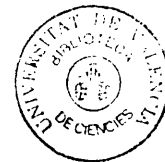


**UNIVERSITAT DE VALÈNCIA**

**DEPARTAMENT DE GENÈTICA**

**Estudio de caracteres cuantitativos en poblaciones  
de *Drosophila pseudoobscura* sometidas a expansiones  
y colapsos poblacionales periódicos**



*Adoración Hernández Martínez*

1993

UMI Number: U607666

All rights reserved

INFORMATION TO ALL USERS

The quality of this reproduction is dependent upon the quality of the copy submitted.

In the unlikely event that the author did not send a complete manuscript and there are missing pages, these will be noted. Also, if material had to be removed, a note will indicate the deletion.



UMI U607666

Published by ProQuest LLC 2014. Copyright in the Dissertation held by the Author.  
Microform Edition © ProQuest LLC.

All rights reserved. This work is protected against  
unauthorized copying under Title 17, United States Code.



ProQuest LLC  
789 East Eisenhower Parkway  
P.O. Box 1346  
Ann Arbor, MI 48106-1346

UNIVERSITAT DE VALÈNCIA  
BIBLIOTECA CIÈNCIES

↳ Biològias

Nº RESERVA 5920

DATA 3.XI.93

SIGNATURA

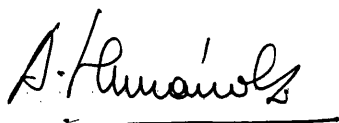
319.T.D

Nº LIBRIS: 21614714

30 cms.

Tesis presentada para optar al Grado  
de Doctora en Ciencias Biológicas  
por la Universitat de València

La doctoranda,



Fdo: Adoración Hernández Martínez

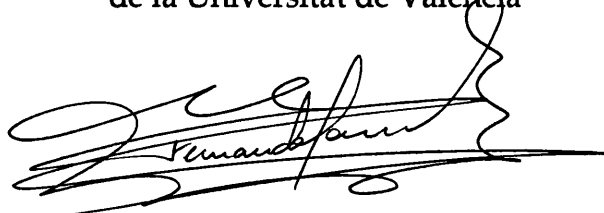
Tesis dirigida por:

Andrés Moya Simarro  
Dr. en Ciencias Biológicas y  
Dr. en Filosofía,  
Catedrático de Genética de  
la Universitat de València



Fdo. Andrés Moya Simarro

Fernando González Candelas  
Dr. en Ciencias Biológicas y  
Profesor Titular de Genética  
de la Universitat de València



Fdo. Fernando González Candelas





Al finalizar este trabajo quiero, en primer lugar, mostrar mi agradecimiento a mis dos directores, Andrés Moya y Fernando González. Andrés confió en mí y fue quién dio el primer impulso al proyecto. La ayuda y enseñanzas de Fernando han sido inestimables; sin él el trabajo nunca hubiera llegado a ser lo que ha sido.

Quiero agradecer a José Luís Ménsua su participación en los temas que han sido de mi interés ya que, en su quehacer, siempre ha ido más allá de su cometido como director del Departamento.

También quiero mostrar mi agradecimiento a Agustí Galiana y Agustín López, mis compañeros de experimento, ya que el "flush-crash" no se hubiera podido realizar sin el esfuerzo que entre los tres hicimos, y a Santiago Elena, por la paciencia que siempre ha tenido conmigo y el buen talante con el que siempre me ha ayudado.

Al resto de la línea de Genética Evolutiva, Amparo, Ana, David, Rafa, Pepe, Celia, Viki, Carmen, Alma, Javi, Ana y otros que ya no están, y en general al conjunto de las personas que integran el Departamento de Genética, quiero reconocerles que en ellos siempre he encontrado compañeros dispuestos a echar una mano.

Quiero reconocer a la totalidad de mis compañeros del Departamento de Biología Animal la paciencia y comprensión que han mostrado frente a mi dedicación científica y darles las gracias por ello.

A Juan Miguel Gil, por ofrecerme su ayuda de una forma tan desinteresada.

A Luís; sin su apoyo éste proyecto no se hubiera convertido en una realidad.





*A mis padres,  
a mi hija Dori,  
y a Luís*



## ÍNDICE

Prefacio	1
I. Introducción	3
I.1. Acerca de la genética cuantitativa	4
I.1.1. La variación genética y los caracteres métricos	4
I.1.2. La descomposición de la variabilidad	4
I.1.3. Algunos aspectos relacionados con la genética de la variación continua	6
I.1.3.1. Número de genes asociados a un carácter poligénico	7
I.1.3.2. Relaciones entre los genes	7
I.1.3.3. Modelos para la producción y mantenimiento de la varianza genética	8
I.2. Acerca de los parámetros genéticos y su comportamiento en los procesos evolutivos	9
I.2.1. De la estabilidad de los parámetros genéticos	10
I.2.2. La estima de los parámetros genéticos poblacionales	12
I.2.3. Aproximaciones experimentales	12
I.3. Acerca de la teoría de especiación por efecto fundador	13
I.3.1. Las revoluciones genéticas de Mayr	14
I.3.2. Las teorías de Carson	15
I.3.3. La transiliencia genética de Templeton	16
I.3.4. Críticas a las teorías de especiación por efecto fundador	17
I.4. El efecto de los cuellos de botella poblacionales sobre la variabilidad genética	18
I.4.1. Trabajos teóricos	19
I.4.2. Trabajos experimentales	21
I.4.3. Los efectos de los cuellos de botella sobre la integración morfológica	23
I.5. El registro fósil y las teorías de especiación por efecto fundador	24
I.6. Objetivos	27

II. Material y Métodos	29
II.1 Acerca de <i>Drosophila pseudoobscura</i>	29
II.1.1. Distribución biogeográfica	29
II.1.2. Los cromosomas y sus inversiones	29
II.1.3. El mantenimiento de <i>Drosophila pseudoobscura</i>	30
II.2. El protocolo de <i>flush-crash</i>	31
II.3. Nuestras poblaciones: su origen y descripción	34
II.3.1. Las poblaciones establecidas	36
II.3.2. Las poblaciones utilizadas	37
II.4. La obtención de las familias	37
II.5. Los caracteres medidos: su descripción y localización	39
II.6. Cómo medimos los caracteres cuantitativos	40
II.6.1. Descripción y funcionamiento de nuestro sistema	40
II.6.2. Medir	42
II.7. Sinopsis	42
II.8. Breve descripción de los métodos estadísticos utilizados	43
II.8.1. Métodos univariantes	43
II.8.2. Técnicas estadísticas multivariantes	44
II.8.3. Tests estadísticos no paramétricos	47
III. Resultados	49
III.1. De la estadística descriptiva	49
III.2. Contrastando efectos	54
III.2.1. De la generación y del sexo	54
III.2.2. De la fase de medición y del tamaño del cuello de botella	56
III.3. De cómo se heredan las variables a lo largo del experimento	67
III.4. De los parámetros genéticos de nuestras poblaciones	76
III.5. Una nueva variable	91
III.5.1. Descripción estadística	92
III.5.2. De cómo cambia con el protocolo	93

III.5.2. De los parámetros genéticos	94
III.6. Buscando efectos ambientales	96
III.7. De las matrices genéticas	101
III.7.1. Evolución morfológica	101
III.7.2. Contrastando la igualdad de las matrices	104
III.8. Descripción de fenotipos extraños	105
IV. Discusión	109
V. Conclusiones	125
VI. Bibliografía	127
Anexos	
Anexo 1: Medias, errores, varianzas y número de datos	135
Anexo 2: Análisis de la varianza encajados	157
Anexo 3: Matrices de correlación fenotípica entre los diez caracteres	161
Anexo 4: Coeficientes de regresión y correlación	185
Anexo 5: Medias y varianzas de la nueva variable	209
Anexo 6: Matrices de correlación genética entre los diez caracteres	213
Anexo 7: Matrices de correlación genética entre la variable tamaño del cuerpo y el número de quetas	225





## PREFACIO

---

Las teorías de especiación basadas en los sucesos fundadores y los cuellos de botella, invocados por Mayr, Carson y Templeton, han recibido tanto apoyos como críticas desde que estos fenómenos fueron postulados como aceleradores, si no directos causantes, de procesos de especiación.

La Nueva Síntesis considera que la evolución se produce por selección natural, siendo siempre gradual, y que la especiación es una extensión del cambio filético en las poblaciones.

Los modelos de especiación que conllevan sucesos fundadores postulan que éstos son causantes de alteraciones drásticas que pueden afectar a un gran número de *loci* a la vez, dando por ello la oportunidad de establecer nuevas relaciones genéticas.

La idea asociada a *evolución* es la de *cambio*. Este cambio debe tener una base genética. Una forma de poner al descubierto la alteración del ambiente genético es el estudio de las relaciones genéticas entre caracteres poligénicos.

La posible acción de los cuellos de botella, como impulsores de procesos evolutivos, puede ser evaluada comparando dichas relaciones genéticas entre una población ancestral y líneas derivadas de la misma sometidas a cuellos de botella.





## I. INTRODUCCIÓN

---

Desde que fue enunciada la teoría de especiación por efecto fundador, ha sido motivo de controversia la relevancia que puede tener tal mecanismo de especiación en la Evolución. Gran parte del problema surge por la dificultad de contrastar experimentalmente las distintas hipótesis.

Hay evidencia de que tanto subespecies como especies congéneres difieren en muchos genes de pequeño efecto (Dobzhansky, 1951; Futuyma, 1986 cap. 8); además, la variación cuantitativa en las poblaciones naturales tiene generalmente base poligénica (Mitchell-Olds y Rutledge, 1986). Aunque la especiación simpátrica (cuando la población ancestral y la derivada comparten un mismo rango), o algún mecanismo de especiación estasipátrica (cuando la población ancestral y derivada forman parte de una clina), puedan estar mediadas por pocos genes, en la mayoría de, sino en todos, los casos, la evolución morfológica durante la especiación alopátrica (cuando la población ancestral y la derivada están separadas por algún tipo de barrera) está relacionada con caracteres poligénicos (Lande, 1980b). Por lo tanto, una forma apropiada para estudiar la relevancia de la teoría de especiación por efecto fundador, así como de investigar los cambios fenotípicos y genéticos durante la especiación alopátrica, nos la ofrecen los métodos genético-cuantitativos.

En 1984 los profesores F. Ayala y A. Moya diseñaron un protocolo que denominaron de *flush-crash*, y que se detalla en Material y Métodos (§ II.2). En él se trataba de recoger buena parte de las condiciones para promover especiación por efecto fundador postuladas por Mayr (1954), Carson (1968) y Templeton (1980), inspirándose, sobre todo, en la teoría del *founder-flush* de Carson (1975) (§ I.3.2). Aunque el problema a abordar experimentalmente es la importancia que tiene la teoría del efecto fundador en los procesos de especiación, no hay que perder la perspectiva de que el interés global del presente trabajo es menos ambicioso e intenta sentar bases para el estudio de problemas de índole más general. Hemos estudiado cómo han respondido nuestras poblaciones al protocolo del *flush-crash* mediante una aproximación genético-cuantitativa. Nuestras condiciones experimentales son muy restrictivas: cuellos de botella (reducción drástica del número de individuos) periódicos, cada uno de ellos seguido por una fase de expansión poblacional, al final de la cual sobreviene el colapso cuando se sobrepasa la capacidad de carga del medio, lo cual conlleva una fuerte fase de selección. Por lo tanto, nuestros resultados, interpretaciones y conclusiones se pueden aplicar a especies de características parecidas a la utilizada por nosotros bajo dinámicas poblacionales similares a las experimentadas. Pero también pueden tener cierto interés para verificar o contrastar las teorías del cambio genético cuantitativo en evolución. En efecto, mediante la utilización de técnicas estadísticas podremos comprobar si la aplicación sistemática del protocolo produce un efecto sobre los caracteres morfométricos en estudio al compararlas con las poblaciones ancestrales de las que han derivado.

En los apartados siguientes recogeré las bases teóricas y los conocimientos empíricos previos en los que se apoya el presente trabajo.

## **I.1. ACERCA DE LA GENÉTICA CUANTITATIVA**

### **I.1.1. La variación genética y los caracteres métricos**

Mather (1941, 1942) clasifica la variación genética en :

- variación genética *discontinua o cualitativa*: los individuos son susceptibles de ser clasificados en clases fenotípicas discontinuas y diferenciables; está relacionada principalmente con los caracteres mendelianos, y

- variación genética *continua, cuantitativa o métrica*: no permite clasificar a los individuos en clases discretas más que de forma arbitraria; está relacionada con los caracteres cuantitativos.

Cada uno de los tipos de variación está determinado por genes cuya acción es diferente, denominados genes mayores y genes menores, respectivamente. Un gen mayor causa una discontinuidad identificable, aún en presencia de segregación en otros *loci*, mientras que un gen menor no causa una discontinuidad lo suficientemente grande como para ser estudiado individualmente.

En los caracteres métricos la variación viene causada por la segregación simultánea de muchos genes menores, denominándose poligénica, y los genes relacionados con ella poligenes. Este tipo de herencia posee dos peculiaridades diferenciadoras respecto a la de los caracteres cualitativos: está determinada por un gran número de genes, la mayoría de los cuales tienen aproximadamente el mismo efecto, y el efecto de estos genes está muy influido por la variación ambiental.

### **I.1.2. La descomposición de la variabilidad**

El trabajar con caracteres cuantitativos, y la herencia con ellos relacionada, conlleva un esfuerzo de abstracción. No hablaremos de la acción de una sección concreta del genoma, es decir, la expresión de un gen dando lugar a un fenotipo discontinuo, sino que tratamos con distintos entes, cuya expresión conjunta se manifiesta en una característica que, al ser medida, se muestra con variación continua.

En este tipo de estudios la unidad de trabajo es la población, ya que la determinación de los parámetros genéticos precisa muchos individuos y que éstos posean relaciones de parentesco. La formulación acerca de los parámetros genéticos poblacionales se recoge, entre otros, en Kempthorne (1957), Bulmer (1980) y Mather y Jinks (1982), aunque en el desarrollo del presente apartado seguiremos la exposición que realiza Falconer (1989).

Las propiedades observables en una población, en relación con los caracteres métricos, son, entre otras, las medias, varianzas y covarianzas. La varianza fenotípica ( $V_P$ ) es atribuible a dos causas: factores genéticos (cuya contribución a la varianza se denota  $V_G$ ) y factores ambientales (cuya contribución se designa  $V_E$ ), esto es,  $V_P = V_G + V_E$ . La varianza genotípica ( $V_G$ ) puede ser subdividida, a su vez, en tres componentes: varianza aditiva ( $V_A$ ), de la dominancia ( $V_D$ ) y de la interacción o epistática ( $V_I$ ), es decir  $V_G = V_A + V_D + V_I$ .

Ya que los individuos heredan de sus padres genes y no genotipos, los componentes de la varianza de la dominancia y de la interacción se crean *de novo* cada generación. La varianza aditiva es la determinante de las propiedades genéticas de la población y de la respuesta a la selección; además, es la única que puede ser estimada directamente utilizando el estudio de familias, definiéndose como la varianza de los valores reproductivos.

De nuevo nos encontramos con un concepto abstracto, el de valor reproductivo de un individuo, ya que no es un carácter que pueda ser medido, sino que podemos pensar en él como un valor asociado con los genes que posee un individuo y que transmite a su descendencia. El valor reproductivo para cierto carácter de un individuo se define como el doble de la desviación de ese carácter en su progenie respecto a la media poblacional.

Para un carácter fenotípico concreto, la cantidad de varianza aditiva presente en la población se puede determinar mediante el cálculo de la covarianza en ese carácter entre individuos emparentados. La relación entre la covarianza calculada y la fracción de la varianza aditiva por ella estimada varía dependiendo del grado de parentesco (Tabla I.1)

**Tabla I.1.** Dependiendo de la relación de parentesco entre los individuos que se analizan, en la primera columna se muestra la relación entre la covarianza calculada y la fracción de la varianza aditiva que estima; en la segunda columna se muestra la relación entre los coeficientes calculados con los parámetros genéticos a estimar ( $h^2$ ). Tomada de Falconer (1989, p. 160).

Parentesco	Covarianza	Regresión (b) o correlación (t)
Progenie y un progenitor	$\frac{1}{2} V_A$	$b = \frac{1}{2}(V_A/V_P) = \frac{1}{2}h^2$
Progenie y progenitor medio	$\frac{1}{2} V_A$	$b = V_A/V_P = h^2$
Medios hermanos	$\frac{1}{4} V_A$	$t = \frac{1}{4}(V_A/V_P) = \frac{1}{4}h^2$
Hermanos carnales	$\frac{1}{2} V_A + \frac{1}{4} V_D + V_{Ec}$	$t = (\frac{1}{2}V_A + \frac{1}{4}V_D + V_{Ec})/V_P > h^2$

Como puede verse, la covarianza entre los individuos emparentados considerados es un parámetro central en este tipo de estudios. A partir de ella se puede estimar directamente la varianza genética aditiva y también otros indicadores del parecido, como son los coeficientes de correlación y de regresión (dividiendo, respectivamente, por el producto de las desviaciones típicas de cada carácter o por la varianza de la variable independiente). Los análisis de correlación y covarianza pueden tener como objetivo la determinación de los parámetros fenotípicos o genéticos. Desde el punto de vista de la mecánica del análisis



estadístico el procedimiento es el mismo; la diferencia está en el grado de parentesco entre los individuos que integran la muestra.

Cuando las covarianzas se calculan utilizando individuos emparentados tienen un componente genético y, en ocasiones, otro ambiental, mientras que si se emplean individuos no relacionados la única componente es la ambiental; en el primer caso obtenemos covarianzas genéticas y en el segundo fenotípicas.

La finalidad principal del cálculo de estos parámetros es determinar el cociente  $V_A/V_P$ . Este cociente expresa la proporción de la varianza total que es atribuible a los efectos medios de los genes, que finalmente determina el grado de parecido entre parientes y recibe el nombre de heredabilidad en sentido estricto ( $h^2$ ), de forma que  $h^2=V_A/V_P$ . Se puede calcular una heredabilidad, en sentido amplio, definida como  $h^2=V_G/V_P$ . Las relaciones entre los coeficientes de correlación y de regresión con la heredabilidad se muestran en la Tabla I.1.

En los casos en que simultáneamente estudiamos más de un carácter en los individuos podemos calcular las correspondientes matrices de varianzas-covarianzas. Al igual que antes, estas matrices pueden ser fenotípicas o genéticas. Las matrices de varianzas-covarianzas fenotípicas son simétricas y recogen en la diagonal principal la varianza de cada carácter y fuera ella las covarianzas entre los caracteres medidos. Las matrices de varianzas-covarianzas genéticas son, para nosotros, más importantes; en la diagonal principal se reflejan las varianzas aditivas para cada carácter, y el resto de los valores son las covarianzas genéticas entre los caracteres.

Además de las causas genéticas, existen otras razones para el parecido entre parientes. Las circunstancias ambientales también contribuyen a que los individuos emparentados se parezcan más entre sí que a los otros. A esta varianza ambiental ( $V_E$ ) contribuyen numerosos factores, entre los cuales mencionaré la contemporaneidad de los miembros de una misma familia, el efecto materno, las condiciones de cultivo, etc.

Como ya se ha indicado, cuando no hay interacción entre genotipo y ambiente,  $V_P=V_G+V_E$ . Si esta interacción existe, la ecuación tiene un término más,  $Cov_{GE}$ , que denominaremos covarianza genotipo-ambiente. Al conjunto de fenotipos producidos, en diferentes ambientes, por cierto genotipo se le denomina la norma de reacción del genotipo.

### **I.1.3. Algunos aspectos relacionados con la genética de la variación continua**

Las bases genéticas de este tipo de variación no están claramente definidas. Repasaremos distintos aspectos en donde la falta de claridad se pone de manifiesto.

### I.1.3.1. Número de genes asociados a un carácter poligénico

Aunque la distribución de los valores fenotípicos de un carácter, cuando se miden dentro de una escala apropiada, es la mayoría de las veces aproximadamente Gaussiana (Kempthorne, 1957; Falconer, 1989), no nos da idea del número de *loci* implicados, ya que, si el efecto de cada *locus* es pequeño comparado con la cantidad total de variación, es difícil estimar el número de *loci* que producen tal variación (Futuyma, 1986).

Wright (1968) da una fórmula para estimar el "número efectivo de *loci*"; Lande (1981b), utilizando el método de Wright y tomando datos experimentales de la bibliografía para diferentes tipos de caracteres y organismos tanto animales como vegetales, concluye que la estima del número mínimo (o efectivo) de factores genéticos que segregan libremente está usualmente comprendida entre 5 y 10, con valores ocasionalmente por encima de 20.

### I.1.3.2. Relaciones entre los genes

La aditividad puede ser considerada entre *loci* y dentro de *loci*. Dentro de *loci*, es decir, entre alelos de un mismo *locus*, la aditividad es sencilla: el heterocigoto tiene el fenotipo intermedio entre el de los homocigotos correspondientes. Entre *loci* la aditividad significa que el efecto de la sustitución de un alelo en un *locus* es independiente de qué alelos estén en otros *loci*. Dentro de *locus* la alternativa a la aditividad es la **dominancia**, mientras que entre *loci* la alternativa es la **epistasia**, o, dicho de otro modo, el efecto de un gen interfiere en el efecto de otro (Strickberger, 1988).

Wright (1968) apunta que la **pleiotropía** es ubicua, esto es, la mayoría de los genes probablemente afectan a más de un carácter fenotípico. La pleiotropía tiene una gran importancia en el mantenimiento de la variación, ya que los alelos de un *locus* pueden variar el rango de sus efectos pleiotrópicos. Respecto a las relaciones entre los alelos de *loci* pleiotrópicos hay dos posibilidades: que las relaciones de dominancia entre los alelos se mantengan constantes para todos los caracteres afectados por el gen, o que estas relaciones varíen de forma que cuando se trata de un carácter relacionado con la eficacia biológica siempre sea dominante el alelo más favorable. No obstante, los efectos pleiotrópicos de un gen frecuentemente muestran independencia, en los grados de dominancia y penetración, entre los caracteres a los cuales afecta, estando condicionados por el ambiente y el contexto genético (Lande, 1980a).

La pleiotropía, junto a los desequilibrios de ligamiento (combinación no aleatoria de los alelos en *loci* diferentes durante la segregación para formar gametos), producen correlaciones genéticas entre los caracteres, influyendo sobre la tasa y la dirección de la evolución en respuesta a la selección, de forma que si estas correlaciones son negativas y afectan a componentes importantes de la eficacia detendrán todo el progreso, aún cuando cada carácter tenga varianza genética suficiente para el cambio (Lande, 1982). Además de los



ya mencionados, otros factores que contribuyen al mantenimiento de las estructuras de las covarianzas genéticas son la selección y los sistemas de apareamiento. No obstante, cuando la selección sobre la variación poligénica es menor que el doble de la media armónica de la tasa de recombinación entre *loci* la pleiotropía es la causa principal de las correlaciones genéticas entre los caracteres (Lande, 1980a).

Recientemente se ha propuesto una nueva fuente de covariación genética: los efectos epigenéticos. Las asociaciones epigenéticas entre caracteres pueden tener una gran importancia, ya que, por ejemplo, la varianza genética aditiva en un carácter Y puede causar una respuesta a la selección en un carácter X mediante un efecto epigenético, aún cuando el carácter X no presente una varianza genética aditiva intrínseca. En sentido amplio, los factores epigenéticos han sido definidos como todos los procesos relacionados con la expresión y la interacción del material genético, pudiendo actuar en el ámbito cercano, como por ejemplo los inductores del desarrollo embrionario, o a distancia, como por ejemplo las hormonas (Cowley y Atchley, 1992).

Cuando calculamos el parecido entre parientes (la varianza aditiva) mediante la covarianza del carácter en estudio en dos generaciones sucesivas, asumimos que los genes actúan aditivamente y que todas las similitudes que encontramos sólo tienen causas genéticas (Maynard Smith, 1989).

### I.1.3.3. Modelos para la producción y mantenimiento de la varianza genética

Los trabajos teóricos en Genética Cuantitativa Evolutiva se han centrado en dos problemas: la evolución fenotípica, que incluye la especiación, y el mantenimiento de la variación hereditaria, del cuál la evolución depende. Las ecuaciones que determinan la evolución de la media incluyen los parámetros varianza y covarianza, y, en opinión de algunos autores, no se han hecho predicciones útiles acerca de su dinámica, es decir, de donde proviene tal variación y cómo es mantenida (Turelli, 1988).

Lande (1976) ha propuesto que la variabilidad genética es mantenida mediante mutación en los caracteres poligénicos y selección estabilizadora, con sistemas de *loci* ligados. En su modelo hay dos clases de variabilidad genética: la oculta, que es mantenida por combinaciones de alelos ligados, y la que se expresa. La misión de la selección estabilizadora no es mantener la variación genética, sino la de transformar una parte de ella en varianza oculta y destruir otra parte. Mediante la recombinación disminuyen las correlaciones entre los *loci*, reconvirtiendo la variación oculta en variación expresada. El efecto de la mutación recae sobre la variabilidad expresada. Por lo tanto, la cantidad de varianza genética expresada, y mantenida por mutación, no influirá sobre la estructura de ligamiento entre los *loci*. Con estas premisas, la conclusión a la que llega Lande es que la estructura de varianzas-covarianzas de los efectos alélicos en los diferentes *loci* converge a un equilibrio estable e independiente de los efectos medios de los *loci* individuales.

A partir de la formulación de este modelo de mantenimiento de la variabilidad genética, Lande asume en sus trabajos posteriores que las matrices de varianzas-covarianzas genéticas permanecen constantes. Esta forma de trabajar ha dado lugar a una importante polémica, como veremos más adelante. El modelo asume: 1) que no hay correlación entre genotipo y ambiente; 2) que los efectos entre los alelos dentro y entre los *loci* son aditivos (no hay dominancia ni epistasia); y 3) que el número de alelos en un *locus* es continuo, ya que cuando un alelo muta posee un efecto diferente a cualquiera que ya existiera, por lo cual, en cada *locus*, la distribución de los efectos de los alelos, cuando segregan en una población es aproximadamente Gaussiana, de ahí que el modelo haya recibido el nombre de *modelo alélico Gaussiano* (Turelli, 1986).

En opinión de otros autores la situación no es tan sencilla. Turelli (1988) propone otro modelo que denomina *modelo no Gaussiano de la distribución de los efectos alélicos*. Aunque es más realista, en este modelo la dinámica de las covarianzas genéticas es mucho más compleja. Para dos caracteres pleiotrópicos, si se ignora el equilibrio de ligamiento, los cambios en la media de un carácter alterarán la varianza genética del otro. En un contexto de mutación-selección, la media fenotípica cambiará hacia un óptimo, cambiando las varianzas y las covarianzas.

Turelli (1984), aunque no niega la hipótesis de que una cantidad considerable de varianza genética aditiva pueda ser mantenida por equilibrio entre selección y mutación, apunta que las conclusiones a las que llega Lande pueden ser artefactos matemáticos, e indica que se han de hacer más análisis empíricos, aunque los resultados que se obtengan probablemente dependerán de los caracteres y especies examinadas.

Aunque la idea de que el equilibrio entre mutación y selección mantiene la mayor parte de la variación hereditaria está muy extendida, las consecuencias de la pleiotropía hacen muy difícil su contraste. Existen otros modelos, alternativos al basado en el equilibrio entre mutación y selección, y que podrían dar cuenta del mantenimiento de la variación hereditaria de los caracteres cuantitativos. Son, por ejemplo, la sobredominancia inducida por interacciones genotipo-ambiente, la selección dependiente de frecuencias, o la variación espacial (Maynard Smith, 1989).

## **I.2. ACERCA DE LOS PARÁMETROS GENÉTICOS Y SU COMPORTAMIENTO EN LOS PROCESOS EVOLUTIVOS**

Como ya hemos indicado, la varianza genética, o genético-aditiva, es una de las propiedades poblacionales más importantes, ya que es la responsable del parecido entre padres e hijos y puede utilizarse para predecir la media fenotípica en la siguiente generación. Otro parámetro poblacional muy importante es la covarianza genética, o genética-aditiva, ya que nos da cuenta del grado de pleiotropía y ligamiento de los genes que subyacen en la variación de los caracteres cuantitativos (Arnold, 1981). Al igual que la varianza genética, la

covarianza también tiene un valor predictivo: nos permite anticipar la respuesta a la selección sobre caracteres correlacionados genéticamente.

### 1.2.1. De la estabilidad de los parámetros genéticos

La posible evolución del fenotipo de una población, en respuesta a la selección, natural o artificial, depende de la matriz de varianzas-covarianzas genéticas aditivas entre los caracteres (Lande, 1980a). Ya hemos indicado que la magnitud de los parámetros genéticos en las poblaciones no es el único problema sin resolver. Uno aún mayor es si estos parámetros genéticos permanecen relativamente constantes en la evolución de un linaje; el posicionamiento respecto a esta constancia determina las conclusiones a las que llegan los diferentes autores que han investigado sobre el tema.

Lande se ha erigido como el mayor defensor de la teoría de que las matrices de varianzas covarianzas genéticas aditivas (**G**) permanecen constantes, por lo menos durante un tiempo importante en la escala evolutiva. El cambio adaptativo en la media fenotípica se produce con apenas cambios en **G**, que suele estar próxima al punto determinado por el equilibrio entre mutación y selección (Lande 1977a, 1979). La constancia aproximada de la estructura de covarianzas genéticas puede ser inferida de la comparación de la variación genética en poblaciones con relaciones de descendencia, o más indirectamente comparando los patrones de variación fenotípica en tales poblaciones (Lande, 1979).

Si el fenotipo de un organismo está representado por un vector **z** de caracteres poligénicos,  $\mathbf{z}=(z_1,\dots,z_m)$ , el cambio por generación en el vector de medias fenotípicas es

$$\Delta \mathbf{z} = \mathbf{G} \cdot \nabla \ln \bar{W}$$

donde  $\nabla \ln \bar{W}$  es el gradiente de selección. El vector de la media de los fenotipos no evolucionará en la dirección que le proporcione un aumento en la eficacia, sino que la dirección y la velocidad de ésta evolución estarán gobernadas por la matriz de varianzas covarianzas genéticas y el gradiente de selección (Lande, 1980a).

Esta conclusión tiene una amplia aplicación práctica ya que, extrapolándola en el tiempo, si para un carácter complejo la estructura de covarianzas genéticas, **G**, permanece constante durante la evolución, el gradiente neto de selección para un linaje puede ser calculado como

$$\sum_0^t \nabla \ln \bar{W} = \mathbf{G}^{-1} \cdot [\mathbf{z}(t) - \mathbf{z}(0)] \quad (\text{Lande, 1979, 1982})$$

Los patrones de covariación genética podrán cambiar mediante el efecto de la selección a favor de mutaciones con efectos pleiotrópicos y/o combinaciones de alelos ligados diferentes a los establecidos, aunque, aún con ambiente cambiante, **G** estará próxima al equilibrio determinado por la interacción entre mutación, selección y recombinación (Lande, 1979).

Muchos son los trabajos que se han desarrollado desde que Lande propusiera sus teorías, ya que son muy útiles, dada su sencillez, cuando se quiere hacer estudios de evolución morfométrica. Una forma de trabajar es reordenando la ecuación de la respuesta multivariante a la selección de Lande, obteniendo  $\nabla \ln \bar{W} = \Delta z \cdot G^{-1}$ , es decir, expresamos el diferencial de selección acumulado, responsable de la separación fenotípica entre un par de especies relacionadas, como función de las diferencias observadas en sus medias y de la inversa de la matriz de varianzas-covarianzas (Cheverud, 1989).

Así, cuando una parte de la variación importante se debe a la acción de genes mayores, la selección puede alterar fuertemente las frecuencias génicas con el cambio consecuente de la matriz de varianzas-covarianzas. Bajo estas circunstancias, los parámetros genéticos no cuantifican las restricciones en la respuesta a la selección ya que la matriz es susceptible de cambio (Mitchell-Olds y Rutledge, 1986).

Los datos empíricos sobre las varianzas y covarianzas genéticas dan poco apoyo a la suposición simplificadora de que permanecen relativamente constantes en las poblaciones naturales. De la revisión de los resultados publicados, Mitchell-Olds y Rutledge (1986) concluyen que la constancia de los parámetros genético cuantitativos debería ser contrastada en cada estudio si uno espera obtener conclusiones que puedan ser válidas para las diferentes poblaciones de una especie. También dan las condiciones que una estima de los parámetros genéticos cuantitativos debe tener para poder predecir de una forma fiable la respuesta de una población a la selección; se incluyen aspectos como tamaño de muestra y número de genes implicados grande, además de ausencia de interacciones genotipo-ambiente.

Los autores que más han manifestado su oposición a las teorías de Lande respecto de la constancia de los parámetros genéticos han sido Barton y Turelli (1987). En este trabajo mostraron que para un solo carácter la respuesta de la varianza genética a los cambios en la media depende del número de *loci* implicados, la distribución de los efectos alélicos en un *locus* individual, y el número de alelos por *locus*. Por lo tanto, en el más simple de los casos, en el cual todos los parámetros, excepto el fenotipo óptimo, permanecen constantes, parece improbable que se puedan hacer predicciones fiables a cerca de la constancia relativa de las varianzas y covarianzas durante la evolución fenotípica. Turelli (1988) afirma que la constancia de las covarianzas se ha de decidir siempre de forma empírica y no teóricamente, ya que pueden actuar tanto fuerzas estocásticas (por ejemplo la deriva) como determinísticas (por ejemplo la selección) que alteren las frecuencias génicas, así como los desequilibrios de ligamiento cuyo resultado sea el cambio de *G*. De nuevo, y más recientemente, Barton y Turelli (1989), después de recoger evidencias experimentales de distintos autores, sugieren que los patrones de la variación genética son bastante lábiles, apuntando que ambientes extremos, los cuales probablemente engendran una fuerte selección natural, alteran los parámetros genéticos y fenotípicos de los caracteres cuantitativos.

### **1.2.2. La estima de los parámetros genéticos poblacionales**

Como se ha visto, las varianzas y correlaciones genéticas son el núcleo de la teoría genético-cuantitativa evolutiva. No obstante estos parámetros son difíciles de calcular en la mayoría de las ocasiones debido al gran número de individuos emparentados con los que ha de contar la muestra. Cheverud (1988), utilizando datos de la bibliografía, determina el grado de similitud entre las matrices de correlación fenotípicas y genéticas. En su opinión las estimas de las varianzas y correlaciones genéticas son menos precisas que las fenotípicas, tanto por causas biológicas como por existir un mayor error en el muestreo. Concluye que, cuando la muestra es suficientemente grande y las heredabilidades de los caracteres altas, las correlaciones fenotípicas y genotípicas son similares. Roff y Mousseau (1987) concluyen que, aunque las covarianzas genéticas aditivas son difíciles de determinar, pueden ser reveladas por las covarianzas fenotípicas bajo dos condiciones: las correlaciones genéticas y ambientales deben ser similares y los caracteres deben tener heredabilidades semejantes.

No obstante, hay que tener en cuenta que, por lo menos para caracteres de historia de vida, ambientes favorables pueden potenciar el desarrollo de grupos de caracteres, por lo que el efecto del ambiente puede inducir correlaciones fenotípicas positivas entre pares de caracteres que de otra forma serían negativas. Por lo tanto, para obtener estimas fiables de los parámetros relevantes desde el punto de vista evolutivo, hay que estimar las correlaciones y las covarianzas genéticas (Charlesworth, 1990).

### **1.2.3. Aproximaciones experimentales**

Se han realizado tanto trabajos en donde empíricamente se apoya la teoría de que la matriz de varianzas-covarianzas genéticas aditivas ( $G$ ) es constante, como trabajos en los que se demuestra que no se puede hacer esta generalización. Como veremos en un recorrido por la literatura, el estudio de los parámetros genéticos poblacionales se realiza, en algunos casos, mediante enfoques genéticos y en otros fenotípicos.

Atchley *et al.* (1981), utilizando una especie de rata (*Rattus norvegicus*) y una de ratón (*Mus musculus*) y midiendo algunos caracteres craneales, determinan que hay diferencias entre los patrones de covarianzas tanto fenotípicos como genéticos entre estas especies, mostrando además la dificultad de extrapolar conclusiones genéticas a partir de datos fenotípicos. Casi simultáneamente, Arnold (1981), con la serpiente *Thamnophis elegans*, recolectada en dos áreas de estudio separadas durante cientos de generaciones, analiza los patrones de variación genética para las respuestas quimiorreceptivas a distintas presas. Aún cuando se ha producido cambio en la media de los caracteres medidos, los parámetros genéticos se han diferenciado muy poco, reconociendo que estos resultados deben ser tomados con precaución dada la imprecisión de las estimas. También reconoce que aunque los orígenes poblacionales están alejados, dada la distribución espacial continua de las especie, ésta puede considerarse como una sola población. Utilizando un organismo

parásito, Via (1984) estima las correlaciones genéticas en poblaciones del insecto *Liriomyza sativae* que tienen distinto hospedador, concluyendo que éstas son distintas. Lofsvold (1986), usando poblaciones locales de distintas especies del género *Peromyscus* (ratón de patas blancas americano), compara las covarianzas genéticas y fenotípicas y los patrones de correlación entre caracteres del cuerpo externos y esqueléticos y concluye que las covarianzas genéticas son bastante diferentes entre los taxones, y que las correlaciones genéticas muestran mucha mayor similitud. Kohn y Atchley (1988), de nuevo estudiando una especie de rata (*Rattus norvegicus*) y una de ratón (*Mus musculus*) usando caracteres de la pelvis, concluyen que aunque los patrones de correlaciones genéticas y fenotípicas son similares dentro de cada especie, hay que ser cautos con la suposición de igualdad en las estructuras de varianzas-covarianzas genéticas entre especies. Cheverud (1989) estudia caracteres faciales en 7 especies de monos del viejo mundo y encuentra que los patrones de variación y correlación fenotípica tienden a permanecer constantes en este grupo. Shaw y Billington (1991) retoman los análisis hechos sobre dos poblaciones de una planta cespitosa (*Holcus lanatus*) (Billington *et al.*, 1988); los nuevos análisis apoyan la conclusión previa de que las poblaciones difieren significativamente en sus varianzas genéticas aditivas.

### I.3. ACERCA DE LA TEORÍA DE LA ESPECIACIÓN POR EFECTO FUNDADOR

El cambio evolutivo en un linaje específico puede ser de dos tipos: anagenético o cladogenético. Por cambio anagenético se entiende el conjunto de modificaciones que sufre una especie a lo largo del tiempo (avance evolutivo), mientras que el cambio cladogenético representa la diversificación o ramificación de una línea, dando lugar a la aparición de una nueva especie (o varias).

Barton y Charlesworth (1984) y Barton (1989) indican que ambos tipos revelan el mismo dinamismo: cambio gradual de las frecuencias de los genes en las poblaciones grandes, no subdivididas y con gran flujo genético, sometidas a selección natural. Para otros autores, en cambio, se trata de dos procesos diferentes: los mecanismos de adaptación y los de especiación tienen naturalezas distintas. En este contexto Mayr (1954), Carson (1971) y Templeton (1980) han desarrollado sendas teorías para explicar la especiación vía principio fundador. Se basan en dos conceptos interrelacionados:

- *suceso fundador*: ocurre cuando un área aislada geográficamente, no ocupada en ese momento por otras especies, es colonizada con éxito por uno o muy pocos individuos, y
- *efecto fundador*: son los cambios genéticos que sufre la nueva población motivados por cambios estocásticos asociados a los sucesos fundadores (Carson, 1990b).

Estas teorías se asientan en la noción de que una nueva especie puede formarse alopátricamente, por una sencilla subdivisión poblacional, estableciéndose una nueva población a partir de unos pocos individuos fundadores. Bajo ciertas circunstancias los sucesos fundadores pueden alterar las condiciones genéticas; en las generaciones inmediatas al suceso fundador, si este cambio genético es lo suficientemente profundo, la población

derivada será reconocible como una nueva especie biológica. Como hemos indicado, hay tres modelos, normalmente malentendidos como uno solo, que desarrollan la teoría de la especiación por suceso fundador.

### I.3.1. Las revoluciones genéticas de Mayr

Mayr (1954) fue el primero en proponer un modelo de especiación mediante un suceso fundador. En su teoría se describen las condiciones por las cuales se produce una brusca aceleración de los cambios genéticos en el seno de una subpoblación marginal fundada por algunos individuos, lo que se denomina especiación peripátrica (la población derivada se encuentra localizada en una zona periférica del área de distribución de la población ancestral).

En su teoría, Mayr recoge la idea propuesta por Wright de que las poblaciones ocupan una posición determinada en el paisaje adaptativo, produciéndose la especiación por un cambio de pico. Estas ideas forman parte de la teoría evolutiva de Wright del equilibrio alternante (*shifting balance*) (Futuyma, 1986, pag. 172-174).

La teoría está inspirada en la idea de los *complejos genéticos adaptativos* (o sistemas coadaptados) de Wright (1932): se definen como un conjunto de genes que confieren una alta eficacia juntos, pero que son mucho menos eficaces cuando se combinan con otros genes. Estos complejos se producen sólo si entre los genes se establecen relaciones no aditivas. Por tanto se apoya la idea de que las interacciones epistáticas entre los genes tienen una gran importancia evolutiva. También toma de Wright el concepto de que la deriva genética puede causar una reducción de los niveles de variabilidad genética y puede permitir cambios en los complejos génicos coadaptados imposibles en una población grande.

Según Mayr la deriva genética que acompaña a los sucesos fundadores producirá una gran pérdida en la cantidad de varianza genética, siendo esta pérdida aún mayor si el tamaño de la población después del suceso fundador continua siendo pequeño. Esta reducción del nivel de variación genética es el efecto del suceso fundador que Mayr considera más importante (Mayr 1954, 1970). Además, en su teoría sostiene que las fuerza selectivas aumentarán la homocigosidad, afectando a todos los loci a la vez, desencadenando una "revolución genética" que romperá los complejos génicos coadaptados antiguos. Mayr reconoce que pocas poblaciones sobrevivirán a tales revoluciones, pero las que lo hagan quedarán libres de sus antiguas restricciones epistáticas y, por lo tanto, se podrán mover a otro pico adaptativo diferente conforme se vaya adquiriendo nueva variación genética y a partir de ella se formen nuevos complejos génicos coadaptados.

### I.3.2. Las teorías de Carson

En este modelo, la población ancestral es panmíctica, polimórfica y posee complejos génicos coadaptados. Estos complejos son alterados por sucesos estocásticos asociados a la deriva genética que se produce durante el suceso fundador. Cuando la nueva población fundada se estabiliza en su nuevo ambiente bajo unas condiciones ecológicas y de selección relajadas se produce un rápido crecimiento poblacional en el que se pierde poca heterocigosidad de la población ancestral (Nei *et al.* 1975). Además, estas condiciones relajadas de selección permiten que se den y mantengan en la población recombinaciones que normalmente serían eliminadas. Las poblaciones que por su estructura genómica o por su sistema de apareamiento promuevan la recombinación serán más sensibles a esta desorganización.

Según este modelo, la dinámica de la población pasa por varias etapas. Después de su fundación, la población entra en una fase que Carson denomina expansión (*flush*), al final de la cual la población posee altos niveles de variación genética aditiva debido a la recombinación y a los equilibrios pleiotrópicos alterados. Si se llega a la saturación del ambiente aparecerán fuerzas selectivas pudiendo causar un colapso (*crash*) poblacional. En este momento la población puede responder efectivamente a esta selección dados los altos niveles de variación aditiva que posee, y como los complejos coadaptados previos han sido destruidos, puede responder libremente a la selección desplazándose hacia un nuevo pico adaptativo, lo que permite, al igual que en el modelo anterior de Mayr, la especiación (Carson, 1968, 1973, 1975, 1982).

Hasta aquí recogemos la teoría del *flush-crash* de Carson, caracterizada porque una población local experimenta una expansión rápida y un posterior colapso a un tamaño poblacional muy bajo.

Carson ha postulado una segunda teoría llamada *founder-flush* basada en los ciclos de fundación y expansión (Carson y Templeton, 1984): después del *crash* poblacional, una parte pequeña de la antigua población da lugar a una nueva fundación, la población nueva no sólo se iniciará con una baja variabilidad genética, sino que también tendrá una gran probabilidad de portar un desequilibrio de ligamiento no habitual en la población anterior, ya que una combinación rara puede ser favorecida durante la fase de competencia y también por el efecto de la deriva asociada al cuello de botella producido durante la fundación.

Carson (1975) propone una teoría genética para explicar los efectos de los sucesos fundadores. Según este autor, el genoma de las especies diploides está constituido por dos sistemas de variabilidad genética diferentes: uno abierto y otro cerrado. El sistema abierto está constituido por genes polimórficos, con gran variabilidad, que recombinan libremente, son responsables de la adaptación al ser susceptibles a la acción de la selección natural, mantienen, en general, relaciones de aditividad (poca o nula epistasia) y no poseen efectos drásticos sobre la eficacia. Por contra, el sistema cerrado es extremadamente conservador,



formado por genes que son fuertemente epistáticos (obligatoriamente en posición *cis*) y coadaptados, prácticamente monomórficos y con un gran desequilibrio de ligamiento; es este sistema no sometido a procesos adaptativos el que determina las características de la especie. Mediante los sucesos fundadores la variabilidad pasa de un nivel a otro haciendo aflorar la variabilidad oculta a niveles en los que puede actuar la selección natural (Carson, 1991).

### I.3.3. La transiliencia genética de Templeton

La tercera teoría que se basa en la especiación por efecto fundador la formuló Templeton (1980). Parte de unos requisitos que se deben cumplir en la población ancestral; al igual que en el modelo de Carson, ésta debe ser panmíctica, polimórfica para los complejos génicos coadaptados y estos complejos deben depender de genes mayores. Para Templeton la especiación puede sobrevenir como consecuencia de un fenómeno que denomina *transiliencia genética*. Este es un suceso que atañe a muchos loci y lo define como un cambio rápido en un complejo multilocus que afecta a la eficacia y es consecuencia de una repentina perturbación en el ambiente genético.

La transiliencia genética precisa de una disminución importante del número de individuos, es decir, de un cuello de botella; si los sucesos fundadores asociados con un tamaño poblacional pequeño causan una endogamia efectiva, es probable que se produzcan alteraciones estocásticas de las frecuencias de algunos genes mayores, lo que conducirá a una rápida redistribución de la eficacia de los efectos pleiotrópicos asociados con ellos. La transiliencia genética se da en sistemas poligénicos epistáticos con unos pocos genes mayores que controlan caracteres muy relacionados con la eficacia.

La población fundada debe ser capaz de sobrevivir y responder genéticamente al cambio drástico de ambiente genético, por lo que debe poseer una gran cantidad de variación genética en numerosos *loci* modificadores para poder responder a estas fuerzas selectivas alteradas. Después de la fundación, la variación genética aditiva alcanzará niveles altos por procesos de recombinación y alteración de los equilibrios pleiotrópicos. La especiación viene como consecuencia del cambio de pico adaptativo que se da por la perturbación que el suceso fundador produce en el sistema de genes mayores.

Existen diferencias notables entre los tres modelos, más importantes aún entre el primero y los dos últimos. La más clara de ellas es el papel que juega la variación genética. Las revoluciones genéticas de Mayr requieren que se produzca una reducción significativa de la variación genética en la población fundada, mientras que los modelos propuestos por Carson y Templeton requieren altos niveles de variación genética, disminuyendo la probabilidad de que se produzca la especiación si estos niveles disminuyen. Parece inevitable concluir que la teoría de Mayr es incompatible con la de especiación por *founder-flush* o mediante transiliencia genética (Carson y Templeton, 1984).

Las principales diferencias entre el modelo de *founder-flush* y el de transiliencia genética se refieren a dos aspectos. Una se centra en el papel que la selección natural desempeña durante la fase de expansión poblacional que sigue a la fundación. En el modelo de Carson, la expansión va asociada con una selección relajada, que sólo aumenta su intensidad al final de la expansión, debido a la mayor densidad poblacional. En el modelo de transiliencia, durante la fase de expansión poblacional se produce una intensa selección en contra de las nuevas combinaciones pleiotrópicas y epistáticas (Carson y Templeton, 1984). La otra diferencia importante es que en la transiliencia el peso de la desorganización del genoma recae sobre genes mayores, mientras que en la teoría de Carson lo hace sobre poligenes (Carson, 1987a).

Aunque la transiliencia genética y el *founder-flush* son modelos distintos, no son incompatibles. Ambos requieren condiciones similares respecto a la población ancestral, y coinciden con los sucesos que a nivel genético acompañan a la fundación y los sucesos recombinantes que le siguen. Dadas estas semejanzas, después de una fundación, una población en fase de expansión puede responder bien a un ambiente genético alterado, lo que dará lugar a una transiliencia, o bien a un ambiente ecológico alterado, cuyas consecuencias se explican en la teoría del *founder-flush* (Carson y Templeton, 1984).

#### **I.3.4. Críticas a las teorías de especiación por efecto fundador**

Las críticas más duras a estos modelos provienen de dos autores, Barton y Charlesworth, aunque no son los únicos. Esta polémica no es nueva, por lo que se han publicado las críticas, y las alegaciones a estas críticas.

Las revoluciones genéticas de Mayr han sido criticadas por Lewontin (1965), Lande (1980b), Templeton (1982a, 1982b) y Carson y Templeton (1984). Cada autor se ha centrado en uno de los puntos que Mayr propone. Así, Lande critica el papel que Mayr otorga al flujo genético como homogenizador de la variabilidad espacial que la selección produce; al igual que Templeton arguye que si la contribución del desequilibrio de ligamiento a la variabilidad genética es despreciable, la heterosis puede prevenir o retardar la pérdida de la variación genética producida por deriva durante la fundación.

El *founder-flush* y la transiliencia genética han sido criticados por Charlesworth y Smith (1982), Barton y Charlesworth (1984) y Barton (1989). Básicamente, estos autores piensan que no hay razón empírica ni teórica para suponer que una rápida divergencia evolutiva tenga lugar en poblaciones extremadamente pequeñas y que se necesite un aislamiento geográfico para que se produzca la especiación. Además, en los modelos teóricos de especiación por efecto fundador que ellos desarrollan mediante simulación muestran que, bajo una amplia variedad de supuestos, la probabilidad de que la población fundada sufra una transición estocástica a un nuevo equilibrio selectivo, que cause aislamiento reproductivo de la población ancestral, es baja, por lo que concluyen que el mismo grado de

aislamiento reproductivo puede ser alcanzado gradualmente en poblaciones de tamaño moderado, y es habitualmente imposible diferenciar la acción del aislamiento geográfico de las diferencias ambientales y la deriva genética del efecto de los cuellos de botella que pueden atravesar las poblaciones periféricas. Futuyma (1986) argumenta a favor de Barton y Charlesworth resaltando el hecho de que el aislamiento reproductivo tiene una base poligénica, en la mayor parte de las ocasiones, lo que indica que el proceso de especiación se ha producido por una sustitución alélica secuencial y gradual, antes que por un cambio estocástico en pocos genes mayores.

También se ha cuestionado el papel que en este modelo tiene el tamaño de la población. Maynard Smith (1989) apunta que aunque en la práctica los sucesos que dan lugar a nuevas especies ocurren frecuentemente en poblaciones pequeñas, ya que éstas están probablemente más expuestas a ambientes atípicos, y por lo tanto a selección direccional, sin que estos cambios sean contrarrestados por el flujo genético, hay pocas razones para pensar que el tamaño poblacional, por sí sólo, sea importante.

Un repaso general a estas críticas y una réplica a cada una de ellas se recoge en Carson y Templeton (1984).

#### **I.4. EL EFECTO DE LOS CUELLOS DE BOTELLA POBLACIONALES SOBRE LA VARIABILIDAD GENÉTICA**

La mayor parte de la teoría de la genética de poblaciones ha estado dedicada tradicionalmente a modelos en los que el tamaño poblacional se asumía constante. Cuando observamos las poblaciones naturales vemos que la premisa de la constancia no se cumple.

Frecuentemente las poblaciones naturales sufren periodos en las cuales su tamaño fluctúa cíclicamente; algunos ejemplos son el tamaño de las poblaciones de insectos en latitudes con alternancias estacionales. Además, en paralelo al desarrollo económico y de la cultura occidental, se ha dado lugar a fenómenos durante los cuales las poblaciones atraviesan cuellos de botella; ejemplos de estos procesos son la recuperación de especies en peligro de extinción a partir de un número pequeño de individuos y su posterior mantenimiento en recintos cerrados, o la introducción de nuevas especies en zonas o hábitats no usuales.

Uno de los ejemplos más relevantes respecto de la reducción del tamaño poblacional y el efecto que los cuellos de botella pueden llegar a tener nivel evolutivo es la colonización de las islas que forman el archipiélago de Hawai por especies del género *Drosophila* (Carson, 1971; Carson y Templeton, 1984; Carson, 1990a). Después de la observación de la diversidad biológica y del número de especies del género *Drosophila* presentes en la zona, Carson (1971) propuso que cada isla había sido colonizada por una sola hembra fecundada. No obstante, Lande (1981a) propuso otra hipótesis para la gran diversificación de las drosófilas Hawaianas. Según este autor, la rápida evolución que se observa en este género puede

resultar de la interacción entre la selección natural y la selección sexual más la deriva genética en las preferencias en el apareamiento de las hembras.

#### I.4.1. Trabajos teóricos

Los sucesos fundadores de Mayr tienen como consecuencia que la nueva población establecida sólo porte una pequeña parte de la variación existente en la población ancestral, por lo que los cuellos de botella afectarían tanto a la variación genética como a la fenotípica y a la heterocigosidad.

En las poblaciones pequeñas, las fluctuaciones al azar de las frecuencias génicas (deriva genética) tienden a reducir la variación genética. La tasa esperada de pérdida de heterocigosidad por generación debida a deriva es, en una población diploide, de  $1/(2N_e)$ , siendo  $N_e$  el tamaño efectivo poblacional (Lande, 1988).

El primer trabajo en donde se formula el efecto que los cuellos de botella tienen sobre la variabilidad genética de las poblaciones es el de Nei *et al.* (1975). Estos autores muestran que, para los polimorfismos enzimáticos, aún en los casos de cuellos de botella extremos, las poblaciones no pierden una parte sustancial de su variabilidad, sino que la mayoría de ella es mantenida. La heterocigosidad media después de un cuello de botella puede ser calculada como  $H_t = H_0(1 - 1/(2N))$  en donde  $N$  es el tamaño del cuello de botella y  $H_0$  la heterocigosidad previa a la reducción del tamaño de la población. Si la recuperación del tamaño poblacional es rápida, es decir, si la tasa de crecimiento poblacional es elevada, sólo hay una pérdida de heterocigosidad en las primeras generaciones. No ocurre lo mismo con el número de alelos por locus, el cual sí es reducido drásticamente por un cuello de botella. Esto es así porque la deriva genética elimina muchos alelos de baja frecuencia, manteniendo los de frecuencias intermedias y la contribución de los alelos de baja frecuencia a la heterocigosidad media es muy baja.

En este mismo trabajo en dos párrafos consecutivos, Nei y colaboradores apoyan por un lado las teorías de Carson y a continuación las critican. Aunque aceptan que la probabilidad de que se produzca la fijación de un complejo génico adaptativo es mayor cuanto menor es el tamaño poblacional, alegan que si como consecuencia del cuello de botella hay una pérdida de alelos, esta pérdida puede ser desventajosa, cuando lo que se requiere es que se produzca una rápida adaptación al nuevo ambiente. Por lo tanto, el efecto directo de un cuello de botella sobre la variabilidad puede ser relativamente pequeño y es la tasa de recuperación del tamaño poblacional el factor más importante. Sólo si los cuellos de botella son persistentes se producirá una disminución considerable de la variabilidad genética ya que el efecto de la mutación sobre un número pequeño de alelos no será suficiente para dar lugar a su recuperación.

Si los genes que controlan un carácter cuantitativo actúan aditivamente, los resultados referentes a los polimorfismos enzimáticos pueden extrapolarse, ya que, en este

caso, los efectos y las frecuencias están altamente relacionadas (Wright, 1951). Por lo tanto, en ausencia de factores que actúen manteniendo la variabilidad genética, tales como mutación, migración o selección a favor del heterocigoto, la pérdida de heterocigosidad o de varianza genética aditiva en caracteres cuantitativos será de  $1/(2N_e)$  por generación (Lande, 1979, 1980b, 1988). Aún en este caso, sólo se perderá una pequeña fracción de la variación genética, ya que los alelos raros, que son los que se pierden cuando se produce una sola generación de deriva, contribuyen poco a la variación hereditaria de los caracteres cuantitativos (Lande, 1988). Si se produce deriva genética una sola generación o hay un sólo suceso fundador, probablemente, el efecto sobre la variabilidad genética o sobre la media fenotípica de los caracteres poligénicos será pequeño, aún en las poblaciones pequeñas (Lande, 1980b). A excepción de las poblaciones de tamaño muy reducido, la variación relativa de  $G$  será pequeña (Avery y Hill, 1977). Si por el contrario, si la nueva población permanece pequeña durante varias generaciones, se producirá una mayor pérdida en la variación genética aditiva (Lande, 1980b), esto es:

$$G_{(t)} = G_{(0)} (1 - 1/2N_e)^t$$

Aunque Lande (1988) reconoce que la expresión de genes de acción no aditiva en caracteres cuantitativos, dentro y entre loci polimórficos (dominancia o epistasia), puede causar un aumento transitorio de la variación genética aditiva en poblaciones pequeñas, asevera que ésto no evitará la pérdida de mucha variabilidad genética durante  $2N_e$  generaciones. Si después del cuello de botella prolongado se alcanza un tamaño poblacional grande y la selección es débil, la recuperación de los niveles de varianza genética aditiva similares a los de la población ancestral, mediante mutación, conllevará cientos, si no miles, de generaciones (Lande, 1980b).

