

JCH-FC

DGC-B

W775

**ANALISIS DE LA CONTRIBUCION DE FACTORES
GENETICO-CUANTITATIVOS EN LAS RELACIONES ENTRE
HETEROCIGOCIDAD ALOENZIMATICA Y CARACTERES MORFOLOGICOS EN
Oncorhynchus mykiss.**

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Doctor en Ciencias con mención en Biología

FACULTAD DE CIENCIAS

por

FEDERICO EMILIO WINKLER MANNS

01-0222648

1994

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Nelson Díaz Pérez

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato:

FEDERICO EMILIO WINKLER MANNS

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología, en el examen de defensa de Tesis rendido el 7 de enero de 1994.

Director de Tesis:

Dr. Nelson Díaz Pérez

Dra. Madelaine Lamborot

Dr. Roberto Neira

Dr. Lafayette Eaton

Dr. Alberto Veloso

Dr. Milton Gallardo

The image shows five handwritten signatures in blue ink, each written over a horizontal line. The signatures are: 1. Nelson Díaz Pérez (top), 2. Madelaine Lamborot, 3. Roberto Neira, 4. Lafayette Eaton, and 5. Milton Gallardo (bottom). The signatures are written in a cursive style.

AGRADECIMIENTOS

El autor quiere hacer presente sus agradecimientos a aquellas personas que de diversa manera han colaborado para la realización de esta tesis. El Dr. Gabriel Dazarola, quién otorgó las facilidades para la realización de parte del trabajo experimental en la Piscicultura Río Blanco, facilitando ovas de dos de las cepas que mantiene dicho plantel, y los reproductores para los experimentos. A la Sra. Miriam Leiva, la toma de datos de poblaciones experimentales y cuidados de ellas. Al Sr. Rolando Vega, ex administrador de la Piscicultura Lautaro, quién facilitó muestras de ovas de las cepas comerciales que mantiene su centro.

Un reconocimiento muy particular para mi amigo Francisco Estay, quién aportó con la generosa donación de ovas de las cepas que disponía en la malograda Piscicultura Macul, la mantención de las poblaciones experimentales, su experiencia en el manejo de reproductores y cultivo truchas, y una inagotable dosis de optimismo, entusiasmo y buen humor que hicieron gratas las jornadas de trabajo de terreno y llevarlos los momentos en que los accidentes naturales hicieron peligrar el desarrollo de este trabajo. Igualmente para la Srta. Beatriz Estéves por su invaluable y desinteresado apoyo

técnico durante el análisis electroforético de las muestras. Igualmente mi agradecimiento para mi tutor, Dr. Nelson Díaz, por su apoyo tanto material como físico e intelectual en distintas etapas del desarrollo de la tesis, y su constante disposición para buscar alternativas de solución a los problemas que se presentaron durante el desarrollo del proyecto. Al Dr. Roberto Neira que me entregó las herramienta básicas para poder desarrollar algunas de las ideas contenidas en el presente trabajo, y ha ejercido una continua crítica constructiva durante su ejecución. A la Dra. Gloria Blanco, por sus valiosas observaciones al primer borrador de esta tesis. Al Dr. Guido Pincheira quién guió mis primeros pasos en el programa de doctorado y llamó mi atención sobre los salmonidos. Finalmente a aquellos que anónimamente contribuyeron a la mantención de las poblaciones experimentales.

A mi padre que no pudo esperar
a verme terminar esta empresa.

A mi esposa Cecilia y a mis hijos,
por su cariño y comprensión.

INDICE DE MATERIAS

	Pag.
AGRADECIMIENTOS.....	iii
DEDICATORIA.....	v
INDICE DE MATERIAS.....	vi
INDICE DE FIGURAS.....	ix
INDICE DE TABLAS.....	xi
RESUMEN.....	xvii
ABSTRACT.....	xxi
1.- INTRODUCCION.....	1
1.1.- Heterocigosidad en múltiples loci y caracteres cuantitativos.....	1
1.2.- Heterocigosidad en múltiples loci y caracteres cuantitativos en <u>Oncorhynchus mykiss</u>	6
1.3.- Caracterización del material biológico.....	9
1.4.- Diseño experimental.....	11
1.4.1.- Hipótesis de trabajo.....	11
1.4.2.- Objetivo general.....	11
1.4.3.- Objetivos específicos.....	11

2.-	MATERIALES Y METODO.....	14
2.1.-	Descripción de las cepas empleadas.....	14
2.2.-	Desove y fecundación.....	15
2.3.-	Toma de muestras y mediciones.....	18
2.4.-	Diseño de cruzamientos.....	21
2.4.1.-	Análisis de poblaciones.....	21
2.4.2.-	Análisis de la varianza fenotípica en familias	24
2.5.-	Electroforesis.....	26
2.6.-	Análisis de datos.....	27
2.6.1.-	Caracterización de las cepas.....	27
2.6.2.-	Estimación de la asimetría.....	30
2.6.3.-	Relaciones entre heterocigosidad y caracteres morfológicos.....	31
2.6.4.-	Estimación de la repetibilidad (R) de las mediciones bilaterales.....	32
2.6.5.-	Relaciones entre heterocigosidad y caracteres morfológicos en familias.....	34
3.-	RESULTADOS.....	39
3.1.-	Caracterización de las cepas.....	39
3.1.1.-	Morfológica.....	39
3.1.2.-	Aloenzimática.....	42
3.2.-	Experimento de poblaciones.....	56
3.3.-	Análisis de fratrías.....	68

4.-	DISCUSION.....	80
4.1.-	Caracterización de las cepas.....	80
4.2.-	Relación entre la variabilidad aloenzimática y caracteres morfológicos.....	84
4.2.1.-	Heterocigosidad en relación con crecimiento y caracteres morfológicos y merísticos.....	84
4.2.2.-	Heterocigosidad y estabilidad de desarrollo...	89
4.2.3.-	Varianza de ambiente especial y variabilidad de los caracteres.....	93
4.3.-	Herencia de la variación en caracteres cuantitativos.....	95
4.3.1.-	Heredabilidad de los caracteres morfológicos..	95
4.3.2.-	Heredabilidad de las asimetrías bilaterales...	98
4.4.-	Heterocigosidad y variabilidad morfológica....	99
5.-	CONCLUSIONES.....	105
6.-	LITERATURA CITADA.....	108

INDICE DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1.- Sistema de bandejas de incubación en canoas de madera para familias en <u>O. mykiss</u>	17
Figura 2.- Sistema de mantención de poblaciones experimentales de trucha en jaulas de aluminio expandido, dentro de bateas de plástico.....	20
Figura 3.- Esquema del sistema de cruzamiento empleado para formar las poblaciones experi- mentales de <u>O. mykiss</u>	23
Figura 4.- Esquema del sistema de cruzamientos empleado para formar las familias de hermanos completos de <u>O. mykiss</u> para el análisis de la varianza fenotípica.	25
Figura 5.- Fenotipo de la enzima Aconitato hidratasa (ACON), en tejido hepático de <u>O. mykiss</u> (A) e interpretación del patrón de bandas (B).	44
Figura 6.- Fenotipo de la enzima Fosfoglucomutasa (PGM1; PGM2), en tejido hepático de <u>O. mykiss</u> (A) e interpretación del patrón de bandas (B)...	45

Figura 7.- Fenotipo de la enzima Glicerato dehidrogenasa (GLYDH) en tejido hepático de <u>O. mykiss</u> (A) e interpretación del patrón de bandas (B).	47
Figura 8.- Fenotipo de la enzima Superóxido dismutasa (SOD), en tejido hepático de <u>O.</u> <u>mykiss</u> (A) e interpretación del patrón de bandas (B).	48
Figura 9.- Fenotipo de la enzima Malato dehidro- genasa NAD dependiente (MDH3,4), en tejido muscular de <u>O. mykiss</u> (A) e interpretación del patrón de bandas (B).	49
Figura 10.- Fenotipo de la enzima Isocitrato dehidrogenasa (IDH3,4), en tejido hepático de <u>O. mykiss</u> (A) e interpretación del patrón de bandas (B).	50

INDICE DE TABLAS

	Pag.
Tabla 1.- Estadísticos para varias características de los reproductores de tres cepas de trucha arcoiris (<u>Oncorhynchus mykiss</u>) usados para constituir las poblaciones experimentales.....	40
Tabla 2.- Valores promedio (\bar{X}) y desviación estándar (DS) de caracteres morfológicos en ejemplares de tres cepas de trucha arcoiris (<u>Oncorhynchus mykiss</u>), a los seis meses de edad.....	41
Tabla 3.- Distribución de frecuencias del número de asimetrías por individuo en cuatro caracteres bilaterales, en tres cepas de trucha arcoiris (<u>Oncorhynchus mykiss</u>).....	41
Tabla 4.- Sistemas enzimáticos y loci analizados, número del Enzyme Commission Nomenclature (1973) (EC), sistema de soluciones tampones y tejidos empleados.....	43
Tabla 5.- Frecuencias alélicas (x_i) y de homocigotos (H_o) para 6 loci polimórficos en tres cepas comerciales de trucha arcoiris, y estimaciones del índice de fijación (F_{ISki}).....	53

- Tabla 6 .- Heterocigosidades medias observadas y estimadas por locus en tres cepas de trucha arcoiris, e índice de fijación promedio por locus (F_{ISk})..... 54
- Tabla 7.- Estadísticos F por alelo y por locus para seis loci polimórficos en tres cepas de trucha arcoiris..... 55
- Tabla 8.- Estimaciones de identidad (I, sobre la diagonal), distancia (D, bajo la diagonal) genética entre tres cepas de trucha arcoiris (Oncorhynchus mykiss), y heterocigosidad (H_i , en la diagonal) en cada una de ellas..... 56
- Tabla 9.- Valores promedio del peso, longitud estándar, longitud del ojo y tres caracteres merísticos en la cepa Escocesa de trucha arcoiris (Oncorhynchus mykiss), a los seis meses de edad, en función del número de loci heterocigotos.... 58
- Tabla 10.- Valores promedio del peso, longitud estándar, longitud del ojo y tres caracteres merísticos en la cepa Kamloops de trucha arcoiris (Oncorhynchus mykiss), a los seis meses de edad, en función del número de loci heterocigotos..... 59
- Tabla 11.- Valores promedio del peso, longitud estándar, longitud del ojo y tres caracteres merísticos en la cepa Americana de trucha

arcoiris (<u>Oncorhynchus mykiss</u>), a los seis meses de edad, en función del número de loci heterocigotos.....	60
Tabla 12.- Valores promedio de la magnitud absoluta de asimetría bilateral en cuatro caracteres bilaterales en función del número de loci heterocigotos en la cepa Escocesa de trucha arcoiris (<u>Oncorhynchus mykiss</u>), a los seis meses de edad.....	61
Tabla 13.- Valores promedio de la magnitud absoluta de asimetría bilateral en cuatro caracteres bilaterales en función del número de loci heterocigotos en la cepa Kamloops de trucha arcoiris (<u>Oncorhynchus mykiss</u>), a los seis meses de edad.....	62
Tabla 14.- Valores promedio de la magnitud absoluta de asimetría bilateral en cuatro caracteres bilaterales en función del número de loci heterocigotos en la cepa Americana de trucha arcoiris (<u>Oncorhynchus mykiss</u>), a los seis meses de edad.....	63
Tabla 15.- Relación entre número de loci heterocigotos y número de caracteres asimétricos en tres cepas de trucha arco iris (<u>Oncorhynchus mykiss</u>), a los seis meses de edad.....	65

- Tabla 16.- Coeficientes de correlación entre heterocigosidad en loci alozímicos y peso, longitud estándar y magnitud absoluta de las asimetrías en cuatro rasgos bilaterales en dos cepas de trucha arcoiris (Oncorhynchus mykiss)..... 66
- Tabla 17.- Repetibilidad (R), coeficiente de variación de las asimetrías (CV), proporción de individuos asimétricos (%) y promedio de las asimetrías bilaterales (X) en cuatro caracteres en tres cepas de O. mykiss..... 67
- Tabla 18.- Parámetros demográficos y morfológicos calculados sobre 34 familias de hermanos completos de trucha arcoiris, cepa Americana..... 68
- Tabla 19.- Distribución de frecuencias, promedios (\bar{X}) y desviaciones estándar (DS) del número de branquispinas en primer arco branquial y rayos de aletas pectorales y pélvicas en cepa Americana de trucha arcoiris (O. mykiss) (N = 1020)..... 70
- Tabla 20.- Distribución de frecuencias, promedios (\bar{X}) y desviaciones estándar (DS) del peso, longitud estándar y longitud del ojo en la cepa Americana de trucha arcoiris (O. mykiss) (N = 1020)..... 71

- Tabla 21.- Distribución de frecuencias de la magnitud de asimetrías (I - D) en cuatro caracteres bilaterales en la cepa Americana de Q. mykiss (N =1020)..... 72
- Tabla 22.- Coeficientes de correlación entre supervivencia relativa o caracteres morfológicos y la heterocigosidad del padre, la madre o esperada en la familia..... 73
- Tabla 23.- Cuadrados medios del análisis de varianza empleado para estimar los componentes de la varianza en caracteres bilaterales en la cepa Americana de Q. mykiss..... 75
- Tabla 24.- Cuadrados medios del análisis de varianza empleados para estimar los componentes de la varianza de longitud estándar, peso y asimetrías en caracteres bilaterales, en la cepa Americana de Q. mykiss..... 76
- Tabla 25.- Varianza fenotípica (V_p) y heredabilidad estimada a través de los componente de machos (h^2_s) y hembras (h^2_D) para caracteres morfológicos, merísticos y asimetrías bilaterales en la cepa Americana de Q. mykiss..... 77
- Tabla 26.- Repetibilidad (R), magnitud absoluta promedio de las asimetrías bilaterales (\bar{X}), coeficiente de variación de las asimetrías

(CV) y proporción de individuos asimétricos (%) en cuatro caracteres en la cepa Americana de <u>O. mykiss</u> , estimados sobre 32 familias de hermanos completos.....	78
Tabla 27.- Varianzas estimadas para cada uno de los componentes de la varianza fenotípica (σ^2) y correlaciones intraclase (t).....	79

RESUMEN

En las últimas décadas abundante literatura ha mostrado la existencia de correlaciones entre la heterocigosidad en loci estructurales que controlan la expresión de aloenzimas y distintas características cuantitativas o relacionadas con la adecuación biológica en diversos grupos de animales. Los mecanismos genéticos propuestos para explicar el fenómeno son: a) sobredominancia en loci particulares; b) depresión por consanguinidad en individuos más homocigotos y c) efectos genético-aditivos. En el presente trabajo se examina: a) la existencia de correlaciones entre la heterocigosidad detectada mediante electroforesis de proteínas y la velocidad de crecimiento o la estabilidad del desarrollo medida como asimetría fluctuante en tres cepas de trucha arcoiris (Oncorhynchus mykiss) en Chile, y b) la herencia de los caracteres antes mencionados en una cepa de esta especie, y su probable conexión con los mecanismos genéticos que determinan las correlaciones observadas.

Para el primer objetivo se establecieron poblaciones de las tres cepas cultivadas en Chile de trucha arcoiris: Escocesa, Kamloops y Americana. Se empleó un diseño de cruzamientos destinado a evitar desviaciones de las frecuencias genotípicas respecto del equilibrio de Hardy-

Weinberg. Los animales fueron cultivados hasta los seis meses de edad. En seguida se extrajo una muestra de 56, 89 y 103 ejemplares de cada una de las cepas respectivamente. Para cada ejemplar se registró el peso, longitud estándar, longitud del ojo, recuento de branquispinas en el primer arco branquial, número de rayos en las aletas pectorales y pélvicas. Los caracteres bilaterales fueron medidos sobre ambos lados del animal. El genotipo individual se determinó mediante electroforesis horizontal en gel de almidón. La magnitud de las asimetrías en cada rasgo se estimó como la diferencia absoluta entre ambos lados (I-D). Para el segundo objetivo, la varianza fenotípica se descompuso mediante un ANOVA, usando un diseño anidado. Para ello dos hembras tomadas al azar de la población se cruzaron con un macho, hasta completar 38 familias de hermanos completos. El genotipo de cada padre se determinó a *posteriori* mediante electroforesis horizontal en gel de almidón.

Se examinó 38 loci enzimáticos, de los cuales 6 resultaron polimórficos en al menos una de las cepas. El peso en la cepa Escocesa y el número y magnitud total de las asimetrías en la cepa Kamloops se correlacionaron significativamente con la heterocigosidad en loci aloenzimáticos. Independiente de la significación estadística, los coeficientes de correlación para peso y longitud con heterocigosidad son positivos en las cepas Escocesa y Kamloops, mientras que para las asimetrías son negativos. En la cepa Americana la

distribución de los signos de los coeficientes de correlación son inversos a las otras dos. Por otra parte, el análisis de la distribución de la varianza en caracteres bilaterales dentro y entre individuos mostró diferencias en las repetibilidades entre rasgos dentro de cepas y para un mismo rasgo entre cepas. Los caracteres considerados presentaron heredabilidades altas, excepto el número de rayos de las aletas pélvicas. Las asimetrías, en cambio, mostraron heredabilidades muy bajas. Al incorporar en el análisis el componente de heterocigosidad para loci aloenzimáticos de los machos, se aprecian cambios en las heredabilidades estimadas, pero no así sobre las hembras. Ello sugiere que la heterocigosidad estimada sobre dichos loci contribuye con variabilidad genética aditiva a la determinación del rasgo. El mismo análisis sobre la heredabilidad de las asimetrías muestra cambios pequeños en las estimaciones.

Los resultados obtenidos muestran escasa o ninguna correlación significativa entre la heterocigosidad estimada electroforéticamente y la magnitud de los rasgos considerados o las asimetrías de caracteres bilaterales. La homeostasis del desarrollo es distinta para diferentes rasgos y varía entre cepas y dentro de ellas. Las asimetrías presentan escasa heredabilidad, lo que sugiere que la variación en ellas se debería fundamentalmente a factores ambientales y genéticos no aditivos.

De este modo, las correlaciones entre crecimiento y

heterocigosidad aloenzimática en trucha arcoiris podrían ser explicadas por efectos genético-aditivos, pero no así las correlaciones entre heterocigosidad y asimetría fluctuante.

ABSTRACT

In the last decade many articles have shown the existence of a relationship between the heterozygosity at structural allozymic loci and morphological or fitness-connected traits in various animal groups. The genetic mechanisms proposed to explain the phenomena are: a) overdominance at particular loci, b) inbreeding depression in more homozygous individuals of the population and c) additive genetic effects. Two aspects are analyzed in the present study: a) the existence of a relationship between heterozygosity at allozymic loci and the growth rate or the developmental stability on four bilateral traits in three strains of the rainbow trout Oncorhynchus mykiss in Chile, and b) the inheritance of these four traits and their possible connection with the genetic mechanisms which determine the observed correlations.

Populations of three strains, Escocesa, Kamloops and Americana, were established. Crosses were done using a design which prevents major genetic drift caused by unequal gamete contributions from each male to egg fecundation. Fifty six, 89 and 103 six month old fishes were sampled from each strain. Weight, total body length, eye length, number of gill rakers in the first branchial arch, and number of rays in pectoral and pelvic fins were recorded. Individual genotype

was determined using horizontal starch gel electrophoresis. Bilateral asymmetry was expressed as the absolute difference between left and right side and as the number of asymmetric characters by individual. The inheritance of the above mentioned traits was studied through the partitioning of the phenotypic variance using a nested ANOVA design. Eighteen males, each crossed with two randomly selected females from the population were used to produce 36 full-sib families. The genotype of each parent at allozyme loci was determined *a posteriori* by horizontal starch gel electrophoresis.

Of 38 studied loci, six polymorphic loci were detected. Weight in the Escocesa strain, and number and total magnitude of the asymmetries in Kamloops strain, were statistically correlated with heterozygosity at enzyme loci. Irrespective of the statistical significance, heterozygosity was positively correlated with growth and morphological traits, and negatively with asymmetry in both Escocesa and Kamloops strains but not in the American strain. Repeatability did show differences between traits within strains and within traits between strains, suggesting differences in the ability to buffer specific environmental effects at those levels. All morphological and meristic characters except number of rays in the pelvic fins showed high heritability (h^2). Asymmetries showed low heritability. The male heterozygosity at enzymatic loci affected the heritability estimates on the sires component of the variance, suggesting that it has additive

effect on the traits.

The results showed weak or lack of significant association between heterozygosity and traits or asymmetry variation. Developmental homeostasis seems to be strain and trait-dependent, without significant influence of additive genetic variation. The low heritability of asymmetry suggests that it is controlled by environmental or non-additive genetic factors.

In rainbow trout, correlations between growth and allozyme heterozygosity could be caused by additive genetic effects. However they cannot explain fluctuating asymmetry.

INTRODUCCION

1.1.- Heterocigosidad en múltiples loci y caracteres cuantitativos:

El uso de la técnica de electroforesis de proteínas en gel de almidón reveló la existencia de una gran variabilidad genética en poblaciones naturales de diversas especies (Lewontin 1974). Los mecanismos que mantienen dicha variabilidad son objeto de discusión permanente, dado lo complejo del proceso de estimación de la adecuación biológica que otorgan genotipos particulares en genes que controlan aloenzimas. Tal adecuación puede ser afectada por condiciones genéticas de la población (Kacser y Burns 1981), ambientales y de diseño experimental (Nevo 1988). Por otra parte, el vasto número de combinaciones genético-ambientales que pueden generarse hacen prohibitivo el esfuerzo requerido para probar fehacientemente la relevancia selectiva de un polimorfismo, aún en un sistema aloenzimático (Smouse 1986).

Por lo anterior, los esfuerzos se han orientado a establecer la relación entre los niveles de heterocigosidad en múltiples loci y la variabilidad en caracteres relacionados con la adecuación, lo cual no presenta las restricciones ya señaladas (Smouse 1986, Nei 1987). Mucha de la información disponible al respecto ha sido revisada por

Mitton y Grant (1984) y Zourus y Foltz (1987). Numerosos autores han informado la existencia de correlaciones positivas entre caracteres relacionados con la adecuación y la heterocigosidad aloenzimática en distintos grupos de organismos. Aún cuando, en una cantidad similar de trabajos no se han detectado relaciones positivas, los ejemplos de correlaciones negativas son escasos (Zourus et al. 1988). Si se considera que factores metodológicos o de estructura genética y reproductiva de la población pueden afectar la detección de dichas correlaciones, los resultados sugieren que las relaciones encontradas reflejan un fenómeno biológicamente relevante (Zourus et al. 1988).

En aquellos estudios en que se han observado asociaciones significativas entre la heterocigosidad individual estimada sobre loci que controlan aloenzimas y caracteres fenotípicos cuantitativos, ella suele explicar entre un 5 y un 10% de la variabilidad total (Koehn et al. 1988). Las principales características de los resultados positivos en dichos estudios pueden resumirse en tres observaciones: (a) cuando la heterocigosidad es medida por el número de loci heterocigotos en un individuo, el incremento en heterocigosidad a menudo está asociado con una disminución en la variabilidad fenotípica. (b) La frecuencia de fenotipos modales está positivamente correlacionada con los niveles de heterocigosidad en los individuos. (c) La adecuación de los parentales está positivamente asociada con el grado de heterocigosidad

esperado en la progenie (Chakraborty 1987).

Dos conceptos distintos se superponen en las proposiciones elaboradas para explicar las asociaciones entre heterocigosidad en genes que controlan aloenzimas y caracteres morfológicos y de la adecuación: Por una parte, la relación existente entre los genes detectados electroforéticamente y los caracteres examinados, y por otra, los mecanismos genéticos que explican la relación entre heterocigosidad y las variables morfológicas.

Algunos autores han postulado que la condición heterocigota en los genes que controlan aloenzimas es responsable *per se* de las correlaciones, al otorgar ventajas a nivel metabólico a los individuos más heterocigotos (Mitton y Grant 1984, Koehn et al. 1988). Ello se produciría a través de sobredominancia en loci específicos o por la suma del efecto de dominancia incompleta sobre muchos loci (Zourus 1987). Koehn et al. (1988) han postulado que la mayor variabilidad molecular que presentan los individuos más heterocigotos determina una mayor probabilidad para que se establezcan combinaciones favorables entre los productos de distintos loci que actúan sobre una vía metabólica, mejorando la eficiencia energética global de ella.

