo de competencia ( $n=60$ ) obtenida al variar la cantidad de medio introducida en cada tubo. En cada tubo de competencia fueron introducidas inicialmente diez larvas de no más de un día de edad y descendientes de una misma pareja. Se indican los valores medios obtenidos para la biomasa de pupas, la eficiencia en biomasa (producción de biomasa/cantidad de medio invertida), el número de pupas y el peso promedio de pupa por tubo.

#### 2.4 - EXPERIMENTO DE SELECCIÓN

Cada una de las tres repeticiones del experimento de selección realizadas se inició con la recogida, a lo largo de 3 días consecutivos, de 360 pupas macho y 360 pupas hembra procedentes de la población base. Las pupas recogidas fueron apareadas aleatoriamente, introduciendo cada pareja en un tubo de mantenimiento y obteniendo, de esta manera, 360 parejas con las cuales se establecieron las seis líneas de las que constó cada repetición del experimento: tres líneas de selección, que diferían en la densidad a la que se mediría el carácter seleccionado, y cada una de ellas con una línea control. De

las 60 parejas que constituían cada línea, se eligieron aleatoriamente las 50 parejas que participarían en la selección, mientras que las diez parejas restantes se constituyeron como parejas de reserva, con el objeto de ser utilizadas solamente en el caso de que alguna de las 50 parejas “titulares” fracasase a la hora de producir la descendencia necesaria para continuar en el experimento.

Entre dos y cuatro días después de la emergencia de los adultos, se trasladó a cada una de las parejas desde su tubo de mantenimiento a un tubo de puesta, donde permanecieron durante 24 horas. Al cabo de este tiempo las parejas fueron devueltas a sus tubos de mantenimiento, procediendo a continuación (25-26 horas después del inicio del periodo de puesta) a transferir la descendencia de los tubos de puesta a tubos de competencia para dar comienzo al proceso de evaluación respecto al carácter seleccionado (ver más abajo “Evaluación en los tubos de competencia”). Se intentó evitar que las parejas de adultos permaneciesen en los tubos de puesta por un tiempo mayor del indicado, dado que, de ser así, las larvas descendientes más jóvenes dispondrían de una desventaja inicial muy grande respecto de sus parientes menos jóvenes a la hora de competir, ya que diferencias mayores en la edad de las larvas provocarían diferencias importantes en su tamaño inicial (Bakker, 1961).

Las parejas de adultos permanecieron en los tubos de mantenimiento mientras tenía lugar el proceso de evaluación de su progenie en los tubos de competencia, y hasta que, en base a los resultados de esta evaluación, se hubo determinado qué parejas serían las parejas reproductoras de la siguiente generación. Con el objeto de evitar el solapamiento de generaciones entre una pareja y sus descendientes adultos en los tubos de mantenimiento, situación que conduciría a la pérdida de identificación de los progenitores, durante el tiempo que duraba la evaluación en los tubos de competencia las parejas de adultos eran transferidas en dos ocasiones distintas a nuevos tubos de mantenimiento (esto se hacía en concreto a los seis y a los ocho días siguientes al establecimiento de los tubos de competencia). Posteriormente, entre 14 y 17 días después del establecimiento de los tubos de competencia, se recogía y

sexaba (en fase de pupa) a la descendencia de cada pareja producida en su tubo de mantenimiento más reciente, y estos descendientes (como mínimo, seis pupas macho y seis pupas hembra de cada pareja) eran introducidos en nuevos tubos de mantenimiento separados por sexo (creándose por consiguiente dos nuevos tubos de mantenimiento por pareja), y permaneciendo así hasta la finalización de la evaluación en los tubos de competencia. En definitiva, como consecuencia del diseño del experimento, se disponía de descendencia de cada pareja en dos tipos de tubos: la descendencia que se desarrollaba en los tubos de competencia, utilizada solamente para la evaluación de los progenitores, y la descendencia que se producía en los tubos de mantenimiento, la cual serviría para reponer a la población constituyendo los reproductores de la siguiente generación.

*2.4.1. Evaluación en los tubos de competencia: Medición del carácter objeto de selección*

El proceso de evaluación de las parejas tenía lugar de la siguiente manera: De cada tubo de puesta se recogían diez larvas (de no más de 1 día de edad) y se introducían en un tubo de competencia utilizando una aguja enmangada; en el caso de que el número de larvas disponibles por pareja fuese menor de diez, se completaba hasta éste con el número necesario de huevos. Se anotó el número de huevos puestos por cada hembra durante el día de puesta. Las parejas con menos de diez descendientes en su tubo de puesta eran eliminadas y sustituidas por una de las diez parejas de reserva, escogida aleatoriamente. Como resultado de este proceso se obtenían 50 tubos de competencia por línea, cada uno de ellos conteniendo diez descendientes de una misma pareja.

En los tubos de competencia así obtenidos tenía lugar entonces la evaluación de las parejas en función de la biomasa de su progenie o "biomasa por tubo", medida como la suma de los pesos de las pupas producidas en el tubo de competencia correspondiente a cada pareja. Para la medición de este carácter se revisaba diariamente cada tubo, procediéndose a pesar de forma individual cada una de las pupas producidas y utilizando para ello una microbalanza de hasta 0,1 mg de precisión (METTLER AJ100, Mettler Toledo).

La medición de una pupa se realizaba una vez que era posible distinguir en ella a través del *puparium* los ojos, las alas y las patas, y ya una vez oscurecida (a menos de 24 horas de la emergencia del imago). Las pupas ya medidas eran retiradas definitivamente del tubo, anotándose el peso de cada pupa y el día en el que se había realizado la medición. Este proceso se daba por finalizado cuando todas las larvas de los tubos de competencia habían pupado o muerto (alrededor de 20 días después de la recogida de huevos de los tubos de puesta).

En cada tubo, además de la biomasa total, se calculó la viabilidad de los individuos hasta el estadio de pupa, el tiempo medio de desarrollo y el peso medio de pupa por tubo de competencia. El tiempo de desarrollo de una pupa determinada se expresaba como el número de días transcurridos desde la fecha en la que se establecía su tubo de competencia hasta la fecha en la que se realizaba la medición de su peso. Todas las medidas de los diversos caracteres en el experimento (excepto el número de huevos puestos por hembra) se realizaron en la progenie de las parejas evaluadas, nunca en los progenitores directamente.

#### 2.4.2. Líneas de selección

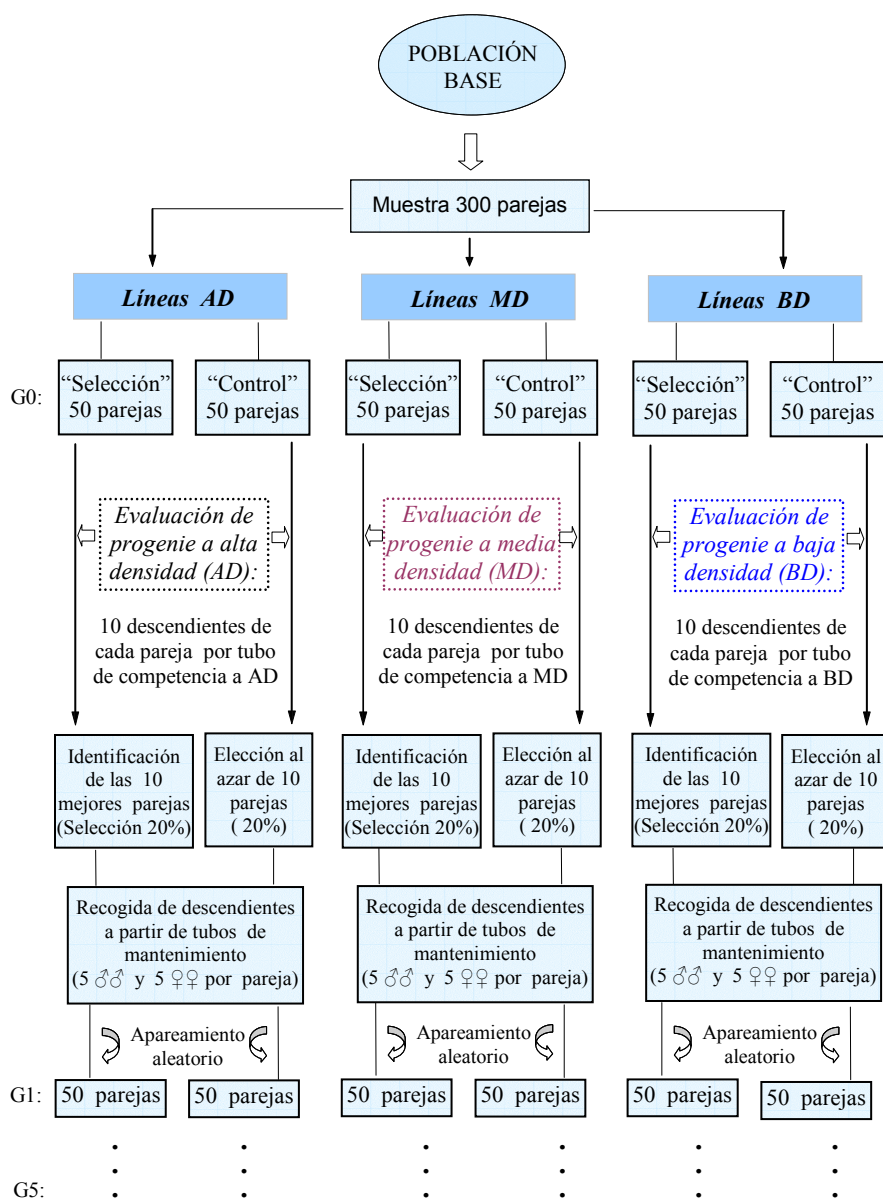
Las tres líneas de selección del experimento diferían en la densidad de población a la que se realizaba la evaluación de la progenie en los tubos de competencia. Había una **línea de alta densidad (línea AD)**, en la que el carácter seleccionado se medía en tubos de competencia a alta densidad; una **línea de densidad media (línea MD)**, en la que la biomasa se medía en tubos de competencia de densidad intermedia; y una **línea de baja densidad (línea BD)**, en la que la evaluación tenía lugar en los tubos de competencia de baja densidad. En cada línea de selección, y una vez finalizada la medición de los caracteres, se identificaba y seleccionaba como reproductores de la siguiente generación a las diez parejas de progenitores cuya progenie hubiera mostrado los mayores valores de biomasa por tubo de competencia. La proporción de individuos seleccionados como reproductores era por consiguiente del 20% en todas las líneas. Una vez identificadas las parejas reproductoras seleccionadas,

se procedía a obtener su descendencia a partir de aquella que había sido recogida en los tubos de mantenimiento más recientes y que había permanecido separada por sexos hasta este momento. En los tubos de mantenimiento, la cantidad de medio de cultivo era abundante, con lo que nos asegurábamos, por un lado, de obtener el número de descendientes necesario por cada pareja seleccionada y, por otro lado, de que los descendientes utilizados no hubiesen experimentado de forma directa los efectos de una competencia intensa. A partir de cada pareja seleccionada entonces, y con el objeto de mantener constante el número de reproductores a lo largo de las generaciones siguiendo el mismo esquema de selección, se recogían en cada línea 12 descendientes, seis machos y seis hembras vírgenes; esta descendencia constituía la población resultante de la primera generación de selección. De entre esta descendencia, y en cada línea, 50 machos y 50 hembras (cinco machos y cinco hembras procedentes de cada pareja seleccionada) eran apareados al azar, dando lugar a las 50 nuevas parejas por línea que participarían en la siguiente evaluación. El resto de la descendencia recogida (un macho y una hembra de cada pareja seleccionada) también se apareaba al azar dentro de cada línea, dando lugar a las diez parejas por línea que serían utilizadas como nuevas parejas "de reserva".

El procedimiento de selección seguido entre las generaciones 0 y 1 se repitió durante 5 generaciones consecutivas, con la única diferencia entre la primera generación de selección y las siguientes de que, mientras que en la generación inicial el emparejamiento de la descendencia tenía lugar en los tubos de mantenimiento durante el estadio de pupa, en las generaciones posteriores el emparejamiento tenía lugar directamente en los tubos de puesta ya como adultos (concretamente, a los 3-6 días de edad como adultos).

#### *2.4.3. Líneas de control*

Se estableció una línea de control para cada una de las líneas de selección y, por consiguiente, para cada densidad de población. La única diferencia en el desarrollo del experimento entre una línea de selección y su control fue que, en éste, la elección de las diez parejas reproductoras de la siguiente



**Figura 2.2.** Diseño del proceso de selección en la primera generación del experimento. El mismo proceso se repitió hasta realizar cinco generaciones de selección. Para mayor claridad, no se han incluido en el esquema las parejas “de reserva” establecidas, y que fueron utilizadas en el experimento sólo cuando alguna de las parejas “titulares” que participaban en el proceso de evaluación fallaba a la hora de producir descendencia.

generación se realizaba al azar, independientemente de su evaluación respecto al carácter seleccionado.

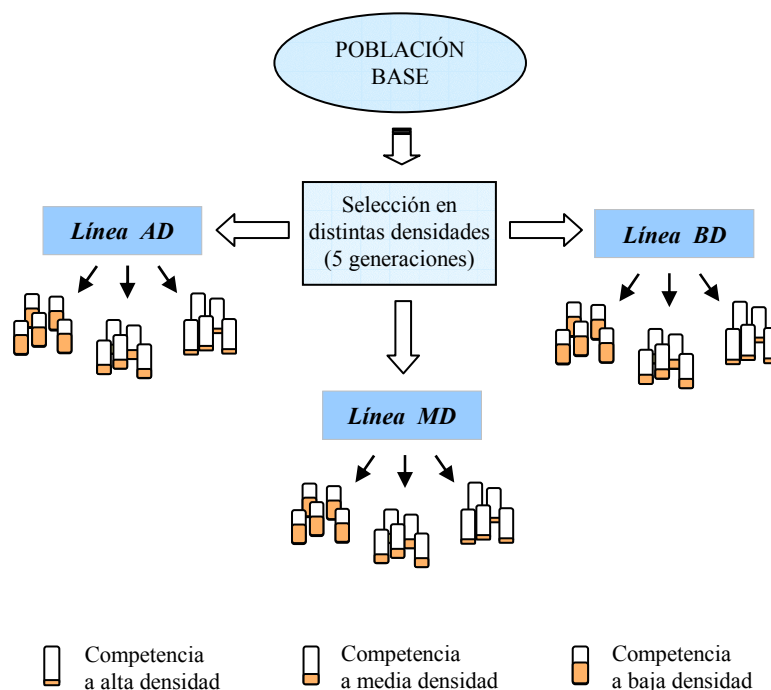
Tanto para la elección de las parejas reproductoras al azar en las líneas de control como para el apareamiento aleatorio de los individuos dentro de línea, se utilizaron dos programas informáticos desarrollados en BASIC.

Se realizaron tres repeticiones del experimento de selección, separadas entre sí por un intervalo de tiempo de aproximadamente 6 meses entre el final de una repetición y el comienzo de la siguiente. El experimento se llevó a cabo de forma simultánea para todas las líneas de una misma repetición, si bien los tubos de competencia correspondientes a la alta densidad y a la densidad intermedia se constituían durante un mismo día y los de baja densidad al día siguiente. En la Figura 2.2 se muestra un esquema del diseño del experimento de selección.

## **2.5 - EXPERIMENTO FACTORIAL**

Poniendo fin a cada repetición del experimento de selección, realizamos una comparación directa de las líneas seleccionadas resultantes (Figura 2.3). Este experimento final se llevó a cabo siguiendo un diseño factorial en el que se estudiaba el comportamiento de las tres líneas seleccionadas en cada una de las tres densidades de población utilizadas previamente en la selección; en las dos últimas repeticiones utilizamos además de las líneas seleccionadas una cuarta línea como control. Dado que las tres líneas control del experimento de selección eran *a priori* equivalentes, se eligió arbitrariamente utilizar el control de la línea AD en todas las comparaciones del experimento factorial.

Para este experimento, tanto en la primera como en la segunda repetición, se utilizaron 50 parejas de cada una de las líneas seleccionadas, las cuales eran descendientes directos de la parejas más productivas de la última generación de selección. En concreto, para dar comienzo a cada una de estas repeticiones, se recogieron seis descendientes machos y seis descendientes hembras



**Figura 2.3.** Conexión entre el primer y segundo experimento realizados en cada repetición.

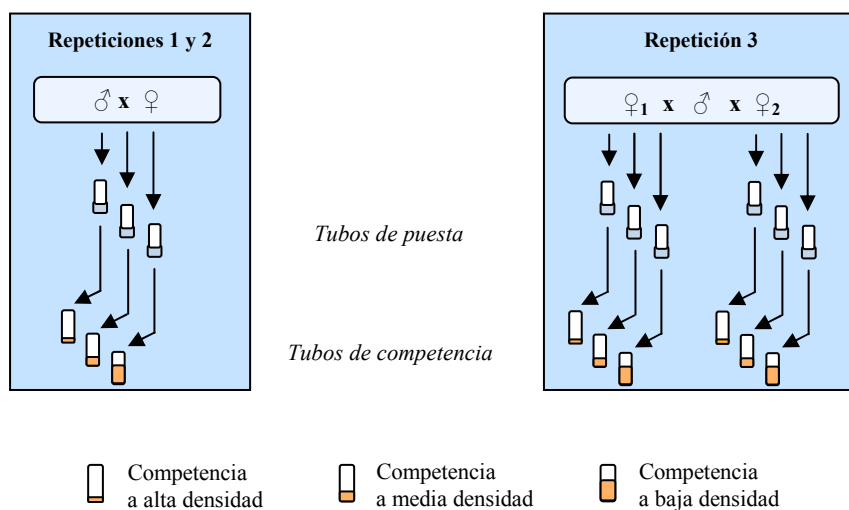
vírgenes de cada una de las diez parejas más productivas de la última generación de selección. En cada línea, la descendencia formada por 50 machos y 50 hembras (cinco machos y cinco hembras procedentes de cada una de las diez parejas más productivas) fue apareada al azar, dando lugar a las 50 nuevas parejas que participarían en el proceso de evaluación de progenie; el resto de la descendencia formada por un macho y una hembra de cada pareja también se apareó al azar, dando lugar a diez parejas por línea que serían utilizadas como parejas "de reserva". La progenie de las 50 nuevas parejas fue obtenida y evaluada en tubos de competencia siguiendo el mismo procedimiento que en el experimento de selección previo, con la diferencia de que ahora la progenie de una misma pareja era evaluada en cada una de las tres densidades de población. En definitiva, se obtenían tres muestras de la progenie de cada una de las parejas y se hacía crecer cada muestra en un tubo de competencia de densidad diferente. Como consecuencia de la mayor

laboriosidad que esto implicaba, el proceso de recogida y posterior siembra de huevos o larvas en los tubos de competencia tenía lugar en tres fechas distintas (es decir, se sometía a cada pareja a tres periodos de puesta diferentes, en concreto, cuando los individuos tenían 3-4 días de edad como adultos, a los 6-7 días de edad y a los 11-12 días de edad), estableciéndose de cada vez tubos de competencia a una determinada densidad (alta, media y baja, respectivamente). Con todas las líneas se trabajó simultáneamente, de forma que en un mismo día eran establecidos todos los tubos de competencia correspondientes a una única densidad independientemente de la línea de procedencia de la pareja.

En la tercera repetición, no obstante, el diseño del experimento factorial fue un poco diferente, ya que cada uno de los machos utilizados fue apareado con dos hembras de su misma línea, elegidas al azar pero evitando el apareamiento de un mismo macho con hembras hermanas entre sí. Debido a estos dobles apareamientos, el número de tubos a manejar se duplicó con respecto a las dos repeticiones anteriores, y, por este motivo, en esta última repetición se decidió no disponer de parejas de reserva. El apareamiento del macho con las dos hembras de su misma línea tenía lugar alternativamente con cada una de ellas, permaneciendo con una durante un día entero, y con la otra el día siguiente; de esta manera era posible mantener identificado a cada uno de los progenitores. Como resultado, a partir de cada macho se establecieron no uno sino dos tubos de competencia en cada densidad (uno por cada hembra), lo que permitió disponer de una estructura familiar de medios hermanos en esta repetición (Figura 2.4). Al igual que en las dos repeticiones anteriores, el proceso de puesta y recogida tuvo lugar a lo largo de diferentes fechas; sin embargo, en esta ocasión, y con el propósito de no confundir el efecto de la densidad con el efecto del día del establecimiento del tubo de competencia (que, además de posibles efectos ambientales aleatorios, podía incluir un efecto de la edad parental sobre los caracteres), se intentó que en un mismo día hubiera representantes de todas las líneas en las tres densidades (lo cual se hizo repartiendo los individuos de cada línea en tres grupos y asignando a cada grupo una densidad distinta por día); al mismo tiempo, se intentó que los dos tubos procedentes de un mismo macho pero distinta hembra y que eran

establecidos durante el mismo día correspondiesen a densidades diferentes. La ausencia de parejas de reserva condujo a que en la tercera repetición el número de machos que tras el apareamiento con las dos hembras daba lugar a la descendencia suficiente para su evaluación en las tres densidades oscilase entre 40 y 45 machos por línea, en lugar de los 50 machos evaluados en las otras dos repeticiones.

En cada densidad y repetición se midieron los mismos caracteres que en el experimento de selección, calculándose también la biomasa total por tubo, la viabilidad, el tiempo medio de desarrollo y el peso medio de pupa por tubo. Se contaron asimismo el número de huevos puestos por cada hembra en cada periodo de puesta.



**Figura 2.4.** Esquema del diseño de apareamiento de las parejas en el experimento factorial mediante el cual se obtenía la descendencia a evaluar. En cada tubo de competencia se sembraban inicialmente 10 descendientes de una misma pareja, procedentes todos de un mismo tubo de puesta. En la primera y segunda repetición, los descendientes evaluados entre densidades eran grupos de hermanos completos, mientras que en la tercera repetición se disponía además de grupos de medios hermanos.

## **2.6 - ANÁLISIS DE LOS DATOS**

El paquete informático de programas de análisis estadístico SAS (SAS Institute Inc., 1989) fue utilizado para el análisis de los datos obtenidos tanto en el experimento de selección como en el experimento factorial; para el análisis de los datos del experimento de selección fue utilizado además el programa informático MTGSAM (Van Tassell y Van Vleck, 1996). La representación gráfica de los resultados se realizó con el programa Microsoft Excel.

Algunos de los caracteres medidos, tales como el peso y el tiempo de desarrollo, se expresaban como medias familiares de hermanos completos, y por tanto podíamos esperar que su distribución se aproximase a una distribución normal, al menos cuando la competencia era más escasa. Por el contrario, dada su naturaleza, esto no era así en el caso de caracteres como la viabilidad (una proporción) o el número de huevos puestos por hembra (un recuento). No obstante, las desviaciones de la normalidad de los caracteres no fueron en general importantes (PROC UNIVARIATE; SAS) y, tras examinar diversas transformaciones de los datos, los resultados de los análisis fueron esencialmente los mismos. Por esta razón, y buscando una mayor simplicidad, los resultados que se muestran son los que corresponden a las variables sin transformar.

### *2.6.1. Varianzas genéticas y correlaciones en la población base*

Los datos obtenidos en el experimento de selección fueron utilizados para estimar los componentes de varianza y covarianza genética en la población base. El programa MTGSAM utilizado para ello resulta adecuado para conjuntos de datos multicarácter con una estructura genealógica, tal como lo es la obtenida a partir de las líneas seleccionadas en nuestro experimento. Este programa permitiría asimismo medir la precisión de las estimas mediante el uso de distribuciones posteriores; sin embargo, esto no se hizo así en nuestro caso debido a las limitaciones en la capacidad computacional, limitándonos

simplemente a calcular las estimas de los componentes de varianza mediante el método de Gauss-Seidel. El modelo estadístico usado incluyó los cuatro caracteres medidos (biomasa de la progenie, viabilidad, peso medio de pupa y tiempo de desarrollo medio por tubo de competencia) y, para cada carácter, generación como factor fijo y efecto materno como factor aleatorio adicional. Dado que los individuos progenitores en la estructura genealógica nunca fueron medidos directamente, este modelo consideraba en la práctica un “hijo promedio” ficticio, que sería el único de los descendientes de cada pareja del cual se dispondría de información fenotípica. Para cada combinación de repetición y densidad se llevó a cabo un análisis independiente y, posteriormente, se utilizó la varianza de las estimas obtenidas para cada repetición como varianza del error empírico en los análisis de varianza realizados con el objeto de probar diferencias en las estimas entre densidades.

En el caso del análisis de las correlaciones entre pares de caracteres ( $r$ ), los valores obtenidos fueron previamente transformados según una función  $z$ , desarrollada por R.A. Fisher, donde

$$z = \frac{1}{2} \ln\left(\frac{1+r}{1-r}\right);$$

esta función tiene la ventaja de presentar una distribución similar a la normal frente a la distribución sesgada de los valores de  $r$  (Sokal y Rohlf, 1995; p. 575).

#### 2.6.2. Respuesta de los caracteres: Experimento de Selección

En cada generación, la respuesta a la selección se midió como la diferencia entre la media de una línea de selección y la media de su línea de control correspondiente. Realizamos un análisis de regresión (PROC REG; SAS) de la respuesta de los caracteres en cada densidad sobre el número de generación. Por motivos no conocidos, en la última generación de selección de la primera repetición, ninguno de los tubos de competencia a alta densidad en la línea de control dio lugar a pupas viables, por lo que la respuesta en alta densidad en esta repetición y generación no fue estimada para el peso de pupa ni para el tiempo de desarrollo; en este caso, la respuesta promedio de estos caracteres

en la última generación de selección se calculó promediando los valores obtenidos en la segunda y tercera repetición. Por otro lado, debido a la elevada mortalidad existente en general en los tubos de competencia a alta densidad, el número de tubos de competencia con valores de viabilidad diferentes de 0 en la primera repetición en la línea AD fue menor de 10 tanto en la generación inicial como en la segunda generación de selección, haciendo necesario en ambos casos elegir al azar a una y a dos parejas, respectivamente, como parejas reproductoras de la siguiente generación; esta situación redujo ligeramente en la práctica los diferenciales de selección ejercidos en la línea AD en la primera repetición, contribuyendo a la variación en los diferenciales de selección que se observará en los resultados. El efecto del diferencial de selección acumulado sobre la media de los caracteres se estudió mediante análisis de covarianza (PROC GLM; SAS) en cada repetición y en el conjunto de las repeticiones, con el diferencial acumulado como covariable. El modelo inicial incluía densidad como factor fijo y, en el caso del análisis conjunto de las tres repeticiones, repetición como factor aleatorio, además de todas las interacciones posibles. Posteriormente, las interacciones con un nivel de significación  $P > 0,25$  (Kirk, 1982) eran eliminadas del modelo definitivo, quedando incluidas en el error.

### 2.6.3. *Respuesta de los caracteres: Experimento factorial*

El experimento factorial final consistió en una comparación de las líneas de selección entre sí que permitía estudiar las consecuencias de la selección realizada a diferentes densidades. Las tres repeticiones fueron analizadas por separado ya que, como se explicó anteriormente, la estructura de los datos era algo diferente: la primera repetición no incluía una línea de control y sólo la tercera repetición incluía datos de medios hermanos. Los resultados en cada repetición se analizaron mediante un análisis de varianza univariable (PROC GLM; SAS), en el que se consideraba para cada carácter: la línea de selección, la densidad de población y su interacción como factores fijos, así como la familia anidada dentro de línea como efecto aleatorio (en el caso de las repeticiones 1 y 2, el efecto de la familia correspondía al de la pareja; en la repetición 3, el efecto de la familia correspondía al efecto del macho y al

efecto de la hembra anidado dentro del macho). En este análisis inicial, el efecto promedio de la línea proporcionaría una medida de la respuesta a la selección.

Adicionalmente, se hizo una prueba más directa de la respuesta a la selección sustituyendo en el modelo de análisis inicial el efecto de la línea por una variable de tratamiento, la cual tomaba el valor de 0 en el caso de las medidas de los caracteres hechas en la línea control en las tres densidades, y el valor de 1 para aquellas medidas hechas en las líneas seleccionadas cuando eran evaluadas a su respectivas densidades de selección. De esta manera comparábamos la línea de control con las líneas de selección evaluadas a sus respectivas densidades. En este análisis, todos los datos que tenían valores no definidos para la correspondiente variable de tratamiento (como eran, en este caso, las medidas hechas en las líneas de selección cuando éstas eran evaluadas a una densidad diferente de la suya) eran eliminados.

#### 2.6.4. *Adaptación diferencial a las densidades de selección*

La adaptación diferencial de cada línea a su densidad de selección se estudió sustituyendo el término de la interacción entre densidad y línea en nuestro modelo básico de análisis de varianza del experimento factorial por una variable de tratamiento. En este análisis, la variable de tratamiento tomaba el valor de 1 para aquellas medidas de los caracteres hechas en las líneas de selección cuando eran evaluadas a sus respectivas densidades de selección, y el valor de 0 para aquellas hechas en las mismas líneas de selección cuando eran evaluadas a las densidades de población que no eran la suya; los datos de la línea de control no eran considerados en este análisis. Un efecto significativo de la variable de tratamiento indicaría que las poblaciones presentaban una ventaja en su densidad de selección y que, por tanto, habían llegado a adaptarse diferencialmente a esa densidad. La ausencia de efecto indicaría que las respuestas a la selección obtenidas a una densidad eran extensibles al resto de densidades.

### 2.6.5. *Tradeoffs: comparaciones con la línea de control*

El hecho de encontrar una ventaja de las líneas seleccionadas en sus respectivas densidades de selección no constituiría por sí mismo una evidencia de *tradeoff* entre densidades. Este resultado podría esperarse igualmente si simplemente la base genética de la adaptación a una densidad fuese independiente de la base genética de la adaptación a otra densidad. Por el contrario, sí constituiría una evidencia de *tradeoff* el hecho de que la adaptación a una densidad causase una "mala" adaptación a otra densidad, indicando un coste en la adaptación a condiciones particulares (Bell y Reboud, 1997; Kassen, 2002). Por este motivo, realizamos una nueva prueba o *test* sustituyendo el efecto de la línea en el modelo de análisis básico del experimento factorial por una variable de tratamiento, a la que le asignamos el valor de 1 si las medidas estaban hechas en una línea evaluada a densidades distintas de aquella en la que había sido seleccionada, y le asignamos el valor de 0 a las medidas hechas en la línea de control en esas mismas densidades (las medidas hechas en las líneas seleccionadas evaluadas a sus propias densidades de selección no eran por tanto consideradas en esta ocasión). Cualquier ventaja de la línea de control (variable de tratamiento 0) indicaría la existencia de *tradeoffs*.