Otros autores han modelizado situaciones en las que las relaciones entre los genes van más allá de las puramente aditivas. Para Goodnight (1987), si lo que se produce es un único suceso fundador, las varianzas aditivas y epistáticas no se ven afectadas de igual forma. La varianza aditiva disminuye en proporción al tamaño del cuello de botella, pero la contribución de la varianza epistática a la varianza dentro de las poblaciones nuevas aumenta respecto a la población original, siendo máxima cuando el tamaño del cuello es de dos individuos. Esto quiere decir que si esta reducción de la varianza genética, consecuencia de un suceso fundador, causa una alteración en los parámetros genéticos, lo más probable es que tal suceso esté relacionado con genes de acción aditiva, ya que su contribución relativa a la diferenciación entre poblaciones derivadas fundadas a partir de dos o más individuos es mayor. En este caso los efectos epistáticos tienen menos relevancia evolutiva.

Lo contrario ocurre cuando se produce más de un cuello de botella, y éstos van seguidos de una fase de expansión sin selección. Goodnight (1987) concluye que en esta situación la diferenciación entre poblaciones será consecuencia fundamentalmente de los efectos de la varianza genética epistática.

Cuando a partir de una población se derivan otras se produce una redistribución de la varianza genética, de forma que la varianza genética dentro de las líneas derivadas disminuye mientras que la varianza genética entre las líneas derivadas aumenta con el coeficiente de endogamia (Avery y Hill, 1977; López-Fanjul y Villaverde, 1989; López-Fanjul *et al.*, 1989). A estas conclusiones se oponen los resultados de Bryant *et al.* (1986b) que indican que cuando las relaciones entre los genes no son aditivas se puede producir una variación entre las líneas replicadas, sin que esto vaya en detrimento de la variación dentro de ellas.

#### I.4.2. Trabajos experimentales

Aunque se puedan perder algunos alelos poco frecuentes en la población ancestral al atravesar la población un cuello de botella, hay evidencia experimental, con *Drosophila melanogaster* y con *Musca domestica*, de que la varianza genética, sobre la que puede actuar la selección, puede aumentar después de un único y severo cuello de botella (Carson, 1990a). En el apartado anterior hemos visto que este aumento puede provenir de la conversión de varianza epistática en aditiva (Goodnight, 1987).

Distintos autores reflejan en sus trabajos el resultado de un aumento de la varianza después de que la población en estudio haya sufrido un cuello de botella. Así, Lints y Bourgois (1984), con *Drosophila melanogaster*, observan un aumento de la variación para caracteres de historia de vida, en comparación con la población ancestral, cuando se derivan poblaciones fundadas a partir de pocos individuos. Además, constatan que este aumento de la variación está relacionado con la varianza aditiva porque en las líneas derivadas hay una mayor respuesta a la selección. También con *Drosophila melanogaster*, Begon *et al.* (1984), mediante frecuencia de letales, determinan que hay una disminución de la variabilidad genética después de un cuello de botella, seguida de una fase de recuperación rápida, para llegar a unos niveles similares a la fase anterior al cuello de botella. Los mismos autores posteriormente (Begon *et al.* 1985) utilizan caracteres de eficacia en relación a los cromosomas. Sus resultados señalan que tras un cuello de botella hay una proporción elevada de cromosomas con baja eficacia, lo que indica que se precisa un largo periodo de selección para eliminar estas combinaciones de baja eficacia. Sus resultados confirman que después de un cuello de botella hay un largo periodo en el cual se siguen produciendo cambios a consecuencia de él.

Algunos de los trabajos se han realizado en otros organismos diferentes a *Drosophila*. Baker y Moeed (1987) analizan poblaciones naturales de pájaros (*Acridotheres tristis*) introducidos en hábitats extraños para la especie y separados geográficamente. Mediante análisis de la variabilidad alozímica, observan una reducción del número de loci polimórficos a más de la mitad en la población introducida respecto a la original; además, cada población posee una combinación de polimorfismos diferente. Johnson (1988), con un

caracol de tierra (*Theba pisana*) hace estudios de polimorfismo alozímico en poblaciones fundadas en islas. Observa que dada la pérdida de heterocigosidad que se ha producido en comparación a la que posee la población de la cual derivan, se han tenido que dar de 20 a 30 generaciones de tamaño poblacional reducido. Carson y Wisotzkey (1989) con *Drosophila silvestris* hace análisis cromosómicos, concluyendo que se ha producido, por recombinación, un cambio estocástico en la organización cromosómica acompañando a un cuello de botella poblacional. Bryant *et al.* (1981) mediante electroforesis para alozimas con poblaciones de *Musca autumnalis*, que ha sido introducida en América, concluyen que la heterocigosidad media, así como el número de alelos por locus, es menor en las moscas americanas, pero no significativamente, que en las poblaciones europeas, lo que sugiere que el cuello de botella producido durante el episodio de colonización ha tenido poco efecto sobre la variabilidad.

Bryant y colaboradores han realizado gran parte de su investigación con *Musca domestica*. Bryant *et al.* (1986a y b) analizan el efecto de un único cuello de botella sobre la variación cuantitativa de caracteres morfométricos, utilizando diferentes tamaños de cuello de botella. Observan un aumento de las varianzas fenotípica y genética, acompañadas de un aumento de la heredabilidad. Bryant *et al.* (1986a y b), al igual que Goodnight (1987), concluyen que si las relaciones entre los genes son diferentes a las aditivas, el efecto de un cuello de botella puede ser el opuesto. La varianza genética aditiva puede aumentar, al menos temporalmente, después de un cuello de botella como consecuencia del efecto de los alelos recesivos que están en baja frecuencia. Bryant *et al.* (1990) miden diferentes caracteres de eficacia en poblaciones sometidas a cuellos de botella periódicos. Aunque en las primeras etapas hay una disminución de la eficacia en estas líneas, en comparación con las de control, en las últimas fases de cuello de botella la mayoría de las líneas muestran una recuperación parcial o total. McCommas y Bryant (1990), en las mismas poblaciones sometidas a cuellos de botella sucesivos, encuentran una disminución tanto de la heterocigosidad como del número de alelos. Meffert y Bryant (1992) en *Musca domestica* con cuellos de botella periódicos, en tamaños de cuello distintos, estudian caracteres relacionados con el cortejo de apareamiento. Encuentran perturbaciones significativas respecto a la población ancestral. Bryant y Meffert (1988, 1990) estudian el efecto de los cuellos de botella sobre la integración morfológica, observando los cambios en las relaciones genéticas multivariantes entre caracteres cuantitativos. Concluyen que los cuellos de botella severos alteran la matriz de varianzas covarianzas, que interrelaciona y controla los caracteres cuantitativos, lo que podría promover la especiación.

Parece que no existe concordancia en la tasa de restauración de la variabilidad genética que sigue a un cuello de botella en el tamaño poblacional, siendo algunos órdenes de magnitud más rápida la recuperación de la variabilidad en los caracteres cuantitativos que en los loci enzimáticos. La alta mutabilidad de los caracteres métricos resulta de varios factores: suelen ser poligénicos y, además, la tasa de mutación por locus declina exponencialmente con la magnitud de su efecto (Lande, 1980a). Existen resultados

experimentales que confirman la independencia de los caracteres cuantitativos y los alozimas: aunque la selección probablemente actúe en algunas partes del genoma (por ejemplo en los caracteres cuantitativos), la pérdida de variabilidad electroforética detectada experimentalmente sigue la pauta predicha por la teoría neutral (McCommas y Bryant, 1990). De hecho, cuando se estudian conjuntamente heterozigosidad y variables morfométricas (sólo mediante una aproximación fenotípica) se observa una correlación negativa entre la heterozigosidad enzimática y la varianza morfométrica (Strauss, 1991; Yezerinac *et al.*, 1992). En un reciente trabajo de Leberg (1992) se pone en duda la validez de la determinación de la heterozigosidad alozímica como método para detectar pasados cuellos de botella poblacionales, ya que además de que la heterozigosidad en un solo *locus* es una variable aleatoria, muchas poblaciones posteriores a un cuello de botella eran más heterozigóticas que la población de la cual se obtuvieron sus fundadores. Asimismo, Leberg apunta que un bajo nivel de diversidad alélica nos daría una mayor evidencia de pasados cuellos de botella que una heterozigosidad reducida.

#### **I.4.3. Los efectos de los cuellos de botella sobre la integración morfológica**

Los cuellos de botella forman parte de las teorías por efecto fundador postuladas por Mayr, Carson y Templeton, ya que en todas ellas se contempla una fase en la que el tamaño poblacional debe reducirse para aumentar posteriormente. Dado que las especies están caracterizadas por equilibrios poligénicos altamente organizados, para que se produzca la subsecuente especiación es necesario que estos equilibrios se rompan con anterioridad. Esta perturbación del sistema genético puede provenir de un suceso fundador o de un cuello de botella (Carson, 1982).

Es difícil comprobar una alteración en el sistema genético. Una posible forma de identificar un ambiente genético alterado es estudiando la matriz de covarianzas genéticas entre los caracteres poligénicos (Bryant y Meffert, 1988). Si aceptamos esta forma de operar, la acción de los cuellos de botella puede ser evaluada en función de su capacidad de alterar las relaciones entre los caracteres poligénicos respecto a la población ancestral.

En § I.2.1 hemos expuesto la teoría de Lande respecto a que las relaciones genéticas multivariantes entre los caracteres permanecerán estables en el tiempo, a pesar de los cuellos de botella. Estas predicciones asumen que la variación y la covariación están basadas en relaciones aditivas entre genes. También se ha mencionado que si se establecen relaciones no aditivas dentro y entre loci (dominancia, sobredominancia o epistasia), el efecto de los cuellos de botella sobre las varianzas genéticas aditivas puede ser exactamente el opuesto al predicho con aditividad. Además, las correlaciones entre los caracteres también cambiarán en función de cuánto dependan de las relaciones no aditivas entre ellos (Bryant y Meffert, 1988).



Hasta donde conocemos, no son muchos los trabajos en donde experimentalmente se aborda el problema de la constancia o alteración de las estructuras genéticas que siguen a un cuello de botella. El más relevante es el de Bryant y Meffert (1988). La estructura de las matrices puede ser determinada mediante un coeficiente de integración. Existen varias formulaciones referidas a los coeficientes de integración matriciales, algunas de las cuales se revisan en § II.8.

El tamaño y la forma de un organismo son caracteres controlados poligénicamente, por lo que el estudio de su covariación conlleva análisis estadísticos multivariantes. Si realizamos un análisis de componentes principales sobre una matriz de correlaciones fenotípicas, el vector correspondiente al primer componente se interpreta clásicamente como un vector de *tamaño*. Si la matriz es de correlaciones genéticas el resultado de éste análisis se interpreta como un vector de *pleiotropía general* (Atchley *et al.*, 1981; Bryant y Meffert, 1988 y 90; Bryant, 1989).

Desde el punto de vista taxonómico, el mayor interés está sobre los componentes que siguen al primero, los cuales han sido identificados como componentes de la *forma*. No existe razón, *a priori*, para la hipótesis de que el primer componente principal tiene una propiedad de *tamaño*; más bien, esta atribución ha sido hecha por su utilización largamente difundida en los estudios morfométricos (Reyment *et al.*, 1984).

## **I.5. EL REGISTRO FOSIL Y LAS TEORÍAS DE ESPECIACIÓN POR EFECTO FUNDADOR**

La Teoría Sintética de la Evolución, o neodarwinismo, concibe unitariamente el proceso de cambio evolutivo, explicando los procesos de evolución a gran escala (relacionados sobre todo con el registro fósil) en base a los procesos básicos de mutación al azar, deriva, migración y selección que se producen en las poblaciones naturales (Dobzhansky *et al.*, 1977). Los procesos macroevolutivos (desdoblamiento de especies y aparición de categorías taxonómicas supraespecíficas) se explicarían como una extensión de la microevolución (adaptación de las especies por medio de la selección natural).

Según Lande (1981a), recogiendo las ideas de Fisher y Wright, los grandes cambios evolutivos en caracteres cuantitativos ocurren, normalmente, mediante la acumulación de múltiples factores genéticos con efecto relativamente pequeño, ya que las mutaciones con gran efecto tienen, casi en su totalidad, efectos pleiotrópicos negativos.

En todo caso, uno de los mayores problemas de la biología evolutiva es si las diferencias genéticas entre las poblaciones y las especies son simplemente extensiones de la variación presente en la población ancestral, o si están actuando otros procesos de orden macroevolutivo más altos (Bryant *et al.*, 1986a; Futuyma, 1986).

Para Stanley (1979), los datos paleontológicos nos llevan a la conclusión de que la mayor parte de los cambios evolutivos han ocurrido de una forma críptica, durante el origen rápido de la especie, a partir de poblaciones localizadas y pequeñas de la especie preexistente. Esta idea ha sido popularizada por los términos *modelo puntuacional* en contraposición al *gradualismo filético* que postula que los cambios evolutivos se realizan una vez la especie ha sido formada.

Muchos son los autores que argumentan en contra de la suposición de que la especiación es una condición necesaria para que se produzca evolución morfológica, entre otros Barton y Charlesworth (1984), Futuyma (1986) y Larson (1989).

La teoría de especiación por efecto fundador ha sido apoyada por varios paleontólogos, Eldredge, Gould, Stanley, entre otros que ven la microevolución y la macroevolución como fenómenos desacoplados (de Renzi, 1986, 1990 para estado del tema).

La teoría de los equilibrios interrumpidos postula que el cambio evolutivo se concentra en períodos de tiempo geológico relativamente cortos, a los que siguen grandes etapas sin cambios (Eldredge y Gould, 1972; Gould y Eldredge, 1977). Según estos autores, la teoría del equilibrio interrumpido fue propuesta como traducción, a escala geológica, de la teoría de especiación, a partir de poblaciones periféricas aisladas, de Mayr.

Carson, como autor de una teoría de especiación basada en el efecto fundador, se afana en sus escritos en desmarcar sus teorías de las que postulan los paleontólogos partidarios de los equilibrios interrumpidos. Aunque reconoce que en algunos aspectos estas dos teorías podrían tener puntos en común, rechaza las ideas de saltacionismo, selección de especies, selección de grupo, macromutaciones y monstruos prometedores (Carson, 1982, 1991). Carson manifiesta que la teoría de especiación por efecto fundador se enmarca en el neodarwinismo; describe cómo períodos geológicos en los que opere una selección intensa con altas tasas de recombinación, mutación y deriva, acelerarán el cambio evolutivo, especialmente si ellos operan en poblaciones pequeñas o subpoblaciones (Carson, 1987b). Así pues, resalta el hecho de que en la teoría de especiación por efecto fundador, la fuerza que impulsa el cambio es la selección natural, recogiendo la idea, descrita en la Nueva Síntesis, de que la tasa de evolución puede ser variable con el tiempo, actuando los sucesos fundadores como factores aceleradores.

Templeton (1986) también apoya la idea de que los mecanismos responsables de la formación de especies pueden ser descritos en términos de los procesos microevolutivos, aunque matiza que no se trata de una simple extrapolación, sino que para que se dé el improbable suceso de la formación de una especie mediante transiliencia genética han de confluir muchas características inherentes tanto al sistema genético como a la estructura de la población y a las condiciones biogeográficas.

La teoría de los equilibrios interrumpidos tiene aún otra consecuencia, y es que éstos dan cuenta de la estasis morfológica que se refleja en el registro fósil. Aunque Stebbins y



Ayala (1981, 1985), entre otros, mantienen que esta estasis se reduce a un problema de escala y el cambio en la morfología, que podría haber durado miles de años, puede ser imperceptible en el registro fósil, éste no es el problema fundamental. De lo que se trata es que una vez se ha producido el cambio, la especie permanece más o menos estable durante varios millones de años. Para Charlesworth y Smith (1982) la estasis es el efecto de la selección estabilizadora; la duda es si para especies con amplia distribución geográfica pueden existir períodos de selección estabilizadora tan largos, sin cambios climáticos ni ambientales durante miles de años, o que, al menos, los que se produzcan no provoquen una respuesta direccional sostenida.

Carson (1987b) critica la visión de un registro fósil con etapas de estasis morfológica que los paleontólogos describen. Sus argumentos recogen aspectos como la falta de contrastabilidad de sus supuestos, mediciones de tiempo geológico con grandes errores, y, sobre todo, la dificultad, inherente al proceso de fosilización, de registrar todas las clases de individuos y todas sus partes existentes en la población.

Lande (1981a) apunta que el mecanismo de especiación por selección sobre caracteres sexuales secundarios, controlados poligénicamente, que él propone, también produciría un proceso de cambio muy rápido y virtualmente instantáneo en la escala evolutiva, el cual vendría seguido por largos periodos de estabilidad.

Como conclusión recogeremos la opinión de Futuyma (1986):

"la teoría de la genética de poblaciones explica adecuadamente el cambio morfológico y la estasis, y no requiere una correspondencia entre evolución morfológica y especiación".

## **I.6. OBJETIVOS**

En el presente trabajo nos hemos propuesto los siguientes objetivos:

1- Estudio, en varios caracteres cuantitativos, de los parámetros fenotípicos y genéticos de varias poblaciones de *Drosophila pseudoobscura* sometidas a sucesivos cuellos de botella.

2- Determinación del efecto del protocolo experimental sobre la media fenotípica de varios caracteres métricos y merísticos, comparando las poblaciones a él sometidas, entre ellas y con las ancestrales.

3- Comprobación experimental de algunas teorías relacionadas con el comportamiento de los parámetros genético cuantitativos durante los cuellos de botella.

4- Cálculo de las funciones de eficacia poblacionales utilizando métodos alternativos basados en caracteres métricos.

5- Estudio de efecto del protocolo de "flush-crash" sobre la integración morfológica.

6- Análisis del efecto del protocolo experimental sobre las matrices de varianzas-covarianzas genéticas, comprobando tanto el efecto de los cuellos de botella como el de las rápidas expansiones poblacionales.

7- Contrastar si los efectos, fenotípicos y genotípicos, se deben al grado de endogamia alcanzado durante el protocolo o bien a éste mismo.



## II. MATERIAL Y MÉTODOS

---

### II.1. ACERCA DE *Drosophila pseudoobscura*

*Drosophila pseudoobscura* pertenece al grupo *obscura* del género *Drosophila*. Fue descrita por Frolova y Astaurov (1929). La principal característica diferencial de este grupo respecto a otras *Drosophila* es la tonalidad oscura de su cuerpo.

#### II.1.1. Distribución biogeográfica

*Drosophila pseudoobscura* es una especie americana. Su distribución abarca la costa del Pacífico, desde Canadá hasta Guatemala, y, hacia el interior, hasta las Montañas Rocosas y Texas de forma casi continua. También ha sido localizada en Colombia, en las proximidades de Bogotá (Dobzhansky y Powell, 1975).

El medio natural de cría y desarrollo de las especies del grupo *obscura* es el bosque templado caducifolio. Sin embargo, *Drosophila pseudoobscura* es una especie más versátil. En hábitats áridos, como en California y Méjico, se alimenta de secreciones de cactus mientras que en zonas más húmedas se alimenta de secreciones de abetos, pudiendo también colonizar montañas.

Se conoce poco acerca de sus hábitos y costumbres. De forma general, es más frecuente en lugares más cálidos y secos y de menor altitud que las otras especies del grupo. Es más abundante en verano que en primavera y otoño (a diferencia de su especie gemela *Drosophila persimilis*) y se muestra más activa durante las horas frías de la mañana (Dobzhansky y Powell, 1975).

#### II.1.2. Los cromosomas y sus inversiones

*Drosophila pseudoobscura* presenta en metafase cuatro cromosomas autosómicos, tres acrocéntricos (II, III, IV) y un cromosoma puntual (V), llamado *dot* por su pequeño tamaño. Los cromosomas sexuales son el X, con dos brazos desiguales (XR, el derecho, y XL, el izquierdo) y un cromosoma Y (Ashburner, 1989); todos excepto el Y son visibles en preparaciones de glándulas salivares. La variación estructural de los cromosomas de esta especie está prácticamente confinada en su tercer cromosoma.

*Drosophila pseudoobscura* ha sido objeto de numerosos estudios genético-poblacionales y evolutivos, llevados a cabo, especialmente, por Dobzhansky y su grupo. De particular interés han sido los estudios de las ordenaciones causadas por las inversiones paracéntricas en su tercer cromosoma. Cuando se produce un entrecruzamiento entre un cromosoma

portador de la secuencia normal y otro portador de una inversión paracéntrica (no incluye el centrómero), los productos de la recombinación son un cromosoma acéntrico (sin centrómero) y otro dicéntrico (dos centrómeros), ambos inviables, cuyo destino en *Drosophila* son los cuerpos polares. La consecuencia de este tipo de sucesos es que no se producen cigotos viables portadores de combinaciones de genes incluidos en las zonas de las inversiones. Por lo tanto, se mantienen combinaciones concretas de genes ligados durante generaciones (Strickberger, 1988, pp. 464-468; Ashburner, 1989). Concretando en esta especie, las distintas poblaciones presentan ordenaciones diferentes en su tercer cromosoma, criterio que puede ser utilizado para clasificarlas; éstas poblaciones, cuando son cercanas, tienen frecuencias de ordenaciones más similares que cuando están alejadas, mostrando, en su conjunto, un gradiente clinal. Clásicamente se ha relacionado la presencia de clinas con la frecuencia de las inversiones, ya que los individuos de una población que llevan la ordenación más frecuente son más eficaces que los portadores de una ordenación rara (Lewontin *et al.* 1981; Beckenbach, 1986). Se han propuesto dos hipótesis, no mutuamente excluyentes, para explicar esto: el cambio de la ordenación de los genes dentro de los cromosomas puede producir efectos de posición (Sperlich y Feuerbach-Mravlag, 1974), algunos de los cuales pueden ser adaptativos; por otra parte, las inversiones mantienen unidos complejos génicos que están coadaptados, produciendo heterosis con otros cromosomas presentes en la población (Dobzhansky y Powell, 1975).

### II.1.3. El mantenimiento de *Drosophila pseudoobscura*

Las moscas fueron mantenidas inicialmente, en el laboratorio de F. J. Ayala en Davis, Estados Unidos, en botellas de 250 ml, a 21°C de temperatura y con fotoperiodo. Una vez fueron trasladadas a nuestro laboratorio fueron mantenidas en botellas de 160 ml de capacidad, con 35 ml de medio de cultivo, y en tubos de 60 ml, con 15 ml de medio. El medio de cultivo estaba compuesto por harina de maíz, azúcar, levadura y agar-agar como espesante, al cual se añadía p-oxibenzoato (comercialmente Nipagín) y ácido propiónico como fungicida. Una vez solidificada y enfriada la comida, sobre la superficie se distribuía levadura picada y se introducía un papel en forma de fuelle, con el fin de absorber el exceso de humedad, favorecer la pupación y permitir a los adultos disponer de mayor superficie de asidero.

En los dos primeros años las condiciones de cultivo de las poblaciones fueron temperatura de 25°C ± 1°C, humedad no controlada e iluminación continua. Posteriormente estas condiciones fueron modificadas, adecuándose más a la biología de esta especie: temperatura de 21°C ± 1°C, humedad no controlada y ciclo de iluminación de día y noche solares. Las moscas destinadas a ser medidas fueron cultivadas en cámaras de control automático de temperatura a 21°C.

Para el manejo de las moscas, durante el protocolo "flush-crash" y la selección por sexos, se utilizó como anestesia anhídrido carbónico. Para realizar las mediciones se utilizó éter etílico, ya que la disposición del cuerpo que toman las moscas deja de ser la natural a los pocos segundos de estar respirando CO<sub>2</sub>, recogiendo las patas en el abdomen y estirando las alas en posición perpendicular al tórax. En ambos casos, esta disposición impedía tomar los datos, pues las quetas abdominales quedaban ocultas por las patas y las alas dejaban de ser perpendiculares al observador.

## II.2. EL PROTOCOLO DE FLUSH-CRASH

El protocolo fue diseñado por los profesores F.J. Ayala (University of California, Irvine) y A. Moya (Universitat de València). Consiste en ciclos de expansión y colapso poblacional sucesivos. Nuestro protocolo experimental (*flush-crash*) intenta repetir en condiciones controladas de laboratorio los sucesos de aumento del número de individuos, reducción drástica de éste y nueva expansión, que las poblaciones sufren de una forma natural (de ahí su nombre). Se presenta un esquema del protocolo en la Figura II.1.

Básicamente el protocolo consta de tres fases diferenciadas:

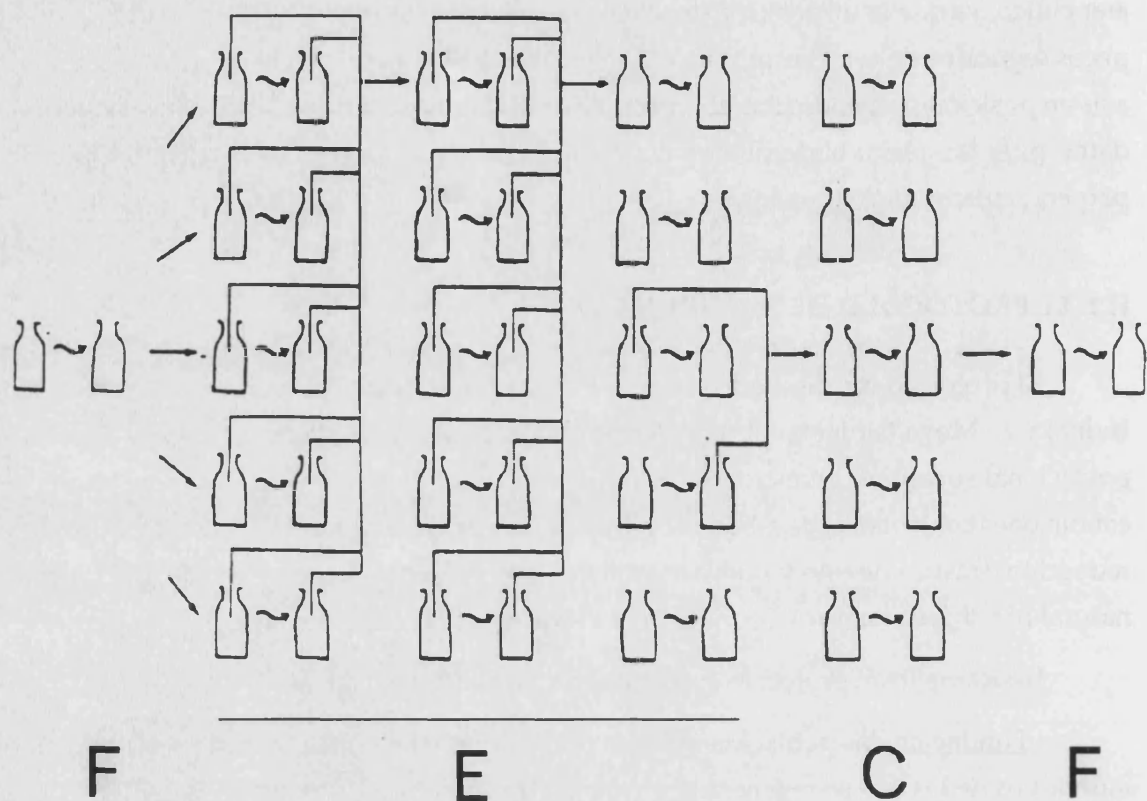
- Fundación: las poblaciones pasan por un cuello de botella, y es a partir de estos individuos de los que se regenera la población. En la Figura II.1 viene representado por F.

- Expansión: de la descendencia de los fundadores tomamos algunos individuos que darán lugar a la generación siguiente, y de ésta, a su vez, hacemos que algunos de ellos den descendencia, y así sucesivamente. Hacemos aumentar el tamaño poblacional, aunque de una manera ficticia ya que no son todos los individuos de una generación los que darán lugar a la siguiente, sino que solo tomamos 10 adultos por botella, elegidos al azar. Esto se entenderá mejor con un ejemplo tal y como explicaremos posteriormente. En la Figura II.1 vienen representadas algunas de sus fases mediante la letra E.

- Colapso: dejamos que el tamaño poblacional aumente, dando lugar a una fase de fuerte competencia larvaria. En la Figura II.1 se representa mediante el signo C.

Las poblaciones fueron iniciadas con un número de parejas que variaba de unas a otras: una, tres, cinco, siete o nueve. Este tamaño de cuello de botella se mantuvo constante en cada población a lo largo de los ciclos sucesivos. Es, por lo tanto, el tamaño del cuello de botella lo que varía y hace diferentes las distintas poblaciones.





**Figura II.1.** Esquema del protocolo de expansión y colapso. Las líneas curvas indican paso de los mismos individuos de una botella a otra, para tener la descendencia repartida. Las líneas rectas representan pares de individuos que de cada botella de la fase de *flush* anterior son pasadas a la fase siguiente. Esta fase es más larga que lo representado, ya que dura un total de cinco generaciones de expansión. Los signos F, E y C representan fundación, expansión y colapso poblacional, respectivamente.

El ciclo comenzaba con la fundación de la población, que es cuando se realizaba el cuello de botella. La primera fundación, a partir de la cual se iniciaron las líneas derivadas, fue igual a las que se realizan cuando se suceden los ciclos. Se ponían machos y hembras vírgenes en número correspondiente al cuello de botella. Para tamaños de 1 y 3 parejas las fundaciones se realizan en tubos, mientras que para 5, 7 y 9 parejas, en botellas, haciendo en cada caso varias réplicas puesto que esta fase es crítica y existe el peligro de perder la población (tubos entre 8 y 10 réplicas y botellas 5 réplicas).

Pasados cinco días, las parejas eran pasadas a tubos o botellas de comida fresca. El motivo de repartir la descendencia en dos tandas era obtener tamaños de descendencia suficientemente grandes sin que se produjeran situaciones de competencia. Después de otros cinco días los padres se retiraban. Cuando emergía la descendencia se seleccionaba una sola

de las réplicas que tuviese descendencia en los dos tubos o botellas; las demás se desechaban.

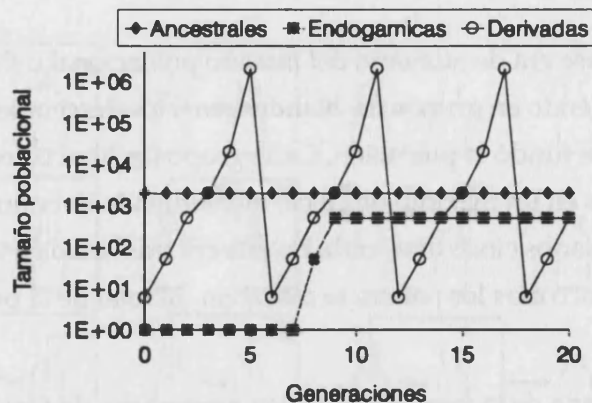
La siguiente fase era de aumento del tamaño poblacional o *flush*. En la primera etapa se comenzaba repartiendo en grupos de 20 individuos los descendientes de la pareja (o parejas) con las que se fundó la población. Cada grupo de 20 se colocaba en una botella, haciendo repeticiones en un máximo de cinco, dependiendo del número de individuos de que disponíamos. Pasados cinco días, cada botella era trasvasada a una nueva con comida fresca. Después de cinco días los padres se retiraban. El total de la población estaba repartido en diez botellas.

La segunda etapa de la fase de expansión comenzaba de forma distinta. Se ponían 20 individuos en cada una de las cinco botellas que formaban esta segunda fase. Para ello se tomaba una pareja de adultos de cada una de las diez botellas de la fase anterior. A los cinco días se pasaban a cinco botellas nuevas, con lo que completábamos las diez botellas por población, siendo estos individuos retirados a los cinco días. Esto se repetía hasta completar cuatro generaciones más.

A continuación pasamos a la siguiente fase, de colapso poblacional o *crash*, en donde se simulaba que la población ha alcanzado un tamaño próximo a su capacidad de carga. Los adultos de la quinta generación estaban repartidos en diez botellas. Estos adultos eran pasados todos a cinco botellas con lo cual el número de individuos por botella era aproximadamente diez veces superior al de la fase de expansión. En esta etapa realizamos una mezcla, juntando cruzadamente los individuos de la primera fase con los de la segunda, pero de forma que procedieran de padres diferentes. A los cinco días estos individuos eran pasados a cinco botellas nuevas y retirados cinco días después. Las larvas descendientes de estos individuos son las que sufrían el *crash* competitivo.

Este es el momento más crítico del protocolo, pues se pone en peligro la viabilidad de la población, pudiendo no recuperarse. Cuando emergían los adultos, seleccionamos una de las réplicas, desechando las otras cuatro. De las dos botellas extraíamos individuos vírgenes. A partir de ellos reanudamos el ciclo con la fundación de las poblaciones, su expansión y el cuello de botella.

En la Figura II.2 se representa la dinámica que seguía el tamaño poblacional según transcurrían los ciclos de expansión o colapso. Asimismo se muestra comparativamente el tamaño poblacional que mantuvieron las poblaciones ancestrales y las endogámicas.



**Figura II.2.** Esquema de la dinámica del tamaño de las poblaciones sometidas al protocolo (derivadas), de las ancestrales y de las endogámicas. En el eje de abcisas se muestra el paso de las generaciones y en el de ordenadas el número de individuos que se alcanza en cada generación expresado en escala logarítmica.

Tres son las consecuencias fundamentales de estos procesos:

- una fuerte deriva, que se produce en la fundación,
- una selección relajada durante la fase de expansión, que permite que nuevos genotipos aparecidos por recombinación sean probados y puedan sobrevivir.
- una selección intensa durante el colapso poblacional o *crash* competitivo.

### II.3. NUESTRAS POBLACIONES: SU ORIGEN Y DESCRIPCIÓN

En Junio de 1984, el profesor Wyatt W. Anderson del Departamento de Genética de la Universidad de Georgia (USA), realizó capturas de *Drosophila pseudoobscura* en dos poblaciones alejadas geográficamente. Una se realizó en el Parque Nacional de Bryce Canyon, Utah (Estados Unidos). La otra captura se llevó a cabo en el Lago Zirahuén, Michoacan (México).

Un análisis cromosómico mostró que las moscas procedentes de Bryce Canyon eran monomórficas para las ordenaciones en su tercer cromosoma; la población procedente de Michoacan era muy polimórfica, siendo portadora de 11 ordenaciones cromosómicas diferentes, cuyas frecuencias poblacionales variaban entre el 40% y el 1%.

Para detectar posibles contaminaciones y poder realizar en el futuro experimentos que precisaran un marcador fenotípico del origen poblacional, se introdujo un marcador de color de ojos distinto en cada las poblaciones de cada origen. A la población procedente de Bryce Canyon se le introdujo la mutación *orange* (*or*), situada en el tercer cromosoma, y a la

procedente de Michoacan la mutación *sepia* (*se*), ligada al sexo. Resumiré brevemente la secuencia de cruces.

Se cruzaron hembras *or* con machos salvajes de la población de Bryce Canyon; la F<sub>1</sub> se cruzó entre ella. Las hembras *or* de la F<sub>2</sub> fueron retrocruzadas de nuevo con los machos de Bryce Canyon, la F<sub>1</sub> entre ella y las hembras *or* de la F<sub>2</sub> con los machos salvajes de la población de Bryce Canyon. Después de seis retrocruzamientos, las hembras y machos *or* fueron intercruzados. Los cruces que se hicieron para incluir la mutación *sepia* fueron los mismos en la población de Michoacan. Después de seis retrocruzamientos más del 98% del material genómico proviene del ancestro salvaje (Crow y Kimura, 1970).

En este momento cada población ya podía diferenciarse fenotípicamente. El siguiente objetivo fue sintetizar las dos poblaciones ancestrales que darían lugar posteriormente a las derivadas, al ser sometidas al protocolo de *flush-crash*. Estas poblaciones ancestrales debían ser portadoras de la mayor variabilidad posible (hay que recordar que uno de los requisitos que según Carson y Templeton debe poseer la población ancestral para dar lugar a una nueva especie es que sea polimórfica).

Se realizó una serie de cruzamientos conducentes a recoger la mayor parte de la variabilidad presente en la población. Se combinaron dos estrategias: el establecimiento de isolíneas y el cultivo masal.

Con algunas hembras de Bryce Canyon se fundaron 11 isolíneas; un gran número de individuos se pusieron en un cultivo masal. Cuando las isolíneas estuvieron establecidas se realizaron 11 cruces con los miembros de la pareja procedentes cada uno de una isolínea, de la siguiente forma: hembra<sup>1</sup> x macho<sup>2</sup>, hembra<sup>2</sup> x macho<sup>3</sup>, ..., hembra<sup>11</sup> x macho<sup>1</sup>. También se realizaron los cruces inversos. La población ancestral BC se fundó con 4 parejas de adultos de la F<sub>1</sub> de cada uno de los 22 cruces más 14 parejas procedentes del cultivo masal. Por lo tanto la población BC fue iniciada con 204 moscas adultas.

Para los individuos de Michoacan el procedimiento fue similar. Se fundaron 6 isolíneas y el cultivo masal. Con los adultos descendientes se realizaron siete cruces: hembra<sup>1</sup> x macho<sup>2</sup>, hembra<sup>2</sup> x macho<sup>3</sup>, ..., hembra<sup>6</sup> x macho-cultivo masal, hembra-cultivo masal x macho<sup>1</sup>; también se realizaron los cruces recíprocos. Para la fundación de la población ancestral M se tomaron ocho parejas de cada uno de estos cruces, más 22 del cultivo en masa, por lo que el número de adultos con los que se inició la población de 268.

Antes de empezar nuestro experimento fueron muestreadas quince larvas de cada una de las isolíneas y del cultivo en masa de la población ancestral M. Más del 50% fueron heterocariotípicas para su tercer cromosoma. No se han repetido análisis en este sentido.

### II.3.1. Las poblaciones establecidas

En Diciembre de 1984 se fundaron 27 poblaciones derivadas a partir de las ancestrales BC y 18 a partir de las ancestrales M. Estas líneas derivadas fueron sometidas al protocolo de *flush-crash* hasta finales de 1991.

Las distintas poblaciones derivadas se diferenciaban demográficamente por la fase de fundación. Atendiendo a este criterio las podemos clasificar en líneas de tamaño de cuello de botella de 1, 3, 5, 7 y 9 parejas. Un esquema se muestra en la Tabla II.1.

**Tabla II.1.** En el siguiente esquema aparecen los nombres asignados a todas las líneas que se fundaron; señalamos también su origen poblacional y el número de parejas con que pasan a través del cuello de botella (n). En total son 45, estando señaladas en negrita las que han sido objeto del presente estudio.

n	Bryce Canyon (BC)	Michoacán (M)
1	BC2, BC4, BC32, BC33	<b>M3, M5, M37</b>
3	BC7, BC9, BC10, BC11, BC12, BC34	M7, M8, M10, M11, <b>M12</b> , M36
5	BC13, BC14, BC15, BC17, BC18	<b>M13, M14, M15</b>
7	BC19, BC20, BC21, BC22, BC23, BC24	<b>M19, M20, M21</b>
9	BC25, BC26, BC27, BC28, BC29, BC30	<b>M25, M26, M27</b>

Las poblaciones ancestrales fueron mantenidas desde su captura mediante un protocolo de cambios seriados, en el que no se producen cambios bruscos del tamaño poblacional, asegurándose que no se dieran situaciones de competencia.

Para realizar un control de endogamia y estudiar comparativamente su efecto sobre los caracteres estudiados respecto del efecto del protocolo, se fabricaron dos líneas de alta endogamia. Esto se hizo cuando llevábamos 8 ciclos de *flush-crash* completos, sometiendo a individuos procedentes de las poblaciones ancestrales a igual número de cruces hermano-hermana como fases del protocolo habían sufrido hasta entonces las poblaciones derivadas.

Teníamos, por lo tanto, tres tipos de poblaciones (ver el esquema que las relaciona en la Figura II.2) que denominaremos a partir de ahora como:

- derivadas: sometidas al *flush-crash*.
- ancestrales: mantenidas por cambio seriado.
- endogámicas: sometidas a cruces sin expansión.

### II.3.2. Las poblaciones utilizadas

El volumen de tarea al que nos llevaba nuestro plan de trabajo nos impuso que no pudiéramos trabajar con todas las líneas derivadas. Elegimos, de todas las posibles, una línea derivada representante de cada tamaño de cuello de botella en cada origen poblacional: en total, diez líneas. En la Tabla II.1 los nombres correspondientes aparecen en negrita. El criterio de elección se basó en datos sobre índices de aislamiento prerreproductivo positivos obtenidos en un experimento previo (Galiana *et al.*, 1989). Además, trabajamos con las ancestrales y con las líneas de control endogámicas.

### II.4. LA OBTENCION DE LAS FAMILIAS

Los individuos destinados a ser medidos fueron separados del protocolo en etapas concretas, esto es, coincidiendo con la primera generación de expansión (pasado el colapso poblacional) y la última (antes de la etapa de competencia). Se realizaron medidas en un total de cinco etapas.

Primera fase de medidas (1 *flush*): moscas separadas a finales de Mayo de 1988, coincidiendo con el final de la fase de expansión del sexto ciclo (antes del *crash*).

Segunda fase de medidas (2 *flush*): moscas separadas en Diciembre de 1988, al final de la fase de expansión del séptimo ciclo (antes del *crash*).

Tercera fase de medidas (1 *crash*): moscas separadas en Septiembre de 1989, al principio de la fase de expansión del noveno ciclo (después del *crash*).

Cuarta fase de medidas (3 *flush*): moscas separadas en Febrero de 1990, al final de la fase de expansión del noveno ciclo (antes del *crash*).

Quinta fase de medidas (2 *crash*): moscas separadas en Marzo de 1990, al principio de la fase de expansión del decimo ciclo (después del *crash*).

Como se ve, los muestreos de los individuos sobre las poblaciones del protocolo *flush-crash* para ser medidos se realizaron sucesivamente durante tres años, sólo entre el primer y el segundo *flush* hubo un paréntesis.

Las cepas ancestrales fueron medidas tres veces en total, mientras que las endogámicas una. En todos los casos se midieron a la vez que alguna de las fases de mediciones de cepas derivadas. En concreto, con la primera fase de medidas de poblaciones derivadas se midieron las poblaciones ancestrales de origen BC y M. Igual sucedió con la segunda fase. En la tercera fase de medidas de poblaciones derivadas se midió la población ancestral de origen BC y en la quinta fase la de origen M. Las poblaciones de control de endogamia se midieron a la vez que la quinta fase de medidas de líneas derivadas.

La forma de obtener estos individuos para el análisis de familias se modificó entre la primera y la segunda fase de mediciones. En la primera etapa de mediciones se tomaban

individuos aún vírgenes de las botellas de *flush-crash*, siendo utilizados como padres en las familias a medir. En las etapas segunda, tercera, cuarta y quinta, establecimos el protocolo definitivo, incluyendo dos generaciones de tubo entre el aislamiento del protocolo de *flush-crash* y su utilización como padres en nuestro experimento.

Prout y McChesney (1985) demuestran que la densidad a la que se desarrolla la hembra en su etapa larvaria está correlacionada negativamente con la fertilidad que esa hembra tendrá en su fase adulta. Aunque la fertilidad no es un carácter incluido en nuestro estudio, necesitábamos su estima aproximada, dado que nuestro protocolo no incluía siembra de huevos por el volumen de trabajo adicional que esto conllevaba. De la observación se concluyó que había una gran variabilidad en el número de huevos puestos por una hembra proveniente de una botella de *flush-crash*; las causas de esto eran variadas: las condiciones de competencia bajo las cuales se había desarrollado, su edad y si estaba o no fecundada previamente, entre otras. Estas dos últimas causas están relacionadas entre sí. Conociendo estos problemas intentamos homogeneizar las condiciones de desarrollo, minimizando la variabilidad ambiental.

Previamente a la medición de las moscas separábamos 20 parejas tomadas al azar de cada población derivada. Cada pareja era puesta en un tubo y se dejaba dos días poniendo huevos, pasados los cuales se retiraban los adultos. La descendencia se recogía todavía virgen y se separaban los machos de las hembras. A los 4 ó 5 días, cuando ya habían alcanzado la madurez sexual, apareábamos 20 parejas, cada una en un tubo. A las 48 horas eran retirados. Su descendencia se separaba virgen y eran los individuos que utilizábamos como padres.

En la primera generación de tubo, cuando las hembras venían del protocolo, desconocíamos su edad y las condiciones de densidad bajo las cuales se habían desarrollado, por lo que el número de descendientes por tubo era muy variable. Se daba un fracaso en la obtención de descendencia de hasta el 50 % de los casos por causas desconocidas. Con la segunda etapa de tubo conseguíamos que la variabilidad en la fertilidad ya no dependiera en tan gran medida de circunstancias externas. Con los descendientes de la segunda generación de tubo, fundábamos, con un macho y una hembra vírgenes y maduros sexualmente, cincuenta tubos por población. Cada tubo daba lugar a una familia. A las 48 horas, las parejas se pasaban a un nuevo tubo y se dejaban poner huevos 22 horas. Pasado este tiempo se retiraban y eran medidas. El primer tubo se desechaba, con lo que eliminábamos la variabilidad en el número de descendientes motivada por diferencias debidas a retrasos en el apareamiento y/o comienzo de la puesta.

Pasadas aproximadamente tres semanas, cuando emergía la descendencia, medíamos dos machos y dos hembras por tubo, completando la familia. También se contó el número de descendientes de cada familia. Hay que tener en cuenta que no es el número de descendientes totales a que daría lugar una pareja, sino que es el número de individuos viables a que dieron lugar los huevos que puso la hembra durante 22 horas, 6 ó 7 días

después de su emergencia. En esta fase de su vida se alcanza una meseta en el número de huevos.

## II.5. LOS CARACTERES MEDIDOS: SU DESCRIPCION Y LOCALIZACION

Los caracteres cuantitativos sobre los que he trabajado han intentado representar las distintas zonas del cuerpo, abarcando la cabeza, el tórax, el abdomen y las extremidades. En la Figura II.3, correspondiente a un esquema de algunas partes del cuerpo de un díptero, señalamos los caracteres en estudio.

### Cabeza

- anchura de la cabeza: medida como el diámetro máximo externo a los ojos.
- distancia entre los ojos: medida como el diámetro menor entre los ojos tomada en la mitad de la cabeza.

### Tórax

- longitud del escudo: medido como la distancia que va, a lo largo de la línea media del cuerpo, desde la base de la cabeza hasta la sutura que une escudo con escutelo.
- longitud del escutelo: medido como la distancia que va, a lo largo de la línea media del cuerpo, desde la sutura que une escudo con *escutelo* hasta la zona más distal del escutelo.
- anchura del escutelo: medido como la anchura del escutelo en su base.
- longitud de la sutura torácica: medida como la longitud de la sutura que une la mesopleura y la pteropleura en la parte izquierda del tórax.
- anchura del ala: medida en el ala izquierda como la distancia desde el punto de cruce de la vena longitudinal V con el borde del ala interno (llamada en esta zona línea posterior) hasta el borde externo y opuesto (en esta zona denominada triple línea de microquetas).
- longitud del ala: medida en el ala izquierda como la distancia desde la base del ala, denominada tégula, hasta el punto de cruce de la vena longitudinal III con el borde posterior del ala (en la zona denominada de doble línea).

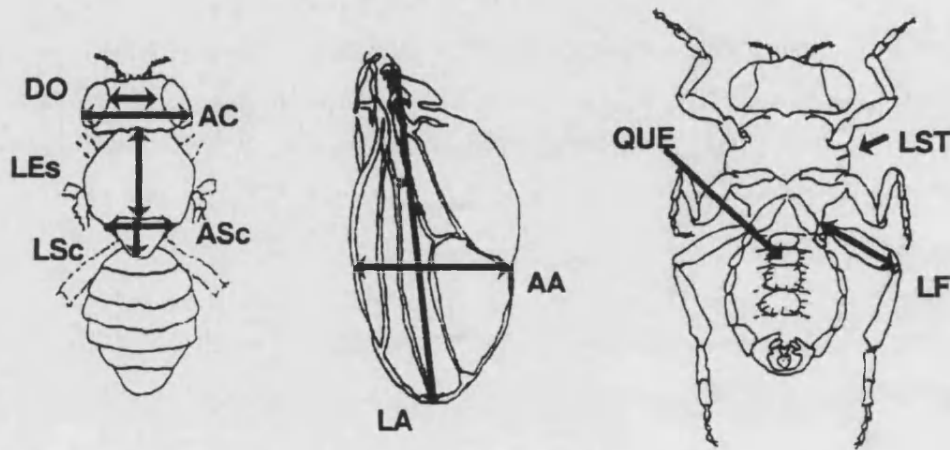
### Extremidades

- longitud del fémur: medido en la pata izquierda del tercer par (metafémur) como la distancia que va desde el codo que forma el trocánter hasta el final del tarsito.

### Abdomen

- número de quetas del tercer segmento abdominal. Se eligió el tercer segmento y no otro (cuarto o quinto, como es habitual) ya que los machos de esta especie tienen la parte baja del abdomen muy pigmentada. Además, la mutación *orange* produce una acumulación de pigmentos pteridínicos en los testículos. Ambos factores impiden la clara visualización de las quetas en los segmentos más inferiores. Por otra parte, en la literatura se asume que la correlación genética del número de quetas entre los segmentos quinto y sexto es igual a uno, por lo menos en *Drosophila melanogaster* (López-Fanjul *et al.*, 1989).





**Figura II.3.** Esquema de la anatomía de un díptero en donde se señalan los caracteres utilizados en este trabajo.

Las abreviaciones que vamos a utilizar para referirnos a cada uno de los caracteres

son:

AC	Anchura de la cabeza	AA	Anchura del ala
DO	Distancia entre ojos	LA	Longitud del ala
ASc	Anchura del escutelo	LST	Longitud de la sutura torácica
LEs	Longitud del escudo	LF	Longitud del fémur
LSc	Longitud del escutelo	QUE	Número de quetas

## II.6. COMO MEDIMOS LOS CARACTERES CUANTITATIVOS

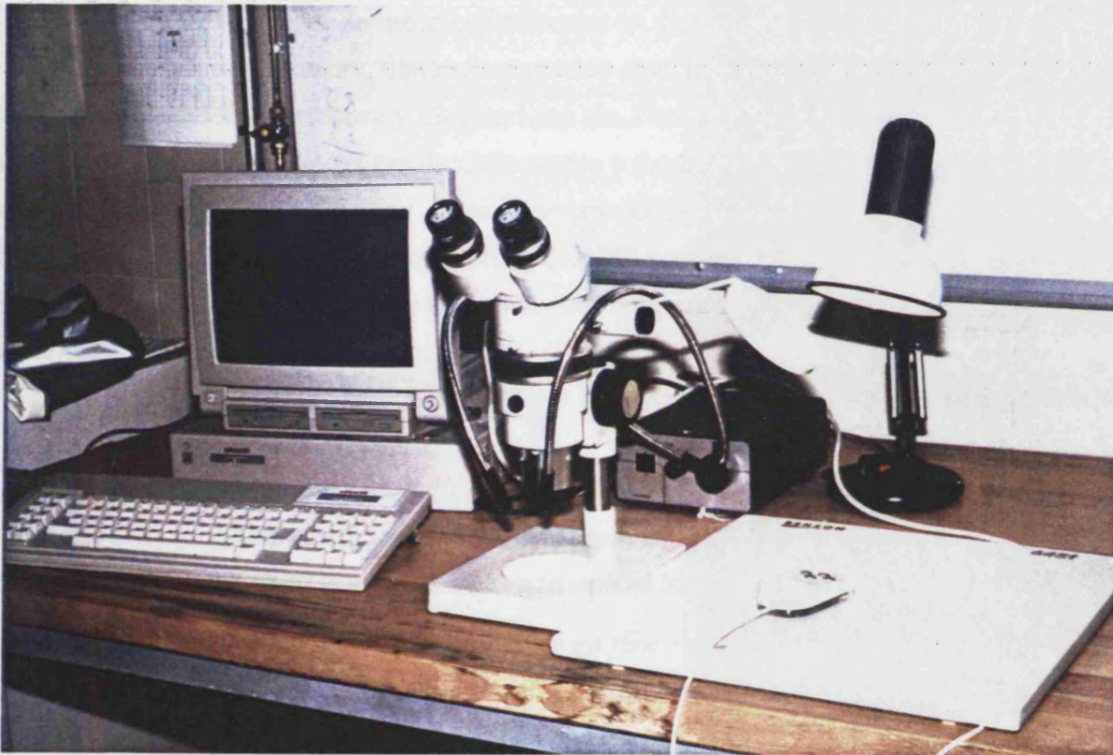
### II.6.1. Descripción y funcionamiento de nuestro sistema

El sistema que utilizamos (Figura II.4.) contaba con tres elementos fundamentales:

- Tableta digitalizadora Benson 6451. Incluye dos transductores: lápiz y cursor de cuatro botones.

- Cámara clara Nikon, acoplada a una lupa Nikon SMZ-10 de visión estereoscópica. Cuando la lupa tenía acoplado el dispositivo de dibujo o cámara clara disponía de un aumento de zoom 7,9x, utilizando la base normal.

- Ordenador Olivetti M200 con 640 Kb RAM. En uno de los dos conectores disponibles para periféricos opcionales se recibía las señales provenientes de la tableta digitalizadora.



**Figura II.4.** Sistema de medición.

El ordenador funcionaba con un programa en GWBASIC realizado por nosotros. Básicamente el programa realizaba cuatro funciones:

- comunicación de la tableta digitalizadora con el ordenador
- integración de las coordenadas provenientes de la tableta
- transformación de estas coordenadas en distancias (micras)
- almacenamiento ordenado de las medidas en un fichero de datos.

La cámara clara es un espejo que refleja lo que hay debajo de ella. Dada la visión estereoscópica de la lupa, el observador percibe por un ocular la muestra situada en el objetivo de la lupa y por el otro ocular la imagen reflejada de la cámara clara, dando la impresión de dos imágenes superpuestas: por un lado la mosca y por otro la tableta con el puntero. Para medir hacíamos coincidir el principio o el fin del carácter con la marca en cruz



del ratón, dando entonces señal de entrada. La señal era recibida por el ordenador, que con dos señales sucesivas calculaba una distancia en unidades de tableta (1 cm = 196.5 unidades de la tableta), la cual era posteriormente transformada a micras. Los datos sucesivos que se tomaban de un mismo individuo eran almacenados secuencialmente en un fichero. Ya que nuestro diseño es de familias, cuando teníamos los datos de los padres y los hijos formábamos ficheros mayores y los almacenábamos para su posterior análisis estadístico.

## II.6.2. Medir

Una vez anestesiada la mosca se colocaba en *decúbito prono* para medir los caracteres anchura máxima de la cabeza, distancia entre los ojos, longitud del escudo, longitud y anchura del escutelo y anchura y longitud del ala. Para medir la longitud del fémur y el número de quetas la posición era *decúbito supino* y *decúbito lateral* para medir la sutura torácica. Si los individuos morían antes de ser medidos era imposible obtener de ellos los datos al adoptar las alas una inclinación de casi 90° respecto al cuerpo y quedar las patas recogidas en el abdomen tapando las quetas del tercer segmento. Por ello las medidas se realizaron con los individuos vivos.

## II.7. SINOPSIS

Se realizaron las mediciones en cinco etapas del protocolo de "flush-crash"; el momento en el tiempo en que se realizó cada una se indica en § II.4.1.

En cada fase realizaron las mediciones en cinco poblaciones de origen Bryce Canyon y cinco de origen Michoacan, que seleccionamos según el criterio que se expone en § II.3.2.

Coincidiendo con las fases primera y segunda se midieron las poblaciones ancestrales de origen BC y M; coincidiendo con la tercera fase se midió por segunda vez la población ancestral de origen BC y coincidiendo con la quinta fase se midieron de nuevo la población ancestral de origen M y las endogámicas de ambos orígenes.

Para cada población, en cada ciclo, se fundaron 50 familias, de las cuales se midieron un mínimo de 35.

En cada familia se median los padres y dos machos y dos hembras de la descendencia. La forma de obtener las familias a partir de las poblaciones de *flush-crash* se expone en § II.4.1. En cada individuo se midieron diez caracteres según el esquema y la descripción que se hace en § II.5.

En la tercera, cuarta y quinta fase de mediciones se tomó un dato adicional, contándose los descendientes en cada familia.



## II.8. BREVE DESCRIPCION DE LOS METODOS ESTADISTICOS UTILIZADOS

La mayoría de los análisis estadísticos han sido realizados mediante el paquete de programas estadísticos SPSS/PC+ (Norusis, 1990). En el caso de no ser así indicaremos el programa del que nos hemos servido.

### II.8.1. Métodos univariantes

Dado que la utilización de este tipo técnicas es ampliamente difundida, en este apartado solo se hará un comentario somero de los procedimientos estadísticos; una mayor profundización así como la justificación de su utilización se recoge en el apartado correspondiente de Resultados.

Consideramos que una forma adecuada de empezar análisis de los datos era el cálculo de los parámetros estadísticos descriptivos: media, error estándar, varianza y número de datos.

En general, el análisis de la varianza (ANOVA) nos permite comprobar si existen efectos de tratamiento añadidos; esto es, si un grupo de medias puede considerarse muestreado aleatoriamente de la misma población o si los tratamientos que han afectado a cada grupo separadamente han dado como resultado un cambio de estas medias de manera tal que no puede considerarse que las muestras extraídas sean de la misma población. ANOVA precisa que las muestras cumplan tres requisitos: los grupos deben ser muestras tomadas al azar, la variable dependiente considerada debe tener una distribución normal y los distintos grupos deben tener homogeneidad en las varianzas.

El test no paramétrico de Kolmogorov-Smirnov nos permite comprobar que la función de distribución de las variables dependientes (medidas de los caracteres) no es significativamente distinta a una función de distribución normal.

No obstante, cuando se realizan muchos tests, la probabilidad de que algunas de las diferencias observadas parezcan ser estadísticamente significativas, cuando en realidad no lo son, aumenta con el número de comparaciones hechas. Para evitar ésto, el criterio de cómo de grandes deben ser las diferencias para considerarlas significativas debe ser más restrictivo que el que se necesitaría si sólo consideráramos una variable. Mediante la aplicación del test de Bonferroni se obtiene un nuevo nivel de significación.