Alternativamente, se ha propuesto que los loci detectados por electroforesis, constituyen marcadores de determinadas condiciones genéticas en los individuos examinados. Ellos podrían reflejar la heterocigosidad en loci

próximamente ligados a ellos (Danzmann et al. 1985, Zourus y Mallet 1989), o bien la incidencia de alelos nulos (Foltz 1986) o aneuploidías (Thiriote-Qiévieux 1986, Gaffney 1990). La correlación entre la heterocigosidad en un número reducido de marcadores y la heterocigosidad individual, en cambio, es escasa (Mitton y Pierce 1980, Chakraborty 1981). En este tipo de estudios se emplean típicamente seis a doce sistemas aloenzimáticos (Koehn et al. 1988), de modo que los resultados no podrían ser explicados como un efecto de diferencias en la heterocigosidad individual. Sin embargo, es posible relacionar la heterocigosidad en una muestra al azar, de determinado tamaño, con la heterocigosidad en el conjunto de genes de la que ella proviene (Chakraborty 1987). Zourus y Foltz (1987) estiman que la relación importante a considerar, es aquella que existe entre la heterocigosidad en genes que controlan aloenzimas y aquellos que controlan los caracteres en cuestión. De este modo, la razón entre el número de loci muestreados y el conjunto del que provienen puede ser razonablemente buena (Zourus y Foltz 1987). Por otra parte, factores de estructura genética en poblaciones pequeñas, como la existencia de desequilibrios de fase gamética o consanguinidad, pueden mejorar marcadamente la correlación entre la heterocigosidad total y aquella estimada en base a un número reducido de marcadores (Palmer y Strobeck 1986).

En general se postula que una mayor heterocigosidad otorga ventajas cuando existe un componente importante de

varianza genética de dominancia en la expresión del carácter en cuestión. Ello constituye la base teórica de la heterosis (Falconer 1981). Se ha propuesto que en una población los individuos más homocigotos para marcadores aloenzimáticos serían en promedio más consanguíneos (Ledig et al. 1983). Sus menores rendimientos se explicarían, entonces por efecto de depresión por endogamia. Este modelo ha sido definido más generalmente como de "sobredominancia multiplicativa" (Smouse 1986). Alternativamente, un incremento en la media asociado a una mayor heterocigosidad se puede producir bajo condiciones de herencia aditiva completa (Chakraborty y Ryman 1983). Ello ocurre cuando los genes que contribuyen aditivamente al incremento del rasgo (p_i) se encuentran en menor frecuencia que sus alelos que no aportan (q_i), es decir cuando $p_i < q_i$. Cuando $p_i > q_i$, la media del rasgo se reduce al incrementarse la heterocigosidad, mientras que si $p_i = q_i$, ella no varía. La varianza del carácter, en cambio, se reduce al incrementarse la heterocigosidad en cualquiera de las tres situaciones (Chakraborty y Ryman 1983, Chakraborty 1987). Finalmente la superioridad de los heterocigotos puede explicarse por efecto de sobredominancia en genes que controlan los caracteres estudiados (Zourus y Mallet 1989).

Así, el mecanismo o mecanismos genético(s) que determina(n) las correlaciones entre heterocigosidad aloenzimática y caracteres cuantitativos pueden ser examinados con cierta independencia de la relación que existe entre los

genes que controlan aloenzimas y los caracteres respectivos. Es decir, puede estudiarse si las asociaciones observadas se deben a efectos de sobredominancia, depresión por consanguinidad o efectos aditivos, tanto si los genes que controlan variantes aloenzimáticas son responsables *per se* de las correlaciones o si son marcadores de condiciones genéticas particulares.

1.2.- Heterocigosidad en múltiples loci y caracteres cuantitativos en Oncorhynchus mykiss:

En trucha arcoiris (O. mykiss) se ha informado que caracteres relacionados con la adecuación y la varianza fenotípica se correlacionan con la heterocigosidad en aloenzimas. Las mediciones de la talla en truchas, hechas a distintas edades, se correlacionan marcadamente entre sí (Aulstad et al. 1972, Moller et al. 1979, Crandell y Gall 1993). Por otra parte, el tamaño individual afecta positivamente el volumen de la puesta y número de ovas de las hembras (Gall 1975), la producción de semen de los machos (Gjerde 1984) y la maduración precoz (Crandell y Gall 1993). Danzmann et al. (1985, 1986), por otra parte, han informado que la velocidad de crecimiento se correlaciona positivamente con la heterocigosidad alozímica individual en trucha arcoiris. Asociaciones similares se han detectado entre la heterocigosidad individual y la eficiencia metabólica (Danzmann et al. 1987) o la resistencia a enfermedades (Ferguson y Drahuschak 1990).

Por otra parte, en trucha arcoiris y otros salmonídeos, la frecuencia y la magnitud de las asimetrías en caracteres bilaterales se correlacionan negativamente con la heterocigosidad alozímica (Leary et al. 1983, 1984b, 1985b, Blanco et al. 1990).

En organismos normalmente simétricos bilateralmente, las diferencias entre medidas del mismo carácter a ambos lados en un individuo, cuando se distribuyen normalmente con una media igual a cero, se conocen como "asimetría fluctuante" (A.F.) (Van Valen 1962). Se presume que los caracteres bilaterales se encuentran bajo la influencia de los mismos factores genéticos y ambientales, de modo que la frecuencia y magnitud de las asimetrías reflejan el grado de estrés ambiental o genético que ha afectado al individuo en momentos cruciales del desarrollo de las respectivas estructuras (Van Valen 1962, Parsons 1992). Así, la magnitud de las asimetrías en caracteres bilaterales entregaría una medida confiable de la estabilidad de desarrollo (Clarke et al. 1992) y estaría positivamente correlacionada con la adecuación (Soulé 1982, Soulé y Cusin-Roudy 1982, Leary et al. 1984b). Las observaciones en salmonídeos serían consistentes con lo propuesto por Lerner (1954), quien postuló que durante el desarrollo los individuos más heterocigotos tendrían una mayor capacidad para compensar la variabilidad debida a causas tanto genéticas como ambientales. Así, ellos expresarían más fielmente el patrón ontogenético, lo que debería manifestarse en una

menor asimetría fluctuante.

Los mecanismos genéticos que determinan las correlaciones entre heterocigosidad aloenzimática y los caracteres señalados anteriormente, han sido pobremente explorados en trucha arcoiris. El crecimiento en longitud y peso en esta especie es afectado por una importante contribución de factores genético-aditivos (von Limbach 1970, Aulstad et al. 1972, Kinkaid et al. 1977, Rafstie 1980, Gall y Huang 1988, Jonasson 1993). Igual cosa ha sido informada para aquellos caracteres merísticos normalmente usados para estimar asimetría bilateral (Leary et al. 1985a). En cambio, la heredabilidad del número de caracteres asimétricos es extremadamente baja (Leary et al. 1985a). Por otra parte, un bajo recuento en caracteres merísticos se asociaría con un incremento en asimetrías (Leary et al. 1985b, 1985c). Esto sugiere que, no obstante la baja heredabilidad de las asimetrías, ellas podrían ser afectadas indirectamente por factores genético-aditivos.

De este modo, en el presente trabajo se postula que en trucha arcoiris, las correlaciones entre heterocigosidad aloenzimática y los caracteres cuantitativos indicados, se deben a efectos genético-aditivos de los genes que controlan las aloenzimas o de genes cuya condición genética es marcada por ellos.

1.3.- Caracterización del material biológico:

La distribución geográfica original de la trucha arcoiris se extiende a lo largo de la costa del Pacífico de Norteamérica y ríos que drenan en ella, desde Alaska (aprox. 64º Lat. N) hasta el norte de México (24º Lat. N) (MacCrimmon 1971). Desde esta zona ha sido introducida al resto del mundo (MacCrimmon 1971, Hershberger 1992). En Europa se introdujo a fines del siglo pasado a partir de un stock originario del Río McCloud, Baird, California (Hershberger 1992). En Chile fueron introducidas inicialmente desde Hamburgo, Alemania, entre 1905 y 1910, estableciéndose en distintos cuerpos de agua (Campos 1981, Méndez y Munita 1989). Con posterioridad se han introducido distintas variedades con fines comerciales, destacando las cepas Steelhead (Uribe 1988), Kamloops, Donaldson y Cofradex (Mardones y Vega 1993) algunas de las cuales han sido liberadas en distintos cuerpos de agua en forma accidental o deliberada.

Esta especie exhibe la mayor variabilidad genética dentro de los Salmonideos (Allendorf y Utter 1979). En su rango natural de distribución, se distinguen básicamente dos linajes separados por un eje aproximado a lo largo de las Cascade Mountains (Allendorf y Utter 1979), lo que explica aproximadamente un 8% de la variabilidad genética de la especie. El 92% restante se concentra dentro de las cepas. (Allendorf y Phelps 1981). Por otra parte, la variación en características productivas se asocia principalmente con

diferencias entre cepas, antes que con factores ambientales (Gall y Crandell 1992, Hershberger 1992).

Los antecedentes sobre las características genéticas de las cepas de trucha arcoiris disponibles en Chile son escasos. Veloso et al. (1990) han comparado cromosómicamente una cepa naturalizada con otra cultivada, aportando evidencias de un origen geográfico distinto para ambas. Los antecedentes morfológicos y cariológicos sugieren que los stocks asilvestrados chilenos se derivan esencialmente de las introducciones hechas desde Europa (Wetzlar 1979, Veloso et al. 1990). Por otra parte, Gavilán et al. (1991, 1993) han informado sobre variabilidad genética en poblaciones asilvestradas en lagos de la Región del Bío Bío. Díaz (1986) comparó la variabilidad en loci bioquímicos entre una cepa cultivada y otra establecida en un curso de agua de la Zona Central. Estos estudios han mostrado la existencia de variabilidad genética dentro y entre las poblaciones comparadas.

Los peces salmonídeos derivan de un ancestro tetraploide de hace unos 25 a 100 millones de años (Ohno 1969). Ellos se encuentran actualmente en proceso de diploidización, por lo que algunos loci aún están funcionalmente duplicados y no muestran evidencias de divergencia estructural o regulatoria (Bailey et al. 1970). Tal es el caso de los loci 3 y 4 de la enzima Malato dehidrogenasa (Mdh 3,4), y 3 y 4 de la Isocitrato dehidrogenasa (Idh 3,4) que presentan isoalelos para su forma más común (100), lo que hace indistinguibles

los productos de ambos loci. De este modo, el fenotipo de los homocigotos para alelos menos comunes (no 100) y el de los heterocigotos presenta un patrón de tres bandas en electroforesis en gel de almidón. La condición heterocigota puede identificarse por la intensidad relativa de las bandas (Utter et al. 1987).

1.4.- Diseño experimental:

1.4.1.- Hipótesis de trabajo:

- Las correlaciones entre la heterocigosidad en genes que controlan la expresión de aloenzimas y la tasa de crecimiento o la estabilidad de desarrollo en trucha arcoiris, se deben a efectos genéticos aditivos.

1.4.2.- Objetivo general:

- Evaluar experimentalmente la posible contribución de factores genético aditivos a las correlaciones entre heterocigosidad aloenzimática y crecimiento o estabilidad de desarrollo.

1.4.3.- Objetivos específicos:

Las cepas de trucha arcoiris disponibles en Chile son introducidas (Basulto 1969, Méndez y Munita 1989) y con una información incompleta sobre su origen. Los antecedentes bibliográficos, permiten suponer que ellas derivan de poblaciones silvestres de distinta procedencia geográfica (Mac-

Crimmon 1971, Hershberger 1992). Sin embargo, desconocemos si ellas se han originado efectivamente de los stocks ancestrales indicados en la literatura, si han sido objeto de mestizaje o si han sufrido cambios genéticos importantes desde su establecimiento. La información entregada en el punto anterior, muestra la falta de una adecuada caracterización, desde el punto de vista genético, de las cepas de trucha arcoiris disponibles en Chile.

De este modo, previo al análisis de los mecanismos que determinan las correlaciones entre heterocigosidad aloenzimática y caracteres cuantitativos, se requiere caracterizar las cepas disponibles desde el punto de vista de su variabilidad genética y verificar la ocurrencia de dichas correlaciones a nivel poblacional.

Por otra parte, el análisis de distintas cepas de truchas ha mostrado que ellas normalmente difieren en la magnitud, aunque generalmente, no en el signo de las correlaciones entre heterocigosidad aloenzimática y tasa de crecimiento (Danzmann et al 1985) o asimetría bilateral (Leary et al. 1984b). No se dispone de los antecedentes sobre este aspecto para las cepas de trucha arcoiris disponibles en el país.

Así, se han propuesto los siguientes objetivos específicos:

- 1.- Determinar la existencia de correlaciones entre heterocigosidad en aloenzimas y el crecimiento o la estabili-

dad de desarrollo, en poblaciones de distintas cepas de trucha arcoiris.

- 2.- Describir, desde un punto de vista genético-poblacional, las cepas de trucha arcoiris, estudiadas para cumplir con el objetivo 1.
- 3.- Estimar la heredabilidad de los caracteres considerados en estudio.
- 4.- Estimar la contribución de la heterocigosidad en loci estructurales que controlan la expresión de aloenzimas sobre la variabilidad de los caracteres.

MATERIALES Y METODOS

2.1.- Descripción de las cepas empleadas:

Las cepas de peces empleadas fueron seleccionadas por su disponibilidad en pisciculturas comerciales. Los reproductores empleados en este estudio fueron obtenidos de tres cepas de cultivo: Americana, Escocesa y Kamloops. La primera, es una variedad de desove de otoño, mientras que las otras dos desovan preferentemente durante el invierno. Los reproductores de las dos primeras cepas fueron proporcionados por la Piscicultura Río Blanco, Los Andes (32°54' Lat.S; 70°18' Long.W,). La cepa Kamloops, fue facilitada por la Piscicultura Macul, Santiago (33°42' Lat.S; 70°63' Long. W,).

Ovas de la cepa Escocesa, fueron introducidos en Chile en 1983 por la empresa EPERVA (Chile) desde Escocia. Una fracción de ellas fue llevada a la Piscicultura Río Blanco, de la Universidad Católica de Valparaíso, iniciando su período de desove en 1985 (Dazarola com. pers.). Los reproductores usados fueron ejemplares obtenidos de aquellas ovas y tenían, por lo tanto, 8 años de edad. Su origen se remontaría a la variedad introducida el siglo pasado en Europa (MacCrimmon 1971). Sin embargo, no se puede excluir mestizaje con otras variedades introducidas posteriormente en Escocia.

La cepa Kamloops es originaria de la cepa Gerard, una variedad silvestre del Lago Kootenay en British Columbia, la que se ha mantenido como cepa de cultivo desde 1944, con un tamaño efectivo grande (Klontz 1978). La variedad usada ha sido provista por la empresa Troutlodge (Washington, USA).

La cepa Americana, proviene del Río Sulfur Spring, en Carolina del Norte, USA, y fue introducida a la piscicultura Río Blanco en 1982, manteniéndose como cepa pura. Su origen sería el mismo de la cepa Escocesa (MacCrimmon 1971).

2.2.- Desove y fecundación:

Los reproductores empleados en la realización de los cruzamientos fueron anestesiados con Acido etil ester 3-aminobenzoico (MS-222; 50mg/L), hasta que los animales se mostraron inactivos. Cada ejemplar fue medido y pesado inmediatamente antes de ser desovado.

Los gametos se obtuvieron mediante masaje abdominal, recogiendo separadamente las ovas de cada hembra y el semen de cada macho en recipientes plásticos. La calidad del semen se verificó en base a observación microscópica, desechando aquellos machos en que la motilidad de los espermatozoides era escasa. También se eliminaron las ovas de aquellas hembras que presentaron alteraciones tales como maduración deficiente, sobremaduración, líquido celómico alterado, etc. La fecundación se realizó usando el "método seco" (Huet 1975).

Previo a la inseminación, se agregó a las ovas solución diluyente de Billard (1977), aproximadamente 10 veces el volumen del semen. Las ovas fueron mantenidas con semen por 5 minutos, lavadas con agua limpia y dejadas endurecer por al menos 15 minutos en agua limpia. Luego fueron distribuidas en las bandejas de incubación (Figura 1).

A los 10 días post fecundación, se evaluó por primera vez la supervivencia, tratando 10 ovas con una solución al 10% de ácido acético. Esto permite visualizar el embrión como una línea blanca en el polo animal de las ovas vivas. La incubación se realizó en bandejas de malla, dentro de bateas con agua corriente. A la edad de ova con ojo (aproximadamente 30 días), ellas fueron sifonadas y dejadas caer desde aproximadamente 30 cm de altura sobre un cedazo. Este tratamiento (Shocking) rompe la membrana plasmática de los huevos no fecundados y produce un drenaje masivo de iones, lo que precipita las proteínas en suspensión en el vitelo, dando a las ovas un color blanco y permitiendo su eliminación manual. Luego los huevos fueron devueltos al sistema de incubación.

Al iniciarse la eclosión las ovas fueron traspasadas a jaulas de aluminio expandido, puestas en estanques de plástico o bateas de madera con flujo continuo de agua (Figura 2) y criadas hasta los 6 meses post fecundación, alimentándolas con pellet seco.



Figura 1.- Sistema de bandejas de incubación en canoas de madera para familias en O. mykiss.

2.3.- Toma de muestras y mediciones:

En estudios sobre las correlaciones entre heterocigosidad aloenzimática y tasa de desarrollo en trucha arcoiris, ésta se ha medido normalmente como el tiempo que tardan las ovas en eclosionar (Danzmann et al. 1985, 1986). Esta forma de estimar la tasa de crecimiento requiere de gran atención y facilidades materiales y de espacio, ya que los grupos con distinta tasa de crecimiento deben ser cultivados separadamente hasta la edad en que puedan ser examinados electroforéticamente, es decir cinco a seis meses de edad (Danzmann et al. 1985, 1986). Alternativamente, dichas correlaciones se han estudiado usando la longitud estándar del pez previo al inicio de la madurez sexual (Allendorf et al. 1983, Liskauskas y Ferguson 1991). Ello permite mantener un solo grupo poblacional por cepa examinada, facilitando el trabajo de cultivo.

Los estudios de asociaciones entre asimetrías bilaterales y heterocigosidad individual en salmonideos se han realizado preferentemente usando caracteres merísticos (Leary et al. 1983, 1984b, 1985a,b,c, 1987, Blanco et al. 1990). Los rasgos más comúnmente utilizados son el número de branquispinas en el primer arco branquial, y número de rayos en aletas pectorales y pélvicas (Leary et al. 1983, 1984b, 1985a,b,c, 1987, Blanco et al. 1990). Estos caracteres se fijan tempranamente en el desarrollo embrionario (Leary et al. 1984a) y son fáciles de medir en forma precisa (Blanco et al. 1990).

En base a lo anterior, a los seis meses post fecundación se extrajeron muestras al azar de cada población o familia de hermanos completos. Los animales fueron sacrificados, dispuestos individualmente en bolsas plásticas e inmediatamente congelados a -20°C . Se los mantuvo en esta condición hasta su análisis.

Las mediciones se hicieron descongelando brevemente el material. A cada ejemplar se le tomaron las siguientes medidas morfológicas:

a) Únicas:

Longitud estándar (L): de la punta del hocico a la horquilla de la aleta caudal.

Peso total (W), sin eviscerar

b) Bilaterales:

Número de rayos aletas pectorales (A.Pec.)

Número de rayos aletas pélvicas (A.Pél.)

Número de branquispinas del primer arco branquial (NB)

Longitud del Ojo (LO) (longitud antero-posterior de la fosa orbital).

Las medidas de longitudes se hicieron con un vernier (0,01 mm precisión). El recuento de caracteres merísticos se realizó bajo lupa. Las medidas para los caracteres bilaterales se iniciaron indistintamente desde el lado derecho e izquierdo, a fin de aleatorizar posibles sesgos derivados de la rutina de medición.

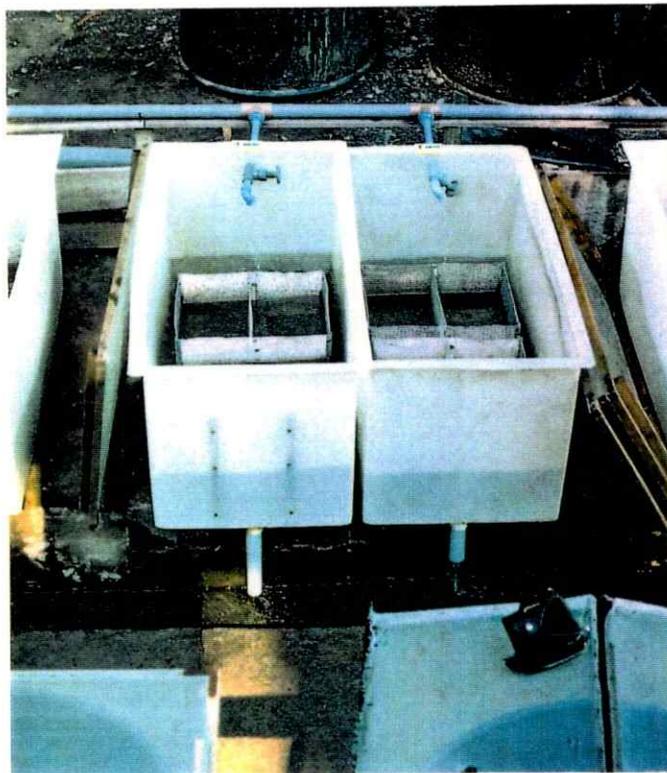


Figura 2.- Sistema de mantención de poblaciones experimentales de trucha en jaulas de aluminio expandido, dentro de bateas de plástico.

Simultáneamente, a cada ejemplar se le extrajeron las vísceras y se le tomaron muestras de tejido muscular y hepático. Estas se almacenaron individualmente en tubos Eppendorf. Los animales medidos y las muestras de tejido fueron etiquetados con su información respectiva y se guardaron congelados a -20°C .

2.4.- Diseño de cruzamientos:

En el presente trabajo, se realizaron dos tipos de estudios: el primero, destinado a determinar la ocurrencia de correlaciones entre heterocigosidad aloenzimática y caracteres morfológicos en poblaciones, y el segundo, tendiente a lograr la descomposición de la varianza fenotípica, según un diseño de análisis de varianza jerárquico (Falconer 1981, Becker 1984). En el primer caso se emplearon las tres cepas descritas, mientras que el experimento para descomponer la varianza fenotípica se realizó con la cepa Americana.

2.4.1.- Análisis de poblaciones:

Para las cepas Escocesa y Kamloops, las ovas de cada hembra se recogieron y fecundaron separadamente con una mezcla en partes iguales del semen de dos machos, siguiendo el esquema descrito en la Figura 3. Por otra parte, el semen de cada macho se dividió en dos, contribuyendo a fecundar las ovas de dos hembras. En la cepa Kamloops dos machos se usaron por única vez. Este protocolo buscó reducir los sesgos en las

frecuencias alélicas que se producen cuando se realiza la fecundación usando pool de gametos (Withler 1988; Gile y Ferguson 1990). Se emplearon los gametos de 22 hembras y 22 machos de la cepa Escocesa ($N_e = 44$), y 21 hembras 23 machos de la cepa Kamloops ($N_e = 43,9$). Luego de fecundados, los huevos fueron hidratados, lavados y pesados, extrayéndose 20 g de ovas de cada hembra, con lo que se formó un pool de ovas que dió origen a las poblaciones experimentales. Para este análisis, en la cepa Americana se extrajeron 3 ejemplares de cada familia de hermanos completos del experimento descrito en el punto 2.4.2 ($N_e = 48$).

Los huevos de la cepa Escocesa fueron trasladados de la Piscicultura Río Blanco a la Piscicultura Macul. Las ovas se transportaron entre dos esponjas húmedas, sobre una bandeja con hielo y dentro de una caja de poliestireno dilatado (Plumavit). La cepa Kamloops fue desovada en la Piscicultura Macul y por lo tanto no requirió de traslado. Estas dos cepas fueron cultivadas simultáneamente, en condiciones similares, por lo que las diferencias en crecimiento y morfología serían atribuibles a factores hereditarios antes que ambientales.

De la cepa Escocesa se examinaron 56 ejemplares y 89 de la cepa Kamloops. De la cepa Americana se examinaron 103 peces. A cada animal se le registró las medidas indicadas en el punto 2.3.