De aquí en adelante denominaremos "análisis detallados" a las tres pruebas anteriores realizadas en el experimento factorial en las que se utilizaba una variable de tratamiento: *test* para la respuesta a la selección, *test* para la adaptación diferencial y *test* para la existencia de *tradeoffs*. En las comparaciones comprendidas en estos análisis detallados, todas las densidades de población contribuían en la misma proporción a los dos niveles de tratamiento implicados. En el caso del carácter "número de huevos", los resultados de los análisis detallados no se muestran porque las diferentes líneas seleccionadas no experimentaban diferencias entre densidades en el proceso de puesta de huevos, y los posibles cambios en este carácter entre líneas se pondrían de manifiesto simplemente a través del análisis de varianza básico.

#### 2.6.6. *Tradeoffs: correlaciones entre densidades*

Los análisis detallados ofrecían menos potencia para detectar un *tradeoff* que para detectar una adaptación diferencial de las líneas. Esto era así porque el *test* anterior para probar la existencia de *tradeoffs* implicaba comparaciones entre las líneas seleccionadas y sus controles, los cuales tenderían a presentar valores intermedios para la mayoría de los caracteres; sin embargo, las pruebas hechas para probar la adaptación diferencial comparaban las diferentes líneas de selección entre sí, las cuales podían tender a presentar valores extremos en distintas direcciones. Como una prueba alternativa para detectar la presencia de *tradeoffs* no basada en los datos de la línea control, usamos la repetición 3 (la más completa porque incluía datos de familias de medios hermanos) para estimar la correlación dentro de línea entre medidas del mismo carácter hechas a diferentes densidades, de forma que si las mejores familias a una cierta densidad tendían a ser las peores en otra, esta correlación sería negativa y revelaría un *tradeoff* entre densidades. Calculamos en concreto la correlación entre medias de familias de medios hermanos medidas a diferentes densidades porque esta correlación proporciona información útil sobre el signo y significación de las covarianzas genéticas subyacentes, y por consiguiente, de *tradeoffs* genéticos, al basarse en estimas insesgadas de estas covarianzas (Lynch y Walsh, 1998, pp. 637, 641). Las pruebas de significación para la correlación entre las medias de grupos de medios hermanos ofrecen *test* conservadores para la existencia de covarianza genética. Esto es así porque las desviaciones estándar de las medias familiares en el denominador de estas correlaciones incluyen, además de la correspondiente variación en los efectos genéticos entre machos, aquella causada por el muestreo de las hembras y los efectos ambientales, de forma que las correlaciones están sesgadas hacia 0.

Para el cálculo de esta correlación en nuestro experimento utilizamos solamente machos con datos perfectamente equilibrados, es decir, apareados con dos hembras y cada una de ellas con progenie en cada densidad.

### 2.6.7. Plasticidades

Dado que diferentes muestras de la progenie de las hembras del experimento factorial eran evaluadas a diferentes densidades, era posible medir la respuesta de cada carácter a la variación en la densidad de población y, por consiguiente, la plasticidad fenotípica. La plasticidad fue calculada para cada carácter como la pendiente de la regresión lineal del valor de ese carácter sobre la densidad de población (PROC REG; SAS). Sólo las hembras que poseían observaciones en las tres densidades fueron usadas en estos cálculos, por lo cual los resultados que se muestran en el trabajo corresponden sólo a las plasticidades calculadas en la repetición 3 (ya que ésta era la única repetición en la que se disponía de datos en las tres densidades). Como resultado de estos cálculos se disponía de una observación por hembra de la plasticidad para cada carácter (es decir, dos observaciones por macho); con estas observaciones realizamos entonces un análisis de varianza para probar diferencias en la plasticidad entre líneas para cada carácter. El modelo utilizado incluyó el efecto de la línea de procedencia como factor fijo y el del macho anidado dentro de línea como factor aleatorio. Un efecto significativo del macho anidado dentro de línea pondría en evidencia la existencia de varianza genética en plasticidad y podría permitir estimar la heredabilidad de la plasticidad de los caracteres.



---



---

**RESULTADOS**

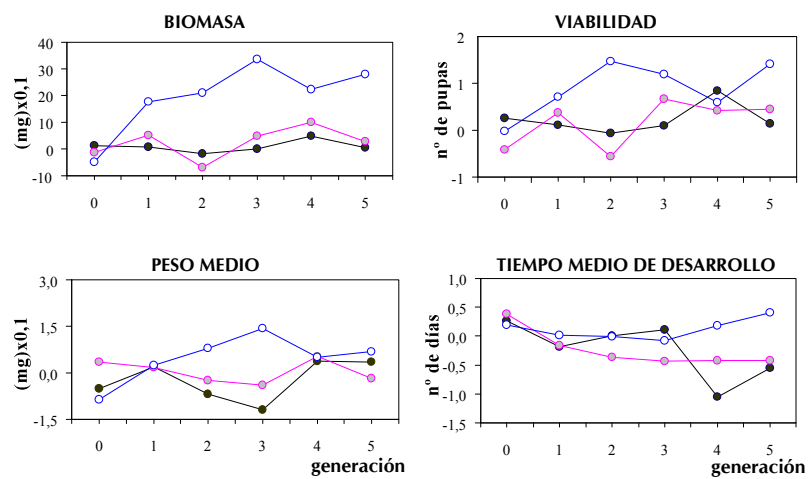

---



---

**3.1 - EXPERIMENTO DE SELECCIÓN***3.1.1. Respuesta a la selección*

La respuesta promedio obtenida en cada carácter en las tres repeticiones del experimento de selección se representa en la Figura 3.1. Los cambios producidos en la media de los caracteres, cuando se midieron mediante análisis de regresión de la respuesta sobre el número de generación en cada densidad, no fueron en general significativos (Tabla 3.1).



**Figura 3.1.** Evolución promedio de cada carácter en las tres repeticiones del experimento de selección. En el eje vertical se representa el promedio de las diferencias entre una línea de selección y su línea de control correspondiente. Las líneas seleccionadas a alta, intermedia y baja densidad aparecen representadas por círculos negros, grises y blancos, respectivamente.

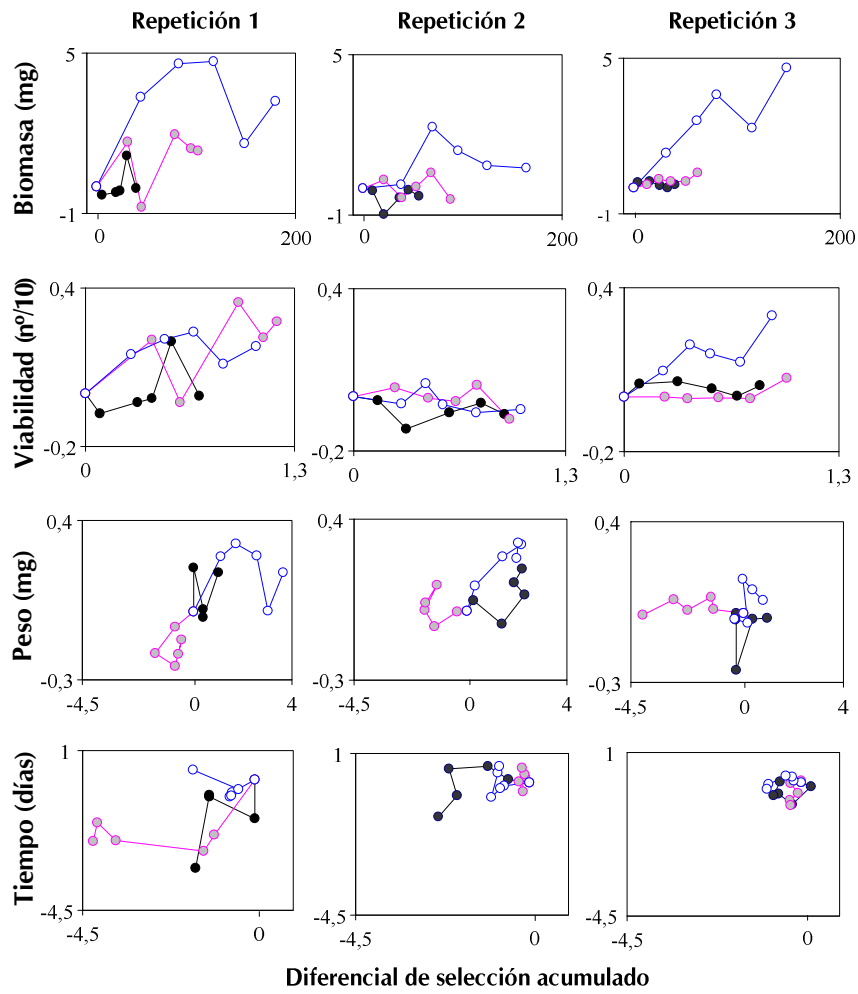
RESULTADOS – Experimento de selección

**Tabla 3.1.** Valores de la pendiente en el análisis de regresión de la respuesta promedio en las tres repeticiones del experimento sobre el número de generación (valor  $\pm$  error estándar). La respuesta fue calculada utilizando los valores medios de una línea seleccionada desviados de los valores medios de su línea de control correspondiente. Los valores significativos ( $P < 0,05$ ) en el análisis de regresión se indican en negrita.

Densidades	BIOMASA	VIABILIDAD	PESO MEDIO	TIEMPO MEDIO
Alta	0,31 $\pm$ 0,585	0,05 $\pm$ 0,080	0,13 $\pm$ 0,162	-0,19 $\pm$ 0,091
Media	1,04 $\pm$ 1,041	0,16 $\pm$ 0,110	-0,05 $\pm$ 0,093	<b>-0.14 <math>\pm</math> 0,050</b>
Baja	4,11 $\pm$ 2,659	0,18 $\pm$ 0,122	0,26 $\pm$ 0,156	0,04 $\pm$ 0,042

En la Figura 3.2 se representa la respuesta de cada uno de los caracteres frente al diferencial de selección aplicado en cada densidad y repetición. Observamos notables diferencias entre densidades en los diferenciales de selección aplicados en biomasa, lo cual indicaba el cambio de la varianza fenotípica de este carácter con la densidad. En concreto, la varianza fenotípica de la biomasa tendió a ser mayor al disminuir la densidad, y esto contribuyó a un mayor incremento en la media de este carácter en la densidad más baja de población (Figura 3.1). Especialmente evidentes resultaron además las diferencias entre densidades en el signo del diferencial de selección ejercido en el peso medio de pupa (Figura 3.2); éste tendió a ser negativo en la densidad intermedia pero positivo tanto en alta como en baja densidad. Esta situación reflejaba claramente la existencia de un cambio en el signo de la correlación fenotípica entre el peso medio y la biomasa en la densidad intermedia, lo cual, no obstante, no parecía reflejarse en el cambio del peso medio durante la selección (Figura 3.1). Los diferenciales de selección aplicados en los restantes caracteres indicaban que la correlación fenotípica existente entre la viabilidad de los individuos y la biomasa era importante y positiva en las tres densidades, y que, por el contrario, la relación entre el tiempo de desarrollo y la biomasa tendía en general a ser negativa o, en baja densidad, muy escasa.

Los resultados del análisis del efecto del diferencial de selección en la respuesta promedio de los caracteres se resumen en la Tabla 3.2. El efecto



**Figura 3.2.** Respuesta de cada carácter frente al diferencial de selección aplicado en cada densidad y repetición. Los diferenciales de selección acumulados se muestran sobre el eje horizontal y la media de los caracteres sobre el eje vertical. Se toma como valor 0 el de la población base de la que procedían las diferentes líneas. Las líneas seleccionadas a alta, intermedia y baja densidad aparecen representadas por círculos negros, grises y blancos, respectivamente.

RESULTADOS – Experimento de selección

**Tabla 3.2.** *Análisis de covarianza de la respuesta acumulada sobre el diferencial de selección acumulado (difac) a través de densidades.* Se excluyeron del modelo aquellas interacciones cuyo nivel de significación fue  $>0,25$  en un análisis preliminar realizado usando el modelo completo con todas las interacciones. En el caso de la biomasa, el peso medio y el tiempo medio de desarrollo, ninguna de las interacciones fue significativa ( $P > 0,25$ ), por lo que se eliminaron del modelo. Se ha querido señalar no obstante el resultado del análisis inicial (que incluía todas las interacciones posibles) para el caso concreto de la interacción de la densidad por el diferencial acumulado (Den x difac). En la segunda mitad de la tabla, y dada la interacción significativa que encontramos entre repetición y diferencial acumulado (rep x difac) en la viabilidad ( $P < 0,01$ ), se muestra el resultado del análisis realizado en este carácter tanto en el conjunto de las repeticiones como en cada repetición por separado. Para cada factor se indican los valores de F y los grados de libertad (g.l.).

Fuente	BIOMASA		PESO MEDIO		TIEMPO MEDIO	
	g.l.	F	g.l.	F	g.l.	F
Densidad	2	9,67***	2	3,79*	2	3,15
Repetición	2	6,86 **	2	1,92	2	9,89***
Difac	1	13,52***	1	2,49	1	13,25***
error	48		47		47	
Den x difac	2	0,60	2	0,22	2	0,46
error	36		35		35	

VIABILIDAD			Por repetición				
Fuente	g.l.	F	Fuente	g.l.	F	F	F
Densidad	2	5,32**	Densidad	2	0,64	0,90	0,76
Repetición	2	0,14	Difac	1	5,07*	2,83	12,51**
Difac	1	7,64**	Den x difac	2	0,28	0,07	6,86*
Rep x difac	2	7,07**	error	12			
error	46						
Den x difac	2	0,49					
error	36						

\* $0,01 \leq P < 0,05$ ; \*\* $0,001 \leq P < 0,01$ ; \*\*\* $P < 0,001$

significativo del diferencial de selección aplicado en biomasa ponía de manifiesto la respuesta de este carácter a la selección. A su vez, observamos cierta respuesta correlacionada en la viabilidad de los individuos y en el tiempo de desarrollo. Por el contrario, no encontramos una respuesta clara a la selección en el peso promedio en el conjunto de las tres densidades.

Sólo en el caso de la viabilidad se observó una interacción significativa entre el efecto de la repetición y el diferencial de selección (Tabla 3.2), reflejo probablemente de la respuesta más tenue de este carácter en la segunda repetición (Figura 3.2).

Por otra parte, aunque la representación gráfica de los resultados (Figuras 3.1 y 3.2) sugería diferencias entre densidades en la respuesta de la mayoría de los caracteres, sólo en la viabilidad encontramos una interacción significativa entre el diferencial de selección aplicado y la densidad (repetición 3, Tabla 3.2), indicando diferencias entre densidades únicamente en la respuesta correlacionada de este carácter. La falta de significación de esta interacción para la biomasa pudo deberse a la heterogeneidad de varianzas entre densidades que observamos en este carácter en el experimento (p. 56, Tabla 3.4) y que hacía que, en su caso, el análisis de los datos considerando las tres densidades en conjunto fuese sólo aproximativo. Cuando se analizó el efecto del diferencial de selección en la respuesta de los caracteres considerando los datos de cada densidad por separado (Tabla 3.3), encontramos que la biomasa respondía significativamente a la selección sólo en baja densidad. La heredabilidad realizada de este carácter tendía de hecho a disminuir cuando la densidad era mayor (véanse las diferencias en la inclinación de las líneas correspondientes a la biomasa en las distintas densidades representadas en la Fig. 3.2), de acuerdo con el incremento más apreciable y relativamente consistente producido en la biomasa de pupas en la densidad más baja de población (Figura 3.1). En las otras dos densidades, la respuesta de la biomasa fue escasa y poco clara, especialmente a alta densidad.

La respuesta en biomasa en baja densidad se debió en su mayor parte a un cambio en viabilidad (Tabla 3.3). El tiempo de desarrollo, por su parte, parecía

RESULTADOS – Experimento de selección

**Tabla 3.3.** *Análisis de covarianza de la respuesta acumulada sobre el diferencial de selección acumulado en cada densidad de población (alta, media y baja). En el modelo utilizado se incluyó la repetición como efecto aleatorio, el diferencial acumulado (difac) como covariable y la interacción entre ambos factores (rep x difac). Se indican los valores de F y los grados de libertad (g.l.) correspondientes a cada factor considerado en el modelo.*

Fuente	BIOMASA		VIABILIDAD		PESO MEDIO		TIEMPO MEDIO	
	g.l.	F	g.l.	F	g.l.	F	g.l.	F
<b>Alta</b>								
Repetición	2	0,53	2	0,70	2	1,06	2	0,54
Difac	1	0,30	1	0,51	1	1,20	1	1,46
Rep x difac	2	0,50	2	0,97	2	0,01	2	0,36
error	12		12		11		11	
<b>Media</b>								
Repetición	2	0,01	2	0,14	2	1,04	2	2,65
Difac	1	1,36	1	2,11	1	1,64	1	0,31
Rep x difac	2	0,99	2	3,12	2	1,62	2	0,33
error	12		12		12		12	
<b>Baja</b>								
Repetición	2	0,72	2	0,59	2	0,70	2	2,11
Difac	1	6,04*	1	6,65*	1	2,20	1	0,01
Rep x difac	2	1,20	2	4,55*	2	1,74	2	0,80
error	12		12		12		12	

\* $0,01 \leq P < 0,05$ ; \*\* $0,001 \leq P < 0,01$ ; \*\*\* $P < 0,001$

disminuir tanto en la línea seleccionada a la densidad intermedia como en la seleccionada a alta densidad (Figura 3.1); sin embargo, las diferencias entre densidades en la respuesta correlacionada de este carácter no fueron claras (ver “den x difac” para Tiempo medio en Tabla 3.2). La respuesta significativa en el tiempo de desarrollo observada al considerar los datos de las tres densidades en conjunto desapareció cuando se consideraron los datos obtenidos en cada densidad por separado (Tabla 3.3). Posiblemente, debido a que al analizar cada una de las densidades por separado el número de

observaciones utilizado fue menor, éste no habrá sido suficiente para detectar como significativa la ligera respuesta negativa que tendía a producirse en el tiempo de desarrollo a altas densidades (Figura 3.1).

### 3.1.2. *Varianzas genéticas y correlaciones en la población base*

Las estimas de varianzas genéticas, de heredabilidades y de varianzas fenotípicas, junto con las medias de los caracteres medidos en la generación inicial del experimento, se muestran en la Tabla 3.4. Como era de esperar, la reducción de la cantidad total de alimento disponible en los tubos de competencia provocó que un menor número de individuos llegase a pupar, que el peso promedio disminuyese y, a la vez, que el tiempo de desarrollo aumentase (Bakker, 1961; Gebhardt y Stearns, 1993a; Lefranc y Bundgaard, 2000a).

La varianza fenotípica de los caracteres tendió a ser mayor en baja densidad excepto en el caso del peso promedio. La mayor varianza fenotípica de la biomasa en baja densidad explicaba los mayores diferenciales de selección observados en estas condiciones (Figura 3.2). Por su parte, la varianza genética aditiva y la heredabilidad alcanzaron valores significativamente más altos a baja densidad de población para los cuatro caracteres medidos. Las diferencias en varianza podrían deberse simplemente a un efecto de escala; por ello, utilizando las estimas de la varianza aditiva y las medias de los caracteres estimadas en cada densidad se calcularon los coeficientes de variación genética aditiva ( $CV_A$ ), los cuales permitían hacer comparaciones más informativas de la variabilidad de los caracteres y de su *evolubility* (Houle, 1992) en las diferentes densidades. Fue la densidad de población más alta la que presentó los mayores valores de  $CV_A$  para biomasa, viabilidad y peso promedio. Por el contrario, fue en la densidad intermedia donde los caracteres tendieron a mostrar las estimas más bajas de heredabilidad y de coeficiente de variación aditiva.

El efecto de la densidad de población fue significativo con menos frecuencia cuando éste se midió sobre las correlaciones entre caracteres (Tabla

RESULTADOS – Experimento de selección

**Tabla 3.4.** Medias fenotípicas, varianzas genéticas aditivas, heredabilidades, coeficientes de variación aditiva y varianzas fenotípicas en la población base estimados en el promedio de las repeticiones en cada carácter. Los valores F que se indican corresponden a los análisis de varianza del efecto de la densidad de población, en los que se utilizaron como observaciones las estimas obtenidas en las tres repeticiones en cada densidad. En aquellos casos en los que el test de la F máxima mostró que las varianzas dentro de densidad eran heterogéneas, los test F fueron sustituidos por aproximaciones ji-cuadrado ( $X^2$ ) obtenidas mediante el test de Kruskal-Wallis. Las medias con diferentes superíndices fueron significativamente diferentes entre sí (Test de Tukey para la comparación de medias entre densidades), pero esta información puede darse solamente para los análisis de varianza. (Los valores de las medias en viabilidad se dan en tanto por uno)

	BIOMASA	VIABILIDAD	PESO MEDIO	TIEMPO MEDIO
<b>Media</b>				
Alta	2,550 <sup>a</sup>	0,044 <sup>a</sup>	5,676 <sup>a</sup>	17,366
Media	42,752 <sup>b</sup>	0,504 <sup>b</sup>	8,819 <sup>b</sup>	13,345
Baja	91,213 <sup>c</sup>	0,647 <sup>b</sup>	14,049 <sup>c</sup>	10,195
	$F_{2,6} = 128,66^{***}$	$F_{2,6} = 71,06^{***}$	$F_{2,6} = 78,29^{***}$	$X^2_2 = 7,20^*$
<b>V<sub>A</sub></b>				
Alta	2,099	0,352 <sup>a</sup>	1,458 <sup>a</sup>	1,414 <sup>a</sup>
Media	20,750	0,526 <sup>a</sup>	1,304 <sup>a</sup>	0,916 <sup>a</sup>
Baja	183,614	2,489 <sup>b</sup>	2,051 <sup>b</sup>	3,956 <sup>b</sup>
	$X^2_2 = 7,20^*$	$F_{2,6} = 113,77^{***}$	$F_{2,6} = 12,16^{**}$	$F_{2,6} = 52,87^{***}$
<b>h<sup>2</sup></b>				
Alta	0,052 <sup>a</sup>	0,187 <sup>a,b</sup>	0,376 <sup>a</sup>	0,438 <sup>a,b</sup>
Media	0,088 <sup>a,b</sup>	0,111 <sup>a</sup>	0,313 <sup>a</sup>	0,416 <sup>a</sup>
Baja	0,152 <sup>b</sup>	0,290 <sup>b</sup>	0,576 <sup>b</sup>	0,583 <sup>b</sup>
	$F_{2,6} = 5,39^*$	$F_{2,6} = 8,16^*$	$F_{2,6} = 12,68^{**}$	$F_{2,6} = 6,81^*$
<b>CV<sub>A</sub>(%)</b>				
Alta	25,13	54,24	48,70	16,10 <sup>a,b</sup>
Media	9,53	12,92	13,33	7,97 <sup>a</sup>
Baja	13,16	21,97	10,50	22,30 <sup>b</sup>
	$X^2_2 = 7,20^*$	$X^2_2 = 7,20^*$	$X^2_2 = 6,49^*$	$F_{2,6} = 6,18^*$
<b>V<sub>p</sub></b>				
Alta	44,486	1,935 <sup>a</sup>	3,874	3,244 <sup>a</sup>
Media	272,772	4,878 <sup>b</sup>	4,920	2,356 <sup>a</sup>
Baja	1226,108	9,137 <sup>c</sup>	3,609	6,769 <sup>b</sup>
	$X^2_2 = 7,20^*$	$F_{2,6} = 29,33^{***}$	$F_{2,6} = 3,13$	$F_{2,6} = 24,80^{**}$

\*0,01 ≤ P < 0,05; \*\*0,001 ≤ P < 0,01; \*\*\*P < 0,001

**Tabla 3.5.** Promedios de las estimas de correlaciones genéticas ( $r_G$ ) y fenotípicas ( $r_P$ ) entre caracteres (biomasa: B; viabilidad: V; peso medio de pupa: P; tiempo medio de desarrollo: T) en las tres repeticiones del experimento de selección. Los valores de F que se indican corresponden al análisis de varianza del efecto de la densidad de población sobre cada estadístico, en el que se utilizaron como observaciones las estimas obtenidas en las tres repeticiones a cada densidad. Las medias con diferentes superíndices fueron significativamente diferentes entre sí (Test de Tukey para la comparación de medias entre densidades).

	<b>B-V</b>	<b>B-P</b>	<b>B-T</b>	<b>V-P</b>	<b>V-T</b>	<b>P-T</b>
<b><math>r_G</math></b>						
Alta	0,250 <sup>a</sup>	0,082	-0,043	-0,226	0,033	0,000
Media	0,313 <sup>a,b</sup>	-0,059	0,020	-0,352	0,032	-0,108
Baja	0,439 <sup>b</sup>	0,180	0,006	-0,109	-0,019	-0,051
$F_{2,6}$	7,39*	3,13	0,56	4,26	0,38	1,29
<b><math>r_P</math></b>						
Alta	0,768	0,197	-0,055	-0,049 <sup>a</sup>	0,019	-0,094
Media	0,808	-0,176	-0,128	-0,501 <sup>b</sup>	-0,049	-0,125
Baja	0,750	0,144	-0,008	-0,014 <sup>a</sup>	-0,007	-0,066
$F_{2,6}$	2,18	5,06	1,25	12,98**	0,38	1,45

\* $0,01 \leq P < 0,05$ ; \*\* $0,001 \leq P < 0,01$

3.5). La correlación fenotípica entre el peso medio de pupa y la viabilidad se redujo claramente en la densidad intermedia, y, de acuerdo con lo que sugerían los diferenciales de selección (Figura 3.2), la correlación fenotípica entre el peso y la biomasa parecía tender también a disminuir en esta densidad ( $P = 0,052$ ). En ocasiones unas correlaciones fenotípicas heterogéneas pueden constituir una evidencia de heterogeneidad en las correlaciones genéticas (Cheverud, 1988; aunque ver Roff, 2000), y, de hecho, las diferencias que se observaron entre las correlaciones genéticas estimadas en nuestro experimento fueron a menudo similares a sus correspondientes fenotípicas y casi significativas. Por otra parte, los valores de la Tabla 3.5 parecían confirmar que la viabilidad había sido un componente de la biomasa más importante que el peso promedio, ya que tanto la correlación genética como la correlación

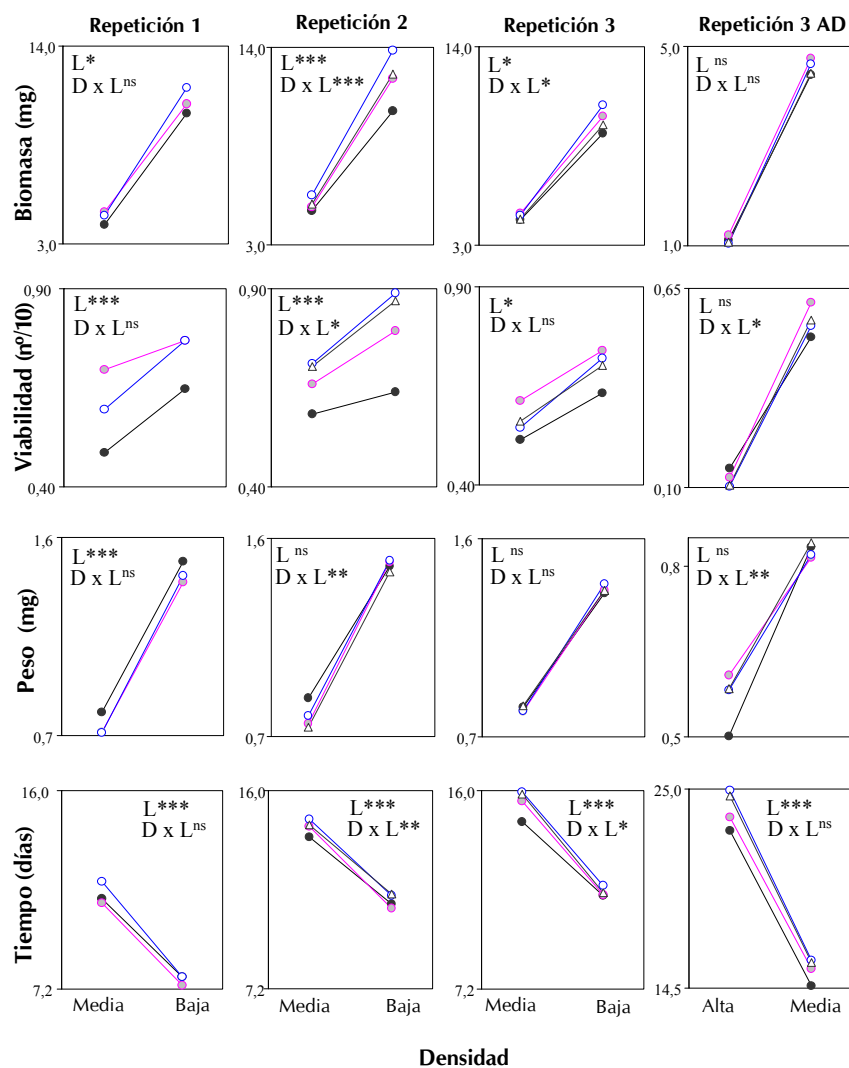
fenotípica que existía entre la viabilidad y la biomasa tendían a ser mayores que las existentes entre esta última y el peso promedio en todas las densidades. La correlación más negativa que se observó entre el peso y la viabilidad en la densidad intermedia habrá contribuido por otro lado a que la relación entre éste y la biomasa tendiera también a ser negativa en estas condiciones (aunque sin llegar a ser significativas las diferencias en este último caso).

### **3.2 - EXPERIMENTO FACTORIAL**

La elevada mortalidad que encontramos en alta densidad en las dos primeras repeticiones del experimento factorial impidió disponer de un número suficiente de datos como para que estas condiciones pudieran ser incluidas en un análisis global de las tres densidades. Algunos autores han tenido un problema similar en sus experimentos con *Drosophila* al utilizar una concentración de levadura extremadamente baja en el medio de cultivo, por ejemplo, Gebhardt y Stearns (1993a). Tener en cuenta los escasos datos disponibles en nuestra alta densidad en las dos primeras repeticiones supondría un gran desequilibrio en los análisis conjuntos de los datos; por esta razón, realizamos en primer lugar un análisis del experimento factorial que incluía sólo las densidades baja e intermedia de las tres repeticiones (análisis en dos densidades) y, a continuación, realizamos un análisis más exhaustivo de la tercera repetición, la cual presentaba una estructura familiar más completa, incluyendo los datos obtenidos en las tres densidades (análisis en tres densidades).