El test de homogeneidad de varianzas de Bartlett y el test de la  $F_{\max}$  sirven para comprobar la homoscedasticidad de las distribuciones. En todo caso, las consecuencias de una heterogeneidad moderada no son demasiado graves para el test de significación en su conjunto.

El análisis de la varianza puede ser aplicable a diferentes diseños de datos. En el denominado factorial, los individuos pueden clasificarse en grupos que representen todas

las diferentes combinaciones de los factores. En el diseño jerárquico los grupos subordinados están encajados dentro de un nivel más alto de clasificación.

La finalidad del análisis de regresión es evidenciar la relación entre dos variables expresando una como función lineal de la otra. La línea de regresión resultante es la mínima cuadrática.

## II.8.2. Técnicas estadísticas multivariantes

El objetivo de estas técnicas es el análisis conjunto de más de una característica medida en un mismo individuo. Este tipo de análisis conlleva una serie de cálculos enmarcados en el álgebra de matrices. Cuando poseemos información de más de un carácter para un mismo individuo, la podemos expresar en forma de un vector  $x$ . El primer momento de este vector es la esperanza de sus componentes

$E(x') = [E(x_1), \dots, E(x_p)]$ . La generalización de la varianza cuando tratamos con una variable multidimensional, se denomina covarianza de los elementos  $x_i$  y  $x_j$ ,  $\sigma_{ij}$ .

La extensión del concepto de covarianza a los  $p$  componentes del vector  $x$  es la matriz de varianzas covarianzas

$$\text{Cov}(x, x') = \begin{pmatrix} \sigma_{11} & \dots & \sigma_{1p} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \sigma_{p1} & \dots & \sigma_{pp} \end{pmatrix}$$

de forma que  $\sigma_{ii}$  es igual a  $\sigma_i^2$ , la varianza de la variable  $i$ -ésima.

Podemos construir las matrices de varianzas covarianzas para cada población utilizada en nuestro experimento.

Se puede contrastar la igualdad de las matrices de covarianzas mediante una generalización del test de Bartlett que utiliza como indicador de "varianza generalizada" el determinante de la matriz.

La hipótesis nula es que un conjunto de matrices son iguales entre sí. El estadístico  $M$  se define como

$$M = \sum_i n_i \ln|S| - \sum_{i=1}^k n_i \ln|S_i|$$

donde  $S = \frac{1}{\sum n_i} \sum_{i=1}^k n_i S_i$ , y siendo  $S_i$  la  $i$ -ésima matriz de varianzas-covarianzas.

Además, se introduce otro parámetro,  $C^{-1}$ , que es un factor de escala. La variable  $MC^{-1}$  se distribuye como una  $\chi^2$  con  $\frac{1}{2}(k-1)p(p+1)$  grados de libertad, donde  $k$  es el número de

poblaciones para las que disponemos de matriz y  $p$  es la dimensión de éstas. Morrison (1990) indica que si  $k$  y  $p$  no exceden de 4 ó 5 y  $n$ , el número de observaciones por matriz, es como mínimo 20, la aproximación de la  $\chi^2$  es buena.

No obstante, para aplicar los tests estadísticos, aún tenemos que calcular, a partir de ellas, dos parámetros, que son sus raíces características y los vectores característicos asociados a cada raíz característica (Morrison, 1990).

El propósito del análisis de correlación es medir la intensidad de la asociación observada entre cualquier par de variables. Existen numerosos coeficientes de correlación; utilizamos el denominado producto-momento, cuya formulación se debe a Pearson. La matriz de correlación deriva de la matriz de varianzas covarianzas al dividir cada elemento de la matriz por el producto de las desviaciones típicas de las variables implicadas.

Frecuentemente las relaciones entre muchos caracteres se resumen en un análisis de componentes principales intentando describir los factores ocultos que han generado la dependencia o variación en una respuesta (Atchley *et al.*, 1981; Cheverud, 1982; Leamy y Atchley, 1984). Mediante este tipo de análisis se determinan unas pocas combinaciones lineales (las que muestren una varianza máxima) que pueden ser usadas para sumarizar todos los datos perdiendo la menor cantidad de información posible, por lo tanto, una de sus utilidades es que nos aporta economía al ser representadas las variables como función de un número menor de factores latentes (Mardia *et al.* 1979, p. 213).

Si poseemos  $x_1, \dots, x_p$  variables, la componente principal es una combinación lineal de ellas de forma que:

$$y_1 = a_{11}x_1 + \dots + a_{p1}x_p$$

cuyos coeficientes  $a_{i1}$  son los elementos del vector característico asociado con la raíz característica mayor ( $l_1$ ) de la matriz de covarianzas entre los caracteres originales. Cuando una matriz posee más de una raíz característica diferente, se puede calcular más de un componente principal; de forma que si  $l_i$  es diferente a  $l_j$  los coeficientes del  $i$ -ésimo y del  $j$ -ésimo componentes son ortogonales. Las raíces características de la matriz ( $l_1, l_2, \dots, l_p$ ) son interpretables como las varianzas de la muestra de las variables  $x_1, \dots, x_p$

$$l_1 + l_2 + \dots + l_p = s_{11} + s_{22} + \dots + s_{pp}$$

donde  $s_{ij}$ ,  $i=1 \dots p$ , son los elementos de la diagonal de la matriz de varianzas covarianzas (Dunn y Everitt, 1982, p. 82-90; Morrison, 1990)

A pesar de su conexión, las matrices de correlaciones y de covarianzas miden cosas diferentes. Mediante la matriz de varianzas-covarianzas se puede tener evidencia del patrón de asociación entre pares de caracteres, así como la magnitud de la covariación en términos de las escalas originales de medida. Las correlaciones son usadas para examinar hipótesis acerca de la evolución morfométrica, ya que las medidas de asociación entre caracteres están libres de escala, lo que hace más fácil su interpretación biológica (Kohn y Atchley, 1988).



Se puede obtener una medida del nivel general de correlación o covariación de una matriz de correlación o de varianzas covarianzas, respectivamente, mediante la utilización de alguna de las formulaciones de los índices de integración.

El más sencillo de todos ellos es la media aritmética de los elementos de la matriz o el tanto por ciento de los coeficientes de correlación significativos Kohn y Atchley (1988).

Cheverud *et al.* (1983) ofrecen un coeficiente de integración (C.I.) más sofisticado, basado en las raíces características (o valores propios) de las matrices

$$C.I. = \frac{\sum \lambda_i^2 - 1}{n^2 - n}$$

Los  $\lambda_i$  son los distintos valores propios de la matriz y  $n$  el número de caracteres.

Leamy y Atchley (1984) proponen otro coeficiente:

$$C.I. = \sqrt{\frac{\sum (\lambda_i - \bar{\lambda})^2}{n^2 - n}}$$

donde  $\lambda_i$  es la  $i$ -ésima raíz característica,  $\bar{\lambda}$  es la media de estas raíces, y  $n$  es el número de caracteres.

Los C.I. toman, generalmente, valores entre 0 y 1; si C.I. = 0 no hay integración, es decir, muy baja o nula correlación; si C.I. = 1 se observa una integración perfecta entre los caracteres, esto es, todos los coeficientes de correlación son igual a uno (Kohn y Atchley, 1988; Bryant y Meffert, 1988). No se poseen tests estadísticos destinados a determinar la significación de las diferencias, por lo que se recurre a una aproximación mediante *bootstrap* (Bryant y Meffert, 1988).

Otra medida de integración es el ángulo que forman el vector de valores propios asociados al primer componente principal y el vector de isometría. La isometría, en un análisis de componentes principales, correspondería a una situación en la que todos los caracteres estuvieran relacionados con el primer eje principal por un mismo coeficiente ( $1/\sqrt{n}$ ), donde  $n$  es el número de variables, con lo que el autovector (o vector de los valores propios) sería:  $\mathbf{v} = [1/\sqrt{n}, 1/\sqrt{n}, \dots, 1/\sqrt{n}]$ .

Este ángulo se calcula mediante la fórmula general para el coseno del ángulo entre dos vectores  $\mathbf{x}$  e  $\mathbf{y}$  (Morrison, 1990)

$$\cos \alpha = \frac{\mathbf{x}' \cdot \mathbf{y}}{\sqrt{\mathbf{x}' \cdot \mathbf{x}} \sqrt{\mathbf{y}' \cdot \mathbf{y}}}$$

Cuando la matriz de la que hemos extraído los componentes principales es de correlaciones o covarianzas genético aditivas, un ángulo pequeño refleja una alta integración

debida la tamaño general, mientras que la desviación del vector refleja variaciones en la forma (Bryant y Meffert, 1988). En este caso tampoco se poseen test estadístico destinados a determinar la significación de las diferencias.

### II.8.3. Test estadísticos no paramétricos

Una parte del trabajo consistió en establecer la función de eficacia en cada población. Los cálculos se realizaron siguiendo el método no paramétrico que Schluter (1988) propone. El programa (en lenguaje FORTRAN77) fue solicitado al autor, el cual nos lo cedió amablemente.

Schluter propone un cálculo de la función de eficacia a partir de datos individuales de la capacidad reproductiva y la medida de un carácter fenotípico. Explicaremos brevemente el fundamento de la estimación. La ecuación que propone posee dos términos: la función de eficacia a la que se resta un corrector.

Para la estimación de la función de eficacia utiliza los datos individuales de supervivencia y/o reproducción y una medida fenotípica; esta estimación la realiza mediante lo que denomina *cubic spline*. Este método se basa en el cálculo de todas las posibles funciones que maximizan la probabilidad de que la fecundidad calculada sea la observada para un valor concreto de la variable fenotípica. Esta función máximo verosímil sería, en muchos casos, zigzagueante, por lo que tendría un bajo valor predictivo. Para evitar la incorporación de un número demasiado elevado de parámetros, se introduce un término corrector (semejante a un coeficiente de Lagrange), denominado "parámetro de suavizamiento" (*smoothing parameter*) y representado por  $\lambda$ . De esta forma se intenta encontrar simultáneamente el número de parámetros (orden del polinomio) que expliquen satisfactoriamente los valores experimentales y cuál es su valor. Para evaluar la bondad del ajuste simultáneamente para ambos requisitos emplea lo que denomina *GVC-score* (*generalized cross-validation score*). En general, se acepta que el valor de  $\lambda$  al que corresponde un GCV menor es el que debe adoptarse para calcular los valores esperados. Cuando el valor de  $\lambda$  es pequeño la función calculada será muy similar a la que pasaría por todos los puntos. Este programa también permite el cálculo de los intervalos de confianza para la recta calculada; el método que utiliza es el remuestreo mediante *bootstrapping*.



### III. RESULTADOS

---

Presentaremos los resultados procurando avanzar en la complejidad, tanto de los métodos estadísticos utilizados como en el número de factores y/o caracteres utilizados simultáneamente. Acompañando a estos resultados expondremos una breve justificación de cada uno de los métodos utilizados, mostrando su finalidad.

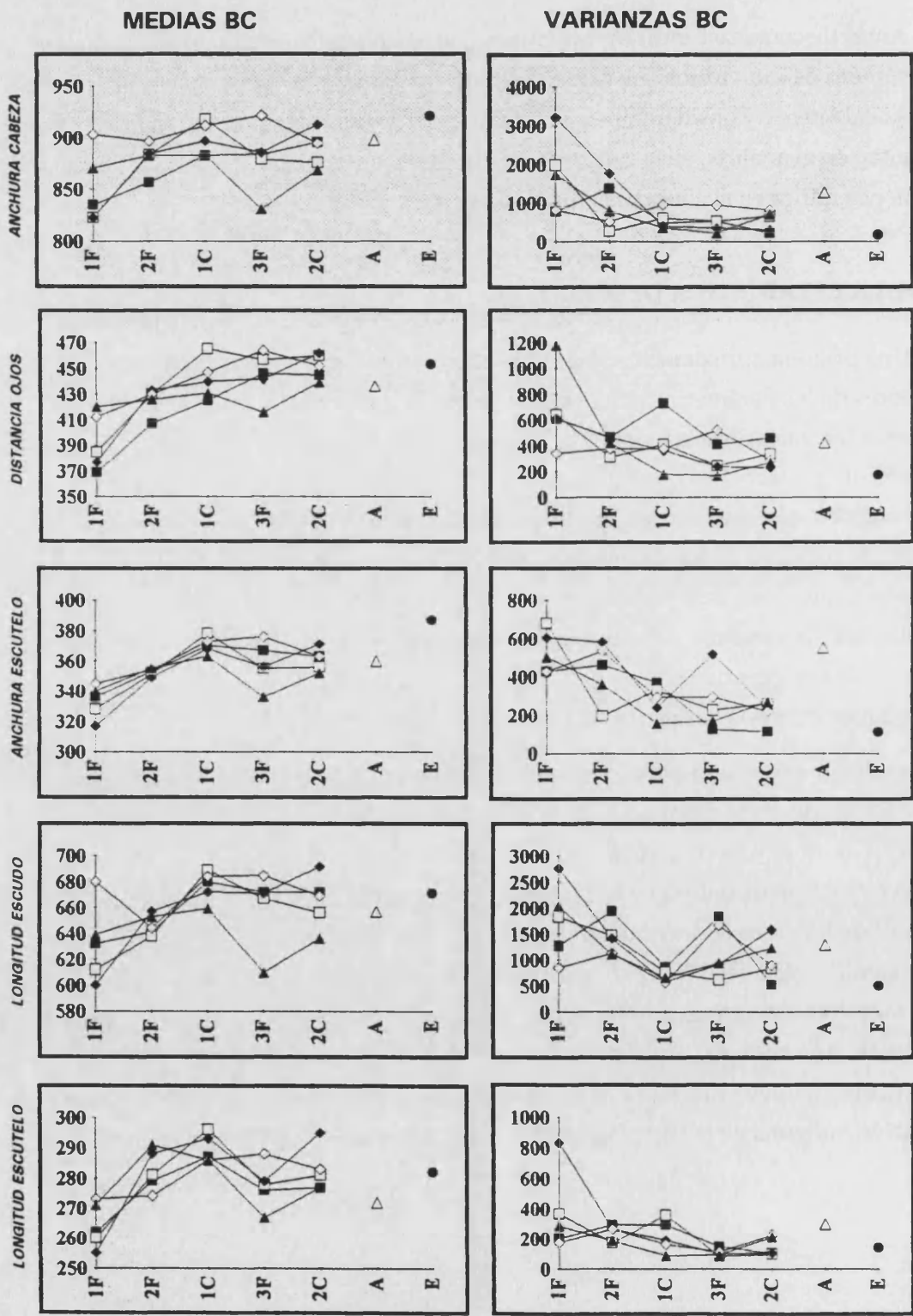
Antes de comenzar indicaremos que, en un cálculo aproximado, hemos determinado que el número de individuos que hemos medido es de 13039, estudiando en cada uno de ellos diez caracteres. Consideramos que esta puntualización es importante porque parte de la dificultad en el análisis, en la exposición de los resultados y en la extracción de las conclusiones radica en el abundante número de datos con que se cuenta.

#### III.1. DE LA ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA

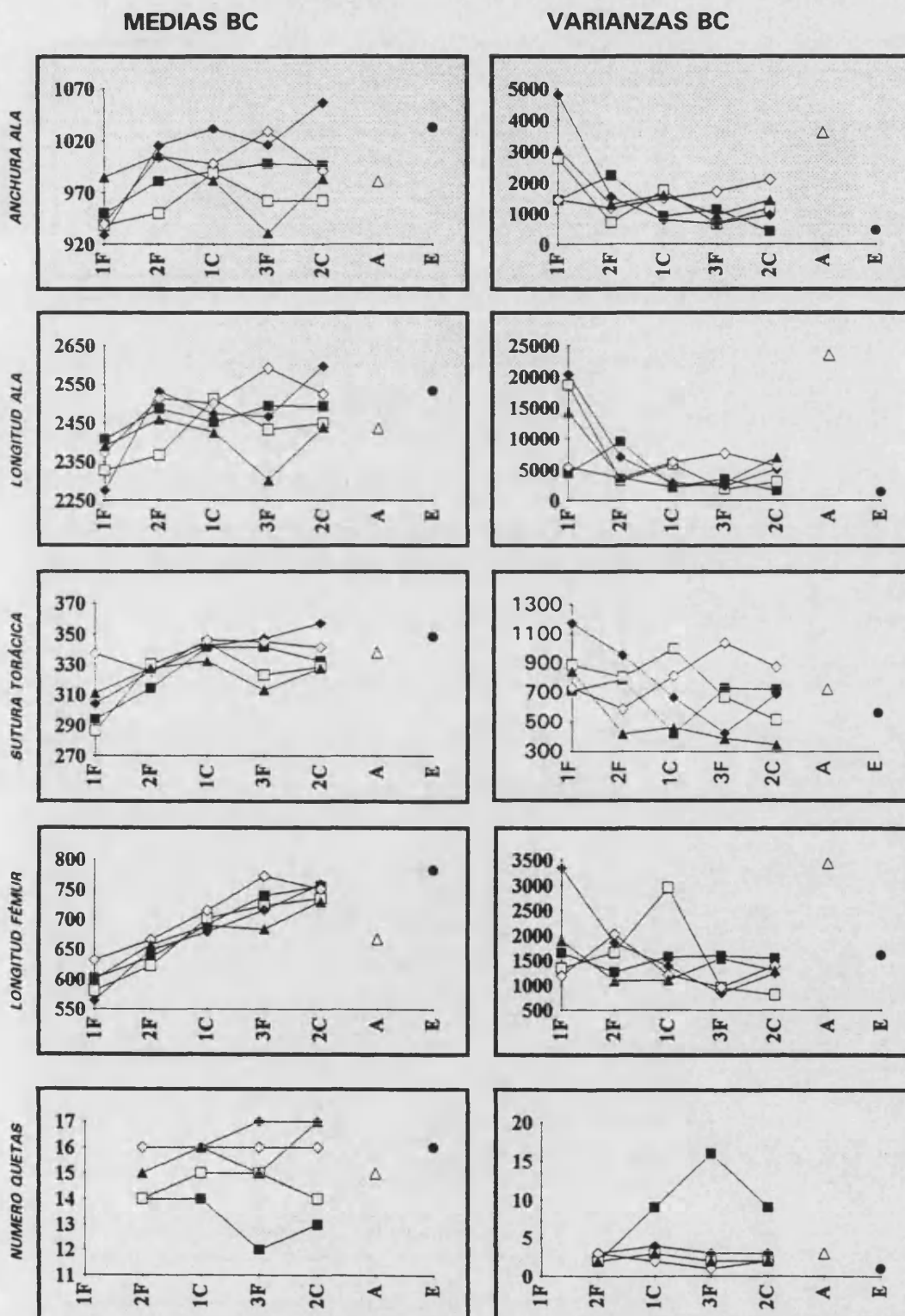
Una primera aproximación al análisis de nuestros datos fue el cálculo de los estimadores de los parámetros poblacionales media y varianza. En las Figuras III.1 y III.2 se representan los valores de la media y la varianza, para cada población a lo largo de los cinco momentos del protocolo en que han sido medidos, de los caracteres en los machos que hemos considerado como padres, ejemplificando la dinámica de estos parámetros con el protocolo. El conjunto de los datos se muestra en el Anexo 1, en donde se recogen, para cada generación y cada sexo, la media (expresada en micras para los caracteres métricos), con su error estándar, la varianza y el número de datos. También en las Figuras III.1 y III.2 se representan los valores que para cada carácter toman las poblaciones ancestrales (la media de las tres mediciones) y las endogámicas.

Mediante el test de Kolmogorov-Smirnov comprobamos que las funciones de distribución de nuestros datos no se alejaban significativamente de una función de distribución normal. Los conjuntos de datos que eran sometidos a este test corresponden a la misma estructura de datos que he descrito en el Anexo 1. Se hicieron un total de 2280 tests; en 77 de los casos la distribución era significativamente distinta a la normal para un nivel de significación del 0.05. Dado que, sólo por azar se espera que 5 de cada 100 de los análisis muestren diferencias significativas, más de cien de los 2280 casos darán diferencias significativas, aún sin serlo. Aplicamos el test para inferencia simultánea de Bonferroni en el que se calcula un nuevo nivel de significación. Teniendo en cuenta este nuevo nivel de significación, ninguna de las distribuciones fue significativamente distinta a una normal.

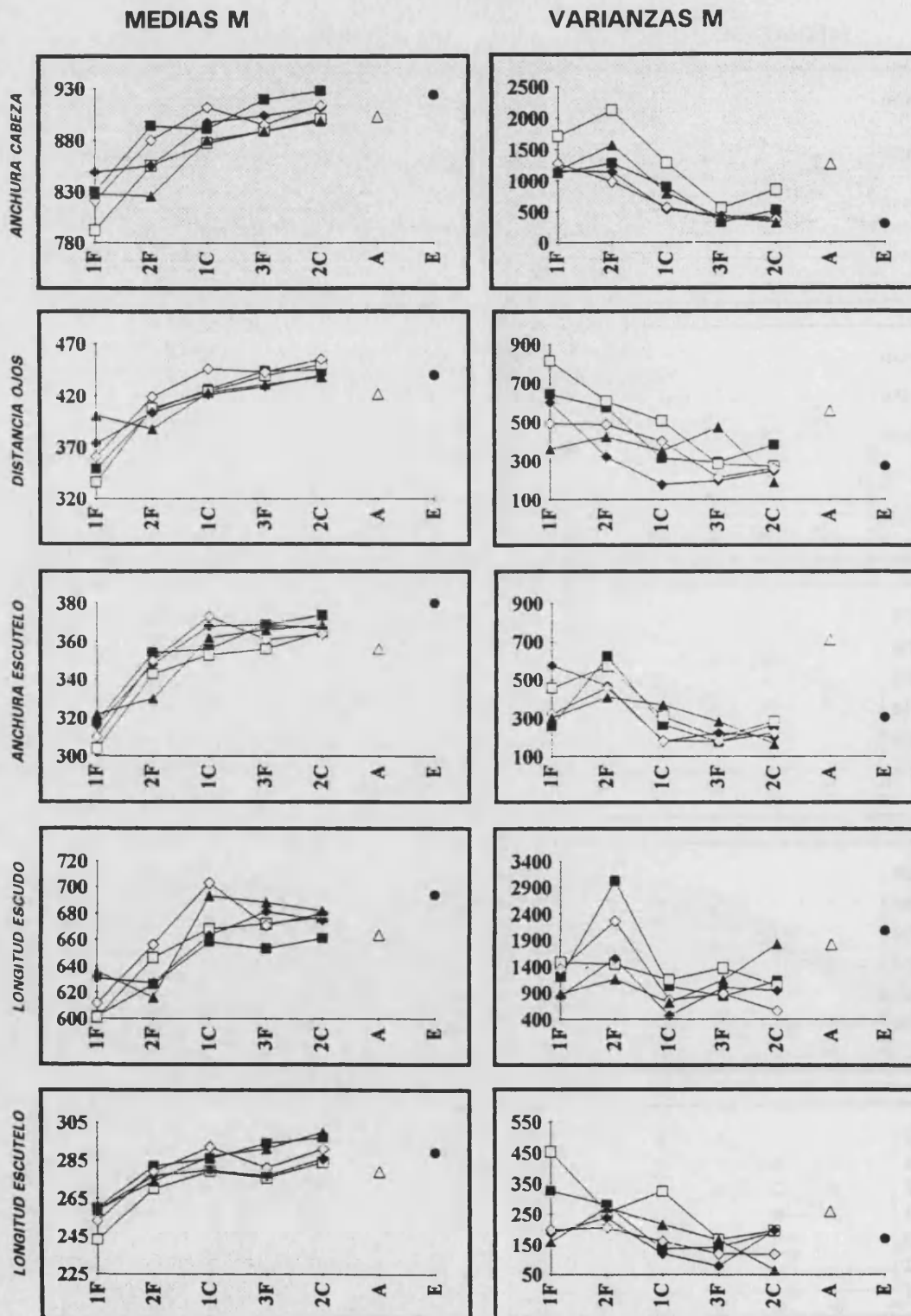
**Figura III.1.** Evolución de las medias y las varianzas (en los ejes de ordenadas) para cada carácter fenotípico en las poblaciones de origen Bryce Canyon, a lo largo del protocolo (eje de abcisas): F significa fase de flush, C fase de crash, A ancestrales y E endogámicas. Se representan los valores de los machos considerados padres. En cada cuadro aparecen las cinco poblaciones correspondientes a los diferentes tamaños de cuello de botella con los siguientes símbolos: ■.1 pareja, □ 3 parejas, ◆ 5 parejas, ◇ 7 parejas, ▲ 9 parejas, ▽ ancestrales y • endogámicas.



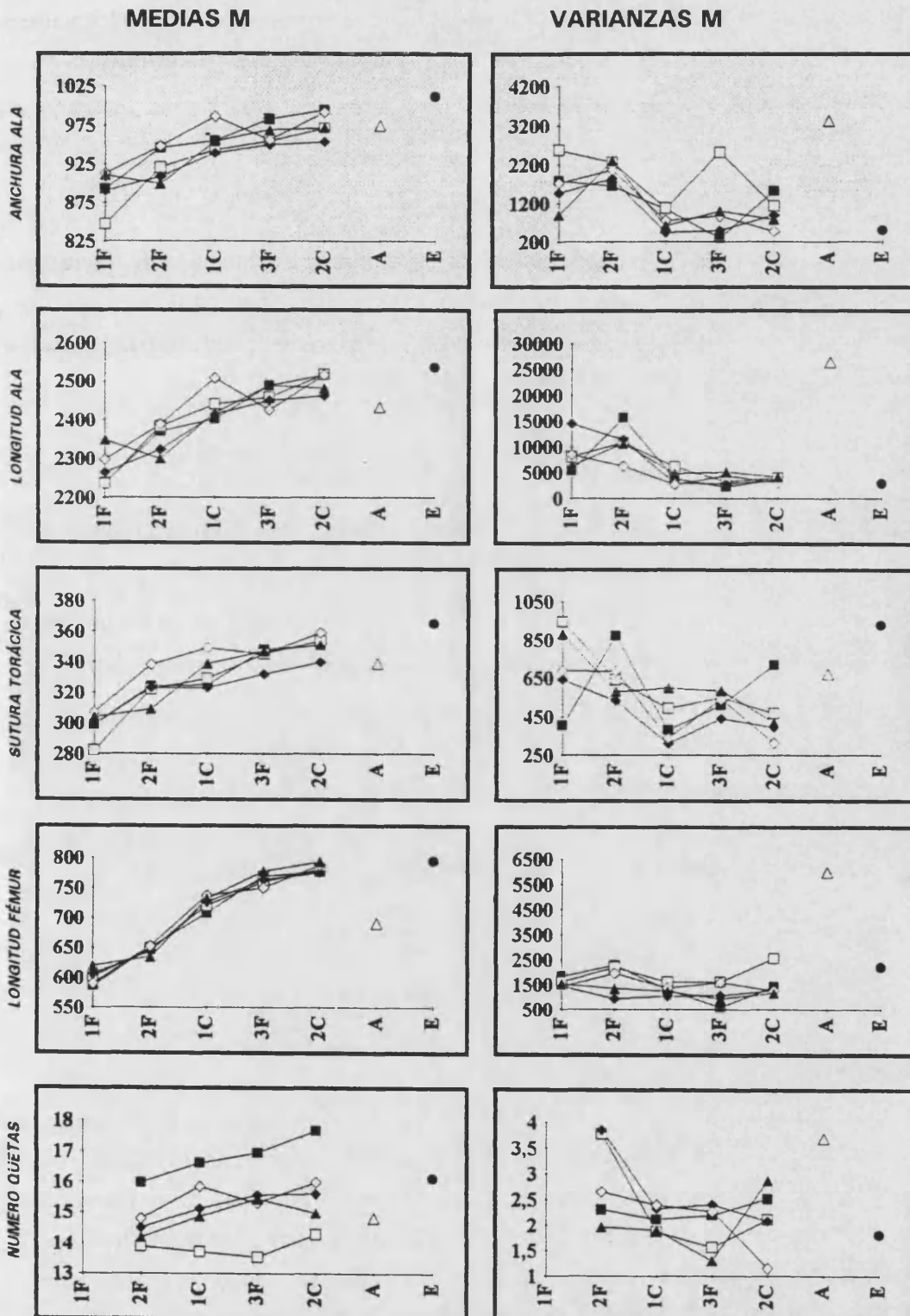
**Figura III.1.** Continuación. Evolución de las medias y las varianzas (en los ejes de ordenadas) para cada carácter fenotípico en las poblaciones de origen Bryce Canyon, a lo largo del protocolo (eje de abcisas): F significa fase de flush, C fase de crash, A ancestrales y E endogámicas. Se representan los valores de los machos considerados padres. En cada cuadro aparecen las cinco poblaciones correspondientes a los diferentes tamaños de cuello de botella con los siguientes símbolos: ■.1 pareja, □ 3 parejas, ◆ 5 parejas, ◇ 7 parejas, ▲ 9 parejas, ▽ ancestrales y • endogámicas.



**Figura III.2.** Evolución de las medias y las varianzas (en los ejes de ordenadas) para cada carácter fenotípico en las poblaciones de origen Michoacán, a lo largo del protocolo (eje de abscisas): F significa fase de flush, C fase de crash, A ancestrales y E endogámicas. Se representan los valores de los machos considerados padres. En cada cuadro aparecen las cinco poblaciones correspondientes a los diferentes tamaños de cuello de botella, con los siguientes símbolos: ■.1 pareja, □ 3 parejas, ◆ 5 parejas, ◇ 7 parejas, ▲ 9 parejas, ▽ ancestrales y • endogámicas.



**Figura III.2.** Continuación. Evolución de las medias y las varianzas (en los ejes de ordenadas) para cada carácter fenotípico en las poblaciones de origen Michoacán, a lo largo del protocolo (eje de abscisas): F significa fase de flush, C fase de crash, A ancestrales y E endogámicas. Se representan los valores de los machos considerados padres. En cada cuadro aparecen las cinco poblaciones correspondientes a los diferentes tamaños de cuello de botella, con los siguientes símbolos: ■.1 pareja, □ 3 parejas, ◆ 5 parejas, ◇ 7 parejas, ▲ 9 parejas, ▽ ancestrales y • endogámicas.





La aplicación de los test de homogeneidad de varianzas entre sexos y entre generaciones mostró que, para la casi totalidad de los casos, dentro de una población no existen diferencias significativas entre las varianzas de los caracteres cuantitativos cuando se atiende al factor "sexo" o al factor "generación".

Cuando se utilizan caracteres de variación continua, la transformación de las medidas a una escala logarítmica resulta frecuentemente en una distribución aproximadamente normal, con una varianza aproximadamente independiente de los valores medios (Falconer, 1989). Así pues, y según la tradición, para los análisis posteriores transformamos los datos en su logaritmo natural.

### **III.2. CONTRASTANDO EFECTOS**

Como ya se ha señalado, uno de los objetivos del presente trabajo ha sido determinar si la aplicación metódica del protocolo "flush-crash" produce diferencias significativas entre las medias de las poblaciones mantenidas de esta forma: esto es, si se producen diferencias a nivel fenotípico.

El procedimiento para la determinación de tales diferencias es el análisis de la varianza. Se intenta, principalmente, dar respuesta a dos cuestiones:

a) en un momento concreto de la aplicación del protocolo, ¿hay diferencias entre las medias de las poblaciones sometidas a distintos tamaños de cuello de botella?.

b) dado un tamaño de cuello de botella concreto, ¿existen diferencias en las medias de la población, cuando ésta es medida en las distintas fases de la aplicación del protocolo?

En principio, y teniendo en cuenta la forma de nuestro experimento, los factores susceptibles de generar diferencias son cuatro: fase del protocolo en la que se ha realizado la medida, tamaño del cuello de botella, generación y sexo al que pertenece cada individuo. Primero estudiamos los dos últimos, mediante la utilización de un modelo encajado de ANOVA; en segundo lugar estudiamos la fase del protocolo y el tamaño del cuello de botella.

#### **III.2.1. De la generación y del sexo**

Hay que considerar que no todos los factores inciden al mismo nivel, por lo que el modelo de análisis que se impone es el ANOVA encajado: fase del protocolo en la que se ha realizado la medida y tamaño del cuello de botella que intervienen a un mismo nivel, mientras que generación y sexo se encuentran jerárquicamente por debajo. En el diseño del análisis, fase del protocolo y tamaño del cuello de botella intervendrían de forma factorial, y los otros dos factores encajados a ellos. No obstante, no disponemos de ningún programa estadístico que nos permita hacer análisis de la varianza encajado de diseño mixto. Por este

motivo realizamos dos tipos de análisis variando el factor del primer nivel. El orden de los factores en ambos anidamientos fue:

a) tamaño del cuello de botella	b) fase del protocolo
generación	generación
sexo	sexo

Los dos anteriores esquemas de ANOVA anidado fueron aplicados al logaritmo neperiano de cada uno de los diez caracteres estudiados, diferenciando los dos orígenes poblacionales. Un resumen de los resultados se muestra en el Anexo 2, en donde se recogen los valores de la F y su significación para el factor de mayor nivel jerárquico: en el apartado (a) el tamaño del cuello de botella, y en el apartado (b) la fase del protocolo en la que se hubiera realizado la medida. Los resultados para los factores sexo y generación no se recogen en el Anexo 2 ya que fueron iguales en todos los casos: el sexo es siempre un factor significativo, como era de esperar, mientras que el factor generación no presenta diferencias significativas en ninguno de los dos orígenes poblacionales.

Cuando se considera el factor tamaño de cuello de botella, en los resultados se observa que sólo para algunos caracteres existen diferencias significativas entre las medias; esto es, en un momento concreto del protocolo la media de las poblaciones sometidas a distintos tamaños de cuello de botella es, generalmente, la misma, con la excepción relevante del carácter número de quetas cuyas diferencias en los distintos tamaños de cuello de botella son siempre significativas en las poblaciones de origen M y en la segunda, tercera y cuarta fase en las poblaciones de origen BC. Hay que recordar que la ausencia de análisis en la primera fase para este carácter es debida a que las medidas se iniciaron a partir de la segunda fase.

Cuando vemos la evolución de la media a lo largo de las cinco fases de medición en una población sometida al protocolo con un cuello de botella de tamaño concreto, se observan tres hechos a destacar:

- El carácter longitud del fémur presenta diferencias en todos los casos, tanto para las poblaciones de origen BC como las de origen M, lo cual significa que hay un cambio continuado del carácter a lo largo del experimento de "flush-crash", y ello se puede interpretar como un efecto del protocolo.

- Los caracteres distancia entre los ojos y número de quetas son los únicos que, a excepción del ya mencionado, presentan diferencias significativas entre las medias en algunos de los casos.

- Es de resaltar que en la población de origen M de tamaño de cuello de botella de 9 parejas en siete de los diez caracteres se presenta una diferencia en su media, significativa al nivel del 0.05, respecto a la fase del protocolo.

De igual manera se comprobó si los factores generación y sexo eran significativos en las poblaciones ancestrales; como ya he mencionado, las poblaciones ancestrales se midieron tres veces por lo que se realizó un análisis de la varianza encajado, con los factores generación y sexo subordinados al factor mantenimiento de ancestrales. Igualmente, un resumen de los resultados se recoge al final del Anexo 2.

El factor sexo fue significativo en todos los casos, al contrario que el factor generación que no fue significativo en ninguno de ellos. Respecto al factor mantenimiento, sólo el carácter longitud del fémur mostró diferencias significativas en ambas poblaciones.

De estos análisis preliminares se pueden extraer dos consecuencias:

- Los test posteriores se deberán realizar teniendo en cuenta el sexo de los individuos. Para ello, y según los casos, utilizaremos dos estrategias: realizar los análisis para cada sexo por separado, o transformar los datos, mediante una tipificación, a unidades de desviación respecto de la media en cada uno de los sexos.

- Ya que el factor generación no se ha mostrado significativo, consideraremos que los individuos de ambas generaciones pertenecen a la misma muestra.

### **III.2.2. De la fase de medición y del tamaño del cuello de botella**

Con los planteamientos anteriores, retomamos el análisis de la varianza. El modelo más adecuado es un factorial de dos vías, siendo los dos factores fase de medición y tamaño de cuello de botella. Los resultados para los dos orígenes poblacionales, cada carácter y por sexos separados se resumen en las Tablas III.1 y III.2 para las poblaciones de origen Bryce Canyon y Michoacán, respectivamente.

Tanto para las poblaciones de origen BC como las de origen M, y también en ambos sexos, los dos factores se muestran significativos, es decir, tanto la fase de medición como el tamaño de cuello de botella producen un efecto sobre la media. Las interacciones también se muestran significativas; esto significa que el efecto de los factores no es aditivo, sino que las combinaciones de las cinco fases con los cinco tamaños de cuello de botella contribuyen de una manera positiva o negativa a la media de la variable en estudio, sin que se pueda realizar una predicción basándose exclusivamente en el valor de cada factor por separado.

El resultado de que el tamaño de cuello de botella sea significativo era de esperar, ya que las poblaciones han permanecido separadas muchas generaciones; incluso sería un resultado esperado aunque la única causa atribuible fuera la deriva.

**Tabla III.1.** ANOVA factorial Fase-Cuello sobre las poblaciones derivadas de origen Bryce Canyon. Los datos fueron transformados a su logaritmo natural. Se muestran los grados de libertad (gl), las sumas de cuadrados (SC), el valor de la F y su probabilidad (P).

Fuente de variación	machos				hembras			
	gl	SC	F	P	gl	SC	F	P
<i>Anchura de la cabeza</i>								
Fase	4	0.488	71.334	0.0	4	0.466	55.109	0.0
Cuello	4	0.857	125.285	0.0	4	0.604	71.455	0.0
Interac.	16	0.385	14.064	0.0	16	0.439	12.983	0.0
Error	2852	4.879			2844	6.014		
Total	2876	6.638			2868	7.532		
<i>Distancia entre los ojos</i>								
Fase	4	4.960	381.669	0.0	4	4.186	258.755	0.0
Cuello	4	2.314	178.054	0.0	4	2.256	139.459	0.0
Interac.	16	1.415	27.228	0.0	16	1.206	18.638	0.0
Error	2852	9.265			2844	11.503		
Total	2876	18.206			2868	19.284		
<i>Anchura del escutelo</i>								
Fase	4	1.463	109.401	0.0	4	1.737	106.170	0.0
Cuello	4	0.562	42.063	0.0	4	0.226	13.831	0.0
Interac.	16	0.470	8.788	0.0	16	0.672	10.271	0.0
Error	2852	9.534			2844	11.635		
Total	2876	12.055			2868	14.278		
<i>Longitud del escudo</i>								
Fase	4	1.010	65.802	0.0	4	0.596	40.866	0.0
Cuello	4	1.128	73.464	0.0	4	0.717	49.181	0.0
Interac.	16	0.692	11.258	0.0	16	0.756	12.970	0.0
Error	2852	10.949			2844	10.367		
Total	2876	13.797			2868	12.451		
<i>Longitud del escutelo</i>								
Fase	4	0.684	44.007	0.0	4	0.763	44.757	0.0
Cuello	4	0.615	39.578	0.0	4	0.480	28.156	0.0
Interac.	16	0.452	7.281	0.0	16	0.640	9.383	0.0
Error	2852	11.076			2844	12.120		
Total	2876	12.886			2868	14.029		

**Tabla III.1 (continuación)** ANOVA factorial Fase-Cuello sobre las poblaciones derivadas de origen Bryce Canyon. Los datos fueron transformados a su logaritmo natural. Se muestran los grados de libertad (gl), las sumas de cuadrados (SC), el valor de la F y su probabilidad (P).

Fuente de variación	machos				hembras			
	gl	SC	F	P	gl	SC	F	P
<i>Anchura del ala</i>								
Fase	4	0.475	88.441	0.0	4	0.621	90.682	0.0
Cuello	4	0.853	119.008	0.0	4	0.835	91.540	0.0
Interac.	16	0.452	21.045	0.0	16	0.756	27.626	0.0
Error	2852	4.124			2844	5.250		
Total	2876	5.910			2868	7.451		
<i>Longitud del ala</i>								
Fase	4	0.493	123.810	0.0	4	0.551	114.081	0.0
Cuello	4	0.682	128.472	0.0	4	0.487	75.663	0.0
Interac.	16	0.311	19.553	0.0	16	0.478	24.746	0.0
Error	2852	3.053			2844	3.704		
Total	2876	4.527			2868	5.190		
<i>Longitud de la sutura torácica</i>								
Fase	4	1.404	69.903	0.0	4	2.061	111.472	0.0
Cuello	4	1.339	50.024	0.0	4	0.748	30.328	0.0
Interac.	16	0.385	50.024	0.0	16	0.527	7.122	0.0
Error	2852	15.409			2844	14.179		
Total	2876	18.579			2868	17.501		
<i>Longitud del fémur</i>								
Fase	4	11.915	1172.233	0.0	4	10.781	926.357	0.0
Cuello	4	0.626	46.165	0.0	4	0.343	22.086	0.0
Interac.	16	0.289	7.114	0.0	12	0.323	6.929	0.0
Error	2852	7.799			2844	8.926		
Total	2876	20.660			2868	20.370		
<i>Número de quetas</i>								
Fase	3	.523	4.290	0.005	3	1.158	11.029	0.0
Cuello	4	22.636	139.378	0.0	4	17.738	126.686	0.0
Interac.	12	13.053	26.790	0.0	12	9.381	22.334	0.0
Error	2302	93.465			2301	80.543		
Total	2321	129.596			2320	108.518		

**Tabla III.2.** ANOVA factorial Fase-Cuello sobre las poblaciones derivadas de origen Michoacán. Los datos fueron transformados a su logaritmo natural. Se muestran los grados de libertad (gl), las sumas de cuadrados (SC), el valor de la F y su probabilidad (P)

Fuente de variación	machos				hembras			
	gl	SC	F	P	gl	SC	F	P
<i>Anchura de la cabeza</i>								
Fase	4	0.760	94.757	0.0	4	1.149	127.231	0.0
Cuello	4	0.344	42.946	0.0	4	0.332	36.746	0.0
Interac.	16	0.142	4.421	0.0	16	0.185	5.110	0.0
Error	2658	5.328			2648	5.977		
Total	2682	6.555			2672	7.620		
<i>Distancia entre los ojos</i>								
Fase	4	4.155	258.422	0.0	4	5.199	317.053	0.0
Cuello	4	0.842	52.391	0.0	4	0.374	22.815	0.0
Interac.	16	1.146	17.818	0.0	16	0.922	14.052	0.0
Error	2658	10.685			2648	10.855		
Total	2682	16.786			2672	17.344		
<i>Anchura del escutelo</i>								
Fase	4	2.126	131.236	0.0	4	2.954	175.960	0.0
Cuello	4	0.184	11.366	0.0	4	0.267	15.927	0.0
Interac.	16	0.233	3.592	0.0	16	0.236	3.518	0.0
Error	2658	10.763			2648	11.115		
Total	2682	13.292			2672	14.576		
<i>Longitud del escudo</i>								
Fase	4	0.911	59.030	0.0	4	1.206	85.798	0.0
Cuello	4	0.450	29.166	0.0	4	0.655	46.598	0.0
Interac.	16	0.330	5.347	0.0	16	0.252	4.487	0.0
Error	2658	10.250			2648	9.306		
Total	2682	11.954			2672	11.498		
<i>Longitud del escutelo</i>								
Fase	4	1.149	76.811	0.0	4	1.999	132.812	0.0
Cuello	4	0.450	30.049	0.0	4	0.393	26.115	0.0
Interac.	16	0.304	5.072	0.0	16	0.463	7.699	0.0
Error	2658	9.942			2648	9.962		
Total	2682	11.799			2672	12.735		

**Tabla III.2 (continuación).** ANOVA factorial Fase-Cuello sobre las poblaciones derivadas de origen Michoacán. Los datos fueron transformados a su logaritmo natural. Se muestran los grados de libertad (gl), las sumas de cuadrados (SC), el valor de la F y su probabilidad (P)

Fuente de variación	machos				hembras			
	gl	SC	F	P	gl	SC	F	P
<i>Anchura del ala</i>								
Fase	4	0.806	164.255	0.0	4	1.194	236.947	0.0
Cuello	4	0.431	65.905	0.0	4	0.159	23.619	0.0
Interac.	16	0.144	7.353	0.0	16	0.138	6.841	0.0
Error	2658	3.401			2648	3.466		
Total	2682	4.765			2672	4.938		
<i>Longitud del ala</i>								
Fase	4	0.858	224.881	0.0	4	1.225	281.751	0.0
Cuello	4	0.090	17.769	0.0	4	0.048	8.214	0.0
Interac.	16	0.132	8.639	0.0	16	0.181	10.397	0.0
Error	2658	2.641			2648	2.991		
Total	2682	3.718			2672	4.454		
<i>Longitud de la sutura torácica</i>								
Fase	4	2.307	143.713	0.0	4	3.338	196.101	0.0
Cuello	4	0.576	26.936	0.0	4	0.213	9.382	0.0
Interac.	16	0.328	5.115	0.0	16	0.262	3.855	0.0
Error	2658	11.118			2648	11.710		
Total	2682	14.335			2672	15.538		
<i>Longitud del fémur</i>								
Fase	4	12.740	216.389	0.0	4	13.402	227.843	0.0
Cuello	4	0.099	7.097	0.0	4	0.060	4.105	0.003
Interac.	16	0.210	5.009	0.0	16	0.276	6.329	0.0
Error	2658	7.255			2648	7.509		
Total	2682	20.292			2672	21.290		
<i>Número de quetas</i>								
Fase	3	1.022	29.727	0.0	3	1.306	47.585	0.0
Cuello	4	7.552	164.820	0.0	4	7.418	202.761	0.0
Interac.	12	0.305	2.218	0.009	12	0.230	2.096	0.015
Error	2078	23.803			2064	18.878		
Total	2097	32.578			2083	27.657		

Hemos realizado dos diseños diferentes de ANOVA. Con el diseño encajado se verifica que cuando los grupos de individuos medidos se realizan atendiendo al tamaño del cuello de botella al que es sometida la población a la que pertenecen, o sólo atendiendo al momento del protocolo (*flush* o *crash*) en que fueron separados para ser medidos, en una interpretación general, estos factores no se muestran significativos. Cuando con estos mismos grupos el diseño del análisis es factorial, las diferencias en las medias sí se muestran significativas. Aunque estos resultados puedan parecer contradictorios no lo son, ya que entre ambos diseños existen diferencias tanto en el cálculo numérico y en la significación estadística, como en los grupos de individuos sobre los cuales trabajamos. La primera de las diferencias es que en el análisis encajado las dos generaciones están separadas, mientras que

en el factorial están juntas. Las diferencias más notables se establecen en el cálculo y respecto a la significación. La suma de los grados de libertad, así como el total de la suma de cuadrados y el error es el mismo en ambos diseños, aunque en cada caso los niveles en que se distribuyen son diferentes. Dejando aparte la suma de cuadrados considerada como error, en un diseño típico de un factorial, por ejemplo de dos factores, la variación se nos descompone en la producida por cada factor más la de la interacción. Si este mismo ejemplo es analizado con un diseño encajado, en el nivel inferior se recoge tanto la suma de cuadrados que el produce como la correspondiente a la interacción entre los factores, de forma que si esta interacción es alta puede contribuir de forma sustancial a la suma de cuadrados, haciendo que los cocientes de los cuadrados medios sean no significativos.

La segunda diferencia importante es el cálculo de la F. Mientras que en un diseño factorial cada cuadrado medio de cada factor, así como el de la interacción, es contrastado para su significación respecto al cuadrado medio error (que es el que determina la varianza dentro de grupos), en un diseño encajado son los cuadrados medios de los niveles subordinados los que sirven para contrastar la significación del nivel situado jerárquicamente por encima de él. De esta forma, en nuestro caso, el factor sexo es contrastado frente al cuadrado medio error, mientras que el factor generación es contrastado frente al cuadrado medio que produce el factor sexo (que además incluye el término de interacción entre ellos), mientras que los niveles superiores son contrastados frente a los cuadrados medios que produce el factor generación (que también incluye el término de interacción) (Sokal y Rohlf, 1981).

Retomando el planteamiento inicial ¿son contradictorios nuestros resultados?. La respuesta es que no lo son. El ANOVA factorial sirvió para comprobar si los factores generación y sexo debían ser tenidos en cuenta en análisis posteriores, por ser causantes de diferencias en las medias. Respecto al resultado de que no existen diferencias significativas respecto la fase del protocolo y el tamaño del cuello de botella con un diseño encajado, hay que tener en cuenta que el cuadrado medio de estos factores se contrasta frente al de generación, que incluye la interacción entre ellos; si el valor del cuadrado medio de esta interacción es alto (que sí lo es dado que la dinámica de la media de los padres es diferente a la de los hijos, según se ve en los datos del Anexo 1 y es también lo que se desprende del hecho de que las covarianzas entre padres e hijos sean negativas), el denominador del cociente de cuadrados medios también es alto, por lo que la F toma un valor que no es significativo, dado también el escaso número de grados de libertad.

El hecho de que una misma población cuando se mida en distintas fases muestre diferencias en su media, y dada la alternancia de ciclos de expansión y colapso (en este último actúa una fuerte fase de competencia larvaria), nos llevó a plantear si la significación del factor fase de medición se podía deber a que, en general, el tamaño de las poblaciones que provenían de una fase de expansión era diferente al de las poblaciones procedentes de un colapso. Realizamos un análisis de la varianza con dos factores uno que se refería a su



pertenencia a la fase de "flush" (que incluye los ciclos primero, segundo y cuarto) o a la de "crash" (que incluye los ciclos tercero y quinto) y otro que contemplaba el tamaño del cuello de botella a la que cada población fue sometida durante el protocolo. Los resultados se presentan en las Tablas III.3 y III.4.

Resumiendo, las poblaciones BC presentan diferencias significativas, en ambos sexos y para los dos factores considerados, en todos los caracteres excepto para el número de quetas. En el carácter quetas no podemos observar ningún efecto del factor flush-crash: en ambos sexos, no hay diferencias en la media del número de quetas según las poblaciones salgan de una expansión poblacional o de un colapso. Esto indica que este carácter no está afectado por los efectos producidos por el protocolo. De forma similar se manifiestan las poblaciones de origen M: presentan diferencias significativas, en ambos sexos y para los dos factores considerados, en todos los caracteres aunque en este caso es la longitud del fémur la que no presenta diferencias significativas (para un nivel de significación de 0.01) para el factor tamaño del cuello de botella. Las interacciones son, en la mayoría de los casos, significativas.

En general, las diferencias en las medias para todos los factores analizados con un nivel de significación tan elevado ha de contemplarse teniendo en cuenta tanto el efecto del factor considerado como el pequeño valor del cuadrado medio error (esto se debe en buena medida al elevado número de individuos).

**Tabla III.3.** ANOVA factorial para la poblaciones derivadas de origen Bryce Canyon. Los datos fueron transformados a su logaritmo natural. Se muestran los grados de libertad (gl), la suma de cuadrados (SC), el valor de la F y su probabilidad (P). Los factores son la alternancia de expansión y colapso (*flush-crash*) y el tamaño del cuello de botella.

Fuente de variación	MACHOS				HEMBRAS			
	gl	SC	F	P	gl	SC	F	P
<i>Anchura de la cabeza</i>								
Flush-crash	1	0.045	23.122	0.0	1	0.110	46.370	0.0
Cuello	4	0.833	106.378	0.0	4	0.595	62.975	0.0
Interac.	4	0.088	11.238	0.0	4	0.053	5.594	0.0
Error	2867	5.616			2859	6.753		
Total	2876	6.638			2868	7.532		
<i>Distancia entre los ojos</i>								
Flush-crash	1	0.848	166.753	0.0	1	1.029	188.263	0.0
Cuello	4	2.501	122.960	0.0	4	2.393	109.441	0.0
Interac.	4	0.219	10.777	0.0	4	0.232	10.628	0.0
Error	2867	14.579			2859	15.632		
Total	2876	18.206			2868	19.284		
<i>Anchura del escutelo</i>								
Flush-crash	1	0.669	180.157	0.0	1	0.857	187.405	0.0
Cuello	4	0.538	36.220	0.0	4	0.233	12.737	0.0
Interac.	4	0.137	9.217	0.0	4	0.110	6.040	0.0
Error	2867	10.649			2859	13.069		
Total	2876	12.055			2868	14.278		
<i>Longitud del escudo</i>								
Flush-crash	1	0.105	24.331	0.0	1	0.181	45.442	0.0
Cuello	4	1.084	62.507	0.0	4	0.701	43.924	0.0
Interac.	4	0.111	6.415	0.0	4	0.119	7.453	0.0
Error	2867	12.431			2859	11.410		
Total	2876	13.797			2868	12.451		
<i>Longitud del escutelo</i>								
Flush-crash	1	0.259	62.839	0.0	1	0.289	62.862	0.0
Cuello	4	0.713	43.279	0.0	4	0.531	28.864	0.0
Interac.	4	0.131	7.959	0.0	4	0.084	4.587	0.001
Error	2867	11.812			2859	13.141		
Total	2876	12.886			2868	14.029		

**Tabla III.3 (continuación).** ANOVA factorial para la poblaciones derivadas de origen Bryce Canyon. Los datos fueron transformados a su logaritmo natural. Se muestran los grados de libertad (gl), la suma de cuadrados (SC), el valor de la F y su probabilidad (P). Los factores son la alternancia de expansión y colapso (*flush-crash*) y el tamaño del cuello de botella.

Fuente de variación	MACHOS				HEMBRAS			
	gl	SC	F	P	gl	SC	F	P
<i>Anchura del ala</i>								
Flush-crash	1	0.025	12.009	0.001	1	0.137	49.971	0.0
Cuello	4	0.886	106.142	0.0	4	0.861	78.727	0.0
Interac.	4	0.196	23.439	0.0	4	0.161	14.718	0.0
Error	2867	4.824			2859	6.316		
Total	2876	5.910			2868	7.451		
<i>Longitud del ala</i>								
Flush-crash	1	0.020	12.685	0.0	1	0.045	22.313	0.0
Cuello	4	0.678	104.879	0.0	4	0.465	58.180	0.0
Interac.	4	0.096	14.825	0.0	4	0.067	8.398	0.0
Error	2867	3.735			2859	4.614		
Total	2876	4.527			2868	5.190		
<i>Longitud de la sutura torácica</i>								
Flush-crash	1	0.219	29.804	0.0	1	0.251	35.250	0.0
Cuello	4	1.364	46.499	0.0	4	0.720	25.240	0.0
Interac.	4	0.015	0.512	0.727	4	0.023	0.813	0.517
Error	2867	16.961			2859	16.485		
Total	2876	18.579			2868	17.501		
<i>Longitud del fémur</i>								
Flush-crash	1	2.702	362.453	0.0	1	3.327	461.278	0.0
Cuello	4	0.552	18.505	0.0	4	0.283	9.819	0.0
Interac.	4	0.041	1.391	0.235	4	0.022	0.777	0.540
Error	2867	17.235			2859	16.669		
Total	2876	20.660			2868	20.370		
<i>Número de quetas</i>								
Flush-crash	1	0.016	0.345	0.557	1	0.176	4.512	0.034
Cuello	4	22.759	124.859	0.0	4	17.518	112.026	0.0
Interac.	4	1.651	9.059	0.0	4	0.532	3.402	0.009
Error	2867	5.358			2859	90.345		
Total	2876	29.596			2868	108.518		

**Tabla III.4.** ANOVA factorial para la poblaciones derivadas de origen Michoacán. Los datos fueron transformados a su logaritmo natural. Se muestran los grados de libertad (gl), la suma de cuadrados (SC), el valor de la F y su probabilidad (P). Los factores son la alternancia de expansión y colapso (*flush-crash*) y el tamaño del cuello de botella.

Fuente de variación	MACHOS				HEMBRAS			
	gl	SC	F	P	gl	SC	F	P
<i>Anchura de la cabeza</i>								
Flush-crash	1	0.200	89.535	0.0	1	0.464	182.401	0.0
Cuello	4	0.281	31.387	0.0	4	0.271	26.692	0.0
Interac.	4	0.046	5.159	0.0	4	0.060	5.861	0.0
Error	2673	5.979			2663	6.769		
Total	2682	6.555			2672	7.620		
<i>Distancia entre los ojos</i>								
Flush-crash	1	1.151	210.744	0.0	1	1.830	329.004	0.0
Cuello	4	0.795	36.377	0.0	4	0.370	16.641	0.0
Interac.	4	0.201	9.182	0.0	4	0.266	11.947	0.0
Error	2673	14.597			2663	14.811		
Total	2682	16.786			2672	17.344		
<i>Anchura del escutelo</i>								
Flush-crash	1	0.858	188.047	0.0	1	1.494	312.695	0.0
Cuello	4	0.168	9.208	0.0	4	0.296	15.484	0.0
Interac.	4	0.074	4.046	0.003	4	0.059	3.073	0.016
Error	2673	12.192			2663	12.727		
Total	2682	13.292			2672	14.576		
<i>Longitud del escudo</i>								
Flush-crash	1	0.263	63.510	0.0	1	0.439	114.829	0.0
Cuello	4	0.497	30.038	0.0	4	0.688	45.049	0.0
Interac.	4	0.168	10.180	0.0	4	0.132	8.655	0.0
Error	2673	11.050			2663	10.174		
Total	2682	11.954			2672	11.498		
<i>Longitud del escutelo</i>								
Flush-crash	1	0.487	120.084	0.0	1	1.162	277.340	0.0
Cuello	4	0.432	26.643	0.0	4	0.342	20.396	0.0
Interac.	4	0.070	4.342	0.002	4	0.074	4.430	0.001
Error	2673	10.833			2663	11.162		
Total	2682	11.799			2672	12.735		

**Tabla III.4 (continuación).** ANOVA factorial para la poblaciones derivadas de origen Michoacán. Los datos fueron transformados a su logaritmo natural. Se muestran los grados de libertad (gl), la suma de cuadrados (SC), el valor de la F y su probabilidad (P). Los factores son la alternancia de expansión y colapso (*flush-crash*) y el tamaño del cuello de botella.