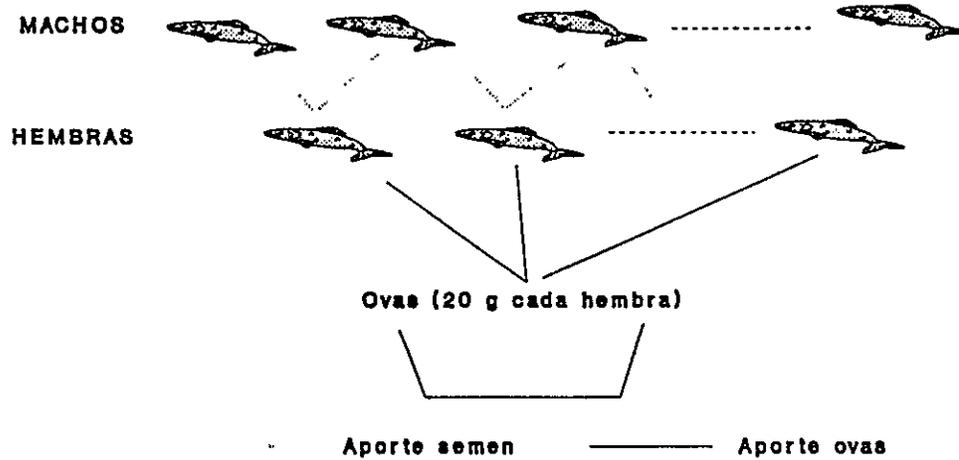


Figura 3.- Esquema del sistema de cruzamiento empleado para formar las poblaciones experimentales de O. mykiss.

2.4.2.- Análisis de la varianza fenotípica en familias:

Las ovas de dos hembras tomadas al azar desde la población fueron fecundadas separadamente con el semen de un macho, siguiendo el esquema descrito en la Figura 4. Se emplearon 18 machos cruzados con 36 hembras, para dar origen a 36 familias de hermanos completos. Dos familias de hermanos completos, de dos padres distintos, se eliminaron luego del ensayo con ácido acético por mostrar grandes mortalidades ($\geq 70\%$), a fin de evitar infecciones en el resto de los cruces. Este experimento se condujo en la Piscicultura Río Blanco.

La progenie de cada hembra (familia) fue incubada y cultivada separadamente. Al momento de iniciarse la eclosión, las ovas fueron trasladadas a canastillos de aluminio expandido, manteniendo la disposición espacial previa del sistema de incubación. Quincenalmente se registró la mortalidad y se eliminaron los peces muertos. Hasta los dos meses post eclosión, edad de la primera alimentación de los alevines, el número de peces por jaula se igualó cualitativamente extrayendo al azar individuos en aquellas familias aparentemente más numerosas. A esta edad las familias se redistribuyeron en las bateas y se igualó el número de peces entre ellas. La posición de cada una se estableció usando una tabla de números al azar, a objeto de aleatorizar efectos ambientales derivados de la ubicación. Se presume que diferencias pequeñas en la densidad de los peces entre canastillos, previo al inicio de la alimentación, no afectan en forma

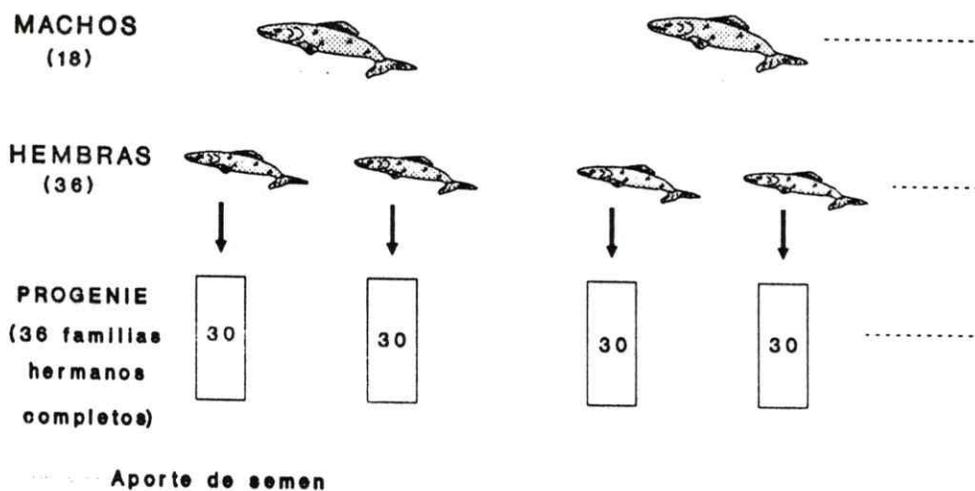


Figura 4.- Esquema del sistema de cruzamientos empleado para formar las familias de hermanos completos de *O. mykiss* para el análisis de la varianza fenotípica.

importante el crecimiento.

A los seis meses de edad se extrajo una muestra al azar de 30 individuos de cada familia. A cada uno de ellos se les registró las medidas morfológicas indicadas en el punto 2.3.

2.5.- Electroforesis:

Muestras de tejido hepático y muscular fueron analizadas por electroforesis horizontal en gel de almidón, siguiendo la metodología descrita por Utter et al. (1974) y Allendorf et al. (1977). La visualización de la actividad enzimática se realizó usando las técnicas histoquímicas descritas por Shaw y Prasad (1970) y Siciliano y Shaw (1976). La nomenclatura alélica y de loci sigue lo propuesto por Shaklee et al. (1990). Los sistemas enzimáticos, loci examinados y soluciones tampones de corrida utilizados se muestran en el Tabla 4.

Los loci duplicados que presentan isoalelos (Mdh 3,4 e Idh 3,4) fueron tratados como un solo locus funcional y sus genotipos fueron clasificados considerando a uno de los loci como variable y el otro como habiendo alcanzado fijación.

La heterocigosidad media esperada en las familias de hermanos completos se determinó a partir del genotipo de los padres.

2.6.- Análisis de datos:

2.6.1.- Caracterización de las cepas:

Las cepas fueron caracterizadas en base a su desarrollo y a los rasgos considerados en el estudio e información electroforética.

Los promedios para caracteres morfológicos fueron comparados estadísticamente entre las cepas Escocesa y Kamloops, usando una prueba de t de Student. La cepa Americana no se incluyó en este análisis, ya que fue cultivada en condiciones ambientales muy diferentes.

La homogeneidad de frecuencias alélicas entre cepas, para cada locus, se verificó usando una prueba de independencia de chi cuadrado (X^2) (Sokal y Rohlf 1969). Las desviaciones de las proporciones genotípicas dentro de las cepas se verificaron usando una prueba de X^2 para bondad de ajuste, sin correcciones (Sokal y Rohlf 1969). Esta prueba ha mostrado ser la mejor y más simple aproximación a las pruebas de probabilidad exacta para loci con 3 alelos en un amplio rango de condiciones (Hernández y Weir 1989). Esto es válido para loci con dos alelos cuando en la población no existen desviaciones importantes respecto de las proporciones esperadas por Hardy-Weinberg (Rolán 1993).

Las desviaciones de las proporciones genotípicas respecto de las proporciones de Hardy-Weinberg en cada cepa para cada alelo fueron cuantificadas usando los estadísticos F o índices de fijación propuestos por Wright (1969):

$$F_{ISki} = \frac{X_{kii} - x_{ki}^2}{x_{ki} (1 - x_{ki})}$$

en que X_{kii} es la frecuencia de individuos homocigotos, p_i es el i -ésimo alelo en la subpoblación k y x_{ki} la frecuencia del alelo respectivo. Las desviaciones de f respecto de cero (0) fueron verificadas mediante la prueba de chi cuadrado

$$\chi^2 = N(F_{ISki}^2)$$

(Nei 1987).

La estructura genética poblacional se describe usando los índices de fijación (F) de Wright (1969). Este estadístico presenta ventajas ya que describe la población en términos de heterocigosidad (Nei 1977, Wright 1978) y sólo requiere suponer que la obtención de la muestra se hizo al azar con reemplazo. Dado que existen diferencias significativas en las frecuencias alélicas entre las cepas de trucha estudiadas, resulta inadecuado el uso de los estadísticos F desarrollados por Cockerham (1969, 1973). Este supone que cada subpoblación es una muestra al azar de la misma población, lo que no se cumple en el presente caso.

Los componentes estimados h_0 , h_S y h_T respectivamente, fueron obtenidos a través de las estimaciones insesgadas:

$$h_0 = 1 - \sum_{k=1}^s \sum_{i=1}^m X_{kii} / s$$

$$h_s = \frac{\bar{n}}{\bar{n} - 1} \left[1 - \overline{\sum_i p_i^2} - \frac{h_0}{2\bar{n}} \right]$$

$$h_T = 1 - \sum_{i=1}^m \bar{p}_i^2 + \frac{h_s}{\bar{n}s} - \frac{h_0}{2\bar{n}s}$$

en que, para un locus, X_{kii} es la frecuencia de homocigotos para el i -ésimo alelo en la k -ésima subpoblación, \bar{n} es la media armónica del número de individuos por subpoblación (cepa), s es el número de subpoblaciones, $\overline{\sum_i p_i^2}$ es la frecuencia promedio esperada de homocigotos para el i -ésimo alelo en s subpoblaciones y h_0 es la estimación insesgada de H_0 y \bar{p}_i la frecuencia promedio del i -ésimo alelo para las s subpoblaciones (Nei 1987).

En base a estos estimados se calcularon los índices F_{IS} , F_{ST} , F_{IT} , en que:

$$F_{IS} = (h_s - h_0) / h_s$$

$$F_{ST} = (h_T - h_s) / h_T$$

$$F_{IT} = (h_T - h_0) / h_T$$

La variabilidad genética dentro y entre cepas se descompuso usando el procedimiento descrito por Nei (1973). Los descriptores usados son la frecuencia de heterocigotos observados (H_0), las heterocigosidades esperadas de las cepas

(H_i), entre cepas (H_s) y total (H_t) (Chakraborty y Leimar 1987). La proporción de variabilidad genética debida a variación entre cepas se estimó a través del coeficiente de diferenciación genética:

$$G_{st} = 1 - (H_s / H_t).$$

G_{st} es igual al promedio ponderado de F_{st} sobre la población total para loci multialélicos (Wright 1978, Chakraborty y Leimar 1987).

El grado de diferenciación genética entre las cepas se estimó usando los parámetros de identidad genética (I) y distancia genética estándar (D) (Nei 1972). Los cálculos se realizaron usando las estimaciones insesgadas para muestras pequeñas descritas por Nei (1978).

2.6.2.- Estimación de las asimetrías:

Para cada ejemplar se registró el número y la magnitud real (valor izquierdo - derecho) y absoluta ($|I-D|$) de las asimetrías para cada rasgo bilateral. El valor promedio de $|I-D|$ corresponde al índice 1 descrito por Palmer y Strobeck (1986), y no corrige para diferencias en el tamaño del carácter. Este índice sería menos sensible para detectar diferencias en asimetría fluctuante que otros que utilizan las diferencias reales. Palmer y Strobeck (1986) indican que el promedio de los cuadrados de las diferencias entre lados sería más sensible bajo una amplia variedad de condiciones. Sin embargo, en el presente análisis dicho procedimiento

mostró varianzas mayores que el uso de las diferencias absolutas entre lados. Por esto y considerando que en estudios previos de correlaciones entre asimetría bilateral y heterocigosidad se han usado los valores absolutos de las diferencias, se eligió este índice.

Con los datos anteriores se calculó el número promedio de caracteres asimétricos por individuo, los promedios para las diferencias reales (X_{I-D}) y absolutas ($X_{|I-D|}$) entre lados y las respectivas desviaciones estándar (S_{I-D} y S) por nivel de heterocigosidad y total. La magnitud total de las asimetrías bilaterales se calculó como la suma de las diferencias estandarizadas entre lados (Sokal y Rohlf 1969) sobre los cuatro caracteres medidos (Blanco et al. 1990). De este modo se corrige el efecto debido a diferencias de escala entre rasgos (Soulé 1982).

La ausencia de diferencias significativas entre lados ($\mu_{I-D} = 0$) para cada carácter bilateral se verificó usando una prueba de t pareada (Zar 1974).

2.6.3.- Estimación de las relaciones entre heterocigosidad y caracteres morfológicos:

La asociación entre el número de caracteres asimétricos y heterocigosidad se verificó mediante una prueba de independencia de X^2 y análisis de correlación entre dichas variables. El efecto de la heterocigosidad sobre el peso, la longitud, los caracteres bilaterales y la magnitud de las

asimetrías bilaterales se verificó usando un análisis de varianza de una vía no balanceado (Sokal y Rohlf 1969).

La existencia de tendencias comunes de los promedios entre rasgos, sus desviaciones estándar y coeficientes de variación en función del nivel de heterocigosidad individual, se verificó mediante la prueba no paramétrica de Friedman para bloques al azar (Sokal y Rohlf 1969). Cada carácter se trató como un bloque y los niveles de heterocigosidad como tratamientos.

La asociación del peso, longitud, magnitud de los caracteres bilaterales y las asimetrías por rasgo y total con la heterocigosidad individual, se estudió mediante análisis de correlación. La significación estadística de los valores del coeficiente de correlación de Pearson (r) se verificó usando una prueba de t de Student (Sokal y Rohlf 1969).

2.6.4.- Estimación de la repetibilidad (R) de las mediciones bilaterales:

En genética cuantitativa se define la repetibilidad como la proporción de la varianza fenotípica debida a factores genéticos y de ambiente permanente (Falconer 1981). Ella representa el valor máximo que pueden alcanzar el coeficiente de determinación genético (H) y la heredabilidad (h^2). Por su parte, $1-R$ representa la proporción de variabilidad fenotípica debida a factores de ambiente especial, como son los accidentes de desarrollo (Falconer 1981).

La varianza fenotípica para caracteres bilaterales se descompuso mediante Análisis de la Varianza (ANDEVA) anidado (Kempthorne 1969) usando un diseño balanceado (Becker 1984). Para ello se excluyeron aquellos individuos que fueron medidos en sólo uno de sus lados. El modelo estadístico empleado fue:

$$Y_{km} = \mu + \alpha_k + e_{km}$$

donde Y_{km} es la m-ésima observación en k-ésimo individuo; μ es el promedio común; α_k es el efecto del k-ésimo individuo y e_{km} es la desviación ambiental de la m-ésima medición en el k-ésimo individuo.

La correlación entre la repetibilidad de cada rasgo con otros estimadores de la variabilidad inter e intraindividual (magnitud media de la asimetría, proporción de individuos asimétricos y coeficiente de variación del rasgo) se analizó mediante la prueba no paramétrica de Spearman (Zar 1974), usando el conjunto de los datos de las tres cepas. De igual forma, se analizó la relación entre el promedio poblacional de las asimetrías y la proporción de individuos asimétricos.

2.6.5.- Relaciones entre heterocigosidad y caracteres morfológicos en familias.

Los cálculos de los componentes de la varianza fenotípica y heredabilidad se realizaron en base a la covarianza entre medios hermanos y entre hermanos completos (Falconer, 1981) siguiendo los procedimientos descritos por Becker (1984). Para la estimación de los parámetros genéticos, la varianza fenotípica normalmente se descompone ignorando el efecto de la contribución de loci específicos. Al disponerse de información sobre el genotipo de los padres en loci particulares, es posible desagregar la contribución de la condición genética de ellos sobre la variabilidad fenotípica. Para ello, en el presente análisis, el número de loci heterocigotos se ha incorporado como un efecto fijo en el análisis.

Las estimaciones de los componentes de la varianza fenotípica se hicieron en base a un diseño no balanceado, con distinto número de machos por nivel de heterocigosidad, pero igual número de hembras por macho e hijos por madre. Para caracteres únicos (Peso, longitud, asimetría de cada carácter, número de asimetrías y magnitud total de asimetrías) se utilizó el modelo estadístico:

$$Y_{ijkl} = \mu + H_i + \alpha_{ij} + \beta_{ijk} + e_{ijkl} \quad (1)$$

donde Y_{ijkl} es el registro en la l -ésima progenie de

la k -ésima hembra cruzada con el j -ésimo macho del i -ésimo nivel de heterocigosidad; μ es el promedio común; H_i el efecto del i -ésimo nivel de heterocigosidad, α_{ij} el efecto del j -ésimo macho del i -ésimo nivel de heterocigosidad; β_{ijk} el efecto de la k -ésima hembra cruzada con el j -ésimo macho del i -ésimo nivel de heterocigosidad; e_{ijkl} son las desviaciones ambientales y genéticas no controladas, atribuibles a diferencias entre los individuos.

Para caracteres bilaterales (longitud del ojo, número de branquispinas en el primer arco branquial, número de radios en aletas pectorales y número de radios en aletas pélvicas) se usó un diseño no balanceado, con distinto número de machos por nivel de heterocigosidad, pero iguales números de hembras por macho, progenie por hembra y mediciones por individuo. El modelo estadístico usado fue:

$$Y_{ijklm} = \mu + H_i + \alpha_{ij} + \beta_{ijk} + \delta_{ijkl} + e_{ijklm} \quad (2)$$

donde Y_{ijklm} es el m -ésimo registro en la l -ésima progenie de la k -ésima hembra cruzada con el j -ésimo macho del i -ésimo nivel de heterocigosidad; μ es el promedio común; H_i es el efecto del i -ésimo nivel de heterocigosidad, α_{ij} el efecto del j -ésimo macho del i -ésimo nivel de heterocigosidad; β_{ijk} el efecto de la k -ésima hembra cruzada con el j -ésimo macho del i -ésimo nivel de heterocigosidad; δ_{ijkl} el efecto de la p -ésima progenie de la k -ésima hembra cruzada

con el j-ésimo macho del i-ésimo nivel de heterocigosidad y e_{jklm} son las desviaciones ambientales y genéticas no controladas, atribuibles a diferencias entre lados del animal.

Las estimaciones de la varianza genética, sin discriminar los machos por su genotipo, se hicieron en base a un diseño balanceado con igual número de hembras por macho, e hijos por madre. Para caracteres únicos se utilizó el modelo estadístico:

$$Y_{jkl} = \mu + \alpha_j + \beta_{jk} + e_{jkl} \quad (3)$$

donde Y_{jkl} es el registro en la l-ésima progenie de la k-ésima hembra cruzada con el j-ésimo macho; μ es el promedio común; α_{ij} el efecto del j-ésimo macho; β_{jk} el efecto de la k-ésima hembra cruzada con el j-ésimo macho, y e_{jkl} son las desviaciones ambientales y genéticas no controladas, atribuibles a diferencias entre los individuos.

Para caracteres morfológicos bilaterales se usó un diseño balanceado con igual número de hembras por macho, progenie por hembra y mediciones por individuo. El modelo estadístico usado fue:

$$Y_{jklm} = \mu + \alpha_j + \beta_{jk} + \delta_{jkl} + e_{jklm} \quad (4)$$

donde Y_{jklm} es el m-ésimo registro en la l-ésima progenie de la k-ésima hembra cruzada con el j-ésimo macho;

μ es el promedio común; α_j el efecto del j-ésimo macho ; β_{jk} el efecto de la k-ésima hembra cruzada con el j-ésimo macho; δ_{jkl} el efecto de la p-ésima progenie de la k-ésima hembra cruzada con el j-ésimo macho y e_{jklm} son las desviaciones ambientales y genéticas no controladas, atribuibles a diferencias entre lados del animal.

La significación estadística del efecto de cada fuente de variación, se verificó mediante prueba de F usando los cuadrados medios de los análisis de varianza (Kemthorne 1969). Los componentes de la varianza fenotípica se calcularon siguiendo los procedimientos descritos por Becker (1984), para cada rasgo y para las asimetrías. La varianza fenotípica se estimó como :

$$\sigma_P^2 = \sigma_M^2 + \sigma_H^2 + \sigma_P^2 + \sigma_e^2 \quad \text{para caracteres bilaterales y}$$

$$\sigma_P^2 = \sigma_M^2 + \sigma_H^2 + \sigma_e^2 \quad \text{para caracteres únicos}$$

en que σ_P^2 es la varianza fenotípica estimada, σ_M^2 , σ_H^2 , σ_P^2 e σ_e^2 son los componentes de la varianza debidas a efectos de machos, hembras, progenes y error, respectivamente.

La heredabilidad (h^2) de cada carácter morfológico y de las asimetrías se estimó a través de los componentes de machos (h^2_S) y hembras (h^2_D) de la varianza fenotípica. Ambas estimaciones se hicieron discriminando los machos por su nivel de heterocigosidad (modelos 1 y 2 de ANDEVA descritos previamente) y sin discriminarlos (modelos 3 y 4 de ANDEVA).

Las heredabilidades estimadas en el segundo caso se indican usando un apóstrofe ($h^2_{s'}$ y $h^2_{d'}$ respectivamente). Los errores estándar se estimaron de acuerdo a Becker (1984).

La contribución relativa sobre la variabilidad fenotípica del efecto fijo debido al nivel de heterocigosidad de los machos se estimó tratándolo operacionalmente la heterocigosidad como un efecto aleatorio.

La existencia de correlaciones entre la heterocigosidad de los padres y madres, detectada mediante electroforesis, y el coeficiente de variación de los caracteres en sus respectivas descendencias, se verificó mediante la prueba de rangos de Spearman (Zar 1974) y análisis de correlación paramétrico (Sokal y Rohlf 1969), respectivamente. Del mismo modo, se calculó el coeficiente de correlación entre la heterocigosidad media esperada en cada familia y las respectivas medias y coeficientes de variación para cada uno de los rasgos.

Los análisis estadísticos se realizaron en una planilla electrónica LOTUS 1-2-3, versión 2.01 (1986).

RESULTADOS

3.1.- Caracterización de las cepas:

3.1.1.- Morfológica:

En la Tabla 1 se presentan los descriptores de las características morfológicas y fecundidad de los parentales de las tres cepas de truchas empleadas, y la supervivencia de las ovas hasta el estado de ovas con ojo. El tamaño promedio (peso y longitud) de los reproductores usados fue similar entre cepas. Las hembras de la cepa Kamloops presentaron un peso promedio mayor que los machos debido a su mayor edad. La fecundidad relativa (Número de ovas/Peso hembra) fue marcadamente mayor en la cepa Escocesa, pero similar entre las otras dos. La supervivencia relativa varió entre un 93,6%, en la cepa Escocesa y 86,9% en la cepa Kamloops.

Los valores medios de la progenie de las tres cepas, para 6 características morfológicas, se muestran en la Tabla 2. Las cepas Escocesa y Kamloops presentaron diferencias significativas para todos los rasgos ($p < 0,05$), excepto la longitud del ojo ($p > 0,05$). La cepa Escocesa mostró menor longitud a la horquilla al cabo de seis meses, pero mejor peso que la Kamloops. La cepa Americana no fue incorporada en este análisis por haber sido cultivada en un año diferente y en distintas condiciones ambientales. En las tres cepas se

observa un número variable de caracteres bilaterales asimétricos por individuo, siendo dos (2) la moda en las cepas Kamloops y Americana y uno (1) en la cepa Escocesa (Tabla 3). Una prueba de contingencia de χ^2 no evidenció diferencias significativas entre cepas en la distribución de frecuencias del número de asimetrías por individuo ($p > 0,05$).

Tabla 1.- Estadísticos para varias características de los reproductores de tres cepas de trucha arcoiris (Oncorhynchus mykiss) usados para constituir las poblaciones experimentales.

Carácter	Escocesa		Kamloops		Americana	
Machos (N)	22		23		18	
Hembras (N)	22		21		36	
Supervivencia (%) (1)	93,6		86,9		88,0	
	Media	DS	Media	DS	Media	DS
Fec. total (2)	4356		3603		2556	
Fec. relativa (3)	2933		1830		1998	
Nº ovas con ojo	4078		2943		2263	
Peso machos (Kg)	1,28	0,17	1,08	0,50	1,18	0,18
Peso hembras (Kg)	1,49	0,25	2,07	0,68	1,28	0,26
Long. Machos (cm)	46,70	2,40	42,20	5,90	45,20	2,14
Long. Hembras (cm)	48,40	4,10	50,30	5,80	44,70	3,20
Peso ovas (Kg)	0,22	0,05	0,32	0,13	0,20	0,05

- (1) Número de ovas con ojo / Número total de ovas desovadas
 (2) Número total de ovas desovadas por hembra.
 (3) Número total de ovas desovadas/ Peso (Kg) hembra.