#### *3.2.1. Respuesta de los caracteres a la selección en cada densidad*

En la Figura 3.3 se representan gráficamente los resultados del experimento factorial. Estos resultados mostraron que tras la selección realizada las líneas presentaban diferencias genéticas en la producción de biomasa de pupas, y, de manera consistente con lo que parecían indicar los resultados del experimento de selección previo, diferencias en su viabilidad y tiempo de desarrollo (efecto significativo de la línea para estos tres caracteres: Tablas 3.6 y 3.7, análisis



**Figura 3.3.** Valores medios de cada carácter en el experimento factorial. Los valores correspondientes a la línea AD, la línea MD y la línea BD aparecen representados por círculos negros, grises y blancos respectivamente, mientras que los correspondientes a la línea control se representan mediante triángulos. Se señala además el resultado de los análisis de varianza realizados en cada carácter para el test del efecto de la línea (L) y de la interacción entre densidad y línea (D x L); nótese que cada uno de estos análisis utiliza los datos procedentes de las cuatro líneas (tres, en el caso de la repetición 1) y dos densidades, por lo cual son diferentes de los análisis mostrados en las Tablas 3.6 y 3.7. Dado que la repetición 3 incluyó también observaciones a alta densidad, los datos en esta repetición se muestran en dos columnas diferentes de gráficos con el objeto de facilitar la comparación entre esta repetición y las repeticiones 1 y 2. (\* $0,01 \leq P < 0,05$ ; \*\* $0,001 \leq P < 0,01$ ; \*\*\* $P < 0,001$ ; ns  $P \geq 0,05$ )

RESULTADOS – Experimento factorial

**Tabla 3.6.** *Análisis del experimento factorial en dos densidades.* Valores F resultantes del análisis de varianza con los datos de cada repetición considerando dos densidades de población: baja densidad y densidad intermedia. Los grados de libertad (g.l.) dados para cada factor son los mínimos de entre aquellos utilizados para los cinco caracteres; se indican en primer lugar los g.l. del factor probado y a continuación los g.l. del error frente al cual dicho factor se prueba. Para cada repetición, se muestran en primer lugar los resultados de los análisis básicos de varianza en los que no se han incluido los datos de la línea control, ya que el objetivo era comparar las líneas seleccionadas. A continuación se muestra el resultado de los análisis de varianza detallados (ver *Material y Métodos* para una mayor información), señalándose entre paréntesis el nivel (“0” ó “1”) de la variable de tratamiento correspondiente que presentaba la media mínimo cuadrática (LSM) más alta de entre los dos niveles del tratamiento.

	g.l.	BIOMASA	VIABILIDAD	PESO MEDIO	TIEMPO MEDIO	Nº DE HUEVOS
<b>Repetición 1</b>						
Densidad	1; 121	668,94***	47,01***	1795,38***	1386,10***	17,20***
Línea	2; 176	3,84*	9,00***	9,67***	16,01***	7,07**
Den x Lin	2; 121	1,75	2,97	0,43	2,26	0,18
Pareja	159; 121	1,49*	2,77***	1,26	1,15	1,90***
<i>Análisis detallados:</i>						
Respuesta	---	---	---	---	---	---
Adaptación	1; 81	3,58 (1)	2,72 (1)	1,27 (0)	5,96* (0)	---
Tradeoff	---	---	---	---	---	---
<b>Repetición 2</b>						
Densidad	1; 120	964,81***	55,90***	1373,66***	1587,73***	5,43*
Línea	2; 173	19,64***	7,5***	0,70	12,25***	11,71***
Den x Lin	2; 120	14,54***	3,84*	6,00**	6,97**	9,13***
Pareja	158; 120	1,51**	4,36***	1,94***	1,75***	1,79***
<i>Análisis detallados:</i>						
Respuesta	1; 143	8,01**(1)	0,28 (0)	2,74 (1)	0,04 (0)	---
Adaptación	1; 81	2,00 (1)	0,13 (0)	0,02 (0)	1,43 (1)	---
Tradeoff	1; 143	0,61 (1)	0,80 (0)	3,92* (1)	1,62 (0)	---

\* $0,01 \leq P < 0,05$ ; \*\* $0,001 \leq P < 0,01$ ; \*\*\* $P < 0,001$

Den x Lin: Interacción densidad por línea; Hem: Hembra

Los análisis detallados de “Respuesta” y “Tradeoff” no pudieron llevarse a cabo en la repetición 1 debido a la ausencia de una línea de control.

Tabla 3.6 (cont.).

	g.l.	BIOMASA	VIABILIDAD	PESO MEDIO	TIEMPO MEDIO	Nº DE HUEVOS
<b>Repetición 3</b>						
Densidad	1; 270	735,28***	67,94***	1584,33***	555,16***	0,10
Línea	2; 167	4,29*	4,26*	0,12	12,02***	4,24*
Den x Lin	2; 270	3,71*	0,71	1,57	2,78	2,44
Macho	155; 143	1,17	1,81***	0,98	1,22	1,28
Hem (macho)	141; 270	0,98	1,51**	1,39*	0,82	1,71***
<i>Análisis detallados:</i>						
Respuesta	1; 136	6,88** (1)	1,47 (1)	0,01 (0)	0,02 (1)	---
Adaptación	1; 293	2,82 (1)	1,24 (1)	0,46 (1)	0,01 (0)	---
Tradeoff	1; 138	1,86 (1)	0,30 (1)	0,79 (0)	0,16 (1)	---

\* $0,01 \leq P < 0,05$ ; \*\* $0,001 \leq P < 0,01$ ; \*\*\* $P < 0,001$

Den x Lin: Interacción densidad por línea; Hem: Hembra

**Tabla 3.7.** *Análisis del experimento factorial en tres densidades.* Valores F resultantes del análisis de varianza con los datos de la repetición 3 considerando las tres densidades de población. Los grados de libertad (g.l.) dados para cada factor son los mínimos de entre aquellos utilizados para los cinco caracteres; se indican en primer lugar los g.l. del factor probado y a continuación los g.l. del error frente al cual dicho factor se prueba. Los análisis de la primera mitad de la tabla no incluyen los datos de la línea control, ya que el objetivo era comparar las líneas seleccionadas. En la segunda mitad de la tabla se muestra el resultado de los análisis de varianza detallados (ver *Material y Métodos* para una mayor información), señalándose entre paréntesis el nivel (“0” ó “1”) de la variable de tratamiento correspondiente que presentaba la media mínimo cuadrática (LSM) más alta de entre los dos niveles del tratamiento.

<b>Repetición 3</b>	g.l.	BIOMASA	VIABILIDAD	PESO MEDIO	TIEMPO MEDIO	Nº DE HUEVOS
Densidad	2; 453	1077,48***	689,79***	1399,59***	939,76***	1,97
Línea	2; 171	2,76	3,38*	2,03	10,58***	6,06**
Den x Lin	4; 453	3,94**	4,18**	3,28*	1,87	1,08
Macho	156; 145	1,16	1,99***	0,98	1,58**	1,22
Hem (macho)	144; 453	1,08	1,24*	1,44**	0,77	1,80***
<i>Análisis detallados:</i>						
Respuesta	1; 131	6,84* (1)	3,44 (1)	1,61 (0)	3,56 (0)	---
Adaptación	1; 600	7,35** (1)	12,19***(1)	2,11 (0)	0,91 (0)	---
Tradeoff	1; 177	0,50 (1)	0,24 (0)	0,08 (0)	2,00 (0)	---

\* $0,01 \leq P < 0,05$ ; \*\* $0,001 \leq P < 0,01$ ; \*\*\* $P < 0,001$

Den x Lin: Interacción densidad por línea; Hem: Hembra

en dos y tres densidades respectivamente). Como ponían de manifiesto las interacciones línea por densidad significativas, las diferencias entre líneas dependían con frecuencia de la densidad a la cual éstas se medían.

En base al análisis detallado realizado en dos densidades (Tabla 3.6), en el cual se comparaban las líneas seleccionadas a baja densidad y a densidad intermedia medidas en sus respectivas densidades de selección con la línea control medida en esas mismas densidades, encontramos una respuesta clara a la selección en la media del carácter directamente seleccionado, biomasa de pupas, pero no así en lo que respecta a la respuesta correlacionada de los restantes caracteres. El análisis detallado en las tres densidades de selección condujo a un resultado similar (segunda mitad de la Tabla 3.7), si bien los valores de F para la variable de tratamiento que probaba la respuesta a la selección en la viabilidad y el tiempo de desarrollo estuvieron muy próximos del valor de significación ( $P = 0,066$  y  $P = 0,061$ , respectivamente).

La línea AD parecía ser la más diferenciada, mostrando tras la selección cierta aceleración en su desarrollo y un claro menor tamaño corporal en alta densidad (un análisis de varianza del peso restringido a los datos de esa densidad encontró para el efecto principal de línea:  $F_{3,181} = 4,17$ ;  $P = 0,007$ ); como consecuencia, un mayor número de individuos en la línea AD alcanzaban la pupación bajo estas condiciones (un análisis de varianza de la viabilidad a alta densidad encontró para el efecto de la línea:  $F_{3,212} = 3,07$ ;  $P = 0,029$ ). A pesar de ello, y debido a su bajo peso promedio, la línea AD no llegaba a producir mayor biomasa que las otras líneas en las condiciones de máxima densidad (un análisis de varianza de la biomasa a esta densidad encontró para el efecto de la línea:  $F_{3,178} = 0,72$ ,  $P = 0,539$ ). Por otra parte, cuando esta línea se desarrollaba a las densidades baja e intermedia, presentaba la menor producción de biomasa, su desventaja en el peso promedio desaparecía y, al mismo tiempo, su correspondiente ventaja en viabilidad se invertía (ver repetición 3 en la Figura 3.3), contribuyendo a que en promedio las diferencias entre líneas en estos dos últimos caracteres resultasen poco evidentes (Tabla 3.8). A su vez, la línea AD tendía a mantener su menor tiempo de desarrollo en todas las densidades de población.

**Tabla 3.8.** Medias mínimo-cuadráticas para cada línea del experimento en el conjunto de las tres densidades en la repetición 3. Los valores con diferentes superíndices indican diferencias significativas entre las medias (Test de Tukey para la comparación entre líneas). Para la estima de estos valores, sólo las hembras que presentaban observaciones en las tres densidades fueron utilizadas (el número de hembras mínimo fue para la línea control, donde n = 51).

Línea	BIOMASA	VIABILIDAD	PESO MEDIO	TIEMPO MEDIO	Nº DE HUEVOS
Control	49,87 <sup>a</sup>	0,449	9,46	17,34 <sup>a</sup>	41,54 <sup>a,b</sup>
AD	47,99 <sup>a</sup>	0,436	8,87	16,35 <sup>b</sup>	36,07 <sup>c</sup>
MD	52,38 <sup>a,b</sup>	0,493	9,12	16,96 <sup>a,b</sup>	41,87 <sup>a</sup>
BD	54,86 <sup>b</sup>	0,463	9,26	17,49 <sup>a</sup>	38,30 <sup>b,c</sup>

Observamos claras diferencias entre líneas en el número medio de huevos puestos por hembra, de manera que las hembras de la línea seleccionada a alta densidad en la repetición 3 tendían a poner en promedio un menor número de huevos (Tabla 3.8). Estas diferencias no han podido deberse a los bien conocidos efectos ambientales de la densidad larvaria o disponibilidad de alimento sobre la puesta de huevos en esta especie (Lefranc y Bundgaard, 2000b; Houle y Rowe, 2003; Tu y Tatar, 2003; otras referencias en Leips *et al.*, 2006), ya que, como se comentó previamente en *Material y Métodos*, todas las hembras reproductoras habían sido mantenidas a una densidad similar y con abundante alimento en sus tubos de mantenimiento, independientemente de la línea a la que pertenecían. Por su parte, las condiciones en las que el proceso de puesta de huevos tenía lugar fueron las mismas para todas las hembras de todas las líneas, independientemente de la densidad de cultivo del tubo de competencia que se estableciese (esto parece ser especialmente importante cuando se quiere probar la existencia de diferencias genéticas en fecundidad, ya que se ha visto que este carácter es muy sensible a las condiciones ambientales en que las se evalúa: Ackermann *et al.*, 2001). No obstante, a pesar de esta homogeneidad en las condiciones del proceso de puesta de huevos, en las dos primeras repeticiones encontramos un efecto significativo de la densidad de cultivo de los tubos de competencia sobre el número de huevos puestos por hembra (Tabla 3.6). Esto era debido probablemente a que

en estas dos repeticiones existía una correlación entre la densidad de cultivo y la fecha de establecimiento de los tubos de competencia, dado que los tubos de diferentes densidades se habían establecido en diferentes periodos de puesta de acuerdo con un orden predeterminado: primero los tubos de competencia de alta densidad, después los de densidad intermedia y, por último, los de baja densidad. Como consecuencia, el efecto significativo de la densidad de cultivo sobre la producción de huevos en estas dos repeticiones podía incluir, además de efectos ambientales aleatorios, un efecto de la edad de la hembra sobre este carácter (Prasad y Joshi, 2003; Leips *et al.*, 2006), incluyendo factores relacionados con el diseño experimental como el número de días transcurridos desde el apareamiento inicial o la “edad” del medio de cultivo en el tubo de mantenimiento. De hecho, en la tercera repetición, en la que en un mismo día se establecieron tubos a diferentes densidades (ver *Material y Métodos*), el efecto significativo de la densidad de cultivo sobre la producción de huevos desapareció (Tablas 3.6 y 3.7).

### 3.2.2. *Adaptación diferencial a la densidad de selección*

En los análisis de dos densidades, el grado de adaptación diferencial de las líneas MD y BD a sus densidades de selección pudo ser estudiado en las tres repeticiones, ya que este estudio no requería medidas hechas a alta densidad (Tabla 3.6). Como resultado, encontramos en biomasa una adaptación diferencial de estas dos líneas a sus respectivas densidades de población: aunque los valores de F para la adaptación en los correspondientes análisis de varianza detallados en dos densidades no llegaron a ser significativos ( $P = 0,062$  en la repetición 1;  $P = 0,161$  en la repetición 2; y  $P = 0,094$  en la repetición 3), una prueba *ji-cuadrado* (Sokal y Rohlf, 1995, p. 794) que combinaba las probabilidades de estos tres análisis independientes sí resultó significativa ( $X^2_{[6]} = 13,94$ ;  $P = 0,030$ ). De acuerdo con ello, cada una de estas dos líneas tendía a presentar una ventaja relativa sobre la otra cuando era cultivada a su propia densidad de selección (Figura 3.3). En el caso de los caracteres no directamente seleccionados, el análisis detallado realizado en dos densidades no encontró adaptaciones consistentes entre repeticiones entre estas dos líneas.

No obstante, al incluir los datos obtenidos en alta densidad en la repetición 3, y por consiguiente también los datos de la línea AD en las tres densidades (análisis en tres densidades; segunda mitad de la Tabla 3.7), sí encontramos una adaptación diferencial clara no sólo en la producción de biomasa sino además en la viabilidad de los individuos.

### 3.2.3. Tradeoffs

Los análisis detallados basados en la comparación de las líneas seleccionadas con sus correspondientes controles no mostraron ninguna evidencia de *tradeoff* consistente entre repeticiones, ni en el análisis con dos densidades ni en el de tres densidades (Tablas 3.6 y 3.7). Sin embargo, la correlación entre las medias de familias de medios hermanos a través de densidades en la repetición 3 (Tabla 3.9) sí parecía indicar la existencia de *tradeoffs*, dado que esta correlación tendía a ser negativa (aunque no de forma significativa) en el caso de la biomasa medida a alta densidad y a densidad intermedia, lo que sugería una covarianza genética negativa entre los valores de la biomasa medidos a ambas densidades. En este caso, la falta de significación de la estima de la correlación se debía a la heterogeneidad entre líneas; de esta manera, cuando fue calculada individualmente para cada una de ellas, la correlación entre las medias de familias de medios hermanos fue

**Tabla 3.9.** Valores de correlación entre las medias de familias de medios hermanos a través de densidades en la repetición 3. Los valores calculados en la línea control y en las líneas seleccionadas fueron promediados para obtener estas estimas (el número total de observaciones en las que se basan los promedios variaba entre cada par de densidades, siendo el mínimo utilizado  $n = 61$  para la correlación entre alta y media densidad).

Densidades	BIOMASA	VIABILIDAD	PESO MEDIO	TIEMPO MEDIO
Alta – Media	-0,150	0,049	-0,059	0,472***
Alta – Baja	0,056	0,082	0,015	0,113
Media - Baja	0,183*	0,520***	0,110	0,196*

\* $0,01 \leq P < 0,05$ ; \*\* $0,001 \leq P < 0,01$ ; \*\*\* $P < 0,001$

negativa y significativa en la línea MD ( $r = -0,544$ ,  $n = 15$ ,  $P = 0,036$ ) y en la línea BD ( $r = -0,542$ ,  $n = 15$ ,  $P = 0,037$ ), negativa y no significativa en la línea control ( $r = -0,196$ ,  $n = 11$ ,  $P = 0,564$ ) y positiva y no significativa en la línea AD ( $r = 0,166$ ,  $n = 20$ ,  $P = 0,485$ ).

La correlación estimada entre las densidades alta e intermedia no fue significativamente diferente de 0 en el caso de la viabilidad y del peso medio de pupa, permaneciendo no significativa cuando fue calculada para cada una de las líneas de selección separadamente. Por el contrario, en el tiempo de desarrollo, esta correlación fue claramente positiva y relativamente importante (Tabla 3.9).

En general, las correlaciones entre medias familiares medidas a alta y baja densidad tendieron a ser más débiles, mientras que aquellas que implicaban a las densidades intermedia y baja tendieron a ser positivas y significativas. Esta situación sugería que la adaptación a las densidades baja e intermedia había implicado cambios genéticos relativamente similares.

#### 3.2.4. *Cambios en la plasticidad de los caracteres*

En la repetición 3 encontramos diferencias significativas entre las líneas de selección para la plasticidad en el tiempo de desarrollo ( $F_{3,186} = 2,88$ ;  $P = 0,037$ ), de forma que la línea BD parecía mostrar una mayor plasticidad en este carácter (Tabla 3.10). La línea seleccionada a baja densidad tendía asimismo a mostrar la mayor plasticidad para biomasa y viabilidad, aunque en estos caracteres la diferenciación entre líneas no resultó ser significativa (efecto de línea para biomasa:  $F_{3,185} = 2,52$ ;  $P = 0,060$ ; y para viabilidad:  $F_{3,223} = 1,69$ ;  $P = 0,169$ ). Para estos tres caracteres la línea AD tendía a presentar la plasticidad más baja, mientras que la línea MD y la línea control tendían a mostrar valores intermedios (Tabla 3.10). Las distintas líneas de selección parecían haber desarrollado por tanto diferentes estrategias para responder a los cambios que se producían en la cantidad de recursos disponibles.

La tendencia de la línea AD a presentar una menor plasticidad en biomasa y viabilidad parecía compensarse con una alta plasticidad en peso. Aunque la

diferencia para este carácter no fue significativa cuando se calculó con los datos de las tres densidades, esto era debido a la similitud existente entre los datos de las densidades baja e intermedia. Cuando la plasticidad era calculada utilizando solamente las densidades alta e intermedia, sí se obtenían claras diferencias entre líneas en la plasticidad para el peso ( $F_{3,198} = 3,80$ ;  $P = 0,011$ ), tal como de hecho indicaba ya la interacción significativa entre densidad y línea ( $F_{3,227} = 4,07$ ;  $P = 0,008$ ) que observábamos en este carácter en estas dos densidades (Figura 3.3). Las diferencias entre líneas en la plasticidad para el tiempo de desarrollo fueron claras no sólo al calcular la plasticidad a través de las tres densidades, sino también cuando era calculada utilizando solamente las densidades baja e intermedia ( $F_{3,250} = 2,78$ ;  $P = 0,042$ ).

**Tabla 3.10.** Plasticidad de cada carácter a través de las tres densidades en la repetición 3. La plasticidad en el número de huevos no fue calculada porque las hembras que ponían los huevos no experimentaron cambios de densidad. Sólo las hembras que presentaban observaciones en las tres densidades fueron utilizadas para calcular plasticidades (el número de hembras mínimo fue para la línea control, donde  $n=51$ ). Las medias con diferentes superíndices fueron significativamente diferentes entre sí (Test de Tukey para la comparación entre líneas).

Línea	BIOMASA	VIABILIDAD	PESO MEDIO	TIEMPO MEDIO
Control	68,33 <sup>a,b</sup>	4,06 <sup>a,b</sup>	6,27	-9,36 <sup>a,b</sup>
AD	64,55 <sup>a</sup>	3,46 <sup>a</sup>	6,76	-7,75 <sup>a</sup>
MD	69,15 <sup>a,b</sup>	4,10 <sup>a,b</sup>	6,37	-8,98 <sup>a,b</sup>
BD	80,41 <sup>b</sup>	4,30 <sup>b</sup>	6,67	-9,46 <sup>b</sup>

Como consecuencia de la falta de significación del efecto del macho en los análisis de varianza realizados para la plasticidad (resultados no mostrados), no se obtuvieron estimas de la heredabilidad de la plasticidad de los caracteres significativamente distintas de cero.

3.2.5. *Correlación entre plasticidades*

Con el objeto de estudiar con más detalle las diferencias entre líneas de la repetición 3 respecto a su estrategia para la distribución de los recursos, calculamos en cada una de las líneas la correlación entre la plasticidad en cada par de caracteres (Tabla 3.11). Dado que disponíamos de una observación por hembra de la plasticidad de cada carácter a través de las tres densidades, para la estima de la correlación entre la plasticidad de dos caracteres se calculó la correlación entre los valores de plasticidad de cada hembra para ambos caracteres. No obstante, ya que había pares de hembras apareadas con un mismo macho, no se disponía de  $n$  progenies independientes para el cálculo de la correlación; por ello, los contrastes de hipótesis realizados utilizando las correlaciones entre plasticidades tienen sólo un valor aproximado.

**Tabla 3.11.** *Correlaciones fenotípicas entre plasticidades en biomasa ( $P_B$ ), viabilidad ( $P_V$ ), peso medio de pupa ( $P_P$ ) y tiempo de desarrollo promedio ( $P_T$ ) en cada línea del experimento de la repetición 3. El número de observaciones mínimo fue para la línea control, donde  $n = 51$ .*

Línea	Correlaciones					
	$P_B - P_V$	$P_B - P_P$	$P_B - P_T$	$P_V - P_P$	$P_V - P_T$	$P_P - P_T$
Control	0,936***	0,414**	-0,398**	0,173	-0,321*	-0,395**
AD	0,913***	0,487***	-0,335*	0,207	-0,290*	-0,306*
MD	0,917***	0,037	-0,384**	-0,261	-0,306*	-0,191
BD	0,908***	0,428***	-0,368**	0,144	-0,222	-0,452***

\* $0,01 \leq P < 0,05$ ; \*\* $0,001 \leq P < 0,01$ ; \*\*\* $P < 0,001$

Todas las correlaciones fueron muy similares en las distintas líneas de selección excepto aquellas que implicaban a la plasticidad en el peso, para las que la línea MD tendía a mostrar valores muy diferentes. Utilizamos el test Z (Steel y Torrie, 1981, p. 280) para comparar las tres correlaciones que implicaban a la plasticidad en el peso entre la línea MD y las restantes líneas. Como test conservador, siempre comparamos la correlación entre

plasticidades de la línea MD con aquellas que eran más similares para los mismos caracteres. Como resultado, en la línea MD encontramos disminuciones significativas en la correlación que existía entre la plasticidad de la biomasa y del peso ( $Z = -2,025$ ;  $P = 0,021$ , cuando comparamos esta línea con la línea control) y entre la de la viabilidad y el peso ( $Z = -2,141$ ;  $P = 0,016$ , al comparar la línea MD con la línea BD); sin embargo, no fue así en el caso de la correlación entre la plasticidad del peso y la del tiempo de desarrollo ( $Z = 0,632$ ;  $P = 0,264$ , al comparar la línea MD con la línea AD). En conjunto, esta situación sugería diferencias entre las líneas en el patrón de distribución de recursos, de forma que las familias de la línea MD mostraban un reparto más claro entre la “inversión” de recursos hecha en el número de descendientes que llegaban a pupar y la “inversión” hecha en el tamaño de éstos. En otras palabras, en la línea MD parecía menos frecuente que en las otras líneas encontrar familias que empleasen los recursos adicionales para aumentar la viabilidad y el peso simultáneamente.

Las menores correlaciones estimadas en la línea MD corrían paralelas a las correlaciones fenotípicas observadas en la Tabla 3.5 en la población base en la densidad intermedia (estimadas en el experimento de selección). Por consiguiente, una diferencia debida al ambiente en la distribución de los recursos dentro de densidad parecía haber llegado a convertirse en una diferencia genética en la distribución de los recursos entre densidades (Tabla 3.11) después de solamente 5 generaciones de selección. La adaptación (en nuestro caso, la respuesta a la selección para producción de biomasa) a una densidad como era la intermedia, la cual parecía plantear de una manera más clara el problema de la distribución de los recursos (entre viabilidad y tamaño), se traducía por tanto en la evolución hacia alternativas más extremas y definidas en la asignación de estos recursos: los individuos de la línea MD “elegían” de manera más neta entre producir muchos hijos pequeños o pocos grandes, y esta característica de la línea MD parecía ser debida a la selección aplicada. En definitiva, la selección bajo diferentes densidades de población conducía no sólo a cambios en la media de los caracteres sino también en los patrones de respuesta a la variación ambiental.



**4.1 - SELECCIÓN Y DENSIDAD**

El primer experimento de este trabajo permitió comparar la respuesta obtenida al seleccionar sobre un mismo carácter, producción de biomasa, en tres densidades de población diferentes. La respuesta más importante se produjo en la densidad más baja de las tres utilizadas, es decir, en aquella donde la intensidad de competencia era mínima. Al aumentar la densidad, disminuyendo la disponibilidad de alimento, la respuesta a la selección tendió a ser escasa y poco consistente, de acuerdo con la idea de que la selección para incrementar el valor de caracteres productivos en condiciones de competencia puede ser ineficaz.

La mayor heredabilidad realizada de la biomasa en baja densidad sugería que la diferenciación genética entre las familias de la población con respecto a la biomasa producida era mayor en esa densidad. Esta situación resulta consistente con la conclusión de Jensen (1988) o Kyriakou y Fasoulas (1985) en plantas de que la competencia originada a una alta densidad de población tendería a disminuir el grado de expresión del genotipo en el fenotipo. Kyriakou y Fasoulas (1985) realizaron diversos experimentos en el denominado centeno de invierno (*Secale cereale L.*), comparando la respuesta a la selección para aumentar la producción en plantas procedentes de una misma población pero que diferían en la distancia a la cual eran plantadas (y por tanto, a la densidad a la que crecían) y observaron, tal como sucede en nuestro trabajo, una mayor respuesta a la selección cuando las plantas crecían a la menor densidad; de hecho, llegaron incluso a obtener respuestas negativas a alta densidad cuando la intensidad de selección aplicada era elevada, lo cual relacionaron con una correlación negativa entre la capacidad competitiva de los genotipos y su producción. Por el contrario, algunos autores han

aconsejado en plantas la selección artificial a alta densidad, debido a que las diferencias microambientales entre individuos que crecen a muy baja densidad podrían llegar a tener un efecto relativamente importante sobre el fenotipo final (Chebib *et al.*, 1973; Hébert *et al.*, 1994). En animales, la relación entre la eficacia de la selección artificial y la densidad ha interesado en determinados organismos como peces (Moav y Wohlfarth, 1974; Doyle y Talbot, 1986) y moluscos (Crenshaw *et al.*, 1996; Bricchette *et al.*, 2001), donde la competencia entre individuos constituye un factor decisivo de la productividad de una población. En este tipo de organismos, Toro y Paredes (1996), por ejemplo, estudiaron el efecto de la variación en la cantidad de alimento de las larvas de mejillón sobre la heredabilidad de la tasa de crecimiento larvaria (medida como longitud de concha) y encontraron, de manera consistente con nuestros resultados, una mayor heredabilidad precisamente cuando el alimento era más abundante.

En *Drosophila*, los escasos experimentos de selección realizados comparando distintas densidades, que se han centrado fundamentalmente en caracteres fisiológicos o relacionados con la eficacia biológica, han mostrado resultados dispares. Así, Luckinbill y Clare (1985), con el objeto de observar cambios en la longevidad de una población de *D. melanogaster*, realizaron una selección dependiente de la edad de reproducción de las hembras (estableciendo líneas que se reproducían a una edad temprana y líneas que se reproducían a una edad tardía) tanto a una alta densidad no controlada como a una baja densidad controlada; como resultado observaron una respuesta clara en la longevidad retrasando la edad a la que las hembras se reproducían sólo en el tratamiento de alta densidad. Bublly *et al.* (1998) estudiaron el efecto de una alta densidad larvaria sobre la respuesta a la selección para aumentar la resistencia al “derribo” (*knockdown*) por calor, pero no encontraron diferencias significativas entre la respuesta obtenida durante la selección a alta densidad y la obtenida a baja densidad. La mayor eficacia de la selección en nuestra baja densidad parece en desacuerdo por tanto con los resultados de estos trabajos en *Drosophila*. No obstante, tal y como han señalado diversos autores como Mazer y Schick (1991b), Hoffmann y Schiffer (1998) o Sgrò y Hoffmann (1998a, b), sería probable que el efecto del ambiente sobre los

parámetros genéticos de una población estuviese influido por el tipo de carácter que se mide, en función de que éste esté más o menos relacionado con la eficacia biológica, más o menos afectado por la canalización, etc. De hecho, la mayor heredabilidad realizada de la biomasa que encontramos en baja densidad sí resulta consistente con gran parte de los trabajos que han utilizado caracteres relacionados fundamentalmente con el crecimiento o la producción (como lo es en nuestro trabajo el carácter biomasa de pupas), trabajos que han mostrado cambios en las estimas de la heredabilidad dependientes de la densidad o de la cantidad de alimento disponible en la misma dirección que los observados en nuestro experimento. Éste ha sido el caso por ejemplo de Ebert *et al.* (1993) trabajando con la longitud final de adulto en el crustáceo *Daphnia magna*, de Thomas y Bazzaz (1993) con caracteres métricos relacionados con el tamaño y la biomasa total de individuo en la planta *Polygonum pensylvanicum*, o el ya citado trabajo de Toro y Paredes (1996) con la longitud de concha de las larvas del mejillón *Mytilus chilensis*.