Fuente de variación	MACHOS				HEMBRAS			
	gl	SC	F	P	gl	SC	F	P
<i>Anchura del ala</i>								
Flush-crash	1	0.191	97.096	0.0	1	0.426	204.951	0.0
Cuello	4	0.417	52.914	0.0	4	0.142	17.029	0.0
Interac.	4	0.037	4.640	0.001	4	0.040	4.749	0.001
Error	2673	4.118			2663	4.316		
Total	2682	4.765			2672	4.938		
<i>Longitud del ala</i>								
Flush-crash	1	0.171	104.469	0.0	1	0.327	170.288	0.0
Cuello	4	0.080	12.313	0.0	4	0.043	5.590	0.0
Interac.	4	0.045	6.951	0.0	4	0.066	8.555	0.0
Error	2673	3.409			2663	3.989		
Total	2682	3.718			2672	4.454		
<i>Longitud de la sutura torácica</i>								
Flush-crash	1	0.313	49.123	0.0	1	0.474	66.692	0.0
Cuello	4	0.571	22.381	0.0	4	0.240	8.455	0.0
Interac.	4	0.120	4.697	0.001	4	0.076	2.680	0.030
Error	2673	13.309			2663	14.739		
Total	2682	14.335			2672	15.538		
<i>Longitud del fémur</i>								
Flush-crash	1	4.353	579.665	0.0	1	5.253	693.709	0.0
Cuello	4	0.099	3.287	0.011	4	0.065	2.155	0.072
Interac.	4	0.130	4.343	0.002	4	0.148	4.903	0.001
Error	2673	15.679			2663	15.705		
Total	2682	20.292		2672	21.290			
<i>Número de quetas</i>								
Flush-crash	1	0.244	20.524	0.0	1	0.421	43.890	0.0
Cuello	4	7.415	156.061	0.0	4	7.279	189.494	0.0
Interac.	4	0.078	1.648	0.159	4	0.069	1.801	0.126
Error	2673	24.803			2663	19.916		
Total	2682	32.578			2672	27.657		

### III.3. DE COMO SE ASOCIAN LAS VARIABLES A LO LARGO DEL EXPERIMENTO

El Anexo 3 muestra, para cada población y sexo, una matriz simétrica, que contiene los coeficientes de correlación producto-momento entre los diez caracteres, resultado del análisis de correlación fenotípica sobre el logaritmo natural de los datos. La significación se ha determinado mediante un test de dos colas.

Como se observa, siempre que la correlación entre dos caracteres es significativa tiene signo positivo. Es de señalar que cuando uno de los caracteres implicados es la longitud del fémur, la longitud de la sutura torácica o el número de quetas, el coeficiente de correlación es más pequeño, alcanzándose los valores más bajos cuando los dos caracteres que se correlacionan pertenecen a este grupo. Este hecho se ve reflejado en los análisis posteriores.

Una forma de resumir la información acerca de una matriz de correlación es mediante el cálculo del índice de correlación general. Si atendemos al número de coeficientes significativamente distintos de cero, podemos calcular el tanto por cien de ellos que hay en cada matriz. Si lo que nos interesa es el valor del coeficiente, podemos calcular la media en cada matriz. Ambos resultados se recogen en la Tabla III.5. Obsérvese que el porcentaje de correlaciones significativas, así como el valor medio de los coeficientes disminuye, es decir, el protocolo parecen imprimir sobre los caracteres una pérdida de correlación.

Otra forma de mostrar la asociación entre las variables es el análisis de componentes principales. Además, ambos procedimientos, el de correlación y el de componentes principales, están relacionados, ya que, cuando los componentes que se extraen son ortogonales, el coeficiente de correlación entre dos variables puede calcularse a partir de los coeficientes que las relacionan con cada uno de los componentes comunes extraídos.

Otra ventaja del análisis de componentes principales es que al reducir el número de variables hace más fácil la interpretación de los resultados y la comparación entre poblaciones.

El análisis de componentes principales está incluido, en el paquete estadístico SPSS empleado por nosotros, en una rutina cuyo procedimiento básico es el análisis de factores. Una vez extraídos los factores, deseábamos que fueran combinaciones lineales de las variables originales y que maximizaran la varianza explicada (esto es, que fueran los componentes principales de la matriz de datos).

No obstante, una vez obtenidos podemos trabajar con ellos haciendo una rotación, lo que ya no corresponde al análisis de componentes principales sino al de factores.

**Tabla III.5.** Índices de correlación general sobre las matrices del Anexo 3. En A se muestran el tanto por cien de los, 36 en un caso y 45 en los cuatro siguientes, coeficientes que son significativamente distintos de cero. En B se muestran las medias de coeficientes de correlación en cada matriz. Los sexos se mantienen separados (m machos y h hembras), así como el origen, el tamaño del cuello y la fase del experimento.

A)	1 Pareja		3 Parejas		5 Parejas		7 Parejas		9 Parejas	
	m	h	m	h	m	h	m	h	m	h
<i>origen BC</i>										
1 flush	97.2	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	97.2	100.0	100.0	100.0
2 flush	75.5	95.5	75.5	77.7	100.0	100.0	62.2	88.8	100.0	97.7
1 crash	73.3	80.0	75.5	66.6	77.7	62.2	88.8	100.0	91.1	68.8
3 flush	55.5	60.0	71.1	66.6	75.5	86.6	60.0	53.3	88.8	100.0
2 crash	44.4	24.4	68.8	73.3	75.5	88.8	44.4	60.0	68.8	68.8
<i>origen M</i>										
1 flush	100.0	100.0	100.0	100.0	97.2	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
2 flush	82.2	100.0	95.5	100.0	73.3	80.0	86.6	95.5	88.8	95.5
1 crash	57.7	82.2	97.7	97.7	86.6	82.2	97.7	91.1	73.3	68.8
3 flush	57.7	62.2	57.7	75.5	80.0	55.5	71.1	80.0	35.5	71.1
2 crash	64.4	75.7	53.3	46.6	64.4	44.4	75.5	66.6	60.0	57.7

<i>Ancestrales</i>				<i>Endogámicas</i>			
<u>origen BC</u>		<u>origen M</u>		<u>origen BC</u>		<u>origen M</u>	
m	h	m	h	m	h	m	h
86.6	68.8	100.0	100.0	33.3	15.5	48.8	68.8

B)	1 Pareja		3 Parejas		5 Parejas		7 Parejas		9 Parejas	
	m	h	m	h	m	h	m	h	m	h
<i>origen BC</i>										
1 flush	0.5479	0.6586	0.6943	0.7585	0.7596	0.8145	0.5464	0.6882	0.6427	0.6516
2 flush	0.4905	0.5812	0.4081	0.4503	0.6876	0.5991	0.3226	0.4494	0.6068	0.4908
1 crash	0.4344	0.5407	0.4035	0.4008	0.4375	0.3075	0.4560	0.5791	0.5261	0.4062
3 flush	0.2625	0.2638	0.4172	0.3948	0.4028	0.4269	0.3764	0.3579	0.4961	0.6133
2 crash	0.2115	0.1217	0.3644	0.3777	0.3473	0.5243	0.2811	0.2667	0.3783	0.3550
<i>origen M</i>										
1 flush	0.7413	0.8107	0.7136	0.8052	0.6890	0.7265	0.8099	0.8069	0.6172	0.7017
2 flush	0.4426	0.5788	0.5964	0.6761	0.4136	0.5393	0.4710	0.5095	0.5456	0.5122
1 crash	0.4582	0.4751	0.5656	0.6093	0.4369	0.4547	0.5199	0.4287	0.3772	0.4308
3 flush	0.3428	0.3595	0.2958	0.5021	0.4420	0.3345	0.4044	0.5244	0.2238	0.4147
2 crash	0.3322	0.4443	0.2693	0.2349	0.2909	0.2487	0.3665	0.3231	0.2885	0.3053

<i>Ancestrales</i>				<i>Endogámicas</i>			
<u>origen BC</u>		<u>origen M</u>		<u>origen BC</u>		<u>origen M</u>	
m	h	m	h	m	h	m	h
0.3816	0.3838	0.6082	0.6545	0.1594	0.1063	0.1836	0.3047

Así pues, utilizando el logaritmo neperiano de los datos fenotípicos, calculamos los componentes principales de cada población cada vez que fue medida, manteniendo los sexos separados y tomando las dos generaciones juntas. Para que los resultados fueran más fácilmente interpretables, se practicó una rotación de los ejes sobre los ejes extraídos para que fueran ortogonales. Antes de la rotación, la interpretación de los resultados es difícil, ya que muchas de las variables tienen una correlación moderada con muchos de los componentes principales extraídos. De entre las posibles rotaciones se eligió la que minimiza el número de variables que tienen correlaciones altas con un factor (método VARIMAX).

En las Figuras III.1 y III.2 se muestra un resumen gráfico de los múltiples análisis de componentes principales realizados. En cada una de las representaciones se indica el número de componentes principales que son significativos (la significación la establecimos cuando un componente principal da cuenta, como mínimo, de un 10% de la variabilidad total) y la cantidad de variabilidad total acumulada que explican los componentes principales significativos. También se señala cuáles de los diez caracteres están más correlacionados con cada uno de los componentes principales extraídos. Hay casos en que un carácter está altamente correlacionado con más de un componente principal. Otras veces alguno de los caracteres no parece asociado a ningún componente principal, lo que sucede cuando el componente con el que está asociado no alcanza a explicar una fracción significativa de la varianza.

En cada cuadro de la figura se presentan, en el eje de abscisas los símbolos correspondientes a cada uno de los diez caracteres. En el eje de ordenadas las cinco veces que cada población ha sido medida, haciendo referencia a la fase del ciclo a que corresponde cada una. El resultado de cada uno de los análisis de componentes principales sobre cada población se muestra junto al punto de ordenadas que determina tal población, extendiéndose sobre cada uno de los caracteres. Los caracteres que poseen igual símbolo aparecen asociados a un mismo componente, pudiendo en algunos casos estar asociados a dos. Junto a cada cuadro se muestra el porcentaje de la variación total que explicamos mediante estos ejes, de forma acumulada cuando hay más de uno.

En las poblaciones de origen BC se observa que el número de componentes principales ha aumentado en las fases finales pasando de uno o dos al principio, hasta tres e incluso cuatro, indicando que el patrón de asociación entre los caracteres se ha modificado.

La generalidad es que los caracteres longitud de la sutura torácica, longitud del fémur y número de quetas, cuando sólo hay dos componentes se asocian al segundo o, en el caso de que haya más de dos, se asocian al tercero o cuarto, siempre a un componente distinto que los otros caracteres. Otra situación se produce cuando algún carácter no está asociado a ningún eje; en el 65,4% de estas ausencias el carácter es el número de quetas.



Al igual que ocurría con las poblaciones de origen BC, los caracteres que se asocian con los ejes últimos en las poblaciones M son la longitud de la sutura torácica, la longitud del fémur y el número de quetas, aunque la diferenciación entre los dos grupos de caracteres no es tan clara. También en el caso de caracteres no asociados; el que con más frecuencia se encuentra en esta situación es el número de quetas (51%).

Este tipo de análisis nos da idea de la redundancia de las variables originales. Además, la comparación del resultado del análisis de componentes principales entre las distintas poblaciones nos puede dar idea de la variación en las relaciones entre los caracteres.

**Figura III.3.** Resumen del análisis de componentes principales sobre el logaritmo natural de los datos, para las poblaciones derivadas de origen Bryce Canyon. Se presentan los resultados del análisis con sexos separados. Representamos en el eje de abcisas los diez caracteres (1 Anchura de la cabeza, 2 Distancia entre ojos, 3 Anchura del escutelo, 4 Longitud del escudo, 5 Longitud del escutelo, 6 Anchura del ala, 7 Longitud del ala, 8 Longitud sutura torácica, 9 Longitud del fémur, y 10 Número de quetas) que intervienen en el análisis. Los puntos de ordenadas son las fases del experimento. Los caracteres que poseen símbolos similares aparecen asociados a un mismo eje [primer eje, + segundo eje, = primer y segundo eje, - tercer eje, & cuarto eje, ( ) no asociado]. Fuera del cuadro se indica el porcentaje de variabilidad que se explica, acumulándose cuando hay más de un eje.

	MACHOS										HEMBRAS																																										
<b>1 pareja</b>																																																					
1 flush	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	=	=	.	.	.	.	.	.	.	.	61,2	72,9	1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	70,2														
2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	59,4	70,2	2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	61,2														
1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	57,9	68,0	1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	75,3														
3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	39,6	54,7	3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	39,7	51,0													
2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	36,4	48,4	59,7	70,2	2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	26,5	41,6	52,3									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10														1	2	3	4	5	6	7	8	9	10																				
<b>3 parejas</b>																																																					
1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	73,9		1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	79,1																	
2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	50,8	61,7	2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	52,5	63,4														
1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	49,6	62,5	1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	50,8	61,0													
3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	53,0	63,3	3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	52,4	62,9													
2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	45,6	56,2	2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	46,9	59,1													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10														1	2	3	4	5	6	7	8	9	10																				
<b>5 parejas</b>																																																					
1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	78,3		1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	83,7																	
2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	73,0		2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	65,3														
1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	53,2	64,3	1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	40,7	51,0													
3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	49,4	60,1	3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	50,7	60,8													
2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	43,0	53,6	2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	59,4	69,4													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10														1	2	3	4	5	6	7	8	9	10																				
<b>7 parejas</b>																																																					
1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	61,4		1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	73,1																	
2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	42,3	53,9	2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	52,2														
1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	51,9	62,5	1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	63,5														
3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	46,7	57,2	67,3	3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	45,0	55,8											
2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	37,6	53,3	64,7	2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	38,5	53,2	63,8										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10														1	2	3	4	5	6	7	8	9	10																				
<b>9 parejas</b>																																																					
1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	69,1		1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	64,5	75,7																
2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	65,9		2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	56,2														
1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	60,0	70,3	1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	50,7	61,1													
3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	57,9	68,7	3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	66,9													
2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	47,6	58,9	2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	46,6	58,6													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10														1	2	3	4	5	6	7	8	9	10																				

**Figura III.4.** Resumen del análisis de componentes principales sobre el logaritmo neperiano de los datos, para las poblaciones derivadas de origen Michoacán. Se presentan los resultados del análisis con sexos separados. Representamos en el eje de abscisas los diez caracteres (1 Anchura de la cabeza, 2 Distancia entre ojos, 3 Anchura del escutelo, 4 Longitud del escudo, 5 Longitud del escutelo, 6 Anchura del ala, 7 Longitud del ala, 8 Longitud sutura torácica, 9 Longitud del fémur, y 10 Número de quetas) que intervienen en el análisis. Los puntos de ordenadas son las fases del experimento. Los caracteres que poseen símbolos similares aparecen asociados a un mismo eje [. primer eje, + segundo eje, = primer y segundo eje, - tercer eje, & cuarto eje, ( ) no asociado]. Fuera del cuadro se indica el porcentaje de variabilidad que se explica, acumulándose cuando hay más de un eje.

	MACHOS										HEMBRAS											
<b>1 pareja</b>																						
1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	77.9	1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	83.5
2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	52.6 63.4	2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	63.5
1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	54.3 64.4	1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	55.9 66.3
3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	44.8 55.7	3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	48.3 60.1
2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	43.4 55.4 66.6	2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	54.5 65.0
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
<b>3 parejas</b>																						
1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	75.2	1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	83.1
2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	66.0	2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	72.0
1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	63.0	1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	66.6
3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	40.2 51.8 62.2	3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	58.3 68.4
2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	36.6 47.8 58.2	2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	35.3 48.4 59.1
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
<b>5 parejas</b>																						
1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	73.6	1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	76.1
2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	49.8 60.2	2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	63.3 74.4
1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	48.8 60.0	1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	54.4 64.5
3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	52.6 62.8	3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	41.7 54.3
2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	39.6 51.5	2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	34.2 45.5 56.1
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
<b>7 parejas</b>																						
1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	83.5	1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	83.3
2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	54.7 65.2	2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	57.1
1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	58.5	1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	50.6
3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	48.7 59.4	3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	60.3 71.1
2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	45.3 56.0	2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	42.9 53.8 64.1
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
<b>9 parejas</b>																						
1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	66.9	1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	67.8
2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	62.0	2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	58.0
1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	46.4 57.3	1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	52.3 62.7
3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	33.3 45.9 56.6 67.0	3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	50.4 61.0
2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	39.8 52.4	2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	40.5 52.5
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	

En un intento de globalización, se repitió el análisis de componentes principales pero teniendo sólo en cuenta el origen poblacional y la fase de medición para ver si en global hay un cambio en el patrón de asociación de los caracteres a los ejes principales a lo largo del protocolo. Los resultados se esquematizan en la Figura III.5. Observamos que al mezclar los diferentes tamaños de cuello de botella resalta el hecho de que el número de componentes principales significativos disminuye, ya que la mezcla produce un aumento en la dispersión, por lo que las asociaciones no son tan significativas. Aparte de esta salvedad, con estos últimos resultados se remarcan los hechos ya apuntados en los anteriores: independencia del número de quetas respecto al resto de los caracteres, menos evidente en los machos de las poblaciones M.

Este tipo de análisis también se practicó sobre las poblaciones ancestrales y las endogámicas. Los resultados se presentan en la Figura III.6.

Como se ve, el patrón de asociaciones es muy diferente en las poblaciones ancestrales y las endogámicas; en estas últimas hay una dispersión en las relaciones entre los caracteres no relacionada con las asociaciones que se han desarrollado en las poblaciones derivadas.

Un hecho curioso es que en las poblaciones ancestrales el patrón de asociación entre caracteres y la variabilidad que ellos explican es prácticamente el mismo en ambos sexos y esto ocurre para los dos orígenes. Una situación muy diferente expresan los resultados tanto de las poblaciones derivadas como en las endogámicas, en donde el dimorfismo sexual conlleva no sólo la diferencia en el tamaño y la forma del cuerpo, sino también las relaciones entre los caracteres.

**Figura III.5.** Resumen del análisis de componentes principales tomando los individuos de todas las poblaciones derivadas en una misma fase manteniendo separados los dos orígenes poblacionales. Se presentan los resultados del análisis con sexos separados. Representamos en el eje de abscisas los diez caracteres (1 Anchura de la cabeza, 2 Distancia entre ojos, 3 Anchura del escutelo, 4 Longitud del escudo, 5 Longitud del escutelo, 6 Anchura del ala, 7 Longitud del ala, 8 Longitud sutura torácica, 9 Longitud del fémur, y 10 Número de quetas) que intervienen en el análisis. Los puntos de ordenadas son las fases del experimento. Los caracteres que poseen símbolos similares aparecen asociados a un mismo eje [. primer eje, + segundo eje, = primer y segundo eje, - tercer eje, & cuarto eje, () no asociado]. Fuera del cuadro se indica el porcentaje de variabilidad que se explica, acumulándose cuando hay más de un eje.

MACHOS											HEMBRAS																																	
<i>Poblaciones de origen Bryce Canyon</i>																																												
1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	70.1	1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	71.9		
2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	59.9	2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	56.8	
1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	56.3	1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	57.1	
3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+ 55.5	3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+ 55.1	65.3					
2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+ 46.8	2 crash	=	+	=	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+ -	45.5	56.0	76.1					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10												1	2	3	4	5	6	7	8	9	10													
<i>Poblaciones de origen Michoacán</i>																																												
1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	73.5	1 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	70.5
2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	57.5	2 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	62.7
1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+ 54.7	1 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+ 56.1	66.6						
3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+ 41.7	3 flush	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+ 48.9	60.4						
2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+ 39.5	2 crash	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+ 39.3	50.8						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10												1	2	3	4	5	6	7	8	9	10													

**Figura III.6.** Resumen del análisis de componentes principales para las poblaciones ancestrales y endogámicas. Se presentan los resultados del análisis para cada sexo. Se presentan los resultados del análisis con sexos separados. Representamos en el eje de abcisas los diez caracteres (1 Anchura de la cabeza, 2 Distancia entre ojos, 3 Anchura del escutelo, 4 Longitud del escudo, 5 Longitud del escutelo, 6 Anchura del ala, 7 Longitud del ala, 8 Longitud sutura torácica, 9 Longitud del fémur, y 10 Número de quetas) que intervienen en el análisis. Los puntos de ordenadas son las fases del experimento. Los caracteres que poseen símbolos similares aparecen asociados a un mismo eje [. primer eje, + segundo eje, = primer y segundo eje, - tercer eje, & cuarto eje, ( ) no asociado]. Fuera del cuadro se indica el porcentaje de variabilidad que se explica, acumulándose cuando hay más de un eje.

MACHOS											HEMBRAS																						
<i>Poblaciones de origen Bryce Canyon</i>																																	
ancestr	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	47.5	58.0	ancestr.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	47.3	58.9				
endog.	-	.	+	.	-	+	.	-	.	.	&	.	28.8	42.9	53.8	endog.	+	+	-	.	.	.	.	.	.	.	-	&	&	21.9	36.8	49.4	60.8
											64.0																						
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10											1 2 3 4 5 6 7 8 9 10																						
<i>Poblaciones de origen Michoacán</i>																																	
ancestr	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	66.3	ancestr	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	70.0						
endogam.	.	+	.	.	-	.	.	+	+	-	.	.	31.3	44.8	55.6	endog.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	-	+	+	41.9	53.5	63.5	
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10											1 2 3 4 5 6 7 8 9 10																						



### III.4. DE LOS PARÁMETROS GENÉTICOS DE NUESTRAS POBLACIONES

Los parámetros poblacionales fundamentales en el análisis genético cuantitativo son la heredabilidad y la varianza genética aditiva. La heredabilidad puede ser calculada mediante análisis de regresión paterno-filial o mediante análisis de correlación entre hermanos. La determinación de ambos parámetros y su posible variación a lo largo del protocolo es uno de los objetivos de este trabajo.

Dada la estructura familiar con la que se realizó el experimento podemos calcular la heredabilidad según varios de los métodos indicados en Falconer (1989).

La presencia de individuos de los dos sexos siempre es una fuente de problemas a la hora de los cálculos de la heredabilidad. Además, la utilización de hembras en este tipo de análisis no está exenta de un posible efecto materno que distorsione los resultados. Con la intención de eliminar en lo posible ambos inconvenientes, sin tener que desprestigiar la información de uno de los sexos e incluso poder utilizar los datos de las madres, procedimos a la transformación mediante su tipificación. Este procedimiento convierte los datos en la diferencia entre el valor de una observación particular y la media de la población a la que pertenece, corregida por la desviación típica. La tipificación se llevó a cabo dentro de cada población para cada generación y para cada sexo, según  $z' = (z - \bar{x}) / s$ , siendo  $z$  el valor original,  $\bar{x}$  la media y  $s$  la desviación típica correspondientes a cada sexo, generación, fase de mediación, tamaño de cuello de botella y origen poblacional).

Una forma clásica de calcular la heredabilidad es mediante la pendiente de la línea de regresión de los hijos sobre la media de los padres. Como ya se indica al principio de la descripción de los resultados, previamente a estos cálculos se comprobó que, en cada población, las varianzas en ambos los sexos no eran significativamente heterogéneas. Las pendientes de las regresiones se muestran en el Anexo 4.

Además, calculamos las pendientes de regresión entre los individuos de un mismo sexo (hijos sobre padre e hijas sobre madre) y también de forma cruzada (hijas sobre padre e hijos sobre madre). Las pendientes de las regresiones también se muestran en el Anexo 4; además, en este anexo se muestran los coeficientes de correlación lineal entre los hermanos carnales de las familias.

Como tendencia generalizada, se observa que los valores resultantes de la regresión sobre el padre, tanto en el caso de los hijos como el de las hijas, presentan menos casos de pendientes negativas que en cualquier otro de los casos. Recordar que el coeficiente de correlación entre hermanos carnales ( $t$ ) sobrestima la mitad de la heredabilidad ( $t > \frac{1}{2}h^2$ ), por lo que no nos indica de una forma clara el valor de ésta. Las relaciones entre los estadísticos calculados y la fracción de la heredabilidad que estiman se muestran en la Tabla III.6.

Con este análisis preliminar estuvimos en condiciones de elegir la regresión cuyo coeficiente nos diera una mejor estima de la heredabilidad. Éste es el coeficiente de regresión de la progenie -hijos e hijas- sobre el padre, una vez las variables han sido estandarizadas respecto al factor sexo.

El punto final de esta serie de cálculos es la determinación de la varianza aditiva. La relación entre la varianza aditiva ( $V_A$ ) y la heredabilidad contempla otro factor que es la varianza fenotípica ( $V_P$ ) y que corresponde a la varianza de los individuos padres en la regresión.

En el caso de los coeficientes de regresión ( $b$ ) positivos se calculó la heredabilidad (para este tipo de parentesco, la relación entre este coeficiente de regresión y la heredabilidad es  $h^2 = 2b$ ); en el caso de los coeficientes de regresión negativos, la heredabilidad se iguala a cero, ya que una heredabilidad menor que cero no tiene sentido biológico. En la Tabla III.6 se muestran el coeficiente de regresión ( $b$ ) con su significación, la heredabilidad ( $h^2$ ), la varianza fenotípica ( $V_P$ ) y la varianza aditiva ( $V_A$ ), en caso de que haya sido posible su cálculo.

Dado el tamaño de la muestra, los valores que debe tomar la pendiente de la regresión para que sea significativamente distinta de cero excede, en muchos casos, al valor esperado para la mitad de la heredabilidad de un carácter cuantitativo. Por éste motivo, el nivel de significación lo hemos rebajado al 0.1; además hemos calculado la heredabilidad en todos los casos en los que la pendiente era positiva, aún cuando ésta no fuera significativamente distinta de cero.

Se recogen en la Tabla III.6, entre otros, los valores que toman en cada fase del experimento, la heredabilidad y la varianza aditiva para cada carácter. Se pueden hacer algunas observaciones teniendo en cuenta los resultados obtenidos.

Lo primero que hay que considerar es la baja proporción de regresiones con pendiente positiva. Este hecho ha conducido a que no se puedan calcular las heredabilidades para todas las variables y poblaciones, y consecuentemente no hayamos podido calcular la varianza aditiva.



**Tabla III.6.** Para cada uno de los diez caracteres se muestran los parámetros pendiente de la regresión (b) y su significación, la heredabilidad ( $h^2$ ), la varianza fenotípica ( $V_P$ ) y la varianza aditiva ( $V_A$ ), para los dos orígenes poblacionales BC (Bryce Canyon) y M (Michoacán). También se indica el tamaño del cuello de botella de cada población y la fase del experimento a la que corresponde.

*Anchura de la cabeza*

	ORIGEN BC					ORIGEN M				
	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$
<i>1 Pareja</i>										
1 flush	-.343	.000	0	774.77	0	.107	.000	0.214	1117.26	239.11
2 flush	-.063		0	1378.03	0	.212	.009	0.424	1271.32	539.03
1 crash	-.081		0	490.54	0	-.351		0	893.38	0
3 flush	-.008		0	525.33	0	-.185		0	322.08	0
2 crash	-.097		0	218.25	0	.283	.022	0.566	517.64	292.98
<i>3 Parejas</i>										
1 flush	-.372	.000	0	1989.42	0	.238	.003	0.476	1708.48	813.23
2 flush	-.014		0	271.99	0	.171	.031	0.342	2124.56	726.59
1 crash	-.071		0	612.95	0	-.055		0	1273.35	0
3 flush	.037		0.074	529.48	39.18	-.084	0		551.08	0
2 crash	.126	.136	0.252	666.56	167.97	.012		0.024	847.23	20.33
<i>5 Parejas</i>										
1 flush	.325	.000	0.650	3213.00	2088.45	-.187	.038	0	1154.92	0
2 flush	.047		0.094	1768.70	166.25	.134		0.268	1132.34	303.46
1 crash	.023		0.046	398.78	18.34	-.035		0	528.41	0
3 flush	-.055		0	354.02	0	-.222	.074	0	426.12	0
2 crash	.160		0.320	314.87	100.75	-.014		0	396.29	0
<i>7 Parejas</i>										
1 flush	.455	.000	0.910	817.82	744.21	.146		0.292	1273.28	361.28
2 flush	-.176	.029	0	513.64	0	-.210	.011	0	978.29	0
1 crash	.194	.011	0.388	958.38	371.85	.056		0.112	562.22	62.96
3 flush	.064		0.128	948.91	121.46	-.072		0	394.94	0
2 crash	-.146		0	822.04	0	.012		0.024	376.47	9.03
<i>9 Parejas</i>										
1 flush	.159	.042	0.318	1739.36	553.11	.151	.070	0.302	1162.30	351.01
2 flush	.038		0.076	799.78	60.78	.292	.000	0.584	1569.32	916.48
1 crash	-.003		0	367.41	0	.187	.067	0.374	791.78	296.12
3 flush	.085		0.170	224.58	38.17	.311	.024	0.622	398.19	247.67
2 crash	.094		0.188	702.23	132.01	-.044		0	327.88	0

**Tabla III.6 (continuación).** Para cada uno de los diez caracteres se muestran los parámetros pendiente de la regresión (b) y su significación, la heredabilidad ( $h^2$ ), la varianza fenotípica ( $V_P$ ) y la varianza aditiva ( $V_A$ ), para los dos orígenes poblacionales BC (Bryce Canyon) y M (Michoacán). También se indica el tamaño del cuello de botella de cada población y la fase del experimento a la que corresponde.

*Distancia entre los ojos*

	ORIGEN BC					ORIGEN M				
	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$
<i>1 Pareja</i>										
1 flush	.218	.012	0.436	608.21	265.17	.014		0.028	645.15	18.06
2 flush	-.150		0	469.53	0	-.079		0	574.53	0
1 crash	-.010		0	728.71	0	-.146	.088	0	314.85	0
3 flush	.007		0.014	411.36	5.76	-.083		0	295.68	0
2 crash	-.105		0	461.25	0	.141		0.282	383.23	108.07
<i>3 Parejas</i>										
1 flush	.515	.000	1.000	642.38	642.38	.188	.020	0.376	813.98	306.05
2 flush	.089		0.196	312.07	61.16	.165	.039	0.330	608.08	200.66
1 crash	-.058		0	410.85	0	-.006		0	507.84	0
3 flush	-.105		0	245.42	0	-.060		0	285.72	0
2 crash	.102		0.204	336.29	68.60	-.127		0	272.86	0
<i>5 Parejas</i>										
1 flush	.260	.003	0.520	614.79	319.69	-.063		0	604.18	0
2 flush	.056		0.112	466.40	52.23	-.231	.007	0	322.77	0
1 crash	.154	.042	0.308	366.41	112.85	-.101		0	180.71	0
3 flush	-.061		0	240.56	0	-.172		0	200.76	0
2 crash	.102		0.204	232.64	47.45	.047		0.094	249.42	23.44
<i>7 Parejas</i>										
1 flush	.253	.002	0.506	343.92	174.02	.171	.043	0.342	492.68	168.49
2 flush	-.175	.030	0	379.81	0	-.086		0	488.37	0
1 crash	.130		0.260	380.12	98.83	-.090		0	402.02	0
3 flush	.139		0.278	525.59	146.11	-.280	.020	0	216.84	0
2 crash	-.095		0	289.23	0	.004		0.008	262.40	2.09
<i>9 Parejas</i>										
1 flush	.621	.000	1.000	1180.50	1180.50	-.002		0	360.03	0
2 flush	.005	0.010	424.90	4.24	.234	.002	0.468	425.85	199.29	
1 crash	.008		0.016	181.06	2.89	.022		0.044	352.10	15.49
3 flush	.031		0.062	167.67	10.39	-.077		0	474.65	0
2 crash	.049		0.098	273.89	26.84	.023		0.046	193.33	

**Tabla III.6 (continuación).** Para cada uno de los diez caracteres se muestran los parámetros pendiente de la regresión (b) y su significación, la heredabilidad ( $h^2$ ), la varianza fenotípica ( $V_P$ ) y la varianza aditiva ( $V_A$ ), para los dos orígenes poblacionales BC (Bryce Canyon) y M (Michoacán). También se indica el tamaño del cuello de botella de cada población y la fase del experimento a la que corresponde.

*Anchura del escutelo*

	ORIGEN BC					ORIGEN M				
	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$
<i>1 Pareja</i>										
1 flush	-.130		0	427.87	0	-.019		0	257.16	0
2 flush	-.051		0	463.12	0	-.046		0	624.69	0
1 crash	.143	.047	0.286	369.28	105.61	-.110		0	266.54	0
3 flush	.028		0.056	126.42	7.08	-.011		0	176.00	0
2 crash	-.026		0	113.15	0	-.078		0	266.51	0
<i>3 Parejas</i>										
1 flush	-.330	.000	0	679.49	0	.069		0.138	455.36	62.83
2 flush	-.060		0	194.19	0	.128		0.256	570.54	146.05
1 crash	-.231	.009	0	331.36	0	-.031		0	307.70	0
3 flush	-.026		0	228.92	0	-.064		0	200.10	0
2 crash	-.076		0	258.70	0	.020		0.040	282.60	11.30
<i>5 Parejas</i>										
1 flush	.189	.033	0.378	605.57	228.90	-.072		0	575.73	0
2 flush	.015		0.03	583.76	17.51	-.225	.015	0	466.20	0
1 crash	.053		0.106	240.95	25.54	-.093		0	178.02	0
3 flush	.026		0.052	519.14	26.99	-.432	.003	0	224.25	0
2 crash	.165	.048	0.330	231.16	76.28	.078		0.156	201.66	31.45
<i>7 Parejas</i>										
1 flush	.259	.002	0.518	428.73	222.08	.221	.009	0.442	322.26	142.43
2 flush	-.219	.012	0	535.73	0	-.204	.008	0	458.22	0
1 crash	.021		0.042	293.13	12.31	-.163	.073	0	181.49	0
3 flush	.129		0.258	293.41	75.69	-.044		0	180.23	0
2 crash	.095		0.190	220.35	41.86	-.222	.012	0	223.45	0
<i>9 Parejas</i>										
1 flush	.042		0.084	505.39	42.45	.108		0.216	302.43	65.32
2 flush	-.107		0	361.14	0	.145	.059	0.290	408.49	118.46
1 crash	.066		0.132	159.86	21.10	.140		0.280	368.43	103.16
3 flush	.191	.014	0.382	169.18	64.62	.054		0.108	283.00	30.56
2 crash	-.020		0	269.78	0	.098		0.196	168.94	33.11

**Tabla III.6 (continuación).** Para cada uno de los diez caracteres se muestran los parámetros pendiente de la regresión (b) y su significación, la heredabilidad ( $h^2$ ), la varianza fenotípica ( $V_P$ ) y la varianza aditiva ( $V_A$ ), para los dos orígenes poblacionales BC (Bryce Canyon) y M (Michoacán). También se indica el tamaño del cuello de botella de cada población y la fase del experimento a la que corresponde.

*Longitud del escudo*

	ORIGEN BC					ORIGEN M				
	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$
<b>1 Pareja</b>										
1 flush	-.232	.005	0	1273.64	0	.249	.001	0.498	1199.68	597.44
2 flush	-.007		0	1936.87	0	.172	.029	0.344	3023.54	1040.09
1 crash	-.033		0	853.63	0	-.144		0	1033.72	0
3 flush	.158		0.316	1829.82	578.22	.022		0.044	843.01	37.09
2 crash	-.164	.060	0	521.20	0	.142		0.284	1133.74	321.98
<b>3 Parejas</b>										
1 flush	-.188	.064	0	1820.49	0	.155	.052	0.210	1478.44	310.47
2 flush	0.117		0.234	1468.10	343.53	.137	.093	0.266	1438.43	382.58
1 crash	0.041		0.082	756.65	62.04	-.091		0	1149.71	0
3 flush	.043		0.086	609.77	52.44	.038		0.076	1379.15	104.81
2 crash	.118		0.236	836.28	197.36	.002		0.004	1042.34	4.16
<b>5 Parejas</b>										
1 flush	.295	.000	0.590	2767.40	1632.76	-.330	.000	0	844.58	0
2 flush	-.009		0	1420.94	0	-.184	.048	0	1555.37	0
1 crash	-.084		0	570.29	0	-.218	.009	0	474.89	0
3 flush	-.030		0	919.99	0	-.117		0	1008.69	0
2 crash	.059		0.118	1578.15	186.22	.086		0.172	945.40	162.60
<b>7 Parejas</b>										
1 flush	.532	.000	0.999	848.44	847.59	.113		0.226	1354.74	306.17
2 flush	.043		0.086	1118.96	96.23	-.187	.046	0	2259.16	0
1 crash	-.041		0	560.01	0	-.029		0	765.71	0
3 flush	-.006		0	1669.31	0	-.022		0	880.29	0
2 crash	-.100		0	891.40	0	.088		0.176	569.28	100.19
<b>9 Parejas</b>										
1 flush	.002		0.004	2031.07	8.12	-.047		0	885.01	0
2 flush	.052		0.104	1102.57	114.66	.140	.069	0.280	1159.19	324.57
1 crash	-.001		0	660.69	0	.240	.019	0.480	720.93	346.04
3 flush	.106		0.212	935.13	198.24	.151		0.302	1147.43	346.52
2 crash	.001		0.002	1226.26	2.45	-.013		0	1832.99	0

**Tabla III.6 (continuación).** Para cada uno de los diez caracteres se muestran los parámetros pendiente de la regresión (b) y su significación, la heredabilidad ( $h^2$ ), la varianza fenotípica ( $V_P$ ) y la varianza aditiva ( $V_A$ ), para los dos orígenes poblacionales BC (Bryce Canyon) y M (Michoacán). También se indica el tamaño del cuello de botella de cada población y la fase del experimento a la que corresponde.

*Longitud del escutelo*

	ORIGEN BC					ORIGEN M				
	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$
<i>1 Pareja</i>										
1 flush	-.100		0	206.23	0	.095		0.190	325.78	61.89
2 flush	-.003		0	292.69	0	.174	.035	0.348	280.87	97.74
1 crash	.108	.135	0.216	293.83	63.47	-.087		0	135.92	0
3 flush	.003		0.006	148.11	0.88	.115		0.230	140.74	32.37
2 crash	-.187	.091	0	108.28	0	.016		0.032	191.87	6.13
<i>3 Parejas</i>										
1 flush	.055		0.110	367.53	40.42	.132		0.264	453.88	119.82
2 flush	-.055		0	174.07	0	.109		0.218	254.66	55.51
1 crash	.110		0.220	356.49	78.43	-.064		0	324.84	0
3 flush	-.256	.004	0	86.77	0	-.281	.002	0	167.61	0
2 crash	-.071		0	98.95	0	.139	.092	0.278	195.63	54.38
<i>5 Parejas</i>										
1 flush	.330	.000	0.660	831.94	549.08	-.212	.018	0	187.88	0
2 flush	.096		0.192	265.47	50.97	.017		0.034	237.40	8.07
1 crash	-.061		0	191.62	0	-.035		0	120.90	0
3 flush	-.034		0	103.66	0	.274		0.548	78.52	43.02
2 crash	-.164	.070	0	108.40	0	.109		0.218	196.09	42.74
<i>7 Parejas</i>										
1 flush	.314	.000	0.628	177.18	111.26	.074		0.148	196.04	29.01
2 flush	-.080		0	265.04	0	-.318	.000	0	206.72	0
1 crash	-.090		0	164.20	0	-.075		0	160.50	0
3 flush	.017		0.034	115.77	3.93	.224	.065	0.448	120.73	54.08
2 crash	.075		0.150	227.22	34.08	-.061		0	117.20	0
<i>9 Parejas</i>										
1 flush	-.020		0	285.17	0	.247	.002	0.494	158.48	78.28
2 flush	.037		0.074	186.44	13.79	.208	.006	0.416	270.78	112.64
1 crash	-.046		0	88.44	0	-.121		0	216.46	0
3 flush	.092		0.184	95.15	17.50	.172		0.344	165.32	56.87
2 crash	.162	.065	0.324	213.06	69.03	.075		0.150	67.40	10.11

**Tabla III.6 (continuación).** Para cada uno de los diez caracteres se muestran los parámetros pendiente de la regresión (b) y su significación, la heredabilidad ( $h^2$ ), la varianza fenotípica ( $V_P$ ) y la varianza aditiva ( $V_A$ ), para los dos orígenes poblacionales BC (Bryce Canyon) y M (Michoacán). También se indica el tamaño del cuello de botella de cada población y la fase del experimento a la que corresponde.

*Anchura del ala*

	ORIGEN BC					ORIGEN M				
	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$
<b>1 Pareja</b>										
1 flush	-.359	.000	0	1429.44	0	-.122		0	1777.57	0
2 flush	-.110		0	2213.39	0	.281	.000	0.562	1637.19	920.10
1 crash	-.011		0	912.62	0	-.114		0	1053.77	0
3 flush	-.093		0	1110.00	0	-.021		0	304.00	0
2 crash	-.271	.062	0	420.02	0	.053		0.106	1518.06	160.91
<b>3 Parejas</b>										
1 flush	-.228	.008	0	2758.01	0	.200	.013	0.400	2566.36	1026.54
2 flush	-.245	.001	0	698.65	0	.122		0.244	2251.45	549.35
1 crash	-.143		0	1728.50	0	-.116		0	1070.38	0
3 flush	-.084		0	666.50	0	.108		0.216	2500.40	540.08
2 crash	.061		0.122	1186.63	144.77	-.121		0	1127.21	0
<b>5 Parejas</b>										
1 flush	.376	.000	0.752	4818.45	3623.47	-.410	.000	0	1462.33	0
2 flush	.031		0.062	1533.16	95.05	-.135		0	1838.35	0
1 crash	-.061		0	774.22	0	-.150	.062	0	455.27	0
3 flush	.057		0.114	667.99	76.15	.090		0.180	493.19	88.77
2 crash	.212	.025	0.424	938.09	397.75	.049		0.098	893.27	87.54
<b>7 Parejas</b>										
1 flush	.278	.000	0.556	1441.91	801.70	.012		0.024	1721.88	41.32
2 flush	.066		0.132	1161.36	153.29	-.193	.039	0	2064.07	0
1 crash	.267	.000	0.534	1474.64	787.45	-.130		0	755.99	0
3 flush	-.373	.000	0	1704.90	0	-.053		0	870.10	0
2 crash	.359	.002	0.718	2081.40	1494.44	-.012		0	481.50	0
<b>9 Parejas</b>										
1 flush	.250	.001	0.500	3056.10	1528.05	.102		0.204	899.66	183.53
2 flush	-.091		0	1283.00	0	.192	.012	0.384	2291.36	879.88
1 crash	-.007		0	1577.39	0	-.010		0	618.37	0
3 flush	.243	.001	0.486	935.75	454.77	-.131		0	988.98	0
2 crash	.164	.084	0.128	1419.70	181.72	-.069		0	778.27	0

**Tabla III.6 (continuación).** Para cada uno de los diez caracteres se muestran los parámetros pendiente de la regresión (b) y su significación, la heredabilidad ( $h^2$ ), la varianza fenotípica ( $V_P$ ) y la varianza aditiva ( $V_A$ ), para los dos orígenes poblacionales BC (Bryce Canyon) y M (Michoacán). También se indica el tamaño del cuello de botella de cada población y la fase del experimento a la que corresponde.

*Longitud del ala*

	ORIGEN BC					ORIGEN M				
	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$
<i>1 Pareja</i>										
1 flush	-.270	.001	0	4332.25	0	.038		0.076	5460.68	415.01
2 flush	-.055		0	9479.07	0	.341	.000	0.682	5604.99	3822.60
1 crash	.120	.104	0.240	2221.87	533.25	-.227	.010	0	3935.59	0
3 flush	.113		0.226	3401.76	768.80	-.009		0	2212.86	0
2 crash	-.108		0	1537.93	0	.099		0.198	3857.86	763.85
<i>3 Parejas</i>										
1 flush	-.253	.008	0	18620.50	0	.280	.000	0.560	8111.85	4542.63
2 flush	.277	.000	0.554	3244.54	1797.47	.083		0.166	10797.40	1792.36
1 crash	.049		0.098	5859.53	574.23	-.056		0	6195.86	0
3 flush	-.024		0	1837.22	0	-.028		0	3278.42	0
2 crash	.165	.049	0.330	3009.77	993.22	.079		0.158	4041.27	638.52
<i>5 Parejas</i>										
1 flush	.403	.000	0.806	20331.56	16387.23	-.469	.000	0	14514.15	0
2 flush	.012		0.024	6996.46	167.91	-.203	.042	0	11395.17	0
1 crash	.076		0.152	2813.44	427.64	-.172	.026	0	2969.98	0
3 flush	-.122		0	2345.20	0	-.060		0	2854.18	0
2 crash	.190	.093	0.380	5064.97	1924.68	.183	.036	0.366	3637.06	1331.16
<i>7 Parejas</i>										
1 flush	.280	.000	0.560	5380.63	3013.15	.028		0.056	8506.29	476.35
2 flush	-.024		0	3628.90	0	-.281	.000	0	6281.54	0
1 crash	.054		0.108	6188.65	668.37	-.041		0	2800.27	0
3 flush	-.195	.063	0	7603.20	0	.049		0.098	4391.99	430.41
2 crash	.063		0.126	5601.17	705.74	-.042		0	3119.62	0
<i>9 Parejas</i>										
1 flush	.044		0.088	14249.61	1253.96	.194	.019	0.388	6408.03	2486.31
2 flush	-.052		0	3664.66	0	.288	.000	0.576	10713.39	6170.91
1 crash	-.027		0	2152.01	0	.159		0.318	4883.76	1553.03
3 flush	.188	.020	0.376	2869.71	1079.01	.196		0.392	5155.81	2021.07
2 crash	.074		0.148	6936.16	1026.55	-.020		0	4237.29	0

**Tabla III.6 (continuación).** Para cada uno de los diez caracteres se muestran los parámetros pendiente de la regresión (b) y su significación, la heredabilidad ( $h^2$ ), la varianza fenotípica ( $V_P$ ) y la varianza aditiva ( $V_A$ ), para los dos orígenes poblacionales BC (Bryce Canyon) y M (Michoacán). También se indica el tamaño del cuello de botella de cada población y la fase del experimento a la que corresponde.

	ORIGEN BC					ORIGEN M				
	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$
<i>1 Pareja</i>										
1 flush	-.030		0	713.48	0	.063		0.126	404.53	50.97
2 flush	-.149		0	786.33	0	.044		0.088	872.79	76.80
1 crash	.098		0.196	422.60	82.83	.143		0.286	383.63	109.71
3 flush	.149		0.298	731.81	218.08	-.222		0	512.19	0
2 crash	.022		0.044	721.82	31.76	-.040		0	720.41	0
<i>3 Parejas</i>										
1 flush	-.122		0	887.42	0	.274	.001	0.548	946.98	518.94
2 flush	-.058		0	806.15	0	.049		0.098	642.15	62.93
1 crash	-.049		0	997.28	0	-.009		0	495.64	0
3 flush	-.076		0	669.54	0	-.062		0	549.86	0
2 crash	-.029		0	515.86	0	.000		0.001	469.45	0.46
<i>5 Parejas</i>										
1 flush	.088		0.176	1173.48	206.53	-.079		0	642.31	0
2 flush	.129	.089	0.258	956.19	246.69	.091		0.182	534.74	97.32
1 crash	.061		0.122	666.45	81.30	-.157	.052	0	313.97	0
3 flush	-.166	.072	0	423.10	0	-.122		0	442.86	0
2 crash	.141		0.282	689.59	194.46	.197	.023	0.394	396.10	156.06
<i>7 Parejas</i>										
1 flush	.279	.003	0.558	728.04	406.24	-.101		0	691.64	0
2 flush	.092		0.184	590.04	108.56	.070		0.140	688.60	96.40
1 crash	-.097		0	812.68	0	.086		0.172	340.69	58.59
3 flush	-.163		0	1038.84	0	.079		0.158	542.85	85.77
2 crash	-.046		0	876.72	0	.088		0.176	315.77	55.57
<i>9 Parejas</i>										
1 flush	.168	.032	0.336	846.24	284.33	-.025		0	881.41	0
2 flush	-.046		0	421.52	0	.165	.031	0.230	582.83	134.05
1 crash	-.093		0	464.36	0	.147		0.294	601.39	176.80
3 flush	.015		0.030	387.09	11.61	-.020		0	587.66	0
2 crash	-.086		0	348.37	0	-.164	.041	0	422.45	0



**Tabla III.6 (continuación).** Para cada uno de los diez caracteres se muestran los parámetros pendiente de la regresión (b) y su significación, la heredabilidad ( $h^2$ ), la varianza fenotípica ( $V_P$ ) y la varianza aditiva ( $V_A$ ), para los dos orígenes poblacionales BC (Bryce Canyon) y M (Michoacán). También se indica el tamaño del cuello de botella de cada población y la fase del experimento a la que corresponde.

*Longitud del fémur*

	ORIGEN BC					ORIGEN M				
	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$
<i>1 Pareja</i>										
1 flush	-.032		0	1643.22	0	-.025		0	1832.96	0
2 flush	-.056		0	1257.16	0	.128		0.256	2273.24	581.94
1 crash	-.137		0	1570.36	0	-.030		0	1312.43	0
3 flush	.072		0.144	1581.50	227.74	.014		0.028	585.95	16.40
2 crash	.039		0.078	1539.66	120.09	.149		0.298	1429.60	426.02
<i>3 Parejas</i>										
1 flush	-.093		0	1334.59	0	.061		0.122	1609.01	196.29
2 flush	.082		0.164	1650.14	270.62	.045		0.090	2202.22	198.19
1 crash	.061		0.122	2954.61	360.46	.126		0.252	1603.31	404.03
3 flush	.037		0.074	949.49	70.26	-.134		0	1608.17	0
2 crash	.078		0.156	807.00	125.89	-.021		0	2565.34	0
<i>5 Parejas</i>										
1 flush	.331	.000	0.662	3348.59	2216.76	-.129		0	1442.83	0
2 flush	.091		0.182	1843.92	335.59	-.210	.029	0	928.25	0
1 crash	-.006		0	1380.87	0	-.015		0	1049.18	0
3 flush	.018		0.036	839.07	30.20	-.165		0	1072.61	0
2 crash	.000		0.001	1236.92	1.23	-.092		0	1286.41	0
<i>7 Parejas</i>										
1 flush	.188	.039	0.376	1190.69	447.69	.090		0.180	1423.12	256.16
2 flush	-.090		0	2015.09	0	-.194	.019	0	1957.61	0
1 crash	-.185	.036	0	1205.31	0	-.081		0	1366.83	0
3 flush	.062		0.124	954.07	118.30	.032		0.064	1577.76	100.97
2 crash	-.090		0	1395.11	0	-.176	.070	0	1267.92	0
<i>9 Parejas</i>										
1 flush	-.074		0	1886.88	0	.044		0.088	1532.48	134.85
2 flush	-.013		0	1089.27	0	.196	.010	0.292	1356.61	396.13
1 crash	-.144	.067	0	1102.81	0	.124		0.248	1247.37	309.34
3 flush	.025		0.050	1535.41	76.77	.324	.014	0.648	927.88	601.26
2 crash	-.004		0	1289.74	0	-.204	.011	0	1169.15	0

**Tabla III.6 (continuación).** Para cada uno de los diez caracteres se muestran los parámetros pendiente de la regresión ( $b$ ) y su significación, la heredabilidad ( $h^2$ ), la varianza fenotípica ( $V_P$ ) y la varianza aditiva ( $V_A$ ), para los dos orígenes poblacionales BC (Bryce Canyon) y M (Michoacán). También se indica el tamaño del cuello de botella de cada población y la fase del experimento a la que corresponde.

Número de quetas

	ORIGEN BC					ORIGEN M				
	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$
<i>1 Pareja</i>										
1 flush										
2 flush	-.107		0	2.95	0	.112		0.224	2.31	0.51
1 crash	-.021		0	9.31	0	-.167	.062	0	2.11	0
3 flush	.269		0.538	16.42	8.83	.120		0.240	2.20	0.52
2 crash	.082		0.164	9.89	1.62	.146		0.282	2.52	0.71
<i>3 Parejas</i>										
1 flush										
2 flush	.077		0.154	2.44	0.37	-.039		0	3.79	0
1 crash	-.023		0	3.01	0	-.014		0	1.87	0
3 flush	.155	.054	0.310	2.35	0.72	.125		0.250	1.57	0.39
2 crash	.114		0.228	2.44	0.55	.029		0.058	2.11	0.12
<i>5 Parejas</i>										
1 flush										
2 flush	.235	.002	0.470	3.20	1.50	.151	.089	0.302	3.86	1.16
1 crash	-.047		0	4.12	0	.008		0.016	2.32	0.03
3 flush	.252	.002	0.504	3.73	1.87	-.008		0	2.40	0
2 crash	.136		0.272	3.01	0.81	-.068		0	2.08	0
<i>7 Parejas</i>										
1 flush										
2 flush	-.057		0	3.27	0	-.089		0	2.66	0
1 crash	.129		0.258	2.76	0.71	.262	.003	0.524	2.39	1.25
3 flush	.115		0.230	1.71	0.39	-.131		0	2.27	0
2 crash	-.073		0	2.10	0	.130		0.260	1.16	0.30
<i>9 Parejas</i>										
1 flush										
2 flush	.089		0.178	2.90	0.51	-.004		0	1.96	0
1 crash	-.175	.031	0	3.08	0	.145		0.290	1.90	0.55
3 flush	-.010		0	2.96	0	.170		0.340	1.31	0.44
2 crash	.018		0.036	2.04	0.07	-.030		0	2.89	0

**Tabla III.6 (continuación).** Para cada uno de los diez caracteres se muestran los parámetros pendiente de la regresión ( $b$ ) y su significación, la heredabilidad ( $h^2$ ), la varianza fenotípica ( $V_P$ ) y la varianza aditiva ( $V_A$ ), para los dos orígenes poblacionales BC (Bryce Canyon) y M (Michoacán). También se indica el tamaño del cuello de botella de cada población y la fase del experimento a la que corresponde. Los nombres de los caracteres están abreviados según se indica en § II.5.

	ORIGEN BC					ORIGEN M				
	$b$	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$	$b$	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$
<i>Ancestrales</i>										
AC	-.018		0	1268.08	0	.038		0.076	1257.07	95.53
DO	-.271	.052	0	424.50	0	.038		0.076	559.53	42.52
ASC	-.194		0	552.58	0	.106		0.212	714.61	151.49
LES	.102		0.204	1294.63	264.10	-.275		0	1820.35	0
LSC	-.151			298.94	0	.070		0.140	259.25	36.29
AA	-.489	.001	0	3612.67	0	.112		0.224	3319.85	743.64
LA	-.692	.000	0	23456.80	0	.008		0.016	26406.02	422.49
LST	.131		0.262	725.97	190.20	.114		0.228	674.23	153.72
LF	.370	.066	0.740	3439.12	2544.94	.436	.077	0.872	5994.30	5227.02
QUE	.197		0.394	3.12	1.22	.122		0.244	3.69	0.90
<i>Endogámicas</i>										
AC	.111		0.222	178.34	39.59	.390	.000	0.780	292.95	228.50
DO	.011		0.022	171.89	3.78	.078		0.156	274.33	42.79
ASC	.005		0.010	112.06	1.12	.193	.012	0.386	304.33	117.47
LES	.065		0.130	1194.30	155.25	.317	.000	0.634	2084.41	1321.5
LSC	.052		0.104	142.95	20.01	.179	.030	0.358	168.45	60.30
AA	-.106		0	454.76	0	.138	.079	0.276	504.39	139.21
LA	.002		0.004	1360.75	5.44	.096		0.192	2962.73	568.84
LST	.049		0.098	564.56	55.32	.175	.023	0.350	928.64	325.02
LF	.050		0.100	1600.00	160.00	.010		0.020	2221.05	44.42
QUE	-.149		0	1.74	0	.079		0.158	1.81	0.28

Evidentemente, lo discutible es por qué las pendientes de las rectas de regresión no son positivas. Tal y como se presentan los datos en la Tabla III.6 es difícil observar una tendencia, o algún tipo de agrupación de tales valores negativos que nos indique algún factor común como posible causa. Sin embargo, otro tipo de exposición de datos nos puede dar una idea algo más clara. En la Figura III.5 se muestran, para cada carácter y cada población, las cinco veces que se ha medido, indicándose mediante una X que la pendiente de la recta de regresión calculada ha sido positiva.

		Bryce Canyon										Michoacán										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
1 Par	1 flush											X	X		X	X		X	X			
	2 flush											X			X	X	X	X	X	X	X	X
	1 crash			X		X		X	X											X		
	3 flush			X		X		X	X	X	X				X	X					X	X
	2 crash									X	X	X	X	X		X	X	X	X		X	X
3 Par	1 flush	X				X						X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	2 flush	X			X			X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	1 crash				X	X		X		X											X	
	3 flush	X			X					X	X				X		X					X
	2 crash	X	X		X		X	X		X	X	X		X	X	X			X	X		X
5 Par	1 flush	X	X	X	X	X	X	X	X	X						X			X			X
	2 flush	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X				X			X			X
	1 crash	X	X	X				X	X													X
	3 flush			X			X			X	X					X	X					
	2 crash	X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X		
7 Par	1 flush	X		X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X				X
	2 flush				X		X		X											X		
	1 crash	X	X	X			X	X			X	X								X		X
	3 flush	X	X	X		X				X	X					X			X	X	X	
	2 crash			X		X	X	X				X	X		X					X		X
9 Par	1 flush	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X		X		X	X	X				X
	2 flush	X	X		X							X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	1 crash		X	X								X	X	X	X				X	X	X	X
	3 flush	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X			X		X	X
	2 crash	X	X		X	X	X	X			X	X	X		X							

**Figura III.5.** Se representan del 1 al 10 los caracteres, en el orden que ha sido habitual hasta ahora. Cada población viene representada por el tamaño del cuello de botella al que es sometida, y se recogen las cinco veces que ha sido medida indicando la fase del ciclo a que corresponde cada una de ellas. Mediante una X se indica que la pendiente de la recta de regresión de los hijos sobre el valor del padre es positiva.