Tabla 2.- Valores promedio (\bar{X}) y desviación estándar (DS) de caracteres morfológicos en ejemplares de tres cepas de trucha arcoiris (Oncorhynchus mykiss), a los seis meses de edad.

Carácter	Escocesa			Kamloops			Americana		
	N	\bar{X}	DS	N	\bar{X}	DS	N	\bar{X}	DS
Longitud(cm)	56	8,1	1,1	89	8,6	1,2	103	5,2	0,4
Peso (g)	56	13,0	3,9	89	8,5	3,6	103	1,7	0,4
L.O.I.(mm)	56	7,8	0,6	89	7,1	0,7	103	4,2	0,4
L.O.D.(mm)	56	6,9	0,6	89	7,0	0,7	103	4,2	0,3
N.B.I.	54	14,4	1,2	89	15,4	1,7	103	15,7	1,4
N.B.D.	54	14,2	1,4	89	15,3	1,6	103	15,7	1,3
A.Pec.I.	49	12,9	1,0	80	13,7	0,9	103	14,0	1,0
A.Pec.D.	32	12,7	0,9	77	13,6	1,2	103	14,0	1,0
A.Pél.I.	56	9,8	0,5	83	10,0	0,5	102	9,8	0,5
A.Pél.D.	56	9,7	0,5	82	10,1	0,4	102	9,8	0,5

N = número de animales examinados.

L.O. = Longitud del ojo izquierdo (I) y derecho (D).

N.B. = Número branquiaspinas del primer arco branquial izquierdo (I) y derecho (D).

A.Pec. = Número rayos aleta pectoral izquierdo (I) y derecho (D).

A.Pél. = Número rayos aleta pélvica izquierdo (I) y derecho (D).

Tabla 3.- Distribución de frecuencias del número de asimetrías por individuo en cuatro caracteres bilaterales, en tres cepas de trucha arcoiris (Oncorhynchus mykiss).

Número de asimetrías	C E P A			Total
	Escocesa	Kamloops	Americana	
0	3	7	6	16
1	14	21	34	69
2	13	42	57	112
3	5	9	28	42
4	0	2	2	4
Total	35	81	127	243

$$\chi^2 = 9,13; \text{ gl} = 8; p > 0,1$$

3.1.2.- Aloenzimática:

Se examinó un total de 21 sistemas enzimáticos, que representan un total de 38 loci (Tabla 4). De ellos 7 resultaron polimórficos en al menos una de las cepas: Aconitato hidratasa (Acon); Glicerato dehidrogenasa 2 (Glydh 2); Isocitrato dehidrogenasa 3,4 (Idh 3,4); Malato dehidrogenasa 3,4 (Mdh 3,4); Fosfoglucomutasa 2 (Pgm 2) y Superóxido dismutasa (Sod). El locus 2 de la 6-fosfogluconato dehidrogenasa no pudo ser resuelto consistentemente entre cepas, por lo que se excluyó del análisis.

Aconitato hidratasa presentó tres electromorfos diferentes (Figura 5), con un patrón de bandas de acuerdo al esperado para una enzima monomérica. Fosfoglucomutasa (Figura 6), también monomérica, mostró dos electromorfos de desplazamiento catódico, uno lento (100) y otro rápido (200). El patrón de bandas de la enzima Glicerato dehidrogenasa fue consistente con la existencia de dos loci y una estructura cuaternaria dimérica (Figura 7). El producto génico de un locus mostró desplazamiento catódico (Glydh 1), sin variabilidad. En el otro locus (Glydh 2) se presentaron dos alelos, uno rápido (100) y otro lento (78). Superóxido dismutasa presentó un patrón de tres bandas para los heterocigotos, acorde con la estructura dimérica descrita para ella (Figura 8). Malato dehidrogenasa 3,4 e Isocitrato dehidrogenasa 3,4 mostraron patrones complejos de bandas, derivado de la existencia de loci duplicados con isoalelos

Tabla 4.- Sistemas enzimáticos y loci analizados, número del Enzyme Commission Nomenclature (1973) (EC), sistema de soluciones tampones y tejidos empleados.

Sistema Enzimático	E.C.	Locus	Tejido	Sistema Buffers*	Polimorfismo**
1 Aconitato hidratasa	4.2.1.3	Acon	H	CyT	+
2 Adenilato kinasa	2.7.4.3	Ak	M	Rw	-
3 Alcohol deshidrogenasa	1.1.1.1	Adh-1	H	Rw	-
4 Creatina kinasa		Ck-1	M	Rw	-
5		Ck-2	M	Rw	-
6 Diaforasa		Dia	H	Rw	-
7 Enzima málica	1.1.1.40	Em-1	M	CyT	-
8		Em-2	M	CyT	-
9		Em-3	H	CyT	+
10 Esterasa	3.1.1.1	Es-1	H	Rw	-
11		Es-2	H,M	Rw	-
12		Es-3	H,M	Rw	-
13 Fosfoglucomutasa	2.7.5.1	Pgm-1	H,M	CyT	-
14		Pgm-2	H,M	GyT	+
15		Pgm-1t	H	GyT	+
16 6-Fosfogluconato deshidrogenasa	4.2.1.1	6Pgd-2	H	CyT	+
17 Glicerato deshidrogenasa	1.1.1.29	Glydh-1	H	Rw	-
18		Glydh-2	H	Rw	+
19 a Glicerol-3-fosfato deshidrogenasa	1.1.1.8	G3pd-1	M	CyT	-
20		G3pd-2	M	CyT	-
21		G3pd-3	M	Rw	-
22 Glucosa fosfato isomerasa	5.3.1.9	Gpi-1	M	Rw	-
23		Gpi-2	M	Rw	-
24		Gpi-3	H	Rw	-
25 Isocitrato deshidrogenasa	1.1.1.42	Idh-3,4	H	CyT	+
26 Lactato deshidrogenasa	1.1.1.27	Ldh-1	H	Rw	-
27		Ldh-3	M	Rw	-
28		Ldh-4	H,M	Rw	-
29 Malato deshidrogenasa	1.1.1.37	Mdh-1	H	CyT	-
30		Mdh-2	H	CyT	-
31		Mdh-3,4	M	Rw	+
32 Peptidasa Gly-Leu	3.4.13.11	Pep A	M	Rw	-
33 Peptidasa Leu-Gly-Gly	3.4.13.11	Pep B	M	Rw	-
34 Peptidasa Phe-Pro	3.4.13.9	Pep D	H	Rw	-
35 Peptidasa Leu-Leu-Leu	3.4.13.11	Pep F-1	M	Rw	-
36		Pep F-2	M	Rw	-
37 Sorbitol deshidrogenasa	1.1.1.14	Sdh-1	H	Rw	-
38 Superóxido dismutasa	1.15.1.1	Sod-1	H	Rw y CyT	+

* Rw = Buffer Ridgway et al, 1970; CyT = Buffer Clayton & Tretiak, 1972

** + = Locus polimórfico; - = Locus monomórfico

Tejidos: M = Músculo; H = Hígado

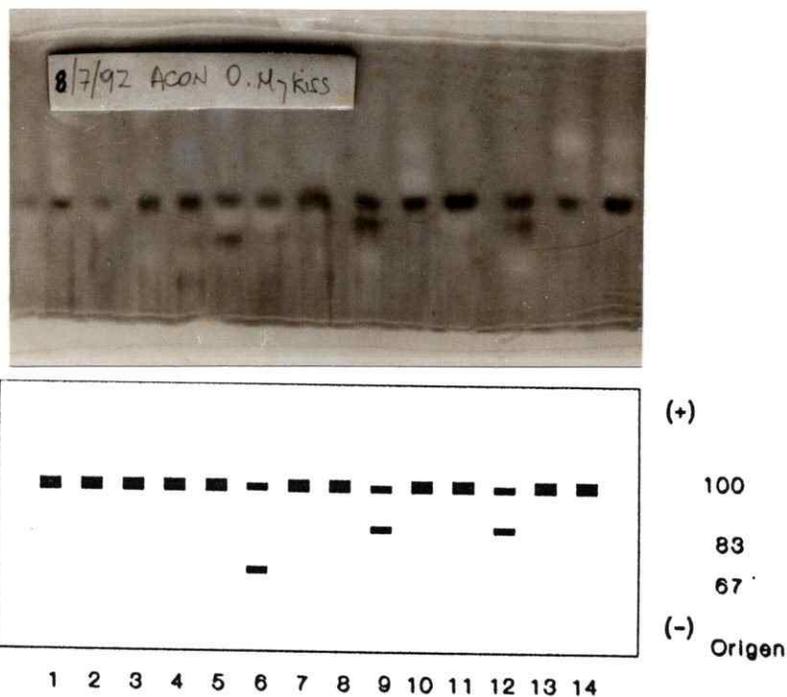


Figura 5.- Fenotipo de la enzima Aconitato hidratasa (ACON) en tejido hepático de *O. mykiss* (A), e interpretación del patrón de bandas (B).

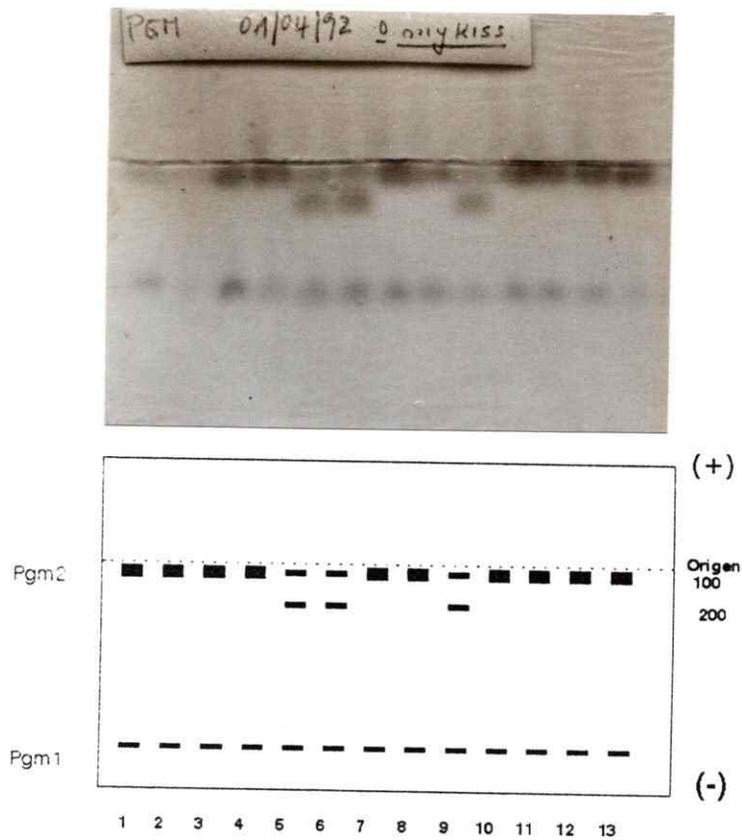


Figura 6.- Fenotipo de la enzima Fosfoglucomutasa (PGM 1; PGM 2) en tejido hepático de O. mykiss (A), e interpretación del patrón de bandas (B).

para la forma común (100). En la Figura 9 se muestra el patrón de bandas para MDH 3,4. Los individuos 6; 7; 17 y 19 son heterocigotos 69/100, mientras que los carriles 12 y 14 corresponden a homocigotos para los alelos 125 y 69 respectivamente. Ambas situaciones se distinguen por la intensidad de las bandas. En un individuo heterocigoto la relación de intensidad de las bandas es 9:6:1, mientras que para el homocigoto es 1:2:1. Las muestras 1 y 4 son heterocigotos 69/125, en los que no se distingue uno de los electromorfos esperable en esta condición, el heterodímero 69/125, debido a que tiene igual movilidad que el homodímero 100/100. Los ejemplares 2, 3, 8, 10 y 16 son homocigotos para el alelo más común (100/100). Los individuos 5, 9, 11 y 15 no manifestaron actividad para MDH 3,4.

La enzima IDH 3,4 mostró dos alelos más lentos que la forma más frecuente (Figura 10). En los carriles 1; 3; 6; 10; 11 y 16 se ejemplifica la condición heterocigota 44/100, mientras que en la posición 2 se presenta un heterocigoto 62/100. Los especímenes 5 y 17 son homocigotos 62/62, mientras que 14 y 15 son heterocigotos 44/62. Al igual que para MDH 3,4, no se observa una de las bandas esperadas porque los heterodímeros 44/100 presentan una movilidad similar a los homodímeros 62/62. Esta condición se deduce de la intensidad relativa de la banda central (tercera de arriba hacia abajo) en los carriles 14 y 15. Ella es casi tan intensa como la del homodímero 100/100, que representa 1/4

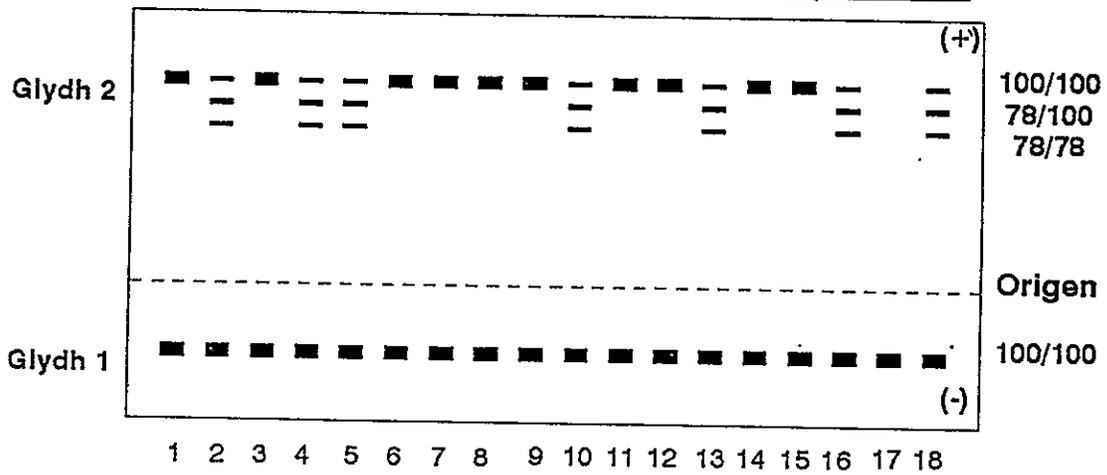
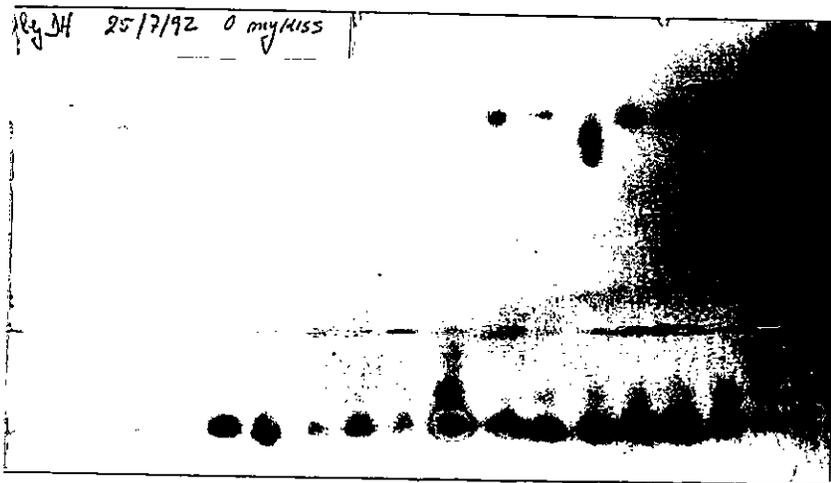


Figura 7.- Fenotipo de la enzima Glicerato dehidrogenasa (GLYDH) en tejido hepático de *O. mykiss* (A), e interpretación del patrón de bandas (B).

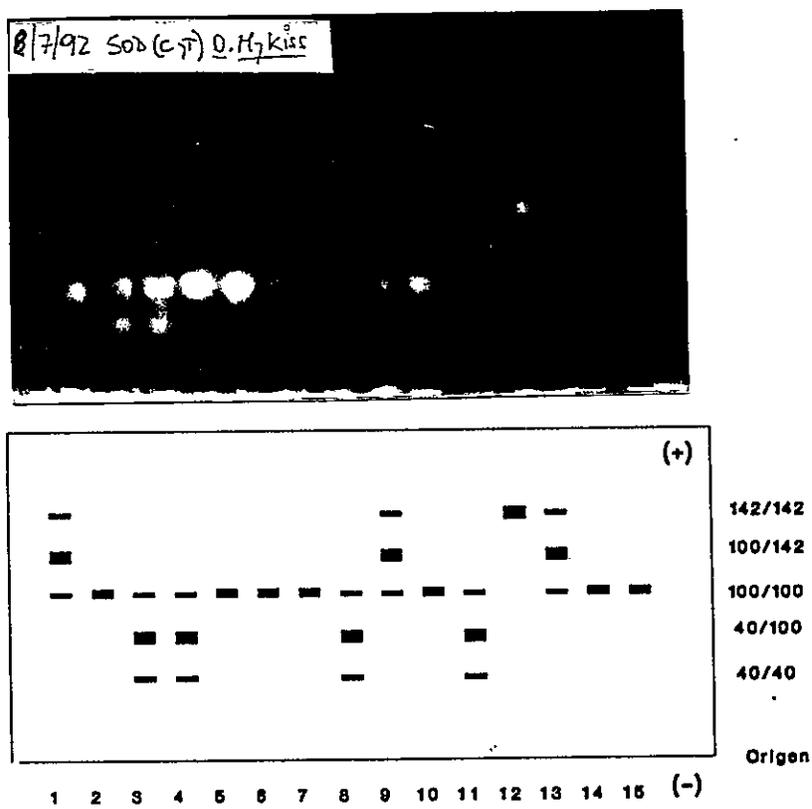


Figura 8.- Fenotipo de la enzima Superóxido dismutasa (SOD) en tejido hepático de *O. mykiss* (A), e interpretación del patrón de bandas (B).

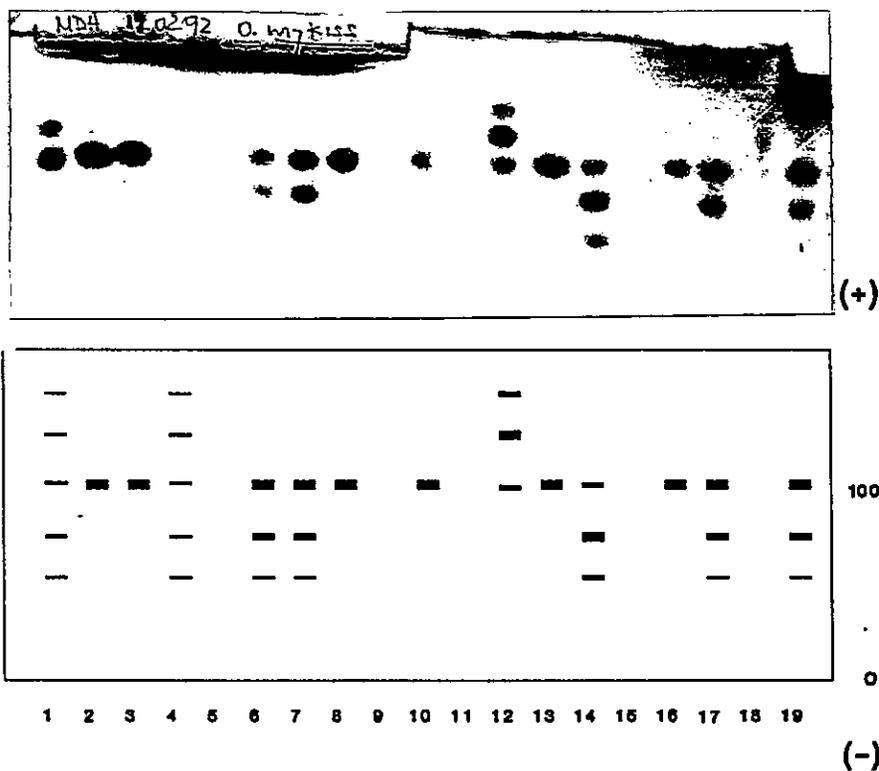


Figura 9.- Fenotipo de la enzima Malato dehidrogenasa NAD dependiente (MDH 3;4) en tejido muscular de *O. mykiss* (A), e interpretación del patrón de bandas (B).

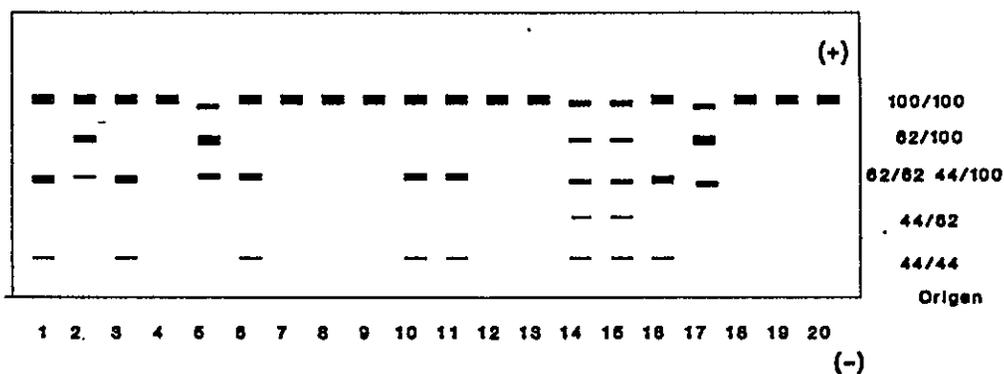
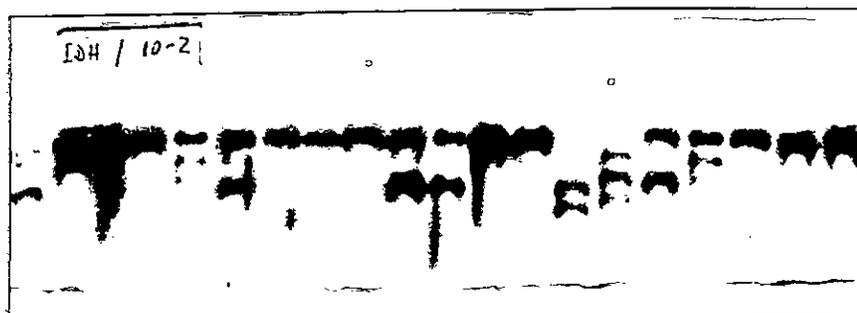


Figura 10.- Fenotipo de la enzima Isocitrato dehidrogenasa (IDH 3,4) en tejido hepático de O. mykiss (A), e interpretación del patrón de bandas (B).

del total de las formas moleculares de la aloenzima. Sin embargo, si sólo contuviese el heterodímero 44/100, su intensidad debería ser igual a la banda ubicada inmediatamente por sobre ella, y que contiene $1/8$ del total de la aloenzima. Los restantes ejemplares son homocigotos para el alelo 100.

Las frecuencias alélicas para los loci polimórficos x_i , la frecuencia observada de homocigotos (H_o) y el índice de fijación ($F_{I_{ski}}$) por alelo se muestran en la Tabla 5. La cepa Kamloops presentó la mayor variabilidad alélica y la cepa Americana, la menor. Esta tiene fijadas las formas comunes (100) en los loci Acon, Glydh 2, y Mdh 3,4. En la cepa Escocesa, por su parte, no se detectó el alelo raro (Idh 3,4¹²⁷). En las tres cepas, las frecuencias genotípicas en todos los loci se ajustaron a las proporciones esperadas según Hardy-Weinberg ($p > 0,05$). Sin embargo, el alelo 62 de la Mdh 3,4 en la cepa Escocesa y ambos alelos de la Pgm 2 en la cepa Kamloops presentaron un exceso de homocigotos ($p < 0,05$). El alelo 44 de la Idh 3,4 en la cepa Americana, en cambio, mostró un déficit de homocigotos ($p < 0,01$). Sin embargo, sólo el locus Pgm 2 de la cepa Kamloops presentó un déficit promedio de heterocigotos (Tabla 6; $p < 0,05$).