La “biomasa de pupas” constituye en nuestro trabajo la suma de los pesos de las pupas producidas en un tubo de competencia; por tanto, por definición, es función de dos componentes: el número de individuos que alcanzan la pupación (viabilidad por tubo) y el peso individual. Dado que el porcentaje medio de individuos que llegaban a pupar en la generación de partida era mayor a baja densidad de población (aproximadamente un 65%) que en las otras dos densidades utilizadas, y sobre todo mucho mayor que en la densidad más alta (menos de un 10%), la viabilidad media de la población estaba inicialmente mucho más próxima a su valor máximo (100% de viabilidad) en baja densidad. Esto podía hacer pensar en principio que la presión de selección sobre este carácter sería menor a menor densidad o que la varianza aditiva para viabilidad sería menor en esas condiciones; la selección podría llegar más lejos entonces a alta densidad, al actuar, por un lado, sobre el peso de pupa, y por otro, con más fuerza que en baja densidad, sobre el número de individuos que alcanzaban la pupación. Sin embargo, no ocurrió así. En la práctica, la mayor viabilidad promedio existente en baja densidad en la población inicial no sólo no parece haber representado un freno para la

selección, sino que, incluso, ha sido en estas condiciones donde se ha obtenido el incremento más importante en la media de este carácter. Esta mayor respuesta en viabilidad ha sido la responsable en gran medida del mayor aumento de la media del carácter directamente seleccionado en la densidad de población más baja.

#### *4.1.1. Causas de la ineficacia de la selección en biomasa a altas densidades*

En baja densidad, debido a la mayor disponibilidad de recursos existente en los tubos de competencia, podría haber tenido lugar una sobrealimentación que tendiese a encubrir las diferencias fisiológicas entre familias; sin embargo, la mayor heredabilidad de la biomasa en esas condiciones parece indicar que esto no ha sido así. Por otro lado, los diferenciales de selección aplicados en biomasa han sido mayores en la práctica en la línea de menor densidad, contribuyendo al mayor éxito de la selección en estas condiciones. Esta situación respecto a los diferenciales de selección ocurre probablemente con frecuencia en caracteres productivos y relacionados con el crecimiento, dado que, en una densidad baja, en la que la intensidad de competencia es poco importante, este tipo de caracteres alcanzan valores fenotípicos más altos y generalmente poseen un rango mayor de estos valores (Mitchell *et al.*, 1982). Esta mayor diferenciación fenotípica en el ambiente donde la competencia es más escasa, y que permite aplicar diferenciales de selección más amplios, refleja una capacidad para seleccionar en la población (Falconer, 1989) relativamente menor a altas densidades. Obviamente, los cambios observados en los diferenciales de selección ejercidos reflejaban el efecto de la densidad sobre la varianza fenotípica, de manera que cuando las varianzas de los caracteres cambian una misma proporción de individuos seleccionados provoca distintos diferenciales de selección.

La varianza fenotípica de la biomasa dependía directamente de la correlación entre sus dos caracteres componentes. Por tanto, la reducción que observamos en la varianza de la biomasa en la densidad intermedia respecto de la varianza en baja densidad habrá sido consecuencia probablemente de

que la correlación fenotípica entre la viabilidad y el peso promedio era más negativa en la densidad intermedia. Esta situación podría deberse a que la cantidad de recursos en estas condiciones se convertía en un factor limitante del crecimiento de los individuos. Por ello, como resultado de la competencia, el peso medio de los individuos estaba determinado en gran medida por su número, provocando que cuantas más larvas alcanzaran la pupación el peso promedio fuese menor. Esta clara relación negativa entre la viabilidad y el peso promedio en la densidad intermedia limitó en gran medida la respuesta fenotípica simultánea de ambos componentes, y por tanto también la respuesta en biomasa.

En alta densidad, donde la competencia era todavía más intensa que en la densidad intermedia, la ausencia de una correlación fenotípica negativa fuerte entre la viabilidad y el peso promedio podría relacionarse hasta cierto punto con la existencia de un valor umbral en el peso larvario que es necesario alcanzar para iniciar la pupación (Bakker, 1961, 1969; Robertson, 1963; de Moed *et al.*, 1999). En concreto, dado que las larvas necesitan un peso mínimo para llegar a pupar, sólo los individuos con mayor peso (los que superan el umbral) conseguirán hacerlo; como resultado, una gran cantidad de alimento se pierde en los individuos que no alcanzan la pupación y esta pérdida de alimento provoca que la viabilidad final por tubo pueda ser menor sin que el peso promedio aumente, reduciéndose la magnitud de la covarianza (negativa) entre ambos caracteres. La existencia de un valor umbral en el peso larvario habría causado de hecho un sesgo en la distribución de los valores fenotípicos del peso individual en alta densidad (debido a los individuos del extremo inferior de la distribución que no sobreviven), reduciendo indirectamente el rango y varianza de la biomasa en esas condiciones.

Por otro lado, el signo negativo de la correlación genética entre el peso y la viabilidad que observamos en todas las densidades en la población inicial estará probablemente relacionado no sólo con la escasa respuesta en biomasa obtenida a altas densidades, sino también con la escasa significación de las respuestas observadas en general en el experimento. Esto es así porque la heredabilidad de la biomasa viene determinada parcialmente por la relación

que mantienen sus dos componentes entre sí, y se sabe que la existencia de una correlación negativa entre los dos componentes de un carácter puede disminuir la eficacia de la selección sobre el carácter compuesto (Fairfull *et al.*, 1977). Situaciones de este tipo han sido frecuentes por ejemplo en la selección artificial de caracteres como el tamaño de camada en cerdos (Cunningham *et al.*, 1979; Johnson *et al.*, 1984) o en ratones (Land y Falconer, 1969; Bradford, 1969, 1979), donde la existencia de una correlación genética negativa entre la tasa de ovulación y la supervivencia prenatal ha provocado en numerosas ocasiones la ineficacia de la selección indirecta sobre el componente con mayor heredabilidad. Dado que la correlación genética negativa entre la viabilidad y el peso promedio en nuestra población tendía (aunque no de forma significativa) a ser más tenue en baja densidad, la selección en esta densidad pudo haberse visto relativamente favorecida con respecto a las dos densidades más altas.

Las correlaciones genética y fenotípica entre el tiempo de desarrollo y los restantes caracteres en la población inicial fueron en general muy bajas, con valores muy próximos a 0. La escasa correlación entre el tiempo de desarrollo y el peso corporal en concreto, que tendía a ser ligeramente negativa en las tres densidades de población, podría parecer estar en contraste con las correlaciones positivas claras encontradas en otros estudios realizados en esta especie (Nunney, 1996; Prasad *et al.*, 2000). Por ejemplo, en diversos experimentos, poblaciones seleccionadas artificialmente para aumento de tamaño corporal han mostrado una respuesta correlacionada en el tiempo de desarrollo, de forma que poblaciones de mayor tamaño corporal tardan más tiempo en desarrollarse que los controles o las poblaciones seleccionadas para menor tamaño (Robertson, 1960a, 1963; Partridge y Fowler, 1993; Santos *et al.*, 1994). Sin embargo, las discrepancias en el signo de esta correlación se han observado en otras ocasiones (por ejemplo, Robertson, 1963; Hillesheim y Stearns, 1991; Chippindale *et al.*, 1994; Norry y Loeschke 2002; Bublik y Loeschke, 2005), y se ha señalado que la relación existente entre ambos caracteres podría ser especialmente dependiente de las condiciones ambientales (Prasad *et al.*, 2000), en concreto en *Drosophila*, del nivel de alimento disponible o la densidad de cultivo (Gebhardt y Stearns, 1988,

1993a; Houle y Rowe, 2003; Nunney, 2007). De acuerdo con ello, las diferencias entre nuestro experimento y los trabajos que encuentran correlaciones positivas claras entre el peso de pupa y el tiempo de desarrollo podrían estar relacionadas con la composición del medio de cultivo que hemos utilizado. Estudios que encuentran correlaciones positivas entre ambos caracteres han usado generalmente medios que no restringían el crecimiento de levaduras (o medios incluso en los que se añadía levadura viva con determinada frecuencia), donde los individuos de crecimiento lento podían terminar su desarrollo alimentándose de levaduras que no estaban presentes al comienzo del proceso de competencia. En cambio, tal como explicamos anteriormente en *Material y Métodos* y tal como ha recomendado Bakker (1961) en *Drosophila*, nosotros no utilizamos en el medio de cultivo ningún sustrato que permitiese el crecimiento de levaduras, de manera que en nuestro trabajo un individuo de crecimiento lento se habrá enfrentado con cantidades de alimento cada vez menores, fracasando a la hora de pupar (sobre todo en alta densidad) o haciéndolo a un pequeño tamaño (sobre todo en la densidad intermedia). Esta práctica establece claros límites a la cantidad de alimento disponible y sirve para incrementar la precisión de los experimentos de selección. De hecho, Bakker encontró también en sus experimentos con *Drosophila* (1969) que los individuos que se desarrollaban más rápidamente eran los más pesados. Houle y Rowe (2003) señalaron que una correlación negativa entre el tiempo de desarrollo y el tamaño de adulto podría esperarse cuando existiese variación entre individuos en la tasa de crecimiento, bien debido a diferencias entre éstos en la calidad del ambiente (como ocurre cuando las larvas inician su desarrollo en diferentes momentos), bien debido a diferencias en la calidad de los individuos, relacionadas éstas probablemente con la varianza en el tiempo de desarrollo. Las discrepancias entre experimentos en el signo de la correlación genética estimada entre el peso a la emergencia del adulto y el tiempo de desarrollo podrían relacionarse por tanto con la expresión o no de variación genética en la población para la velocidad de crecimiento, y de acuerdo con lo observado en el modelo que Roff (2000) desarrolló para organismos cuya maduración ocurre al alcanzar un umbral genéticamente variable.

4.1.2. *Consistencia del efecto del ambiente en las correlaciones entre caracteres*

La situación considerada en el apartado anterior, en la que una pequeña diferencia entre experimentos, como es permitir o no el crecimiento de levadura en el medio de cultivo, puede provocar un cambio de signo en la correlación entre el peso y el tiempo de desarrollo representaría una evidencia indirecta del efecto del ambiente en parámetros como la correlación entre caracteres (Service y Rose, 1985; Giesel, 1986; Simons y Roff, 1996; Grill *et al.*, 1997; Czesak y Fox, 2003; Blanckenhorn y Heyland, 2004). El efecto del nivel de levadura existente en el medio de cultivo fue puesto de manifiesto claramente por ejemplo en *Drosophila mercatorum* por Gebhardt y Stearns (1988), al encontrar que el signo de la correlación fenotípica y genética entre el peso de adulto y el tiempo de desarrollo era negativo cuando los individuos crecían en un ambiente pobre en levadura, pero no había correlación fenotípica y la correlación genética era fuertemente positiva cuando el ambiente era rico en levadura. Un cambio similar en las correlaciones entre ambos caracteres ha sido observado también por Engqvist (2007) al variar la disponibilidad de alimento en otro insecto, la “mosca escorpión” *Panorpa cognata*. Algunas evidencias del efecto de la densidad sobre la correlación genética de caracteres se han obtenido previamente sobre todo en plantas, por ejemplo en los experimentos de Shaw (1986) en *Salvia lyrata* o en el de Donohue *et al.* (2000b) en *Impatiens capensis*. Recientemente, Luong y Polak (2007) observaron en *Drosophila nigrospiracula* una correlación genética negativa entre la capacidad competitiva de las larvas y la resistencia a un ectoparásito en condiciones de moderada y alta densidad, que no llegaba a ser significativa en cambio a densidad baja. En nuestro experimento, el efecto significativo de la densidad o disponibilidad de recursos se ha observado en concreto sobre la correlación fenotípica entre el peso promedio y la viabilidad, correlación que era importante y negativa en la densidad intermedia pero próxima a 0 en las otras dos densidades, y sobre la correlación genética entre la viabilidad y la biomasa, la cual era positiva en las tres densidades pero tendía a disminuir al aumentar la densidad. En general, los resultados parecían sugerir cierta tendencia a encontrar correlaciones menos negativas en las

condiciones de baja densidad. Esta tendencia resulta consistente con la idea de que la limitación de recursos existente en nuestros tubos de competencia haya podido afectar a las correlaciones entre algunos caracteres de modo similar a cómo parece ocurrir en caracteres implicados en *tradeoffs* funcionales dentro de individuo (van Noordwijk y de Jong, 1986; Houle, 1991; Reznick *et al.*, 2000). Como propusieron Stearns *et al.* (1991), el patrón de covarianzas entre caracteres importantes en la eficacia biológica puede reflejar en gran medida la relación funcional existente entre éstos; así, caracteres implicados principalmente en la adquisición de los recursos por parte de los individuos podrían estar correlacionados positivamente entre sí y los caracteres implicados en la distribución de estos recursos a diferentes funciones lo estarían negativamente. Estos *tradeoffs* funcionales entre caracteres, consecuencia de la limitación de recursos, se piensa que representan importantes restricciones en la evolución de la LH de los organismos, dado que los genotipos que invierten sus recursos especialmente en una actividad o carácter particular deben reducir su inversión en otras actividades o caracteres (Stearns, 1992). No obstante, este tipo de *tradeoffs* a menudo no han llegado a detectarse experimentalmente a nivel de población, proponiéndose que la detección o no de una correlación fenotípica (o genética) negativa entre los componentes de un *tradeoff* depende de la cantidad relativa de variación fenotípica (o genética) que exista en la adquisición de los recursos por parte de los individuos con respecto a la variación en su distribución (de Jong y van Noordwijk, 1992; Houle, 1991; Stearns, 1992). De acuerdo con esta hipótesis, la correlación entre dos caracteres implicados en la distribución de recursos tendería a observarse menos negativa o incluso positiva cuando existen diferencias importantes entre individuos en la cantidad de recursos adquiridos, diferencias cuya magnitud puede depender en gran medida del nivel medio de disponibilidad de alimento en la población (Ernande *et al.*, 2004; Malausa *et al.*, 2005). Bajo un argumento similar, en nuestro experimento, el mayor nivel de disponibilidad de alimento existente en baja densidad, al permitir una mayor expresión de las diferencias genéticas y fenotípicas entre las familias en la adquisición de los recursos (o en la eficiencia en su utilización), podría haber favorecido que las correlaciones entre caracteres fuesen menos negativas en la población a esa densidad.

A su vez, el cambio en las correlaciones entre caracteres al variar la densidad puede reflejar realmente algún cambio en el patrón de distribución de los recursos (Bochdanovits y de Jong, 2003). Por ejemplo, en unas condiciones de disponibilidad de alimento extremadamente baja, como pueden ser densidades muy altas de población, el patrón de distribución de los recursos hacia los diferentes caracteres relacionados con la eficacia biológica podría cambiar de forma que las familias destinaran una mayor proporción de recursos a la supervivencia y una menor proporción a otras actividades como el crecimiento (Ernande *et al.*, 2004). Esta plasticidad fenotípica en el patrón de distribución podría representar en ocasiones una respuesta adaptativa de una población a condiciones ambientales extremas, tendiendo a favorecer la expresión de correlaciones menos negativas entre caracteres implicados en un *tradeoff* (Malausa *et al.*, 2005). En cualquier caso, en nuestra densidad más alta, un *tradeoff* funcional claro entre la viabilidad y el crecimiento no parece de esperar, ya que, a un nivel promedio tan bajo de disponibilidad de alimento, el crecimiento individual de *Drosophila* (el peso alcanzado) determinaría en gran medida, como ya hemos comentado, su supervivencia (la probabilidad de alcanzar el peso mínimo para pupar). En nuestra población, en realidad, resulta evidente que un aumento de la viabilidad en alta densidad no provocaría un descenso en el peso promedio porque este peso promedio está próximo al límite menor fisiológico necesario para producir una pupa. Tampoco un aumento del peso promedio en baja densidad provocaría una clara reducción de la viabilidad, ya que ésta no está limitada por la disponibilidad del alimento de forma importante en esas condiciones. Sería razonable por tanto que la selección en la densidad intermedia, y a diferencia de las otras dos densidades, hubiese favorecido a aquellas familias con un reparto más claro de los recursos entre supervivencia y crecimiento, pudiendo conducir a la línea MD hacia la evolución de alternativas más extremas y definidas en cuanto a la asignación del alimento. Las diferencias en el patrón de correlaciones entre plasticidades que observamos en el experimento factorial entre las líneas seleccionadas a alta y baja densidad y la seleccionada a la densidad intermedia, podrían estar reflejando por tanto diferencias entre líneas en la relación funcional que existía entre caracteres como la supervivencia y el crecimiento, reflejando, en definitiva, un cambio en el

patrón de distribución de los recursos adquiridos como consecuencia de la selección.

Considerar si determinadas condiciones ambientales pueden tener un efecto consistente sobre la correlación entre caracteres es necesario para llegar a predecir adecuadamente la magnitud y dirección de las respuestas correlacionadas a la selección. De acuerdo con lo que parecían sugerir nuestros resultados en baja densidad, algunos trabajos en caracteres relacionados con la LH han obtenido resultados consistentes con que la magnitud de las correlaciones negativas entre los caracteres disminuya al aumentar la disponibilidad de recursos. Éste es el caso por ejemplo del trabajo de Luong y Polak (2007) en *Drosophila nigrospiracula*. En el escarabajo *Callosobruchus maculatus*, Messina y Fry (2003) encontraron que el signo de la correlación genética entre la fecundidad y la longevidad era positivo en presencia de semillas (la fuente de recursos durante la fase larvaria) pero negativo en su ausencia. Blanckenhorn y Heyland (2004) observaron en la mosca *Scathophaga stercoraria* que las correlaciones fenotípica y genética estimadas entre el tamaño de huevo y el número de huevos puestos por las hembras, y entre el tamaño corporal y la velocidad de desarrollo de huevo a adulto (medida como correlación entre el tamaño corporal y el tiempo de desarrollo), eran débiles en un ambiente con abundante alimento, pero tendían a ser más fuertemente negativas en el ambiente con alimento limitado. Si este tipo de situación pudiera generalizarse a organismos diferentes y a condiciones naturales podría implicar que, a menos que las condiciones ambientales sean extremas, la selección sobre caracteres relacionados con la eficacia biológica podría ser más eficaz en condiciones donde la disponibilidad de recursos es alta o la competencia por el alimento escasa, ya que correlaciones menos negativas entre caracteres correlacionados positivamente con la eficacia biológica facilitarían respuestas correlacionadas en esos caracteres en la misma dirección. En otras palabras, la respuesta a la selección podría ser mayor en ambientes ricos en recursos porque las restricciones debidas a la arquitectura genética tenderían a ser menos frecuentes en esas condiciones que en ambientes pobres (Kause y Morin, 2001).

Sin embargo, la generalización de esta situación no parece fácil, por un lado, en nuestro caso, debido a las condiciones particulares de nuestro experimento de selección y nuestro carácter seleccionado, y, por otro lado, porque la situación aparentemente opuesta (correlaciones menos negativas en pobres condiciones ambientales) también ha sido observada y argumentada en diferentes ocasiones. Por ejemplo, Donohue *et al.* (2000b) observaron en su trabajo en *Impatiens capensis* que la correlación genética negativa encontrada a baja densidad entre dos caracteres relacionados con la eficacia biológica (número de flores primarias y número de brotes) desaparecía o tendía a ser positiva a alta densidad. De hecho, en plantas se ha propuesto que la expresión de correlaciones negativas entre caracteres sería menor precisamente cuando existe competencia asimétrica por los recursos, dado que ésta exageraría las diferencias entre individuos (Weiner y Thomas, 1986) aumentando la varianza en la adquisición de estos recursos (Donohue y Schmitt, 1999). No obstante, comparar estas situaciones de competencia asimétrica con nuestras densidades más altas no parece posible, dado que, independientemente del mayor o menor grado de competencia asimétrica que pueda existir en nuestro tubos entre las larvas de *Drosophila* (Bakker, 1961), la competencia ocurre sólo dentro de cada tubo pero no entre tubos. Trabajando con diferentes especies de escorpiones, Brown (2003) propuso por ejemplo que el *tradeoff* funcional entre el tamaño de la descendencia y el número de descendientes de camada podía ser más fuerte en un ambiente con gran disponibilidad de recursos porque estas condiciones permitirían que la inversión reproductiva por parte de las hembras alcanzase casi niveles máximos, y por tanto, similares, de forma que las diferencias entre hembras en la distribución de los recursos entre ambos caracteres serían relativamente más importantes. Como consecuencia, el tipo de ambiente que más favorecería la expresión de correlaciones negativas entre los caracteres medidos sería en este caso un ambiente “muy favorable”, aparentemente en contradicción con lo que ocurre en nuestra baja densidad. Sin embargo, es obvio que esta situación de máxima disponibilidad de recursos no coincide totalmente con nuestra menor densidad, en la que todavía existe cierta limitación tanto de alimento como de espacio. En realidad, recientemente, Roff y Fairbairn (2007) han puesto de manifiesto que en diversas ocasiones se han realizado predicciones

acerca del signo de la correlación entre dos caracteres implicados en un *tradeoff* en base sólo a la variación en la adquisición de los recursos, sin tener en cuenta que el signo de la correlación depende además de la disponibilidad media de recursos en la población y de si existe o no plasticidad fenotípica en el patrón de distribución a los diferentes componentes de *fitness*. Esto ha conducido a que ante un mismo tipo de condiciones ambientales se hayan realizado predicciones opuestas sobre el signo esperado de una correlación. Roff y Fairbairn han señalado como ejemplo la propuesta de Tuomi *et al.* (1983) de que observar correlaciones negativas entre caracteres de LH sería más frecuente en la naturaleza que en el laboratorio porque las condiciones relativamente más duras existentes en el campo darían lugar a menores diferencias entre individuos en la adquisición de los recursos, y que, sin embargo, Glazier (1999) haya propuesto que observar correlaciones negativas sería menos probable en la naturaleza debido a la mayor varianza de los recursos en esas condiciones. En realidad, las evidencias del efecto de la competencia por los recursos y, en general, de una baja calidad ambiental o el estrés sobre la magnitud y signo de las correlaciones entre caracteres han sido muy heterogéneas en la literatura (Hébert *et al.*, 1994; Sgrò y Hoffmann, 2004), y alcanzar un consenso al respecto parece complicado de momento. Diversos factores además de la calidad del ambiente dada por la disponibilidad de recursos podrían afectar a las covarianzas entre caracteres (Lazarevic *et al.*, 1998), algunos de ellos con efectos difícilmente distinguibles entre sí en muchas ocasiones, como el estrés y la historia de selección (Service y Rose, 1985; Hoffmann y Merilä, 1999), y otros factores, como la consanguinidad (Phillips *et al.*, 2001) o la expresión de mutaciones con efectos dependientes del ambiente, con efectos que podrían ser variables o impredecibles en una población dada. Como resultado, la generalización de las predicciones sobre el signo de las correlaciones entre caracteres de LH en condiciones ambientales particulares podría no ser posible.

#### **4.2 - COMPONENTES DE LA RESPUESTA Y ADAPTACIÓN A LA DENSIDAD**

Como se comentó al inicio de esta sección, se podía haber esperado que en baja densidad la respuesta de la biomasa fuese relativamente más dependiente

del peso que en alta densidad. Sin embargo, no se ha observado así, y la viabilidad de los individuos, a pesar de su escasa heredabilidad en la población, fue el componente más importante de la respuesta en biomasa en las tres densidades utilizadas. El hecho de que el componente con menor heredabilidad haya sido el de más peso en la selección ha contribuido a que no se hayan producido respuestas importantes a la selección. Por otra parte, la menor heredabilidad que observamos en nuestra medida de la viabilidad respecto a la del peso medio de pupa resulta consistente con los numerosos estudios que han mostrado que los caracteres más relacionados con la LH y la eficacia biológica tienden a presentar una menor heredabilidad que otros tipos de caracteres como morfológicos o fisiológicos (Mousseau y Roff, 1987; Roff y Mousseau, 1987; aunque ver Roff, 2000). Estos últimos se han considerado tradicionalmente menos relacionados con la eficacia biológica y por tanto sujetos a una selección menos fuerte, lo cual se espera que conduzca a una reducción relativamente menor de sus niveles de variación aditiva y, como consecuencia, de su heredabilidad; alternativamente, se ha propuesto que la menor heredabilidad de los caracteres más relacionados con la eficacia biológica podría ser el resultado de un elevado componente de varianza ambiental y/o genético no aditivo (Price y Schluter, 1991; Houle, 1992; Merilä y Sheldon, 1999; Glazier, 2002). Rodríguez-Ramilo *et al.* (2004), por ejemplo, realizaron recientemente un experimento de cinco generaciones de selección artificial para aumentar la viabilidad huevo-adulto en una población de *D. melanogaster* recién capturada de la naturaleza, y obtuvieron, de acuerdo con la íntima relación de la viabilidad con la *fitness*, una heredabilidad realizada no significativa de 0,06 para este carácter. Las estimas de heredabilidad obtenidas en nuestra población inicial para viabilidad parecen relativamente algo mayores, pero consistentes con los valores de heredabilidad realizada obtenidos en experimentos de selección artificial para aumentar la viabilidad huevo-pupa en este mismo organismo a partir de poblaciones mantenidas en el laboratorio durante gran número de generaciones antes del inicio de los experimentos (heredabilidades realizadas de 0,10 y 0,29, en López-Fanjul y Villaverde, 1989, y García *et al.*, 1994, respectivamente). Tal como explicaron Rodríguez-Ramilo *et al.* (2004), poblaciones base adaptadas al laboratorio podrían permitir una respuesta a la selección en viabilidad inicialmente algo

mayor de lo que sería de esperar para un componente de eficacia biológica, al permitir que la frecuencia de alelos recesivos deletéreos, raros en la naturaleza, pueda aumentar durante la adaptación inicial de la población a las condiciones poco restrictivas del laboratorio. En cualquier caso, en nuestro trabajo, debido a la limitación de recursos existente en los tubos de competencia durante la selección, podíamos esperar que caracteres implicados en el desarrollo larvario y que afectan a la capacidad competitiva, como la tasa de alimentación larvaria (Sewell *et al.*, 1975; Burnet *et al.*, 1977; Joshi y Mueller, 1988; Ruiz-Dubreuil *et al.*, 1996), el tamaño crítico de pupación (Robertson, 1963; de Moed *et al.*, 1999), etc, pudieran haber contribuido a la respuesta correlacionada de la viabilidad en la población, sobre todo a las densidades más altas.

#### 4.2.1. Respuesta de los caracteres en baja densidad

El incremento en viabilidad ha sido relativamente importante en la densidad más baja de población, donde la selección ha provocado que el número de individuos que alcanzaban la pupación pasase de ser de algo más de un 60% a más de un 80%. Una viabilidad del 80% prácticamente se encuentra dentro del rango de valores generalmente obtenidos para las estimas de viabilidad huevo-adulto en poblaciones de *D. melanogaster* no consanguíneas y en condiciones de alimento no limitante, y correspondería aproximadamente al extremo inferior del rango de valores generalmente estimados para la viabilidad huevo-pupa (referencias en Wang *et al.*, 1998). No obstante, la mortalidad inicial que existía en nuestra baja densidad y que se habría ido eliminando en el proceso de selección no parecía deberse exclusivamente a la competencia por el alimento, pues la mortalidad existente en estas condiciones apenas se reducía aunque la cantidad total de recursos aumentase, tal y como se observó en los resultados del experimento preliminar realizado para elegir las densidades de selección (Figura 2.1). Parte de esta mortalidad inicial podría deberse a causas fisiológicas (de Moed *et al.*, 1999), y parte podría explicarse como una consecuencia de la limitación del espacio disponible en cada tubo de competencia, que podría haber provocado que el acceso a los recursos no fuese el mismo para todos los individuos, dado que

las larvas se concentran en la superficie del medio (Moya y Castro, 1986), o haber provocado un efecto sobre la viabilidad a través de la concentración de los productos metabólicos de desecho (Hemmat y Eggleston, 1988b). Esta situación no sería sorprendente, pues existen diversas evidencias de que el aumento en la concentración de productos metabólicos en *Drosophila* tiene efectos negativos significativos sobre la viabilidad y el tiempo de desarrollo (Mensua y Moya, 1983; Botella *et al.*, 1985; Moya y Botella, 1985). La existencia de varianza genética aditiva en la tolerancia a los productos de desecho en este organismo se ha puesto de manifiesto en algunos experimentos, como ha sido en el de Borash *et al.* (2000a), quienes obtuvieron un claro incremento en la tolerancia a productos nitrogenados larvarios mediante selección artificial. Dada esta varianza genética en nuestra población base, sería posible por tanto que la selección realizada en baja densidad hubiese conducido a cierto incremento en la tolerancia de las larvas a los productos metabólicos, y este incremento permitiría explicar al menos en parte la respuesta positiva obtenida en la viabilidad de la línea BD.

Por el contrario, durante la selección en baja densidad no encontramos evidencias de que el peso medio de pupa haya respondido de manera significativa. La ausencia de una respuesta positiva en el peso promedio, relacionada en todo caso con la correlación genética negativa que existía entre este carácter y la viabilidad en la población inicial, podría relacionarse con los posibles costes que la ganancia en peso individual tendría sobre la supervivencia, debido a que el aumento en el peso corporal se produciría necesariamente a través de un incremento en la velocidad de crecimiento y/o un incremento en el tiempo de desarrollo (Roff, 2000). Por un lado, un incremento en la velocidad de crecimiento implicaría una mayor capacidad de adquisición de los recursos, capacidad relacionada directamente en *Drosophila* con la tasa de alimentación larvaria (Bochdanovits y de Jong, 2003); sin embargo, la capacidad de las larvas para alimentarse más rápido podría implicar una reducción en su capacidad para tolerar los residuos metabólicos nitrogenados, pues existen algunas evidencias de que poblaciones adaptadas a medios de cultivo con abundante cantidad de amonio o urea (y mantenidas a baja densidad) tienden a presentar tasas de alimentación

reducidas (Borash *et al.*, 2000b). Es más, Chippindale *et al.* (2003), al estudiar diferentes poblaciones de *D. melanogaster* seleccionadas en el laboratorio bajo distintos regímenes de selección (selección para una mayor fecundidad específica de edad, selección para mayor resistencia al estrés y selección para menor tiempo de desarrollo) pusieron de manifiesto que una correlación de signo negativo entre la viabilidad y la velocidad de crecimiento, si bien no era general, sí se encontraba con frecuencia.