De la observación detallada de la Figura III.5 se pueden extraer algunas conclusiones significativas. Lo más destacado es que las pendientes negativas no muestran una distribución al azar ni respecto a los caracteres ni respecto al tamaño del cuello de botella, además de que el patrón con el que aparecen es diferente en ambos orígenes poblacionales.

Para las poblaciones de origen Bryce Canyon las pendientes positivas están relacionadas con ciertos caracteres medidos en poblaciones de tamaño de cuello de botella concretos. Las pendientes de regresión positivas para los caracteres 1, 2, 3, 4, 5, 6 y 8 no se distribuyen al azar, sino que se acumulan en los tamaños de cuello de 5, 7 y 9 parejas. Lo esperado, si la distribución fuese completamente aleatoria, sería que en estos tres tamaños de cuello se acumulara el 60% de las pendientes positivas. Lo observado es que, dependiendo del carácter, acumulan el 84.8% (para el carácter anchura de la cabeza), 80% (para la distancia entre los ojos), 85.7% (para la anchura del escutelo), 66.6% (para la

longitud del escudo), 66.6% (para la longitud del escutelo), 91.6% (para la anchura del ala) y 72% (para la longitud de la sutura torácica), respectivamente.

Para la variable longitud del ala hay una distribución de las pendientes positivas a lo largo de los diferentes tamaños de cuello de botella bastante similar en todos los casos. En los caracteres longitud del fémur y número de quetas la situación es contraria a los anteriores ya que cuando el tamaño del cuello es 1, 3 ó 5 parejas acumula pendiente positivas más allá de lo esperado por azar; así la longitud del fémur posee en estos tres tamaños de cuello el 76.9% de sus pendientes positivas y el número de quetas el 66.6%. Parece ser que el tamaño de cuello que mejor respuesta ha dado ha sido el de cinco parejas, en donde se acumulan casi un 29% de las pendientes positivas observadas, frente a un 20% que le correspondería por simple azar.

Respecto a las poblaciones de origen Michoacán no se observa una agrupación de las pendientes de regresión positivas ni respecto al tamaño del cuello, ni asociadas a ninguna variable. Sólo merece especial mención que la población de tamaño de cuello de botella de nueve parejas acumula el 26.6% de las pendientes positivas, frente al 20% que le correspondería por azar.

Estos resultados, en todo caso, lo que nos dan idea es que la distribución de las pendientes de regresión negativas no es aleatoria y que tampoco está relacionada con la fase del experimento en que fueron medidas las moscas. Parece indicarnos una conexión con el origen poblacional y con el efecto del protocolo, al ser resultados diferentes en ambos orígenes y estar relacionados con el cuello de botella.

Parece poco probable que la causa del alto número de pendientes negativas haya sido el tamaño de la muestra, ya que utilizando siempre un número de familias similar obtenemos en unos casos pendientes positivas y buenas estimas de la heredabilidad y en otros casos estas pendientes sean negativas. Además, ha estado en el rango de otros trabajos publicados (Bryant *et al.*, 1986 a y b). No obstante, no cabe duda que el hecho de medir individuos de ambos sexos hace que a la hora de analizar los resultados estadísticamente el trabajo sea el doble y la significación se vea disminuida al trabajar con un número de datos menor que si todos correspondieran al mismo sexo.

Las poblaciones ancestrales y endogámicas también se comportan de forma diferente dependiendo de su origen; sólo resaltaré el hecho de que las poblaciones ancestrales de origen BC se comportan de diferente forma a las de origen M, ya que en las BC sólo los caracteres longitud del escudo, longitud de la sutura torácica, longitud del fémur y número de quetas muestran pendientes significativas, lo cual confirma el hecho de que, en las poblaciones de este origen, se observa una independencia de este grupo de caracteres en cuanto a su herencia; esta independencia trasciende incluso el hecho de que las poblaciones sufran cuellos de botella.

Como comentario general, hay que tener en cuenta el hecho de que muchas de las pendientes consideradas, tanto positivas como negativas no son significativas estadísticamente. Como ya se comenta en § III.4, con nuestro tamaño de muestra la significación se establece con pendientes, que traducidas a heredabilidades, están en torno a 0.3 por lo que no creemos correcto despreciar una heredabilidad de esta magnitud por la falta de significación de la pendiente.

### III.5. UNA NUEVA VARIABLE

Como se ha podido ver en los apartados anteriores, el trabajar con diez variables hace, como mínimo, difícil la interpretación y la generalización de los resultados. Además el resultado del análisis de componentes principales nos mostró que la información que recogíamos a lo largo de las diez variables es, en alguna medida, redundante. Esto nos llevó a pensar que la mayoría de nuestras variables nos daban idea de una misma cosa acerca de nuestros individuos: nos dicen cuán grandes son. Ambas observaciones nos llevaron a adoptar una nueva estrategia en el análisis de los datos. Esta nueva aproximación se basó en el cálculo de una variable, que denominamos tamaño general del cuerpo (TGC), función de las anteriores. Una cualidad deseable de esta transformación es que la contribución relativa de cada variable antigua a esta nueva característica del individuo estuviera ponderada. Para ello practicamos con todos los datos (siempre manteniendo los sexos por separado) un análisis de componentes principales. El resultado fue un solo eje que agrupa a todas las variables métricas, esto es, el número de quetas queda fuera, y que explica el 54.3 % de la variabilidad en los machos y el 58.1 % en las hembras. Utilizamos para la ponderación el coeficiente lineal con que cada carácter contribuye a la variabilidad total explicada por el primer componente principal (Tabla III.7).

**Tabla III.7.** Resumen del análisis de componentes principales sobre los nueve caracteres, manteniendo unidas orígenes poblacionales, fase de medición y tamaño del cuello de botella y separando los sexos. Se muestra el coeficiente con que cada carácter contribuye a la variabilidad total explicada por el primer componente principal.

	<u>machos</u>	<u>hembras</u>
Anchura de la cabeza ( $c_1$ )	0.7770	0.7865
Distancia entre los ojos ( $c_2$ )	0.6258	0.6557
Anchura del escutelo ( $c_3$ )	0.6128	0.6919
Longitud del escudo ( $c_4$ )	0.5409	0.6712
Longitud del escutelo ( $c_5$ )	0.5383	0.5619
Anchura del ala ( $c_6$ )	0.6560	0.6921
Longitud del ala ( $c_7$ )	0.8352	0.8523
Longitud de la sutura torácica ( $c_8$ )	0.3290	0.3857
Longitud del fémur ( $c_9$ )	0.5131	0.5181
Variabilidad explicada	54.285	58.158

Tomando los valores correspondientes en cada sexo, los valores de los nueve caracteres para cada individuo quedan transformados de la siguiente forma:

$$TGC_i = c_1 \cdot AC_i + c_2 \cdot DO_i + c_3 \cdot ASC_i + c_4 \cdot LES_i + c_5 \cdot LSC_i + c_6 \cdot AA_i + c_7 \cdot LA_i + c_8 \cdot LST_i + c_9 \cdot LF_i$$

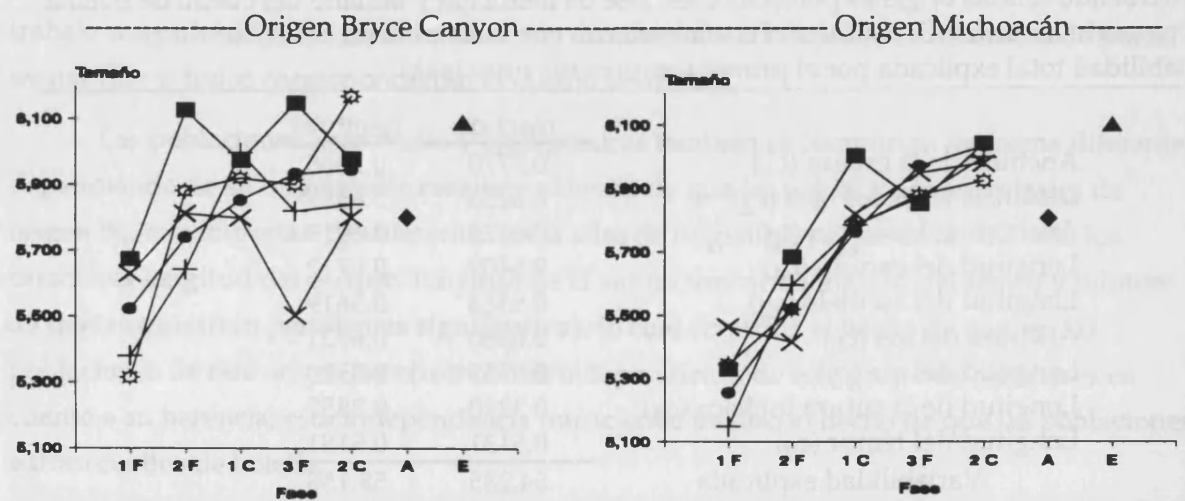
Siguiendo la nomenclatura habitual hasta ahora, AC, ..., LF, son los valores que un individuo posee para las nueve variables métricas. La variable Tamaño General del Cuerpo es una combinación lineal de las anteriores por lo que, asumiendo la normalidad de aquellas, su función de distribución no es significativamente distinta de una función de distribución normal (Loève, 1977).

Mediante este procedimiento tenemos caracterizado a los individuos por dos variables, el tamaño general del cuerpo y el número de quetas del tercer segmento abdominal. Ellas dan cuenta de cosas diferentes y es de suponer que su evolución a lo largo del experimento también haya sido distinta.

### III.5.1. Descripción estadística

En principio, describiremos estadísticamente el comportamiento de la variable tamaño general del cuerpo a lo largo del experimento, retomando los análisis fenotípicos y genéticos que ya se realizaron anteriormente con las variables observadas. Posteriormente utilizaremos la nueva variable morfométrica y la antigua no métrica (número de quetas del tercer segmento abdominal) para análisis poblacionales multivariantes.

**Figura III.7.** Evolución de las medias y las varianzas (en los ejes de ordenadas) para el carácter tamaño del cuerpo, en poblaciones de origen Bryce Canyon (BC) y Michoacán (M), a lo largo del protocolo (eje de abcisas). F significa fase de *flush*, C fase de *crash*, A ancestrales y E endogámicas. Se representan los valores de los machos considerados padres. En cada cuadro aparecen las cinco poblaciones correspondientes a los diferentes tamaños de cuello de botella, correspondiendo con los símbolos: • 1 pareja, + 3 parejas, ☆ 5 parejas, ■ 7 parejas, × 9 parejas, ◆ ancestrales y ▲ endogámicas.



Los estadísticos media y varianza de esta nueva variable en cada uno de los sexos y generaciones, para las poblaciones de ambos orígenes y los diferentes tamaños de cuello de botella, se recogen en el Anexo 5. Aquí se representan los valores de las medias y varianzas de los individuos padres.

### III.5.2. De cómo cambia con el protocolo

En el análisis de la varianza el modelo a seguir es factorial, también sobre el logaritmo natural de los datos, en donde los factores son: la fase de medición y el tamaño de cuello de botella. Los resultados para los dos orígenes poblacionales y por sexos separados se resumen en la Tabla III.8.

**Tabla III.8.** ANOVA factorial sobre el logaritmo neperiano de la nueva variable Tamaño del Cuerpo. Los factores son la fase del protocolo en la que fue medida la población y el tamaño del cuello de botella a la que es sometida.

#### *Origen poblacional Bryce Canyon*

Fuente de variación	MACHOS				HEMBRAS			
	gl	SC	F	P	gl	SC	F	P
Fase	4	1.137	169.842	0.0	4	1.266	152.773	0.0
Cuello	4	0.661	98.720	0.0	4	0.417	50.338	0.0
Interac.	16	0.438	16.368	0.0	16	0.617	18.617	0.0
Error	2849	4.770			2831	5.866		
Total	2873	7.031			2855	8.167		

#### *Origen poblacional Michoacán*

Fuente de variación	MACHOS				HEMBRAS			
	gl	SC	F	P	gl	SC	F	P
Fase	4	1.623	225.334	0.0	4	2.339	273.283	0.0
Cuello	4	0.127	17.573	0.0	4	.081	9.410	0.0
Interac	16	0.144	4.985	0.0	16	0.187	5.475	0.0
Error	2658	4.786			2640	5.648		
Total	2682	6.671			2664	8.270		

Estos resultados son asimilables a los obtenidos para cada una de las nueve variables métricas analizadas por separado. Por tanto el efecto de los dos factores, tamaño del cuello de botella y fase de medición, a lo largo del experimento se podría resumir según la Tabla III.8. Al igual que con las variables originales hay un efecto del protocolo sobre la media de la variable tamaño del cuerpo. Ambos factores, fase de medición y cuello de botella, al igual que la interacción entre ellos se muestran significativos.



### III.5.3. De los parámetros genéticos

Al igual que anteriormente, para determinar los parámetros genéticos cuantitativos, calculamos el coeficiente de regresión de la progenie -hijos e hijas- sobre el padre, con las variables estandarizadas respecto al factor "sexo". Posteriormente, y en el caso de los coeficientes de regresión (b) positivos se calculó la heredabilidad; en el caso de los coeficientes de regresión negativos la heredabilidad se iguala a cero.

En la Tabla III.9 se muestran el coeficiente de la regresión (b); su significación, la heredabilidad ( $h^2$ ) la varianza fenotípica ( $V_P$ ) y la varianza aditiva ( $V_A$ ), en caso de que haya sido posible su cálculo. La significación del coeficiente de regresión se muestra en los casos de que la pendiente calculada sea significativamente distinta de cero, tomando un criterio de significación al 0.1.

**Tabla III.9.** Se muestran el coeficiente de la regresión, hijos hijas sobre padre, (b), su significación, la heredabilidad ( $h^2$ ) la Varianza fenotípica ( $V_P$ ) y la Varianza aditiva ( $V_A$ ) para la variable Tamaño General del Cuerpo, se indican los orígenes poblacionales BC (Bryce Canyon) y M (Michoacán); también se señala el tamaño del cuello de botella de cada población y la fase del ciclo en la que corresponde.

	ORIGEN POBLACIONAL BC					ORIGEN POBLACIONAL M				
	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$	b	sig.	$h^2$	$V_P$	$V_A$
<i>1 Pareja</i>										
1 flush	-.411	.000	0	18917	0	.018		.036	34696	1249.05
2 flush	-.080		0	54481	0	.303	.000	.606	47277	28649.86
1 crash	.077		.154	13875	2136.75	-.274	.002	0	24506	0
3 flush	.014		.028	19308	540.62	-.121		0	8718	0
2 crash	-.208	.036	0	4060	0	.213	.099	.426	12253	5219.77
<i>3 Parejas</i>										
1 flush	-.344	.000	0	79619	0	.332	.000	.664	51289	34055.89
2 flush	.108		.216	13039	2816.42	.158	.047	.316	62064	19612.22
1 crash	-.070		0	29748	0	-.062		0	38951	0
3 flush	-.035		0	13366	0	-.100		0	19242	0
2 crash	.105		.210	18962	3982.02	.065		.130	25781	3351.53
<i>5 Parejas</i>										
1 flush	.431	.000	.862	118861	102458.18	-.482	.000	0	55107	0
2 flush	.045		.090	51380	4624.20	-.261	.009	0	47277	0
1 crash	.011		.022	18952	416.94	-.159	.047	0	14547	0
3 flush	-.045		0	13862	0	-.181		0	13204	0
2 crash	.231	.031	.462	20799	9609.13	.047		.094	16454	1546.67
<i>7 Parejas</i>										
1 flush	.406	.000	.812	23079	18740.14	.064		.128	49771	6370.68
2 flush	-.110		0	145456	0	-.327	.000	0	40211	0
1 crash	.043		.086	22173	1906.87	-.080		0	15678	0
3 flush	-.153		0	37176	0	-.014		0	18466	0
2 crash	-.096		0	26509	0	-.086		0	16650	0
<i>9 Parejas</i>										
1 flush	.139	.078	.278	88028	24471.78	.127		.254	37802	9601.70
2 flush	-.053		0	23207	0	.300	.000	.600	59391	35634.60
1 crash	-.070		0	13920	0	.122		.244	26143	6378.89
3 flush	.211	.006	.422	15189	6409.75	.149		.298	18804	5603.59
2 crash	.108		.216	36859	7961.54	-.064		0	15025	0
<i>Ancestrales</i>										
	-.089		0	76485	0	.041		.081	102643	8314.08
<i>Endogámicas</i>										
	-.055		0	5742	0	.313	.000	.626	10292	6442.79

### III.6. BUSCANDO EFECTOS AMBIENTALES

Durante el transcurso del experimento incluimos un nuevo dato. En la tercera fase de medición decidimos contar el número de hijos de cada familia, siempre que éste fuera posible. Pese a las precauciones que se tenían, quisimos constatar que no se daban situaciones de competencia larvaria. Con esta medida, a posteriori, intentaríamos explicar algunos de los resultados. Para cada familia conocemos los tamaños parentales y filiales y, además, el número de hijos que una familia concreta ha tenido. Los resultados se presentan en la Tabla III.10

**Tabla III.10.** Media del número de hijos, con su error estándar, de cada población en las tres últimas fases del experimento.

	1 Pareja		3 Parejas		5 Parejas		7 Parejas		9 Parejas	
	media	error	media	error	media	error	media	error	media	error
<i>origen BC</i>										
1 crash	50.41	2.58	50.93	3.79	58.31	2.99	59.36	3.54	85.97	3.25
3 flush	-	-	53.36	3.31	61.95	3.08	36.17	4.43	56.30	3.09
2 crash	9.77	1.71	47.00	2.53	34.39	3.50	30.13	3.36	40.25	2.29
<i>origen M</i>										
1 crash	53.31	4.35	60.90	3.53	43.70	3.07	50.86	3.75	51.52	5.50
3 flush	16.68	2.48	-	-	-	-	10.50	4.50	34.33	4.64
2 crash	7.93	1.37	28.28	2.40	37.73	2.78	46.53	3.36	61.46	3.46
			<i>origen BC</i>		<i>origen M</i>					
			media	error	media	error				
		ancestrales	55.39	3.21	29.15	3.02				
		endogámicas	34.84	2.19	55.98	3.24				

En principio, el tamaño de los hijos debe ser independiente del número de hijos que forman la familia. Bajo esta hipótesis, calculamos los coeficientes de correlación entre la variable tamaño general del cuerpo (en los padres, en las madres, en los hijos y en las hijas) y el número de descendientes de la familia a la que estos individuos pertenecen. Además, también se calculó el coeficiente de correlación entre la variable número de quetas (en los padres, en las madres, en los hijos y en las hijas) y el número de hijos. En esta ocasión el número de quetas serviría de variable testigo, ya que este carácter no debe estar influido por situaciones de competencia. Los resultados se muestran en la Tabla III.11.

En líneas generales se observa que el número de hijos de una familia no está correlacionado significativamente con el tamaño de la madre en ninguna de las poblaciones, y con el tamaño del padre sólo en dos ocasiones. Caso distinto es el resultado de la correlación entre el tamaño de los hijos y el número de hermanos que se han desarrollado con él. La cuarta fase de medición (3 *flush*) fue la que peor resultado dio, ya que siempre es significativa en las poblaciones de origen BC; respecto a las de origen M no tenemos los datos del número de hijos en la mayoría de las poblaciones.

**Tabla III.11.** Coeficiente de correlación, y su significación, entre la variable Número de hijos con las variables Tamaño General del Cuerpo y Número de Quetas. La población se ha dividido en padres, madres, hijos e hijas. Se indican los dos orígenes poblacionales BC (Bryce Canyon) y M (Michoacán); también se señala el tamaño del cuello de botella de cada población y la fase del ciclo en la que corresponde. Los coeficientes se han contrastado para la hipótesis nula de ausencia de correlación ( $r=0$ ).

	Origen Poblacional BC							
	padres		madres		hijos		hijas	
	TGC	QUE	TGC	QUE	TGC	QUE	TGC	QUE
<i>1 pareja</i>								
1 crash	.180	-.121	.034	.019	.358*	-.020	.221	.097
3 flush								
2 crash	.347	.078	-.302	.320	-.525	-.433	-.342	-.650*
<i>3 parejas</i>								
1 crash	.197	-.132	-.061	.036	-.706**	-.215	-.510*	.024
3 flush	-.001	-.384	-.001	.144	-.731**	-.224	-.841**	-.242
2 crash	-.274	.150	.029	.143	-.500**	-.181	-.492*	-.240
<i>5 parejas</i>								
1 crash	.024	.094	.239	.115	-.000	.116	.033	.091
3 flush	-.080	-.233	-.100	.021	-.742**	-.302	-.746**	.537**
2 crash	.056	.178	-.183	.107	-.321	-.085	.355	.115
<i>7 parejas</i>								
1 crash	.481*	.166	-.131	-.131	-.216	-.156	-.323	-.048
3 flush	.018	-.352	-.205	-.151	-.749**	-.419	-.618*	-.289
2 crash	.240	-.360	-.325	-.160	-.585*	.227	-.556*	-.068
<i>9 parejas</i>								
1 crash	.449*	.166	.167	.113	-.316	.141	-.316	.222
3 flush	-.309	-.134	.235	.114	-.450*	-.218	-.649**	-.090
2 crash	.135	-.162	-.030	-.109	-.590**	-.068	-.235	.126

	Origen Poblacional M							
	padres		madres		hijos		hijas	
	TGC	QUE	TGC	QUE	TGC	QUE	TGC	QUE
<i>1 pareja</i>								
1 crash	.266	.279	.342	.187	-.484*	-.351	-.290	-.247
3 flush	-.092	.324	.188	-.383	-.097	-.078	-.370	.026
2 crash	.096	-.034	.137	-.322	.187	-.435	.256	-.109
<i>3 parejas</i>								
1 crash	.133	.038	.268	.320	-.549**	-.461*	-.597**	-.218
3 flush								
2 crash	-.032	-.360	-.198	-.155	-.352	.016	-.587**	-.023
<i>5 parejas</i>								
1 crash	.018	-.351	-.091	.052	-.163	.020	-.210	-.182
3 flush								
2 crash	-.026	-.129	.075	-.118	-.604**	.128	-.522**	-.385
<i>7 parejas</i>								
1 crash	-.011	.044	-.012	.097	-.676**	-.181	-.677**	-.164
3 flush								
2 crash	-.096	-.171	.334	.122	-.627**	-.340	-.571**	-.025
<i>9 parejas</i>								
1 crash	.056	-.106	.440	.469	-.374	-.026	-.337	-.084
3 flush	-.646	-.548	.007	.272	-.710*	-.037	-.414	-.052
2 crash	-.079	.307	.140	-.285	-.351	-.155	-.382*	-.149

\*  $P < 0.01$ ; \*\*  $P < 0.001$

**Tabla III.12.** Resumen de los valores del parámetro  $\lambda$  utilizados para calcular las funciones de eficacia. Se indican los orígenes poblacionales, el tamaño de cuello de botella y la fase del protocolo a la que corresponde cada población. Se han utilizado los datos transformados: la variable tamaño se transformó a su logaritmo neperiano y la variable eficacia a su raíz cuadrada.

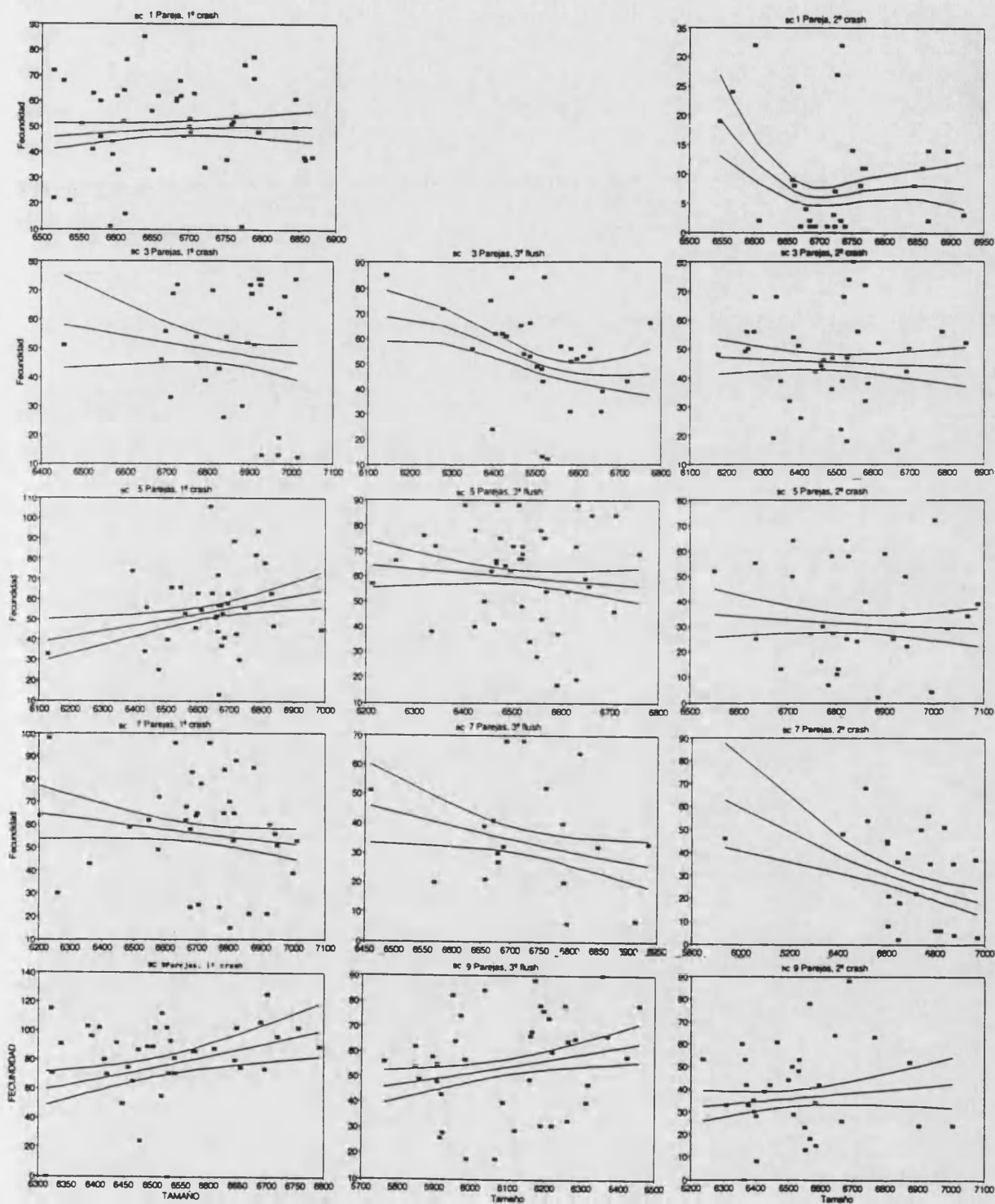
	origen Bryce Canyon			origen Michoacán		
	1 crash	3 flush	2 crash	1 crash	3 flush	2 crash
1 pareja	-13.0		-16.5	5.0	-14.8	5.0
3 parejas	-15.6	-14.1	5.0	5.0		5.0
5 parejas	5.0	5.0	-10.7	5.0		5.0
7 parejas	5.0	5.0	-10.1	5.0		-15.0
9 parejas	5.0	5.0	5.0	5.0	-11.4	5.0

Si la correlación fuera perfecta todos los valores caerían a lo largo de una línea de regresión única. El hecho de que el coeficiente de correlación entre el tamaño de la madre y el número de sus hijos no sea significativo no significa, necesariamente, que estas variables sean independientes, sino que debemos buscar otro tipo de funciones no lineales que nos puedan relacionar los datos de fecundidad con una medida fenotípica. Una forma de buscar éste tipo de relaciones nos la ofrece Schluter (1988). Recordaremos que en su artículo propone un cálculo no paramétrico de la función de eficacia a partir de datos individuales de la capacidad reproductiva y la medida de un carácter fenotípico. Esta función nos permitiría hacer predicciones acerca del éxito reproductivo de un individuo cuando observamos su tamaño, así como nos daría idea de la presencia de procesos selectivos.

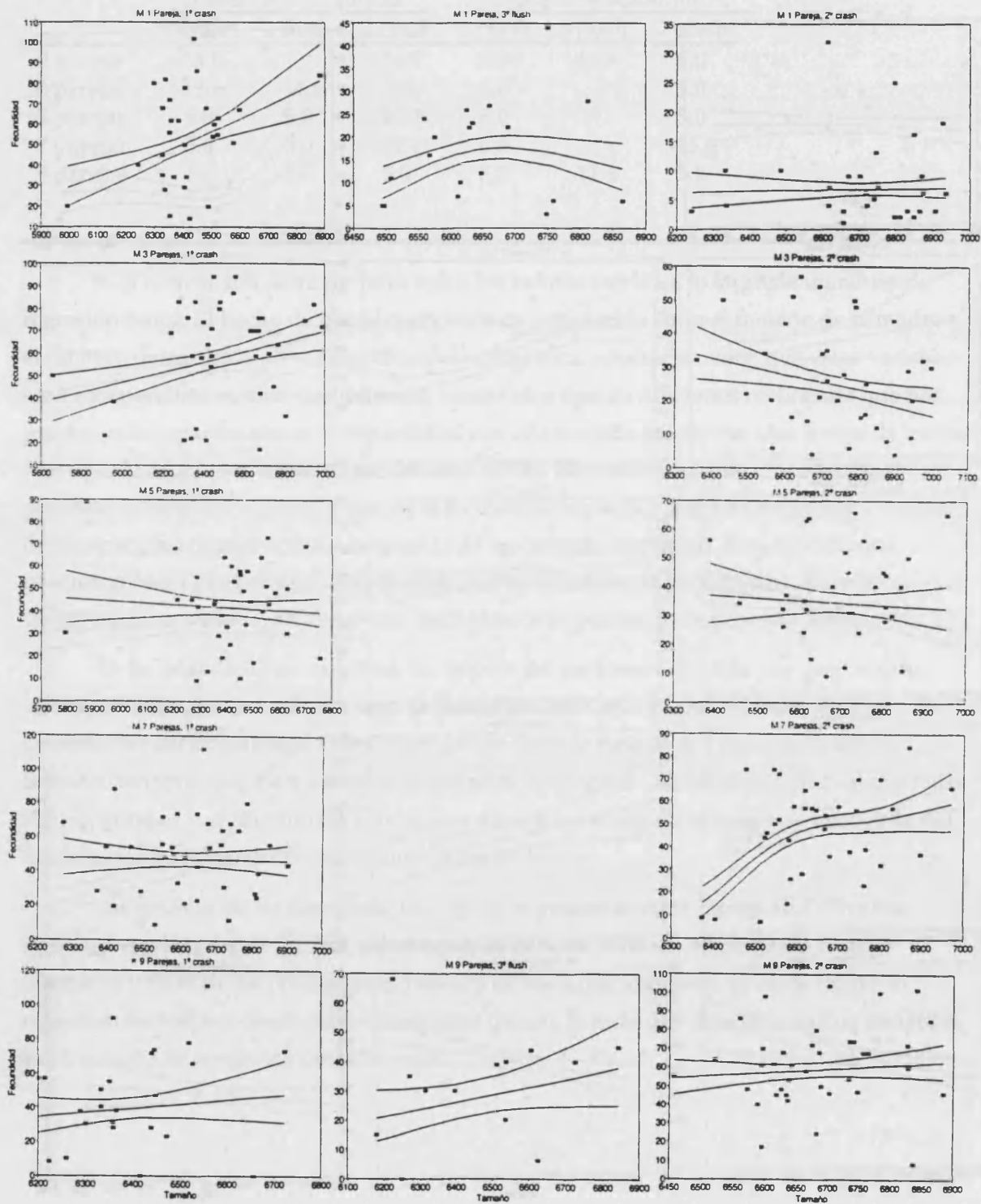
En la Tabla III.12 se muestran los valores del parámetro  $\lambda$  con que ha sido calculada cada una de las funciones. Ya hemos indicado que cuando el valor de  $\lambda$  es pequeño la función calculada será muy similar a la que pasaría por todos los puntos. Schluter propone que, para tamaños muestrales inferiores a 100,  $\lambda$  tome valores entre -13 y 5, aunque si el mínimo GVC no aparece entre estos valores el rango de búsqueda del  $\lambda$  puede aumentar en cualquiera de los extremos.

Las gráficas de las funciones calculadas se presentan en la Figura III.8. En ellas aparecen en el eje de abscisas los valores para la variable Tamaño General del Cuerpo (Tamaño) y en el eje de ordenadas el número de hijos (Fecundidad). En cada figura se muestran los valores observados (cuadrados llenos), la recta que relaciona ambas variables, y el intervalo de confianza de dicha recta.

**Figura III.8.** Se representan las funciones que relacionan la variable Tamaño del Cuerpo con el número de hijos. En cada cuadro viene referido el origen poblacional BC (Bryce Canyon) y M (Michoacán), el tamaño del cuello de botella y la fase del ciclo.



**Figura III.8. Continuación** Se representan las funciones que relacionan la variable Tamaño del Cuerpo con el número de hijos. En cada cuadro viene referido el origen poblacional BC (Bryce Canyon) y M (Michoacán), el tamaño del cuello de botella y la fase del ciclo.



No observamos ninguna tendencia clara que nos haga pensar que se está produciendo una selección direccional hacia el aumento de tamaño. Aunque algunas de las pendientes son positivas, lo que nos indicaría que existe una tendencia a que los individuos más grandes sean también los que más hijos tienen, lo más destacable es que las hembras que ocupan posiciones intermedias en el rango de la variable tamaño tienen hijos cuyos valores ocupan la mayor parte del rango de la variable fecundidad. Este ha sido el motivo de que las correlaciones lineales entre el tamaño de una hembra y el número de sus hijos no hayan sido significativas. No obstante, la fecundidad que estamos viendo es una aproximación pues no hemos contado todos los individuos que una hembra es capaz de procrear a lo largo de su vida fértil, sino solo los resultan de aproximadamente 22 horas seis días después de su nacimiento (§ II. 4).

### **III.7. DE LAS MATRICES GENÉTICAS**

Hemos calculado tanto las matrices de correlación genética como las de varianzas-covarianzas genético aditivas. Las primeras nos permitirán contrastar el cambio morfológico y las segundas la evolución de las poblaciones.

#### **III.7.1. Evolución morfológica**

Utilizando las nueve variables métricas originales, se calcularon las matrices de correlaciones genéticas por sexos separados y para cada una de las cinco veces que se había medido cada una de las poblaciones. Los resultados para los machos se muestran en el Anexo 6. En general, se observa un nivel de correlación muy bajo. En 25 de las 54 matrices calculadas no aparece ningún coeficiente significativo, mientras que en 24 de los 29 casos restantes la cantidad de coeficientes significativos en cada matriz es inferior al 10%. Hay que tener en cuenta que, independientemente de que el nivel de correlación general sea menor que el observado cuando las matrices son fenotípicas, la falta de significación también se debe a que, en este caso, el número de datos sobre los que se ha calculado la correlación es 1/3 del anterior (recordar que cuando se buscan relaciones fenotípicas ambas generaciones entran como pertenecientes a la misma población, mientras que cuando las relaciones son genéticas es el valor de los padres el que se relaciona con el de la media de los hijos).

Las matrices de correlaciones genéticas no son verdaderas matrices de correlación en sentido estadístico (diagonal de unos y el resto de la matriz con valores comprendidos entre -1 y 1). Además, cuando realizamos el cálculo, las matrices resultantes no son simétricas por lo que tenemos dos estimas de la correlación genética entre cada par de caracteres (Falconer, 1989). Para la simetrización utilizamos el valor medio de cada par de correlaciones. Son estas matrices simétricas las que se presentan en el Anexo 6, ya que son las que tienen significado biológico.



Para estudiar el efecto de nuestro protocolo sobre la integración morfológica debemos calcular los valores propios de las matrices y con ellos calcular los índices de integración. Utilizamos, para ello, los programas de cálculo matemático NTSYS y MathCAD.

En § II.8.2 se indican los procedimientos estadísticos para el cálculo de los diferentes coeficientes de integración. Nosotros hemos utilizado dos índices de integración: el referido por Leamy y Atchley (1984), que es la desviación típica de los nueve valores propios, y el coseno del ángulo que forman el vector propio, asociado al primer valor propio, con el vector de isometría (Jolicoeur, 1963). Los resultados se muestran en la Tabla III.13.

No hemos realizado ningún test estadístico para determinar la significación de los valores calculados para ambos índices. No se conoce su función de distribución y tampoco hemos utilizado el *bootstrap*, como se menciona en la literatura (Bryant y Meffert, 1988).

El coeficiente de integración varía entre 0 y 1, indicando con 1 que todos los coeficientes de correlación son uno, es decir, hay una integración perfecta entre los caracteres. Nuestros resultados muestran que el nivel de integración es bajo, alcanzando, en general, un menor nivel de integración las poblaciones de origen Bryce Canyon. No observamos ninguna relación estable entre los valores que alcanza el coeficiente de integración y el tamaño del cuello de botella o la fase del protocolo en la que hemos medido. Tampoco podemos extraer una conclusión acerca de cómo la endogamia está influyendo sobre la cohesión entre los caracteres. Necesitamos un estudio más detallado para poder estimar si los coeficientes sobre las matrices ancestrales son los valores paramétricos de la población y para poder tener evidencia de si las diferencias que observamos son significativas estadísticamente.

El ángulo entre los vectores varía en un rango de  $0^\circ$  a  $90^\circ$ , es decir, o bien los vectores son iguales o bien son ortogonales. Cuanto más próximo esté a  $0^\circ$  significará una alta integración debida a que todos los caracteres contribuyen de forma similar a la variación. El factor de tamaño general estimado representa un crecimiento isométrico, mientras que la desviación de este vector refleja una variación en la forma. La isometría en las poblaciones derivadas en ambos orígenes no está relacionada con ninguno de los factores que hemos estudiado, es decir, ni con el tamaño del cuello de botella ni con que la población provenga de un colapso o se encuentre al final de una fase de expansión. Cuando nos detenemos en las dos poblaciones control, ancestrales y endogámicas, lo único destacable es que las de origen Michoacán todos los caracteres contribuyen de una forma similar a la variabilidad, mientras que para las de origen Bryce Canyon el ángulo calculado representa un cambio más en la forma que en el tamaño.

**Tabla III.13.** Índices de integración sobre las matrices de correlación genética, calculadas utilizando los machos. A) muestra la desviación típica de los valores propios de las matrices; B) muestra el arcocoseno (expresado en grados) del ángulo que forman el vector propio asociado al primer valor propio y el vector de isometría

**A)**

*machos origen Bryce Canyon*

	1 Pareja	3 Parejas	5 Parejas	7 Parejas	9 Parejas
1 flush	0.247	0.196	0.372	0.282	0.193
2 flush	0.061	0.160	0.097	0.140	0.102
1 crash	0.108	0.120	0.109	0.135	0.085
3 flush	0.116	0.161	0.091	0.195	0.106
2 crash	0.173	0.107	0.152	0.218	0.155
Ancestrales	0.280				
Endogámicas	0.113				

*machos origen Michoacán*

	1 Pareja	3 Parejas	5 Parejas	7 Parejas	9 Parejas
1 flush	0.098	0.230	0.423	0.076	0.162
2 flush	0.224	0.265	0.208	0.242	0.225
1 crash	0.246	0.125	0.148	0.163	0.160
3 flush	0.247	0.206	0.280	0.158	0.188
2 crash	0.168	0.112	0.109	0.150	0.105
Ancestrales	0.111				
Endogámicas	0.179				

**B)**

*machos origen Bryce Canyon*

	1 Pareja	3 Parejas	5 Parejas	7 Parejas	9 Parejas
1 flush	85.73	88.30	9.09	15.46	36.26
2 flush	46.26	39.47	21.60	52.69	65.24
1 crash	27.78	56.67	47.72	35.93	86.49
3 flush	60.33	49.26	43.35	57.30	35.58
2 crash	68.93	67.86	19.59	83.06	36.84
Ancestrales	83.16				
Endogámicas	69.78				

*machos origen Michoacán*

	1 Pareja	3 Parejas	5 Parejas	7 Parejas	9 Parejas
1 flush	50.05	17.99	82.26	42.79	20.51
2 flush	24.63	78.99	70.94	75.44	9.11
1 crash	82.27	73.46	78.22	76.17	27.33
3 flush	76.60	81.00	89.34	49.90	22.57
2 crash	28.87	55.26	70.30	80.71	65.52
Ancestrales	38.90				
Endogámicas	23.72				

### III.7.2. Contrastando la igualdad de las matrices

Las matrices de correlación genética entre las variables tamaño del cuerpo y número de quetas se muestran en el Anexo 7. Estas matrices se transformaron en matrices de varianzas-covarianzas multiplicando cada uno de los coeficientes por las desviaciones típicas correspondientes. No mostramos las matrices de varianzas-covarianzas ya que éstas se pueden calcular a partir de datos ya presentados. La varianza de las distintas poblaciones vienen recogidas en el Anexo 5, para la variable tamaño del cuerpo, y en el Anexo 1, para el número de quetas. Las desviaciones típicas relacionadas con la variable tamaño del cuerpo fueron divididas por cien para incluir las varianzas y covarianzas de ambas variables en el mismo rango. Posteriormente al cálculo de la matriz de varianzas-covarianzas genético aditivas simetrizamos las matrices por el procedimiento indicado en el apartado anterior.

Uno de los últimos objetivos del trabajo era comprobar la hipótesis de que las matrices de varianzas-covarianzas pueden ser alteradas por nuestro experimento.

Para contrastar la igualdad de las matrices de varianzas-covarianzas partimos de las matrices de correlaciones genéticas entre la variable tamaño del cuerpo y la variable número de quetas. Además hemos utilizado los datos de un sólo sexo, los machos. A partir de los datos que se muestran en el Anexo 6, se pueden calcular las matrices de varianzas-covarianzas multiplicando por el producto de las desviaciones típicas correspondientes (las varianzas vienen referidas en el Anexo 5, las de la variable tamaño del cuerpo, y en el Anexo 1, las de la variable número de quetas).

Utilizando la generalización del test de Bartlett se calculó el estadístico  $MC^{-1}$ . En la Tabla III.14 se muestran los valores de los determinantes de las matrices de varianzas-covarianzas para cada población en las cuatro últimas fases de medición (las quetas es un dato ausente en la primera fase) y el valor del estadístico  $MC^{-1}$  de cada población. Dado que  $MC^{-1}$  está basado en el logaritmo natural del determinante de la matriz, en el caso de que éste sea negativo la matriz correspondiente no entra en el cálculo de la distancia. Por otro lado, ya indicamos que, en esta ocasión, el determinante se interpreta como varianza generalizada, por lo que carece de sentido cuando es menor que cero.

**Tabla III.14.** Se recogen los determinantes de las matrices de varianzas-covarianzas en los machos, entre la variable tamaño del cuerpo y número de quetas, en las últimas cuatro fases de medición y el valor del estadístico  $MC^{-1}$  de cada población

	1 Pareja	3 Parejas	5 Parejas	7 Parejas	9 Parejas	Ancestrales
<i>origen BC</i>						0.3266
2 flush	2.4344	0.0720	0.1774	0.1228	0.0868	
1 crash	0.1762	0.0292	-0.0483	-0.2575	0.1088	
3 flush	-0.1214	-0.2540	-0.0361	-0.0622	0.0017	
2 crash	0.0430	-0.0050	0.2095	-0.0390	-0.0813	
$MC^{-1}$	-23.56	376.59	86.12	–	43.17	
<i>origen M</i>						-0.2336
2 flush	0.3653	0.2632	-0.4619	0.4526	0.0069	
1 crash	-0.3388	0.1221	-0.1698	-0.2914	0.2462	
3 flush	0.0540	-0.1940	0.5563	0.0626	-0.0160	
2 crash	0.1423	-1.9275	-0.0733	0.1117	0.0648	
$MC^{-1}$	-369.49	267.66	–	193.81	139.33	

El estadístico  $MC^{-1}$  se contrasta con una  $\chi^2$ . En todos los casos el valor de  $MC^{-1}$  es superior a la  $\chi^2$  correspondiente, mostrándose las diferencias significativas al nivel del 0.001. Por tanto hay evidencias de que no se conservan constantes las matrices de varianzas-covarianzas entre los caracteres.

### III.8. DESCRIPCIÓN DE FENOTIPOS EXTRAÑOS

Antes de finalizar la exposición de nuestros resultados señalaremos algunos hechos que han tenido reflejo en ellos. A lo largo del experimento aparecieron individuos que eran portadores de mutaciones; algunas de ellas pudimos apreciarlas ya que afectaban a nuestros caracteres, llegando, en algunos casos, a mostrar una influencia clara sobre la media. Esto es así ya que estos individuos mutantes no eran separados del resto y fueron medidos en la proporción que por azar eran incluidos para formar las familias.

Describiremos algunos de los fenotipos más sobresalientes, indicando en qué fase fueron encontrados por primera vez. En algunos casos hay evidencia de su presencia incluso en las gráficas que representan las medias y las varianzas asociadas, como se indicará.

Aunque no hemos hecho pruebas de alelismo para comprobar tanto si estos fenotipos son debidos a una mutación en un gen mayor, y en ese caso, si son mutaciones identificadas y localizadas anteriormente, referiré los fenotipos como similares a los producidos por algunas mutaciones ya descritas (Anderson y Normal, 1977).

Cuando medimos en el *flush* tercero las poblaciones de origen Bryce Canyon con tamaño de cuello de nueve parejas, se observó una mutación que afectaba a la forma y tamaño de los ojos, dando como resultado una disminución del tamaño de la cabeza; ésta

parecía más chata y pequeña que el fenotipo normal. Los ojos poseían forma arriñonada semejante al fenotipo que produce la mutación *compressed* (co, I-105.7), mostrando, variación continua en la severidad de la expresión; además les faltaban los ocelos en una franja estrecha que cruzaba el ojo de izquierda a derecha y de arriba hacia abajo. La presencia de estos individuos mutantes produjo una disminución de la media, incluso apreciable en las gráficas, en las que se presentan los caracteres tamaño de la cabeza y distancia entre los ojos. Esta disminución fue más acusada en la fase 3 *flush*, recuperando el tamaño en el 2 *crash*, aunque sin llegar a los valores alcanzados en las tres fases anteriores.

Aunque se intentó determinar el tipo de herencia, no pudimos llegar a ninguna conclusión, ya que en cruces sucesivos de hermano por hermana, portadores de la mutación, durante algunas generaciones siempre segregaban individuos de fenotipo normal que no se ajustaban a ninguna de las proporciones calculadas para cada posible tipo de relación entre genes. Este resultado se debe posiblemente a que la mutación es letal en homocigosis. Como ya se ha indicado, el carácter tenía una amplia variabilidad en su expresión, de forma que los individuos hermanos podían tener los ojos muy reducidos hasta casi un fenotipo normal. Dado que este tipo de estudios no se incluía entre nuestros objetivos abandonamos el intento de conocer la genética del carácter. De hecho, algunas generaciones después de que el protocolo de *flush-crash* dejara de practicarse, cuando las poblaciones eran mantenidas de la forma habitual por cambio seriado, en una revisión sobre las cepas ya no encontramos individuos con esta mutación.

Mucho más evidente a nivel de nuestros resultados fue la aparición detectada durante el tercer *flush*, en las poblaciones de tamaño de cuello de botella de tres parejas, de una mutación que afectaba al número de quetas abdominales, al igual que al bandeo del abdomen. El fenotipo mutante carecía de un número considerable de quetas en el abdomen, llegando en el caso extremo a faltarle por completo las quetas, siendo sustituidas por una mancha negra, de igual tamaño al que el conjunto de las quetas debían ocupar, y situada en el lugar que ellas debían ocupar. Estos hechos se reflejan en la disminución de la media mostrada en la gráfica, así como el aumento en la varianza fenotípica (Figura III.1). Como he dicho, estas alteraciones en el número de quetas estaban acompañadas por un bandeo en el abdomen defectuoso ya que faltaban algunos segmentos abdominales, e incluso porciones de segmentos. En este caso tampoco se pudo determinar un fenotipo concreto, ya que fueron muchas las versiones del bandeo defectuoso observadas. Tampoco aquí se realizó un estudio de la genética que regía el carácter.

Aún aparecieron dos mutaciones más, aunque sin efecto sobre nuestras muestras. En la población de origen Bryce Canyon de tamaño de cuello de siete parejas se presentaban, de forma poco habitual, individuos portadores de una mutación cuyo efecto era que la vena V del ala estaba interrumpida poco antes de llegar a su cruce con el extremo del ala; el fenotipo era semejante al de *crossveinless* (III-68.0). La última mutación que describiremos se localizó en la población ancestral de origen Michoacán; afectaba al fémur y básicamente consistía en

una hendidura que en la zona media del fémur lo separaba en dos mitades, haciéndolo un poco más corto. Su baja frecuencia hizo que su presencia no se refleje en nuestros resultados.



#### IV. DISCUSIÓN

---

*Del método.* El estudio de los caracteres morfométricos y su análisis estadístico es un método para discriminar entre especies y poblaciones más potente que el basado en las diferencias en las frecuencias génicas (Lewontin, 1984). Además de esta importante puntualización acerca de las ventajas de nuestra aproximación en los estudios evolutivos, el estudio de los polimorfismos enzimáticos es ineficaz para la determinación de cuellos de botella pasados, ya que sólo reflejan una pérdida de heterocigosidad cuando la disminución del tamaño poblacional se ha mantenido durante largos periodos. En este sentido es un mejor indicador de un cuello de botella la diversidad alélica ( McCommas y Bryant, 1990; Leberg, 1992). Aún así, la determinación de la diversidad alélica origina un grave problema metodológico, y es que el número de individuos a analizar está en relación inversa a la frecuencia en la que se encuentra el alelo. Por otro lado, se ha descrito que los niveles de variación que describe el análisis de enzimas difiere considerablemente de la variación de los caracteres morfométricos. Así, cuando los individuos son homocigóticos para las combinaciones alélicas poseen una mayor varianza para sus caracteres morfométricos que cuando son heterocigóticos (Eanes, 1978, Giles, 1984, Rogers, 1986) por lo que ambos tipos de estudio no pueden considerarse complementarios. Por todos estos motivos, consideramos que nuestra aproximación genético-cuantitativa ha sido la más adecuada para el contraste del efecto del protocolo de *flush-crash*.

La variación dentro de una población se distribuye a lo largo de cierta dimensión, cuyos ejes y valores a lo largo de los ejes pueden ser determinados mediante un análisis de componentes principales. Si cuando realizamos un análisis de componentes principales los valores del vector propio asociado al primer componente principal son positivos y similares en magnitud, este vector propio se puede usar para describir la variación en el tamaño (Reyment *et al.*, 1984, pp. 21-23). Mediante la aplicación de estos principios obtuvimos la variable tamaño del cuerpo. Al elegir una transformación basada en la combinación lineal de las variables originales, y ser esta combinación la que maximiza la varianza de los resultados (estamos hablando, por definición, del primer componente principal), pudimos tener la certeza de que en la transformación aplicada no perdíamos información y podíamos trabajar obteniendo resultados similares a los que nos ofrecían las nueve variables métricas por separado. De hecho, algunos de los análisis se han realizado con ambos tipos de variables, las originales y la nueva, obteniendo similares resultados, lo que nos indica la bondad de la transformación.



No obstante, aunque está muy extendida la idea de que el primer componente principal posee una propiedad de *tamaño*, no todos los autores ven esa relación tan obvia. Así, Reymont *et al.* (1984, pag. 88) resaltan el hecho de que no existe una razón *a priori* que fundamente este atributo, sino que más bien, es una conclusión basada en la experiencia y en los resultados de muchos estudios morfométricos.

*De los resultados.* Las medias de los caracteres fenotípicos a lo largo del protocolo, que se recogen en el Anexo 1 y ejemplifican en las Figuras III.1 y III.2, muestran que las poblaciones de ambos orígenes han seguido, en su conjunto, una dinámica diferente. En general, destaca la tendencia que las poblaciones de origen Michoacán tienen hacia la recuperación del tamaño, respecto de la población ancestral, mientras que en las poblaciones de Bryce Canyon no se ha producido una reducción inicial, por lo que éste fluctúa. Este comportamiento es aún más evidente cuando se descarta la primera fase de medición (1 *flush*). Pensamos que en la primera fase, el pequeño valor que toma la media, acompañada de una gran varianza, lo que se observa en las cinco poblaciones de ambos orígenes y en todos los caracteres, es debido a que en esta primera fase los individuos padres provenían directamente del cultivo en botella donde se realizaba el protocolo, lo que determina el menor tamaño de los individuos junto con una mayor dispersión de los datos sobre el valor medio debido a factores ambientales.

Cuando centramos nuestra atención en la variable tamaño del cuerpo, que nos resume la información que nos estaban ofreciendo las nueve variables métricas de una forma dispersa, observamos una diferencia clara en la forma de evolución de la media de cada origen (Figura III.7). Para las poblaciones de ambos orígenes, los tamaños máximo y mínimo que pueden alcanzar los individuos es el mismo; la diferencia entre ellos es que, mientras que en las poblaciones de Bryce Canyon en cualquier fase del protocolo hemos tenido individuos grandes y pequeños (de ahí el zigzagueo que se observa en la gráfica que recoge su evolución) en las poblaciones de origen Michoacán los tamaños grandes se han desarrollado conforme ha transcurrido el protocolo, con lo que las dinámicas de las cinco poblaciones de los diferentes tamaños de cuello de botella transcurren paralelas a lo largo del experimento y con una tendencia ascendente. En esta figura se representan los valores medios de los machos padres; este comportamiento también se observa en las hembras, de forma que las dinámicas en ambos sexos podrían superponerse, y es bastante aproximado en la descendencia, si exceptuamos los de la primera fase de medición. Para este carácter también se cumple la observación de que las poblaciones endogámicas son de tamaño mayor que las ancestrales, y que el aumento del tamaño de las poblaciones de origen Michoacán se produce hacia una recuperación, respecto a las ancestrales, y no un avance respecto de ellas.

Evidentemente, al ser la variable tamaño del cuerpo un resumen de las nueve variables métricas originales, el comportamiento de éstas tiene una interpretación similar; no obstante, hay que destacar el carácter longitud del fémur en las poblaciones Bryce Canyon, ya que sigue un patrón parecido al de los caracteres medidos en las poblaciones del otro origen.

Además de la evidencia gráfica, hemos tenido evidencia del cambio en la media en todas las poblaciones, ya que en la mayor parte de los casos los análisis de la varianza han presentado diferencias significativas. Este resultado se extiende tanto a las cinco veces que una población ha sido medida, como al análisis entre las poblaciones de diferente tamaño de cuello de botella en un momento del protocolo. También dentro de una misma población, a las fases en donde la población se recupera del colapso poblacional, y del cuello de botella, y el final de la fase de expansión. Además, lo podemos detectar con cada una de las variables individuales o con la combinación lineal de ellas.

Todos estos hechos pueden ser el resultados de la interacción de varios factores. Los principales son: la diferencia en la arquitectura genética con la que se iniciaron las poblaciones ancestrales, y la fase de competencia larvaria que se produce durante el *crash*. Intentaremos exponer cada uno de ellos y su efecto.

Si el tamaño del cuerpo es un carácter determinado por genes cuyas relaciones son no aditivas, hacia lo que apuntan los resultados ya vistos, una diferencia muy importante entre las poblaciones de ambos orígenes es su arquitectura genética. Las poblaciones Bryce Canyon fueron iniciadas a partir de una población base monomórfica para los polimorfismos en las inversiones del cromosoma tercero, mientras que las Michoacán eran altamente polimórficas (en este razonamiento asumimos que la mayor parte de los determinantes genéticos que afectan a nuestros caracteres se sitúan en este cromosoma, aunque no tenemos ninguna prueba). La capacidad de recombinación que posee una población cuando todos sus individuos tienen en homocigosis cualquier inversión en el cromosoma tercero, hace que o bien no se lleguen a formar bloques de genes coadaptados, o se pierdan las posibles asociaciones no aditivas desarrolladas por una ventaja selectiva del conjunto. Podríamos pensar que la población que puede recombinar libremente (la de origen Bryce Canyon) pierde continuamente la oportunidad de un aumento en el tamaño determinado por posibles asociaciones entre genes que se deshacen en cada meiosis.

Estamos considerando que el aumento de tamaño tiene alguna ventaja selectiva. Esto es así porque nos falta tener en cuenta un factor implícito en nuestro protocolo, y cuyos efectos aún no hemos considerado. Se trata de la fase de competencia larvaria que se desarrolla durante el *crash* poblacional. En situaciones de alta densidad poblacional durante la fase larvaria, los individuos que se desarrollan antes encontrarán más nutrientes en el medio y menos metabolitos de desecho que los individuos con desarrollo más tardío (Botella *et al.*, 1985). Las larvas aventajadas en el desarrollo alcanzarán una fase de tercer estadio con un tamaño de su cuerpo mayor, dando, por ello, lugar a individuos adultos que serán, en su conjunto, mayores. Todo esto es debido a que las que primero se desarrollan encuentran el medio en condiciones óptimas, por lo que utilizan la mayor parte de la energía en formar masa corporal, y por lo tanto se hacen grandes; no les sucede lo mismo a las que se desarrollan más tarde, ya que mucha de la energía que obtienen la gastan en desintoxicarse. De hecho, las larvas, aunque no alcancen un tamaño normal para el tercer estadio, pupan igualmente, por lo que dan lugar a individuos pequeños (Moya y Ménsua, 1983). De entre todos los individuos posibles que entran en competencia, los que genéticamente estén más capacitados para desarrollar una estrategia de supervivencia en condiciones de alta competencia, se verán favorecidos.