El locus con mayor heterocigosidad observada (H_o) fue Idh 3,4 en la cepa Americana mientras que Pgm 2 en la cepa Escocesa y ACON en la cepa Kamloops mostraron los valores más bajos (Tabla 6). Los loci con una mayor heterocigosidad

estimada son Idh 3,4 en las cepas Kamloops y Americana y Mdh 3,4 en la cepa Escocesa. En cada caso H_i supera el 0,5. Las heterocigosidades estimadas sobre la totalidad de los loci examinados mostraron que la cepa Americana es la menos variable, mientras que la Kamloops posee la mayor heterocigosidad (Tabla 6).

El alelo 100 de la MDH 3,4 mostró el mayor F_{IT1} (Tabla 7). Dicho locus presentó el promedio (F_{IT}) más alto para dicho índice. El valor de F_{IT} se debe principalmente al efecto de la diferenciación entre cepas (F_{ST}). El locus Pgm 2 también mostró un elevado F_{IT} , pero a diferencia del anterior, las contribuciones de F_{ST} y F_{IS} son similares. La menor diferenciación entre cepas la presentó la enzima Aconitato hidratasa (ACON). La mayor diversidad genética se concentra dentro de las cepas, con una escasa diversidad entre ellas ($G_{st} = 6,9\%$).

La comparación de frecuencias alélicas en loci polimórficos mostró diferencias significativas entre las cepas Escocesa y Kamloops en los loci Mdh 3,4, Pgm 2 e Idh 3,4 ($p < 0,001$). Lo mismo se observó entre las cepas Americana y Escocesa para las enzimas SOD, PGM 2, e IDH 3,4 ($p < 0,01$) y entre las cepas Kamloops y Americana para SOD e IDH 3,4 ($p < 0,01$).

Tabla 5.- Frecuencias alélicas (x_i) y de homocigotos (H_o) para 6 loci polimórficos en tres cepas comerciales de trucha arcoiris, y estimaciones del índice de fijación (F_{isKl}).

ENZIMA	ALELO	Escocesa			Kamloops			Americana		
		x_1	H_o	F_{isKl}	x_1	H_o	F_{isKl}	x_1	H_o	F_{isKl}
MDH 3,4	125	0,058	0,000	-0,061	0,067	0,012	0,123	0,000	0,000	
	100	0,558	0,325	0,057	0,762	0,585	0,024	1,000	1,000	
	69	0,384	0,140	-0,033	0,171	0,012	-0,120	0,000	0,000	
PGM	200	0,042	0,000	-0,043	0,236	0,101	0,252*	0,250	0,049	-0,072
	100	0,958	0,917	-0,043	0,768	0,629	0,252*	0,750	0,549	-0,072
SOD	140	0,170	0,036	0,049	0,104	0,000	-0,116	0,338	0,078	-0,161
	100	0,688	0,429	-0,205	0,813	0,625	-0,231	0,662	0,402	-0,160
	40	0,143	0,000	-0,167	0,083	0,000	-0,091	0,000	0,000	
IDH 3,4	127	0,000	0,000		0,026	0,000	-0,026	0,000	0,000	
	100	0,818	0,673	0,022	0,647	0,392	-0,117	0,599	0,322	-0,149
	62	0,100	0,036	0,293*	0,064	0,013	0,143	0,156	0,010	-0,106
ACON	44	0,082	0,000	-0,089	0,263	0,051	-0,095	0,245	0,010	-0,268**
	100	0,920	0,839	-0,087	0,956	0,913	-0,046	1,000	1,000	
GLYDH	83	0,043	0,000	-0,045	0,031	0,000	-0,032	0,000	0,000	
	67	0,036	0,000	-0,037	0,013	0,000	-0,013	0,000	0,000	
	100	0,889	0,008	-0,125	0,871	0,741	-0,149	1,000	1,000	
	78	0,111	0,000	-0,125	0,129	0,000	-0,149	0,000	0,000	

* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$

Tabla 6.- Heterocigosidades medias observadas (Ho) y estimadas (Hi) por locus en tres cepas de trucha arcoiris, e índice de fijación promedio por locus (F_{Isk}).

ENZIMA	Escocesa			Kamloops			Americana		
	Ho	Hi	F_{Isk}	Ho	Hi	F_{Isk}	Ho	Hi	F_{Isk}
MDH 3,4	0,535	0,462	0,005	0,390	0,385	-0,013	0	0	0
PGM 2	0,083	0,080	-0,043	0,270	0,361	0,252*	0,402	0,375	-0,072
SOD	0,536	0,478	-0,120	0,375	0,322	-0,164	0,519	0,448	-0,160
IDH 3,4	0,291	0,314	0,073	0,544	0,507	-0,074	0,656	0,557	-0,178
ACON	0,161	0,151	-0,063	0,088	0,084	-0,036	0	0	0
GLYDH	0,222	0,198	-0,125	0,259	0,225	-0,149	0	0	0
Hi		0,078			0,093				0,063

* = $p < 0,05$

Tabla 7.- Estadísticos F por alelo y por locus para seis loci polimórficos en tres cepas de trucha arcoiris.

ENZIMA	ALELO	F _{Isi}	F _{ITi}	F _{STi}
MDH 3,4	125	0.037	0.058	0.022
	100	0.043	0.221	0.186
	69	-0.065	0.109	0.164
Promedios		0.005	0.159	0.154
PGM 2	200	0.074	0.132	0.062
	100	0.074	0.132	0.062
	Promedios		0.074	0.134
SOD	140	-0.087	-0.022	0.060
	100	-0.195	-0.169	0.022
	40	-0.138	-0.082	0.049
Promedios		-0.138	-0.097	0.036
IDH 3,4	127	-0.026	-0.009	0.017
	100	-0.096	-0.051	0.041
	62	0.074	0.088	0.015
Promedios		-0.165	-0.116	0.042
ACON	100	-0.072	-0.043	0.027
	83	-0.040	-0.026	0.014
	67	-0.031	-0.016	0.014
Promedios		-0.047	-0.030	0.016
GLYDH	100	-0.138	-0.087	0.044
	78	-0.138	-0.087	0.044
Promedios		-0.138	-0.084	0.047

La identidad genética entre cepas, por otra parte, es alta (Tabla 8, sobre diagonal), siendo las más similares Kamloops con Americana y las más diferentes Escocesa con Americana. La distancia genética de Nei (D) entre estas últimas es $D = 0,015$, mientras que entre las dos primeras es tres veces menor (Tabla 8, bajo diagonal).

Tabla 8.- Estimaciones de identidad (I, sobre la diagonal) y distancia (D, bajo la diagonal) genéticas entre tres cepas de trucha arcoiris (Oncorhynchus mykiss).

		I		
		C E P A		
D		E	K	A
		C	E	-----
E	K	-----	-----	0,995
P	A	0,006	-----	-----
A	A	0,015	0,005	-----

E = Ceba Escocesa; K = Ceba Kamloops;
A = Ceba Americana

3.2.- Experimento de poblaciones:

Los valores promedio por nivel de heterocigosidad de la longitud estándar, peso, longitud del ojo y recuento de caracteres merísticos en las tres cepas se muestran en las Tablas 9 a la 11. La longitud estándar, en la cepa Escocesa, y el número de branquispinas en la cepa Americana, mostraron diferencias significativas entre niveles de heterocigosidad ($p < 0,05$). Sin embargo, en ambos casos no se apreció una tendencia global de incremento o decremento de los promedios

en función del nivel de heterocigosidad. En ninguna de las tres cepas se observó una relación consistente entre los niveles de heterocigosidad y la magnitud de los caracteres al considerar en su conjunto los datos (Prueba de Friedman, $p > 0,05$).

En las Tablas 12 a la 14 se muestran los promedios, desviaciones estándar y coeficientes de variación de las diferencias absolutas entre lados, por rasgo, y las dos medidas resumen de asimetrías empleadas, en función del número de loci heterocigotos, para las tres cepas. En la cepa Americana se detectaron diferencias entre los niveles de heterocigosidad para número de radios de las aletas pectorales ($p < 0,05$). Igual resultado se observó en la cepa Kamloops para el número de asimetrías por individuo y la magnitud total de ellas ($p < 0,05$). No se detectaron tendencias consistentes entre rasgos para los promedios, desviaciones estándar ni coeficientes de variación de las asimetrías en función de la heterocigosidad de los individuos, en ninguna de las tres cepas (prueba de Friedman; $p > 0,05$).

El número de caracteres asimétricos mostró una asociación significativa con la heterocigosidad individual en la cepa Kamloops ($p < 0,05$) pero no en las cepas Escocesa ni Americana ($p > 0,1$) (Tabla 15).

Tabla 9.- Valores promedio del peso, longitud estándar, longitud del ojo y tres caracteres merísticos en la cepa Escocesa de trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*), a los seis meses de edad, en función del número de loci heterocigotos.

Carácter	Heterocigosidad				
		Hom.	Het.1	Het.2	Het.3+
Longitud Estándar (cm)	X	8,50	7,53	8,48	8,95 *
	DS	0,68	0,96	1,01	1,31
	N	5	16	15	8
	CV	7,9	12,8	11,9	14,6
Peso (g)	X	12,48	11,65	13,28	14,94
	DS	4,49	4,16	2,84	5,52
	N	5	16	15	8
	CV	36,0	35,7	21,3	37,0
Longitud del Ojo (mm)	X	7,02	6,74	7,14	7,21
	DS	0,34	0,50	0,55	0,87
	N	5	16	15	8
	CV	4,9	7,4	7,7	12,0
Número de Branquispinas	X	14,60	14,63	14,87	13,86
	DS	1,20	1,32	0,72	1,55
	N	5	16	15	7
	CV	8,2	9,0	4,8	11,2
Rayos Aletas Pectorales	X	12,60	12,93	12,93	13,17
	DS	0,49	0,79	1,22	1,07
	N	5	14	14	6
	CV	3,9	6,2	9,5	8,2
Rayos Aletas Pélvicas	X	9,60	9,81	9,67	9,75
	DS	0,49	0,39	0,60	0,43
	N	5	16	15	8
	CV	5,1	4,0	6,1	4,4

X = promedio; DS = Desv. Estándar; N = Número de individuos CV = Coeficiente de variación (%).
 (* = $p < 0,05$).

Hom. = Homocigotos Het.1 = Heterocigotos para un locus

Het.2 = Heterocigotos para dos loci.

Het.3 = Heterocigotos para tres loci.

Tabla 10.- Valores promedio del peso, longitud estándar, longitud del ojo y tres caracteres merísticos en la cepa Kamloops de trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*), a los 6 meses de edad, en función del número de loci heterocigotos.

Carácter	Heterocigosidad				
		Hom.	Het.1	Het.2	Het.3
Longitud Estándar (cm)	X	8,62	8,38	8,71	8,88
	DS	1,14	1,22	1,03	1,28
	N	18	32	17	5
	CV	13,2	14,6	11,8	14,4
Peso (g)	X	8,52	8,14	8,66	9,30
	DS	3,36	3,86	3,05	3,20
	N	18	32	17	5
	CV	39,4	47,4	35,2	34,4
Longitud del Ojo (mm)	X	7,17	6,92	7,12	7,04
	DS	0,63	0,71	0,60	0,83
	N	18	32	17	5
	CV	8,8	10,2	8,4	11,7
Número de Branquias	X	15,22	15,16	15,53	16,60
	DS	1,81	1,66	1,61	1,36
	N	18	32	17	5
	CV	11,9	11,0	10,4	8,2
Rayos Aletas Pectorales	X	14,00	13,55	13,60	13,40
	DS	0,63	1,04	0,88	0,80
	N	15	29	15	5
	CV	4,5	7,7	6,5	6,0
Rayos Aletas Pélvicas	X	9,94	9,94	10,06	10,00
	DS	0,66	0,44	0,56	0,63
	N	16	31	16	5
	CV	6,6	4,4	5,56	6,3

Claves en Tabla 9

Tabla 11.- Valores promedio del peso, longitud estándar, longitud del ojo y tres caracteres merísticos en la cepa Americana de trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*), a los seis meses de edad, en función del número de loci heterocigotos.

Carácter	Heterocigosidad				
		Hom.	Het.1	Het.2	Het.3
Longitud Estándar (cm)	X	5,02	5,36	5,14	5,16
	DS	0,37	0,32	0,47	0,33
	N	8	30	48	9
	CV	7,3	6,0	9,2	6,3
Peso (g)	X	1,50	1,83	1,64	1,61
	DS	0,33	0,40	0,38	0,27
	N	8	30	48	9
	CV	22,1	21,9	23,0	16,5
Longitud del Ojo (mm)	X	4,19	4,32	4,24	4,20
	DS	0,23	0,31	0,31	0,27
	N	8	30	48	9
	CV	5,4	9,8	9,3	7,5
Número de Branquispinas	X	15,25	16,40	15,95	14,77 *
	DS	2,59	1,02	1,22	1,61
	N	8	30	48	9
	CV	16,9	6,2	7,7	10,9
Rayos Aletas Pectorales	X	14,13	13,93	13,88	14,33
	DS	0,60	0,93	0,99	1,05
	N	8	30	48	9
	CV	4,2	6,9	9,8	7,47
Rayos Aletas Pélvicas	X	9,50	9,80	9,71	10,00
	DS	0,50	0,40	0,68	0,47
	N	8	30	48	9
	CV	5,3	4,1	7,0	4,7

Claves en Tabla 9.-

Tabla 12.- Valores promedio de la magnitud absoluta de asimetría bilateral en cuatro caracteres bilaterales en función del número de loci heterocigotos en la cepa Escocesa de trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*), a los seis meses de edad.

Carácter	Heterocigosidad				
		Hom.	Het.1	Het.2	Het.3+
Longitud del Ojo (mm)	X	0,08	0,26	0,13	0,11
	DS	0,12	0,21	0,16	0,20
	N	5	16	15	8
	CV	145,7	80,4	121,4	174,6
Número de Branquispinas	X	1,20	1,13	0,80	0,71
	DS	0,98	1,05	0,83	0,88
	N	5	16	15	7
	CV	81,6	93,6	104,1	123,3
Rayos Aletas Pectorales	X	1,00	0,38	0,64	0,33
	DS	0,71	0,48	0,48	0,47
	N	4	8	11	3
	CV	70,7	129,1	75,6	141,4
Rayos Aletas Pélvicas	X	0,00	0,13	0,07	0,25
	DS	0,00	0,33	0,25	0,43
	N	5	16	15	8
	CV	0,0	264,6	374,2	173,2
Número de Asimetrías	X	2,00	1,75	1,55	0,50
	DS	0,71	0,97	0,78	0,50
	N	4	8	11	2
	CV	35,4	55,3	50,6	100,0
Asimetría Total	X	2,59	1,70	1,84	0,88
	DS	1,39	1,39	1,30	0,88
	N	4	8	11	2
	CV	53,6	82,0	70,5	100,0

Claves en Tabla 9.-

Tabla 13.- Valores promedio de la magnitud absoluta de asimetría bilateral en cuatro caracteres bilaterales en función del número de loci heterocigotos en la cepa Kamloops de trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*), a los seis meses de edad.

Carácter	Heterocigosidad				
		Hom.	Het.1	Het.2	Het.3
Longitud del Ojo	X	0,14	0,23	0,16	0,08
	DS	0,19	0,23	0,22	0,12
	N	18	32	17	5
	CV	133,0	101,8	136,7	145,7
Número de Branquispinas	X	0,94	0,91	1,00	0,20
	DS	1,39	0,72	0,91	0,40
	N	18	32	17	5
	CV	147,5	79,8	90,7	20,0
Rayos Aletas Pectorales	X	1,00	0,67	1,00	0,00
	DS	1,15	0,77	1,15	0,00
	N	15	27	12	5
	CV	115,5	115,5	115,5	0,0
Rayos Aletas Pélvicas	X	0,25	0,13	0,31	0,00
	DS	0,43	0,34	0,46	0,00
	N	16	30	16	5
	CV	173,2	254,9	148,3	0,0
Número Asimetrías	X	1,93	1,96	1,92	0,60 *
	DS	0,96	0,82	0,76	0,49
	N	14	25	12	5
	CV	49,8	42,0	39,6	81,6
Asimetría Total	X	3,28	2,97	3,18	0,57 *
	DS	2,07	1,60	1,66	0,55
	N	13	26	12	5
	CV	63,1	54,0	52,2	96,4

Claves en Tabla 9

Tabla 14.- Valores promedio de la magnitud absoluta de asimetría bilateral en cuatro caracteres bilaterales en función del número de loci heterocigotos en la cepa Americana de trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*), a los seis meses de edad.

Carácter	Heterocigosidad				
		Hom.	Het.1	Het.2	Het.3
Longitud del Ojo	X	0,18	0,14	0,18	0,18
	DS	0,15	0,15	0,14	0,00
	N	8	30	48	9
	CV	85,1	106,9	77,7	0,0
Número Branquispinas	X	0,75	0,77	0,83	1,11
	DS	0,43	0,56	0,66	0,00
	N	8	30	48	9
	CV	57,7	72,9	78,7	0,0
Rayos Aletas Pectorales	X	0,50	0,30	0,40	1,00
	DS	0,50	0,46	0,64	0,00
	N	8	30	48	9
	CV	100,0	152,8	160,8	0,0
Rayos Aletas Pélvicas	X	0,13	0,13	0,15	0,00
	DS	0,33	0,34	0,50	0,00
	N	8	30	48	9
	CV	264,6	254,9	342,5	0,0
Número Asimetrías	X	2,25	1,70	1,96	2,22
	DS	0,97	0,97	0,96	0,79
	N	8	30	48	9
	CV	43,0	57,1	48,8	35,4
Asimetría Total	X	1,94	1,62	1,94	2,52
	DS	0,88	1,05	1,46	1,23
	N	8	30	48	9
	CV	45,3	64,5	75,1	49,0

Claves en Tabla 9

El análisis de correlación mostró que la longitud en la cepa Escocesa, y el número y la suma de las magnitudes estandarizadas de las asimetrías en la cepa Kamloops, se correlacionan significativamente con la heterocigosidad individual (Tabla 16; $p < 0,05$). En las cepas Escocesa y Kamloops, el signo de los coeficientes de correlación es preferentemente positivo para la magnitud de los rasgos y negativo para las asimetrías. En la cepa Americana, en cambio, la situación es inversa (Tabla 16).

En la Tabla 17 se muestran las estimaciones de repetibilidad (R) para los caracteres bilaterales. Se detectaron diferencias entre caracteres dentro de las cepas y para un mismo rasgo entre ellas. Sin embargo, las tres cepas mostraron un orden relativo de R similar. El número de rayos de las aletas pectorales exhibió la menor repetibilidad, mientras que el número de branquispinas y de rayos de las aletas pélvicas tienden a un valor intermedio.

La repetibilidad no se correlacionó significativamente con la magnitud absoluta promedio de las asimetrías, el coeficiente de variación interindividual o la proporción de individuos asimétricos para el carácter ($p > 0,05$). En cambio, la magnitud media de las asimetrías respectivas se correlacionan con los promedios de los rasgos ($p < 0,05$).

Tabla 15.- Relación entre número de loci heterocigotos y número de caracteres asimétricos en tres cepas de trucha arco iris (Oncorhynchus mykiss), a los seis meses de edad.

Número de caracteres asimétricos	Número de loci Heterocigotos					
	0	1	2	3	Total	
	Cepa		Escocesa			
0	0	1	1	1	3	$\chi^2 = 14,35$ gl = 9 p > 0,10
1	1	2	4	1	8	
2	2	3	5	0	11	
3	1	2	1	0	4	
	Cepa		Kamloops			
0	1	1	0	2	4	$\chi^2 = 25,48$ gl = 12 p < 0,025
1	3	5	4	3	15	
2	7	14	5	0	26	
3	2	4	3	0	2	
4	1	1	0	0	2	
	Cepa Americana					
0	1	3	4	0	8	$\chi^2 = 10,22$ gl = 12 p > 0,05
1	0	10	9	2	21	
2	3	11	22	3	39	
3	4	5	11	4	24	
4	0	1	2	0	3	

Tabla 16.- Coeficientes de correlación entre heterocigosidad en loci alozímicos y peso, longitud estándar y magnitud absoluta de las asimetrías en cuatro rasgos bilaterales en tres cepas de trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*).

Cepa Carácter	Escocesa		Kamloops		Americana	
	N	r	N	r	N	r
Peso	44	0,227	72	0,049	95	-0,070
Longitud	44	0,328 *	72	0,062	95	-0,073
L. O. (#)	44	0,252	72	-0,099	95	-0,060
N. B.	43	-0,131	72	0,167	95	-0,128
A. Pec.	39	0,131	64	-0,167	95	0,020
A. Pél.	44	-0,030	68	0,072	95	0,109
Magnitud de asimetrías:						
L.O.	44	-0,139	72	-0,053	95	0,073
N.B.	43	-0,149	72	-0,098	95	0,119
A. Pec.	26	-0,191	59	-0,163	95	0,178
A. Pél.	44	-0,144	67	-0,041	95	0,043
Nº Asimet.	25	-0,346	56	-0,276*	95	0,060
Tot. Asimet.	25	-0,225	56	-0,273*	95	0,137

(#) L.O.= Longitud del ojo; N.B.= Número de branquiaspinas primer arco branquial; A.Pec.= Número de rayos aletas pectorales; A.Pél.= Número de rayos aletas pélvicas.

* $p < 0,05$

Tabla 17.- Repetibilidad (R), coeficiente de variación de las asimetrías (CV), proporción de individuos asimétricos (%) y promedio de las asimetrías bilaterales (\bar{X}) en cuatro caracteres en tres cepas de *O. mykiss*.

Carácter	R	(ES _R)	\bar{X}	(DS)	CV(%)	%
Cepa Escocesa						
L.O. (#)	0,927	(0,03)	0,17	(0,19)	1,15	56,1
N.B.	0,689	(0,11)	0,71	(0,96)	1,01	59,4
A.Pec.	0,616	(0,13)	0,58	(0,57)	0,98	56,3
A.Pél.	0,914	(0,03)	0,11	(0,32)	2,79	12,5
Cepa Kamloops						
L.O.	0,769	(0,02)	0,18	(0,22)	1,21	53,3
N.B.	0,769	(0,06)	0,89	(0,98)	1,09	62,7
A.Pec.	0,366	(0,12)	0,76	(0,98)	1,29	48,0
A.Pél.	0,620	(0,08)	0,19	(0,40)	2,04	17,3
Cepa Americana						
L.O.	0,733	(0,04)	0,19	(0,14)	0,76	81,9
N.B.	0,683	(0,05)	0,72	(0,75)	1,03	59,1
A.Pec.	0,617	(0,06)	0,46	(0,67)	1,45	38,6
A.Pél.	0,746	(0,04)	0,09	(0,29)	3,10	9,4

ES = Error estándar.

(#) Claves en Tabla 16.

3.3.- Análisis de fratrías:

Las hembras utilizadas produjeron 2567 ovas en promedio, de las cuales un 88% fue viable (Tabla 18). El 99% de las ovas vivas al "shocking" eclosionó, y el 86,1% de ellas alcanzó los 6 meses de edad, con un peso medio de 1,62 g.

Tabla 18.- Parámetros demográficos y morfológicos calculados sobre 34 familias de hermanos completos de trucha arcoiris, cepa Americana.

Característica	$\bar{X}_{\bar{x}}$	$DS_{\bar{x}}$	CV	%
Ovas desovadas	2567,4	583,7	0,23	
Fecundidad relativa (1)	1997,7	293,2	0,15	
Supervivencia a:				
shocking (2)	2263,1	560,2	0,25	88,0
eclosión (3)	2244,6	561,6	0,25	99,1
1ª alimentación (3)	2156,9	581,1	0,27	94,8
Post alimentación (3)	1971,4	578,1	0,29	86,1
Peso (g)	1,62	0,19	0,12	
Longitud (cm)	5,16	0,20	0,04	
Long. ojo (mm)	4,22	0,15	0,03	
Nº Branquiaspinas	15,7	0,66	0,04	
Nº Rayos A. Pectorales	14,1	0,49	0,04	
Nº Rayos A. Pélvicas	9,8	0,26	0,03	

(1) Número de ovas / Peso hembra

(2) Nº ovas vivas / Nº ovas desovadas

(3) Nº individuos vivos / Nº ovas vivas a shocking.