Por otro lado, el tiempo de desarrollo tampoco mostró ninguna respuesta significativa a la selección en baja densidad, impidiendo que el peso corporal en la línea BD aumentase sin un cambio en la velocidad de crecimiento. Aunque esta línea tendía a presentar el mayor tiempo de desarrollo en promedio cuando se comparaba con las restantes líneas, esto se debía fundamentalmente a que las líneas AD y MD tendían a reducir su tiempo de desarrollo con la selección; cuando el tiempo de desarrollo de la línea BD se comparaba con la línea de control, las diferencias no eran significativas. Aparentemente en desacuerdo con esta situación, en la que ni el peso de pupa ni el tiempo de desarrollo respondían a la selección a baja densidad, Roper *et al.* (1996) realizaron un experimento de evolución en el laboratorio en este mismo organismo en dos densidades de población diferentes (aunque evitando específicamente la selección sobre el tiempo de desarrollo) y concluyeron, en base a las diferencias observadas entre sus líneas tras 20 generaciones de selección y de nuevo tras más de 45 generaciones de selección, que la evolución a baja densidad estaría asociada con un mayor tamaño corporal en esa densidad y un mayor tiempo de desarrollo. No obstante, en su trabajo, incluso la densidad más alta de las dos utilizadas fue bastante moderada, tal como los mismos autores señalaron y tal como ponían de manifiesto los valores de viabilidad media que presentaban los individuos de su experimento en esas condiciones (valores en torno al 85%, y por consiguiente incluso por encima de la viabilidad promedio existente en nuestra menor densidad). Esto sugiere que la limitación de alimento y de espacio habrá sido más importante en los tubos de competencia de baja densidad de nuestro experimento que en cualquiera de las dos densidades utilizadas por Roper *et al.* (1996), y el deterioro más rápido del medio de cultivo en nuestros tubos de competencia

podría haber impedido la extensión del periodo de crecimiento. En la baja densidad de Roper *et al.*, en cambio, la selección natural podría haber permitido la evolución de mayores individuos con mayores tiempos de desarrollo a través, tal como sugirieron los autores, de su efecto beneficioso en la *fitness* de los adultos.

#### 4.2.2. *Respuesta de los caracteres en la densidad intermedia*

La selección en la densidad intermedia parecía tender a reducir el tiempo de desarrollo promedio (Tabla 3.1), pero las diferencias en este carácter entre la línea MD y las restantes líneas en el experimento factorial no llegaron a ser significativas. En realidad, ninguno de los caracteres medidos en la línea MD mostró una respuesta clara y significativa tras la selección. En esta densidad, la cantidad de alimento disponible por individuo era considerablemente menor que en baja densidad, y por ello el coste de un mayor crecimiento larvario sobre la supervivencia habría sido relativamente mucho más importante, de acuerdo con la mayor correlación negativa observada entre los dos componentes de la biomasa en estas condiciones. De hecho, debido a la importante limitación que existía en la cantidad total de alimento disponible en cada tubo de competencia en esta densidad, una mayor adquisición de recursos no sería necesariamente beneficiosa, y por tanto tampoco una alta tasa de alimentación. Existen evidencias incluso de que las larvas con mayor tasa de alimentación necesitan de una mayor cantidad de alimento para completar su desarrollo y alcanzar la pupación (Mueller, 1990; Joshi y Mueller, 1996), asumiéndose que las larvas más lentas en su alimentación son más eficientes en ganancia de energía por unidad de alimento consumido (Mueller *et al.*, 2005). Por este motivo, una mayor eficiencia individual en la utilización del alimento adquirido, tendiendo hacia una mayor conversión de este alimento a masa de pupa, a costa de mantener o incluso reducir la tasa de alimentación (y en consecuencia, la capacidad competitiva: Burnet *et al.*, 1977; Joshi y Mueller, 1988, 1996), podría haber sido una “estrategia” favorecida por la selección en estas condiciones (Gill, 1978; Sanders *et al.*, 2005). Este tipo de “estrategia” implicaría probablemente un cambio en el patrón de distribución de los recursos entre crecimiento y mantenimiento con

la selección (Bochdanovits y de Jong, 2003), lo cual sería consistente con la reducción en la correlación entre la plasticidad del peso y la plasticidad de la viabilidad observada en la línea MD en el experimento factorial con respecto a las restantes líneas. El incremento en la eficiencia en el uso del alimento ingerido, a costa de reducir la capacidad competitiva, se ha observado anteriormente en *D. melanogaster* como resultado de la selección directa para reducir el tiempo de desarrollo en densidades bajas y moderadas (Prasad *et al.*, 2001) y asociado a la evolución en el laboratorio de líneas mantenidas a baja temperatura y densidad moderada, y ha sido sugerido además en el trabajo de Sanders *et al.* (2005) como resultado, de manera excepcional, de la evolución de una población a alta densidad.

#### 4.2.3. *Respuesta de los caracteres en alta densidad*

Si bien en la línea AD no se detectó prácticamente ninguna respuesta evidente o significativa en la media de la biomasa, el carácter directamente seleccionado, los resultados de la tercera repetición del experimento factorial sugieren que sí ha existido cierto grado de adaptación a las condiciones de máxima competencia, adaptación que se observó fundamentalmente a través de las respuestas correlacionadas de los caracteres. Dado nuestro criterio de selección, el mecanismo más eficiente para conseguir aumentar la biomasa en alta densidad podría haber sido aumentar la viabilidad por tubo, pero no a través de incrementar el número de huevos que eclosionaban con éxito o el número de larvas que se desarrollaban en un tubo como podía suceder en baja densidad, ya que la competencia se haría más intensa, sino, asegurándose de que los pocos individuos que se desarrollasen alcanzaran el peso mínimo de pupación. Por ello, ante estas condiciones de competencia extrema por los recursos, sería posible que la selección realizada a nuestra máxima densidad (y a diferencia de las otras dos densidades) hubiese tendido a disminuir de alguna manera el número de individuos que se desarrollaban inicialmente en un tubo, bien disminuyendo la viabilidad huevo-larva, bien aumentando la sensibilidad a la competencia al comienzo del desarrollo, por ejemplo, aumentando la sensibilidad a los productos de desecho o aumentando la variabilidad en el tiempo de desarrollo, de forma que sólo los individuos que se desarrollaran

antes sobreviviesen. En estas situaciones, y de manera consistente con los resultados, el tiempo de desarrollo promedio resultante tendería a ser menor en la línea seleccionada a alta densidad, no sólo porque las larvas de desarrollo más lento ya no llegarían a pupar (y por tanto no afectarían a la media de la distribución del tiempo de desarrollo dentro de tubo), sino también porque al haber un menor número de larvas desarrollándose la competencia en la última fase del desarrollo no sería tan intensa. El hecho de que en *Drosophila melanogaster* una menor viabilidad inicial pueda implicar una mayor supervivencia posterior en condiciones de alta densidad o intensa competencia ha sido observado previamente en el trabajo de Gardner *et al.* (2001), cuando encontraron a densidades bajas una clara correlación positiva entre la viabilidad de los individuos en los primeros estadios del desarrollo y el número de individuos que llegaban a emerger como adultos, pero una correlación negativa a la densidad más alta con la que trabajaron.

El posible incremento en la sensibilidad a la competencia larvaria de la línea AD como mecanismo para aumentar la viabilidad final en el tubo de competencia no tendría por qué ser sorprendente. Es cierto que en principio, al aumentar la densidad de población, la selección natural puede favorecer a individuos con la tendencia contraria, es decir, con una mayor resistencia o menor sensibilidad a los efectos de la competencia (Bierbaum *et al.*, 1989). Sin embargo, existen evidencias de que la sensibilidad a la competencia sí puede incrementarse en la práctica por selección artificial (Hemmat y Eggleston, 1988a), y este incremento podría ocurrir a través de la reducción en la tolerancia a los productos de desecho. Este mecanismo debería actuar en una fase temprana del desarrollo, aunque algunas evidencias indican que la presencia de productos de desecho afecta sobre todo a la supervivencia pupa-adulto (Shiotsugu *et al.*, 1997). En cualquier caso, la hipotética reducción de la viabilidad inicial promedio de la línea AD en nuestro experimento tampoco sería demasiado sorprendente si tenemos en cuenta que la competencia tiene lugar entre hermanos completos, y que esto ofrece la posibilidad de que al menos parte de las respuestas producidas puedan ser debidas a una selección de grupo en vez de selección individual. Se sabe que la selección de grupo entre grupos emparentados puede ser efectiva a la hora de cambiar la media

de una población, en especial, para valores de carácter que son deletéreos a nivel individual (Griffing, 1977), tal como podría ser nuestro caso para la viabilidad huevo-larva o viabilidad inicial a alta densidad. En definitiva, la selección realizada en nuestra densidad más alta puede haber favorecido la evolución de un menor tiempo de desarrollo y una menor viabilidad inicial. Borash *et al.* (1998) identificaron en cultivos muy densos de *D. melanogaster* en el laboratorio dos tipos fenotípicos alternativos que diferían en el tiempo de desarrollo: un fenotipo caracterizado por un menor tiempo de desarrollo, una baja viabilidad absoluta, en especial en presencia de productos de desecho, y una mayor tasa de alimentación larvaria, y un segundo fenotipo caracterizado justo por la tendencia contraria de estos mismos caracteres que estarían correlacionados genéticamente entre sí (Borash *et al.*, 2000b). Las familias favorecidas por la selección en nuestra alta densidad podrían estar próximas por tanto al primer tipo fenotípico descrito por Borash *et al.* (1998) y, de acuerdo con éste, sería posible que tendiesen a mostrar una mayor tasa de alimentación larvaria y, como consecuencia, mayor capacidad competitiva.

Además de la reducción en el tiempo de desarrollo, nuestra línea de alta densidad parecía adaptarse a sus condiciones de selección mostrando cierta reducción en su tamaño corporal. Respuestas fenotípicas en la misma dirección, que se consideran adaptativas cuando el nivel de recursos es limitante (Nylin y Gotthard, 1998), se han observado por ejemplo en la mosca *Scathofaga stercoraria* (Blanckenhorn, 1998) o en anfibios (Newman, 1992). En *Drosophila* es bien conocido que la evolución hacia una mayor velocidad de desarrollo puede implicar un menor tamaño de adulto (“síndrome del rápido desarrollo”; Chippindale *et al.*, 1997), de manera que diferentes experimentos de selección para reducir el tiempo de desarrollo en el laboratorio han mostrado que el peso corporal disminuye en unas pocas generaciones a la vez que la tasa de desarrollo aumenta (Zwaan *et al.*, 1995; Nunney, 1996; Chippindale *et al.*, 1997; Prasad *et al.*, 2000). Es más, una relación negativa entre la tasa de desarrollo y el tamaño a la emergencia del adulto se ha observado de forma generalizada al comparar diversas poblaciones de *D. melanogaster* seleccionadas bajo diferentes tratamientos (Chippindale *et al.*, 2003). Congruente con ello es por tanto la tendencia de nuestra línea AD a

reducir su peso corporal a la vez que el tiempo de desarrollo. La reducción en el peso de pupa podría implicar en principio una reducción del peso mínimo necesario para alcanzar la pupación, pero no necesariamente. Por ejemplo, a diferencia de lo que ocurre en la selección directa para aumentar la velocidad de desarrollo (Joshi *et al.*, 2001; Prasad *et al.*, 2001), la reducción del tamaño corporal en poblaciones de *D. melanogaster* que han evolucionado a altas densidades por selección natural parece ser una consecuencia generalmente de la mayor tasa de alimentación larvaria de los individuos adaptados a estas condiciones y del *tradeoff* existente entre este carácter y la eficiencia en la conversión del alimento a biomasa (Santos *et al.*, 1997; Borash y Ho, 2001). En esta situación, las diferencias en peso entre líneas resultantes de la selección a distintas densidades pueden detectarse cuando el alimento es escaso (como a alta densidad) pero no ser evidentes cuando el alimento es suficiente, ya que en estas condiciones el gasto energético que realizan las larvas en busca del alimento es menor y la relación negativa entre la capacidad de adquisición de los recursos y la eficiencia en su utilización se manifestaría en menor medida (Joshi y Mueller, 1996). De acuerdo con ello, el hecho de que la inferioridad relativa de nuestra línea AD con respecto a su peso promedio desaparezca cuando las familias son evaluadas a menores densidades podría sugerir que al menos parte de la reducción en su peso corporal sea resultado de una mayor tasa de alimentación larvaria en esta línea y una menor eficiencia en el uso del alimento. Diferentes trabajos en *D. melanogaster* han mostrado que tratamientos de selección a alta densidad larvaria pueden conducir a la evolución de comportamientos que implican caracteres relacionados con una mayor adquisición de los recursos pero que son costosos energéticamente para las larvas, no sólo una mayor tasa de alimentación (Joshi y Mueller, 1996), sino también una mayor distancia recorrida por las larvas durante la búsqueda del alimento (Sokolowski *et al.*, 1997) o un incremento en la altura de pupación (Joshi y Mueller, 1993; aunque ver Joshi y Mueller, 1996). Si bien en nuestro experimento no hemos realizado mediciones específicas de estos caracteres relacionados con el gasto energético y no podemos obtener conclusiones sobre su posible diferenciación entre líneas, al final del trabajo sí podía apreciarse a simple vista que la línea AD tendía a pupar a una mayor altura de lo que lo hacían las restantes líneas.

Por otra parte, nuestro proceso de selección no implicó directamente a los individuos en su fase de adultos y, sin embargo, los resultados sugerían diferencias entre líneas en la fecundidad de las hembras adultas. Esto no es sorprendente, pues factores como el tamaño corporal establecen fuertes conexiones entre el estadio larvario y adulto, de forma que el crecimiento de las larvas puede tener efectos decisivos en caracteres de adulto como la fecundidad de las hembras y el éxito de apareamiento en los machos (Partridge y Fowler, 1993; Roper *et al.*, 1996; Joshi, 2004). De hecho, en nuestro experimento, las diferencias genéticas que pueden haberse producido entre líneas en la adquisición y utilización de los recursos por parte de las larvas durante la selección en cada densidad pueden haber afectado a la cantidad de energía distribuida hacia la reproducción en los individuos adultos. Por ejemplo, Foley y Luckinbill (2001) mostraron que líneas de *D. melanogaster* seleccionadas durante la fase larvaria, en su caso, para mayor o menor tasa de alimentación, presentaban diferencias en la fecundidad temprana de las hembras (diferencias que estaban correlacionadas con la cantidad de lípidos acumulados antes de la emergencia) y, aunque en la dirección opuesta, en su fecundidad total. Borash y Ho (2001) observaron que las hembras procedentes de líneas adaptadas a altas densidades larvarias en el laboratorio presentaban un mayor contenido en lípidos tras la emergencia, aunque la divergencia en los patrones de fecundidad de estas líneas no está clara (Prasad y Joshi, 2003). En este mismo organismo, Roper *et al.* (1996), al comparar las líneas resultantes de su selección en dos densidades larvarias diferentes, encontraron que aquella que había evolucionado en la densidad de población más alta de las dos utilizadas presentaba menor fecundidad tardía (aunque sin diferencias en la fecundidad temprana) que la que había evolucionado a baja densidad, si bien esto era así sólo cuando las líneas eran evaluadas en las condiciones de menor densidad. En nuestro trabajo, tanto el menor tiempo de desarrollo de la línea AD como la reducción en su peso corporal parecen consistentes con la tendencia que observamos en las hembras de esta línea en la repetición 3 a poner en promedio un menor número de huevos. Esto es así porque, por un lado, un menor tamaño corporal puede implicar en términos absolutos una menor cantidad de recursos destinados a la reproducción, y es ampliamente conocido que en insectos hay a menudo una correlación positiva entre el peso

corporal y la fecundidad (Roff, 2000; Joshi, 2004). Por otro lado, hay también alguna evidencia en *D. melanogaster* de un *tradeoff* entre la fecundidad y la velocidad de desarrollo, como es el trabajo de Nunney (1996), en el que las hembras de las líneas seleccionadas para un menor tiempo de desarrollo mostraron un menor tamaño y una importante reducción de su fecundidad. A pesar de ello, la generalidad de esta correlación negativa entre la velocidad de desarrollo y la fecundidad parece estar todavía por demostrar, y el signo de esta correlación puede no ser predecible en función de como covaríen en la población la tasa de crecimiento y el tamaño final del adulto (Roff, 2000).

#### **4.3 - ESPECIALIZACIÓN DE LAS LÍNEAS SELECCIONADAS: TRADEOFFS Y PLASTICIDAD FENOTÍPICA**

Los resultados del experimento factorial mostraron que cada línea tendía a presentar tras la selección cierta ventaja en la densidad en la que había sido seleccionada. Esto ponía de manifiesto la tendencia a la adaptación diferencial de las líneas a sus respectivas densidades de selección, y constituye la mejor evidencia que encontramos en nuestro trabajo de una respuesta a la selección y de que esta respuesta dependía de la densidad de población. Como se ha visto en los resultados, la "superioridad" de la línea seleccionada en condiciones de baja densidad prácticamente desaparecía en las otras dos densidades, reflejando la presencia de interacciones genotipo-densidad en la población inicial. La existencia de interacciones genotipo-ambiente en poblaciones de laboratorio de *Drosophila* respecto a la calidad nutricional fue puesta de manifiesto ya en una época temprana por ejemplo por Robertson (1960a) para el tamaño corporal, quien, tras seleccionar para aumento de tamaño en un medio de cultivo de calidad nutricional normal, observó una reducción relativamente mayor en el tamaño de las moscas seleccionadas respecto a las no seleccionadas cuando las larvas se desarrollaban en un medio de cultivo subóptimo o diluido. Marks (1982) mostró la existencia de variabilidad genética en la sensibilidad a la densidad larvaria para el tamaño corporal, viabilidad y tasa de desarrollo en una población natural de *D. melanogaster*. En nuestro experimento en concreto, el hecho de que la respuesta conseguida en baja densidad no pueda ser extrapolada a otras de

manera general indicaba que los conjuntos de efectos génicos correspondientes a los caracteres medidos no eran exactamente los mismos en las tres densidades de población utilizadas, y que, por tanto, la arquitectura genética de la productividad, medida aquí como biomasa de pupas, difería entre densidades. No obstante, aún cuando la ventaja de las líneas seleccionadas en sus respectivas densidades señalaba cierta tendencia a la especialización a densidades concretas y que la correlación genética entre los caracteres expresados a distintas densidades no era máxima, no constituía por sí misma una evidencia de *tradeoff* entre densidades. De hecho, las estimas de correlación entre densidades observadas tendieron a ser escasas o intermedias, y esto indicaba que la adaptación a una densidad concreta había sido en gran parte independiente de la adaptación a otra densidad.

#### 4.3.1. *Tradeoffs*

El *test* específico realizado para probar *tradeoffs* en la adaptación a unas condiciones de densidad particulares, el cual consideraba necesariamente la línea control (Bell y Reboud, 1997), no mostró ninguna evidencia de coste en la adaptación a una densidad consistente entre repeticiones, sugiriendo que la adaptación a una densidad concreta no se conseguía necesariamente a costa de reducir la adaptación a una densidad diferente. Sin embargo, la correlación entre medias familiares estimada en la repetición 3 sí parecía indicar un *tradeoff* genético entre la producción de biomasa a la densidad intermedia y la producción de biomasa a alta densidad, en concreto, en dos de las líneas seleccionadas (líneas BD y MD). *Tradeoffs* genéticos entre la productividad a alta y baja densidad de población han sido descritos anteriormente en cultivos en masa de *Drosophila* (Mueller *et al.*, 1991), y de hecho la existencia de *tradeoffs* en caracteres relacionados con el crecimiento de una población a diferentes densidades ha sido asumida en las teorías de selección dependiente de la densidad. Incluso algunos modelos teóricos sobre especialización ecológica, basados en pleiotropía antagónica (que, en el contexto de varios ambientes, determinaría que un gen presentase un efecto positivo sobre el valor de un carácter en un ambiente pero negativo en otro), predicen que el desarrollo alcanzado por los individuos o cualquier otro carácter directamente

relacionado con la *fitness* estará correlacionado negativamente entre ambientes (Rausher, 1984). Este tipo de situación ha sido sugerido en diversos trabajos realizados en diferentes organismos a partir de poblaciones que han evolucionado o han sido seleccionadas en diferentes ambientes, por ejemplo, en líneas del alga verde unicelular *Chlamydomonas reinhardtii* entre ambientes con o sin luz (Bell y Reboud, 1997), en la bacteria *Escherichia coli* entre ambientes con diferentes sustratos como fuente de carbono (Cooper y Lenski, 2000), en líneas seleccionadas de *Drosophila melanogaster* entre ambientes con presencia o ausencia de cadmio (Shirley y Sibly, 1999), en el áfido *Acyrtosiphon pisum* entre diferentes plantas huésped (Via, 1991; Hawthorne y Via, 2001), o en el copépodo *Eurytemora affinis* entre ambientes de agua dulce o aguas de mayor salinidad (Lee *et al.*, 2003, 2007). Es más, Tessier *et al.* (2000), en base a los resultados de algunos trabajos en zooplancton y a la comparación entre algunas especies de algas, bacterias, plantas, invertebrados y vertebrados, han sugerido la posible generalidad de un *tradeoff* entre la capacidad de los genotipos de explotar un ambiente rico en recursos (como podría ser en nuestro experimento la menor densidad) y la capacidad para explotar un ambiente pobre. Sin embargo, las evidencias inequívocas de *tradeoffs* genéticos entre ambientes han sido realmente escasas en la práctica (por ejemplo, en Bell y Reboud, 1997, se ha señalado que la acumulación de mutaciones, no la pleiotropía antagónica, habría sido el mecanismo predominante en originar el coste de la adaptación a cada ambiente) y, en general, lo más frecuente ha sido encontrar que los componentes de *fitness* entre distintos tipos de huéspedes, hábitats o recursos, o bien no están correlacionados, o bien lo están positivamente (Joshi y Thompson, 1995; Baer y Travis, 2000). Resultados similares se han visto al variar la densidad en poblaciones naturales de plantas (Shaw, 1986; Thomas y Bazzaz, 1993), o al variar la disponibilidad de recursos en animales en el laboratorio o en la naturaleza (por ejemplo en ratones, Falconer, 1960; en escarabajos, Messina y Fry, 2003; o en ardillas, Mcdam y Boutin, 2003). De acuerdo con ello, las correlaciones entre densidades calculadas entre nuestra baja densidad y las dos densidades más altas sugerían una correlación genética entre ambientes con frecuencia positiva o escasa, lo cual no parece apoyar

claramente la propuesta de Tessier *et al.* (2000) sobre la generalidad de *tradeoffs* entre ambientes ricos y pobres en recursos.

No obstante, como sugirieron Mueller *et al.* (1991) en *Drosophila*, un *tradeoff* entre densidades podría surgir como resultado del proceso de adaptación a condiciones de competencia intensa, por lo que sería posible que en nuestro experimento el grado de adaptación de la línea AD no haya sido suficientemente importante como para poner de manifiesto un *tradeoff* entre densidades de manera significativa tras la selección. Es probable en realidad que el número de generaciones de selección no haya sido suficiente, y es posible, en base a las correlaciones negativas detectadas entre las densidades alta e intermedia en las líneas MD y BD, que un mayor grado de adaptación de la línea AD a sus condiciones de selección pudiera haber llegado a poner en evidencia algún tipo de coste en esta línea al desarrollarse a una densidad menor.

En cualquier caso, las correlaciones negativas que parecían existir entre alta densidad y la densidad intermedia en la tercera repetición indicaban cierta dificultad en la población para adaptarse simultáneamente a las diferentes densidades usadas, tendiendo a favorecer cierta especialización a condiciones concretas de densidad y dando lugar a una mala respuesta promedio en el conjunto de las tres densidades. La correlación estimada entre la biomasa producida a baja densidad y a densidad intermedia, generalmente significativa y de signo positivo, sugería que la dirección de los cambios producidos en los caracteres durante la selección había sido relativamente similar en estas dos densidades. Por tanto, lo más evidente en cuanto a la respuesta promedio de las líneas en nuestro rango de densidades fue la aparente inferioridad en biomasa de aquella seleccionada a la densidad más alta (tal como sugería el análisis de la tercera repetición y tres densidades), de manera que esta línea tendía a presentar una baja productividad incluso en situaciones en las que la competencia seguía siendo relativamente intensa, como era en la densidad intermedia. Los resultados obtenidos sugieren en definitiva que la selección en un tipo de condiciones donde la disponibilidad de alimento por individuo es mínima no sólo podría resultar poco eficaz en lo que se refiere a la magnitud

de la respuesta, sino también a la hora de conseguir la adaptación a un rango variable de condiciones. A pesar de ello, la ausencia de una respuesta clara y significativa en biomasa en alta densidad no nos permite concluir que los resultados sean totalmente inconsistentes con la idea de que la selección para aumento de un carácter en un ambiente de baja calidad o desfavorable pueda ser un medio adecuado para conseguir una buena respuesta promedio entre ambientes (Kassen, 2002); de hecho, los resultados no parecen apoyar esta idea cuando consideramos como ambiente más desfavorable a la densidad alta, pero la situación es menos clara al considerar como desfavorable a la densidad intermedia respecto de la baja densidad. Los resultados sí señalan en cualquier caso que, cuando la disponibilidad de recursos en una población es extremadamente baja, realizar selección artificial en condiciones relativamente más favorables puede ser incluso desaconsejable, dada la importancia de las interacciones genotipo-densidad que provocan que los genotipos que se desarrollan bien en una densidad no lo hagan necesariamente así en otra densidad. Desde esta perspectiva, los resultados serían consistentes con la propuesta bastante extendida actualmente de que la mejor estrategia para conseguir genotipos adaptados a un ambiente muy desfavorable es realizar la selección en ese ambiente concreto (Ceccarelli, 1994), a pesar de la baja productividad potencial característica de este tipo de condiciones.

#### 4.3.2. *Plasticidad fenotípica*

Tras la selección a diferentes densidades las líneas diferían claramente en su plasticidad para el tiempo de desarrollo, de manera que la línea seleccionada a la menor densidad tendía a presentar la plasticidad más alta para este carácter. En la misma dirección parecían existir diferencias en la plasticidad para biomasa y viabilidad, aunque no de forma significativa. En conjunto, esta situación señalaba que la adaptación de las líneas a sus respectivas densidades de selección implicaba no sólo cambios en el valor promedio de los caracteres sino también en su pauta de respuesta a la variación en densidad, poniendo en evidencia que la diferenciación fenotípica entre poblaciones que se adaptan a distintos ambientes puede tener lugar a diferentes niveles. Las diferencias en plasticidad entre las líneas seleccionadas

ponían de manifiesto a su vez la existencia de variabilidad genética para la plasticidad de los caracteres en la población base (Via and Lande, 1985), de forma evidente al menos para el tiempo de desarrollo.

Dado que la línea de alta densidad había reducido su tamaño corporal en su densidad de selección, podríamos quizá haber esperado que cuando se desarrollara a densidades más bajas diese lugar a un mayor número de descendientes de pequeño tamaño. Sin embargo, cuando esta línea se comparó con las otras dos, ocurrió justo al contrario: En densidades más bajas, la línea AD dedicaba los recursos adicionales a aumentar más (en términos relativos) el peso que la viabilidad. Esta situación no sólo ponía de manifiesto la escasa plasticidad para viabilidad de esta línea sino que, además, resultaba consistente con la idea de que la selección en alta densidad hubiese limitado en cierta manera la viabilidad inicial de los individuos como una “estrategia” eficaz para conseguir una respuesta positiva en la viabilidad final y la biomasa en esas condiciones. Es más, la tendencia de la línea AD a presentar una baja plasticidad en viabilidad sugería que la limitación en la viabilidad inicial habría sido hasta cierto punto independiente de la cantidad de alimento disponible. Esta tendencia sería consistente con que la limitación en la viabilidad inicial de esta línea hubiera estado marcada por la limitación de espacio en el tubo, tanto a través de una reducción en la viabilidad huevo-larva (cuando se sembraban huevos) como de una reducción en la tolerancia a los productos de desecho, siempre y cuando este mecanismo hubiese actuado en una fase lo bastante temprana del desarrollo.

El hecho de que la reducción en la plasticidad de los caracteres más relacionados con la *fitness* o el crecimiento resulte adaptativa o ventajosa en alta densidad no es sorprendente, ya que la estabilidad fenotípica podría estar favorecida en ambientes adversos (Dorn *et al.*, 2000). Hairston *et al.* (2001), por ejemplo, estudiaron en una población de *Daphnia galeata* (un crustáceo de agua dulce) la variación en el crecimiento de los individuos en un ambiente en el que se había producido una reducción de los recursos durante el periodo de crecimiento (a la vez que había aumentando la concentración de un alga relativamente tóxica). Estos autores observaron que tras aproximadamente 15

años la población había evolucionado hacia una menor plasticidad fenotípica en su respuesta a las nuevas condiciones nutricionales, y explicaron este resultado señalando que, dado que en el nuevo ambiente la respuesta fenotípica de los individuos (su crecimiento) tendía a reducirse, la selección natural habría tendido a favorecer (asumiendo una correlación positiva entre crecimiento y *fitness*) a los genotipos que se viesen menos afectados por el efecto negativo del ambiente (es decir, a individuos más resistentes al efecto ambiental). Por tanto, la menor plasticidad fenotípica resultante habría sido una respuesta adaptativa en la población.

Un tipo de situación similar podría haber ocurrido en cierta medida en nuestro trabajo para el tiempo de desarrollo a altas densidades. En estas condiciones, el tiempo de desarrollo aumenta como resultado de la competencia y la menor disponibilidad de alimento; sin embargo, la selección a alta densidad favorece a los genotipos con un menor tiempo de desarrollo. Como consecuencia, la selección tendería a favorecer inicialmente a aquellos genotipos que experimentasen un menor incremento en el tiempo de desarrollo a causa de la competencia, es decir, a los genotipos con menor plasticidad en este carácter. De esta manera, la selección a alta densidad tendería a reducir la plasticidad fenotípica de la población para el tiempo de desarrollo. Por su parte, la mayor plasticidad fenotípica en biomasa y viabilidad que tendía a mostrar la línea BD podría representar simplemente la “incapacidad” de los genotipos de esta línea para mantener el fenotipo favorecido por la selección en unas condiciones de intensa competencia y escaso alimento (Wolfe y Mazer, 2005). Como señalaron Lortie y Aarssen (1996), en un contexto ecológico, la plasticidad fenotípica de los caracteres más relacionados con la *fitness* sería posiblemente, más que el objeto de la selección, el producto resultante de la especialización a un ambiente concreto. En nuestro trabajo, en realidad, no hemos realizado ninguna selección directa sobre la plasticidad de los caracteres, por lo que las diferencias observadas en la plasticidad de las líneas constituyen respuestas correlacionadas a la selección sobre el valor de la biomasa en cada densidad. De hecho, es probable que la diferenciación entre líneas en la plasticidad de los caracteres no haya sido mayor de lo observado debido a la escasa significación de las

respuestas obtenidas en general y sobre todo a altas densidades. Los cambios en la plasticidad de una población como consecuencia de la selección fenotípica realizada en un único ambiente pueden esperarse en base a la denominada regla de Jinks y Connolly (1973), según la cual la selección en un ambiente que aproxime el valor de un carácter hacia el valor promedio de la población a través de ambientes conduciría a una menor plasticidad fenotípica, y al contrario, la selección que aleje el valor de un carácter de su valor promedio a través de ambientes incrementaría la plasticidad de la población. Tras la formalización y modificación de esta regla por parte de Falconer (1990), se predice que en general la especialización a un ambiente favorable puede tender a incrementar el nivel de plasticidad de una población en comparación con lo que lo haría la especialización a ambientes más desfavorables (Falconer, 1990; Gavrillets y Scheiner, 1993; Lortie y Aarssen, 1996). Aunque existen excepciones, diversos trabajos realizados en diferentes organismos han ofrecido resultados total o parcialmente consistentes con esta predicción (por ejemplo, Scheiner y Lyman, 1991, o Valladares *et al.*, 2000; revisión de experimentos de selección consistentes con dicha predicción en Scheiner, 2002), y éste parece ser el caso también de nuestro experimento, dada la mayor plasticidad fenotípica que tendía a mostrar para la mayoría de caracteres la línea BD, seleccionada en las condiciones más favorables. Esta consistencia entre nuestros resultados y lo que se predice generalmente para las respuestas correlacionadas en la plasticidad fenotípica se deberá en gran parte a que la varianza genética de los caracteres tendía a ser mayor en el ambiente más favorable, la baja densidad, así como a la ausencia de una correlación genética importante de signo negativo entre ésta y mayores densidades. No obstante, en función de los valores de covarianza y varianza genética en cada ambiente, y en función de la arquitectura genética subyacente a las correlaciones genéticas en un ambiente dado, los cambios en la plasticidad fenotípica pueden no suceder de manera predecible (Czesak *et al.*, 2006).