Ya hemos señalado que el poseer un tamaño grande es ventajoso en la fase de competencia, y es de hecho lo que observamos. Si se produce algún tipo de selección direccional, ésta hará que aumente la frecuencia de los alelos que contribuyen al fenotipo ventajoso. No obstante, en las representaciones que hemos realizado de la variable tamaño frente a la fecundidad no observamos una evidencia de selección direccional hacia este aumento. Hay que tener en cuenta que los individuos a ser medidos eran separados del protocolo una generación después del *crash* o al final de la fase de *flush*. En todo caso, y contabilizando las dos generaciones que pasaban para homogeneizar el cultivo en tubo, no se hacía la determinación de la fecundidad antes de cuatro generaciones después de haberse producido la fase en la que ha actuado la selección, si estamos después del *crash* y nueve si vamos a finalizar el *flush*. Por otro lado, la fecundidad que se representa no corresponde a la verdadera fecundidad de una hembra, medida como el total de la descendencia que tiene a lo largo de su vida, ya que, como se indica en § II.4 sólo representa una fracción de la vida reproductora de una hembra. Además, en la Tabla III.12 se indican los valores de lambda utilizados en el cálculo de las representaciones. En muchos casos éste parámetro toma los valores máximos, indicando que la función calculada acopla a los datos lo mínimo que el procedimiento de cálculo permite. Aún así, este procedimiento nos ha sido útil ya que nuestro propósito era intentar explicar la falta de correlación significativa entre el tamaño de una hembra y el número de su descendencia, ya que nuestros resultados contradecían lo esperado según lo propuesto por Prout y McChesney (1985). En una observación general lo más destacable es que el número de hijos que puede tener una hembra es un carácter cuya relación con el tamaño del cuerpo es dispersa, es decir, en un rango de tamaño pequeño se pueden dar valores muy diferentes de fertilidad.

Aunque no hemos evaluado la intensidad de la selección que se produce, los resultados referentes a las poblaciones Michoacán dan idea de que alelos de genes relacionados con tamaño corporal grande están aumentando su frecuencia. Si la hipótesis de que se produce una selección direccional en la fase de *crash* para el aumento del tamaño es cierta, hay otra posible causa además de la ya citada, respecto a la que los individuos mayores responden mejor, esto es, los alelos responsables del fenotipo en cuestión pueden ser arrastrados neutralmente por otros, de los cuales no conocemos su ventaja selectiva. Si esta última hipótesis fuera verdadera, la ausencia de recombinación en las poblaciones Michoacán, por los polimorfismos en las ordenaciones de su tercer cromosoma, haría que las posibles asociaciones entre genes determinantes de tamaño grande o entre otros genes seleccionados fueran mantenidas a lo largo de todo el experimento, con el resultado evidente del aumento de su frecuencia.

Esta hipótesis debería contrastarse. Si decimos que es un efecto del polimorfismo, dentro de las mismas poblaciones Michoacán deberíamos ver diferencias entre las de tamaño de cuello de botella grande y las de tamaño pequeño, ya que el nivel de polimorfismo entre ellas debe ser diferente. Aunque en un principio las poblaciones de origen Michoacán fueran muy polimórficas, las derivadas de tamaño de cuello de una pareja, después de la primera fundación tienen reducido el polimorfismo, como mucho, a cuatro cromosomas diferentes (2 cromosomas terceros por individuo que pueden portar una ordenación diferente). En todo caso, tanto en las poblaciones de tamaño de cuello de botella grande, como en las de tamaño de cuello pequeño, después de tantas fundaciones, la probabilidad de que sigan siendo polimórficas debe ser baja, aunque este extremo no ha sido comprobado directamente.

Resumiendo, parece que las poblaciones Bryce Canyon tienen su potencial, respecto al tamaño, desplegado desde el principio, mientras que en las de origen Michoacán es un carácter que se potencia con el protocolo, aunque las causas de estas diferencias no pueden ser establecidas con certeza.

De lo expuesto hasta aquí podemos pensar que la hipótesis de un arrastre o *hitchhiking* (Maynard Smith y Haigh, 1974) es cierta, aunque más bien relacionado con la tolerancia a la endogamia que con genes conferidores de alguna ventaja selectiva durante la fase de *crash*.

No obstante, queda pendiente el hecho de que, cuando empezamos a medir las poblaciones, las de origen Michoacán eran de menor tamaño que las ancestrales, de las cuales procedían. Las poblaciones de *flush-crash*, han sufrido, a lo largo de su historia, el efecto de la deriva que puede haber conducido a fijaciones de genes con efectos sobre el fenotipo como el que estamos considerando. En todo caso es difícil pensar en fenómenos de este tipo que afecten a las poblaciones de los diferentes tamaños de cuello de botella al unísono. Queda por resolver de una forma plausible la causa de este resultado.

En la Tabla III.10 se muestran la media de descendientes por población; sólo en las poblaciones de tamaño de cuello de botella de una pareja, y para ambos orígenes, se observa una disminución en el número de hijos a lo largo del protocolo. Esto se podría interpretar como un signo de depresión endogámica. En las poblaciones endogámicas no observamos este indicio. Está ya bien establecido (Falconer, 1989) que la endogamia gradual, o la reducción del tamaño de la población, no tiene, en general, un efecto permanente de depresión endogámica, ya que la selección tiende a purgar a la población de alelos raros recesivos y deletéreos en homocigosis.

En las mismas figuras (Figuras III.1 y III.2) en las que se representa la evolución de las medias se recoge el comportamiento de las varianzas de los padres para los caracteres originales. También se representan las varianzas de las poblaciones ancestrales y endogámicas. Destaca el hecho de que las varianzas de la primera fase de medición son, en general, mucho más altas que las del resto. Como ya se ha comentado, los individuos utilizados como padres en esta fase provenían directamente del protocolo. Si no tenemos en cuenta este hecho, lo que se observa es una oscilación en su valor, no asociado a que la fase del protocolo sea la de expansión o colapso. Otro hecho importante es que en las poblaciones endogámicas la varianza está muy disminuida respecto a las ancestrales, tomando valores próximos a los mínimos de las poblaciones derivadas, mientras que las varianzas de las poblaciones ancestrales siempre caen dentro del rango de distribución de las varianzas de las poblaciones derivadas. Aunque los estudios de la evolución de los parámetros genéticos de las poblaciones sometidas a cuellos de botella se centran en las varianzas genéticas aditivas, y dado que el seguimiento de los parámetros genéticos a lo largo del protocolo no es completo, ya que algunas de las estimas de  $h^2$  y las  $V_A$  asociadas son cero, intentaremos ver la dinámica atendiendo a los parámetros fenotípicos. Podemos utilizar la variable tamaño general del cuerpo en los machos y contrastar algunas hipótesis.

Mediante la comparación de la varianza de las poblaciones ancestrales y endogámicas podemos contrastar la propuesta de Lande (1980b) de que la varianza disminuye después de un cuello de botella en una proporción de  $1/2N$  ( $N$  es el tamaño del cuello), de forma que si el tamaño del cuello es de una pareja, la variabilidad de la población después de un cuello de botella es el 75% de la población ancestral. Mediante la comparación de la variabilidad de las poblaciones endogámicas y las derivadas de tamaño de cuello de una pareja podemos contrastar la hipótesis de Nei *et al.* (1975) de que si después de un cuello de botella hay una expansión poblacional rápida, la pérdida de variabilidad que obtenemos es menor a la predicha. Las poblaciones endogámicas fueron iniciadas a partir de las ancestrales y obtenidas mediante 8 cuellos de botella consecutivos, sin mediar ninguna fase de expansión poblacional.

Analizaremos primero las poblaciones de origen Bryce Canyon. La población ancestral posee una varianza fenotípica para la variable tamaño del cuerpo en los machos de 76485, siendo la calculada para la hipótesis de la reducción de la variabilidad del 25% por cuello de botella de 7657. Atendiendo a los datos que se presentan en el Anexo 5, la varianza para las poblaciones endogámicas es 5742, la cuál es incluso menor que la esperada según Lande. Las poblaciones de origen Michoacán partían con una varianza en las poblaciones ancestrales de 102643; la varianza esperada aplicando la disminución que provoca los cuellos de botella es 10275. Los datos del Anexo 5 muestran que la varianza estimada es de 10292. Ambos resultados acoplan con un error mínimo. Aunque observamos los valores correspondientes a los últimos ciclos de expansión y colapso analizados, las poblaciones derivadas poseen siempre una varianza mayor que la estimada en las endogámicas, a excepción de las de tamaño de cuello de una pareja, ya que en ambos orígenes en el 2 *crash* las Bryce Canyon y en el 3 *flush* las Michoacán están por debajo. No obstante, la endogamia que correspondería al 3 *flush* y al 2 *crash* no es la calculada, ya que en estas fases se habían producido 12 y 14 cuellos de botella, respectivamente (las endogámicas corresponderían a 8 ciclos). En todo caso, la varianza en las poblaciones endogámicas está determinada por distintos factores cuyos efectos no podemos diferenciar. Por un lado estará la pérdida de alelos de baja frecuencia y el efecto de la deriva sobre alelos de frecuencias intermedias. Las frecuencias de los alelos tenderán a 1 ó 0, y conforme las frecuencias génicas se aproximan a los valores extremos, la varianza genética dentro de las líneas disminuye. Pero, por otro lado, es un hecho que las poblaciones más endogámicas son más susceptibles al aumento de la variación por efectos ambientales, lo cual contrarresta la anterior pérdida. Cuando comparamos el efecto de la endogamia sobre las variables tamaño del cuerpo y quetas, vemos que la disminución de la varianza ha sido mucho menos acusada en las quetas. También está establecido que los caracteres poco relacionados con la eficacia biológica (como es el caso de las quetas) muestran un menor efecto de la endogamia (Falconer, 1989, cap.15).

El conjunto de las heredabilidades no muestra un patrón general, ni para un aumento como consecuencia del protocolo, como predicen, a la luz de sus resultados, Bryant *et al.* (1986a), ni para una disminución. Lo que se observa es una fluctuación en los valores de este parámetro, ni siquiera asociados a la fase de colapso poblacional, o a la fase de expansión; estos hechos nos conducen a no poder discutir nuestros resultados, respecto a otros trabajos, pues sólo en algunos casos, muy pocos, podemos ver de forma completa los valores de la heredabilidad que en cada fase del protocolo posee una población. Otro aspecto es el método utilizado para calcular la covarianza entre padres e hijos; hemos utilizado la regresión de la media de los hijos (machos y hembras) sobre el valor del padre. Aunque Falconer (1989) indica que la regresión sobre los valores del progenitor medio, en general, proporciona una estima más precisa de la heredabilidad para un total dado de individuos medidos, hemos elegido la regresión de la progenie sobre el padre ya que, de todos los procedimientos probados, cuando las madres formaban parte del análisis, la significación y el sentido biológico de los resultados disminuían. Aún habiendo elegido este método, la proporción de las pendientes de regresión menores de cero fue muy alta y, dado que no tiene ningún sentido que una varianza tenga signo negativo, asimilaremos las pendientes de las regresiones negativas a heredabilidades no significativamente distintas de cero. Estos resultados están muy extendidos en la literatura (López-Fanjul y Villaverde, 1989; Shaw y Billington, 1991). Es probable que la falta de significado de nuestras heredabilidades sea un efecto del tamaño de muestra. Klein *et al.* (1973) indicaron que los estudios de este tipo deben incluir 400 familias con 4 individuos cada una para obtener una buena estima, en relación a sus errores estándar asociados, tanto de la heredabilidad como de las correlaciones genéticas. Al igual que Falconer (1989), proponen que la mejor estima de la heredabilidad, cuando el resto de los parámetros permanece fijo, es la que se determina mediante la regresión de la descendencia sobre el progenitor medio.

Otro estudio clásico es la estima que Gill y Jensen (1968) hicieron, mediante simulación, de la probabilidad de obtener estimas negativas de la heredabilidad. Aunque utilizaron una estructura de datos diferente a la nuestra (de hecho un análisis de medios hermanos y hermanos carnales), también concluyeron que cuando el valor de la heredabilidad es bajo hay que basar los estudios en tamaños muestrales aún mayores que los propuestos por Klein *et al.* (1973). A pesar de estas consideraciones pensamos que, sin un valor *a priori* de la heredabilidad y sin conocer cómo nuestro protocolo le estaba afectando, elegimos una estructura muestral adecuada y en concordancia con estudios similares al nuestro (Bryant *et al.*, 1986a, 1986b)

La dificultad de calcular las heredabilidades conllevó la imposibilidad de calcular las varianzas genéticas aditivas. Aunque lo previsto es que ésta disminuya como consecuencia de los cuellos de botella, atendiendo a nuestros resultados no parece que ésto se cumpla. No podemos hacer un seguimiento a lo largo de todas las fases, pero de las estimas puntuales no podemos concluir que se esté produciendo una disminución de la varianza aditiva conforme avanza el protocolo. Además, esta disminución está relacionada con genes de acción aditiva, y de las matrices de correlaciones genéticas que se muestran en el Anexo 6 podemos pensar que más bien tenemos otro tipo de relaciones. Goodnight (1987 y 1988) propone que si las relaciones entre los genes son epistáticas se regenerará varianza aditiva tras la conversión, mediante un cuello de botella, de varianza epistática en varianza aditiva.

Como ya hemos indicado, las correlaciones entre los caracteres pueden cambiar en función de cuánto dependan de relaciones no aditivas entre los alelos. La Tabla III.5 muestra que este patrón de asociaciones ha variado a lo largo del protocolo. Ambos índices de correlación general disminuyen como consecuencia del protocolo, mostrando un paralelismo entre los valores de estos índices en las poblaciones endogámicas y los de las últimas fases del protocolo. La disminución del nivel de correlación significa que están disminuyendo las relaciones de pleiotropía o que se están rompiendo los desequilibrios de ligamiento. Si nuestro protocolo hace cambiar la morfología de los individuos, este cambio puede reflejarse en el tipo de asociaciones que se desarrollan entre los caracteres dependiendo de la fase de medición que estemos considerando. La comparación del resultado del análisis de componentes principales entre las distintas poblaciones nos puede dar idea de la variación de las relaciones entre los caracteres. Mediante la rotación aplicada a los componentes principales evidenciamos cuales son los caracteres más fuertemente asociados, y cómo cambian estas asociaciones. En las Figuras III.3 y III.4 mostramos una recopilación de la información que nos ofrece el análisis de componentes principales sobre las poblaciones derivadas. Se observa que a lo largo del protocolo no se mantiene la variabilidad que explica cada componente, sino que ésta se va repartiendo y cada vez los componentes más posteriores explican una mayor cantidad de variación. Consecuencia de ésto es que las asociaciones entre los caracteres y los componentes después de ser rotados tampoco se mantengan. Las relaciones entre el conjunto de genes que subyacen a unas correlaciones fenotípicas determinadas cambian, haciendo que las diferentes asociaciones entre caracteres que observamos no se mantengan estables. Hay una concordancia obvia entre este resultado y el referente a la disminución de la media de los coeficientes de correlación de las matrices fenotípicas de una población a lo largo del experimento. Al disminuir las correlaciones entre los caracteres a lo largo del protocolo hace que, cuando lo que estimamos sean los componentes principales, conforme se desarrolla el protocolo, los caracteres dejen de estar asociados al primer componente, haciendo mediante su asociación a los componentes posteriores que éstos sean significativos. La descomposición de los



patrones de correlación entre los caracteres debe estar relacionada con el aumento de la endogamia, ya que concuerdan los resultados de las últimas fases de las poblaciones derivadas con los referentes a las endogámicas que se muestran en la Figura III.6. Se ha sugerido que los componentes principales que poseen varianzas menores representan patrones de desarrollo altamente canalizados y bien tamponados en contra de las influencias ambientales (Jolicoeur, 1963); la reducción de la variación no se debe a la eliminación de la segregación, sino porque el organismo es menos sensible a ésta. No obstante, pese a que el número de quetas del tercer segmento abdominal es el carácter que fundamentalmente se asocia con el último de los componentes principales significativos después de la rotación, éste no es un carácter canalizado. Lo que si podemos concluir de nuestros resultados es que el número de quetas es el carácter que menos estaría influido por el ambiente. Esto concuerda con las observaciones referentes a que su media no cambia a lo largo del protocolo como lo hace la variable tamaño del cuerpo, por lo menos en las poblaciones de origen Michoacán, y que la correlación observada con la variable número de hijos es en la mayor parte de los casos no significativa.

La determinación de las matrices de correlaciones genéticas nos permitió hacer estudios de evolución morfométrica ya que poseen la cualidad de estar libres de escala, por lo que los resultados que obtuvimos nos permitieron comparar las poblaciones derivadas entre ellas y con las endogámicas, facilitando, además, su interpretación. Hemos realizado dos tipos de aproximaciones cuya finalidad es la determinación de la morfología y su posible cambio con el protocolo; los resultados se recogen en la Tabla III.13. En la sección A) se muestran los resultados del cálculo del coeficiente de integración. Con anterioridad hemos calculado otro índice de integración también sobre las matrices de correlación, pero en este caso fenotípicas, Tabla III.5, sección B). La correlación fenotípica general disminuía claramente a lo largo del experimento, alcanzándose los niveles de menor integración en las poblaciones endogámicas. No observamos igual patrón cuando la correlación es genética. Se ha establecido en la literatura que la determinación de los parámetros fenotípicos es mejor que la determinación de los genéticos, dado el menor error que conlleva la estima de los primeros (Cheverud, 1988; Roff y Mousseau, 1987). No obstante, esta aproximación debe ir acompañada de una alta heredabilidad. En nuestro caso, no observamos el paralelismo previsto en los trabajos anteriores entre las determinaciones fenotípicas y genéticas, fundamentalmente porque la heredabilidad es baja, ya hemos comentado que en la mayoría de los casos no significativamente distinta de cero. Además, ya hemos referido el hecho de que conforme aumenta la endogamia las poblaciones son cada vez más sensibles a los factores ambientales. En todo caso, las condiciones de cultivo y manipulación han sido desarrolladas procurando minimizar la contribución de factores externos al experimento.

En la sección B) de la Tabla III.13 se muestra el ángulo formado entre cada vector propio asociado al primer valor propio de la matriz de correlaciones genéticas y el vector de

isometría. En general, si dos vectores forman un ángulo de  $90^\circ$ , representan patrones de crecimiento no relacionados, mientras que cuando son substancialmente paralelos el ángulo se aproxima a  $0^\circ$ . Por lo tanto este ángulo mide cuánto se parecen dos entes taxonómicos (Reyment *et al.*, 1984, pag. 51). En concreto en nuestra aplicación del método, si el ángulo que forman es pequeño indica que los factores genéticos que afectan a nuestros caracteres lo hacen a todos por igual, por lo que estos caracteres también contribuyen por igual a la variación que el primer componente principal explica. Al contrario, si este ángulo es grande, indica que los factores genéticos determinan en un sentido a unos caracteres y en otro sentido a otros, apuntando a que tenemos relaciones de pleiotropía pero en sentido antagónico. Nuestros resultados más bien concuerdan con la segunda situación, ya que, en ambas poblaciones, más de la mitad de los ángulos calculados superan el valor de  $45^\circ$ . Este resultado era el esperado, ya que partimos de matrices de correlaciones genéticas con coeficientes de correlación tanto positivos como negativos, no necesariamente fuera de la diagonal principal. Estos resultados enlazan con los valores de la heredabilidad, en la mayor parte de los casos no significativamente distinta de cero. Tal vez precisemos otro tipo de análisis o de metodología para el tratamiento de las matrices genéticas (Thompson y Shaw, 1990; Shaw, 1991). No obstante, el que las covarianzas entre los caracteres sean negativas puede ser debido a que el patrón de covarianzas entre caracteres sea tal que los alelos que segregan hagan aumentar a un carácter y disminuir a otro, lo que producirá covarianzas genéticas negativas entre los caracteres. De esta forma, los alelos con efectos pleiotrópicos positivos serán rápidamente fijados, mientras que los que tienen efectos negativos se perderán, manteniéndose en frecuencias intermedias los que tiene tanto efectos positivos como negativos, esto es, las que tienen un efecto pleiotrópico antagónico (Houle, 1991). Es nuestro propósito investigar otra aproximación al análisis de nuestros datos para confirmar los resultados que indican una fuerte perturbación de los parámetros genéticos. Hay que tener en cuenta que un patrón de correlaciones genéticas negativas puede ser consecuencia tanto de una pleiotropía antagónica como de un desequilibrio de ligamiento, aunque pensamos que nuestros resultados están más bien relacionados con la pleiotropía, ya que, pese a la diferencia en la arquitectura genética entre ambos orígenes poblacionales, no observamos una diferencia en su respuesta. Está establecido que la verdadera matriz de covarianzas debe ser positiva definida, es decir, con todas sus raíces o valores propios positivos, ya que son combinaciones lineales de variables que poseen varianza positiva (Hill y Thompson, 1978). Los valores propios de nuestras matrices no eran todos positivos, ya que entre 3 y 5 de las nueve raíces eran negativas. Aunque según se indica en Hill y Thompson (1978) esta situación es la más frecuente, no hemos podido determinar, mediante el estudio de la bibliografía, si el sentido biológico de los índices calculados se mantiene, aún con estos valores.

Hay que hacer una última consideración respecto al método de utilizar los vectores para hacer discriminaciones. Los ángulos entre los vectores asociados al primer componente principal están sujetos a considerable variación, siendo esta aún mayor cuando el tamaño es pequeño. Reymont *et al.* (1984, pag. 52) recomienda este método cuando el tamaño de la muestra es grande, ya que en otro caso los resultados sólo tienen un significado orientativo; aunque no concretan el tamaño necesario, asumiremos que cumplimos la condición.

No obstante, ya hemos indicado en § III.7.1 que no hemos desarrollado ningún test estadístico para evidenciar si las diferencias en los índices de integración y en el ángulo con el vector de isometría observadas entre las poblaciones derivadas, y entre ellas con las control, pueden ser significativamente distintas de las esperadas por azar.

Ya hemos considerado la importancia que para hacer estudios sobre la evolución de un *phylum* tiene asumir una constancia en las matrices de varianzas-covarianzas. Como última aproximación al efecto que el protocolo de *flush-crash* puede imprimir sobre las poblaciones a él sometidas, contrastamos la estabilidad de estas matrices. Realizamos un test de homogeneidad para las cinco matrices de varianzas-covarianzas que poseemos de una misma población. Utilizamos para este propósito la variable transformada tamaño del cuerpo calculando la matriz de varianzas-covarianzas con la variable número de quetas. Pensamos que es una aproximación correcta, pues ya hemos comprobado con los análisis anteriores que la utilización de esta variable es una buena aproximación y tiene la ventaja operativa de que nos facilita la manipulación y cálculo con las matrices. Se ha estimado si en las cinco veces que hemos medido una población dentro del protocolo del *flush-crash* hemos obtenido la misma determinación de las relaciones entre los caracteres. Como se muestra en la Tabla III.14, en ninguna de las poblaciones de los diferentes orígenes y tamaños de cuello de botella podemos constatar una homogeneidad entre las matrices a lo largo del experimento. En § I.2.1 hemos descrito las previsiones teóricas de Lande acerca de la estabilidad de los parámetros genéticos. Este autor propone que las estructuras de varianzas-covarianzas permanecerán relativamente constantes aún si se produce una selección direccional débil (Lande 1979, 1980 a y b). En el mismo apartado se recoge el planteamiento de Turelli: la constancia de las matrices se ha de decidir siempre de forma empírica, y no teóricamente ya que los patrones de variación pueden ser rotos cuando actúa una fuerte selección (Turelli, 1988, Barton y Turelli, 1989). Obviamente, de nuestra experiencia lo que deducimos es que, al menos en nuestro sistema, las relaciones entre los caracteres se corresponden más con la hipótesis de Turelli y Barton que con la estabilidad prevista por Lande.

Desde nuestro punto de vista existe una dificultad para comparar nuestros resultados, a los que hemos llegado mediante una aproximación empírica, con las hipótesis evolutivas que Lande propone. En la descripción de nuestro protocolo (§ II.2) se indican las generaciones que conlleva cada una de las fases de expansión y colapso. En total, un ciclo entero de *flush-crash* se realizaba en un periodo de medio año, alcanzándose tamaños poblacionales teóricos de  $10^6$ , según lo expuesto en la Figura II.2. Estos tamaños poblacionales y estos periodos de tiempo no se pueden comparar con los que Lande propone, ya que son muchos ordenes de magnitud mayores. Lande (1982) argumenta que la escala de tiempo necesaria para que se produzca la adaptación hacia un nuevo fenotipo, en caracteres sometidos a selección intensa, puede ser *tan corto como cientos o miles de generaciones*; también afirma que poblaciones completamente aisladas con *tamaños efectivos del orden de miles de individuos* pueden mantener suficiente variabilidad para sufrir una rápida evolución fenotípica. A nuestro parecer existe un problema semántico respecto a los términos *corto periodo de tiempo* y *tamaño poblacional reducido*, por éste motivo no podemos llegar a concluir si existen diferencias entre nuestros resultados y los que hipotiza Lande, ya que pensamos que no estamos hablando en los mismos términos.

En § I.5 hemos visto como los modelos de especiación por efecto fundador han sido propuestos para explicar el registro fósil. Según la teoría de Lande, que hemos explicado en el párrafo anterior, la selección natural puede actuar sobre caracteres cuantitativos, los cuales poseen una tasa de mutación elevada y producir el cambio rápido en la forma si esta selección es intensa y se produce en poblaciones aisladas. Esto soluciona, tanto temporal como espacialmente, el problema planteado por la falta de continuidad del registro fósil.

Un planteamiento muy similar es el que propone Carson, recogido a lo largo de toda su producción, respecto al efecto, a escala evolutiva, que tienen la formación de especies promovida por el efecto fundador. Ambos afirman que proponen una teoría que se enmarca dentro del Neodarwinismo, ya que es la selección natural la que impulsa el cambio, y que establecen un mecanismo microevolutivo que explica la repentina aparición de las nuevas especies, junto a los largos periodos de estabilidad que muestra el registro fósil sin necesitar la teoría de *quantum* propuesta por Simpson (1944, 1953), y los equilibrios puntuados de Gould y Eldredge (1977) (Lande también afirma que no son necesarias las revoluciones genéticas de Mayr (1954)). Aunque, hasta donde conocemos, ninguno de ellos apoya la teoría del otro, creemos que están diciendo las mismas cosas, utilizando argumentos muy similares. No obstante, Lande y sus propuestas suscitan una gran aceptación en la comunidad científica, no así las proposiciones de Carson.

Nuestros resultados, en general, no son congruentes con los obtenidos por Bryant y col.. En cada uno de los aspectos comunes entre nuestro trabajo y los que él trata a lo largo de su bibliografía, nuestros resultados no son semejantes a los que él obtiene. Independientemente del organismo de trabajo, que es diferente, lo primero a destacar es su protocolo. Aunque sus resultados los extrapola a la contrastación de la teoría de especiación por efecto fundador, centrándose sobre todo en la propuesta por Carson (1968, 1975, 1982), comete varios errores que hacen que lo que está contrastando esté muy lejano a la teoría de Carson. En su protocolo no hay una fase de colapso o *crash* poblacional. En los primeros trabajos hay un único cuello de botella seguido de una fase de expansión; cuando realiza varios ciclos funda las poblaciones del ciclo siguiente tomando directamente de la población anterior, que se está expandiendo, el número de parejas correspondiente según el tamaño del cuello de botella. El hecho de separarlas de la población precedente lo considera una fundación, sin mediar ningún suceso de competencia. A nuestro juicio, la fase de *crash* es una condición necesaria en el modelo que Carson propone. La posibilidad de que la nueva población fundada se diferencie de la ancestral depende de que las nuevas combinaciones formadas durante la fase de expansión con condiciones de selección relajadas sean probadas en un ambiente extraño, en el de que se produzca una fuerte competencia, y es luego el efecto de la deriva el que actuará al migrar sólo un pequeño número de individuos, pero primero ha debido haber una purga de los genotipos en condiciones de competencia. Por lo tanto, la probabilidad de que migre un individuo de constitución genética diferente a la población ancestral en el protocolo de Bryant se resume en un proceso estocástico (sólo efecto de la deriva), impidiendo que actúe la otra fuerza que las teorías de especiación prevén, la selección durante la fase de competencia.

Otra cuestión muy importante en el protocolo que Bryant practica es que desdobra el número de poblaciones de un mismo tamaño de cuello de botella en cuatro líneas que mantiene por separado. Es decir, posee tres tamaños de cuello de botella, pero en realidad mantiene doce poblaciones independientes. Evidentemente la réplica de las poblaciones no contraviene el propósito del experimento, de hecho, en nuestro laboratorio hemos llegado a tener hasta seis poblaciones de un mismo tamaño de cuello de botella. Lo que realmente no se corresponde con la teoría del *founder-flush* que él afirma que contrasta, es que cuando mide los individuos lo hace de todas las poblaciones que posee, juntando individuos que hace generaciones han permanecido en compartimentos estancos, ya que no hay flujo genético entre las poblaciones. En otras palabras, lo que detecta en sus resultados es el efecto de la subdivisión de una población ancestral en otras más pequeñas, en donde se desarrollan fenómenos relacionados con la deriva genética por los cuales la variación que poseía la población ancestral es distribuida entre las poblaciones derivadas, observando un aumento de la varianza aditiva relacionada con alelos raros presentes en la población ancestral y que han aumentado su frecuencia por la deriva que provocan los cuellos de botella (según lo descrito en § I.4.1). De esta forma, cuando analiza las poblaciones, después de haberlas tenido separadas, encuentra un aumento de la varianza genética aditiva

respecto a la población ancestral. Esta forma de actuar le es útil, ya que puede determinar si el aumento de la varianza que encuentra es solamente debido a la deriva. En su trabajo de 1986b Bryant reordena la ecuación que propone Lande (1977b). Se trata de un cociente de varianzas, la varianza entre líneas de un mismo tamaño de cuello de botella y la varianza aditiva para este carácter en la población base. Como hemos dicho, es útil, ya que le permite constatar que la diferenciación entre las varianzas que observa no es sólo un efecto de la deriva, como los detractores de los modelos de especiación por efecto fundador ven en la deriva la única causa de la diferenciación en las poblaciones. En todo caso, el hecho de que pueda aplicar este cociente de varianzas, es decir, que posea una estima de la varianza entre líneas replicadas, no hace más que constatar que el protocolo experimental que practica es erróneo para su objetivo. No creemos que sea ésta la situación que propone Carson, ni ninguno de los que teorizan acerca de la especiación por efecto fundador.

Como reflexión general pensamos que Bryant y col. contrastan el efecto de los cuellos de botella sobre los parámetros genéticos. El problema viene cuando quieren extrapolar sus resultados para contrastar empíricamente las teorías del efecto fundador. La especiación por efecto fundador precisa *algo más* que cuellos de botella para ser contrastada. Sobre todo se echa a faltar en el modelo que Bryant propone, la fase de *crash* poblacional y un seguimiento en el tiempo de la evolución de las poblaciones sometidas a expansiones y colapsos poblacionales periódicos. Hasta donde conocemos, Bryant y col., cuando hacen cuellos de botella periódicos, estudian caracteres de historia de vida y variabilidad electroforética. Ya hemos consideraremos las desventajas del estudio de la variabilidad electroforética en este tipo de experimentos; además, la dinámica prevista para los caracteres poligénicos relacionados con la eficacia es diferente a la esperada para caracteres morfométricos.

Nuestros resultados nos llevan a afirmar que las poblaciones sometidas al protocolo de *flush-crash* han sufrido un cambio en su morfología. Esto lo hemos evidenciado en todos los análisis, tanto en los que utilizan una sola variable (ANOVA), como los multivariantes (componentes principales, análisis de correlación fenotípica y genética y los coeficientes de integración calculados a partir estas matrices, y el cálculo de las distancias entre las matrices genéticas). También en nuestro laboratorio se ha realizado otro tipo de aproximación al efecto del protocolo de *flush-crash* (Galiana *et al.*, 1993). Los resultados muestran que no se ha desarrollado un aislamiento prezigótico estable. Según Lande (1980b), cuando una población se subdivide y parte de ella se aísla geográficamente del conjunto de la distribución de la especie, el aislado puede evolucionar hacia un aislamiento reproductivo, pero esto sólo se producirá de una forma incidental y como subproducto de la divergencia genética. Por lo tanto, en la evolución fenotípica durante la especiación alopátrica el aislamiento reproductivo no es una causa sino un efecto. La conjunción de nuestros resultados apoya claramente la forma en que el gradualismo filético describe la evolución (Larson, 1989), ya que, según nuestros resultados, se produce una evolución morfológica en ausencia de cualquier evidencia estable de especiación. El cambio en la forma se produce en el transcurso de la evolución dentro de un *filum* y es un fenómeno no necesariamente acoplado al aislamiento reproductivo entre dos poblaciones para dar lugar a la formación de una nueva especie.

## V. CONCLUSIONES

---

1) Hemos derivado, a partir de individuos de dos localidades geográficas alejadas, una serie de poblaciones. Cada una de ellas ha sido mantenida mediante el protocolo de *flush-crash*, variando entre ellas el tamaño del cuello de botella. Hemos demostrado estadísticamente que, dentro de cada población derivada, el protocolo de *flush-crash* tiene un efecto sobre la media en todos los caracteres cuantitativos estudiados.

2) Cuando transformamos los nueve caracteres métricos, que nos describen cada individuo, en una nueva variable resumen, tamaño del cuerpo, se repite el efecto observado en los caracteres por separado. Por tanto, la transformación utilizando el vector propio asociado al primer componente principal de la matriz de datos, se ha manifestado como una buena aproximación.

3) El protocolo resulta en una clara tendencia al aumento de tamaño de los individuos en las poblaciones de origen Michoacán, no así en las de origen Bryce Canyon. De todos los posibles factores causantes, se apunta como más probable la diferencia en la arquitectura genética entre ambas poblaciones.

4) Mediante la representación de la fecundidad frente al tamaño del cuerpo, al analizar la descendencia de individuos que en ese momento no sufren el *stress* competitivo, no hemos podido observar una selección direccional evidente hacia el aumento de tamaño, en ninguno de los dos orígenes poblacionales. Es posible, por tanto, que la recuperación del tamaño en las poblaciones derivadas de origen Michoacán se deba a la acción de la selección durante la fase de competencia.

5) Se detecta un claro aumento del tamaño de las poblaciones endogámicas frente a las ancestrales. Esto apunta a que algún factor relacionado con la tolerancia a la endogamia pueda estar causando simultáneamente un aumento del tamaño.

6) Mediante la comparación de la varianza de las poblaciones derivadas con las endogámicas y con la varianza calculada aplicando la hipótesis de Lande de reducción de  $1/2N$  por cuello de botella, concluimos que la fase de expansión rápida que incluye el protocolo de *flush-crash*, produce el efecto que Carson prevé en su teoría del *founder-flush*, respecto a que la reducción de la variabilidad, respecto de la población ancestral, es menor a la calculada siguiendo la proposición de Lande.

7) Las correlaciones entre los caracteres, reflejo de las relaciones de pleiotropía entre los genes que los gobiernan y de los desequilibrios de ligamiento entre los mismos, se han modificado a lo largo del protocolo. Hay una disminución generalizada y progresiva de la correlación fenotípica entre los caracteres detectada mediante ambos índices de correlación general. Aunque en las poblaciones endogámicas también se observa este comportamiento, creemos que la relación no debe ser directa.





8) Naturalmente, el cambio en el patrón de asociaciones también se refleja en el análisis de componentes principales. El protocolo imprime su efecto modificando tanto la varianza explicada por cada uno de los componentes, y, en consecuencia, el número de ellos que son significativos, como los caracteres que más se correlacionan con cada uno de ellos.

9) Detectamos una gran proporción de heredabilidades no significativamente distintas de cero. Necesitamos otro tipo de análisis, diferente a la regresión lineal de los hijos frente al padre, para determinar los parámetros genéticos de las poblaciones.

10) No observamos ninguna relación estable entre los valores que toman ambos coeficientes de integración y el tamaño del cuello de botella o la fase del protocolo en la que hemos medido. Tampoco podemos avanzar, de los índices calculados, cómo la endogamia está influyendo sobre la cohesión entre los caracteres.

11) Nuestros resultados no confirman que se pueda asumir constante la matriz de varianzas-covarianzas. Más bien al contrario, las diferencias entre las matrices de una misma población a lo largo del protocolo indican que es un valor muy susceptible al cambio.

12) Nuestro protocolo, que intenta recoger la mayor parte de las condiciones que Carson propone para que se promueva especiación mediante suceso fundador, se muestra efectivo para producir evolución morfológica.

## VI. BIBLIOGRAFIA

---

- Anderson, W. W. y Norman, R. A. 1977. *Drosophila* Species-Linkage data: *pseudoobscura*. D.I.S. 52: 11-12.
- Arnold, S.J. 1981. Behavioral variation in natural populations I. Phenotypic, genetic and environmental correlations between chemorreceptive responses to prey in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Evolution* 35: 489-509.
- Ashburner, 1989. *Drosophila a laboratory handbook*. Pp. 22-24. Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Atchley, W.R., Rutledge, J.J. y Cowley, D.E. 1981. Genetic components of size and shape II. Multivariate covariance patterns in the rat and mouse skull. *Evolution* 35: 1037-1055.
- Avery, P.J. y Hill, W.G. 1977. Variability in genetic parameters among small populations. *Genetical Research* 29: 193-213.
- Baker, A.J. y Moeed, A. 1987. Rapid genetic differentiation and founder effect in colonizing populations of common mynas (*Acridotheres tristis*). *Evolution* 41: 525-538.
- Barton, N.H. y Charlesworth, B. 1984. Genetic revolutions, founder effects and speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 133-164.
- Barton, N.H. y Turelli, M. 1987. Adaptive landscapes, genetic distance and the evolution of quantitative characters. *Genet. Res. Camb.* 49: 157-173.
- Barton, N.H. y Turelli, M. 1989. Evolutionary quantitative genetics: how little do we know?. *Ann. Rev. Genet.* 23: 337-370.
- Barton, N.H. 1989. Founder effect speciation. Pp. 229-256, en *Speciation and its Consequences*. D. Otte y J. Endler (eds.), Sinauer, Sunderland.
- Begon M., Chadburn R., Bishop J. A. y Keill C. 1984. Genetic variation in a semi-natural *Drosophila melanogaster* population after a bottleneck I. Lethals, their allelism and the effective population size. *Genetica* 65:
- Begon M., Chadburn R., Bishop J. A. y Keill C. 1985. Genetic variation in a semi-natural *Drosophila melanogaster* population after a bottleneck II. The relative fitnesses of second chromosomes. *Genetica* 66: 173-181.
- Beckenbach, A. T., 1986. The third chromosome inversion polymorphisms in northern populations of *Drosophila persimilis* Can. J. Genet. Cytol. 28: 401-408.
- Billington H. L. , Mortimer A. M. y McNeilly T. 1988. Divergence and genetic structure in adjacent grass populations I. Quantitative genetics. *Evolution* 42: 1267-1277.
- Botella, M.L., Moya, A., González, M.C. y Ménsua, J.L. 1985. Larval stop, delayed development and survival in overcrowded cultures of *Drosophila melanogaster*: effect of urea and uric acid. *J. Insect Physiol.* 31: 179-185.
- Bryant, E.H., Van Dick, H. y Van Delden, W. 1981. Genetic variability of the face fly, *Musca autumnalis* de Greer, in relation to a population bottleneck. *Evolution* 35: 872-881.

- Bryant, E.H. Commas, S.A. y Combs, L.M., 1986a. The effect of an experimental bottleneck upon quantitative genetic variation in housefly. *Genetics* 114: 1191-1211.
- Bryant, E.H. Combs, L.M. y Commas, S.A. 1986b. Morphometric differentiation among experimental lines of the housefly in relation to a bottleneck. *Genetics* 114: 1213-1223.
- Bryant, E.H. y Meffert, L.M. 1988. Effect of an experimental bottleneck on morphological integration in the housefly. *Evolution* 42: 698-707.
- Bryant, E.H. 1989. Multivariate morphometrics of bottlenecked populations. Pp. 19-31, en *Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations*, A. Fondevila (ed.), Springer Verlag, Berlin.
- Bryant, E.H., Meffert, L.M. y McCommas, S.A. 1990. Fitness rebound in serially bottlenecked populations of the house fly. *Am. Nat.* 136: 542-549.
- Bryant, E.H. y Meffert, L.M. 1990. Multivariate phenotypic differentiation among bottleneck lines of the housefly. *Evolution* 44: 660-668.
- Bulmer, M.G. 1985. *The Mathematical Theory of Quantitative Genetics*. Clarendon Press, Oxford.
- Carson, H.L. 1968. The population flush and its genetic consequences. Pp: 123-138, en *Population Biology and Evolution*, R.C. Lewontin (ed.), Siracuse University Press, New York.
- Carson, H.L. 1971. Speciation and the founder principle. Pp. 51-70, en *Stadler Symposia* (Vol. 3). University of Missouri, Columbia.
- Carson, H.L. 1973. Reorganization of the gene pool during speciation. Pp. 274-280, en *Genetic Structure of Populations*, (Proceedings of a conference dedicated to Sewall Wright by the University of Hawaii), N. E. Morton (ed.) University Press of Hawaii, Honolulu.
- Carson, H.L. 1975. The genetics of speciation at the diploid level. *Am. Nat* 109: 73-92.
- Carson, H.L. 1982. Speciation as a major reorganization of polygenic balances. Pp. 411-433, en *Mechanisms of Speciation*, C. Barigozzi (ed.), Alan R. Liss Inc., New York.
- Carson, H.L. y Templeton A.R. 1984. Genetic revolutions in relation to speciation phenomena: the founding of new populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 97-131.
- Carson, H.L. 1987a. The genetic system, the deme, and the origin of species. *Ann. Rev. Genet.* 21: 405-423.
- Carson, H. L. 1987b. Population genetics, evolutionary rates and Neo-Darwinism. Pp. 209-217, en *Rates of Evolution*. K. S. W. Campbell y M.F. Day (eds.), Allen & Unwin, London.
- Carson, H.L. y Wisotzkey R.G. 1989. Increase in genetic variance following a population bottleneck. *Am. Nat.* 134: 668-673.
- Carson, H.L. 1990a. Increased genetic variance after a population bottleneck. *Trends Ecol. Evol* 5: 228-230.

- Carson, H.L. 1990b. Evolutionary process as studied in population genetics: clues from phylogeny. Pp. 129-156, en *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* (Vol 7). D. Futuyma y J. Antonovics (eds.), Oxford University Press, England.
- Carson, H.L. 1991. Episodic evolutionary change in local populations. Pp. 217-231, en *Molecular techniques in Taxonomy* (NATO ASI Series, Vol H 57). G. M. Hewitt (ed.), Springer-Verlag, Berlin.
- Charlesworth B. y Smith, B.B. 1982. A computer model of speciation by founder effects. *Genet. Res. Camb.* 39: 227-236.
- Charlesworth B. 1990. Optimization models, quantitative genetics and mutation. *Evolution* 44: 520-538.
- Cheverud, J. 1982. Phenotypic genetic and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution* 36: 499-516.
- Cheverud, J.M., Rutledge J.J. y Atchley W.R. 1983. Quantitative genetics of development: genetic correlations among age-specific traits values and the evolution of ontogeny. *Evolution* 37: 895-905.
- Cheverud, J.M. 1988. A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution* 42: 958-968.
- Cheverud, J.M. 1989. A comparative analysis of morphological variation patterns in the Pipionins. *Evolution* 43: 1737-1747.
- Cowley, D. E. y Atchley, W. R. 1992. Quantitative genetic models for development, epigenetic selection, and phenotypic evolution. *Evolution* 46: 495-518.
- Crow, J. F. y Kimura, M. 1970. *An Introduction to Population Genetics Theory*. Harper and Row, New York.
- Dobzhansky, Th. 1951. *Genetics and the origin of species* (3 ed.), Pp.143-148. Columbia University Press, New York.
- Dobzhansky, Th. y Powell, J.R. 1975. *Drosophila pseudoobscura* and its relatives *Drosophila persimilis* and *Drosophila miranda*. Pp. 537, en *Handbook of Genetics* (Vol 3), R.C. King (ed.), Plenum Press, New York.
- Dobzhansky, Th., Ayala, F. J., Stebbins, G. L. y Valentine, J. W. 1977. *Evolution*. Pp. 5, W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Dunn, G. y Everitt, B.S. 1982. *An Introduction to Mathematical Taxonomy*. Cambridge University Press.
- Eanes, W.F. 1978. Morphological variance and enzyme heterozygosity in the monarch butterfly. *Nature* 276: 263-264.
- Eco, U. 1989. *El péndulo de Foucault*. Fabbri (ed.), Bompiani-Lumen, España.
- Eldredge N. y Gould, S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. Pp. 82-115, en *Models in Paleobiology*. T. J. M. Schopf (ed.), Freeman, Cooper, San Francisco.

- Falconer, D. S. 1989. *Introduction to Quantitative Genetics* (3 ed). Longman Scientific & Technical, England.
- Frolova S. y Astaurov B. L. 1929. Chromosomengarnitur als systematischer Merkmal. *Z. Zellforsch. mikroskop. Amat.* 10: 201-213.
- Futuyma, D. J. 1986. *Evolutionary Biology* (2 ed.). Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Galiana, A., Ayala, F. J. y Moya, A. 1989. Flush-Crash experiments in *Drosophila*. Pp. 58-73 en *Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations*. A. Fondevila (ed.) Springer-Verlag, Berlin.
- Galiana, A., Moya, A. y Ayala, F.J. 1993. Founder-flush speciation in *Drosophila pseudoobscura*: a large-scale experiment. *Evolution* 47: 432-444.
- Giles, B. E. 1984. A comparison between quantitative and biochemical variation in the barley *Hordeum murium*. *Evolution* 38: 34-41.
- Gill, J. y Jensen, E. 1968. Probability of gaining negative estimates of heredability. *Biometrics* 24: 517-526.
- Goodnight, C.J. 1987. On the effect of founder events on epistatic genetic variance. *Evolution* 41: 80-91.
- Goodnight, C.J. 1988. Epistasis and the effect of founder events on additive genetic variance. *Evolution* 42: 441-454.
- Gould, S. J. y Eldredge N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology* 3: 115-151.
- Hill, W. y Thompson R. 1978. Probabilities of non-positive definite between group or genetic covariance matrices. *Biometricis* 34: 429-439.
- Houle, D. 1991. Genetic covariance of fitness correlates: what genetic correlations are made of and why it matters. *Evolution* 45: 630-648.
- Johnson, M.S. 1988. Founder effects and geographic variation in the land snail *Theba pisana*. *Heredity* 61: 133-142.
- Jolicoeur, P. 1963. The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics* 19: 497-499.
- Kempthorne, O. 1957. *An Introduction to Genetic Statistics*. The Iowa State University Press, Iowa.
- Klein, Th. W., DeFries, J. C. y Finkbeiner C. T. 1973. Heritability and genetic correlation: standard errors of estimates and sample size. *Behavior Genetics* 3: 355-364.
- Kohn, L.A. y Atchley, W.R. 1988. How similar are genetic correlations structures? Data from mice and rats. *Evolution* 42: 467-481.

- Lande, R. 1976. Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution* 30: 314-334.
- Lande, R. 1977a. The influence of mating system on the maintenance of genetic variability in polygenic traits. *Genetics* 86: 485-498.
- Lande, R. 1977b. Statistical tests for natural selection on quantitative characters. *Evolution* 31: 442-444.
- Lande, R. 1979. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain:body size allometry. *Evolution* 33: 402-416.
- Lande, R. 1980a. The genetic covariance between characters maintained by pleiotropic mutations. *Genetics* 94: 203-215.
- Lande, R. 1980b. Genetic variation and phenotypic evolution during allopatric speciation. *Am. Nat.* 116: 463-479.
- Lande, R. 1981a. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78: 3721-3725.
- Lande, R. 1981b. The minimum number of genes contributing to quantitative variation between and within populations. *Genetics* 99: 541-553.
- Lande, R. 1982. A quantitative genetic theory of life history evolution. *Ecology* 63: 607-615.
- Lande, R. 1988. Quantitative genetics and evolutionary theory. Pp. 71-84, en *Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics*, B.S. Weir, E.J. Eisen, M.M. Goodman y G. Namkoong (eds.), Sinauer, Sunderland.
- Larson, A. 1989. The relationship between speciation and morphological evolution. Pp. 579-598, en *Speciation and its Consequences*. D. Otte y J. Endler (eds.), Sinauer, Sunderland.
- Leamy, L. y Atchley, W. 1984. Statistical and evolutionary allometry of osteometric traits in selected lines of rats. *Evolution* 38: 47-54.
- Leberg, P. L. 1992. Effects of population bottlenecks on genetic diversity as measured by allozyme electrophoresis. *Evolution* 46: 477-494.
- Lewontin, R. C. 1965. Selection for colonizing ability. Pp. 77-79 en *The Genetics of colonizing species*. H. Barker (ed.) Academic press, New York.
- Lewontin R. C., Moore, J. Provine, W. B. y Wallace, B. 1981. Dobzhansky's Genetics of Natural Populations. I-XLIII. Columbia University Press, New York.
- Lewontin, R.C. 1984. Detecting population differences in quantitative characters as opposed to gene frequencies. *Am. Nat.* 123: 115-124.
- Lints, F.A. y Bourgois, M. 1984. Population crash, population flush and genetic variability in cage populations of *Drosophila melanogaster*. *Genet. Sel. Evol.* 16: 45-56.
- Loève, M. 1977. *Probability Theory I*, pp. 168. Springer-Verlag, Berlin.
- Lofsvold, D. 1986. Quantitative genetics of morphological differentiation in *Peromyscus*. I Test of the homogeneity of genetic covariance structure among species and subspecies. *Evolution* 40: 559-573.

- López-Fanjul, C., Guerra, J. y García, A. 1989. Changes in the distribution of the genetic variance of a quantitative trait in small population of *Drosophila melanogaster*. *Genet. Sel. Evol.* 21: 159-168.
- López-Fanjul, C. y Villaverde, A. 1989. Inbreeding increases genetic variance for viability in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 43: 1800-1804.
- Mardia, K. V., Kent, J. T. y Bibby, J. M. 1979. *Multivariate Analysis*. Pp. 213-246. Academic Press, England.
- Mather, K. 1941. Variation and selection of polygenic characters. *J. Genet.* 41: 159-193.
- Mather, K. 1942. The balance of polygenic combinations. *J. Genet.* 43: 309-336.
- Mather, K. y Jinks, J.L. 1982. *Biometrical Genetics* (3 ed). Chapman & Hall, London.
- Maynard Smith, J. y Haigh, J. 1976. The hitchhiking effect of a favourable gene. *Genet. Res.* 23. 23-35.
- Maynard Smith, J. 1989. *Evolutionary Genetics*. Oxford University Press. Oxford.
- Mayr, E. 1954. Change of genetic environment and evolution. Pp. 157-180, en *Evolution as a process*. J. Huxley, A.C. Hardy y E.B. Ford (eds.), Allen and Unwin, London.
- Mayr, E. 1970. *Populations, Species and Evolution*. Cambridge, Mass: Belknap.
- McCommas, S.A. y Bryant, E.H. 1990. Loss of electrophoretic variation in serially bottlenecked populations. *Heredity* 64: 315-321.
- Meffert, L.M. y Bryant, E. 1992. Divergent ambulatory and grooming behavior in serially bottlenecked lines of housefly. *Evolution* 46: 1399-1407.
- Mitchell-Olds, T. y Rutledge, J.J. 1986. Quantitative genetics in natural plant populations: a review of the theory. *Am.Nat.* 127: 279-402.
- Morrison, D. F. 1990. *Multivariate Statistical Methods* (3 ed.). McGraw-Hill Publishing Company. New York.
- Moya, A. y Mensua, J. L. 1983. Stopped development in overcrowded cultures of *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 51: 347-352.
- Nei, M., Maruyama, T. y Chakraborty, R. 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution* 29: 1-10.
- Norusis. M. J. 1990. *SPSS/PC+ for the IBM PC/XT/AT and PS/2*. SPSS Inc. Chicago.
- Prout, T. y McChesney, F. 1985. Competition among inmaturs affects their adult fertility: population dynamics. *Am. Nat.* 126: 521-558.
- Renzi, M. de, 1986. Algunas claves para la comprensión del proceso evolutivo: una reflexión. Pp. 51-85, en *Genética y conducta*. J. Sanmartín, V. Simón y M. L. García-Merita (eds.), Tirant lo Blanch, Valencia.

- Renzi, M. de, 1990. Allò que no diu la genètica de poblacions sobre l'evolució. Pp. 221-237, en *Temas actuales de Biología Evolutiva*, Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona.
- Reyment, R. A., Blackith, R. E. y Campbell, N. A. 1984. *Multivariate Morphometrics* (2 ed). Academic Press. London.
- Roff, D.A. y Moussau, T.A. 1987. Quantitative genetics and fitness: lessons from *Drosophila*. *Heredity* 58: 103-118.
- Rogers, A.R. 1986. Population Differences in quantitative characters as opposed to gene frequencies. *Am. Nat.* 127: 729-730.
- Schluter, D. 1988. Estimating the form of natural selection on a quantitative trait. *Evolution* 42: 849-861.
- Shaw, R.G. 1991. The comparison of quantitative genetic parameters between populations. *Evolution* 45: 143-151.
- Shaw, R.G. y Billington, H.L. 1991. Comparison of variance components between two populations of *Holcus lanatus*: a reanalysis. *Evolution* 45: 1287-1289.
- Simpson, G. G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press, Nue York.
- Simpson, G. G. 1953. *The Major Features of Evolution*. Columbia University Press, Nue York.
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. 1981. *Biometry* (2 ed.). W. H. Freeman and Company, New York.
- Stanley, S. M. 1979. *Macroevolution Pattern and Process*. Pp. 173. W. H. Freeman and Company. San Francisco.
- Stebbins G. L. y Ayala F. J. 1981. Is a new evolutionary Synthesis necessary?. *Science* 213: 967-971.
- Stebbins G. L. y Ayala F. J. 1985. Evolution of Darwinism. *Scientific American* 235: 72-82.
- Strauss, R. E. 1991. Correlations between heterozygosity and phenotypic variability in *Cottus* (Teleostei: *Cottidae*): character components. *Evolution* 45: 1950-1956.
- Strickberger, M. W. 1988. *Genética* (3 ed.). Ediciones Omega, S.A. Barcelona.
- Sperlich, D. y Feuerbach-Mravlag, H. 1974. Epistatic gene interaction crossing over and linked and unlinked inversions in *Drosophila subobscura*. *Evolution* 28: 67-75.
- Templeton, A.R. 1980. The theory of speciation via the founder principle. *Genetics* 94: 1011-1038.
- Templeton, A. R. 1982a. Genetic architectures of speciation. Pp. 105-121, en *Mechanisms of Speciation*. C. Barigozzi (ed.), Alan R. Liss Inc. New York.
- Templeton, A. R. 1982b. Adaptation and the integration of evolutionary forces. Pp. 15-31, en *Perspectives on Evolution*. R Milkman (ed.), Sinauer, Sunderland.
- Templeton, A.R. 1986. The relation between speciation mechanisms and macroevolutionary patterns. Pp. 497-512, en *Evolutionary Processes and Theory*. S. Karlin y E. Nevo (ed), Academic Press, Orlando.



- Thomson, E.A. y Shaw, R.G. 1990. Poligenic analysis for quantitative traits: variance components without matrix inversion. *Biometrics* 46: 399-413.
- Turelli, M. 1984. Heritable genetic variation via mutation-selection balance: Lerch's zeta meets the abdominal bristle. Pp. 138-193 en *Theoretical Population Biology*. Academic Press, New York.
- Turelli, M. 1986. Gaussian versus non-Gaussian genetic analyses of polygenic mutation-selection balance. Pp. 607-628, en *Evolutionary Processes and Theory*. S. Karlin y E. Nevo (ed), Academic Press, Orlando.
- Turelli, M. 1988. Phenotypic evolution, constant covariances, and the maintenance of additive variance. *Evolution* 42: 1342-1347.
- Via, S. 1984. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. II. Genetics correlations in larval performance within and across host plants. *Evolution* 38: 896-905.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.* 15: 323-354.
- Wright, S. 1968. *Evolution and the Genetics of Populations* (Vol 1). Chicago University Press. Chicago.
- Yezerinac, S. M., Loughheed, S. C. y Handford, P., 1992. Morphological variability and enzyme heterozygosity: individual and population level correlations. *Evolution* 46: 1959-1964.

## ANEXOS

---

### ANEXO 1: MEDIAS, ERRORES, VARIANZAS Y NÚMERO DE DATOS

Se presentan los estadísticos básicos, media, error estándar, varianza y número de datos, de todas las variables en las distintas poblaciones, generaciones, y fases del protocolo en que fueron analizadas. La muestra se dividió en sexos y generaciones, por lo que se recogen cuatro estadísticos correspondientes a machos, padres e hijos, y hembras, madres e hijas. Los dos orígenes poblacionales se presentan por separado. La unidad de medida empleada en los caracteres métricos fue la micra.

Cada población se denomina según el tamaño del cuello de botella a que fue sometida (1 pareja, 3 parejas, 5 parejas, 7 parejas y 9 parejas). También se refleja el momento en que fueron separados los individuos del protocolo de expansión y colapso para ser medidos (la reseña completa se indica en § II.4). En estas tablas también aparecen los estadísticos de las dos poblaciones de control, ancestrales y endogámicas.

El número de quetas del tercer segmento abdominal fue un dato que se incorporó en el plan de trabajo cuando ya había transcurrido la primera fase de medición, por lo que no hay datos referidos a la fase 1 *flush*.