$\bar{X}_{\bar{x}}$ = Promedio de las medias familiares

$DS_{\bar{x}}$ = Desviación estándar de los promedios familiares

Las Tablas 19 y 20 presentan las distribuciones de las frecuencias y estadígrafos de las características morfo-métricas y merísticas en 34 familias de hermanos completos de truchas de la cepa Americana. No se observaron diferencias significativas en los promedios de las mediciones tomadas sobre uno u otro lados de los peces ($p > 0,05$). Las distribuciones de frecuencias de las asimetrías, expresadas como la diferencia de las medidas realizadas sobre uno y otro lados, y sus respectivos estadísticos, se presentan en la Tabla 21. El promedio de las asimetrías en todos los rasgos fue cero ($p > 0,05$).

La Tabla 22 muestra los coeficientes de correlación entre la heterocigosidad observada en los padres, las madres o la esperada en cada familia y los coeficientes de variación o las medias para distintos caracteres de las respectivas progenies. Sólo el coeficiente de variación de la longitud del ojo se correlacionó significativamente con la heterocigosidad de los machos. La heterocigosidad esperada en las familias mostró asociaciones estadísticamente significativas con el número medio de branquispinas del primer arco branquial y con la magnitud media de las asimetrías en el número de rayos de las aletas pélvicas. El coeficiente de variación de la longitud del ojo también se correlacionó con la heterocigosidad esperada ($p < 0,05$). La heterocigosidad de las hembras no mostró correlaciones significativas con los promedios de los caracteres ni con los coeficientes de

Tabla 19.- Distribución de frecuencias, promedios (\bar{X}) y desviaciones estándar (DS) del número de branquiaspinas en primer arco branquial y rayos de aletas pectorales y pélvicas en cepa Americana de trucha arcoiris (*O. mykiss*) (N = 1020).

NUMERO	F R E C U E N C I A S					
	Branquiaspinas		A. Pectorales		A. Pélvicas	
	I	D	I	D	I	D
5					0	1
6					2	1
7					1	2
8	0	1			7	8
9	1	0			153	148
10	2	2	1	3	828	808
11	4	2	8	8	28	27
12	9	16	37	32		
13	32	38	132	134		
14	89	101	517	548		
15	232	249	288	272		
16	338	347	26	23		
17	264	223				
18	45	40				
19	4	1				
\bar{X}	15,8	15,7	14,1	14,1	9,9	9,8
DS	1,3	1,3	0,9	0,9	0,5	0,5
t	0,07ns		0,02ns		0,04ns	

ns = $p > 0,05$; I = Izquierda; D = Derecha

Tabla 20.- Distribución de frecuencias, promedios (\bar{X}) y desviaciones estándar (DS) del peso, longitud estándar y longitud del ojo en la cepa Americana de trucha arcoiris (*O. mykiss*) (N = 1020).

PESO		LONGITUD		LONGITUD OJO		
g	f	cm	f	mm	I	D
5,0 - 9,9	1	2,0 - 2,9	1	3,0 - 3,2	0	1
10,0 - 14,9	64	3,0 - 3,9	0	3,3 - 3,5	2	7
15,0 - 19,9	355	4,0 - 4,9	7	3,6 - 3,8	34	44
20,0 - 24,9	415	5,0 - 5,9	336	3,9 - 4,1	120	144
25,0 - 29,5	158	6,0 - 6,9	657	4,2 - 4,4	385	419
30,0 - 34,9	26	7,0 - 7,9	19	4,5 - 4,7	313	276
35,0 - 39,9	1	8,0 +	0	4,8 - 5,0	141	117
				5,1 - 5,3	22	12
				5,4 +	3	0
\bar{X}	16,25		5,17		4,2	4,2
DS	4,26		0,44		0,3	0,3
t					0,118ns	

ns = p > 0,05; I = Izquierda; D = Derecha

Tabla 21.- Distribución de frecuencias de la magnitud de asimetrías (Izquierda - Derecha) en cuatro caracteres bilaterales en la cepa Americana de O. mykiss. (N = 1020).

Longitud ojo		Caracteres merísticos (#)				
		Nº	N.B.	A.Pec.	A.Pél.	Asim.
mm	%		%	%	%	%
-0,69 - -0,50	2,3	≤-5	0,2	-	-	-
-0,49 - -0,30	4,4	-4	0,3	-	-	-
-0,29 - -0,10	19,2	-3	0,4	0,3	0,2	-
-0,09 - +0,10	36,3	-2	4,6	2,1	0,2	-
+0,11 - +0,30	27,0	-1	20,2	13,7	6,7	-
+0,31 - +0,50	9,8	0	39,7	64,3	88,0	5,2
+0,51 - +0,70	1,9	+1	25,7	7,6	4,8	29,5
+1,71 -> +	0,2	+2	6,9	1,8	0,0	42,1
		+3	1,4	0,1	0,1	21,5
		+4	0,5	0,0	-	1,8
		+5	0,2	0,1	-	-
		+6	0	-	-	-
Media	0,05		0,13	0,03	-0,3	1,85
DS	0,23		1,14	0,72	0,9	0,87

(#) Claves en Tabla 16

Tabla 22.- Coeficientes de correlación entre supervivencia relativa o caracteres morfológicos y la heterocigosidad del padre, la madre o esperada en la familia.

Carácter	Heterocigosidad de					
	Padre		Madre		Familia	
	C.V.	Promedio	C.V.	Promedio	C.V.	
Supervivencia a:						
Shocking		0,235		-0,150		
Eclosión		0,288		0,104		
Pre-1ª Alim.		0,318		0,163		
Post-1ª Alim.		0,211		0,109		
Posteclosión		0,196		0,088		
Media familiar de:						
Nº ovas/10 g		-0,121		0,159		
Peso	-0,147	-0,111	0,145	-0,251	0,261	
Longitud	0,080	-0,126	0,135	-0,235	0,010	
L.O. (#)	0,527*	-0,176	-0,117	-0,200	0,349*	
N.B.	0,177	0,094	0,299	-0,333*	0,144	
A.Pec.	0,122	-0,084	0,131	0,016	0,154	
A.Pél.	0,078	0,072	0,086	-0,289	0,319	
Asimetrías en:						
L.O.	-0,006	0,036		0,149		
N.B.	-0,035	-0,019		0,038		
A.Pec.	-0,245	0,107		0,088		
A. Pél.	0,307	-0,181		0,328*		
Nº Asimetrías	-0,198	-0,066	0,180	0,259	0,126	

(#) Claves en Tabla 16; * p < 0,05

variación.

Los cuadrados medios y grados de libertad del análisis de varianza para los caracteres bilaterales y únicos se presentan en las Tablas 23 y 24, respectivamente. El efecto de hembras dentro de padres fue significativo para todos los caracteres considerados ($p < 0,05$), excepto para el número de rayos de las aletas pélvicas y la magnitud total de las asimetrías. El efecto de macho dentro de heterocigosidad, en cambio, fue significativo sólo para la longitud del ojo, el número de branquispinas, peso, longitud y la magnitud de las asimetrías en las aletas pélvicas ($p < 0,05$). El nivel de heterocigosidad de los machos, por su parte, no afectó significativamente ninguna de las características consideradas ($p > 0,05$).

Las estimaciones de las heredabilidades para los caracteres morfológicos y merísticos a través del componente de machos de la varianza fenotípica fueron altas (h^2_s 0,44), excepto el número de rayos en las aletas pélvicas (Tabla 25). La heredabilidad estimada a través del componente hembras (h^2_D) fue mayor que la estimada en base al componente machos para el número de rayos de las aletas pectorales y pélvicas, pero menor para el peso, longitud del ojo y número de branquispinas.

La heredabilidad estimada para las asimetrías fue muy baja, siendo mayor al estimarla con el componente hembras (h^2_D) que a través del componente machos (h^2_s), excepto para

Tabla 23.- Cuadrados medios del análisis de varianza empleado para estimar los componentes de la varianza en caracteres bilaterales en la cepa Americana de O. mykiss.

Fuente de Variación	Grados de Libertad	Cuadrados Medios			
		L.O. (#)	N.B.	A.Pec.	A.Pél.
Heteroc.	3	3,21	43,63	4,79	9,04
Machos/Het.	12	2,03**	38,04**	23,67	3,77
Hembras/Machos	16	0,56**	11,95**	12,24**	3,95**
Individuos	928	0,13**	1,63**	0,74**	0,35**
Error	960	0,03	0,66	0,26	0,08

(#) Claves en Tabla 16 ; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$

el número de rayos de las aletas pélvicas y la magnitud total de las asimetrías (Tabla 25). La inclusión del componente heterocigosis dentro de la varianza de machos reduce las estimaciones de h^2_s para peso, longitud estándar, número de rayos en las aletas pectorales, así como para las asimetrías en aletas pélvicas y asimetría total. En el resto de los rasgos, en cambio, la heredabilidad estimada se incrementa.

Las estimaciones de la repetibilidad (R) son menores a las observadas previamente al calcularla para poblaciones (Tabla 26). Sin embargo, se aprecia la misma tendencia general, en que la longitud del ojo y el número de rayos de las aletas pélvicas presentan los valores más altos, y el número de branquispinas y de rayos de las aletas pectorales, los menores.

Tabla 24.- Cuadrados medios del análisis de varianza empleados para estimar los componentes de la varianza de longitud estándar, peso y asimetrías en caracteres bilaterales, en la cepa Americana de O. mykiss.

Rasgo	Fuente de Variación			
	Heteroc.	Machos	Hembras	Error
Grados de Libertad :	3	12	16	928
Cuadrados Medios :				
Peso.	0,70	1,98*	0,60*	0,15
Longitud	0,91	2,11*	0,80*	0,16
Longitud del ojo	0,07	0,03	0,05*	0,02
Nº Branquispinas	0,47	0,77	1,98*	0,68
Aletas Pectorales	0,77	1,04	0,75**	0,34
Aletas Pélvicas	0,73	0,32*	0,11	0,13
Número Asimetrías	0,43	2,21	2,06**	0,72
Total asimetrías	1,71	3,49	2,33	1,67

* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$

Tabla 25.- Varianza fenotípica (V_p) y heredabilidad estimada a través de los componente de machos (h^2_s) y hembras (h^2_D) para caracteres morfológicos, merísticos y asimetrías bilaterales en la cepa Americana de O. mykiss. (#)

Rasgo(*)	V_p	h^2_s	S.E.	h^2_D	S.E.	$h^2_{s'}$	$h^2_{D'}$
Peso	0,19	0,49	0,24	0,32	0,14	0,41	0,33
Longitud	0,20	0,44	0,20	0,43	0,18	0,36	0,44
L. O. (##)	0,10	0,50	0,27	0,30	0,13	0,57	0,29
N. B.	1,54	0,57	0,32	0,45	0,17	0,59	0,47
A. Pec.	0,79	0,48	0,42	0,99	0,35	0,34	1,05
A. Pél.	0,27	-0,02	0,24	0,88	0,32	0,10	0,90
Asimetrías							
L. O.	0,02	-0,06	171,98	0,13	0,09	-0,02	0,13
N. B.	0,70	-0,12	5,71	0,25	0,13	-0,02	0,14
A. Pec.	0,36	0,06	11,23	0,15	0,09	0,07	0,13
A. Pél.	0,13	0,11	29,77	-0,02	0,04	0,08	0,04
Nº Asimet.	0,76	0,01	5,26	0,23	0,12	0,07	-0,01
Tot. Asim.	1,70	0,05	2,36	0,05	0,06	0,03	0,05

(#) h^2_s y h^2_D = Heredabilidades estimadas separando el componente de heterocigosidad de los machos.

$h^2_{s'}$ y $h^2_{D'}$ = Heredabilidades estimadas incluyendo el componente de heterocigosidad de los machos.

(##) Claves en Tabla 16 ; D = Hembras; S = Machos;

S.E. = Error Estándar.

Tabla 26.- Repetibilidad (R), magnitud absoluta promedio de las asimetrías bilaterales (\bar{X}), coeficiente de variación de las asimetrías (CV) y proporción de individuos asimétricos (%) en cuatro caracteres en la cepa Americana de *O. mykiss*, estimados sobre 32 familias de hermanos completos.

Carácter	R (DS)	\bar{X} (DS)	CV	%
L.O. (#)	0,640 (0,000)	0,18 (0,15)	85	56,1
N.B.	0,422 (0,001)	0,79 (0,83)	104	59,4
A.Pec.	0,474 (0,001)	0,41 (0,60)	147	56,3
A.Pél.	0,640 (0,000)	0,13 (0,36)	286	12,5

(#) Claves en Tabla 16.-

La Tabla 27 muestra los componentes de la varianza fenotípica (σ^2) y las correlaciones intra clase (t). Se aprecia que el componente de heterocigosidad de los machos contribuye con un 1% o menos a la varianza fenotípica. El efecto relativo del componente de machos es muy similar entre rasgos (11,0 - 14,1%), excepto para el número de rayos de las aletas pélvicas (menos del 1%), mientras que el de las hembras es variable (7,4 - 24,7%). Por otra parte, el componente hembras contribuye más a la varianza fenotípica de las asimetrías que el componente machos, excepto para el número de rayos de las aletas pélvicas.

Tabla 27.- Varianzas estimadas para cada uno de los componentes de la varianza fenotípica (σ^2) y correlaciones intra clase (tX100).

Rasgo(*)	Fuente de variación							
	Heteroc.		Machos		Hembras		Individuos	
	σ^2	t	σ^2	t	σ^2	t	σ^2	t
Peso	0,00	0,1	0,02	12,4	0,01	8,0		
Longitud	0,00	-0,6	0,02	11,0	0,02	10,9		
L. O. (#)	0,00	0,6	0,01	12,5	0,01	7,4	0,05	50,9
N. B.	0,00	0,2	0,22	14,1	0,17	11,2	0,49	31,5
A. Pec.	0,00	0,1	0,10	12,3	0,19	24,7	0,24	30,5
A. Pél.	0,00	1,0	0,00	0,0	0,06	22,0	0,14	49,7
Asimetrías								
L. O.	0,00	0,8	0,00	-1,3	0,00	3,3		
N. B.	0,00	0,0	0,02	2,9	0,04	6,2		
A. Pec.	0,00	0,0	0,01	1,4	0,01	3,8		
A. Pél.	0,00	0,3	0,00	2,6	0,00	-0,5		
Nº Asimet.	0,00	0,2	0,00	0,0	0,04	5,9		
Tot. Asim.	0,00	-0,1	0,02	1,1	0,02	1,3		

(#) Claves en Tabla 16

DISCUSION

4.1.- Caracterización de las cepas:

Los resultados del análisis morfológico y genético indican que las tres cepas estudiadas son claramente distintas. Ellas difieren en la época de desove (otoño en cepa Americana *versus* invierno en las otras dos), en el crecimiento y en caracteres merísticos. Genéticamente, las tres cepas pueden distinguirse tanto por sus frecuencias alélicas en determinados loci como por la presencia o ausencia de ciertos alelos. El alelo 127 de la enzima IDH 3,4 sólo se presentó en la cepa Kamloops, estando ausente en las otras dos. Por su parte, en la cepa Americana se encontró fijado el alelo 100 en los loci Acon, Glydh 2 y Mdh 3,4, y no se encontró el alelo lento (40) de la Superóxido dismutasa, presente en las otras dos cepas.

De 38 loci bioquímicos examinados, sólo 7 mostraron variabilidad alélica. Al menos 7 sistemas enzimáticos previamente descritos poseedores de loci polimórficos en trucha arcoiris (Utter et al. 1973, May et al. 1982, Danzmann et al. 1985, Leary et al. 1985b, Ferguson et al. 1985, Koljonen 1986, Berg y Gall, 1988, Reisenbichler y Phelps 1989, Ferguson et al. 1991, Ferguson e Ihssen, 1991) no evidenciaron variabilidad alélica en el presente estudio. Por

otra parte, este es el primer informe de polimorfismo en la enzima Glicerato dehidrogenasa (GLYDH-2) en trucha arcoiris. Los heterocigotos mostraron un patrón de tres bandas acorde con una estructura cuaternaria dimérica.

No se detectaron evidencias de desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg en los loci polimórficos detectados en este estudio. Esto indica que la técnica de cruzamientos empleada evitó eficientemente sesgos derivados de diferencias en la eficiencia de los gametos de distintos machos para fecundar las ovas (Withler 1988, Gile y Ferguson 1990). Sin embargo, algunos alelos mostraron un exceso o falta de homocigotos. Si las desviaciones respecto de las frecuencias esperadas según Hardy-Weinberg fuesen atribuibles a consanguinidad, todos los alelos, sobre todos los loci, deberían mostrar la misma tendencia a un exceso de homocigotos. Esto no se observa, lo que descarta esta alternativa. Por otra parte, al menos en principio, es esperable que un fenotipo particular sea afectado siempre de igual forma por la selección natural en determinadas condiciones ambientales. Esta alternativa parece poco probable, ya que no hubo consistencia entre cepas. No obstante, la respuesta a la selección para un determinado genotipo puede ser condicionada por el genotipo residual. Las cepas empleadas son genéticamente distintas, de modo que es posible que los heterocigotos para el alelo *Idh* 3,4⁶² en la cepa Escocesa y en el locus *Pgm* 2 de la cepa Kamloops hayan sido seleccionados negativamente.

En cambio, en la cepa Americana la selección actuaría contra los homocigotos para el alelo Idh 3,4⁴⁴. Sin embargo, el número de alelos con desviaciones significativas respecto de las proporciones esperadas según Hardy-Weinberg es sólo levemente superior al esperado por simple azar, por lo que pueden deberse a variaciones aleatorias en las frecuencias genotípicas.

Las heterocigosidades promedio estimadas en el presente estudio, para las tres cepas, caen dentro del rango inferior de las informadas para cepas silvestres (Berg y Gall 1988, Ferguson et al. 1991), pero son similares o levemente inferiores a las encontradas en cepas cultivadas (Ferguson et al. 1985, Koljonen 1986). En cualquier caso, la heterocigosidad promedio estimada para las tres cepas está sobre la media descrita para la especie, 0.059 (Allendorf y Utter 1979). No obstante, en las cepas analizadas no se detectó polimorfismo en varios loci descritos previamente como variables. La reducción del número de alelos por locus es una de las principales consecuencias de la ocurrencia de efectos fundadores (Allendorf y Ryman 1987). El tamaño efectivo empleado para establecer las poblaciones de las cepas estudiadas ($N_e \geq 44$), garantiza la retención de prácticamente la totalidad de la variación alélica presente en la cepas (Allendorf y Ryman 1987). Estos antecedentes y la relativamente alta heterocigosidad encontrada sugieren que las cepas empleadas, en especial la Americana, han pasado por uno o más

eventos fundadores durante su establecimiento.

La proporción de la variabilidad genética total debida a divergencias entre las tres cepas es reducida ($G_{st} = 0.069$). Ello es debido a una relativamente alta variabilidad total ($H_T = 0,0836$) y a una escasa variabilidad entre cepas ($D_{ST} = 0,0057$). Estos resultados concuerdan con los obtenidos en estudios previos en esta especie (Allendorf y Utter 1979, Berg y Gall 1988, Paaver 1988, Reisenbichler y Phelps 1989). El locus que contribuyó en mayor medida a la variabilidad entre cepas es Mdh 3,4.

La identidad genética de Nei (Nei 1972) entre las tres cepas analizadas es menor a la observada entre algunas subpoblaciones naturalizadas de esta especie en tributarios del Lago Superior (Kruger y May 1987), o entre poblaciones costeras de California (Berg y Gall 1988), o del norte de Washington (Reisenbichler y Phelps 1989), y está dentro de lo informado entre cepas cultivadas (Ferguson et al. 1985, Koljonen 1986, Paaver 1988).

La comparación de frecuencias alélicas entre las cepas Escocesa y Americana indican que ellas no tendrían un origen común, como sugiere la información bibliográfica (MacCrimmon 1971), o que han sufrido cambios sustantivos en las frecuencias alélicas desde su establecimiento como cepas independientes. La comparación de caracteres morfológicos mostraron una clara diferenciación entre las cepas Escocesa y Kamloops. Esto y la información genética indican, por lo

tanto, que las tres cepas utilizadas están claramente diferenciadas desde un punto de vista genético.

4.2.- Relación entre la variabilidad aloenzimática y caracteres morfológicos :

4.2.1.- Heterocigosidad en relación con crecimiento y caracteres morfológicos:

Sólo la longitud estándar, en la cepa Escocesa, y el número de branquispinas en el primer arco branquial en la cepa Americana, difirieron significativamente entre niveles de heterocigosidad. El análisis de correlación, en cambio, sólo evidenció covariación entre heterocigosidad y longitud estándar en la cepa Escocesa. Este constituye el primer informe sobre la existencia de asociaciones entre heterocigosidad aloenzimática y caracteres merísticos.

Los resultados obtenidos por Danzmann et al. (1985) muestran que la tasa de desarrollo, medida como tiempo requerido para la eclosión, se correlaciona significativamente con la heterocigosidad individual en sólo una de seis cepas de trucha arcoiris examinadas. Varios factores pueden condicionar la detección de asociaciones estadísticamente significativas entre el crecimiento y la heterocigosidad aloenzimática. En moluscos, una misma población estudiada con intervalo de algunos meses puede mostrar inicialmente correlaciones significativas entre crecimiento y heterocigosidad en loci enzimáticos y luego en etapas posteriores desaparecer la

significación o, incluso, cambiar el signo del coeficiente de correlación (Pierce y Mitton 1982, Koehn y Gaffney 1984, Diehl y Koehn 1985). Estos cambios pueden ser atribuidos a efectos de mortalidad selectiva (Diehl y Koehn 1985). El estado fisiológico de los animales (Koehn 1990) o tamaño de las muestras (Pecon Slatery et al. 1993), por otra parte, pueden determinar que se detecten o no correlaciones verdaderas. Por otra parte, dichas asociaciones pueden producirse bajo ciertas condiciones ambientales, como estrés, por ejemplo (Gentili y Beaumont 1988, Koehn y Bayne 1989, Teska et al. 1990), pero no bajo otras.

En truchas, la expresión del gen *Pgm1* en el hígado, que depende de la acción de un gen regulatorio (*Pgm1-t*) ubicado en un locus distinto, determina una mayor tasa de desarrollo respecto de hermanos completos sin actividad de PGM1 hepática (Allendorf et al. 1983). Un efecto contrario parece tener la condición homocigota del alelo nulo *Pgm1-s*, que determina la ausencia de producción de la enzima PGM1 en todos los tejidos en que normalmente se expresa (Ferguson e Ihssen 1991). La distribución al azar de combinaciones de genes con este tipo de efecto, sobre distintos genotipos, puede impedir la detección de correlaciones reales. En el presente estudio no se obtuvo un nivel de resolución adecuado para la enzima PGM1, de modo que no se pudo corregir la información considerando el efecto potencial de la expresión de los genes *Pgm1-t*. Por otra parte, en las tres cepas

siempre se observó la expresión de PGM1 en tejido muscular, lo que sugiere que las cepas estudiadas no presentarían el alelo nulo Pgm1-s.

En poblaciones naturalizadas de Salvelinus fontinalis, la talla aparece correlacionada positivamente con la heterocigosidad en loci alozímicos sólo en etapas tempranas del desarrollo, previo al inicio de la diferenciación sexual (Liskauskas y Ferguson 1991). La relación se invierte luego, debido a que los individuos más heterocigotos son más precoces en su maduración sexual, la que al iniciarse retarda su crecimiento (Liskauskas y Ferguson op cit.). En trucha arcoiris, por otra parte, se aprecian diferencias en los coeficientes de correlación entre heterocigosidad y talla entre animales adultos de distinto sexo (Koljonen 1986). En O. mykiss, los ejemplares precoces alcanzan maduración sexual sólo al segundo año de vida. Dado que los animales se muestrearon a los 6 meses de edad, es improbable que el inicio del desarrollo gonadal hubiese interferido con los resultados. Evidencias previas son consistentes con esta apreciación (Liskauskas y Ferguson 1991). Las condiciones de cultivo utilizadas, por otra parte, son las empleadas habitualmente en las pisciculturas comerciales, usando alimentos formulados especialmente para cada estado del desarrollo de los peces. Es poco probable, por esta causa, que ellos estén sujetos a niveles de estrés significativos.