#### **4.4 - CAMBIOS EN LAS LÍNEAS SELECCIONADAS NO DEBIDOS A LA SELECCIÓN**

En nuestro trabajo, los individuos reproductores nunca experimentaron condiciones de competencia importante, y todos ellos fueron mantenidos siempre en las mismas condiciones independientemente de la línea a la que pertenecían. Esto aseguraba que cualquier diferencia fenotípica observada entre las líneas de selección no pudiese ser atribuida a los diferentes ambientes en los que los individuos se desarrollaban (aclimatación) o a los diferentes ambientes en los que las madres de los individuos evaluados vivían (efectos maternos) (Borash *et al.*, 1998). Por la misma razón, nuestros resultados no pueden ser explicados por ningún efecto directo del estrés ambiental sobre las tasas de recombinación y mutación (Hoffmann y Parsons, 1991). Es también improbable que los resultados obtenidos se hayan debido a la exposición de los individuos reproductores en todas las líneas seleccionadas a un nuevo ambiente cuando éstos eran introducidos en sus tubos de mantenimiento; este problema a menudo complica la interpretación de los resultados de laboratorio (Service y Rose, 1985), pero esperamos que no haya sido importante en nuestro caso porque las condiciones de los tubos de mantenimiento usados en el experimento para los individuos reproductores y las condiciones de las botellas de cultivo de la población base eran similares: El medio de cultivo y la temperatura eran los mismos, y las densidades estaban reguladas por el comportamiento de puesta de huevos de las hembras en ambos ambientes. Si bien es cierto que las densidades en los tubos de mantenimiento pueden haber sido algo menores en promedio, dado que estos tubos se cambiaban con más frecuencia que las botellas de cultivo, es improbable que cualquier adaptación rápida a estos pequeños cambios haya tenido lugar, tanto porque la viabilidad larvaria era generalmente alta en los tubos de mantenimiento como porque la selección de los padres no dependía de su producción en estas condiciones.

##### *4.4.1. Consanguinidad y deriva genética*

Los datos de la tercera repetición del experimento factorial permitieron aplicar un análisis más detallado de los resultados. Sin embargo, es necesario

señalar que aún cuando nuestro diseño experimental controlaba los efectos sistemáticos de la depresión consanguínea mediante la comparación de las líneas seleccionadas y su control (manteniendo el mismo número de reproductores en ambos tipos de líneas), en el caso de los resultados de una única repetición (como es el caso del análisis de la tercera repetición en tres densidades) existe la posibilidad de que éstos puedan no ser representativos de la población entera debido a la deriva genética. No obstante, los resultados básicos en cuanto a la respuesta a la selección, adaptación diferencial y *tradeoffs* obtenidos tras la comparación de las líneas seleccionadas con su control, fueron siempre consistentes entre los análisis basados en las tres repeticiones con dos densidades (baja e intermedia) y los análisis basados en la tercera repetición con tres densidades. Además, y como se ha podido ver en la Figura 3.3, los resultados para la plasticidad fenotípica también fueron consistentes en general entre los diversos análisis, pues la línea de baja densidad tendía a presentar en todos los casos la plasticidad más alta para biomasa en las tres repeticiones, mientras que la línea de alta densidad tendía a presentar la más baja. Por consiguiente, los únicos resultados que deben ser observados con cierto cuidado, por no existir realmente repeticiones de ellos, son los obtenidos en relación a los *tradeoffs* estudiados mediante correlaciones dentro de línea, así como los correspondientes a las correlaciones entre plasticidades.

#### **4.5 - VARIABILIDAD GENÉTICA Y DENSIDAD: CONDICIONES EXTREMAS E INUSUALES**

Las diferencias ambientales originadas por el cambio en densidad presentaron un notable efecto sobre la varianza genética y la respuesta a la selección de cada uno de los caracteres medidos en la población base: Los cuatro caracteres mostraron su mayor heredabilidad y varianza genética a baja densidad, es decir, en las condiciones donde el alimento era abundante y no limitaba ni el crecimiento ni la supervivencia de los individuos. Desde esta perspectiva, nuestros resultados sugieren que la varianza genética aditiva tendía a ser mayor cuando las condiciones del entorno eran favorables, y de manera consistente con algunos trabajos realizados anteriormente en diferentes organismos que han mostrado una tendencia similar en condiciones óptimas,

como por ejemplo los de Wade (1990) en el escarabajo *Tribolium castaneum*, Kasule (1991) en la chinche del algodón *Dysdercus fasciatus*, Sultan y Bazzaz (1993) y Bennington y McGraw (1996) en las plantas anuales *Poligonum persicaria* e *Impatiens pallida* respectivamente, o Larsson et al. (1997) en la gaviota *Larus canus* entre otros.

Como comentábamos al inicio de esta *Discusión*, el tipo de carácter elegido como objeto de la selección podría haber influido en la tendencia observada en los resultados. De hecho, a pesar de la amplia heterogeneidad que existe entre los resultados de distintos experimentos en cuanto al efecto de las condiciones ambientales sobre los parámetros genéticos de una población, en nuestro trabajo, la dirección de los cambios que la heredabilidad experimentaba con la densidad tendió a ser similar para los diferentes caracteres medidos, posiblemente por tratarse de caracteres muy dependientes unos de otros (el carácter seleccionado, la biomasa, era función de la viabilidad y el peso de pupa) y caracteres todos muy relacionados con la tasa de crecimiento. Precisamente, la relación de nuestros caracteres con el crecimiento de los individuos puede ayudar a explicar al menos en parte el descenso en heredabilidad y varianza genética que encontramos en los dos ambientes menos favorables. En concreto, cuando las condiciones de crecimiento son restrictivas, como ocurre a altas densidades de población, la varianza aditiva puede reducirse porque la baja disponibilidad de recursos llega a limitar el potencial genético que los individuos podrían alcanzar (Gebhardt-Henrich y van Noordwijk, 1991), reduciéndose la expresión fenotípica de los “mejores” genotipos. De igual manera, la mayor varianza genética que parecía existir en nuestra baja densidad podría deberse a genes que no tenían efecto cuando el crecimiento era escaso (Hoffmann y Merilä, 1999). Este tipo de situación se ha utilizado en algunas ocasiones para explicar las menores heredabilidades obtenidas con frecuencia en pájaros en ambientes pobres para caracteres relacionados con el tamaño (Larsson, 1993; aunque ver Merilä y Fry, 1998), y ha sido sugerida asimismo en algunos trabajos realizados con poblaciones naturales de plantas (Bennington y McGraw, 1996; Conner et al., 2003). Por otra parte, aunque existen evidencias obtenidas a partir de experimentos de acumulación de mutaciones que sugieren que un

ambiente desfavorable tendería a magnificar el efecto de mutaciones deletéreas (referencias en Elena y deVisser, 2003; aunque ver por ejemplo a Baer *et al.*, 2006), existe también alguna evidencia de lo contrario, como es el trabajo de Kishony y Leibler (2003) en *Escherichia coli* midiendo tasas de crecimiento. Estos autores compararon la tasa de crecimiento relativa de cepas mutantes con la cepa ancestral común en varios ambientes desfavorables y encontraron que los efectos de las mutaciones deletéreas en la tasa de crecimiento relativa podían a veces reducirse en las condiciones desfavorables, por lo que señalaron que ésta sería una situación consistente con el argumento de que el potencial genético para caracteres de crecimiento podría no alcanzarse en ambientes pobres en recursos. Es más, cierta generalidad en la observación de que la expresión de la variación aditiva es menor en ambientes desfavorables habría tomado fuerza recientemente, al menos en caracteres morfométricos, tras el meta-análisis de estudios en animales realizado por Charmantier y Garant (2005), en el que no fueron incluidos trabajos realizados en poblaciones domésticas o de laboratorio. Los resultados de este meta-análisis mostraron que, si bien era frecuente no llegar a detectar una dependencia significativa del ambiente en las estimas de la heredabilidad, cuando esta dependencia sí se detectaba, la heredabilidad aumentaba bajo condiciones favorables. Esta tendencia en la heredabilidad permanecía significativa si se consideraban únicamente caracteres morfométricos (caracteres donde se observaba también que las estimas de varianza aditiva tendían a aumentar), aunque dejaba de ser significativa si se consideraban sólo caracteres directamente relacionados con la eficacia biológica o fisiológicos, en los cuales el efecto del ambiente sobre la heredabilidad resultaba ser mucho menor.

No obstante, en nuestro trabajo, la capacidad de respuesta a la selección o *evolvability* de la población, medida como el coeficiente de variación genética aditiva, parecía ser considerable para la biomasa, la viabilidad y el peso promedio en las condiciones de máxima densidad, es decir, en el ambiente más desfavorable y pobre de los tres utilizados. Una situación similar fue observada también en *D. melanogaster* por ejemplo por Karan *et al.* (1999b), cuando estudiaron una población natural de este organismo a diferentes

temperaturas y encontraron, simultáneamente, un alto coeficiente de variación genética y una baja heredabilidad para caracteres relacionados con el tamaño corporal precisamente a las temperaturas más extremas utilizadas. De acuerdo con esta situación, bajas heredabilidades y elevadas *evolvabilities* podrían ser frecuentes en condiciones ambientales extremas, como de hecho lo es nuestra densidad más elevada; esta correlación negativa podría obtenerse si ambientes extremos condujesen de forma general a un incremento de la varianza ambiental sin un cambio proporcional en la varianza genética (Imasheva y Bublik, 2003). De ser así, podría decirse que este tipo de condiciones ambientales servirían para mantener variación genética en la naturaleza, al “ocultar” o dificultar el acceso de la selección natural a las diferencias genéticas existentes en la población (Merilä, 1997). En general, nuestros resultados fueron consistentes con anteriores trabajos en los que se ha visto que los cambios que se producen en la *evolvability* al variar el ambiente no se corresponden necesariamente con los cambios en la heredabilidad (Houle, 1992; Messina, 1993; Grill *et al.*, 1997; Imasheva *et al.*, 2000).

El componente ambiental de la heredabilidad podría aumentar de manera importante en condiciones extremas debido al elevado grado de estrés al que están sometidos los individuos (Blum, 1988). No sería sorprendente que en condiciones estresantes los individuos fuesen más sensibles a pequeñas diferencias microambientales o locales, y que cualquier pequeña diferencia aleatoria entre familias pudiera tener un mayor efecto en el valor final de los caracteres en condiciones pobres de crecimiento. Evidencias concretas de un incremento en la varianza ambiental en condiciones de pobre nutrición o de alta densidad en *D. melanogaster* se han obtenido previamente para algunos caracteres (Imasheva *et al.*, 1999; Imasheva y Bublik, 2003), así como también, en diversas ocasiones, en condiciones estresantes originadas por factores ambientales diferentes. Por ejemplo, Hoffmann y Schiffer (1998) encontraron una reducción de la heredabilidad de la longitud y anchura del ala debido únicamente a una mayor varianza ambiental en ambientes resultantes de una combinación de choques reiterados de bajas temperaturas, bajo nivel nutricional y presencia importante de etanol en el medio. Bublik y Loeschcke (2002) mostraron que una baja temperatura estresante provocaba

consistentemente un aumento de la varianza ambiental en todos los caracteres que estudiaron (tres caracteres morfológicos y dos caracteres de LH, que fueron la viabilidad y el tiempo de desarrollo). En general, los cambios en el componente ambiental de la varianza han sido frecuentes en *Drosophila*, y por esta razón se han utilizado a menudo para explicar las diferencias que se han encontrado entre la heredabilidad estimada en la naturaleza y la estimada en el laboratorio (Prout y Barker, 1989).

Algunos autores han sugerido que el estrés podría incrementar a su vez la varianza genética (Waddington, 1961; Parsons, 1987; Hoffmann y Parsons, 1991), provocando que la tasa de evolución y la capacidad de una población para adaptarse a nuevos ambientes sea mayor en condiciones estresantes. El incremento de la varianza genética en ambientes estresantes se ha observado de hecho en diversos trabajos realizados en el laboratorio en *Drosophila*, sobre todo en caracteres relacionados con la LH (Luckinbill y Clare, 1985; Neyfakh y Hartl, 1993; Sgrò y Hoffmann, 1998b; Leips y Mackay, 2000), pero también en algunas ocasiones, con frecuencia no de forma significativa, en caracteres morfológicos (por ejemplo, de Moed *et al.*, 1997; Imasheva *et al.*, 1998; Loeschcke *et al.*, 1999; Swindell y Bouzat, 2006). Nuestros resultados, sin embargo, y de manera consistente con los trabajos de Hoffmann y Schiffer (1998), Bosenko e Imasheva (1998), Woods *et al.* (1999), Bublik *et al.* (2000a, b) y Fowler y Whitlock (2002) realizados también en *Drosophila* en caracteres morfológicos, o con los trabajos de Murphy *et al.* (1983) y Bublik *et al.* (1998) en caracteres relacionados con la eficacia biológica o fisiológicos, no parecen apoyar esta hipótesis de manera clara, al haber sido en el ambiente menos estresante de los tres utilizados (nuestra baja densidad) donde obtuvimos heredabilidades más altas y coeficientes de variación aditiva relativamente intermedios. Si bien es cierto que la línea AD era la que tendía a presentar los mayores coeficientes de variación aditiva, la línea MD, donde también esperamos cierto grado de estrés, presentaba los valores más bajos de heredabilidad y, especialmente, de coeficiente de variación aditiva para la mayoría de los caracteres. Como señalaron Bublik *et al.* (2000b), las discrepancias entre sus resultados y los de algunos experimentos que han mostrado un aumento de la varianza genética en situaciones estresantes

podrían deberse en parte a que estos experimentos han utilizado en muchas ocasiones análisis con líneas descendientes de una misma hembra (líneas *isofemale*), análisis en los que la estima de la varianza genética puede incluir varianza debida a efectos dominantes y epistáticos. Por ello, si el estrés aumentase la varianza dominante o la varianza de epistasia, sería posible obtener una mayor varianza genética en condiciones estresantes sin que la varianza aditiva hubiese aumentado realmente; esta confusión entre efectos genéticos aditivos y no aditivos no ocurre cuando las estimas se basan en experimentos de selección, como es en el caso de los trabajos de Bublly *et al.* (1998; 2000b) o en el nuestro. Si bien los indicios de que el estrés pueda aumentar la varianza genética no aditiva son escasos en caracteres morfológicos, se ha especulado que esto podría ocurrir en el tamaño corporal (Bublly *et al.*, 2001), y existe alguna evidencia de ello en caracteres de LH como el tiempo de desarrollo (Blows y Sokolowski, 1995; Bublly y Loeschcke, 2002), siendo precisamente, en este tipo de caracteres, donde la contribución de la varianza dominante y de epistasia a la varianza fenotípica podría ser relativamente importante (Merilä y Sheldon, 1999).

En nuestro experimento tanto la densidad alta como la densidad intermedia se han considerado ambientes estresantes debido a la competencia por los recursos y a la alteración química del medio causada fundamentalmente por el metabolismo larvario. No obstante, como hemos visto, la dirección de los cambios que experimentaba la *evolvability* de la población respecto a la heredabilidad no era la misma para ambas densidades. Se ha sugerido previamente que tendencias no lineales en la expresión de la varianza genética a lo largo de un gradiente ambiental podrían encontrarse al menos en algunos caracteres (Stearns *et al.*, 1991), y que ello ofrece una potencial explicación para la inconsistencia observada entre los estudios que examinan la relación entre el nivel de estrés ambiental y la cantidad de varianza genética expresada dentro de ambiente (Kause y Morin, 2001). Por otro lado, las diferencias en *evolvability* entre nuestra alta densidad y la densidad intermedia podrían también explicarse si sólo las condiciones de alta densidad hubieran llegado a generar cierto grado de estrés, consistentemente con lo propuesto previamente por Imasheva y Bublly (2003). Estos autores compararon también en *D.*

*melanogaster* estimas de variabilidad genética para cuatro caracteres morfológicos en tres densidades larvarias distintas (resultantes en su caso de una cantidad constante de medio de cultivo y un número de individuos por tubo variable), encontrando cierto aumento con la densidad, aunque no de manera significativa, en la *evolubility* y varianza entre líneas *isofemale* en tres de los cuatro caracteres (longitud de tórax y de ala y número de quetas esternopleurales), a la vez que cierta tendencia a disminuir en el cuarto carácter (número de quetas abdominales). Dado que el componente de varianza ambiental tendía a ser significativamente mayor generalmente sólo en alta densidad, estos autores sugirieron que niveles intermedios podrían no afectar sustancialmente a la homeostasis de desarrollo y podrían no llegar a tener un efecto significativo sobre los componentes de variación. De esta manera, densidades extremadamente altas podrían ser necesarias para llegar a observar un cambio importante en el componente de varianza genética, densidades lo suficientemente altas, por ejemplo, como para llegar a “despertar” una respuesta general al estrés en los individuos, provocando la expresión de diferencias genéticas que se “añadirían” a la varianza genética ya expresada en condiciones menos estresantes. Una explicación similar dieron Leips y Mackay (2000) al estudiar en este mismo organismo los efectos de la densidad larvaria sobre QTL implicados en la longevidad, al observar que varios de los QTL no tenían efecto en el carácter a la menor densidad con la que trabajaron pero sí a alta densidad. Diferencias en el nivel de estrés podrán contribuir por tanto a las diferencias entre resultados obtenidas en distintos trabajos que han utilizado la densidad de población o una baja disponibilidad de recursos como causa del estrés en un mismo organismo y un mismo carácter. Factores ambientales diferentes podrán provocar asimismo un grado de estrés más o menos severo e inducir cambios más o menos drásticos en la varianza genética (Imasheva et al., 1998; Charmantier y Garant, 2005); diferentes factores estresantes pueden implicar de hecho la expresión de diferentes genes (Dahlgaard y Hoffmann, 2000). Por ejemplo, de acuerdo con nuestros resultados, algunos autores han señalado que el estrés nutricional podría ser inusual en su efecto sobre la heredabilidad y varianza genética con respecto a otros factores estresantes, como la temperatura o el grado de desecación, ya que, al contrario que éstos, podría no aumentar la varianza

genética de algunos caracteres (Hoffmann y Parsons, 1997; Bublly y Loeschke, 2002). En definitiva, el nivel de estrés y el factor ambiental estresante, junto con el efecto específico del organismo utilizado (Imasheva *et al.*, 2000) y el carácter medido (Sgrò y Hoffmann, 1998a, b; Blanckenhorn y Heyland, 2004; Talloen *et al.*, 2008), o incluso diferencias ambientales aparentemente insustanciales como puede haber sido en nuestro trabajo el uso de levadura no viva en el medio de cultivo, habrán contribuido a la heterogeneidad de resultados obtenidos en la literatura y dificultarán la generalización de cualquier efecto que la calidad ambiental pueda tener sobre los parámetros genéticos de una población.

Por otra parte, en nuestro trabajo, sería posible que la historia de selección previa al inicio del experimento hubiese afectado también a las diferentes estimas obtenidas entre densidades, de manera que el descenso relativo en variabilidad que observamos en la densidad intermedia en los cuatro caracteres podría explicarse, más que por un efecto del estrés, por la acción de la selección natural en el laboratorio tras la captura de la población base. Esto sería probable que hubiese ocurrido en nuestra población si tenemos en cuenta la importante relación de los caracteres medidos con la eficacia biológica. Desde un punto de vista biológico, de las tres densidades de población usadas en los experimentos, la densidad intermedia era la más próxima a aquella que existía en las botellas de cultivo estándar de la población inicial en el laboratorio. Esta similitud no era total, ya que, como explicamos en *Material y Métodos*, además del mayor espacio disponible por los individuos en las botellas, había diferencias en la composición del medio de cultivo utilizado en la competencia y el utilizado en el mantenimiento, diferencias que se ponían de manifiesto en el mayor tiempo de desarrollo que mostraban los individuos en los tubos de competencia a la densidad intermedia frente al que encontrábamos en las botellas de la población. No obstante, la viabilidad promedio en estas botellas estaba claramente por encima del 10% que podíamos encontrar en nuestra alta densidad, pero todavía limitada por la disponibilidad de alimento y, por consiguiente, por debajo de la de las líneas de baja densidad. Sería posible esperar entonces que la selección natural hubiese actuado, al menos desde la llegada de la

población al laboratorio, fijando preferentemente aquellos genes que aumentasen la eficacia biológica (producción de progenie-biomasa) a las densidades intermedias más usuales, y como resultado, erosionando la variabilidad genética en estas condiciones. Desde esta perspectiva, los resultados de nuestro experimento indicarían que la cantidad de varianza genética, bien con respecto a la varianza fenotípica, bien con respecto a la media del carácter, puede ser mayor en subpoblaciones que han sido introducidas recientemente en ambientes inusuales, tal como lo eran aquí las dos densidades más extremas utilizadas en la selección.

La correlación más negativa que observamos en la población base entre los dos componentes de la biomasa, viabilidad y peso medio de pupa, en la densidad intermedia podría interpretarse de hecho como una evidencia de la acción de la selección natural anterior al inicio del experimento. Esto es así porque podemos esperar que las correlaciones genéticas entre dos caracteres seleccionados simultáneamente en la misma dirección lleguen a ser negativas con las generaciones (Price y Schluter, 1991; Matos *et al.*, 2000); en nuestro caso, la selección, actuando a las densidades intermedias más usuales, habría tendido a fijar genes que aumentasen simultáneamente los valores de los diferentes componentes de *fitness* a esa densidad, pero no aquellos que ejerciesen pleiotropía antagónica entre los distintos componentes (Via y Lande, 1987). La generación de correlaciones negativas a través de este mecanismo habrá sido menos importante entonces a alta y baja densidad, asumiendo que éstas representan nuevos ambientes (es decir, que la población apenas habrá experimentado estas condiciones ambientales en el pasado). Tal y como sugerían nuestros resultados, los conjuntos de efectos génicos no eran exactamente los mismos en las diferentes densidades, y la “nueva” expresión génica en las dos densidades inusuales podría haber inducido entonces correlaciones de signo positivo entre los caracteres, reduciendo las correlaciones negativas expresadas en la densidad intermedia (Service y Rose, 1985; Holloway *et al.*, 1990; Guntrip *et al.*, 1997; Matos *et al.*, 2000).

En definitiva, parece probable que la “novedad” del ambiente *per se* en nuestra población pueda haber tenido un efecto sobre las estimas de los

parámetros genéticos obtenidas entre densidades, y en concreto, sobre la varianza genética estimada en cada densidad, independiente de la calidad ambiental o el estrés, consistentemente con la idea planteada por Holloway et al. (1990) de que la novedad ambiental aumentaría la cantidad de variación aditiva expresada por una población. Diversos trabajos han mostrado también resultados congruentes con esta idea (referencias en Charmantier y Garant, 2005). Incluso, Charmantier y Garant (2005) han utilizado la hipótesis de Holloway para ayudar a explicar las diferencias encontradas entre los resultados de algunos de los estudios de *Drosophila* en el laboratorio y los resultados de diversos estudios realizados en poblaciones naturales, de forma que, de acuerdo con estos autores, en los estudios de laboratorio, donde a menudo se ha visto una mayor expresión de la varianza aditiva en ambientes estresantes, el ambiente estresante suele corresponder con el nuevo ambiente; en cambio, en los estudios de poblaciones naturales, será el ambiente favorable, que con frecuencia muestra una mayor varianza aditiva, el que generalmente correspondería con el nuevo ambiente para la población. No obstante, existen también algunos estudios que han mostrado resultados total o parcialmente inconsistentes con lo esperado bajo la hipótesis de Holloway, sugiriendo una influencia decisiva de la calidad ambiental o el estrés sobre los niveles de variación (por ejemplo, Kawecki, 1995; Bennington y McGraw, 1996; Joshi y Thompson, 1997; Swindell y Bouzat, 2006). Esto hace necesario considerar el efecto de la novedad ambiental aumentando la varianza genética como una tendencia más que una predicción, dependiendo probablemente de la población y caracteres concretos estudiados.

#### **4.6 - IMPLICACIONES PARA LA RESPUESTA EVOLUTIVA DE LAS POBLACIONES**

Los resultados obtenidos enfatizan que las diferencias en densidad y disponibilidad de recursos influirán en gran medida en la expresión de las diferencias genéticas entre individuos, pudiendo alterar la variación genética en la población. Las diferencias en densidad podrán influir por tanto en la tasa de respuesta a la selección natural y artificial de una población, e influir en la probabilidad de adaptación exitosa a un nuevo ambiente, pudiendo afectar como consecuencia a la capacidad de la población para evitar la extinción

(Franklin y Frankham, 1998). En definitiva, la respuesta a la selección para gran parte de los caracteres relacionados con el crecimiento y el desarrollo de un individuo, y por consiguiente, con su eficacia biológica, podría tender a ser mayor en condiciones de baja densidad y, en general, en ambientes óptimos o favorables. Por el contrario, en aquellas situaciones, frecuentes en la naturaleza, en las que la disponibilidad de alimento se reduce, la heredabilidad de este tipo de caracteres tenderá posiblemente a disminuir, induciendo así, en la medida en que esta tendencia se observe en poblaciones naturales, a una adaptación más lenta de la población a las condiciones ambientales y, como resultado, a una menor tasa evolutiva. No obstante, en unas condiciones desfavorables extremas, la escasa heredabilidad de los caracteres podría tender a ir asociada simultáneamente con una alta *evolvability*, tal y como observamos en nuestra densidad más alta. En estas condiciones podría mantenerse temporalmente entonces variabilidad genética en la población (Merilä, 1997), por lo que su capacidad para adaptarse a futuros cambios ambientales podría permanecer elevada. Cuando el ambiente mejora, las diferencias genéticas antes “ocultas” a la selección fenotípica podrían llegar a manifestarse, pudiendo dar lugar entonces a una rápida adaptación de la población al nuevo ambiente.

Nuestros resultados han mostrado en concreto cómo cambios en la densidad de una población pueden determinar cambios en la matriz de varianzas y covarianzas de caracteres relacionados con la productividad y, en gran medida, con la eficacia biológica, provocando así las correspondientes diferencias en respuestas correlacionadas y conjuntos fenotípicos resultantes y favoreciendo diferentes estrategias en la distribución de los recursos. Todo esto podrá provocar situaciones de selección disruptiva, en las que diferentes genotipos se podrían ver favorecidos al cambiar la densidad o la disponibilidad de alimento. Esta situación podría mantener variación genética en la naturaleza (Gebhardt y Stearns, 1992; Borash *et al.*, 1998; Reznick *et al.*, 2000) si la densidad de la población varía con frecuencia y, en general, cuando la heterogeneidad ambiental sea importante. Incluso podría conducir a un aislamiento reproductivo entre subpoblaciones que viven en ambientes diversos (Fry *et al.*, 1996) y a la restricción del flujo génico entre especies

incipientes (Johnson y Wade, 1996). Una vez que poblaciones periféricas, desarrollándose en ambientes inusuales y sujetas a diferentes presiones de selección, llegasen a estar genéticamente aisladas de la población principal, podrían evolucionar rápidamente para adaptarse a las nuevas condiciones (García-Ramos y Kirkpatrick, 1997). La diferenciación fenotípica entre poblaciones que se adaptan a distintos ambientes puede tener lugar a muchos niveles, y el proceso podría acelerarse si la heredabilidad y el coeficiente de variación aditiva para algunos de los componentes de *fitness* tienden a ser mayores en ambientes inusuales, como ha sido en el caso de nuestro experimento.

Si, por el contrario, diferentes subpoblaciones que se desarrollan en ambientes diversos no están totalmente aisladas, sino que existe flujo génico entre ellas, el resultado de la selección natural a largo plazo puede depender en gran medida de la cantidad de varianza genética en plasticidad fenotípica. Nuestros resultados indicaban que en la población inicial parecía existir varianza genética para la plasticidad de los caracteres en respuesta a la variación a la densidad o disponibilidad de alimento, y de acuerdo con diversas evidencias de su existencia obtenidas para algunos caracteres en diversos organismos (por ejemplo, Hillesheim y Stearns, 1991; Blanckenhorn, 1998; Merilä y Fry, 1998; Messina y Fry, 2003; Wolfe y Mazer, 2005; Danielson-François *et al.*, 2006). Si la cantidad de varianza genética en la plasticidad fenotípica de caracteres relacionados con el crecimiento y la *fitness* en respuesta a la densidad es suficientemente grande en una población, y los costes de esta plasticidad no demasiado elevados (deWitt *et al.*, 1998), la selección podrá debilitar los *tradeoffs* que, como sugieren nuestros resultados, pueden existir entre densidades particulares, y favorecer entonces, a pesar de todo, la evolución de genotipos generalistas (Van Tienderen, 1991), en este caso, genotipos bien adaptados a diferentes densidades o ambientes más o menos ricos en recursos.