## ORIGEN POBLACIONAL BRYCE CANYON

### Anchura de la cabeza

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush	835.81	4.58	774.77	37	867.38	7.70	2193.41	37	873.70	4.76	1585.81	70	913.38	5.57	2142.03	69
2 flush	857.80	5.53	1378.03	45	902.71	7.66	2642.62	45	841.60	4.38	1685.12	88	891.65	5.83	2986.18	88
1 crash	883.45	3.16	490.54	49	942.65	3.42	572.31	49	838.98	3.00	827.34	92	871.93	3.89	1391.38	92
3 flush	884.61	3.72	525.33	38	933.47	4.04	621.23	38	897.54	2.79	405.35	52	939.58	4.70	1151.03	52
2 crash	896.56	2.20	218.25	45	952.78	2.87	370.36	45	899.05	4.37	745.21	39	954.85	3.90	790.80	52
<i>3 Parejas</i>																
1 flush	823.23	7.54	1989.42	35	862.89	9.00	2837.40	35	904.09	4.55	1405.40	68	941.46	6.38	2766.61	68
2 flush	884.76	2.54	271.99	42	917.52	3.78	598.65	42	886.65	4.10	1393.25	83	919.93	4.96	2088.57	85
1 crash	918.23	3.57	612.95	48	982.85	3.87	720.08	48	872.91	2.94	693.80	80	914.88	3.24	838.39	80
3 flush	879.51	3.43	529.48	45	916.42	3.89	680.29	45	907.58	2.87	542.46	66	957.62	3.28	710.30	66
2 crash	876.66	3.89	666.56	44	911.05	4.21	761.62	43	903.01	2.95	651.20	75	951.37	3.61	977.29	75
<i>5 Parejas</i>																
1 flush	823.00	9.87	3213.00	33	859.67	10.88	3906.98	33	897.14	5.69	2135.04	66	939.88	6.07	2428.69	66
2 flush	885.95	6.34	1768.70	44	930.70	5.16	1173.65	44	865.51	5.82	2913.88	86	924.23	5.47	2572.77	86
1 crash	897.37	2.85	398.78	49	947.88	3.58	629.69	49	883.41	2.89	708.84	85	930.00	2.65	595.81	85
3 flush	886.94	2.74	354.02	47	930.36	2.64	327.45	47	907.04	3.22	809.75	78	945.21	3.94	1192.69	77
2 crash	913.53	2.71	314.87	43	954.86	7.51	2371.74	42	937.10	2.68	437.22	61	985.76	3.39	667.52	58
<i>7 Parejas</i>																
1 flush	903.71	4.41	817.82	42	927.65	5.00	999.16	40	940.67	3.85	976.56	66	986.66	4.89	1530.13	64
2 flush	897.79	3.63	513.64	39	935.15	3.60	506.34	39	887.83	3.44	899.74	76	927.42	4.77	1729.23	76
1 crash	912.54	4.47	958.38	48	965.75	4.93	1168.79	48	879.93	4.28	1374.20	75	922.84	4.70	1614.83	73
3 flush	922.86	4.75	948.91	42	950.17	3.48	509.90	42	926.56	3.76	509.80	36	979.00	3.41	418.74	36
2 crash	895.16	4.37	822.04	43	938.05	6.42	1771.09	43	935.66	2.41	370.36	64	986.98	2.92	493.10	58
<i>9 Parejas</i>																
1 flush	871.62	6.44	1739.36	42	907.98	6.83	1960.22	42	882.54	2.97	740.30	84	929.33	3.80	1170.12	81
2 flush	883.36	4.22	799.78	45	935.07	5.10	1170.61	45	847.68	5.96	2916.52	82	910.79	5.57	2548.56	82
1 crash	883.59	2.74	367.41	49	929.18	5.13	1291.82	49	848.05	3.71	1048.05	76	895.68	3.24	785.68	75
3 flush	831.83	2.19	224.58	47	867.22	3.95	718.26	46	878.00	2.33	441.55	81	926.55	2.82	635.62	80
2 crash	869.34	3.99	702.23	44	919.34	4.14	752.46	44	895.34	2.07	274.55	64	939.46	2.34	372.55	68
<i>Ancestrales</i>																
	898.79	3.24	1268.08	121	943.60	3.33	1342.83	121	897.16	2.12	1028.29	229	943.45	2.41	1331.50	230
<i>Endogámicas</i>																
	921.60	1.99	178.34	45	964.82	2.92	383.74	45	932.92	1.87	266.53	76	962.65	2.71	549.34	75

## Distancia entre ojos

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush	369.19	4.05	608.21	37	391.46	4.13	630.64	37	379.07	4.12	1190.62	70	407.87	4.29	1271.67	69
2 flush	407.56	3.23	469.53	45	432.44	3.91	689.34	45	392.30	2.82	698.28	88	414.66	3.99	1401.45	88
1 crash	425.43	3.86	728.71	49	456.78	2.91	414.55	49	397.70	1.83	307.93	92	416.85	2.23	459.32	92
3 flush	446.68	3.29	411.36	38	465.05	3.87	569.67	38	454.71	2.91	439.97	52	479.63	4.01	836.59	52
2 crash	445.13	3.20	461.25	45	472.71	3.03	412.03	45	449.13	4.04	636.27	39	472.90	3.11	502.01	52
<i>3 Parejas</i>																
1 flush	385.83	4.28	642.38	35	408.97	4.19	615.21	35	421.01	5.07	1746.04	68	449.53	4.91	1638.58	68
2 flush	430.93	2.73	312.07	42	457.48	2.23	208.21	42	434.77	2.51	521.37	83	452.22	3.46	1017.22	85
1 crash	465.44	2.93	410.85	48	511.56	3.41	559.70	48	451.50	2.09	350.33	80	473.39	2.73	595.94	80
3 flush	457.36	2.34	245.42	45	474.36	3.79	645.33	45	473.24	2.11	292.89	66	501.82	3.27	706.86	66
2 crash	460.61	2.76	336.29	44	481.16	4.14	737.47	43	466.65	2.27	385.96	75	497.87	2.70	555.26	76
<i>5 Parejas</i>																
1 flush	377.67	4.32	614.79	33	400.39	5.55	1016.62	33	419.18	3.97	1041.97	66	446.94	3.74	922.09	66
2 flush	433.05	3.26	466.46	44	453.18	3.67	594.20	44	418.72	2.98	764.49	86	446.60	3.06	804.15	86
1 crash	440.61	2.73	366.41	49	467.18	2.59	328.32	49	430.02	1.92	312.02	85	457.59	2.28	441.46	85
3 flush	442.15	2.26	240.56	47	462.60	2.12	210.38	47	458.64	2.04	324.57	78	477.12	3.51	951.21	77
2 crash	462.51	2.33	232.64	43	479.93	4.84	982.51	42	460.36	2.27	314.47	61	488.43	2.69	419.44	58
<i>7 Parejas</i>																
1 flush	412.93	2.86	343.92	42	437.95	3.47	482.31	40	427.00	2.06	280.00	66	465.14	2.97	563.71	64
2 flush	430.23	3.12	379.81	39	453.46	3.34	435.78	39	431.83	2.52	481.21	76	453.57	3.59	981.50	76
1 crash	447.92	2.81	380.12	48	483.90	3.64	634.48	48	437.56	2.30	396.87	75	458.92	2.83	585.72	73
3 flush	464.67	3.54	525.59	42	479.67	3.44	497.30	42	472.94	2.95	313.25	36	510.64	2.97	316.75	36
2 crash	452.65	2.59	289.23	43	480.09	4.92	1039.56	43	469.58	1.97	248.72	64	504.16	3.14	570.94	58
<i>9 Parejas</i>																
1 flush	420.12	5.30	1180.50	42	448.38	6.01	1518.53	42	434.14	2.70	612.00	84	455.40	2.68	580.89	81
2 flush	426.09	3.07	424.90	45	450.58	3.37	511.52	45	403.01	2.90	691.15	82	435.54	2.70	598.35	82
1 crash	431.65	1.92	181.06	49	454.92	2.66	347.74	49	402.30	2.56	497.44	76	435.36	2.40	433.18	75
3 flush	416.83	1.89	167.67	47	431.59	2.29	241.40	46	445.54	2.03	332.73	81	474.96	1.92	294.16	80
2 crash	439.20	2.49	273.89	44	463.68	2.71	322.97	44	441.92	1.69	182.77	64	468.78	1.93	253.61	68
<i>Ancestrales</i>																
	436.88	1.87	424.50	121	465.31	2.17	570.33	121	436.29	1.59	577.36	229	460.84	1.88	809.24	230
<i>Endogámicas</i>																
	453.80	1.95	171.89	45	471.53	2.96	394.75	45	458.43	1.57	188.20	76	463.16	3.26	798.57	75

## Anchura del escutelo

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush	336.51	3.40	427.87	37	373.84	5.52	1126.75	37	342.89	2.84	566.19	70	379.32	3.48	837.69	69
2 flush	353.47	3.21	463.12	45	396.40	4.51	916.02	45	340.42	2.55	573.72	88	380.56	3.31	965.54	88
1 crash	370.18	2.75	369.28	49	416.39	2.30	260.20	49	344.21	2.09	399.95	92	378.67	2.12	414.75	92
3 flush	367.50	1.82	126.42	38	413.42	4.08	632.09	38	366.50	1.71	152.37	52	416.04	3.30	567.37	52
2 crash	363.27	1.59	113.15	45	411.13	1.75	138.25	45	370.00	2.59	261.05	39	417.38	1.98	204.83	52
<i>3 Parejas</i>																
1 flush	328.26	4.41	679.49	35	352.20	5.98	1250.05	35	361.78	2.66	481.85	68	400.21	4.04	1109.27	68
2 flush	351.62	2.15	194.19	42	389.62	2.52	266.97	42	352.39	2.36	463.61	83	392.78	2.81	671.70	85
1 crash	378.44	2.63	331.36	48	435.37	2.52	305.13	48	360.90	1.57	196.37	80	404.35	1.89	285.85	80
3 flush	355.89	2.26	228.92	45	392.64	2.88	374.14	45	370.33	1.54	155.67	66	419.71	2.19	316.92	66
2 crash	356.75	2.42	258.70	44	396.33	3.63	566.13	43	362.36	1.45	157.61	75	409.53	1.83	255.03	76
<i>5 Parejas</i>																
1 flush	317.48	4.28	605.57	33	345.06	5.05	842.18	33	355.76	2.67	469.11	66	395.15	3.11	638.68	66
2 flush	349.07	3.64	583.74	44	389.23	3.76	622.04	44	342.85	2.92	734.44	86	392.15	3.00	773.42	86
1 crash	368.61	2.22	240.95	49	419.10	2.35	271.43	49	363.25	1.63	225.74	85	406.92	2.45	510.29	85
3 flush	356.34	3.32	519.14	47	396.49	2.15	217.73	47	365.23	1.90	281.40	78	405.58	2.62	529.96	77
2 crash	371.93	2.32	231.16	43	409.05	4.15	724.00	42	382.31	1.97	237.08	61	423.72	2.34	318.20	58
<i>7 Parejas</i>																
1 flush	345.26	3.19	428.73	42	371.90	3.68	540.81	40	366.56	2.10	289.73	66	414.61	2.76	488.81	64
2 flush	354.90	3.71	535.73	39	396.54	2.47	238.47	39	352.87	2.07	324.44	76	391.21	2.70	555.37	76
1 crash	373.98	2.47	293.13	48	421.42	2.91	407.87	48	363.29	2.44	447.35	75	401.12	2.69	527.69	73
3 flush	376.36	2.64	293.41	42	407.67	2.10	184.76	42	380.92	2.54	232.36	36	428.97	2.76	275.11	36
2 crash	363.28	2.26	220.35	43	407.40	2.77	330.53	43	374.61	1.53	149.70	64	419.83	1.68	163.13	58
<i>9 Parejas</i>																
1 flush	340.21	3.47	505.39	42	385.07	3.91	642.70	42	347.96	2.09	368.18	84	393.56	2.21	395.85	81
2 flush	355.33	2.83	361.14	45	400.60	4.25	811.34	45	338.94	2.68	587.05	82	391.27	2.83	657.19	82
1 crash	363.24	1.81	159.86	49	408.92	1.82	161.95	49	344.33	2.19	365.37	76	392.80	2.00	298.57	75
3 flush	336.77	1.90	169.18	47	376.63	2.41	267.84	46	356.21	1.68	228.12	81	404.33	1.59	202.35	80
2 crash	352.59	2.48	269.78	44	395.55	2.61	299.56	44	366.64	1.65	174.65	64	414.43	1.70	196.85	68
<i>Ancestrales</i>																
	360.92	2.15	552.58	120	401.37	1.88	429.82	121	362.46	1.38	438.21	229	407.48	1.53	539.88	230
<i>Endogámicas</i>																
	387.62	1.58	112.06	45	424.31	2.34	245.90	45	382.53	1.50	171.51	76	420.72	2.87	615.88	75

## Longitud del escudo

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush	632.46	5.87	1273.64	37	696.41	9.37	3251.03	37	664.49	4.96	1718.95	70	751.59	6.38	2804.92	69
2 flush	641.36	6.56	1936.87	45	735.44	6.63	1980.21	45	617.32	4.71	1950.22	88	715.83	6.50	3721.41	88
1 crash	680.43	4.17	853.63	49	775.88	3.47	591.23	49	628.76	3.69	1251.59	92	713.72	4.18	1610.58	92
3 flush	672.53	6.94	1829.82	38	764.21	5.47	1138.28	38	662.04	4.54	1070.55	52	771.92	5.24	1427.05	52
2 crash	672.27	3.40	521.20	45	771.18	3.12	438.74	45	684.72	6.16	1478.52	39	788.35	3.31	568.78	52
<i>3 Parejas</i>																
1 flush	612.54	7.21	1820.49	35	702.63	11.56	4673.18	35	694.76	4.39	1309.35	68	776.60	6.57	2932.24	68
2 flush	638.00	5.91	1468.10	42	744.93	3.45	498.95	42	659.64	3.73	1152.06	83	757.07	5.17	2272.35	85
1 crash	689.33	3.97	756.65	48	808.25	4.48	962.02	48	663.95	3.38	914.81	80	771.86	3.30	870.32	80
3 flush	667.78	3.68	609.77	45	758.98	4.23	804.93	45	688.08	3.26	702.69	66	793.05	4.98	1633.92	66
2 crash	656.66	4.36	836.28	44	752.60	5.46	1282.77	43	680.85	3.36	844.37	75	783.62	3.81	1105.52	76
<i>5 Parejas</i>																
1 flush	600.18	9.16	2767.40	33	687.00	10.39	3560.75	33	684.23	5.94	2331.93	66	762.89	6.94	3175.54	66
2 flush	657.68	5.68	1420.97	44	737.05	5.23	1201.35	44	640.49	5.73	2823.38	86	747.71	6.12	3222.59	86
1 crash	672.71	3.41	570.29	49	770.00	5.09	1268.92	49	653.55	2.99	759.11	85	751.61	3.12	826.93	85
3 flush	671.45	4.42	919.99	47	744.49	3.68	636.12	47	675.22	4.10	1308.56	78	773.29	4.03	1252.65	77
2 crash	692.42	6.06	1578.15	43	777.33	5.31	1183.74	42	710.11	4.32	1138.94	61	800.28	3.63	763.29	58
<i>7 Parejas</i>																
1 flush	680.95	4.49	848.44	42	744.68	6.72	1807.92	40	737.17	5.17	1761.22	66	826.77	5.84	2183.23	64
2 flush	644.21	5.36	1118.96	39	742.69	5.47	1167.11	39	648.01	4.51	1548.55	76	750.74	5.58	2362.25	76
1 crash	684.90	3.42	560.01	48	773.69	5.41	1405.28	48	662.27	4.66	1629.36	75	743.88	5.30	2052.75	73
3 flush	685.10	6.30	1669.31	42	759.48	3.88	631.72	42	694.67	5.57	1115.83	36	796.08	5.93	1267.91	36
2 crash	669.93	4.55	891.40	43	756.30	4.21	760.93	43	697.33	5.25	1765.24	64	800.22	3.20	593.51	58
<i>9 Parejas</i>																
1 flush	639.38	6.95	2031.07	42	726.26	7.51	2366.93	42	659.02	3.29	906.77	84	751.64	4.51	1650.18	81
2 flush	653.58	4.95	1102.57	45	754.56	5.28	1256.62	45	628.56	6.25	3207.98	82	735.22	5.54	2516.10	82
1 crash	659.24	3.67	660.69	49	748.42	3.81	695.99	48	628.97	4.30	1402.75	76	732.60	4.08	1247.30	75
3 flush	610.85	4.46	935.13	47	692.15	4.56	955.38	46	654.37	3.51	997.46	81	752.22	2.97	707.97	80
2 crash	636.52	5.28	1226.26	44	734.18	4.79	1009.18	44	657.73	3.01	580.48	64	757.34	3.08	644.62	68
<i>Ancestrales</i>																
	657.34	3.27	1294.63	121	759.46	3.44	1431.05	121	665.54	2.46	1389.78	229	771.36	2.73	1716.38	230
<i>Endogámicas</i>																
	671.71	5.15	494.30	45	786.07	3.12	438.52	45	682.49	2.54	492.17	76	785.04	2.90	632.09	75



## Longitud del escutelo

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS				
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	
<i>1 Pareja</i>																	
1 flush	262.86	2.36	206.23	37	289.00	4.90	886.78	37	273.30	1.91	256.39	70	294.81	2.54	446.39	69	
2 flush	279.89	2.55	292.69	45	308.78	3.50	551.54	45	267.61	2.24	440.49	88	290.65	2.39	503.04	88	
1 crash	287.08	2.45	293.83	49	320.96	1.58	122.12	49	259.43	1.76	286.20	92	283.09	1.95	349.07	92	
3 flush	276.00	1.97	148.11	38	306.68	2.59	254.17	38	283.02	1.54	123.00	52	314.13	2.30	274.79	52	
2 crash	277.64	1.55	108.28	45	309.31	1.54	106.81	45	295.05	2.23	193.68	39	330.27	3.09	495.49	52	
<i>3 Parejas</i>																	
1 flush	260.23	3.24	367.53	35	282.66	4.79	804.00	35	285.47	2.15	314.58	68	306.66	2.81	537.00	68	
2 flush	281.93	2.04	174.07	42	305.55	1.70	121.62	42	284.05	1.93	309.85	83	310.44	2.25	430.13	85	
1 crash	296.13	2.73	356.49	48	329.69	2.01	193.54	48	282.16	1.41	159.05	80	309.93	1.89	286.04	80	
3 flush	278.33	1.39	86.77	45	309.29	1.82	149.71	45	289.05	1.42	132.41	66	318.17	1.50	148.66	66	
2 crash	281.73	1.50	98.95	44	308.93	2.39	246.40	43	290.25	1.39	145.08	75	317.43	1.41	150.54	76	
<i>5 Parejas</i>																	
1 flush	255.45	5.02	831.94	33	281.36	5.34	942.36	33	287.56	2.53	423.36	66	316.24	2.63	455.51	66	
2 flush	288.27	2.46	265.46	44	317.95	3.45	522.51	44	275.99	2.36	479.35	86	307.86	2.25	435.53	86	
1 crash	293.29	1.98	191.62	49	323.27	2.80	384.41	49	282.48	1.57	208.85	85	311.82	1.30	143.27	85	
3 flush	279.77	1.49	103.66	47	305.04	1.73	141.30	47	286.55	1.66	213.78	78	312.42	1.80	248.64	77	
2 crash	295.93	1.59	108.40	43	319.93	3.53	524.80	42	305.85	1.66	168.03	61	330.78	1.80	188.74	58	
<i>7 Parejas</i>																	
1 flush	273.48	2.05	177.18	42	294.88	2.67	284.57	40	289.61	1.76	204.73	66	319.66	1.76	199.18	64	
2 flush	274.54	2.61	265.04	39	312.44	2.09	170.99	39	280.68	1.60	193.55	76	301.28	1.95	288.87	76	
1 crash	286.63	1.85	164.20	48	320.83	1.95	181.72	48	277.12	2.20	361.76	75	299.22	1.94	276.12	73	
3 flush	288.29	1.66	115.77	42	313.62	2.09	183.95	42	293.22	1.82	119.43	36	318.50	2.05	151.34	36	
2 crash	283.70	2.30	227.22	43	311.47	2.19	205.87	43	295.30	1.75	196.82	64	318.10	1.87	203.81	58	
<i>9 Parejas</i>																	
1 flush	271.83	2.61	285.17	42	291.74	3.24	441.66	42	282.02	1.51	192.63	84	307.16	1.67	225.06	81	
2 flush	291.71	2.04	186.44	45	319.16	2.35	248.86	45	273.02	2.20	396.54	82	302.38	2.05	343.47	82	
1 crash	286.65	1.34	88.44	49	311.90	1.35	89.43	49	273.72	1.84	258.34	76	297.99	1.60	191.34	75	
3 flush	267.74	1.42	95.15	47	288.52	1.86	159.59	46	279.35	1.24	123.70	81	306.52	1.31	137.87	80	
2 crash	277.91	2.20	213.06	44	308.66	2.26	224.32	44	291.14	1.21	93.01	64	314.03	1.45	143.91	68	
<i>Ancestrales</i>																	
	272.40	1.57	298.94	121	303.	21	1.76	372.87	121	269.87	1.06	255.12	229	296.80	1.16	307.22	230
<i>Endogámicas</i>																	
	282.09	1.78	142.95	45	308.82	1.27	72.65	45	289.83	2.11	339.40	76	307.91	1.37	141.71	75	

## Anchura del ala

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush	950.19	6.22	1429.44	37	1016.86	10.28	3912.73	37	972.20	6.25	2736.86	70	1040.49	7.12	3494.78	69
2 flush	981.80	7.01	2213.39	45	1050.44	9.05	3683.93	45	947.85	4.90	2113.90	88	1019.56	7.60	5079.40	88
1 crash	991.59	4.32	912.62	49	1092.73	5.00	1222.78	49	926.07	3.87	1378.28	92	993.90	5.52	2805.87	92
3 flush	998.00	5.40	1110.00	38	1069.71	6.83	1771.51	38	999.37	3.59	669.06	52	1089.25	6.11	1943.33	52
2 crash	996.73	3.09	420.02	44	1093.36	4.88	1046.75	44	1017.46	5.78	1302.89	39	1111.49	7.05	2237.89	45
<i>3 Parejas</i>																
1 flush	938.63	8.88	2758.01	35	954.89	11.50	4627.40	35	991.26	5.40	1985.00	68	1048.00	6.40	2785.82	68
2 flush	950.50	4.08	698.65	42	976.86	7.53	2380.27	42	961.22	4.59	1749.37	83	1004.25	6.06	3116.55	85
1 crash	989.08	6.00	1728.50	48	1096.17	7.05	2386.48	48	969.35	3.08	759.12	80	1032.36	4.31	1483.30	80
3 flush	962.04	3.85	666.50	45	1034.58	6.74	2044.98	45	995.71	3.27	706.02	66	1072.55	4.78	1509.57	66
2 crash	962.30	5.19	1186.63	44	1028.74	6.29	1701.10	43	977.41	3.01	678.30	75	1031.16	4.31	1415.04	76
<i>5 Parejas</i>																
1 flush	929.27	12.08	4818.45	33	979.50	14.58	7018.19	33	1021.48	7.00	3232.01	66	1093.64	7.58	3791.50	66
2 flush	1015.23	5.90	1533.16	44	1067.77	5.78	1470.88	44	965.33	6.53	3667.70	86	1046.64	6.47	3595.69	86
1 crash	1032.67	3.97	774.22	49	1109.16	6.36	1985.14	49	1011.00	3.83	1245.69	85	1091.48	3.46	1016.94	85
3 flush	1016.43	3.77	667.99	47	1080.89	4.23	841.92	47	1029.44	3.94	1210.87	78	1092.25	5.96	2738.35	77
2 crash	1057.65	4.67	938.09	43	1137.44	6.97	1993.40	41	1076.89	4.49	1227.17	61	1158.38	4.63	1245.36	58
<i>7 Parejas</i>																
1 flush	940.12	5.86	1441.91	42	988.50	10.11	4092.26	40	1029.48	5.01	1657.79	66	119.58	7.38	3483.87	64
2 flush	1005.51	5.46	1161.36	39	1053.26	8.73	2971.41	39	985.70	5.25	2098.27	76	1045.07	5.59	2375.48	76
1 crash	998.31	5.54	1474.64	48	1065.10	7.73	2867.80	48	966.83	5.48	2255.74	75	1027.07	5.77	2434.06	73
3 flush	1029.69	6.37	1704.90	42	1065.74	5.88	1452.30	42	1027.97	6.58	1556.71	36	1118.25	8.49	2596.94	36
2 crash	991.44	6.96	2081.40	43	1072.93	6.92	1960.97	41	1006.31	5.30	1800.63	64	1097.00	5.64	1842.77	58
<i>9 Parejas</i>																
1 flush	985.74	8.53	3056.10	42	1055.52	9.62	3887.23	42	1016.88	3.84	1241.55	84	1100.84	4.52	1656.29	81
2 flush	1006.33	5.34	1283.00	45	1103.67	5.52	1368.86	45	955.16	6.22	3169.57	82	1060.17	5.58	2552.29	82
1 crash	982.90	5.67	1577.39	49	1086.00	4.83	1142.79	49	964.66	4.69	1670.25	76	1053.31	4.36	1426.32	75
3 flush	931.83	4.46	935.75	47	1008.61	5.02	1160.38	46	989.43	2.81	641.77	81	1075.78	4.00	1282.63	80
2 crash	984.70	5.68	1419.70	44	1066.77	5.51	1336.46	44	1003.47	3.93	988.03	64	1084.57	4.31	1260.70	68
<i>Ancestrales</i>																
	981.00	5.46	3612.67	121	1053.40	5.64	3850.74	121	968.31	2.83	1830.60	229	1050.07	3.42	2692.42	230
<i>Endogámicas</i>																
	1033.71	3.18	454.76	45	1066.96	5.72	1472.77	45	1040.24	2.83	609.68	76	1075.96	4.20	1324.26	75



## Longitud del ala

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush	2408.84	10.82	4332.25	37	2601.03	29.02	31154.25	37	2446.59	13.77	13276.19	70	2656.55	16.71	19268.31	69
2 flush	2488.56	14.51	9479.07	45	2733.98	21.23	20274.89	45	2383.43	11.49	11623.54	88	2612.17	17.02	25488.81	88
1 crash	2452.71	6.73	2221.87	49	2785.82	7.02	2413.44	49	2349.34	8.39	6470.58	92	2536.60	11.28	11707.67	92
3 flush	2495.16	9.46	3401.76	38	2768.68	13.99	7436.28	38	2489.37	7.38	2832.82	52	2774.88	11.00	6289.87	52
2 crash	2493.98	5.91	1537.93	44	2800.18	6.84	2103.10	45	2539.97	10.30	4136.08	39	2835.72	7.24	2619.92	50
<i>3 parejas</i>																
1 flush	2327.83	23.07	18620.50	35	2498.17	31.74	35263.85	35	2507.50	13.27	11978.94	68	2693.25	17.54	20926.46	68
2 flush	2366.26	8.79	3244.54	42	2550.10	8.67	3160.33	42	2405.10	9.08	6850.14	83	2600.54	13.97	16585.35	85
1 crash	2512.00	11.05	5859.53	48	2823.15	11.21	6035.49	48	2438.59	7.17	4116.42	80	2652.30	9.53	7270.04	80
3 flush	2434.09	6.39	1837.22	45	2675.09	11.74	6198.04	45	2512.44	6.22	2550.25	66	2749.67	10.31	7009.70	66
2 crash	2449.36	8.27	3009.77	44	2672.12	11.05	5251.91	43	2450.75	5.96	2659.95	75	2658.62	9.48	6829.55	76
<i>5 Parejas</i>																
1 flush	2276.24	24.82	20331.56	33	2435.24	34.96	40328.56	33	2507.23	14.89	14642.27	66	2728.06	16.74	18503.20	66
2 flush	2532.50	12.61	6996.49	44	2750.09	13.40	7898.64	44	2393.55	16.41	23171.24	86	2663.77	16.08	22229.47	86
1 crash	2474.76	7.58	2813.44	49	2741.53	9.19	4134.21	49	2465.82	7.98	5414.60	85	2700.64	7.81	5181.04	85
3 flush	2467.19	7.06	2345.20	47	2690.77	7.56	2684.23	47	2535.53	9.08	6424.90	78	2762.51	10.89	9133.75	77
2 crash	2596.47	10.85	5064.97	43	2823.54	13.27	7223.65	41	2621.07	9.11	4974.33	60	2869.36	10.00	5804.76	58
<i>7 Parejas</i>																
1 flush	2374.95	11.32	5380.63	42	2585.52	20.25	6394.77	40	2635.52	11.40	8576.65	66	2913.69	15.64	5648.98	64
2 flush	2514.79	9.65	3628.90	39	2738.03	15.66	9563.76	39	2460.46	10.89	9013.53	76	2686.04	12.04	1008.57	76
1 crash	2502.83	11.35	6188.65	48	2759.40	10.71	5505.31	48	2447.96	12.93	2542.82	75	2652.62	14.14	4602.93	73
3 flush	2592.79	13.45	7603.20	42	2791.81	11.29	5356.01	42	2597.89	11.21	4524.79	36	2879.64	12.27	5417.27	36
2 crash	2524.70	11.41	5601.17	43	2792.49	12.19	6095.56	41	2524.80	6.68	2857.62	64	2789.24	7.46	3228.54	58
<i>9 Parejas</i>																
1 flush	2390.83	18.42	14249.61	42	2617.69	20.48	17618.61	42	2508.14	8.50	6072.36	84	2709.00	9.95	8027.25	81
2 flush	2460.47	9.02	3664.66	45	2714.98	11.18	5626.29	45	2316.33	13.95	15963.75	82	2592.73	12.13	12061.56	82
1 crash	2427.10	6.63	2152.01	49	2692.82	8.79	3784.19	49	2375.29	10.90	9034.50	76	2615.57	9.00	6075.68	75
3 flush	2304.17	7.81	2869.71	47	2511.96	10.64	5211.78	46	2446.42	6.94	3896.97	81	2701.56	8.42	5675.16	80
2 crash	2439.48	12.56	6936.16	44	2700.11	10.90	5224.06	44	2432.39	5.96	2270.59	64	2691.03	7.28	3608.51	68
<i>Ancestrales</i>																
	2436.10	13.98	23456.80	120	2695.28	15.17	27846.87	121	2413.70	6.38	9310.20	229	2666.26	7.86	14227.30	230
<i>Endogámicas</i>																
	2533.73	5.50	1360.75	45	2731.67	5.30	1265.68	45	2555.50	4.36	1445.35	76	2750.24	5.30	2110.21	75

## Longitud de la sutura torácica

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush	294.54	4.39	713.48	37	317.92	5.61	1164.74	37	319.84	3.45	832.86	70	352.68	3.77	978.40	69
2 flush	314.11	4.18	786.33	45	362.02	3.90	683.75	45	306.72	3.18	889.03	88	342.98	3.47	1059.47	88
1 crash	341.06	2.94	422.60	49	376.92	3.50	600.03	49	308.65	2.32	493.94	92	342.05	2.71	674.84	92
3 flush	341.03	4.39	731.81	38	387.55	5.55	1172.20	38	339.21	3.95	812.72	52	392.50	3.21	537.39	52
2 crash	332.33	4.01	721.82	45	386.84	2.78	346.95	45	345.64	4.63	834.66	39	403.19	3.79	746.35	52
<i>3 Parejas</i>																
1 flush	286.60	5.04	887.42	35	319.29	6.55	1500.68	35	331.47	3.87	1018.46	68	353.88	3.70	929.12	68
2 flush	330.26	4.38	806.15	42	374.19	4.17	729.82	42	326.06	3.11	804.28	83	349.86	3.70	1166.00	85
1 crash	344.50	4.56	997.28	48	385.17	4.79	1100.78	48	324.70	2.88	665.23	80	363.20	3.08	756.85	80
3 flush	323.22	3.86	669.54	45	379.18	3.75	632.33	45	337.30	2.96	579.85	66	376.67	3.55	831.30	66
2 crash	328.66	3.42	515.86	44	379.65	4.49	865.66	43	342.36	3.06	701.56	75	381.14	3.28	817.06	76
<i>5 Parejas</i>																
1 flush	304.79	5.96	1173.48	33	325.73	7.18	1699.14	33	329.89	3.45	787.70	66	364.58	3.85	976.19	66
2 flush	325.80	4.66	956.12	44	356.89	4.12	745.82	44	325.95	3.00	774.47	86	365.14	3.09	820.59	86
1 crash	342.59	3.69	666.45	49	382.55	4.31	911.21	49	333.46	2.73	632.04	85	371.14	2.48	521.03	85
3 flush	347.94	3.00	423.10	47	375.43	2.58	312.38	47	348.29	2.28	405.33	78	384.64	2.46	464.10	77
2 crash	357.02	4.00	689.59	43	383.12	4.53	860.06	42	363.38	2.96	525.66	60	396.83	2.65	407.02	58
<i>7 Parejas</i>																
1 flush	337.10	4.16	728.04	42	358.03	4.68	874.90	40	348.03	3.50	806.46	66	382.02	3.65	853.35	64
2 flush	325.26	3.89	590.04	39	375.90	4.64	838.73	39	336.58	2.82	602.49	76	368.63	3.54	950.61	76
1 crash	346.15	4.11	812.68	48	394.46	4.47	957.49	48	336.19	3.47	901.37	75	377.58	3.26	776.75	73
3 flush	345.48	4.97	1038.84	42	394.29	4.82	976.70	42	356.03	4.01	579.06	36	402.42	4.60	761.91	36
2 crash	341.40	4.52	876.72	43	386.28	4.65	931.06	43	361.30	4.04	1043.23	64	401.74	4.38	1111.28	58
<i>9 Parejas</i>																
1 flush	311.05	4.49	846.24	42	338.07	4.06	690.90	42	325.54	2.54	541.34	84	358.27	2.26	415.33	81
2 flush	327.27	3.06	421.52	45	367.64	3.93	696.60	45	313.50	3.30	894.90	82	354.59	3.23	857.75	82
1 crash	332.12	3.08	464.36	49	364.86	3.34	545.08	49	313.93	2.51	478.76	76	359.59	2.71	550.33	75
3 flush	313.00	2.87	387.09	47	352.07	3.46	552.02	46	330.60	2.33	438.27	81	375.99	2.34	437.13	80
2 crash	327.95	2.81	348.37	44	379.75	4.64	948.94	44	338.33	3.78	915.56	64	383.97	3.02	620.66	68
<i>Ancestrales</i>																
	338.10	2.45	725.97	121	369.58	2.44	721.46	121	336.55	2.12	1024.95	229	374.57	2.04	959.59	230
<i>Endogámicas</i>																
	348.60	3.54	564.56	45	385.67	2.71	330.36	45	347.92	2.61	515.97	76	393.23	3.31	823.56	75

## Longitud del fémur

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush	602.00	6.66	1643.22	37	616.32	7.44	2049.28	37	629.63	4.72	1560.87	70	658.23	5.59	2155.21	69
2 flush	637.47	5.29	1257.16	45	651.31	6.58	1949.86	45	624.95	4.36	1670.46	88	649.37	5.36	2523.66	88
1 crash	691.63	5.66	1570.36	49	733.20	5.69	1584.54	49	687.87	3.51	1131.19	92	716.86	3.84	1353.40	92
3 flush	740.45	6.45	1581.50	38	753.34	7.76	2290.50	38	750.52	5.20	1405.59	52	779.94	4.77	1183.43	52
2 crash	755.44	5.85	1539.66	45	789.98	5.45	1335.43	45	770.41	5.76	1291.77	39	794.23	5.85	1781.08	52
<i>3 Parejas</i>																
1 flush	581.23	6.18	1334.59	35	609.34	9.73	3312.53	35	637.76	5.83	2312.00	68	668.32	5.83	2314.13	68
2 flush	622.95	6.27	1650.14	42	635.98	5.71	1369.19	42	637.61	3.86	1239.24	83	670.06	4.31	1578.82	85
1 crash	702.94	7.85	2954.61	48	740.17	7.60	2773.33	48	714.92	3.65	1068.30	80	738.40	3.94	1244.50	80
3 flush	723.31	4.59	949.49	45	744.13	5.79	1509.80	45	765.58	3.67	889.32	66	798.15	5.46	1964.01	66
2 crash	735.86	4.28	807.00	44	740.60	6.62	1883.86	43	766.55	3.79	1079.01	75	801.78	4.66	1650.39	76
<i>5 Parejas</i>																
1 flush	565.09	10.07	3348.59	33	577.15	10.72	3793.01	33	637.85	5.22	1795.18	66	661.36	5.22	1799.65	66
2 flush	649.23	6.47	1843.90	44	666.41	7.09	2208.71	44	610.03	5.04	2185.99	86	650.91	4.71	1908.58	86
1 crash	679.73	5.31	1380.87	49	712.27	5.17	1311.28	49	714.40	4.05	1395.15	85	743.59	4.64	1826.58	85
3 flush	716.72	4.23	839.07	47	734.89	4.36	892.97	47	744.86	4.32	1457.89	78	761.16	4.50	1562.19	77
2 crash	759.72	5.36	1236.92	43	770.12	7.01	2112.58	43	789.57	4.56	1247.57	60	807.24	5.56	1789.84	58
<i>7 Parejas</i>																
1 flush	632.43	5.32	1190.69	42	643.75	5.92	1400.86	40	693.38	4.36	1254.42	66	730.69	5.39	1858.35	64
2 flush	666.26	7.19	2015.09	39	666.56	4.41	758.83	39	646.54	4.63	1626.36	76	669.64	4.23	1362.87	76
1 crash	715.92	5.01	1205.31	48	740.58	6.84	2246.76	48	729.83	5.69	2424.09	75	752.42	5.05	1861.94	73
3 flush	772.31	4.77	954.07	42	782.33	5.08	1083.74	42	782.67	6.54	1539.20	36	790.72	6.03	1309.41	36
2 crash	751.81	5.70	1395.11	43	774.05	6.41	1768.47	43	798.77	4.26	1163.90	64	819.26	4.98	1440.34	58
<i>9 Parejas</i>																
1 flush	600.38	6.70	1886.88	42	620.79	7.99	2682.76	42	633.08	3.59	1080.20	84	658.65	4.15	1394.00	81
2 flush	658.00	4.92	1089.27	45	666.09	6.66	1993.17	45	617.87	4.19	1438.54	82	650.39	4.31	1522.41	82
1 crash	689.06	4.74	1102.81	49	718.57	5.93	1723.54	49	696.33	4.98	1882.09	76	744.28	3.73	1045.53	75
3 flush	684.06	5.72	1535.41	47	684.80	5.43	1357.63	46	733.51	3.81	1174.40	81	755.56	5.13	2103.74	80
2 crash	730.59	5.41	1289.74	44	758.07	5.72	1440.53	44	753.02	3.94	995.44	64	775.06	4.28	1245.22	68
<i>Ancestrales</i>																
	668.52	5.33	3439.12	121	682.51	5.71	3911.97	120	675.10	4.00	3660.23	229	700.89	4.17	3995.71	230
<i>Endogámicas</i>																
	782.96	5.96	1600.00	45	804.40	4.79	1032.29	45	801.00	3.28	818.32	76	811.33	4.80	1729.58	75

## Número de quetas

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush																
2 flush	14.33	.26	2.95	45	16.53	.27	3.39	45	14.22	.19	3.21	88	15.88	.16	2.32	88
1 crash	14.02	.44	9.31	49	16.59	.39	7.58	49	14.65	.19	3.28	92	16.80	.17	2.56	91
3 flush	12.45	.66	16.42	38	14.39	.54	11.06	38	13.83	.51	13.48	52	13.63	.54	15.37	52
2 crash	13.70	.47	9.89	44	15.89	.45	8.94	44	8.13	.71	19.69	39	11.17	.82	35.36	52
<i>3 Parejas</i>																
1 flush																
2 flush	14.38	.24	2.44	42	16.33	.19	1.54	42	14.17	.14	1.70	83	15.74	.15	2.03	85
1 crash	15.42	.25	3.01	48	17.21	.25	2.93	48	14.99	.20	3.20	80	16.75	.15	1.89	80
3 flush	15.29	.23	2.35	45	16.89	.21	1.92	45	14.83	.18	2.23	66	16.27	.14	1.31	66
2 crash	14.73	.24	2.44	44	16.58	.19	1.53	43	14.75	.16	2.00	75	16.54	.16	2.07	76
<i>5 Parejas</i>																
1 flush																
2 flush	16.23	.27	3.20	44	17.73	.23	2.34	44	15.80	.23	4.68	86	18.26	.21	3.67	86
1 crash	16.71	.29	4.12	49	18.31	.23	2.51	49	15.99	.18	2.68	85	17.94	.16	2.27	85
3 flush	17.43	.28	3.73	47	18.38	.21	2.11	47	16.88	.18	2.62	78	18.44	.18	2.62	77
2 crash	17.71	.27	3.01	41	19.00	.29	3.62	43	18.00	.21	2.52	59	19.19	.21	2.58	58
<i>7 Parejas</i>																
1 flush																
2 flush	16.21	.29	3.27	39	18.10	.27	2.94	39	16.51	.18	2.57	76	17.80	.21	3.49	76
1 crash	16.46	.24	2.76	48	19.08	.22	2.29	48	16.15	.20	2.94	75	17.92	.21	3.10	73
3 flush	16.60	.20	1.71	42	18.36	.27	3.16	42	16.94	.25	2.28	36	18.75	.29	2.99	36
2 crash	16.26	.22	2.10	42	17.84	.29	3.57	43	16.52	.19	2.32	63	17.71	.20	2.28	58
<i>9 Parejas</i>																
1 flush																
2 flush	15.22	.25	2.90	45	17.80	.30	4.12	45	15.11	.19	2.86	82	17.37	.22	4.06	82
1 crash	16.61	.25	3.08	49	18.84	.21	2.22	49	16.20	.20	2.91	76	18.28	.20	3.10	75
3 flush	15.80	.25	2.96	46	16.96	.20	1.86	46	16.75	.20	3.21	81	18.62	.18	2.67	80
2 crash	17.23	.22	2.04	43	19.41	.28	3.36	44	18.10	.22	3.02	63	19.51	.28	5.18	68
<i>Ancestrales</i>																
	15.21	.17	3.12	113	17.16	.17	3.26	115	16.00	.11	2.81	228	17.05	.10	2.52	230
<i>Endogámicas</i>																
	6.14	.20	1.74	43	16.87	.16	1.21	45	16.20	.18	2.43	76	16.52	.16	1.87	75

## ORIGEN POBLACIONAL MICHOACAN

### Anchura de la cabeza

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush	830.30	5.10	1117.26	43	859.24	5.93	1582.73	45	912.50	4.11	1518.19	90	949.81	5.20	2430.45	90
2 flush	894.67	5.44	1271.32	43	906.28	6.80	1985.54	43	891.53	5.74	2439.46	74	929.32	5.72	2419.59	74
1 crash	891.53	4.36	893.38	47	931.65	4.41	931.85	48	873.27	4.89	1503.85	63	926.58	5.24	1757.23	64
3 flush	920.22	2.84	322.08	40	964.57	3.06	375.38	40	899.51	6.07	1362.48	37	943.05	5.84	1294.05	38
2 crash	928.88	3.28	517.64	48	972.60	3.59	617.05	48	896.73	5.02	1285.00	51	949.37	6.01	1372.35	38
<i>3 Parejas</i>																
1 flush	792.08	6.54	1708.48	40	813.95	8.12	2636.87	40	906.79	3.71	1045.56	76	947.78	3.86	1134.12	76
2 flush	855.20	7.20	2124.56	41	895.88	7.69	2422.46	41	850.94	6.80	3602.55	78	880.53	7.34	4196.82	78
1 crash	877.81	5.15	1273.35	48	934.31	6.34	1927.75	48	864.53	4.67	1703.45	78	916.90	5.70	2537.94	78
3 flush	889.40	3.62	551.08	42	919.81	3.81	609.23	42	904.39	3.35	492.61	44	955.66	4.41	854.09	44
2 crash	901.45	4.39	847.23	44	954.64	3.56	557.21	44	904.05	2.50	501.16	80	965.15	2.63	554.94	80
<i>5 Parejas</i>																
1 flush	849.05	5.37	1154.92	40	894.02	5.17	1071.10	40	907.39	4.58	1341.29	64	960.14	5.37	1843.71	64
2 flush	855.00	5.61	1132.34	36	896.39	6.47	1508.24	36	870.61	3.89	966.05	64	920.59	6.15	2417.39	64
1 crash	897.87	3.32	528.41	48	924.25	6.18	1835.94	48	866.93	4.61	1570.72	74	919.30	4.07	1228.35	74
3 flush	904.21	3.15	426.12	43	949.88	3.27	459.49	43	867.55	8.82	1713.02	22	924.77	8.19	1473.99	22
2 crash	912.78	3.27	396.29	37	963.24	3.35	415.52	37	905.04	3.41	788.67	68	966.76	2.64	472.45	68
<i>7 Parejas</i>																
1 flush	821.66	5.57	1273.28	41	845.02	5.63	1300.02	41	914.76	3.72	998.01	72	950.01	4.58	1507.17	72
2 flush	880.98	4.66	978.29	45	915.04	4.92	1088.32	45	865.96	4.15	1308.89	76	907.24	4.34	1432.45	76
1 crash	912.33	3.39	562.22	49	949.96	3.32	541.54	49	881.18	3.81	1059.84	73	933.55	3.32	781.91	71
3 flush	895.82	3.18	394.94	39	921.03	4.83	910.08	39	901.87	5.01	955.63	38	941.03	5.39	1104.89	38
2 crash	914.05	3.11	376.47	39	947.13	2.73	297.70	40	909.73	2.33	417.12	77	950.13	2.53	485.37	76
<i>9 Parejas</i>																
1 flush	828.92	5.60	1162.30	37	860.22	6.67	1648.40	37	863.40	3.27	799.84	75	898.14	3.49	924.02	76
2 flush	826.33	6.04	1569.32	43	872.05	5.17	1151.19	43	855.41	3.67	1145.84	85	898.15	3.67	1172.15	87
1 crash	880.15	4.10	791.78	47	913.96	4.28	859.74	47	873.96	3.41	580.04	50	904.26	4.98	1240.11	50
3 flush	889.03	3.24	398.19	38	913.71	4.74	852.70	38	889.92	3.63	526.89	40	938.95	4.45	791.33	40
2 crash	899.59	2.90	327.88	39	943.69	3.22	404.69	39	877.40	2.81	617.80	78	927.90	2.47	476.20	78
<i>Ancestrales</i>																
	903.80	3.16	1257.07	126	941.03	3.70	1754.52	128	898.44	2.83	1933.26	242	943.14	3.19	2460.09	241
<i>Endogámicas</i>																
	924.05	2.61	292.95	43	981.44	2.36	240.25	43	918.76	2.01	330.53	82	963.64	2.38	459.76	81



## Distancia entre ojos

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush	349.42	3.87	645.15	43	374.89	3.61	587.96	45	445.10	2.34	492.59	90	462.70	2.79	701.25	90
2 flush	406.74	3.66	574.53	43	420.44	3.84	634.40	43	416.30	2.96	647.47	74	437.96	3.11	717.74	74
1 crash	426.02	2.59	314.85	47	447.08	2.90	404.89	48	413.24	2.85	511.83	63	443.27	3.09	612.83	64
3 flush	444.10	2.72	295.68	40	470.93	2.94	346.33	40	438.14	4.13	630.73	37	467.66	4.25	687.10	38
2 crash	445.08	2.83	383.23	48	474.06	3.33	530.83	48	431.59	3.36	577.41	51	460.87	3.69	518.60	38
<i>3 Parejas</i>																
1 flush	336.35	4.51	813.98	40	352.50	4.30	741.23	40	386.03	2.85	616.24	76	420.01	2.52	481.69	76
2 flush	408.15	3.85	608.08	41	430.88	4.23	733.31	41	402.45	3.13	763.26	78	425.74	3.91	1192.79	78
1 crash	424.77	3.25	507.84	48	463.17	3.90	728.44	48	415.05	2.46	472.75	78	450.38	3.13	764.29	78
3 flush	439.19	2.61	285.72	42	460.07	2.73	312.21	42	457.02	2.95	382.63	44	492.41	3.50	539.50	44
2 crash	450.43	2.49	272.86	44	482.07	2.70	320.02	44	438.56	1.74	241.29	80	478.43	2.55	520.68	80
<i>5 Parejas</i>																
1 flush	374.35	3.89	604.18	40	407.70	3.66	536.42	40	399.58	2.48	393.93	64	427.34	2.30	337.18	64
2 flush	404.17	2.99	322.77	36	425.75	3.38	411.16	36	413.48	2.65	449.14	64	444.78	3.73	889.35	64
1 crash	421.73	1.94	180.71	48	445.81	3.32	530.28	48	404.27	2.06	314.91	74	435.05	2.17	348.93	74
3 flush	429.65	2.16	200.76	43	456.53	2.23	213.92	43	415.77	4.94	536.47	22	457.09	3.86	327.32	22
2 crash	440.57	2.60	249.42	37	469.95	2.98	327.89	37	435.68	2.11	302.10	68	478.63	2.94	587.97	68
<i>7 Parejas</i>																
1 flush	361.66	3.47	492.68	41	377.17	3.25	433.80	41	450.17	2.14	331.10	72	468.92	2.58	479.74	72
2 flush	419.11	3.29	488.37	45	439.33	2.98	399.64	45	414.72	2.31	405.72	76	437.88	2.67	541.63	76
1 crash	446.06	2.86	402.02	49	466.78	2.59	327.89	49	431.66	2.69	530.03	73	462.41	2.18	338.93	71
3 flush	443.95	2.36	216.84	39	462.13	3.11	376.80	39	456.66	3.55	480.07	38	478.89	3.88	571.39	38
2 crash	455.38	2.59	262.40	39	476.20	2.78	309.81	40	454.12	1.81	251.97	77	480.75	1.82	252.86	76
<i>9 Parejas</i>																
1 flush	401.46	3.12	360.03	37	415.30	3.76	522.16	37	419.68	1.92	275.82	75	434.29	1.77	237.60	76
2 flush	388.91	3.15	425.85	43	411.42	2.83	343.58	43	409.51	2.29	447.40	85	431.40	2.38	492.34	87
1 crash	423.89	2.74	352.10	47	439.94	3.08	445.84	47	415.76	2.41	290.19	50	435.66	2.74	374.60	50
3 flush	431.05	3.53	474.65	38	448.39	3.06	355.49	38	443.68	3.33	444.79	40	466.75	3.01	362.45	40
2 crash	438.13	2.23	193.33	39	466.97	2.65	273.39	39	427.28	2.34	426.62	78	456.90	2.24	390.77	78
<i>Ancestrales</i>																
	422.78	2.11	559.53	126	441.87	2.59	861.83	128	416.36	1.68	684.26	242	444.83	1.90	866.99	241
<i>Endogámicas</i>																
	440.23	2.53	274.33	43	471.33	3.38	491.75	43	432.39	1.67	228.66	82	464.60	1.90	293.44	81

## Anchura del escutelo

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush	318.49	2.45	257.16	43	347.71	3.38	515.26	45	356.93	2.40	518.67	90	391.30	3.04	830.01	90
2 flush	354.21	3.81	624.69	43	373.30	4.28	789.22	43	352.64	3.24	779.17	74	390.38	3.05	688.46	74
1 crash	356.74	2.38	266.54	47	396.00	2.66	338.68	48	348.84	2.40	363.23	63	393.00	2.59	428.13	64
3 flush	369.00	2.10	176.00	40	410.08	3.12	390.43	40	363.68	2.62	253.45	37	402.58	3.37	432.30	38
2 crash	374.50	2.36	266.51	48	410.98	2.34	261.77	48	357.98	2.84	411.98	51	398.55	3.62	498.74	38
<i>3 Parejas</i>																
1 flush	304.23	3.37	455.36	40	329.20	4.42	780.93	40	359.72	2.62	520.34	76	398.83	2.67	540.78	76
2 flush	343.10	3.73	570.54	41	381.15	4.12	697.28	41	343.01	3.01	708.40	78	372.54	3.78	1113.00	78
1 crash	353.96	2.53	307.70	48	392.44	3.09	457.49	48	345.86	2.66	550.77	78	387.13	3.13	764.11	78
3 flush	356.95	2.18	200.10	42	384.52	2.66	297.08	42	361.89	2.09	192.48	44	406.07	2.68	316.44	44
2 crash	365.77	2.53	282.60	44	412.23	3.75	617.67	44	363.43	1.48	175.34	80	409.88	2.01	324.39	80
<i>5 Parejas</i>																
1 flush	316.25	3.79	575.73	40	356.60	4.38	767.12	40	353.77	2.31	342.79	64	403.31	2.93	547.58	64
2 flush	348.83	3.60	466.20	36	382.44	4.99	895.23	36	354.83	2.66	454.14	64	393.61	3.32	706.43	64
1 crash	368.75	1.93	178.02	48	402.56	2.48	294.68	48	363.19	2.78	571.58	74	403.59	2.09	322.87	74
3 flush	369.53	2.28	224.25	43	409.28	2.60	290.68	43	359.82	4.18	383.58	22	411.18	3.93	339.39	22
2 crash	367.70	2.33	201.66	37	413.81	2.71	270.94	37	368.01	2.00	271.03	68	413.38	1.94	256.18	68
<i>7 Parejas</i>																
1 flush	310.49	2.80	322.26	41	337.63	2.83	328.39	41	358.57	2.03	295.74	72	386.62	2.07	309.11	72
2 flush	350.09	3.19	458.22	45	379.11	3.40	518.92	45	340.28	2.34	414.50	76	376.20	2.32	409.44	76
1 crash	373.73	1.92	181.49	49	407.92	2.21	240.16	49	353.62	2.18	345.93	73	402.00	1.99	280.91	71
3 flush	361.08	2.15	180.23	39	390.92	2.43	229.97	39	364.79	2.64	265.20	38	402.21	3.34	424.33	38
2 crash	364.23	2.39	223.45	39	396.37	1.99	158.55	40	362.86	1.67	215.39	77	402.89	1.68	213.96	76
<i>9 Parejas</i>																
1 flush	322.89	2.86	302.43	37	355.14	3.73	515.12	37	338.20	2.34	409.76	75	377.08	2.07	327.06	76
2 flush	330.88	3.08	408.49	43	371.42	2.77	331.11	43	347.36	2.69	617.31	85	387.09	2.65	612.90	87
1 crash	362.79	2.80	368.43	47	404.47	3.22	487.34	47	356.78	2.84	402.54	50	399.08	2.82	396.77	50
3 flush	366.03	2.73	283.00	38	397.47	3.12	370.31	38	362.40	3.94	622.35	40	413.13	2.95	347.14	40
2 crash	369.82	2.08	168.94	39	417.44	2.19	187.52	39	353.86	1.86	269.21	78	398.95	2.01	316.39	78
<i>Ancestrales</i>																
	356.50	2.38	713.61	126	391.36	2.50	798.50	128	355.19	1.83	813.34	242	396.49	2.03	990.35	241
<i>Endogámicas</i>																
	380.37	2.66	304.33	43	420.72	2.15	198.63	43	371.77	1.54	194.35	82	417.62	1.67	225.61	81

## Longitud del escudo

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush	602.42	5.28	1199.68	43	660.60	5.40	1312.29	45	675.29	3.64	1190.52	90	738.84	5.07	2314.87	90
2 flush	626.81	8.39	3023.54	43	668.77	6.65	1900.80	43	641.66	5.00	1852.99	74	729.73	5.65	2359.54	74
1 crash	658.81	4.69	1033.72	47	714.48	4.68	1050.64	48	629.68	4.87	1492.54	63	720.53	4.32	1196.16	64
3 flush	653.38	4.59	843.01	40	739.97	3.62	525.51	40	646.46	5.10	960.59	37	735.92	6.36	1539.16	38
2 crash	661.21	4.86	1133.74	48	740.88	3.60	621.22	48	656.31	4.29	937.58	51	738.13	5.37	1094.17	38
<i>3 Parejas</i>																
1 flush	601.03	6.08	1478.44	40	658.18	6.76	1829.89	40	703.45	4.23	1357.50	76	778.50	3.45	903.24	76
2 flush	646.85	5.92	1438.43	41	731.76	6.62	1797.89	41	643.29	6.71	3516.08	78	719.69	7.30	4155.54	78
1 crash	668.10	4.89	1149.71	48	757.88	6.03	1746.37	48	660.26	5.13	2050.17	78	742.86	5.14	2062.95	78
3 flush	672.86	5.73	1379.15	42	746.64	4.23	750.04	42	686.91	5.21	1194.18	44	778.02	4.82	1023.28	44
2 crash	677.61	4.87	1042.34	44	768.34	4.19	771.67	44	681.20	3.65	1063.25	80	777.04	3.15	795.20	80
<i>5 Parejas</i>																
1 flush	631.33	4.60	844.58	40	725.23	5.72	1310.54	40	692.14	5.10	1664.12	64	784.91	5.56	1978.12	64
2 flush	627.00	6.57	1555.37	36	717.64	7.73	2148.64	36	659.48	4.71	1420.29	64	743.36	6.17	2440.01	64
1 crash	663.56	3.15	474.89	48	745.75	4.56	996.32	48	652.49	4.04	1206.23	74	742.32	4.43	1450.74	74
3 flush	681.02	4.84	1008.69	43	768.23	3.96	672.75	43	659.14	8.66	1649.55	22	756.00	7.89	1370.67	22
2 crash	675.22	5.05	945.40	37	767.51	3.58	473.37	37	664.09	4.10	1143.22	68	768.47	3.17	683.24	68
<i>7 Parejas</i>																
1 flush	612.37	5.75	1354.74	41	673.02	5.38	1185.87	41	692.54	3.64	956.51	72	765.53	4.83	1681.49	72
2 flush	656.49	7.09	2259.16	45	737.96	6.15	1701.86	45	644.33	4.11	1283.42	76	730.42	4.87	1804.46	76
1 crash	703.71	3.95	765.71	49	775.04	4.23	876.08	49	681.68	3.95	1141.36	73	770.31	3.63	934.22	71
3 flush	671.15	4.75	880.29	39	746.95	5.60	1221.31	39	682.29	6.47	1589.24	38	769.32	6.01	1372.01	38
2 crash	680.67	3.82	569.28	39	757.33	3.73	555.81	40	693.83	2.78	596.09	77	784.45	3.16	756.89	76
<i>9 Parejas</i>																
1 flush	636.35	4.89	885.01	37	702.76	7.59	2129.41	37	666.83	4.26	1363.36	75	739.41	4.39	1463.42	76
2 flush	616.26	5.19	1159.19	43	702.63	6.19	1647.00	43	646.01	3.53	1058.99	85	726.89	3.95	1356.52	87
1 crash	693.26	3.92	720.93	47	744.70	4.66	1020.30	47	672.74	4.44	985.75	50	741.54	5.70	1622.82	50
3 flush	688.61	5.50	1147.43	38	752.84	5.35	1086.19	38	691.53	5.94	1410.82	40	780.30	4.31	743.60	40
2 crash	682.44	6.86	1832.99	39	767.10	4.65	844.04	39	669.38	3.69	1060.03	78	764.58	3.83	1144.69	78
<i>Ancestrales</i>																
	664.55	3.80	1820.35	126	744.76	3.94	1986.18	128	673.83	2.75	1833.02	242	756.06	3.30	2616.99	241
<i>Endogámicas</i>																
	694.30	6.96	2084.41	43	781.70	4.81	995.69	43	689.63	3.65	1095.35	82	776.51	3.34	901.20	81