En moluscos, las correlaciones entre crecimiento y

heterocigosidad se presentan relacionadas con el fenómeno de exceso de homocigotos en la población (Tracey et al. 1975, Zourus y Foltz 1984, Gaffney et al. 1990). Asociaciones significativas encontradas en poblaciones naturales no se detectan en poblaciones de hermanos, medios hermanos o cruzamientos masivos en laboratorio (Beaumont et al. 1983, Gaffney y Scott 1984, Mallet et al. 1985, 1986). Ello ha llevado a postular que la existencia de diferencias en la estructura genética de las poblaciones puede ser importante para que el fenómeno se manifieste o no (Zourus y Mallet 1989). Dicha estructura genética poblacional se produciría por efecto de selección (Mallet et al. 1985, Beaumont et al. 1988), de la estructura demográfica y reproductiva de las poblaciones (Borza et al. 1991), o la acción combinada de distintos factores (Gaffney et al. 1990).

En el presente estudio, los análisis se condujeron dentro de cepas, sobre poblaciones obtenidas a través de un sistema de cruzamientos que evitó sesgos severos en las frecuencias genotípicas. Sólo algunos alelos mostraron exceso de homocigotos, lo que se explicaría principalmente por variaciones al azar de las frecuencias genotípicas (Punto 3.1.2). Resultados previos en trucha arcoiris muestran que las asociaciones entre el nivel de heterocigosidad y caracteres cuantitativos se manifiestan consistentemente en ellas, en generaciones sucesivas cultivadas artificialmente (Danzmann et al. 1985, 1986, 1987). Los antecedentes sugieren, por

tanto, que la manifestación de dichas correlaciones en esta especie no depende de alteraciones en las frecuencias genotípicas por efecto de selección o de la estructura genético-poblacional.

En dos de las tres cepas estudiadas, los signos de los coeficientes de correlación entre heterocigosidad y los caracteres morfológicos fueron preferentemente positivos. Danzmann et al. (1985, 1986) encontraron un resultado similar al examinar un total de seis variedades. La cepa Americana, que mostró la menor variabilidad genética, presentó un número levemente mayor de coeficientes de correlaciones negativos que positivos, mientras que en las otras dos cepas la tendencia es inversa. Danzmann et al. (1985) no encontraron una relación obvia entre la heterocigosidad en las poblaciones examinadas y la magnitud de los coeficientes de correlación entre tasa de desarrollo y heterocigosidad individual. La baja variabilidad alélica y menor heterocigosidad en la cepa Americana sugieren la ocurrencia de uno o más eventos fundadores (Punto 4.1). De modo que, aunque en forma puramente especulativa, la marcada tendencia a correlaciones negativas en esta cepa podrían atribuirse a incremento de la consanguinidad.

Los antecedentes expuestos indican que las tres cepas examinadas manifiestan las mismas tendencias generales para las correlaciones entre crecimiento y heterocigosidad individual descritas para esta especie. La relevancia

biológica de la única correlación estadísticamente significativa es, sin embargo, discutible. Considerando que se realizaron 18 análisis de correlación entre heterocigosidad y caracteres morfológicos, con un 95% de nivel de significación, se esperaría encontrar una correlación estadísticamente significativa por simple azar. Resulta sugerente, en todo caso, que en la misma cepa el coeficiente de correlación entre heterosigosidad y peso sea relativamente alto ($r = 0,227$). Por otra parte, como se ha expuesto, diversos factores no controlados pueden haber restado significación a las correlaciones. Para resolver este punto sería necesario ampliar el estudio aumentando el número de ejemplares examinados, y realizando un control más riguroso de los factores causantes de error experimental.

4.2.2.- Heterocigosidad y estabilidad de desarrollo:

La homeostasis de desarrollo es la capacidad para compensar los disturbios genéticos o ambientales que ocurren durante el desarrollo y producir un fenotipo determinado (Waddington 1942, Lerner 1954). Esta homeostasis tiene dos componentes: a) canalización o proceso mediante el cual los fenotipos son producidos consistentemente bajo un rango de condiciones genéticas y ambientales, y b) estabilidad del desarrollo, que se refiere a aquellos procesos que aseguran un producto común del desarrollo bajo condiciones específicas (Clarke et al. 1992). Dado que en organismos normalmente

simétricos, las estructuras a ambos lados del individuo estarían bajo el control de los mismos factores genéticos y ambientales, la asimetría fluctuante permite estimar la estabilidad de desarrollo (Clarke et al. 1992).

Los resultados obtenidos en las tres cepas muestran que las asimetrías observadas se distribuyen normalmente con una media de cero (0), lo que corresponde a lo que se ha definido como asimetría fluctuante (AF) (Van Valen 1962).

El número de caracteres asimétricos y la suma de las magnitudes estandarizadas de las asimetrías se correlacionaron significativamente con la heterocigosidad individual en la cepa Kamloops. Ni en la cepa Americana, ni en la cepa Escocesa, se observó asociaciones estadísticamente significativas. El hallazgo de dos correlaciones significativas en 18 análisis realizados es mayor a lo esperado por simple azar, con un nivel de significación del 95% . Ello es consistente con lo observado en otros salmonídeos. En S. salar se han informado reducciones significativas de la magnitud de las asimetrías en caracteres merísticos al incrementarse la heterocigosidad (Blanco et al. 1990). Por otra parte, en 9 cepas de trucha arcoiris estudiadas por Leary et al. (1983, 1984b), sólo dos mostraron correlaciones estadísticamente significativas entre la heterocigosidad individual y el número de caracteres asimétricos.

Las asociaciones positivas entre estabilidad del desarrollo y heterocigosidad en trucha arcoiris se mantienen

dentro de familias de hermanos completos (Leary et al. 1987), lo que sugiere que no se deberían a diferencias en el nivel de consanguinidad entre los individuos con distinta heterocigosidad, como han postulado Ledig et al. (1983). Los híbridos entre cepas de trucha arcoiris, por otra parte, muestran menores asimetrías que las cepas parentales (Ferguson 1986). Sin embargo, el incremento en estabilidad de desarrollo de los híbridos no se correlaciona con una mayor heterocigosidad enzimática, lo que sugiere que los genes que controlan aloenzimas no serían responsables *per se* del fenómeno (Ferguson 1986).

Al margen de la significación estadística, las cepas Escocesa y Kamloops mostraron coeficientes de correlación negativos entre las asimetrías bilaterales y la heterocigosidad. En la cepa Americana, en cambio, se observó la situación inversa. Correlaciones positivas, estadísticamente significativas o no, entre la heterocigosidad aloenzimática y las asimetrías en trucha arcoiris, han sido atribuidas a falta de coadaptación genómica en líneas formadas por hibridización intraespecífica (Leary et al. 1984b). Esta proposición se ve reforzada por la tendencia a correlaciones positivas en híbridos entre cepas (Ferguson 1986). Dada la carencia de antecedentes confiables sobre el origen y manejo de la cepa Americana, esta explicación no se puede excluir. Sin embargo, la reducida heterocigosidad detectada sugiere que ella no ha sido objeto de hibridación reciente y que las correlaciones

positivas no se explicarían por esta causa. Una alternativa más probable sería un incremento de la consanguinidad debido a efectos fundadores o endogamia (Punto 4.1).

Se ha postulado que la frecuencia y magnitud de las asimetrías bilaterales en *O. mykiss* se correlacionan negativamente con la tasa de desarrollo (Allendorf et al. 1983, Ferguson 1986). De acuerdo a esta proposición, los ejemplares con tasas de crecimiento superior tendrían una menor probabilidad de sufrir "accidentes" en el período crítico de diferenciación en que se fijan las asimetrías de las respectivas estructuras (Danzmann et al. 1986). De este modo, la expresión de variantes alélicas en loci que afectan la velocidad de crecimiento, como el *Pgm1-t* que controla la expresión de la enzima PGM1 en el hígado (Allendorf et al. 1983), puede afectar la detección de correlaciones entre la heterocigosidad y asimetría fluctuante. Sin embargo, la condición homocigota para un alelo nulo del locus estructural *Pgm1-s* se asocia con un mejor crecimiento pero no con menores asimetrías (Ferguson e Ihssen 1991). Las cepas Escocesa y Kamloops difieren en crecimiento promedio, pero no en el número medio de asimetrías. De este modo, las diferencias en crecimiento entre cepas no afectaron el número de asimetrías.

La edad a la que se mide el carácter, en cambio, no tendría un efecto relevante en el presente estudio, ya que con excepción de la longitud del ojo, los rasgos bilaterales considerados se fijan tempranamente en el desarrollo embrio-

nario (Leary et al. 1984a).

Los datos expuestos muestran la existencia de asociación entre la heterocigosidad aloenzimática y el número o la magnitud global de las asimetrías en la cepa Kamloops. Los coeficientes de correlación para estos dos estimadores de la simetría bilateral en la cepa Escocesa son altos, aunque no estadísticamente significativos. Esto puede deberse a un tamaño muestral insuficiente o a que el índice para estimar la asimetría no es suficientemente sensible (Palmer y Strobeck 1986) antes que a la ausencia de asociación. Podemos concluir, por lo tanto, que en ambas cepas existe una marcada tendencia a incrementarse la estabilidad de desarrollo en los individuos más heterocigotos.

4.2.3.- Varianza de ambiente especial y variabilidad de los caracteres:

Soulé (1982) y Soulé y Cuzin-Roudy (1982) han postulado la existencia de una correlación negativa entre el coeficiente de variación (CV) y la heredabilidad de un carácter morfológico. Ellos argumentan que un alto valor de CV indica una mayor contribución de la varianza ambiental y por lo tanto baja heredabilidad. La asimetría fluctuante, como se ha expresado anteriormente, refleja el efecto de accidentes que alteran el programa ontogenético del individuo, es decir, de uno de los componentes de la varianza ambiental, la varianza de ambiente específico (V_{Es}) (Falconer 1981). Su magni-

tud puede ser estimada como $1-R$, en que R corresponde a la repetibilidad o fracción de varianza fenotípica del carácter explicada por factores genéticos y de ambiente permanente (Falconer 1981).

Los resultados del análisis de la varianza fenotípica para caracteres bilaterales muestran que R varía entre rasgos dentro de cepas y entre cepas para un mismo carácter. Entre las variedades de trucha examinadas se aprecia, sin embargo, un patrón similar en la relación de magnitudes de R entre rasgos. Esto sugiere que algunos de los rasgos bilaterales considerados, son relativamente más susceptibles a sufrir alteraciones accidentales durante el desarrollo que otros. Por otra parte, existen diferencias entre cepas en la capacidad de tamponar el efecto de los factores causantes de dichas alteraciones en un mismo carácter. Las tres cepas mostraron niveles de heterocigosidad similares para los loci estructurales examinados, de modo que este factor no da cuenta de las diferencias observadas.

Si la variabilidad interindividual y la asimetría fluctuante fuesen determinadas por los mismos factores ambientales o genéticos, debería esperarse que el coeficiente de variación entre individuos se correlacionara positivamente con R . Esto no se observa en ninguna de las tres cepas estudiadas, lo que indicaría que la asimetría fluctuante y la variación interindividual responden a factores genéticos y/o ambientales al menos parcialmente distintos.

4.3.- Herencia de la variación en caracteres cuantitativos:

4.3.1.- Heredabilidad de caracteres morfológicos:

La heredabilidad estimada para el peso a los 6 meses de edad (180 días) en el presente estudio resultó levemente inferior al informado por Gall y Huang (1988) para el peso a los 4 meses (120 días) y a los 5 meses por von Limbach (1970) pero superior a otras estimaciones a edades próximas (Aulstad et al. 1972, Kinkaid et al 1977, Rafstie 1980, Jonasson 1993). Por otra parte, la heredabilidad estimada para la longitud es muy similar a la informada por Jonasson (1993) y superior a la encontrada por Aulstad et al.(1972).

Las heredabilidades del número de rayos de las aletas pares (pectorales y pélvicas) mostraron una marcada diferencia al ser estimadas a través de los componentes de machos o hembras de la varianza fenotípica. Dado que la estimación del componente hembras de la varianza fenotípica se realizó en base a la covarianza entre hermanos completos, ella incluye varianza genética de dominancia, de efectos maternos y de ambiente común además de la varianza genético-aditiva (Falco-ner 1981). Es decir, los resultados indican que la variación del número de rayos en las aletas pares está condicionada por posible efectos ambientales y de dominancia, además de factores genético-aditivos. Leary et al. (1985a) no encontraron evidencias de efectos maternos en estos rasgos al estimar la heredabilidad de ellos en base a correlaciones

entre padres e hijos, y criando juntas las progenies de las distintas parejas. En nuestro experimento las familias se mantuvieron en canastillos separados, de modo que la covarianza entre hermanos completos puede contener una importante contribución de ambiente común. La heredabilidad para estos rasgos estimada por el componente machos indicaría que el número de rayos de las aletas pélvicas, a diferencia del resto de los caracteres considerados, es controlado por una moderada variación genética aditiva. Este resultado es marcadamente distinto del informado por Leary et al. (1985a) para este rasgo, quien encontró una heredabilidad muy alta ($h^2 = 0,84$) y similar a la estimada en base al componente hembras de la varianza.

Inesperadamente, las estimaciones de heredabilidad para la longitud estándar, longitud del ojo y del número de branquispinas del primer arco branquial con los componentes hembras son inferiores a las obtenidas a través del componente machos. Este resultado es difícil de explicar, excepto sobre la base de la existencia de factores que reducen la covarianza entre hermanos completos. Si el desarrollo de los rasgos es fuertemente afectado por competencia dentro de las familias, y ella opera en forma similar sobre las progenies de las distintas hembras, se esperaría una disminución relativa de la covarianza entre hermanos completos respecto de los medios-hermanos. Ello puede dar cuenta de los resultados para la longitud estándar y posiblemente la longitud del

ojo. Sin embargo, no es evidente la forma en que pueda afectar al número de branquispinas.

Existen evidencias de que la heterocigosidad en genes que controlan aloenzimas de la madre puede afectar caracteres como la estrategia reproductiva de la progenie (Gajardo y Beardmore 1989). Dado que los caracteres merísticos considerados se fijan tempranamente en el desarrollo ontogenético (Allendorf et al. 1983), resulta razonable suponer la posible ocurrencia de efectos maternos afectando su variabilidad. Las diferencias en las estimaciones de la heredabilidad usando los componentes de machos y hembras sugieren que hay efectos maternos involucrados en la determinación de los caracteres considerados. La ausencia de correlaciones entre la heterocigosidad de la madre y el promedio de sus respectivas progenes sugiere que ellos no estarían relacionados en forma significativa con el fenotipo aloenzimático de las hembras.

El análisis de la varianza no mostró efectos significativos para el componente de heterocigosidad aloenzimática de los padres para las características consideradas. La proporción de variabilidad explicada por este factor fue en todos los casos igual o inferior a 1%. No obstante, para algunos rasgos el componente machos tiene un efecto estadísticamente significativo.

Las heredabilidades estimadas con el componente machos de la varianza fenotípica, sin discriminar los machos

por su heterocigosidad (penúltima columna Tabla 25), muestran diferencias importantes respecto de los resultados estimados discriminando la contribución de la heterocigosidad. Ello sugiere que la heterocigosidad de los machos afecta la magnitud de la varianza genético aditiva en estos caracteres. Esta contribución puede ser positiva o negativa según el rasgo. La misma comparación hecha para las heredabilidades calculadas con el componente hembras mostró diferencias iguales o menores al 6%, lo que excluye la posibilidad de que los resultados sean un artefacto del análisis estadístico.

4.3.2.- Heredabilidad de las asimetrías bilaterales:

La heredabilidad de la magnitud de las asimetrías bilaterales mostró escasa o ninguna variabilidad genética aditiva para este carácter ($h^2_s = -0,12$ a $0,11$). Las estimaciones de heredabilidad hechas con el componente hembras (h^2_D) fueron mayores que usando el componente machos, excepto para las asimetrías en el número de rayos de las aletas pélvicas y número de asimetrías. Ello indica el efecto de factores ambientales (efectos maternos o de ambiente común) o de dominancia genética en la variabilidad de las asimetrías de estos caracteres. Heredabilidades similarmente bajas para asimetrías bilaterales se han encontrado en estudios previos en trucha arcoiris (Leary et al. 1985a), en Drosophila melanogaster (Mather 1953, Reeve 1960) y para la dentadura humana (Baillit et al. 1970). Sin embargo, en D. melanogaster se ha

obtenido respuesta en experimentos de selección para incrementar o reducir las asimetrías (Mather 1953, Reeve 1960, Bradley 1980), lo que indica la existencia de variabilidad genética. Experimentos en la mosca australiana de las ovejas (Lucilia cuprina) sugieren la existencia de un fuerte componente de dominancia en la determinación de la estabilidad de desarrollo en esta especie (Clarke y McKenzie 1987). Estos resultados son consistentes con la idea que la estabilidad de desarrollo es afectada por variación genética de dominancia (Leary et al. 1985a).

La heterocigosidad de los machos no mostró efectos significativos sobre la magnitud, ni sobre el número de las asimetrías. Sin embargo, las heredabilidades estimadas con el componente machos, separado el efecto del componente heterocigosidad, difieren de las calculadas sin discriminar los machos por su heterocigosidad. Dado que el componente de la varianza debida a machos estima sólo 1/4 de la varianza genética aditiva (Falconer 1981), es esperable que diferencias pequeñas en ella afecten notablemente las estimaciones de heredabilidad.

4.4.- Heterocigosidad y variabilidad morfológica:

Los resultados del presente trabajo muestran que la base hereditaria de la variabilidad inter- e intraindividual en los caracteres morfológicos responden a distintos mecanismos genéticos. Mientras la determinación de los caracteres

morfológicos posee un importante componente de variación genética aditiva, las diferencias en asimetría fluctuante se deberían fundamentalmente a factores ambientales o genéticos no aditivos.

Las repetibilidades estimadas sugieren que la capacidad para compensar los factores aleatorios causantes de las asimetrías difiere entre cepas y entre rasgos dentro de ellas. Estas diferencias no parecen relacionadas con la media, ni con la variabilidad relativa interindividual del carácter (CV). Para explicar reducciones en la simetría bilateral en híbridos entre cepas de trucha arcoiris (Ferguson 1986) y salmón rosado (Gharret y Smoker 1991), o la correlación positiva entre el número de loci heterocigotos y la asimetría bilateral (Leary et al. 1984b), se ha invocado la pérdida de coadaptación genética. Por otra parte, mayores niveles de asimetría en algunos experimentos se asocian con un aumento en la consanguinidad (Clarke et al. 1992). Los cambios en la estructura genética poblacional que acompañan la adquisición de resistencia a insecticidas en la mosca de las ovejas de Australia, causan un incremento inicial en las asimetrías bilaterales, pero la estabilidad de desarrollo tiende a recuperarse al cabo de algunas generaciones, por la ocurrencia de selección direccional (Clarke y McKenzie 1987). En su conjunto, estos resultados pueden explicarse como efecto del rompimiento de complejos genéticos coadaptados por exogamia, endogamia o selección. Ello sugiere que el balance

génico interno puede jugar un rol importante sobre los niveles de asimetría fluctuante. Es razonable suponer que, luego de un evento fundador, cepas mantenidas con escasa o ninguna migración por varias generaciones tiendan a alcanzar, por selección direccional, un balance particular para los factores genéticos que inciden en la estabilidad de desarrollo. Dicho balance estará condicionado por el acervo genético de la población fundadora y los eventos históricos que afecten las frecuencias alélicas durante su desarrollo. Así, se esperaría que distintas cepas exhiban distinta capacidad para tamponar los factores causantes de asimetría fluctuante.

La desagregación del componente de heterocigosidad en loci alozímicos de los machos mostró un claro efecto sobre las estimaciones de la heredabilidad de los caracteres bilaterales considerados, y un efecto menor sobre las estimaciones de las heredabilidades de las respectivas asimetrías. Estos resultados apoyan la hipótesis de Chakraborty y Ryman (1983) para explicar las correlaciones entre variabilidad genética en los electromorfos y caracteres cuantitativos por efectos genéticos aditivos. Sin embargo, ella no explica satisfactoriamente la asociación entre la heterocigosidad detectada electroforéticamente y las asimetrías bilaterales. De los cuatro caracteres bilaterales examinados sobre las 34 familias de hermanos completos ($N = 1020$), sólo el número de rayos de las aletas pectorales se correlacionó significati-

vamente ($p < 0,05$), pero en forma negativa, con la talla de los peces. Es decir, la tasa de crecimiento no mostró efecto significativo sobre la magnitud media de las asimetrías. De este modo, las eventuales correlaciones entre heterocigosidad y asimetría fluctuante no podrían ser explicadas como una consecuencia secundaria del efecto genético aditivo de la heterocigosidad sobre la variación del carácter.

Los antecedentes expuestos, permiten concluir que las correlaciones entre heterocigosidad en genes estructurales que permiten la expresión de aloenzimas y la variación de caracteres morfométricos podrían ser explicadas por efectos genéticos aditivos. En cambio, las asimetrías se asociarían fundamentalmente con efectos ambientales, de dominancia y el establecimiento de un determinado balance genético. De este modo, las correlaciones entre heterocigosidad aloenzimática y asimetría fluctuante podrían ser explicadas por efectos de dominancia.

Los antecedentes expuestos sugieren fuertemente que las correlaciones entre heterocigosidad aloenzimática y crecimiento responden a mecanismos distintos de los que determinan las correlaciones entre heterocigosidad y estabilidad de desarrollo. Algunas evidencias indican que la estabilidad de desarrollo estaría fuertemente favorecida por la selección natural (Clarke y McKenzie 1987, Leary et al. 1985a). La acción de selección direccional conduce a agotar la variabilidad genética aditiva y el establecimiento de

dominancia direccional (Leary et al. 1985). La mayor respuesta a la selección para incrementar las asimetrías en las quetas esternopleurales en Drosophila (Reeve 1960), apoya la existencia de dominancia para la estabilidad de desarrollo.

Si suponemos que los genes que controlan aloenzimas son directamente responsables de las correlaciones entre heterocigosidad y estabilidad de desarrollo, ellos deberían mostrar escasa variabilidad, por efecto de selección. Por el contrario, estos genes normalmente muestran importantes niveles de variabilidad (Lewontin 1974).

Por otra parte, las asociaciones entre heterocigosidad y crecimiento han sido explicadas por efecto de sobredominancia (Mitton y Grant 1984). Esta hipótesis ha sido cuestionada ya que si la velocidad de desarrollo tiene un valor positivo sobre adecuación biológica, debería esperarse un exceso de heterocigotos en la población y una distribución de las frecuencias alélicas en forma de campana o W (Nei 1987). Ninguna de estas condiciones se dan en las especies estudiadas.

Por las razones expuestas, diversos autores se han adherido al modelo de sobredominancia asociativa para explicar las correlaciones entre heterocigosidad crecimiento o estabilidad de desarrollo (Ej. Leary et al. 1984, Danzmann et al. 1985, 1986, Nei 1987, Zourus y Foltz 1987). Ella supone la existencia de genes deletereos recesivos en desequilibrio de ligamiento con marcadores aloenzimáticos. En

estas condiciones, es posible demostrar que se genera un efecto de sobredominancia para el marcador (Ohno 1971). Simulaciones en computador indican que la sobredominancia asociativa produce además alguna estabilidad en los polimorfismos neutrales (Sved 1972).

Los resultados obtenidos en esta tesis, son concordantes con esta hipótesis, ya que ella puede explicar el efecto de la heterocigosidad sobre la estabilidad de desarrollo y el crecimiento de los peces, por una parte, y la alta variabilidad genética observada, por otra.

CONCLUSIONES

De acuerdo con los resultados de este trabajo y los antecedentes bibliográficos revisados, podemos concluir que:

- 1.- Las cepas de trucha empleadas muestran claras diferencias en las frecuencias alélicas y en caracteres cuantitativos, pero la magnitud de la variación se encuentra dentro de los márgenes descritos para la especie.
- 2.- La cepa Americana sufre una marcada reducción de variabilidad alélica, atribuible a uno o más eventos fundadores.
- 3.- No existen evidencias concluyentes de la existencia de correlaciones entre la heterocigosidad aloenzimática y crecimiento o magnitud de caracteres morfológicos en las tres cepas de trucha arcoiris examinadas.
- 4.- La heterocigosidad aloenzimática se correlaciona positivamente con la estabilidad de desarrollo en la cepa Kamloops, pero no en las otras dos cepas. Sin embargo, en la cepa Escocesa existe una marcada tendencia en el mismo sentido que en la cepa Kamloops.

5.- La variabilidad interindividual responde, al menos parcialmente, a factores genéticos y ambientales distintos a lo causantes de asimetría bilateral.