---

---

## CONCLUSIONES

---

---

- Las diferencias en densidad de población y disponibilidad de alimento han provocado diferencias en las varianzas y correlaciones entre caracteres relacionados con el crecimiento y la eficacia biológica en una población de *Drosophila melanogaster*, condicionando su posterior respuesta a la selección y adaptación a un nuevo ambiente. En base a los resultados, una densidad baja de población podría favorecer el proceso de selección en caracteres productivos.
- Encontramos evidencias de interacción genotipo-ambiente en la población inicial. Estas interacciones han provocado que la mayor respuesta a la selección conseguida en baja densidad de población no se haya mantenido al cambiar la densidad y reflejan un considerable potencial de adaptación diferencial a condiciones ambientales particulares.
- Las evidencias de *tradeoffs* entre densidades fueron débiles y, en general, la correlación entre la expresión de los caracteres a diferentes densidades tendió a ser escasa o intermedia. Esta situación sugiere que las correlaciones genéticas entre caracteres expresados a distintas densidades no constituirían un obstáculo importante para la especialización local de subpoblaciones que se desarrollan a diferentes densidades y que la adaptación a un ambiente o densidad concreta no se conseguirá necesariamente a costa de reducir la correspondiente adaptación a ambientes alternativos.
- La adaptación a nuevas densidades de población ha implicado cambios no sólo en el valor promedio de caracteres relacionados con el crecimiento y el desarrollo sino también en su plasticidad fenotípica. La selección en un ambiente favorable parece tender a aumentar la plasticidad de

## CONCLUSIONES

---

este tipo de caracteres con respecto a ambientes más desfavorables donde la disponibilidad de recursos es escasa.

➤ Dado que la variación genética aditiva y la heredabilidad tendieron a ser mayores cuando las condiciones del entorno eran favorables, los resultados no indican que la capacidad de adaptación de una población sea mayor en ambientes estresantes, y sugieren que el estrés no contribuye necesariamente a incrementar la tasa de evolución.

➤ La menor heredabilidad y *evolvability* observada en la densidad intermedia para todos los caracteres sugiere que la cantidad de varianza genética aditiva, bien con respecto a la varianza fenotípica, bien con respecto a la media del carácter, puede ser mayor en subpoblaciones que viven fuera del rango habitual de condiciones ambientales, como lo eran en nuestro experimento las dos densidades más extremas utilizadas.

---

---

**BIBLIOGRAFIA**

---

---

- ACKERMANN, M., BIJLSMA, R., JAMES, A.C., PARTRIDGE, L., ZWAAN, B.J. Y STEARNS, S.C. 2001. Effects of assay conditions in life history experiments with *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 199-209.
- ADUGNA, W. Y LABUSCHAGNE, M.T. 2002. Genotype-environment interactions and phenotypic stability analyses of linseed in Ethiopia. *Plant Breeding* 121: 66-71.
- AGRAWAL, A.A. 2000. Host-range evolution: Adaptation and trade-offs in fitness of mites on alternative hosts. *Ecology* 81(2): 500-508.
- AGRAWAL, A.A. 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294: 321-326.
- AGRAWAL, A.A., CONNER, J.K., JOHNSON, M.T. Y WALLSGROVE, R. 2002. Ecological genetics of an induced plant defense against herbivores: additive genetic variance and costs of phenotypic plasticity. *Evolution* 56(11): 2206-2213.
- ALLARD, R.W. Y BRADSHAW, A.D. 1964. Implications of genotype-environment interactions in applied plant breeding. *Crop Science* 4: 503-508.
- ASHBURNER, M. Y WRIGHT, T.R.F. 1978. *The genetics and biology of Drosophila*. Academic Press Inc., London.
- BAER, C.F. Y TRAVIS, J. 2000. Artificial selection on thermal tolerance. *Evolution* 54(1): 238-244.

## BIBLIOGRAFÍA

---

- BAER, C.F., PHILLIPS, N., OSTROW, D., AVALOS, A., BLANTON, D., BOGGS, A., KELLER, T., LEVY, L. Y MEZERHANE, E. 2006. Cumulative effects of spontaneous mutations for fitness in *Caenorhabditis*: role of genotype, environment and stress. *Genetics* 174: 1387-1395.
- BAKER, R.J. Y BRIGGS, K.G. 1982. Effects of plant density on the performance of 10 barley cultivars. *Crop Science* 22: 1164-1167.
- BAKKER, K. 1961. An analysis of factors which determine success in competition for food among larvae of *Drosophila melanogaster*. *Archives Neerlandaises de Zoology* 14: 200-281.
- BAKKER, K. 1969. Selection for rate of growth and its influence on competitive ability of larvae of *Drosophila melanogaster*. *Netherlands Journal of Zoology* 19: 541-595.
- BANGHAM, J., CHAPMAN, T. Y PARTRIDGE, L. 2002. Effects of body size, accessory gland and testis size on pre- and postcopulatory success in *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour* 64: 915-921.
- BARKER, J.S.F. Y KREBS, R.A. 1995. Genetic variation and plasticity of thorax length and wing length in *Drosophila aldrichi* and *D. Buzzatii*. *Journal of Evolutionary Biology* 8: 689-709.
- BELL, G. Y REBOUD, X. 1997. Experimental evolution in *Chamydomonas*. II. Genetic variation in strongly contrasted environments. *Heredity* 78: 498-506.
- BENNINGTON, C.C. Y MCGRAW, J.B. 1996. Environment-dependence of quantitative genetic parameters in *Impatiens pallida*. *Evolution* 50: 1083-1097.
- BIERBAUM, T.J., MUELLER, L.D. Y AYALA, F.J. 1989. Density-dependent life-history evolution in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 43: 382-392.
- BLANCKENHORN, W.U. 1998. Adaptive phenotypic plasticity in growth,

- development, and body size in the yellow dung fly. *Evolution* 52: 1394-1407.
- BLANCKENHORN, W.U. 2002. The consistency of quantitative genetic estimates in field and laboratory in the yellow dung fly. *Genetica* 114: 171-182.
- BLANCKENHORN, W.U. Y HEYLAND, A. 2004. The quantitative genetics of two life history trade-offs in the yellow dung fly in abundant and limited food environments. *Evolutionary Ecology* 18: 385-402.
- BLOWS, M.W. Y SOKOLOWSKI, M.B. 1995. The expression of additive and nonadditive genetic variation under stress. *Genetics* 140: 1149-1159.
- BLUM, A. 1988. *Plant Breeding for Stress Environments*. Boca Raton: CRC Press.
- BOCHDANOVITS, Z. Y DE JONG, G. 2003. Experimental evolution in *Drosophila melanogaster*: Interaction of temperature and food quality selection regimes. *Evolution* 57(8): 1829-1836.
- BORASH, D.J. Y HO, G.T. 2001. Patterns of selection: stress resistance and energy storage in density-dependent populations of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology* 47: 1349-1356.
- BORASH, D.J., GIBBS, A.G., JOSHI, A. Y MUELLER, L.D. 1998. A genetic polymorphism maintained by natural selection in a temporally varying environment. *The American Naturalist* 151: 148-156.
- BORASH, D.J., PIERCE, V.A., GIBBS, A.G. Y MUELLER, L.D. 2000a. Evolution of ammonia and urea tolerance in *Drosophila melanogaster*: resistance and cross-tolerance. *Journal of Insect Physiology* 46: 763-769.
- BORASH, D.J., TEOTONIO, H., ROSE, M.R. Y MUELLER, L.D. 2000b. Density-dependent natural selection in *Drosophila*: correlations between feeding rate, development time and viability. *Journal of Evolutionary*

## BIBLIOGRAFÍA

---

*Biology* 13: 181-187.

BOSENKO, D.V. E IMASHEVA, A.G. 1998. Effect of larval density on phenotypic and genetic variability of morphological traits in *Drosophila melanogaster*. *Genetika* 34(6): 757-761.

BOTELLA, L.M., MOYA, A., GONZÁLEZ, M.C. Y MENSUA, J.L. 1985. Larval stop, delayed development and survival in overcrowded cultures of *Drosophila melanogaster*. Effect of urea and uric acid. *Journal of Insect Physiology* 31: 179-185.

BOTH, C., TINBERGEN, J.M. Y VISSER, M.E. 2000. Adaptive density dependence of avian clutch size. *Ecology* 81(12): 3391-3403.

BRADFORD, G.E. 1969. Genetic control of ovulation rate and embryo survival in mice. I: Response to selection. *Genetics* 61: 905-921.

BRADFORD, G.E. 1979. Genetic variation in prenatal survival and litter size. *Journal of Animal Science* 49 (Suppl.) 2: 66-74.

BRADSHAW, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115-155.

BRANCOURT, H.M., DENIS, J.B. Y LECOMTE, C. 2000. Determining environmental covariates which explain genotype environment interaction in winter wheat through probe genotypes and biadditive factorial regression. *Theoretical and Applied Genetics* 100: 285-298.

BRICHETTE, I., REYERO, M.I. Y GARCÍA, C. 2001. A genetic analysis of intraspecific competition for growth in mussel cultures. *Aquaculture* 192: 155-169.

BROWN, C.A. 2003. Offspring size-number trade-offs in scorpions: an empirical test of the van Noordwijk and de Jong model. *Evolution* 57(9): 2184-2190.

- 
- BUBLIY, O.A. Y LOESCHCKE, V. 2002. Effect of low stressful temperature on genetic variation of five quantitative traits in *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 89(1): 70-75.
- BUBLIY, O.A. Y LOESCHCKE, V. 2005. Correlated responses to selection for stress resistance and longevity in a laboratory population of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 789-803.
- BUBLIY, O.A., IMASHEVA, A.G. Y LOESCHCKE, V. 1998. Selection for knockdown resistance to heat in *Drosophila melanogaster* at high and low larval densities. *Evolution* 52: 619-625.
- BUBLIY, O.A., IMASHEVA, A.G. Y LOESCHCKE, V. 2000a. Half-sib analysis of three morphological traits in *Drosophila melanogaster* under poor nutrition. *Hereditas* 133: 59-63.
- BUBLIY, O.A., LOESCHCKE, V. E IMASHEVA, A.G. 2000b. Effect of stressful and nonstressful growth temperatures on variation of sternopleural bristle number in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 54(4): 1444-1449.
- BUBLIY, O.A., LOESCHCKE, V. E IMASHEVA, A.G. 2001. Genetic variation of morphological traits in *Drosophila melanogaster* under poor nutrition: isofemale lines and offspring-parent regression. *Heredity* 86: 363-369.
- BURNET, B., SEWELL, D. Y BOS, M. 1977. Genetic analysis of larval feeding behaviour in *Drosophila melanogaster*. II. Growth relations and competition between selected lines. *Genetical Research* 30: 149-161.
- CECCARELLI, S. 1994. Specific adaptation and breeding for marginal conditions. *Euphytica* 77(3): 205-219.
- CECCARELLI, S. Y GRANDO, S. 1991. Selection environment and environmental sensitivity in barley. *Euphytica* 57(2): 157-167.
- CHARMANTIER, A. Y GARANT, D. 2005. Environmental quality and evolutionary potential: lessons from wild populations. *Proceedings of the*

## BIBLIOGRAFÍA

---

*Royal Society of London -B- Biological Sciences* 272: 1415-1425.

CHEBIB, F.S., HELGASON, S.B. Y KALTSIKES, P.J. 1973. Effect of variation in plant spacing, seed size and genotype on plant-to-plant variability in wheat. *Z. Pflanzensuchtg* 69: 301-332.

CHEVERUD, J.M. 1988. A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution* 42: 958-968.

CHIPPINDALE, A.K., HOANG, D.T., SERVICE, P.M. Y ROSE, M.R. 1994. The evolution of development in *Drosophila melanogaster* selected for postponed senescence. *Evolution* 48(6): 1880-1899.

CHIPPINDALE, A.K., ALIPAZ, J.A., CHEN, H.W. Y ROSE, M.R. 1997. Experimental evolution of accelerated development in *Drosophila*. 1. Development speed and larval survival. *Evolution* 51: 1536-1551.

CHIPPINDALE, A.K., NGO, A.L. Y ROSE, M.R. 2003. The devil in the details of life-history evolution: instability and reversal of genetic correlations during selection on *Drosophila* development. *Journal of Genetics* 82(3): 133-145.

CONNER, J.K., FRANKS, R. Y STEWART, C. 2003. Expression of additive genetic variances and covariances for wild radish floral traits: comparison between field and greenhouse environments. *Evolution* 57(3): 487-495.

COOPER, M. Y DELACY, I.H. 1994. Relationships among analytical methods used to study genotypic variation and genotype-by-environment interaction in plant breeding multi-environment experiments. *Theoretical and Applied Genetics* 88: 561-572.

COOPER, V.S. Y LENSKI, R.E. 2000. The population genetics of ecological specialization in evolving *E. coli* populations. *Nature* 407: 736-739.

COOPER, V.S., BENNETT, A.F. Y LENSKI, R.E. 2001. Evolution of thermal dependence of growth rate of *Escherichia coli* populations during 20.000

- generations in a constant environment. *Evolution* 55(5): 889-896.
- CRENSHAW, J.W., HEFFERMAN, P.B. Y WALKER, R.L. 1996. Effect of growout density on heritability of growth rate in the northern quahog, *Mercenaria mercenaria* (Linnaeus, 1758). *The Journal of Shellfish Research* 15: 341-344.
- CUNNINGHAM P.J., ENGLAND, M.E., YOUNG, L.D. Y ZIMMERMAN, D.R. 1979. Selection for ovulation rate in swine: Correlated response in litter size and weight. *Journal of Animal Science* 48: 509-516.
- CZESAK, M.E. Y FOX, C.W. 2003. Evolutionary ecology of egg size and number in a seed beetle: genetic trade-off differs between environments. *Evolution* 57(5): 1121-1132.
- CZESAK, M.E., FOX, C.W. Y WOLF, J.B. 2006. Experimental evolution of phenotypic plasticity: how predictive are cross-environment genetic correlations? *The American Naturalist* 168: 323-335.
- DAHLGAARD, J. Y HOFFMANN, A.A. 2000. Stress resistance and environmental dependency of inbreeding depression in *Drosophila melanogaster*. *Conservation Biology* 14: 1187-1192.
- DANIELSON-FRANÇOIS, A.M., KELLY, J.K. Y GREENFIELD, M.D. 2006. Genotype x environment interaction for male attractiveness in an acoustic moth: evidence for plasticity and canalization. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 532-542.
- DE JONG, G. 1976. A model of competition for food. 1. Frequency-dependent viabilities. *The American Naturalist* 110: 1013-1027.
- DE JONG, G. 1990. Quantitative genetics of reaction norms. *Journal of Evolutionary Biology* 3: 447-468.
- DE JONG, G. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist* 166: 101-118.

## BIBLIOGRAFÍA

---

- DE JONG, G. Y BIJMA, P. 2002. Selection and phenotypic plasticity in evolutionary biology and animal breeding. *Livestock Production Science* 78: 195-214.
- DE JONG, G. Y VAN NOORDWIJK, A.J. 1992. Acquisition and allocation of resources: genetic (co)variances, selection and life histories. *The American Naturalist* 139: 749-770.
- DE LAGUERIE, P., OLIVIERI, I., ATLAN, A. Y GOUYON, P.H. 1991. Analytic and simulation models predicting positive genetic correlations between traits linked by trade-offs. *Evolutionary Ecology* 5: 361-369.
- DE MIRANDA, J.R. Y EGGLESTON, P. 1989. Analysis of dominance for competitive ability in *Drosophila melanotaster*. *Heredity* 63: 221-229.
- DE MOED, G.H., DE JONG, G. Y SCHARLOO, W. 1997. Environmental effects on body size variation in *Drosophila melanogaster* and its cellular basis. *Genetical Research* 70: 35-43.
- DE MOED, G.H., KRUITWAGEN, C.L.J.J., DE JONG, G. Y SCHARLOO, W. 1999. Critical weight for the induction of pupariation in *Drosophila melanogaster*: genetic and environmental variation. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 852-858.
- DEWITT, T.J., SIH, A. Y WILSON, D.S. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 77-81.
- DICKERSON, G.E. 1962. Implications of genetic-environmental interaction in animal breeding. *Animal Production* 4: 47-63.
- DONOHUE, K. Y SCHMITT, J. 1999. Genetic architecture of plastic responses to density in *Impatiens capensis*. *Evolution* 53: 1377-1386.
- DONOHUE, K., MESSIQUA, D., HAMMOND PYLE, E., HESCHEL, S.M. Y SCHMITT, J. 2000a. Evidence of adaptive divergence in plasticity: Density- and site-dependent selection on shade avoidance responses in *Impatiens*

- capensis*. *Evolution* 54: 1956-1968.
- DONOHUE, K., HAMMOND PYLE, E., MESSIQUA, D., HESCHEL, S.M. Y SCHMITT, J. 2000b. Density dependence and population differentiation of genetic architecture in *Impatiens capensis*. *Evolution* 54: 1969-1981.
- DORN, L.A., HAMMOND PYLE, E. Y SCHMITT, J. 2000. Plasticity to light cues and resources in *Arabidopsis thaliana*: testing for adaptive value and costs. *Evolution* 54: 1982-1994.
- DOYLE, R.W. Y TALBOT, A.J. 1986. Artificial selection on growth and correlated selection on competitive behaviour in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 1059-1064.
- EBERT, D., YAMPOLSKY, L. Y STEARNS, S.C. 1993. Genetics of life history in *Daphnia magna*. I. Heritabilities at two food levels. *Heredity* 70: 335-343.
- ELENA, S.F. Y DE VISSER, J.A.G.M. 2003. Environmental stress and the effects of mutation. *Journal of Biology* 2(2): 12.
- EMEBIRI, L.C., MATASSA, V. Y MOODY, D.B. 2005. GENSTAT Programs for performing Muir's alternative partitioning of genotype-by-environment interaction. *Journal of Heredity* 96(1): 78-79.
- ENGQVIST, L. 2007. Environment-dependent genetic correlations between development time and body mass in a scorpionfly. *Zoology* 110(5): 344-353.
- ERNANDE, B. Y DIECKMANN, U. 2004. The evolution of phenotypic plasticity in spatially structured environments: implications of intraspecific competition, plasticity costs and environmental characteristics. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 613-628.
- ERNANDE, B., BOUDRY, P., CLOBERT, J. Y HAURE, J. 2004. Plasticity in resource allocation based life history traits in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. I. Spatial variation in food abundance. *Journal of Evolutionary*

## BIBLIOGRAFÍA

---

*Biology* 17: 342-356.

ESHEL, I. Y MATHESSI, C. 1998. Canalization, genetic assimilation and preadaptation: a quantitative genetic model. *Genetics* 149: 2119-2133.

FAIRFULL, R.W., FRIARS, G.W. Y WILTON, J.W. 1977. An empirical comparison of selection methods for the improvement of biomass. *Theoretical and Applied Genetics* 50: 193-198.

FALCONER, D.S. 1952. The problem of environment and selection. *The American Naturalist* 86: 293-298.

FALCONER, D.S. 1960. Selection of mice for growth on high and low planes of nutrition. *Genetical Research* 1: 91-113.

FALCONER, D.S. 1989. *Introduction to Quantitative Genetics*, 3<sup>rd</sup> edn. Longman, London.

FALCONER, D.S. 1990. Selection in different environments: effects on environmental sensitivity (reaction norm) and on mean performance. *Genetical Research* 56: 57-70.

FOLEY, P.A. Y LUCKINBILL, L.S. 2001. The effects of selection for larval behavior on adult life-history features in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 55(12): 2493-2502.

FOWLER, K. Y WHITLOCK, M.C. 2002. Environmental stress, inbreeding, and the nature of phenotypic and genetic variance in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal Society of London -B- Biological Sciences* 269: 677-683.

FRANKLIN, I.R. Y FRANKHAM, R. 1998. How large must populations be to retain evolutionary potential? *Animal Conservation* 1:69-71.

FRY, J.D., 1990. Trade-offs in fitness on different hosts: evidence from a selection experiment with a phytophagous mite. *The American Naturalist*

136: 569-580.

FRY, J.D, HEINSOHN, S.L. Y MACKAY, T.F.C. 1996. The contribution of new mutations to genotype-environment interaction for fitness in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 50: 2316-2327.

FUTUYMA, D.J. Y MORENO, G. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 207-233.

GARCÍA, N.C., LÓPEZ-FANJUL, C. Y GARCÍA-DORADO, A. 1994. The genetics of viability in *Drosophila melanogaster*: effects of inbreeding and artificial selection. *Evolution* 48: 1277-1285.

GARCÍA-RAMOS, G. Y KIRKPATRICK, M. 1997. Genetic models of adaptation and gene flow in peripheral populations. *Evolution* 51: 21-28.

GARDNER, M., FOWLER, K., PARTRIDGE, L. Y BARTON, N. 2001. Genetic variation for preadult viability in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 55(8): 1609-1620.

GAVRILETS, S. Y HASTINGS, A. 1994. A quantitative-genetic model for selection on developmental noise. *Evolution* 48: 1478-1486.

GAVRILETS, S. Y SCHEINER, S.M. 1993. The genetics of phenotypic plasticity. VI. Theoretical predictions for directional selection. *Journal of Evolutionary Biology* 6: 49-68.

GEBER, M.A. Y GRIFFEN, L.R. 2003. Inheritance and natural selection on functional traits. *International Journal of Plant Sciences* 164: S21-S42.

GEBHARDT, M.D. Y STEARNS, S.C. 1988. Reaction norms for developmental time and weight at eclosion in *Drosophila mercatorum*. *Journal of Evolutionary Biology* 1: 335-354.

GEBHARDT, M.D. Y STEARNS, S.C. 1992. Phenotypic plasticity for life-history traits in *Drosophila melanogaster*. III. Effect of the environment on genetic

## BIBLIOGRAFÍA

---

- parameters. *Genetical Research* 60(2): 87-101.
- GEBHARDT, M.D. Y STEARNS, S.C. 1993a. Phenotypic plasticity for life-history traits in *Drosophila melanogaster*. I. Effect on phenotypic and environmental correlations. *Journal of Evolutionary Biology* 6: 1-16.
- GEBHARDT, M.D. Y STEARNS, S.C. 1993b. Phenotypic plasticity for life-history traits in *Drosophila melanogaster*. II. Epigenetic mechanisms and the scaling of variances. *Journal of Evolutionary Biology* 6: 17-29.
- GEBHARDT-HENRICH, S.G. Y VAN NOORDWIJK, A.J. 1991. Nestling growth in the Great Tit. I. Heritability estimates under different environmental conditions. *Journal of Evolutionary Biology* 3: 341-362.
- GIESEL, J.T. 1986. Genetic correlation structure of life history variables in outbred, wild *Drosophila melanogaster*: effects of photoperiod regime. *The American Naturalist* 128: 593-603.
- GIESEL, J.T., MURPHY, P.A. Y MANLOVE, M.N. 1982. The influence of temperature on genetic interrelationships of life history traits in a population of *Drosophila melanogaster*: what tangled data sets we weave. *The American Naturalist* 119: 464-479.
- GILL, D.E. 1978. On selection at high population density. *Ecology* 59(6): 1289-1291.
- GILLESPIE, J.H. Y TURELLI, M. 1989. Genotype-environment interactions and the maintenance of genetic variation. *Genetics* 121:129-138.
- GLAZIER, D.S. 2002. Resource-allocation rules and the heritability of traits. *Evolution* 56(8): 1696-1700.
- GOHO, S. Y BELL, G. 2000. Mild environmental stress elicits mutations affecting fitness in *Chlamydomonas*. *Proceedings of the Royal Society of London -B- Biological Sciences* 267: 123-129.

- 
- GOMULKIEWICZ, R. Y KIRKPATRICK, M. 1992. Quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *Evolution* 46: 390-411.
- GORNY, A.G. 2000. The influence of nutrient shortage on the expression of combining ability effects for root characters in spring barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Applied Genetics* 41: 63-73.
- GOTTHARD, K. 2004. Growth strategies and optimal body size in temperate Pararginii butterflies. *Integrative and Comparative Biology* 44: 471-479.
- GRIFFING, B. 1977. Selection for populations of interacting genotypes. En Pollack, E., Kempthorne, O., Bailey, T.B. (Eds.) *Proceedings of the International Conference on Quantitative Genetics*. Iowa State University Press, Ames, Iowa, pp. 413-434.
- GRILL, C.P., MOORE, A.J. Y BRODIE, E.D. III. 1997. The genetics of phenotypic plasticity in a colonizing population of the ladybird beetle, *Harmonia axyridis*. *Heredity* 78: 261-269.
- GUNTRIP, J., SIBLY, R.M. Y HOLLOWAY, G.J. 1997. The effect of novel environment and sex on the additive genetic variation and covariation in and between emergence body weight and development period in the cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera, Bruchidae). *Heredity* 78: 158-165.
- GUO P.Z., MUELLER, L.D. Y AYALA, F.J. 1991. Evolution of behavior by density-dependent selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 88: 10905-10906.
- GUPTA, A.P. Y LEWONTIN, R.C. 1982. A study of reaction norms in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution* 36: 934-948.
- GURGANUS, M.C., FRY, J.D., NUZHIDIN, S.V., PASYUKOVA, E.G., LYMAN, R.F. Y MACKAY, T.F.C. 1998. Genotype-environment interaction at quantitative trait loci affecting sensory bristle number in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 149: 1883-1898.

## BIBLIOGRAFÍA

---

- HAIRSTON, N.G. JR., HOLTMEIER, C.L., LAMPERT, W., WEIDER, L.J., POST, D.M. , FISCHER, J.M., CÁCERES, C.E., FOX, J.A. Y GAEDKE, U. 2001. Natural selection for grazer resistance to toxic cyanobacteria: evolution of phenotypic plasticity? *Evolution* 55(11): 2203-2214.
- HARSHMAN, L.G. Y HOFFMANN, A.A. 2000. Laboratory selection experiments using *Drosophila*: what do they really tell us?. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 32-36.
- HAWTHORNE, D.J. Y VIA, S. 2001. Genetic linkage of ecological specialization and reproductive isolation in pea aphids. *Nature* 412: 904-907.
- HÉBERT, D., FAURÉ, S. Y OLIVIERI, I. 1994. Genetic, phenotypic, and environmental correlations in black medic, *Medicago lupulina* L., grown in three different environments. *Theoretical and Applied Genetics* 88: 604-613.
- HEMMAT, M. Y EGGLESTON, P. 1988a. Competitive interactions in *Drosophila melanogaster*: recurrent selection for aggression and response. *Heredity* 60: 129-137.
- HEMMAT, M. Y EGGLESTON, P. 1988b. Competitive interactions in *Drosophila melanogaster*: Genetic variation for interference through media conditioning. *Heredity* 61: 347-354.
- HERMISSON, J. Y WAGNER, G.P. 2004. The population genetic theory of hidden variation and genetic robustness. *Genetics* 168(4): 2271-2284.
- HILLESHEIM, E. Y STEARNS, S.C. 1991. The responses of *Drosophila melanogaster* to artificial selection on body weight and its phenotypic plasticity in two larval food environments. *Evolution* 45(8): 1909-1923.
- HOFFMANN, A.A. Y MERILÄ, J. 1999. Heritable variation and evolution under favorable and unfavorable conditions. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 96-101.

- 
- HOFFMANN, A.A. Y PARSONS, P.A. 1991. *Evolutionary Genetics and Environmental Stress*. Oxford University Press, Oxford.
- HOFFMANN, A.A. Y PARSONS, P.A. 1997. Consistent heritability changes under poor growth conditions. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 460-461.
- HOFFMANN, A.A. Y SCHIFFER, M. 1998. Changes in the heritability of five morphological traits under combined environmental stresses in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 52: 1207-1212.
- HOLLANDER, J., COLLYER, M.L., ADAMS, D.C. Y JOHANNESON, K. 2006. Phenotypic plasticity in two marine snails: constraints superseding life history. *Journal of Evolutionary Biology* 19(6): 1861-1872.
- HOLLOWAY, G.J., POVEY, S.R. Y SIBLY, R.M. 1990. The effect of new environment on adapted genetic architecture. *Heredity* 64: 323-330.
- HOLT, R.D. 1996. Demographic constraints in evolution: towards unifying the evolutionary theories of senescence and niche conservatism. *Evolutionary Ecology* 9: 1-11.
- HOULE, D. 1991. Genetic covariance of fitness correlates: what genetic correlations are made of and why it matters. *Evolution* 45: 630-648.
- HOULE, D. 1992. Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics* 130: 195-204.
- HOULE, D. Y ROWE, L. 2003. Natural selection in a bottle. *The American Naturalist* 161(1): 50-67.
- IMASHEVA, A.G. Y BUBLIY, O.A. 2003. Quantitative variation of four morphological traits in *Drosophila melanogaster* under larval crowding. *Hereditas* 138: 193-199.
- IMASHEVA, A.G., LOESCHCKE, V., ZHIVOTOVSKY, L.A. Y LAZENBY, O.E.

## BIBLIOGRAFÍA

---

1998. Stress temperatures and quantitative variation in *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 81: 246-253.
- IMASHEVA, A.G., BOSENKO, D.V. Y BUBLIY, O.A. 1999. Variation in morphological traits of *Drosophila melanogaster* (fruit fly) under nutritional stress. *Heredity* 82: 187-192.
- IMASHEVA, A.G., MORETEAU, B. Y DAVID, J.R. 2000. Growth temperature and genetic variability of wing dimensions in *Drosophila*: opposite trends in two sibling species. *Genetical Research* 76: 237-247.
- JAMES, J.W. 1961. Selection in two environments. *Heredity* 16: 145-152.
- JENSEN, N.F. 1988. *Plant Breeding Methodology*. John Wiley and sons. New York.
- JINKS, J.L. Y CONNOLLY, V. 1973. Selection for specific and general response to environmental differences. *Heredity* 30: 33-40.
- JOHANSEN, S., HAKANSSON, J. Y ANDERSSON, K. 1993. Effect of selecting for increased lean tissue growth rate in swine on low or high dietary protein levels. *Journal of Animal Science* 71: 1203-1208.
- JOHNSON, N.A. Y WADE, M.J. 1996. Genetic covariances within and between species: Indirect selection for hybrid inviability. *Journal of Evolutionary Biology* 9: 205-214.
- JOHNSON, R.K., ZIMMERMAN, D.R. Y KITTOK, R.J. 1984. Selection for components of reproduction in swine. *Livestock Production Science* 11: 541-558.
- JOSHI, A. 2004. Are bigger flies always better: the role of genes and environment. *Journal of Genetics* 83(1): 13-15.
- JOSHI, A. Y MUELLER, L.D. 1988. Evolution of higher feeding rate in *Drosophila* due to density dependent natural selection. *Evolution* 42: 1090-

1093.

JOSHI, A. Y MUELLER, L.D. 1993. Directional and stabilizing density-dependent natural selection for pupation height in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 47: 176-184.

JOSHI, A. Y MUELLER, L.D. 1996. Density-dependent natural selection in *Drosophila*. Trade-offs between larval food acquisition and food utilization. *Evolutionary Ecology* 10: 463-474.

JOSHI, A. Y THOMPSON, J.N. 1995. Trade-offs and the evolution of host specialization. *Evolutionary Ecology* 9: 82-92.

JOSHI, A. Y THOMPSON, J.N. 1997. Adaptation and specialization in a two-resource environment in *Drosophila* species. *Evolution* 51: 846-855.

JOSHI, A., PRASAD, N.G. Y SHAKARAD, M. 2001. K-selection, alpha-selection, effectiveness, and tolerance in competition: density-dependent selection revisited. *Journal of Genetics* 80(2): 63-75.

KARAN, D., MORETEAU, B. Y DAVID, J.R. 1999a. Growth temperature and reaction norms of morphometrical traits in a tropical drosophilid: *Zaprionus indianus*. *Heredity* 83(4): 398-407.

KARAN, D., MORIN, J-P., GRAVOT, E., MORETEAU, B. Y DAVID, J.R. 1999b. Body size reaction norms in *Drosophila melanogaster*: Temporal stability and genetic architecture in a natural population. *Genetics Selection Evolution* 31 (5-6): 491-508.

KARAN, D., MORIN, J-P., GIBERT, P., MORETEAU, B., SCHEINER, S.M. Y DAVID, J.R. 2000. The genetics of phenotypic plasticity. IX. Genetic architecture, temperature, and sex differences in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 54(3): 1035-1040.

KASSEN, R. 2002. The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 173-190.

## BIBLIOGRAFÍA

---

- KASULE, F.K. 1991. Quantitative variation in adult size and fecundity of the cotton stainer bug *Dysdercus fasciatus*. *Heredity* 66: 273-279.
- KAUSE, A. Y MORIN, J.P. 2001. Seasonality and genetic architecture of development time and body size of the birch feeding sawfly *Priophorus pallipes*. *Genetical Research* 78: 31-40.
- KAWECKI, T.J. 1995. Expression of genetic and environmental variation for life history characters on the usual and novel hosts in *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera, Bruchidae). *Heredity* 75: 70-76.
- KAWECKI, T.J. 2000. The evolution of genetic canalization under fluctuating selection. *Evolution* 54(1): 1-12.
- KAWECKI, T.J., BARTON, N.B. Y FRY, J.D. 1997. Mutational collapse of fitness in marginal habitats and the evolution of ecological specialization. *Journal of Evolutionary Biology* 10: 407-429.
- KIRK, R.E. 1982. *Experimental Design: Procedures for the Behavioral Sciences*, 2<sup>nd</sup> ed. Brooks/Cole, Monterey, CA.
- KISHONY, R. Y LEIBLER, S. 2003. Environmental stresses can alleviate the average deleterious effect of mutations. *Journal of Biology* 2: 14.
- KYRIAKOU, D.T. Y FASOULAS, A.C. 1985. Effects of competition and selection pressure on yield response in winter rye (*Secale cereale* L.) *Euphytica* 34: 883-895.
- LAND, R.B. Y FALCONER, D.S. 1969. Genetic studies of ovulation rate in the mouse. *Genetical Research* 13: 25-46.
- LARSSON, K. 1993. Inheritance of body size in the Barnacle Goose under different environmental conditions. *Journal of Evolutionary Biology* 6: 195-208.
- LARSSON, K., RATTISTE, K. Y LILLELEHT, V. 1997. Heritability of head size in

- the common gull *Larus canus* in relation to environmental conditions during offspring growth. *Heredity* 79: 201-207.
- LAZAREVIC, J., PERIC-MATARUGA, V., IVANOVIC, J. Y ANDJELKOVIC, M. 1998. Host plant effects on the genetic variation and correlations in the individual performance of the Gypsy Moth. *Functional Ecology* 12: 141-148.
- LEE, C.E., REMFERT, J.L. Y GELEMBIUK, G.W. 2003. Evolution of physiological tolerance and performance during freshwater invasions. *Integrative and Comparative Biology* 43: 439-449.
- LEE, C.E., REMFERT, J.L. Y CHANG, Y. 2007. Response to selection and evolvability of invasive populations. *Genetica* 129: 179-192.
- LEFRANC, A. Y BUNDGAARD, J. 2000a. Controlled variation of body size by larval crowding in *Drosophila melanogaster*. *Drosophila Information Service* 83: 171-174.
- LEFRANC, A. Y BUNDGAARD, J. 2000b. The influence of male and female body size on copulation duration and fecundity in *Drosophila melanogaster*. *Hereditas* 132: 243-247.
- LEIPS, J. Y MACKAY, T.F.C. 2000. Quantitative Trait Loci for life span in *Drosophila melanogaster*: Interactions with genetic background and larval density. *Genetics* 155(4): 1773-1788.
- LEIPS, J., GILLIGAN, P. Y MACKAY, T.F.C. 2006. Quantitative trait loci with age-specific effects on fecundity in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 172: 1595-1605.
- LEROI, A.M., CHEN, W.R. Y ROSE, M.R. 1994. Long-term laboratory evolution of a genetic life-history trade-off in *Drosophila melanogaster*. 2. Stability of genetic correlations. *Evolution* 48(4): 1258-1268.
- LIND, M.I. Y JOHANSSON, F. 2007. The degree of adaptive phenotypic

## BIBLIOGRAFÍA

---

- plasticity is correlated with the spatial environmental heterogeneity experienced by island populations of *Rana temporaria*. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1288-1297.
- LOESCHCKE, V., BUNDGAARD, J. Y BARKER, J.S.F. 1999. Reaction norms across and genetic parameters at different temperatures for thorax and wing size traits in *Drosophila aldrichi* and *D. buzzatii*. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 605-623.
- LÓPEZ-FANJUL, C. Y VILLAVERDE, A. 1989. Inbreeding increases genetic variance for viability in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 43: 1800-1804.
- LORTIE, C.J. Y AARSEN, L.W. 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Sciences* 157(4): 484-487.
- LUCKINBILL, L.S. Y CLARE, M.J. 1985. Selection for life span in *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 55: 9-18.
- LUONG, L.T. Y POLAK, M. 2007. Environment-dependent trade-offs between ectoparasite resistance and larval competitive ability in the *Drosophila-Macrocheles* system. *Heredity* 99: 632-640.
- LYNCH, M. Y WALSH, B. 1998. *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- MACLEAN, R.C., BELL, G. Y RAINEY, P.B. 2004. The evolution of a pleiotropic fitness tradeoff in *Pseudomonas fluorescens*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101(21): 8072-8077.
- MALAUSSA, T., GUILLEMAUD, T. Y LAPCHIN, L. 2005. Combining genetic variation and phenotypic plasticity in tradeoff modelling. *Oikos* 110: 330-338.
- MARDEN, J.H., ROGINA, B., MONTOOTH, K.L. Y HELFAND, S.L. 2003. Conditional tradeoffs between aging and organismal performance of *Indy*

- 
- long-lived flies. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100(6): 3369-3373.
- MARKS, R.W. 1982. Genetic variability for density sensitivity of three components of fitness in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 101(2): 301-316.
- MARTÍN, M.J., PÉREZ-TOMÉ, J.M. Y TORO, M.A. 1988. Competition and genotypic variability in *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 60: 119-123.
- MARTIN, G. Y LENORMAND, T. 2006. The fitness effect of mutations across environments: a survey in light of fitness landscape models. *Evolution* 60(12): 2413-2427.
- MATHER, K. Y CALIGARI, P.D.S. 1988. Competitive interactions in *Drosophila melanogaster*. IV. Chromosome assay. *Heredity* 60: 355-369.
- MATOS, M., ROSE, M.R., ROCHA PITÉ, M.T., REGO, C. Y AVELAR, T. 2000. Adaptation to the laboratory environment in *Drosophila subobscura*. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 9-19.
- MAZER S.J. Y SCHICK, C.T., 1991a. Constancy of population parameters for life-history and floral traits in *Raphanus sativus* L. I. Norms of reaction and the nature of genotype by environment interactions. *Heredity* 67: 143-156.
- MAZER, S.J. Y SCHICK, C.T. 1991b. Constancy of population parameters for life-history and floral traits in *Raphanus sativus* L. II. Effects of planting density on phenotype and heritability estimates. *Evolution* 45: 1888-1907.
- MCADAM, A.G. Y BOUTIN, S. 2003. Effects of food abundance on genetic and maternal variation in the growth rate of juvenile red squirrels. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 1249-1256.
- MCLAREN, I.A. 1976. Inheritance of demographic and production parameters in the marine copepod *Eurytemora herdmani*. *The Biological Bulletin* 151: 200-213.

## BIBLIOGRAFÍA

---

- MENSUA, J.L. Y MOYA, A. 1983. Stopped development in overcrowded cultures. *Heredity* 51: 347-352.
- MERILÄ, J. 1997. Expression of genetic variation in body size of the collared flycatcher under different environmental conditions. *Evolution* 5(2): 526-536.
- MERILÄ, J. Y FRY, J.D. 1998. Genetic variation and causes of genotype-environment interaction in the body size of blue tit (*Parus caeruleus*). *Genetics* 148: 1233-1244.
- MERILÄ, J. Y SHELDON, B.C. 1999. Genetic architecture of fitness and nonfitness traits: empirical patterns and development of ideas. *Heredity* 83: 103-109.
- MERILÄ, J., PRZYBYLO, R. Y SHELDON, B.C. 1999. Genetic variation and natural selection on blue tit body condition in different environments. *Genetical Research* 73: 165-176.
- MERILÄ, J., LAURILA, A. Y LINDGREN, B. 2004. Variation in the degree and costs of adaptive phenotypic plasticity among *Rana temporaria* populations. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 1132-1140.
- MESSINA, F.J. 1993. Heritability and "evolvability" of fitness components in *Callosobruchus maculatus*. *Heredity* 71: 623-629.
- MESSINA, F.J. Y FRY, J.D. 2003. Environment-dependent reversal of a life history trade-off in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 501-509.
- MILTON, C.C., ULANE, C.M. Y RUTHERFORD, S. 2006. Control of canalization and evolvability by Hsp90. *PLoS ONE* 1: e75.
- MITCHELL, J.W., BAKER, R.J. Y KNOTT, D.R. 1982. Evaluation of honeycomb selection for single plant yield in durum wheat. *Crop Science* 22: 840-843.

- 
- MOAV, R. Y WOHLFARTH, G.H. 1974. Magnification through competition of genetic differences in yield capacity in carp. *Heredity* 33: 181-202.
- MOUSSEAU, A.T. Y ROFF, D.A. 1987. Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity* 59: 181-197.
- MOYA, A. Y BOTELLA, L.M. 1985. Larval-to-adult and pupa-to-adult mortality dynamics in crowded cultures of *Drosophila melanogaster*. *Genetica* 67: 201-207.
- MOYA, A. Y CASTRO, J.A. 1986. Larval competition in *Drosophila melanogaster*: the model of the bands of density. *Oikos* 47: 280-286.
- MUELLER, L.D. 1990. Density-dependent natural selection does not increase efficiency. *Evolutionary Ecology* 4: 290-297.
- MUELLER, L.D., GUO, P. Y AYALA, F.J. 1991. Density-dependent natural selection and trade-offs in life-history traits. *Science* 253: 433-435.
- MUELLER, L.D., GRAVES, J.L. Y ROSE, M.R. 1993. Interactions between density-dependent and age-specific selection in *Drosophila melanogaster*. *Functional Ecology* 7(4): 469-479.
- MUELLER, L.D., FOLK, D.G., NGUYEN, N., NGUYEN, P., LAM, P., ROSE, M.R. Y BRADLEY, T. 2005. Evolution of larval foraging behaviour in *Drosophila* and its effects on growth and metabolic rates. *Physiological Entomology* 30: 262-269.
- MURPHY, P.A., GIESEL, J.T. Y MANLOVE, M.N. 1983. Temperature effects on life history variation in *Drosophila simulans*. *Evolution* 37: 1181-1192.
- NEWMAN, R.A. 1992. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. *Bioscience* 42: 671-678.
- NEYFAKH, A.A. Y HARTL, D.L. 1993. Genetic control of the rate of embryonic development: selection for faster development at elevated temperatures.

## BIBLIOGRAFÍA

---

*Evolution* 47: 1625-1631.

NOACH, E.J.K., DE JONG, G. Y SCHARLOO, W. 1997. Phenotypic plasticity of wings in selection lines of *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 70: 1-9.

NORRY, F.M. Y LOESCHCKE, V. 2002. Temperature-induced shifts in associations of longevity with body size in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 56(2): 299-306.

NUNNEY, L. 1983. Sex differences in larval competition in *Drosophila melanogaster*: the testing of a competition model and its relevance to frequency-dependent selection. *The American Naturalist* 121: 67-93.

NUNNEY, L. 1996. The response to selection for fast larval development in *Drosophila melanogaster* and its effect on adult weight: an example of a fitness trade-off. *Evolution* 50: 1193-1204.

NUNNEY, L. 2007. Pupal period and adult size in *Drosophila melanogaster*: a cautionary tale of contrasting correlations between two sexually dimorphic traits. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 141-151.

NUSSEY, D.H., POSTMA, E., GIENAPP, P. Y VISSER, M.E. 2005. Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science* 310: 304-306.

NYLIN, S. Y GOTTHARD, K. 1998. Plasticity in life-history traits. *Annual Review of Entomology* 43: 63-83.

OROZCO, F. 1976. A dynamic study of genotype-environment interaction with egg laying of *Tribolium castaneum*. *Heredity* 37(2): 157-171.

PÁL, C. 1998. Plasticity, memory and the adaptive landscape of the genotype. *Proceedings of the Royal Society of London -B- Biological Sciences* 265: 1319-1323.

PARSONS, P.A. 1987. Evolutionary rates under environmental stress.

- 
- Evolutionary Biology* 21: 311-347.
- PARTRIDGE, L. Y FOWLER, K. 1993. Responses and correlated responses to artificial selection on thorax length in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 47: 213-226.
- PHILLIPS, P.C., WHITLOCK, M.C. Y FOWLER, K. 2001. Inbreeding changes the shape of the genetic covariance matrix in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 158: 1137-1145.
- PIGLIUCCI, M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology and Evolution* 20: 481-486.
- PIGLIUCCI, M., SCHLICHTING, C.D. Y WHITTON, J. 1995. Reaction norms of *Arabidopsis*. II. Response to stress and unordered environment variation. *Functional Ecology* 9: 537-547.
- PRASAD, N.G. Y JOSHI, A. 2003. What have two decades of laboratory life-history evolution studies on *Drosophila melanogaster* taught us? *Journal of Genetics* 82(1-2): 45-76.
- PRASAD, N.G., SHAKARA, M., GOHIL, V.M, SHEEBA, V., RAJAMANI, M. Y JOSHI, A. 2000. Evolution of reduced pre-adult viability and larval growth rate in laboratory populations of *Drosophila melanogaster* selected for shorter development time. *Genetical Research* 76: 249-259.
- PRASAD, N.G., SHAKARA, M.D., ANITHA, D., RAJAMANI, M. Y JOSHI, A. 2001. Correlated responses to selection for faster development and early reproduction in *Drosophila*: The evolution of larval traits. *Evolution* 55(7): 1363-1372.
- PRICE, T. Y SCHLUTER, D. 1991. On the low heritability of life-history traits. *Evolution* 45: 853-861.
- PRICE, T. Y LANGEN, T. 1992. Evolution of correlated characters. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 307-310.

## BIBLIOGRAFÍA

---

- PROUT, T. Y BARKER, J.S.F. 1989. Ecological aspects of the heritability of body size in *Drosophila buzzatii*. *Genetics* 123: 803-813.
- RAUSHER, M.D. 1984. The evolution of habitat selection in subdivided populations. *Evolution* 38: 596-608.
- RAWSON, P.D. Y HILBISH, T.J. 1991. Genotype-environment interaction for juvenile growth in the hard clam *Mercenaria mercenaria* (L.). *Evolution* 45(8): 1924-1935.
- RÉALE, D., FESTA-BIANCHET, M. Y JORGENSON, J.T. 1999. Heritability of body mass varies with age and season in wild bighorn sheep. *Heredity* 83: 526-532.
- REMOLD, S.K. Y LENSKI, R.E. 2001. Contribution of individual random mutations to genotype-by-environment interactions in *Escherichia coli*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 98(20): 11388-11393.
- REZNICK, D., NUNNEY, L. Y TESSIER, A. 2000. Big houses, big cars, superfleas and the cost of reproduction. *Trends in Ecology and Evolution* 15(10): 421-425.
- ROBERTSON, F.W. 1960a. The ecological genetics of growth in *Drosophila*. 1. Body size and developmental time on different diets. *Genetical Research* 1: 288-304.
- ROBERTSON, F.W. 1960b. The ecological genetics of growth in *Drosophila*. 2. Selection for large body size on different diets. *Genetical Research* 1: 305-318.
- ROBERTSON, F.W. 1963. The ecological genetics of growth in *Drosophila*. 6. The genetic correlation between the duration of the larval period and body size in relation to larval diet. *Genetical Research* 4: 74-92.
- RODRÍGUEZ-RAMILO, S.T., PÉREZ-FIGUEROA, A., FERNÁNDEZ, B.,

- 
- FERNÁNDEZ, J. Y CABALLERO, A. 2004. Mutation-selection balance accounting for genetic variation for viability in *Drosophila melanogaster* as deduced from an inbreeding and artificial selection experiment. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 528-541.
- ROFF, D.A. 2000. Trade-offs between growth and reproduction: an analysis of the quantitative genetic evidence. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 434-445.
- ROFF, D. A. Y FAIRBAIRN, D.J. 2007. The evolution of trade-offs: where are we? *Journal of Evolutionary Biology* 20(2): 433-447.
- ROFF, D. A. Y MOUSSEAU, A. T. 1987. Quantitative genetics and fitness: lessons from *Drosophila*. *Heredity* 58: 103-118.
- ROPER, C., PIGNATELLI, P. Y PARTRIDGE, L. 1996. Evolutionary responses of *Drosophila melanogaster* life history to differences in larval density. *Journal of Evolutionary Biology* 9: 609-622.
- RUIZ-DUBREUIL, G., BURNET, B., CONNOLLY, K. Y FURNESS, P. 1996. Larval foraging behaviour and competition in *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 76: 55-64.
- RUTHERFORD, S. L. Y LINDQUIST, S. 1998. Hsp90 as a capacitor for morphological evolution. *Nature* 396: 336-342.
- SANDERS, A.E., SCARBOROUGH, C., LAYEN, S.J., KRAAIJEVELD, A.R. Y GODFRAY, H.C.J. 2005. Evolutionary change in parasitoid resistance under crowded conditions in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 59(6): 1292-1299.
- SANGSTER, T.A., SALATHIA, N., UNDURRAGA, S., MILO, R., SCHELLENBERG, K., LINDQUIST, S. Y QUEITSCH, C. 2008. HSP90 affects the expression of genetic variation and developmental stability in quantitative traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105(8): 2963-2968.

## BIBLIOGRAFÍA

---

- SANTOS, M., FOWLER, K. Y PARTRIDGE, L. 1994. Gene-environment interaction for body size and larval density in *Drosophila melanogaster*: An investigation of effects of developmental time, thorax length and adult sex ratio. *Heredity* 72: 515-521.
- SANTOS, M., BORASH, D.J., BOUNLUTA, N. Y MUELLER, L.D. 1997. Density dependent natural selection in *Drosophila*: Evolution of growth rate and body size. *Evolution* 51: 420-432.
- SAS, INSTITUTE INC. 1989. SAS/STAT User's guide, Version 6. Fourth Edition. SAS Institute Inc. Cary N.C.
- SCHEINER, S.M. 1993a. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 35-68.
- SCHEINER, S.M. 1993b. Plasticity as a selectable trait: reply to Via. *The American Naturalist* 142: 371-373.
- SCHEINER, S.M. 1998. The genetics of phenotypic plasticity. VII. Evolution in a spatially structured environment. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 303-320.
- SCHEINER, S.M. 2002. Selection experiments and the study of phenotypic plasticity. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 889-898.
- SCHEINER, S.M. Y LYMAN, R.F. 1989. The genetics of phenotypic plasticity. I. Heritability. *Journal of Evolutionary Biology* 2: 95-107.
- SCHEINER, S.M. Y LYMAN, R.F. 1991. The genetics of phenotypic plasticity. II. Response to selection. *Journal of Evolutionary Biology* 4: 23-50.
- SCHLICHTING, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 667-693.
- SCHLICHTING, C.D. Y PIGLIUCCI, M. 1993. Control of phenotypic plasticity via regulatory genes. *The American Naturalist* 142: 366-370.

- SCHOEN, D.J., BELL, G. Y LECHOWICZ, M. 1994. The ecology and genetics of fitness in forest plants. IV. Quantitative genetics of fitness components in *Impatiens pallida* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany* 81: 232-239.
- SERVICE, P.M. Y ROSE, M. 1985. Genetic covariation among life-history components: The effect of novel environments. *Evolution* 39: 943-945.
- SEWELL, D., BURNETT, B. Y CONNOLLY, K. 1975. Genetic analysis of larval feeding behaviour in *Drosophila melanogaster*. *Genetical Research* 24: 163-173.
- SGRÒ, C.M. Y HOFFMANN, A.A. 1998a. Effects of temperatures extremes on genetic variances for life history traits in *Drosophila melanogaster* as determined from parent-offspring comparisons. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 1-20.
- SGRÒ, C.M. Y HOFFMANN, A.A. 1998b. Effects of stress combinations on the expression of additive genetic variation for fecundity in *Drosophila melanogaster*. *Genetical Research* 72: 13-18.
- SGRÒ, C.M. Y HOFFMANN, A.A. 2004. Genetic correlations, tradeoffs and environmental variation. *Heredity* 93: 241-248.
- SHAW, R.G. 1986. Response to density in a wild population of the perennial herb *Salvia lyrata*: variation among families. *Evolution* 40: 492-505.
- SHAW, R.G. Y PLATENKAMP, G.A.J. 1993. Quantitative genetics of response to competitors in *Nemophila menziesii*: a greenhouse study. *Evolution* 47: 801-812.
- SHAW, F.H., SHAW, R.G., WILKINSON, G.S. Y TURELLI, M. 1995. Changes in genetic variances and covariances: G whiz! *Evolution* 49: 1260-1267.
- SHIOTSUGU, J., LEROI, A.M., YASHIRO, H., ROSE, M.R. Y MUELLER, L.D. 1997. The symmetry of correlated selection responses in adaptive

## BIBLIOGRAFÍA

---

- evolution: an experimental study using *Drosophila*. *Evolution* 51(1): 163-172.
- SHIRLEY, M.D.F. Y SIBLY, R.M. 1999. Genetic basis of a between-environment tradeoff involving resistance to cadmium in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 53(3): 826-836.
- SHORROCKS, B. 1982. *Drosophila*. Gin & Company Limited, London.
- SIMONS, L.W. Y ROFF, D.A. 1996. The effect of a variable environment on the genetic correlation structure in a field cricket. *Evolution* 50: 267-275.
- SOKAL, R.R. Y ROHLF, F.J. 1995. *Biometry*, 3<sup>rd</sup> ed. W.H. Freeman and Company, New York.
- SOKOLOWSKI, M.B., PEREIRA, H.S. Y HUGHES, K. 1997. Evolution of foraging behavior in *Drosophila* by density-dependent selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94: 7373-7377.
- STEARNS, S.C. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience* 39: 436-445.
- STEARNS, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, New York.
- STEARNS, S.C., DE JONG, G. Y NEWMAN, B. 1991. The effects of phenotypic plasticity on genetic correlations. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 122-126.
- STEARNS, S.C., KAISER, M. Y KAWECKI, T.J. 1995. The differential genetic and environmental canalization of fitness components in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology* 8: 539-557.
- STEEL, R.G.D. Y TORRIE, J.H. 1981. *Principles and Procedures of Statistics*. McGraw-Hill, Singapore.

- 
- STEIGENGA, M.J., ZWAAN, B.J., BRAKEFIELD, P.M. Y FISCHER, K. 2005. The evolutionary genetics of egg size plasticity in a butterfly. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 281-289.
- STEINGER, T., ROY, B.A. Y STANTON, M.L. 2003. Evolution in stressful environments II: Adaptive value and costs of plasticity in response to low light in *Sinapsis arvensis*. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 313-323.
- SULTAN, S.E. 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evolutionary Biology* 21: 127-178.
- SULTAN, S.E. Y BAZZAZ, F.A. 1993. Phenotypic plasticity in *Poligonum persicaria*. II. Norms of reaction to soil moisture and the maintenance of genetic diversity. *Evolution* 47: 1032-1049.
- SWINDELL, W.R. Y BOUZAT, J.L. 2006. Associations between environmental stress, selection history, and quantitative genetic variation in *Drosophila melanogaster*. *Genetica* 127: 311-320.
- SZAFRANIEC, K., BORTS, R.H. Y KORONA, R. 2001. Environmental stress and mutational load in diploid strains of the yeast *Saccharomyces cerevisiae*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 98(3): 1107-1112.
- TALLOEN, W., VAN DONGEN, S., VAN DYCK, H. Y LENS, L. 2008. Environmental stress and quantitative genetic variation in butterfly wing characteristics. *Evolutionary Ecology* (en prensa), doi: 10.1007/s10682-008-9246-4.
- TENAILLON, O., DENAMUR, E. Y MATIC, I. 2004. Evolutionary significance of stress-induced mutagenesis in bacteria. *Trends in Microbiology* 12(6): 264-270.
- TESSIER, A.J., LEIBOLD, M.A. Y TSAO, J. 2000. A fundamental trade-off in resource exploitation by *Daphnia* and consequences to plankton communities. *Ecology* 81: 826-841.

## BIBLIOGRAFÍA

---

- THOMAS, S.C. Y BAZZAZ, F.A. 1993. The genetic component in plant size hierarchies: norms of reaction to density in a *Polygonum* species. *Ecological Monographs* 63(3): 231-249.
- THOMPSON, J.D. 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 246-249.
- TORO, J.E. Y PAREDES, L.I. 1996. Heritability estimates of larval shell length in the Chilean blue mussel *Mytilus chilensis*, under different food densities. *Aquatic Living Resources* 9: 347-350.
- TU, M-P. Y TATAR, M. 2003. Juvenile diet restriction and the aging and reproduction of adult *Drosophila melanogaster*. *Aging Cell* 2: 327-333.
- VALLADARES, F., WRIGHT, S.J., LASSO, E., KITAJIMA, K. Y PEARCY, R.W. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology* 81(7): 1925-1936.
- VAN KLEUNEN, M., LENSSEN, J.P.M., FISCHER, M. Y DE KROON, H. 2007. Selection on phenotypic plasticity of morphological traits in response to flooding and competition in the clonal shore plant *Ranunculus reptans*. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 2126-2137.
- VAN NOORDWIJK, A.J. Y DE JONG, G. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *The American Naturalist* 128: 137-142.
- VAN TASSELL, C.P. Y VAN VLECK, L.D. 1996. Multiple-trait Gibbs sampler for animal models: flexible programs for Bayesian and likelihood-based (co)variance component inference. *Journal of Animal Science* 74: 2586-2597.
- VAN TIENDEREN, P.H. 1991. Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environments. *Evolution* 45: 1317-1331.
- VIA, S. 1984. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. I.

- 
- Genotype-environment interaction in larval performance on different host plant species. *Evolution* 38: 881-895.
- VIA, S. 1991. The genetic structure of host plant adaptation in a spatial patchwork: demographic variability among reciprocally transplanted pea aphid clones. *Evolution* 45: 827-852.
- VIA, S. 1993. Adaptive phenotypic plasticity: target or by product of selection in a variable environment? *The American Naturalist* 142: 52-365.
- VIA, S. Y LANDE, R. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39: 505-522.
- VIA, S. Y LANDE, R. 1987. Evolution of genetic variability in a spatially heterogeneous environment: effects of genotype-environment interaction. *Genetical Research* 49: 147-156.
- VIA, S., GOMULKIEWICZ, R., DE JONG, G., SCHEINER, S.M., SCHLICHTING, C.D. Y VAN TIENDEREN, P.H. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 212-217.
- VIEIRA, C., PASYUKOVA, E.G., ZENG, Z.B., HACKETT, J.B., LYMAN, R.F. Y MACKAY, T.F.C. 2000. Genotype-environment interaction for quantitative trait loci affecting life span in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 154(1): 213-227.
- WADDINGTON, C.H. 1961. Genetic assimilation. *Advances in Genetics* 10: 257-293.
- WADE, M.J. 1990. Genotype-environment interaction for climate and competition in a natural population of flour beetles, *Tribolium castaneum*. *Evolution* 44(8): 2004-2011.
- WANG, J., CABALLERO, A., KEIGHTLEY, P.D. Y HILL, W.G. 1998. Bottleneck effect on genetic variance: a theoretical investigation of the role of dominance. *Genetics* 150: 435-447.

## BIBLIOGRAFÍA

---

- WAYNE, M.L., HACKETT, J.B., DILDA, C.L., NUZHIDIN, S.V., PASYUKOVA, E.G. Y MACKAY, T.F. 2001. Quantitative trait locus mapping of fitness-related traits in *Drosophila melanogaster*. *Genetical Research* 77(1): 107-116.
- WEINER, J. Y THOMAS, S.C. 1986. Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos* 47: 211-222.
- WESTERMAN, J.M. Y PARSONS, P.A. 1973. Variations in genetic architecture at different doses of gamma-radiation as measured by longevity in *Drosophila melanogaster*. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* 15: 289-298.
- WIJNGAARDEN, P.J. Y BRAKEFIELD, P.M. 2001. Lack of response to artificial selection on the slope of reaction norms for seasonal polyphenism in the butterfly *Bicyclus anynana*. *Heredity* 87: 410-420.
- WOLFE, L.M. Y MAZER, S.J. 2005. Patterns of phenotypic plasticity and their fitness consequences in wild radish (*Raphanus sativus*: Brassicaceae). *International Journal of Plant Sciences* 166(4): 631-640.
- WOODS, R.E., SGRÒ, C.M., HERCUS, M.J. Y HOFFMANN, A.A. 1999. The association between fluctuating asymmetry, trait variability, trait heritability, and stress: a multiply replicated experiment on combined stresses in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 53: 493-505.
- WU, R. Y STETTLER, R.F. 1997. Quantitative genetics of growth and development in *Populus*. II. The partitioning of genotype x environment interaction in stem growth. *Heredity* 78: 124-134.
- YAMADA, Y. Y BELL, A.E. 1969. Selection for larval growth in *Tribolium* under two levels of nutrition. *Genetical Research* 13: 175-195.
- YANG, J. Y ZHU, J. 2005. Methods for predicting superior genotypes under multiple environments based on QTL effects. *Theoretical Applied Genetics* 110: 1268-1274.

ZWAAN, B.J., BIJLSMA, R. Y HOEKSTRA, R.F. 1995. Artificial selection for developmental time in *Drosophila melanogaster* in relation to the evolution of aging: Direct and correlated responses. *Evolution* 49: 635-648.