6.- En trucha arcoiris existe variabilidad dentro y entre cepas en la capacidad de tamponar los factores causantes de asimetría fluctuantes.

7.- En la cepa Americana de trucha arcoiris la variación en los caracteres morfométricos y merísticos estudiados, con la excepción del número de rayos en las aletas pélvicas, son controlados en forma importante por variación genética aditiva.

8.- En la cepa Americana de trucha arcoiris, la asimetría fluctuante estaría controlada fundamentalmente por variación debida a causas ambientales o genéticas no aditivas.

9.- El nivel de heterocigosidad aloenzimática de los machos afecta las estimaciones de la proporción de varianza fenotípica debida a causas genético-aditivas.

10.- Los resultados obtenidos son mejor explicados al suponer que las correlaciones entre heterocigosidad aloenzimática y los caracteres cuantitativos se deben a sobredominancia asociativa que por efecto directo de los genes que controlan aloenzimas.

LITERATURA CITADA:

- Allendorf, F.W., K.L. Knudsen & R.F. Leary. 1983. Adaptive significance of differences in the tissue-specific expression of a phosphoglucomutase gene in rainbow trout. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 80:1397-1400.
- Allendorf, F.W., N. Mitchell, N. Ryman & G. Stahl. 1977. Isozyme loci in brown trout (Salmo trutta L.): detection and interpretation from population data. Hereditas 86:179-180.
- Allendorf, F.W. & S.R. Phelps. 1981. Isozymes and the preservation of genetic variation in salmonid fishes. Ecol. Bull. (Stockolm) 34:37-52.
- Allendorf, F.W. & N. Ryman. 1987. Genetic management of hatchery stocks. En: Population genetics & fishery management. N. Ryan & F. Utter Eds. Washington Sea Grant Program. Univ. of Washington Press. Seattle. 141-159.
- Allendorf, F.W. & F.M. Utter. 1979. Population genetics. En: Fish Physiology. Vol 8. W.S. Hoar, D.J. Randall & R. Brett Eds. Acad. Press. New York. NY 407-454.
- Aulstad, D., T. Gjedrem & H. Skjervold. 1972. Genetic and environmental sources of variation in length and weight of rainbow trout (Salmo gairdneri). J. Fish.

- Res. Board. Can. 29:237-241.
- Bailey, G.S., A.C. Wilson, J.E. Halver & C.L. Johnson. 1970. Multiple forms of supernatant malate dehydrogenase in salmonid fishes. J. Biol. Chem. 245:5927-5940.
- Bailit, H.L., P.L. Workman, J.D. Niswander & J.C. MacLean. 1970. Dental asymmetry as an indicator of genetic and environmental conditions in human populations. Hum. Biol. 42:626-638.
- Basulto, S. 1969. ¿Hay o no hay salmones en los ríos chilenos?. Orbita 2:77-84.
- Beaumont, A.R., C.M. Beveridge & M.D. Budd. 1983. Selection and heterozygosity within single families of the mussel Mytilus edulis (L.). Mar. Biol. Lett. 4:151-161.
- Beaumont, A.R., C.M. Beveridge, E.A. Barnett, M.D. Budd & M. Smyth-Chamosa. 1988. Genetic studies of laboratory reared Mytilus edulis. I. Genotype specific selection in relation to salinity. Heredity 61:389-400.
- Becker, W.A. 1984. Manual of quantitative genetics. Academic Enterprises. Pullman. U.S.A. 190 pp.
- Berg, W.J. & G.A.E. Gall. 1988. Gene flow and genetic differentiation among California coastal rainbow trout populations. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45:122-131.
- Billard, R. 1977. Utilization d'un système tris-glicolle pour tamponner le diluent d'insemination pour truite.

- Bull. Fr. Piscic. 264:102-112.
- Blanco, G., J.A. Sánchez, E. Vázquez, E. García & J. Rubio. 1990. Superior developmental stability of heterozygotes at enzyme loci in Salmo salar L. *Aquaculture* 84:199-209.
- Borza, P., M. Zainuri & B. Delay. 1991. Heterozygote deficiency and population structure in the bivalve Ruditapes decussatus. *Heredity* 66:1-8
- Bradley, B.P. 1980. Developmental stability of Drosophila melanogaster under artificial and natural selection in constant and fluctuating environments. *Genetics* 5:1033-1042.
- Campos, H. 1981. Historia de la introducción de Salmonideos en Chile, Argentina y Nueva Zelanda. Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción. Subsecretaría de Pesca. 13-21.
- Chakraborty, R., 1981. The distribution of the number of heterozygous loci in an individual in natural populations. *Genetics* 98:461-466.
- Chakraborty, R., 1987. Biochemical heterozygosity and phenotypic variability of polygenic traits. *Heredity* 59: 19-28.
- Chakraborty, R. & N. Ryman, 1983. Relationship of mean and variance of genotypic values with heterozygosity per individual in a natural population. *Genetics* 103: 149-152.

- Chakraborty, R. & O. Leimar 1987. Genetic variation within subdivided population. En: Population genetics & fishery management. N. Ryan & F. Utter Eds. Washington Sea Grant Program. Univ. of Washington Press. Seattle. 89-120.
- Clarke, G.M. & J.A.McKenzie. 1987. Developmental stability of insecticide resistant phenotypes in bowfly; a result of canalizing natural selection. Nature 325:345-346.
- Clarke, G.M., B.P. Oldroyd & P. Hunt. 1992. The genetic basis of developmental stability in Apis mellifera: Heterozygosity versus genetic balance. Evolution 46:753-762.
- Clayton, J.W. & D.N. Tretiak. 1972. Amino citrate buffer for pH control in starch gel electrophoresis. J. Fish. Res. Board. Can. 29:1169-1172.
- Cockerham, C.C. 1969. Variance of gene frequencies. Evolution 23: 72-84.
- Cockerham, C.C. 1973. Analyses of gene frequencies. Genetics 74:679-700.
- Crandell, P.A. & G.A.E. Gall. 1993. The genetics of body weight and its effect on early maturity based on individually tagged rainbow trout (Oncorhynchus mykiss) Aquaculture 117:77-93.
- Danzmann, R.G., M.M. Ferguson, & F.W. Allendorf. 1985. Does the enzyme heterozygosity influence developmental

- rate in rainbow trout?. Heredity 56:417-425.
- Danzmann, R.G., M.M. Ferguson, F.W. Allendorf & K.Knudsen. 1986. Heterozygosity and developmental rate in a strain of rainbow trout (Salmo gairdneri). Evolution 40:86-93.
- Danzmann, R.G., M. Ferguson & F. Allendorf. 1987. Heterozygosity and oxygen-consumption rates as predictors of growth and developmental rate in rainbow trout. Physiol. Zool. 60:211-220.
- Díaz, N. 1986. Variabilidad proteica en poblaciones de truchas de Santiago. XIX Reunión anual de la Sociedad de Genética de Chile. Santiago. Chile.
- Diehl, W.J. & R.K. Koehn. 1985. Multiple-locus heterozygosity, mortality, and growth in a cohort of Mytilus edulis. Mar. Biol. 88:265-271.
- Falconer, D.S. 1981. Introduction to quantitative genetics. 2nd Longman House, Burnt Mill, Harlow, Essex, UK. 339 pp.
- Ferguson, M.M. 1986. Developmental stability of rainbow trout hybrids: genomic coadaptation or heterozygosity?. Evolution 40:323-330.
- Ferguson, M.M., R.G. Danzmann & F.W. Allendorf. 1985. Developmental divergence among hatchery strains of rainbow trout (Salmo gairdneri). I. Pure strains. Can. J. Genet. Cytol. 27:289-297.
- Ferguson, M.M. & L.R. Draushchak. 1990. Disease resistance

and enzyme heterozygosity in rainbow trout. *Heredity* 64:413-417.

Ferguson , M.M. & P.I. Ihssen. 1991. Distribution and phenotypic correlates of variation at enzyme coding loci in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) from the lower laurentian great lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48:1308-1315.

Ferguson , M.M., P.I. Ihssen & J.D. Hynes. 1991. Are cultured stocks of brown trout (*Salmo trutta*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) genetically similar to their source populations? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48(Suppl.1): 118-123.

Foltz. D.S. 1986. Null alleles as possible causes of heterozygote deficiencies in the oyster *Crassostrea virginica* and other bivalves. *Evolution* 40:869-870.

Gaffney, P.M. 1990. Enzyme heterozygosity, growth rate, and viability in *Mytilus edulis*: another look. *Evolution* 44:204-210.

Gaffney, P.M. & T.M. Scott. 1984. Genetic heterozygosity and production traits in natural and hatchery populations of bivalves. *Aquaculture*. 42:289-302.

Gaffney, P.M., T.M. Scott, R.K. Koehn & W.J. Diehl. 1990. Interrelationships of heterozygosity, growth rate and heterozygote deficiencies in the coot clam, *Mulinia lateralis*. *Genetics*. 124:687-699.

- Gajardo, G.M. & J.A. Beardmore. 1989. Ability to switch reproductive mode in Artemia is related to maternal heterozygosity. Marine. Prog. Ser. 55:191-195.
- Gall, G.A.E. 1975. Genetic of reproduction in domesticated rainbow trout. J. Anim. Sci. 40:19-28.
- Gall, G.A.E. & P.A. Crandell. 1992. The rainbow trout. Aquaculture 100:1-10
- Gall, G.A.E & N. Huang. 1988. Heritability and selection schemes for rainbow trout: body weight. Aquaculture 73:43-56.
- Gavilán, J.F., F Alay y J. Cabello. 1991. Contribución al conocimiento genético de P.trucha y O. mykiss presentes en los lagos Icalma y Galletue del alto Bio-bio. Arch. Biol. Med. Exper. 24:R468.
- Gavilán, J.F., F Alay, H. Campos y J. Cabello. 1993. Estudio electroforético de poblaciones de Percichthys trucha (Percichthyidae) y Oncorhynchus mykyss (Salmonidae) presentes en la hoya hidrográfica del Río Bío-Bío. Reunión Anual de la Sociedad de Genética de Chile. Santiago, Chile.
- Gentili, M.R. & A.R. Beaumont. 1988. Environmental stress, heterozygosity, and growth rate in Mytilus edulis L. J. Exper. Mar. Biol. Ecol. 120:145-153.
- Gharrett, A.J. & W.W. Smoker. 1991. Two generations of hibryds between even- and odd-year pink salmon (Oncorhynchus gorbucha): A test for outbreeding

- depression?. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48:1744-1749.
- Gile, S.R. & M.M. Ferguson. 1990. Crossing methodology and genotypic diversity in a hatchery strain of rainbow trout (Oncorhynchus mykiss). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47:719-724.
- Gjerde, B. 1984. Variation in semen production of farmed Atlantic salmon and Rainbow trout. Aquaculture 40:109-114.
- Hernández, J.L. & B.S. Weir. 1989. A disequilibrium coefficient approach to Hardy-Weinberg testing. Biometrics 45:53-70.
- Hershberger, W.K. 1992. Genetic variability in rainbow trout populations. Aquaculture 100:51-71.
- Huet, M. 1975, Textbook of fish culture. Breeding and cultivation of fish. Fishing News Books Ltd. England. pp 71.
- Jonasson, J. 1993. Selection experiments in salmon ranching. I. Genetic and environmental sources of variation in survival and growth in freshwater. Aquaculture 109:225-236.
- Kacser, H. & J.A. Burns. 1981. The molecular basis of dominance. Genetics 97:639-666.
- Kempthorne, O. 1969. An introduction to genetic statistics. The Iowa State University Press. Ames, Iowa. U.S.A. 545PP.

- Kinkaid, H.L., W.R. Bridges & B. von Limbach. 1977. Three generations of selection for growth rate in fall spawning rainbow trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* 106:621-629.
- Klontz, G.W. 1978. Kamloops trout: The "Aberdeen Angus" of the fish world. *Salmonid* II(4):22-23.
- Koehn, R.K. & P.M. Gaffney. 1984. Genetic heterozygosity and growth rate in Mytilus edulis. *Mar. Biol.* 82:1-7.
- Koehn, R.K. 1990. Heterozygosity and growth in marine bivalves: comments on the paper by Zourus, Romero-Dorey, and Mallet (1988). *Evolution* 44:213-216.
- Koehn, R.K., W.J. Diehl & T.M. Scott. 1988. The differential contribution by individual enzymes of glycolysis and protein catabolism to the relationship between heterozygosity and growth rate in the clam, Mulinia lateralis. *Genetics* 118:121-130.
- Koehn, R.K. & B.L. Bayne. 1989. Toward a physiological and genetical understanding of the energetics of the stress response. *Biol. J. Linn. Soc.* 37:157-171.
- Koljonen, M. 1986. The enzyme gene variation of ten Finnish rainbow trout strains and the relation between growth rate and mean heterozygosity. *Aquaculture* 57:253-260.
- Krueger, C.C. & B. May. 1987. Genetic comparison of naturalized rainbow trout populations among Lake Superior tributaries: Differentiation based on allozyme data. *Trans. Am. Fish. Soc.* 116:795-806.

- Leary, R. F., F. W. Allendorf & K. L. Knudsen. 1983. Developmental stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout. *Nature* 301:71-72.
- Leary, R.F., F.W. Allendorf & K.L. Knudsen. 1984a. Major morphological effects of a regulatory gene: *Pgm1-t* in the rainbow trout. *Molec. Biol. Evol.* 1:183-194.
- Leary, R.F., F.W. Allendorf & K.L. Knudsen. 1984b. Superior developmental stability of heterozygotes at enzyme loci in salmonid fishes. *Am. Nat.* 124:540-551.
- Leary, R.F., F.W. Allendorf & K.L. Knudsen. 1985a. Inheritance of meristic variation and the evolution of developmental stability in rainbow trout. *Evolution* 39:308-314.
- Leary R.B., F.W. Allendorf, K.L. Knudsen & G.H. Thorgaard. 1985b. Heterozygosity and developmental stability in gynogenetic diploid and triploid rainbow trout. *Heredity* 54:219-225.
- Leary, R.F., F.W. Allendorf & K.L. Knudsen. 1985c. Developmental instability as an indicator of loss of genetic variation in hatchery trout. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 114:222-227.
- Leary R.B., F.W. Allendorf & K.L. Knudsen. 1987. Differences in inbreeding coefficients do not explain the association between heterozygosity at allozyme loci and developmental stability in rainbow trout. *Evolution*, 41:1413-1415.

- Ledig, F.T., R.P. Guries & B.A. Bonefeld. 1983. The relation of growth to heterozygosity in pitch pine. *Evolution* 37:1227-1238.
- Lerner, I.M. 1954. *Genetic homeostasis*. Oliver and Boyd, London. U.K.
- Lewontin, R.C. 1974. *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia University Press. N.Y.
- Liskaukas, A.P. & M.M. Ferguson. 1991. Genetic variation and fitness: a test in a naturalized population of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48:2152-2162.
- MacCrimmon, H.R. 1971. World distribution of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 28:663-704.
- Mallet, A.L., E. Zourus, K.E. Gartner-Kepay, K.R. Freeman & L.M. Dickie. 1985. Larval viability and heterozygote deficiency in populations of marine bivalves: evidences from pair mating of mussels. *Mar. Biol.* 87:165-172.
- Mallet, A.L., E. Zourus, K.E. Gartner-Kepay & K.R. Freeman. 1986. Genetics of growth in blue mussels: Family and enzyme-heterozygosity effects. *Mar. Biol.* 92:475-482.
- Mardones, A. & R. Vega. 1993. Ovas, alevines y smolts: las necesidades de Chile. *Aquanoticias Internacional* 5:6-15.

- Mather, K. 1953. Genetical control of stability in development. *Heredity* 7:297-336.
- May, B., J.E. Wright & K.R. Johnson. 1982. Joint segregation of biochemical loci in Salmonidae. Linkage association in salmonidae including data from rainbow trout (Salmo gairdneri). *Biochem. Gen.* 20:29-40.
- Méndez & Munita. 1989. *Salmonicultura en Chile*. Fundación Chile. 38-49.
- Mitton, J. B., & M. C. Grant. 1984. Association among protein heterozygosity, growth rate and developmental homeostasis. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 479-499.
- Mitton, J. B., & B.A. Pierce. 1980. The distribution of individual heterozygosity in natural populations. *Genetics* 95:1043-1054.
- Moller, D. G. Naevdal, M. Holm & R. Leroy. 1979. Variation in growth rate and age at sexual maturity in rainbow trout. In: *Advances in Aquaculture*. T.V.R. Pillay and W.A. Dill Eds. Fishing News Books, Farnham, Surrey, England.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *Am. Nat.* 106:283-292
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Natl. Acad. Sci U.S.A.* 70:3321-3323.

- Nei, M. 1977. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann. Hum. Gen.* 41:225-233.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from small number of individuals. *Genetics* 89:583-590.
- Nei, M. 1987. *Molecular evolutionary genetic*. Columbia University Press. N.Y. 512pp.
- Nevo, E. 1988. Genetic diversity in nature: Patterns and theory. *En. Evolutionary biology*. M.K. Hecht & B. Wallace Eds. Plenum. Publ. Corp. 217-246.
- Ohno, S., J. Muramoto, J. Klein & N.B. Atkin. 1969. Diploid-tetraploid relationship in clupeoid and salmonid fish. *En: Chromosomes today*. Vol II. C.D. Darlington & K.R. Lewis (Eds.). Oliver and Boyd, Edimburg. 139-142.
- Otha, T. 1971. Associative overdominance caused by linked detrimental mutations. *Genet. Res.* 18:277-286.
- Paaver, T.K. 1988. Electrophoretic variation of protein and genetic characteristics of rainbow trout, Salmo gairdneri, strains groups and stocks reared in the USSR. *J. Ichthyology* 28:25-31.
- Palmer, A.R. & C. Strobeck. 1986. Fluctuating asymmetry: Measurement, analysis, patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:391-421.

- Parsons, P.A. 1992. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. *Heredity* 68:361-364.
- Pecon Slatery, J., R.A. Lutz & R.C. Vrijenhoek. 1993. Repeatability of correlations between heterozygosity, growth and survival in a natural population of the hard clam Mercenaria mercenaria L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 165:209-224.
- Peirce, B.A. & J.B. Mitton. 1982. Allozyme heterozygosity and growth in the tiger salamander, Ambistoma tigrinum. *J. Hered.* 73:250-253.
- Rafstie, T. 1980. Genetic and environmental sources of variation of body weight and length of rainbow trout fingerlings. *Aquaculture* 19:351-357.
- Reeve, E.C.R. 1960. Some genetic tests on asymmetry of sternopleural chaeta in *Drosophila*. *Genet. Res.* 1:151-172.
- Reisenbichler, R.R. & S.R. Phelps. 1989. Genetic variation in steelhead (Salmo gairdneri) from north coast of Washington. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46:66-73.
- Ridgway, G.J., S.W. Sherburne and R.D. Lewis. 1970. Polymorphism in the esterase of Atlantic herring. *Trans. Am. Fish. Soc.* 99:147-151.
- Rolán, E.A. 1993. Estructura genética y selección sexual en poblaciones naturales de dos especies gemelas del género Littorina. Tesis. Univ. Santiago de

- Compostela. España. 210 pp.
- Shaklee, J.B., F.W. Allendorf, D.C. Morizot & G.C. Whitt. 1990. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119:2-15.
- Shaw, C.R. & R. Prasad. 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes - A compilation of recipes. *Biochem. Genet.* 4:297-320.
- Siciliano, M.J. & C.R. Shaw. 1976. Separation and visualization of enzymes on gels. In I. Smith. Ed.. *Chromatographic and electrophoretic techniques*, 4th. ed., W. Heinemann, Lond. 185-209.
- Smouse, P.E. 1986. The fitness consequence of multiple locus heterozygosity under the multiplicative overdominance and inbreeding depression models. *Evolution* 40:946-957.
- Sokal R.R. & F.J. Rohlf. 1969. *Biometry*. W.H. Freeman and Company. San Francisco. 776pp.
- Soulé, M.E. 1982. Allomeric variation. 1. The theory and some consequences. *Am. Nat.* 120:751-764.
- Soulé, M.E. & J. Cuzin-Roudy. 1982. Developmental instability of extreme phenotypes. *Am. Nat.* 120:765-786.
- Sved, J.A. 1972. Heterosis at the level of the chromosome and at the level of the gene. *Teor. Popul. Biol.* 3:491-506.

- Teska W.R., M.H. Smith & J.M. Novak. 1990. Food quality, heterozygosity, and fitness correlates in Peromyscus polionotus. *Evolution* 44:1318-1325.
- Thiriote-Qiévieux, C. 1986. Etude de l'aneuploidie dans différents naissains d'Ostreidae (Bivalvia). *Genetica* 70:225-231.
- Tracey, M.L., N.F. Bellet & C.D. Gravem. 1975. Excess allozyme homozygosity and breeding population structure in the mussel Mytilus californianus. *Mar. Biol.* 32:303-311.
- Uribe, J.C. 1988. Producción de alevines de salmón. En: E. Uribe Ed. Producción de larvas y juveniles de especies marinas. 66-93.
- Utter, F.M., F.W. Allendorf & H.O. Hodgins. 1973. Genetic variability and relationships in pacific salmon and related trout based on protein variations. *Syst. Zool.* 22:259-270.
- Utter, F.M., H.O. Hodgins & F.W. Allendorf. 1974. Biochemical genetics studies of fishes: Potentialities and limitations. En D.C. Malins & J.R. Sargent Eds. *Biochemical and Biophysical Perspectives in Marine Biology*. Vol. 1. Acad. Press. N.Y.
- Utter, F.M., P. Aebersold & G. Winans. 1987. Interpreting genetic variation detected by electrophoresis. En: *Population genetics & fishery management*. N. Ryan & F. Utter Eds. Washington Sea Grant Program. Univ. of

- Washington Press. Seattle. 21-45.
- Van Valen, L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16:125-142.
- Veloso, A., P. Iturra, N. Colihueque, N. Díaz & F. Estay. 1990. Polimorfismo cromosómico de dos poblaciones de la trucha arcoiris, Oncorhynchus mykiss (Walbaum) de la zona central de Chile. *Biol. Pesq.* 19:3-8.
- Von Limbach, B. 1970. Fish genetic laboratory. Progress in Sport Fishery Research. U.S. Fish. Wild. Serv. Res. Pub. 106:153-160.
- Waddington, C.H. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150:563-565.
- Wetzlar, H. 1979. Beiträge zur Biologie und Bewirtschaftung von Forellen (Salmo gairdnerii und S. trutta) in Chile. Tesis Doctoral. Albert Ludwigs Universität. Freiburg.
- Withler, R.E. 1988. Genetic consequences of fertilizing Chinook Salmon (Oncorhynchus tshawytscha) eggs with pooled milt. *Aquaculture* 68:15-25.
- Wright, S. 1969. Evolution and the genetics of populations. Vol.3. Experimental results and evolutionary deductions. University of Chicago Press. Chicago.
- Wright, S. 1978. Evolution and the genetics of populations. Vol.4. Variability within and among natural populations. University of Chicago Press. Chicago.

- Zar J.A. 1974. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Inc. Englewood Clifs, N.J. 619 pp.
- Zourus, E. 1987. On the relation between heterozygosity and heterosis: An evaluation of the evidence from marine mollusks. En. Isozymes: Current Topics in Biological and Medical Research. vol 15. Genetics, Development, and Evolution. 255-270.
- Zourus, E. & D. W. Foltz. 1984. Possible explanations of heterozygote deficiency in bivalve mollusks. Malacologia. 25:583-591.
- Zourus, E. & D. W. Foltz. 1987. The use of allelic isozyme variation for the study of heterosis. En M. C. Rattzi, J. G. Scaudalios & G. S. Whitt (Eds.). Isozymes: Currents Topics in Biological and Medical Research. Vol. 13:1-59. Liss, NY.
- Zourus, E. & A. L. Mallet. 1989. Genetic explanations of the growth/heterozygosity correlation in marine mollusks. En J.S. Ryland & P.A. Tyler (Eds.). Reproduction, Genetics and Distribution of Marine Organisms. Olsen & Olsen. Fredenborg. Denmark. 317-324.
- Zourus, E., M. Romero-Dorey & A. L. Mallet. 1988. Heterozygosity and growth in marine bivalves: Further data and possible explanations. Evolution. 42: 1332-1341.