## Longitud del escutelo

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush	260.47	2.75	325.78	43	282.13	1.97	175.21	45	291.97	1.68	254.57	90	317.37	2.11	401.97	90
2 flush	282.12	2.56	280.87	43	295.77	3.06	402.80	43	286.07	2.30	390.75	74	313.34	2.49	457.38	74
1 crash	286.11	1.70	135.92	47	318.17	1.93	179.67	48	281.56	2.25	319.51	63	313.81	2.05	268.92	64
3 flush	294.07	1.88	140.74	40	323.98	1.22	59.46	40	285.70	2.42	217.10	37	318.97	2.74	285.81	38
2 crash	297.04	2.00	191.87	48	328.46	2.10	210.72	48	293.31	1.81	166.18	51	321.79	2.86	310.98	38
<i>3 Parejas</i>																
1 flush	243.25	3.37	453.88	40	259.52	3.07	376.77	40	286.63	2.07	325.46	76	315.29	1.94	284.85	76
2 flush	270.71	2.49	254.66	41	292.39	2.26	209.09	41	272.63	2.48	481.56	78	289.21	2.94	673.31	78
1 crash	279.27	2.60	324.84	48	312.56	2.82	381.19	48	268.40	1.87	273.98	78	299.65	2.03	322.41	78
3 flush	276.74	2.00	167.61	42	302.05	1.70	121.56	42	285.61	2.23	218.52	44	316.84	2.05	185.76	44
2 crash	284.64	2.11	195.63	44	318.14	1.86	151.56	44	290.76	1.73	238.59	80	324.40	1.51	182.62	80
<i>5 Parejas</i>																
1 flush	259.75	2.17	187.88	40	284.05	2.96	349.74	40	286.88	1.84	215.79	64	318.23	2.12	287.17	64
2 flush	277.50	2.57	237.40	36	300.53	3.33	399.23	36	277.23	1.97	248.40	64	305.38	2.24	320.17	64
1 crash	280.90	1.59	120.90	48	311.67	1.84	162.78	48	273.73	1.75	226.72	74	304.30	1.56	180.51	74
3 flush	277.35	1.35	78.52	43	304.26	1.60	109.72	43	271.14	3.71	302.60	22	306.50	2.53	140.36	22
2 crash	286.43	2.30	196.09	37	318.03	1.54	87.19	37	287.31	1.49	150.66	68	318.25	1.89	242.31	68
<i>7 Parejas</i>																
1 flush	253.63	2.19	196.04	41	279.02	2.30	217.02	41	289.29	1.46	154.27	72	310.79	1.75	219.27	72
2 flush	279.22	2.14	206.72	45	304.96	2.49	278.77	45	272.91	1.74	231.04	76	301.08	1.97	295.43	76
1 crash	292.14	1.81	160.50	49	316.02	1.71	142.48	49	279.99	1.78	231.04	73	313.23	1.73	213.06	71
3 flush	281.44	1.76	120.73	39	304.10	2.12	174.57	39	281.68	2.02	154.44	38	308.39	2.26	194.03	38
2 crash	291.51	1.73	117.20	39	315.48	1.60	102.67	40	289.74	1.49	170.80	77	318.00	1.64	203.52	76
<i>9 Parejas</i>																
1 flush	259.51	2.07	158.48	37	277.00	2.59	248.56	37	273.53	1.72	221.23	75	298.84	1.71	222.45	76
2 flush	274.49	2.51	270.78	43	303.72	3.17	431.49	43	284.16	1.72	252.90	85	310.99	1.92	320.78	87
1 crash	287.40	2.15	216.46	47	318.11	2.23	233.27	47	286.50	1.70	144.66	50	312.58	1.96	192.94	50
3 flush	291.37	2.09	165.32	38	315.37	1.74	115.32	38	290.43	2.49	247.79	40	322.03	3.07	376.69	40
2 crash	300.85	1.31	67.40	39	326.54	1.94	146.62	39	290.60	1.48	170.97	78	326.21	1.33	137.52	78
<i>Ancestrales</i>																
	279.03	1.43	259.25	126	302.96	1.68	361.09	128	275.73	1.32	421.19	242	302.64	1.40	475.15	241
<i>Endogámicas</i>																
	289.02	1.98	168.45	43	319.88	1.93	159.96	43	289.79	1.02	84.68	82	320.16	1.38	154.99	81

## Anchura del ala

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush	893.63	6.43	1777.57	43	947.31	7.91	2812.45	45	984.36	4.53	1845.67	90	1052.86	5.84	3070.15	90
2 flush	946.74	6.17	1637.19	43	982.09	8.45	3068.51	43	954.89	5.95	2618.48	74	1027.41			
1 crash	955.60	4.74	1053.77	47	1033.83	5.82	1628.44	48	942.00	5.41	1845.77	63	1016.23	5.60	2007.58	64
3 flush	983.47	2.76	304.00	40	1058.10	4.32	744.81	40	971.76	6.09	1371.02	37	1046.87	4.71	842.06	38
2 crash	995.06	5.62	1518.06	48	1082.58	4.88	1143.74	48	976.59	4.73	1140.69	51	1063.53	6.34	1526.85	38
<i>3 Parejas</i>																
1 flush	847.95	8.01	2566.36	40	893.82	8.63	2982.25	40	962.82	3.16	757.73	76	1044.75	4.08	1263.26	76
2 flush	921.83	7.41	2251.45	41	991.73	7.79	2488.20	41	905.81	6.70	3501.53	78	975.69	7.07	3897.98	78
1 crash	943.54	4.72	1070.38	48	1033.37	6.40	1964.20	48	918.86	5.06	1996.69	78	1007.74	5.89	2704.61	78
3 flush	955.19	7.72	2500.40	42	1014.88	4.78	958.11	42	958.86	3.99	699.56	44	1046.18	5.08	1133.64	44
2 crash	971.84	5.06	1127.21	44	1059.66	5.67	1414.51	44	976.93	3.36	900.70	80	1074.81	3.78	1143.83	80
<i>5 Parejas</i>																
1 flush	890.33	6.05	1462.33	40	966.07	8.09	2614.94	40	970.03	4.76	1450.63	64	1074.09	5.20	1729.13	64
2 flush	909.64	7.15	1838.35	36	981.39	7.84	2213.33	36	915.98	4.09	1070.84	64	1009.77	6.54	2733.23	64
1 crash	939.71	3.08	455.27	48	1015.52	4.19	842.17	48	922.51	4.70	1634.64	74	1012.08	4.47	1478.13	74
3 flush	950.95	3.39	493.19	43	1027.58	4.16	744.30	43	914.77	12.02	3180.18	22	1021.36	8.17	1470.05	22
2 crash	954.30	4.91	893.27	37	1048.86	5.72	1179.44	36	949.04	4.65	1473.48	68	1049.32	4.67	1479.95	68
<i>7 Parejas</i>																
1 flush	913.85	6.48	1721.88	41	950.51	6.24	1596.31	41	1003.01	3.69	979.00	72	1058.62	4.61	1530.83	72
2 flush	948.87	6.77	2064.07	45	1013.78	6.56	1939.40	45	937.63	3.85	1124.08	76	1001.09	4.76	1722.86	76
1 crash	986.27	3.93	755.99	49	1058.80	4.26	890.67	49	959.11	4.09	1222.63	73	1045.00	3.73	985.20	71
3 flush	956.49	4.72	870.10	39	1025.79	5.45	1130.71	38	987.05	5.63	1202.38	38	1055.89	6.10	1411.72	38
2 crash	992.64	3.51	481.50	39	1064.29	4.85	893.67	38	987.42	2.62	527.48	77	1062.81	3.08	702.21	74
<i>9 Parejas</i>																
1 flush	911.70	4.93	899.66	37	940.19	7.85	2280.44	37	938.97	4.80	1724.51	75	996.43	4.41	1474.94	76
2 flush	899.79	7.30	2291.36	43	965.81	7.51	2422.63	43	917.81	3.86	1268.96	85	987.74	4.50	1762.99	87
1 crash	954.38	3.63	618.37	47	1019.43	4.59	988.99	47	952.44	4.31	927.03	50	1023.92	5.36	1438.61	50
3 flush	969.21	5.10	988.98	38	1038.32	4.96	934.33	38	972.50	4.30	740.62	40	1049.92	5.34	1142.17	40
2 crash	972.79	4.47	778.27	39	1051.05	3.81	552.27	38	954.35	3.76	1101.14	78	1037.40	3.94	1209.67	78
<i>Ancestrales</i>																
	975.86	5.15	3319.85	125	1040.36	5.35	3637.49	127	956.15	3.42	2838.15	242	1042.50	3.85	3567.11	241
<i>Endogámicas</i>																
	1012.81	3.42	504.39	43	1097.72	5.23	1174.02	43	1006.98	2.65	577.78	82	1101.16	3.03	742.21	81

## Longitud del ala

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush	2239.53	11.27	5460.68	43	2420.91	16.58	12377.31	45	2504.33	10.15	9263.17	90	2692.88	14.32	18468.47	90
2 flush	2371.09	19.05	15604.99	43	2507.56	19.86	16954.87	43	2395.82	15.64	18107.16	74	2615.31	15.03	16712.63	74
1 crash	2404.26	9.15	3935.59	47	2629.19	12.12	7048.96	48	2365.05	11.46	8273.53	63	2594.67	13.73	12064.41	64
3 flush	2489.38	7.44	2212.86	40	2743.60	5.69	1296.35	40	2454.35	10.62	4171.23	37	2690.34	14.18	7636.88	38
2 crash	2517.19	8.97	3857.86	48	2769.69	10.94	5745.92	48	2452.96	11.37	6594.20	51	2682.79	16.91	10861.68	38
<i>3 Parejas</i>																
1 flush	2236.52	14.24	8111.85	40	2388.88	17.57	12346.37	40	2547.83	6.98	3702.06	76	2774.13	9.79	7287.42	76
2 flush	2384.95	16.23	10797.40	41	2610.41	19.91	16245.95	41	2322.08	16.08	20169.94	78	2517.65	18.73	27352.39	78
1 crash	2441.73	11.36	6195.86	48	2709.38	15.92	12158.49	48	2384.46	11.20	9791.32	78	2632.90	14.29	15929.96	78
3 flush	2459.21	8.84	3278.42	42	2665.95	9.62	3885.85	42	2496.41	8.89	3475.08	44	2748.57	12.02	6352.30	44
2 crash	2518.93	9.58	4041.27	44	2778.61	11.19	5511.87	44	2480.65	6.33	3210.51	80	2753.06	6.05	2932.36	80
<i>5 Parejas</i>																
1 flush	2265.42	19.05	14514.15	40	2508.97	20.90	17469.31	40	2522.52	10.38	6895.81	64	2792.98	14.48	13413.09	64
2 flush	2323.56	17.79	11395.17	36	2570.50	23.25	19458.43	36	2361.22	10.49	7036.55	64	2621.41	15.07	14538.50	64
1 crash	2415.38	7.87	2969.98	48	2665.31	11.25	6076.77	48	2368.76	10.62	8341.53	74	2634.07	12.24	11077.71	74
3 flush	2452.09	8.15	2854.18	43	2713.07	10.41	4658.73	43	2406.73	22.94	11579.64	22	2731.18	17.85	7011.39	22
2 crash	2463.00	9.91	3637.06	37	2764.00	8.25	2448.06	36	2443.41	8.93	5426.66	68	2748.63	9.28	5857.85	68
<i>7 Parejas</i>																
1 flush	2297.63	14.40	8506.29	41	2468.07	11.52	5441.22	41	2546.43	8.96	5774.30	72	2738.79	11.99	10351.55	72
2 flush	2389.96	11.81	6281.54	45	2614.00	14.12	8968.27	45	2359.45	8.12	5011.00	76	2573.59	11.27	9654.48	76
1 crash	2509.33	7.56	2800.27	49	2759.55	8.73	3734.09	49	2463.67	9.10	6044.14	73	2717.44	9.93	6996.22	71
3 flush	2427.18	10.61	4391.99	39	2633.82	13.66	7089.40	38	2496.18	11.15	4727.83	38	2722.84	15.87	9575.00	38
2 crash	2517.51	8.94	3119.62	39	2744.60	9.79	3837.02	40	2477.65	6.89	3660.41	77	2716.19	8.37	5183.63	74
<i>9 Parejas</i>																
1 flush	2348.84	13.16	6408.03	37	2508.57	19.04	13408.03	37	2435.01	9.33	6529.77	75	2621.18	10.03	7644.34	76
2 flush	2301.81	15.78	10713.39	43	2535.37	15.32	10086.00	43	2357.51	9.09	7022.51	85	2569.94	10.19	9038.50	87
1 crash	2419.02	10.19	4883.76	47	2634.43	9.58	4311.12	47	2419.62	8.25	3407.06	50	2617.58	13.47	9068.33	50
3 flush	2490.37	11.65	5155.81	38	2702.71	12.70	6128.05	38	2494.95	12.79	6540.56	40	2757.80	10.96	4808.57	40
2 crash	2483.36	10.42	4237.29	39	2741.32	7.97	2416.71	38	2438.19	6.87	3677.59	78	2691.74	7.05	3880.40	78
<i>Ancestrales</i>																
	2433.91	14.48	26406.02	126	2647.43	15.29	29699.26	127	2398.21	7.46	13457.36	242	2642.49	8.52	17512.44	241
<i>Endogámicas</i>																
	2537.53	8.30	2962.73	43	2802.52	11.24	5309.33	42	2507.33	5.78	2740.27	82	2761.88	7.33	4356.96	81

## Longitud de la sutura torácica

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush	299.42	3.07	404.53	43	322.11	3.39	518.24	45	323.27	2.69	653.52	90	360.56	2.77	690.90	90
2 flush	324.02	4.51	872.79	43	349.19	3.86	640.30	43	328.55	3.59	951.57	74	360.84	3.60	959.26	74
1 crash	325.74	2.86	383.63	47	367.54	3.63	632.08	48	319.00	2.46	381.42	63	362.36	3.16	637.28	64
3 flush	348.60	3.58	512.19	40	387.70	3.19	405.86	40	343.14	4.20	652.62	37	383.08	3.75	533.48	38
2 crash	351.40	3.87	720.41	48	391.54	3.84	708.68	48	342.08	3.14	504.43	51	374.74	5.24	1041.44	38
<i>3 Parejas</i>																
1 flush	282.20	4.87	946.98	40	307.30	5.86	1372.42	40	330.59	3.85	1125.76	76	357.28	3.74	1061.38	76
2 flush	322.41	3.96	642.15	41	355.76	5.02	1032.09	41	322.47	4.18	1363.73	78	343.60	3.71	1076.06	78
1 crash	329.02	3.21	495.64	48	365.94	4.42	939.59	48	327.00	2.57	516.78	78	361.82	3.36	879.11	78
3 flush	345.12	3.62	549.86	42	382.14	3.99	670.22	42	344.39	3.97	692.89	44	386.77	3.81	638.92	44
2 crash	354.39	3.27	469.45	44	402.73	3.54	552.53	44	355.67	2.68	573.46	80	398.91	3.01	725.95	80
<i>5 Parejas</i>																
1 flush	299.73	4.01	642.31	40	332.10	4.05	655.48	40	323.81	3.06	598.44	64	369.47	3.26	681.65	64
2 flush	323.06	3.85	534.74	36	358.00	3.95	561.14	36	319.03	2.60	431.90	64	355.14	4.17	1110.38	64
1 crash	323.06	2.56	313.97	48	364.77	3.73	669.46	48	313.55	2.69	536.33	74	353.35	3.26	787.63	74
3 flush	332.26	3.21	442.86	43	379.91	2.52	274.09	43	324.73	6.11	822.02	22	374.95	4.97	542.52	22
2 crash	340.70	3.27	396.10	37	395.86	3.24	389.12	37	348.26	2.94	588.59	68	390.57	2.69	490.61	68
<i>7 Parejas</i>																
1 flush	307.39	4.11	691.64	41	329.27	3.34	458.40	41	338.40	2.50	450.13	72	363.10	2.93	616.88	72
2 flush	338.11	3.91	688.60	45	366.73	4.18	786.70	45	329.79	2.27	392.20	76	357.86	3.83	1113.41	76
1 crash	349.65	2.64	340.69	49	377.20	4.00	782.29	49	338.96	2.82	579.82	73	374.34	3.37	805.06	71
3 flush	345.79	3.73	542.85	39	384.08	3.01	353.55	39	354.42	4.23	679.44	38	390.79	3.55	478.71	38
2 crash	359.38	2.85	315.77	39	390.55	5.04	1015.84	40	353.88	2.16	359.53	77	392.07	2.96	663.88	76
<i>9 Parejas</i>																
1 flush	304.62	4.88	881.41	37	329.76	3.66	495.74	37	319.72	2.58	498.18	75	350.22	3.10	728.66	76
2 flush	309.98	3.68	582.83	43	359.23	3.33	477.33	43	324.36	3.40	983.92	85	366.25	3.41	1014.24	87
1 crash	339.79	3.58	601.39	47	378.62	3.36	531.94	47	337.02	3.31	546.39	50	365.28	3.46	598.70	50
3 flush	347.89	3.93	587.66	38	385.37	4.07	630.94	38	351.20	4.61	850.98	40	397.48	4.99	996.97	40
2 crash	351.77	3.29	422.45	39	404.05	2.96	341.10	39	350.99	2.81	614.84	78	392.62	2.92	663.75	78
<i>Ancestrales</i>																
	339.55	2.31	674.23	126	372.67	2.93	1099.61	128	340.76	1.98	946.88	242	373.70	2.28	1250.60	241
<i>Endogámicas</i>																
	365.02	4.65	928.64	43	400.93	3.91	657.40	43	360.67	2.62	564.89	82	398.17	3.10	778.69	81

## Longitud del fémur

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush	586.81	6.53	1832.96	43	597.58	5.98	1606.75	45	663.52	3.70	1234.79	90	676.20	4.78	2056.79	90
2 flush	650.74	7.27	2273.24	43	650.07	8.58	3164.11	43	656.81	6.12	2767.39	74	678.81	5.50	2239.88	74
1 crash	708.30	5.28	1312.43	47	720.31	5.37	1386.73	48	717.86	5.18	1692.74	63	751.02	5.40	1836.18	63
3 flush	770.28	3.83	585.95	40	787.10	5.38	1158.45	40	753.16	6.48	1552.75	37	779.08	7.20	1970.34	38
2 crash	777.13	5.46	1429.60	48	797.23	7.16	2460.61	48	768.49	5.63	1614.61	51	789.39	7.58	2181.49	38
<i>3 Parejas</i>																
1 flush	602.63	6.34	1609.01	40	593.10	7.50	2247.89	40	670.59	4.81	1755.26	76	686.51	5.01	1909.53	76
2 flush	647.02	7.33	2202.22	41	646.20	8.29	2818.86	41	630.86	5.30	2194.49	78	646.56	5.93	2741.39	78
1 crash	721.58	5.78	1603.31	48	738.06	6.89	2277.04	48	731.64	4.36	1484.08	78	775.35	5.47	2330.13	78
3 flush	760.02	6.19	1608.17	42	767.81	5.61	1320.30	42	786.16	5.50	1328.65	44	803.84	5.60	1378.00	44
2 crash	781.77	7.64	2565.34	44	806.25	4.42	858.19	44	787.56	3.89	1208.55	80	825.95	3.56	1011.97	80
<i>5 Parejas</i>																
1 flush	606.12	6.01	1442.83	40	606.05	7.27	2111.43	40	667.39	4.17	1110.40	64	686.83	5.92	2240.05	64
2 flush	644.08	5.08	928.25	36	657.83	7.16	1843.69	36	645.83	4.98	1588.02	64	669.64	6.15	2417.98	64
1 crash	726.40	4.68	1049.18	48	736.27	6.55	2056.46	48	732.74	4.37	1415.78	74	759.07	5.41	2164.94	74
3 flush	763.23	4.99	1072.61	43	762.95	4.96	1058.76	43	733.77	10.10	2243.23	22	779.23	8.89	1739.90	22
2 crash	776.62	5.90	1286.41	37	809.92	5.83	1258.74	37	789.44	5.73	2230.34	68	833.31	4.18	1185.47	68
<i>7 Parejas</i>																
1 flush	590.32	5.89	1423.12	41	599.39	7.22	2135.59	41	670.43	4.05	1180.02	72	690.58	3.72	997.60	72
2 flush	653.40	6.60	1957.61	45	686.02	6.45	1872.39	45	636.29	4.12	1289.09	76	662.82	4.71	1682.87	76
1 crash	737.14	5.28	1366.83	49	743.76	5.25	1349.11	49	752.21	4.81	1690.78	73	787.54	4.83	1659.05	71
3 flush	750.36	6.36	1577.76	39	767.46	5.90	1355.41	39	772.13	5.49	1145.47	38	788.55	7.31	2028.09	38
2 crash	789.97	5.70	1267.92	39	801.27	7.03	1979.33	40	793.51	3.41	893.91	77	819.07	3.75	1067.13	76
<i>9 Parejas</i>																
1 flush	620.51	6.44	1532.48	37	616.11	6.98	1804.93	37	656.39	3.43	881.51	75	669.00	3.69	1032.88	76
2 flush	635.23	5.62	1356.61	43	653.23	6.94	2069.75	43	656.84	3.77	1205.76	85	671.55	3.78	1240.79	87
1 crash	732.94	5.15	1247.37	47	730.74	5.54	1444.93	47	750.12	5.12	1308.68	50	767.80	5.00	1250.24	50
3 flush	778.18	4.94	927.88	38	781.66	6.28	1500.88	38	786.90	4.99	996.81	40	801.55	7.56	2285.07	40
2 crash	794.10	5.48	1169.15	39	818.15	4.60	824.03	39	783.76	5.25	2153.23	78	812.77	4.29	1434.00	78
<i>Ancestrales</i>																
	691.22	6.90	5994.30	126	708.09	7.08	6414.57	128	680.30	4.92	5860.39	242	708.88	5.06	6177.90	241
<i>Endogámicas</i>																
	795.95	7.19	2221.05	43	816.60	7.73	2566.63	43	792.94	3.46	982.55	82	818.10	4.88	1932.19	81



## Número de quetas

	PADRES				MADRES				HIJOS				HIJAS			
	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n	media	error	varianza	n
<i>1 Pareja</i>																
1 flush																
2 flush	15.98	.23	2.31	43	16.53	.22	2.06	43	16.43	.20	3.10	74	17.64	.21	3.25	74
1 crash	16.62	.21	2.11	47	18.19	.19	1.82	48	16.52	.20	2.54	63	17.67	.20	2.45	64
3 flush	16.95	.23	2.20	40	18.18	.25	2.40	40	17.08	.23	1.97	37	18.05	.25	2.38	38
2 crash	17.67	.23	2.52	48	18.46	.24	2.76	48	17.02	.23	2.66	51	18.42	.24	2.20	38
<i>3 Parejas</i>																
1 flush																
2 flush	13.90	.30	3.79	41	15.15	.21	1.83	41	13.74	.19	2.71	78	14.17	.22	3.78	78
1 crash	13.71	.20	1.87	48	15.21	.18	1.57	48	13.51	.16	1.97	78	14.69	.17	2.27	78
3 flush	13.55	.19	1.57	42	14.67	.19	1.45	42	14.07	.20	1.74	44	15.41	.20	1.69	44
2 crash	14.29	.22	2.11	42	15.68	.19	1.52	44	14.56	.17	2.40	79	15.35	.19	3.04	80
<i>5 Parejas</i>																
1 flush																
2 flush	14.50	.33	3.86	36	15.53	.27	2.54	36	15.05	.24	3.82	64	15.55	.19	2.28	64
1 crash	15.13	.22	2.32	48	16.21	.17	1.32	48	15.24	.21	3.42	74	16.31	.16	1.83	74
3 flush	15.57	.24	2.40	42	17.07	.22	2.07	43	15.23	.26	1.52	22	17.09	.33	2.47	22
2 crash	15.62	.24	2.08	37	16.68	.24	2.11	37	15.47	.17	1.89	68	16.74	.19	2.44	68
<i>7 Parejas</i>																
1 flush																
2 flush	14.80	.24	2.66	45	16.38	.21	1.92	45	14.72	.20	2.90	76	16.00	.18	2.37	76
1 crash	15.84	.22	2.39	49	16.71	.24	2.83	49	15.10	.19	2.53	73	16.85	.22	3.56	71
3 flush	15.30	.25	2.27	37	16.05	.22	1.94	39	15.82	.23	1.94	38	16.92	.22	1.91	38
2 crash	16.00	.17	1.16	39	17.60	.21	1.84	40	16.17	.16	2.06	77	17.22	.19	2.60	76
<i>9 Parejas</i>																
1 flush																
2 flush	14.19	.21	1.96	43	15.26	.30	3.81	43	14.73	.19	3.13	85	15.49	.16	2.30	87
1 crash	14.87	.20	1.90	47	16.06	.20	1.97	47	15.16	.18	1.51	49	15.64	.17	1.38	50
3 flush	15.34	.19	1.31	38	16.26	.21	1.60	38	15.65	.29	3.31	40	16.45	.19	1.48	40
2 crash	15.00	.27	2.89	39	16.23	.23	2.13	39	15.10	.16	1.91	78	15.85	.15	1.82	78
<i>Ancestrales</i>																
	14.84	.17	3.69	122	15.95	.16	3.09	124	14.65	.11	2.95	242	16.00	.13	3.88	241
<i>Endogámicas</i>																
	16.12	.21	1.81	41	17.37	.22	2.10	43	15.94	.17	2.33	81	16.86	.16	1.99	81



## ANEXO 2: ANÁLISIS DE LA VARIANZA ENCAJADOS

Resumen de los ANOVA encajados de tres factores sobre las poblaciones derivadas, de ambos orígenes poblacionales BC (Bryce Canyon) y M (Michoacan), para cada carácter y cada origen poblacional. Los factores que intervienen en cada análisis son:

a) tamaño del cuello de botella

- sexo
- generación

b) fase del protocolo en la que se ha realizado la medida

- sexo
- generación

También se muestra el ANOVA encajado sobre las poblaciones ancestrales de ambos orígenes. Los factores que intervienen en cada análisis son:

mantenimiento de las ancestrales

- sexo
- generación

Los análisis se han realizado con la transformación logaritmo natural de los datos. Se muestra la F y su significación, P, para los factores de primer orden.

Los nombres de las variables abreviados son:

<b>AC</b>	Anchura de la cabeza	<b>AA</b>	Anchura del ala
<b>DO</b>	Distancia entre ojos	<b>LA</b>	Longitud del ala
<b>ASc</b>	Anchura del escutelo	<b>LST</b>	Longitud sutura torácica
<b>LEs</b>	Longitud del escudo	<b>LF</b>	Longitud del fémur
<b>LSc</b>	Longitud del escutelo	<b>QUE</b>	Número de quetas

Mostramos en negrita los valores que son significativos.



---

**Poblaciones BC**

a) En cada fase testamos el efecto del tamaño del cuello de botella

	1° Flush		2° Flush		1° Crash		3° Flush		2° Crash	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
AC	0.09	0.529	2.94	0.134	0.70	P	2.28	0.196	1.44	0.345
DO	2.48	0.173	4.39	0.068	2.90	0.626	1.82	0.262	3.89	0.084
ASC	0.31	0.863	0.36	0.828	0.56	0.137	1.86	0.255	1.22	0.408
LES	0.71	0.618	1.15	0.430	0.81	0.701	2.24	0.200	2.15	0.212
LSC	0.27	0.888	0.48	0.750	0.50	0.569	1.82	0.263	1.00	0.486
AA	0.33	0.846	2.06	0.224	0.92	0.741	1.93	0.243	20.40	0.003
LA	0.30	0.870	0.88	0.538	0.51	0.519	2.69	0.153	40.15	0.001
LST	0.95	0.505	1.81	0.265	0.80	0.733	4.20	0.074	1.96	0.238
LF	0.67	0.641	0.66	0.643	1.44	0.573	1.54	0.321	0.63	0.658
QUE	-	-	45.62	0.000	10.53	0.345	40.02	0.001	2.76	0.148
						0.012				

---

b) Para cada tamaño de cuello de botella testamos el efecto del protocolo de *flush-crash*

	1 Pareja		3 Parejas		5 Parejas		7 Parejas		9 Parejas	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
AC	1.81	0.265	0.40	0.801	1.67	0.290	0.63	0.661	0.42	0.791
DO	9.24	0.016	5.59	0.043	4.42	0.067	5.20	0.050	0.76	0.592
ASC	2.46	0.176	1.30	0.384	2.68	0.154	1.43	0.347	0.60	0.682
LES	1.35	0.369	0.66	0.646	1.35	0.323	1.13	0.436	0.23	0.908
LSC	0.69	0.633	1.14	0.433	1.34	0.370	0.50	0.736	0.54	0.713
AA	1.25	0.396	1.08	0.454	2.26	0.197	0.45	0.770	0.52	0.729
LA	1.29	0.384	1.11	0.444	1.60	0.307	0.46	0.763	0.28	0.878
LST	2.69	0.154	1.70	0.286	4.63	0.062	2.05	0.226	1.18	0.419
LF	42.87	0.000	10.29	0.012	8.87	0.017	7.75	0.023	7.17	0.027
QUE	1.39	0.367	4.05	0.105	15.18	0.012	1.30	0.390	5.87	0.060

---

---

## Poblaciones M

a) En cada fase testamos el efecto del tamaño del cuello de botella.

	1° Flush		2° Flush		1° Crash		3° Flush		2° Crash	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
AC	0.14	0.960	3.93	0.083	1.41	0.352	0.72	0.612	1.79	0.267
DO	0.30	0.869	1.07	0.458	3.68	0.093	1.34	0.371	3.34	0.109
ASC	0.03	0.997	1.00	0.486	3.01	0.129	1.10	0.449	0.41	0.794
LES	0.13	0.967	0.72	0.616	10.34	0.012	2.68	0.154	4.88	0.056
LSC	0.11	0.975	2.49	0.172	1.88	0.253	4.15	0.075	3.08	0.124
AA	0.15	0.924	2.96	0.133	3.41	0.105	2.01	0.231	4.84	0.057
LA	0.03	0.997	0.35	0.834	3.87	0.085	0.41	0.794	0.54	0.712
LST	0.14	0.962	1.43	0.346	5.65	0.043	4.62	0.062	2.66	0.156
LF	0.01	1.000	0.81	0.569	0.98	0.492	0.99	0.490	1.78	0.269
QUE	-	-	13.43	0.007	63.86	0.000	24.77	0.002	411.84	0.00

---

b) Para cada tamaño de cuello de botella testamos el efecto del protocolo de *flush-crash*

	1 Pareja		3 Parejas		5 Parejas		7 Parejas		9 Parejas	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
AC	0.81	0.567	1.01	0.482	1.31	0.380	0.74	0.603	4.05	0.079
DO	0.77	0.589	5.65	0.043	7.50	0.024	1.10	0.447	4.76	0.059
ASC	1.60	0.306	1.13	0.436	1.93	0.243	1.75	0.275	5.52	0.044
LES	0.49	0.744	0.58	0.691	0.65	0.650	1.13	0.437	4.65	0.061
LSC	1.02	0.476	0.91	0.521	0.66	0.645	1.09	0.453	7.08	0.027
AA	0.97	0.497	1.18	0.420	0.55	0.711	0.86	0.546	7.38	0.025
LA	0.89	0.533	0.78	0.585	0.65	0.651	0.94	0.511	6.46	0.033
LST	3.74	0.090	3.80	0.088	3.57	0.098	3.66	0.094	13.23	0.007
LF	9.40	0.015	12.32	0.008	13.53	0.007	9.67	0.014	39.56	0.001
QUE	5.35	0.069	2.37	0.212	31.09	0.003	8.33	0.034	11.93	0.018

---

---

Resumen del ANOVA encajado de las poblaciones ancestrales de ambos orígenes. Se muestra la F y su significación sólo para el factor de primer orden: mantenimiento de las ancestrales.

---

	Poblaciones BC		Poblaciones M	
	F	P	F	P
Anchura de la cabeza	1.01	.461	.80	.527
Distancia entre ojos	.95	.480	1.08	.444
Anchura del escutelo	.55	.625	1.55	.345
Longitud del escudo	.82	.519	.70	.564
Longitud del escutelo	.60	.605	.92	.486
Anchura del ala	.81	.524	.88	.500
Longitud del ala	1.02	.459	1.12	.433
Long. sutura torácica	2.05	.275	9.53	.050
Longitud del fémur	12.70	.034	12.64	.035
Número de quetas	2.88	.200	2.26	.252

---

### **ANEXO 3: MATRICES DE CORRELACIÓN FENOTÍPICA ENTRE LOS DIEZ CARACTERES**

Se muestran las matrices de los coeficientes de correlación fenotípica entre los diez caracteres; hemos transformando previamente los datos a su logaritmo natural.

Los análisis se han realizado para cada sexo. Las poblaciones están separadas por orígenes poblacionales y por tamaño de cuello de botella. Se muestran seguidas las matrices correspondientes a las cinco veces que se ha medido cada población, correspondiendo cada matriz al 1 flush, 2 flush, 1 crash, 3 flush y 2 crash, respectivamente.

El orden de las variables es el seguido hasta el momento en el trabajo: AC hasta QUE (con las abreviaturas que se indican en § II.5).

La significación se realiza con un test de dos colas, indicándose \*  $P < 0.05$  y \*\*  $P < 0.01$ .

## Machos de Origen Bryce Canyon

### 1 Pareja

#### 1 flush

AC	1.0000	.4765**	.6487**	.8187**	.5894**	.8050**	.8044**	.5721**	.6091**
DO	.4765**	1.0000	.3732**	.3202**	.2922*	.6132**	.5896**	.1663	.5844**
ASc	.6487**	.3732**	1.0000	.5915**	.4706**	.6308**	.7415**	.4667**	.4575**
LEs	.8187**	.3202**	.5915**	1.0000	.5104**	.6835**	.7680**	.5117**	.5810**
LSc	.5894**	.2922*	.4706**	.5104**	1.0000	.4709**	.5921**	.2958*	.3516**
AA	.8050**	.6132**	.6308**	.6835**	.4709**	1.0000	.8339**	.4525**	.7506**
LA	.8044**	.5896**	.7415**	.7680**	.5921**	.8339**	1.0000	.4526**	.6278**
LST	.5721**	.1663	.4667**	.5117**	.2958*	.4525**	.4526**	1.0000	.2223
LF	.6091**	.5844**	.4575**	.5810**	.3516**	.7506**	.6278**	.2223	1.0000

#### 2 flush

AC	1.0000	.7391**	.7488**	.7177**	.5928**	.8049**	.8117**	.4817**	.6626**	.0664
DO	.7391**	1.0000	.6481**	.5718**	.5387**	.6547**	.6564**	.2216	.6047**	-.0573
ASc	.7488**	.6481**	1.0000	.6679**	.6387**	.7219**	.7755**	.3600**	.6370**	.0914
LEs	.7177**	.5718**	.6679**	1.0000	.5317**	.7128**	.7776**	.3728**	.6274**	.0940
LSc	.5928**	.5387**	.6387**	.5317**	1.0000	.5780**	.6748**	.3039**	.4991**	.0660
AA	.8049**	.6547**	.7219**	.7128**	.5780**	1.0000	.8265**	.4299**	.6489**	.0699
LA	.8117**	.6564**	.7755**	.7776**	.6748**	.8265**	1.0000	.4360**	.7296**	.0872
LST	.4817**	.2216	.3600**	.3728**	.3039**	.4299**	.4360**	1.0000	.2007	.0976
LF	.6626**	.6047**	.6370**	.6274**	.4991**	.6489**	.7296**	.2007	1.0000	-.0446
QUE	.0664	-.0573	.0914	.0940	.0660	.0699	.0872	.0976	-.0446	1.0000

#### 1 crash

AC	1.0000	.6905**	.6755**	.7890**	.6527**	.8531**	.8517**	.6110**	.3551**	-.1458
DO	.6905**	1.0000	.5457**	.5496**	.5007**	.6888**	.6130**	.4891**	.1676	-.1087
ASc	.6755**	.5457**	1.0000	.5992**	.6036**	.7045**	.6684**	.4711**	.2163	-.1994
LEs	.7890**	.5496**	.5992**	1.0000	.5567**	.7829**	.7673**	.5866**	.3664**	-.0946
LSc	.6527**	.5007**	.6036**	.5567**	1.0000	.6874**	.7164**	.5559**	.2758**	-.0834
AA	.8531**	.6888**	.7045**	.7829**	.6874**	1.0000	.8656**	.6527**	.2825**	-.1290
LA	.8517**	.6130**	.6684**	.7673**	.7164**	.8656**	1.0000	.6540**	.3434**	-.1415
LST	.6110**	.4891**	.4711**	.5866**	.5559**	.6527**	.6540**	1.0000	.1545	-.0315
LF	.3551**	.1676	.2163	.3664**	.2758**	.2825**	.3434**	.1545	1.0000	-.0623
QUE	-.1458	-.1087	-.1994	-.0946	-.0834	-.1290	-.1415	-.0315	-.0623	1.0000

#### 3 flush

AC	1.0000	.4775**	.5157**	.2849*	.5376**	.5032**	.5296**	-.0767	.5595**	.1126
DO	.4775**	1.0000	.1747	.2891*	.2540	.3016*	.4192**	-.1376	.3496**	.2360
ASc	.5157**	.1747	1.0000	.1059	.4095**	.4563**	.3582**	.0846	.3669**	.0038
LEs	.2849*	.2891*	.1059	1.0000	.2890*	.1186	.6475**	-.1547	.3984**	.3005*
LSc	.5376**	.2540	.4095**	.2890*	1.0000	.3236*	.5159**	.0249	.4664**	.1630
AA	.5032**	.3016*	.4563**	.1186	.3236*	1.0000	.5467**	.1657	.4344**	.0969
LA	.5296**	.4192**	.3582**	.6475**	.5159**	.5467**	1.0000	-.0745	.5886**	.2553
LST	-.0767	-.1376	.0846	-.1547	.0249	.1657	-.0745	1.0000	-.2466	-.2398
LF	.5595**	.3496**	.3669**	.3984**	.4664**	.4344**	.5886**	-.2466	1.0000	.0774
QUE	.1126	.2360	.0038	.3005*	.1630	.0969	.2553	-.2398	.0774	1.0000

#### 2 crash

AC	1.0000	.3920**	.4810**	.2921*	.4093**	.3428*	.4572**	.0547	.1893	-.0418
DO	.3920**	1.0000	.3198*	.1173	.2949*	.4071**	.3797**	-.0194	.0686	.0251
ASc	.4810**	.3198*	1.0000	.4395**	.5779**	.3864**	.5370**	.2686	.1001	-.0776
LEs	.2921*	.1173	.4395**	1.0000	.2022	.2931*	.5027**	.2453	.1832	-.0459
LSc	.4093**	.2949*	.5779**	.2022	1.0000	.4356**	.6034**	.2834*	.1971	-.2761
AA	.3428*	.4071**	.3864**	.2931*	.4356**	1.0000	.6474**	.1141	-.0195	-.2117
LA	.4572**	.3797**	.5370**	.5027**	.6034**	.6474**	1.0000	.1416	.1338	-.2222
LST	.0547	-.0194	.2686	.2453	.2834*	.1141	.1416	1.0000	-.1159	.0224
LF	.1893	.0686	.1001	.1832	.1971	-.0195	.1338	-.1159	1.0000	.0024
QUE	-.0418	.0251	-.0776	-.0459	-.2761	-.2117	-.2222	.0224	.0024	1.0000

### 3 Parejas

#### 1 flush

AC	1.0000	.5671**	.8611**	.9029**	.8339**	.7962**	.8995**	.7287**	.6646**
DO	.5671**	1.0000	.5987**	.4796**	.6217**	.6043**	.5785**	.2438	.5603**
ASc	.8611**	.5987**	1.0000	.8612**	.8121**	.8384**	.9225**	.6565**	.6284**
LEs	.9029**	.4796**	.8612**	1.0000	.7805**	.7666**	.8840**	.7124**	.5802**
LSc	.8339**	.6217**	.8121**	.7805**	1.0000	.8153**	.8521**	.5927**	.6246**
AA	.7962**	.6043**	.8384**	.7666**	.8153**	1.0000	.8621**	.5855**	.5994**
LA	.8995**	.5785**	.9225**	.8840**	.8521**	.8621**	1.0000	.6648**	.6512**
LST	.7287**	.2438	.6565**	.7124**	.5927**	.5855**	.6648**	1.0000	.3652**
LF	.6646**	.5603**	.6284**	.5802**	.6246**	.5994**	.6512**	.3652**	1.0000

#### 2 flush

AC	1.0000	.6298**	.6557**	.5059**	.6715**	.6941**	.7911**	.4215**	.4755**	.1580
DO	.6298**	1.0000	.4539**	.3527**	.5112**	.4611**	.5227**	.1372	.2825*	.0503
ASc	.6557**	.4539**	1.0000	.5637**	.6628**	.6301**	.6118**	.4636**	.3341**	.0720
LEs	.5059**	.3527**	.5637**	1.0000	.4986**	.4464**	.6296**	.2628*	.4001**	.0750
LSc	.6715**	.5112**	.6628**	.4986**	1.0000	.5824**	.6358**	.3442**	.3974**	.0798
AA	.6941**	.4611**	.6301**	.4464**	.5824**	1.0000	.7538**	.4096**	.4283**	.0361
LA	.7911**	.5227**	.6118**	.6296**	.6358**	.7538**	1.0000	.3352**	.6564**	.1089
LST	.4215**	.1372	.4636**	.2628*	.3442**	.4096**	.3352**	1.0000	-.0023	.0647
LF	.4755**	.2825*	.3341**	.4001**	.3974**	.4283**	.6564**	-.0023	1.0000	.1101
QUE	.1580	.0503	.0720	.0750	.0798	.0361	.1089	.0647	.1101	1.0000

#### 1 crash

AC	1.0000	.6538**	.6353**	.7037**	.6506**	.6435**	.8286**	.4277**	.2860*	.2047
DO	.6538**	1.0000	.3740**	.4928**	.4808**	.5474**	.6803**	.2335*	.2496*	.2731*
ASc	.6353**	.3740**	1.0000	.5478**	.4000**	.4996**	.5212**	.4219**	.0643	.0274
LEs	.7037**	.4928**	.5478**	1.0000	.4135**	.5119**	.6604**	.4430**	.2158	.1490
LSc	.6506**	.4808**	.4000**	.4135**	1.0000	.5182**	.7556**	.2289*	.4779**	.2533*
AA	.6435**	.5474**	.4996**	.5119**	.5182**	1.0000	.7204**	.2326*	.3806**	.0931
LA	.8286**	.6803**	.5212**	.6604**	.7556**	.7204**	1.0000	.2845*	.4248**	.2037
LST	.4277**	.2335*	.4219**	.4430**	.2289*	.2326*	.2845*	1.0000	.0049	.1590
LF	.2860*	.2496*	.0643	.2158	.4779**	.3806**	.4248**	.0049	1.0000	.1823
QUE	.2047	.2731*	.0274	.1490	.2533*	.0931	.2037	.1590	.1823	1.0000

#### 3 flush

AC	1.0000	.6917**	.6635**	.6384**	.6532**	.6829**	.7926**	.2214	.5364**	.1143
DO	.6917**	1.0000	.5485**	.4719**	.5137**	.5800**	.6215**	.1415	.5350**	.0075
ASc	.6635**	.5485**	1.0000	.5618**	.5878**	.6533**	.7216**	.3057*	.5011**	-.0210
LEs	.6384**	.4719**	.5618**	1.0000	.4073**	.4905**	.6682**	.2152	.3848**	.0183
LSc	.6532**	.5137**	.5878**	.4073**	1.0000	.5608**	.6943**	.3006*	.4192**	-.0481
AA	.6829**	.5800**	.6533**	.4905**	.5608**	1.0000	.7814**	.2822*	.5766**	.0778
LA	.7926**	.6215**	.7216**	.6682**	.6943**	.7814**	1.0000	.3512**	.5897**	.0114
LST	.2214	.1415	.3057*	.2152	.3006*	.2822*	.3512**	1.0000	.2369	.0509
LF	.5364**	.5350**	.5011**	.3848**	.4192**	.5766**	.5897**	.2369	1.0000	-.0152
QUE	.1143	.0075	-.0210	.0183	-.0481	.0778	.0114	.0509	-.0152	1.0000

#### 2 crash

AC	1.0000	.5811**	.5589**	.6324**	.5959**	.5477**	.6266**	.2850*	.6376**	.2336
DO	.5811**	1.0000	.4001**	.4496**	.2668*	.3388**	.5286**	.0987	.3838**	.2058
ASc	.5589**	.4001**	1.0000	.5298**	.3870**	.4380**	.4924**	.1354	.4220**	.1462
LEs	.6324**	.4496**	.5298**	1.0000	.3983**	.3746**	.5290**	.2133	.4508**	.1397
LSc	.5959**	.2668*	.3870**	.3983**	1.0000	.4197**	.5877**	.2182	.4909**	.0819
AA	.5477**	.3388**	.4380**	.3746**	.4197**	1.0000	.6316**	.1644	.3634**	.2331
LA	.6266**	.5286**	.4924**	.5290**	.5877**	.6316**	1.0000	.2369*	.4451**	.3061**
LST	.2850*	.0987	.1354	.2133	.2182	.1644	.2369*	1.0000	.0547	.0878
LF	.6376**	.3838**	.4220**	.4508**	.4909**	.3634**	.4451**	.0547	1.0000	.0526
QUE	.2336	.2058	.1462	.1397	.0819	.2331	.3061**	.0878	.0526	1.0000

## 5 Parejas

### 1 flush

AC	1.0000	.6118**	.8291**	.9091**	.8409**	.8967**	.9246**	.6731**	.8478**
DO	.6118**	1.0000	.6413**	.6399**	.6250**	.7028**	.6699**	.3841**	.5244**
ASc	.8291**	.6413**	1.0000	.8605**	.7447**	.8421**	.8513**	.5616**	.7621**
LEs	.9091**	.6399**	.8605**	1.0000	.8313**	.9002**	.9108**	.6352**	.8381**
LSc	.8409**	.6250**	.7447**	.8313**	1.0000	.8425**	.8794**	.6714**	.8115**
AA	.8967**	.7028**	.8421**	.9002**	.8425**	1.0000	.9492**	.6491**	.8279**
LA	.9246**	.6699**	.8513**	.9108**	.8794**	.9492**	1.0000	.7092**	.8774**
LST	.6731**	.3841**	.5616**	.6352**	.6714**	.6491**	.7092**	1.0000	.6728**
LF	.8478**	.5244**	.7621**	.8381**	.8115**	.8279**	.8774**	.6728**	1.0000

### 2 flush

AC	1.0000	.8573**	.8552**	.8463**	.8245**	.8652**	.8816**	.6240**	.7545**	.5734**
DO	.8573**	1.0000	.7700**	.8013**	.7617**	.7972**	.8471**	.5072**	.7446**	.5744**
ASc	.8552**	.7700**	1.0000	.7426**	.7669**	.7595**	.7586**	.5995**	.6256**	.5186**
LEs	.8463**	.8013**	.7426**	1.0000	.7318**	.7846**	.8530**	.5411**	.7169**	.5862**
LSc	.8245**	.7617**	.7669**	.7318**	1.0000	.8227**	.8449**	.5571**	.6323**	.4736**
AA	.8652**	.7972**	.7595**	.7846**	.8227**	1.0000	.9232**	.5322**	.7545**	.4867**
LA	.8816**	.8471**	.7586**	.8530**	.8449**	.9232**	1.0000	.5378**	.8073**	.5449**
LST	.6240**	.5072**	.5995**	.5411**	.5571**	.5322**	.5378**	1.0000	.3907**	.3234**
LF	.7545**	.7446**	.6256**	.7169**	.6323**	.7545**	.8073**	.3907**	1.0000	.4417**
QUE	.5734**	.5744**	.5186**	.5862**	.4736**	.4867**	.5449**	.3234**	.4417**	1.0000

### 1 crash

AC	1.0000	.7250**	.6649**	.6626**	.6768**	.7570**	.7827**	.4618**	.3727**	.1625
DO	.7250**	1.0000	.5002**	.5134**	.5831**	.6229**	.6358**	.3155**	.2835**	.1838
ASc	.6649**	.5002**	1.0000	.6303**	.4810**	.5557**	.6499**	.3694**	.3518**	.2336*
LEs	.6626**	.5134**	.6303**	1.0000	.4824**	.6430**	.7057**	.3564**	.1911	.1610
LSc	.6768**	.5831**	.4810**	.4824**	1.0000	.6327**	.6333**	.4311**	.2966**	.1442
AA	.7570**	.6229**	.5557**	.6430**	.6327**	1.0000	.7915**	.3382**	.3379**	.1963
LA	.7827**	.6358**	.6499**	.7057**	.6333**	.7915**	1.0000	.4312**	.4848**	.1851
LST	.4618**	.3155**	.3694**	.3564**	.4311**	.3382**	.4312**	1.0000	.0999	-.1059
LF	.3727**	.2835**	.3518**	.1911	.2966**	.3379**	.4848**	.0999	1.0000	.0783
QUE	.1625	.1838	.2336*	.1610	.1442	.1963	.1851	-.1059	.0783	1.0000

### 2 flush

AC	1.0000	.7096**	.5504**	.4577**	.6331**	.6869**	.8044**	.4144**	.5490**	.0981
DO	.7096**	1.0000	.5032**	.5186**	.5357**	.5930**	.6996**	.3582**	.4365**	.0830
ASc	.5504**	.5032**	1.0000	.3133**	.3476**	.4675**	.4718**	.2360*	.3479**	.1844
LEs	.4577**	.5186**	.3133**	1.0000	.2156	.4099**	.4764**	.4285**	.3086**	.1607
LSc	.6331**	.5357**	.3476**	.2156	1.0000	.4944**	.6616**	.3078**	.4497**	.1297
AA	.6869**	.5930**	.4675**	.4099**	.4944**	1.0000	.7260**	.4156**	.3469**	.1836
LA	.8044**	.6996**	.4718**	.4764**	.6616**	.7260**	1.0000	.4375**	.5506**	.1353
LST	.4144**	.3582**	.2360*	.4285**	.3078**	.4156**	.4375**	1.0000	.1217	.1177
LF	.5490**	.4365**	.3479**	.3086**	.4497**	.3469**	.5506**	.1217	1.0000	.0514
QUE	.0981	.0830	.1844	.1607	.1297	.1836	.1353	.1177	.0514	1.0000

### 2 crash

AC	1.0000	.4300**	.5477**	.4124**	.5933**	.6126**	.6342**	.3067*	.4928**	.2024
DO	.4300**	1.0000	.2809*	.2902*	.3572**	.2484	.3422**	.1219	.1813	.2918*
ASc	.5477**	.2809*	1.0000	.2257	.4870**	.3962**	.3317**	.2666*	.3113*	.1360
LEs	.4124**	.2902*	.2257	1.0000	.3878**	.2302	.4878**	.2736*	.4113**	.2630*
LSc	.5933**	.3572**	.4870**	.3878**	1.0000	.4377**	.5242**	.2957*	.3532**	.2915*
AA	.6126**	.2484	.3962**	.2302	.4377**	1.0000	.6829**	.2185	.4538**	.3385**
LA	.6342**	.3422**	.3317**	.4878**	.5242**	.6829**	1.0000	.2929*	.5740**	.3335**
LST	.3067*	.1219	.2666*	.2736*	.2957*	.2185	.2929*	1.0000	.0110	.1544
LF	.4928**	.1813	.3113*	.4113**	.3532**	.4538**	.5740**	.0110	1.0000	.1125
QUE	.2024	.2918*	.1360	.2630*	.2915*	.3385**	.3335**	.1544	.1125	1.0000

## 7 Parejas

### 1 flush

AC	1.0000	.3975**	.6665**	.7781**	.7061**	.5911**	.6838**	.3457**	.5792**
DO	.3975**	1.0000	.3958**	.4852**	.3715**	.5654**	.5394**	.3009*	.4693**
ASc	.6665**	.3958**	1.0000	.7341**	.5978**	.5679**	.6397**	.2843*	.6549**
LEs	.7781**	.4852**	.7341**	1.0000	.5990**	.6635**	.7429**	.3445**	.6115**
LSc	.7061**	.3715**	.5978**	.5990**	1.0000	.6250**	.6829**	.2380	.6045**
AA	.5911**	.5654**	.5679**	.6635**	.6250**	1.0000	.9150**	.2615*	.6787**
LA	.6838**	.5394**	.6397**	.7429**	.6829**	.9150**	1.0000	.2702*	.7783**
LST	.3457**	.3009*	.2843*	.3445**	.2380	.2615*	.2702*	1.0000	.3029*
LF	.5792**	.4693**	.6549**	.6115**	.6045**	.6787**	.7783**	.3029*	1.0000

### 2 flush

AC	1.0000	.7154**	.5607**	.3853**	.4828**	.5630**	.6984**	.2335	.5186**	.0798
DO	.7154**	1.0000	.5369**	.2723*	.4140**	.3956**	.4397**	.3139**	.3726**	.1049
ASc	.5607**	.5369**	1.0000	.3288**	.3963**	.3593**	.4737**	.1975	.3974**	.2378
LEs	.3853**	.2723*	.3288**	1.0000	.2574*	.2358	.4764**	.1381	.2623*	.1167
LSc	.4828**	.4140**	.3963**	.2574*	1.0000	.3198**	.3261**	.2161	.2957*	.1614
AA	.5630**	.3956**	.3593**	.2358	.3198**	1.0000	.8027**	.1357	.4385**	.1116
LA	.6984**	.4397**	.4737**	.4764**	.3261**	.8027**	1.0000	.1630	.4459**	.1158
LST	.2335	.3139**	.1975	.1381	.2161	.1357	.1630	1.0000	-.0288	.0567
LF	.5186**	.3726**	.3974**	.2623*	.2957*	.4385**	.4459**	-.0288	1.0000	-.0076
QUE	.0798	.1049	.2378	.1167	.1614	.1116	.1158	.0567	-.0076	1.0000

### 1 crash

AC	1.0000	.7081**	.7243**	.7239**	.6803**	.7206**	.7970**	.3945**	.3521**	.2587*
DO	.7081**	1.0000	.5360**	.5237**	.5244**	.5803**	.5795**	.3039**	.2532*	.2421*
ASc	.7243**	.5360**	1.0000	.5679**	.6116**	.5995**	.6987**	.4132**	.3639**	.2423*
LEs	.7239**	.5237**	.5679**	1.0000	.5040**	.5746**	.6540**	.4705**	.3907**	.2318*
LSc	.6803**	.5244**	.6116**	.5040**	1.0000	.5790**	.7622**	.4025**	.3135**	.1869
AA	.7206**	.5803**	.5995**	.5746**	.5790**	1.0000	.7888**	.3752**	.2569*	.1953
LA	.7970**	.5795**	.6987**	.6540**	.7622**	.7888**	1.0000	.4377**	.4571**	.2681*
LST	.3945**	.3039**	.4132**	.4705**	.4025**	.3752**	.4377**	1.0000	.0809	.0103
LF	.3521**	.2532*	.3639**	.3907**	.3135**	.2569*	.4571**	.0809	1.0000	.1823
QUE	.2587*	.2421*	.2423*	.2318*	.1869	.1953	.2681*	.0103	.1823	1.0000

### 3 flush

AC	1.0000	.5393**	.7336**	.6313**	.4868**	.4706**	.6215**	.2141	.5547**	.2889
DO	.5393**	1.0000	.5833**	.5075**	.3371*	.2531	.3550*	.2143	.3412*	.1588
ASc	.7336**	.5833**	1.0000	.6182**	.5547**	.4330**	.5453**	.1908	.4601**	.1115
LEs	.6313**	.5075**	.6182**	1.0000	.4138**	.4184**	.6892**	.2894	.3923**	.1812
LSc	.4868**	.3371*	.5547**	.4138**	1.0000	.3472*	.5070**	.1790	.4126**	.1525
AA	.4706**	.2531	.4330**	.4184**	.3472*	1.0000	.8137**	.1203	.3363*	.2028
LA	.6215**	.3550*	.5453**	.6892**	.5070**	.8137**	1.0000	.1890	.4583**	.2602
LST	.2141	.2143	.1908	.2894	.1790	.1203	.1890	1.0000	.0175	.1510
LF	.5547**	.3412*	.4601**	.3923**	.4126**	.3363*	.4583**	.0175	1.0000	.2022
QUE	.2889	.1588	.1115	.1812	.1525	.2028	.2602	.1510	.2022	1.0000

### 2 crash

AC	1.0000	.6823**	.5646**	.5171**	.4951**	.3773**	.2452	.2865*	.5872**	.1040
DO	.6823**	1.0000	.4566**	.5375**	.1678	.2390	.1009	.2330	.4013**	.2457
ASc	.5646**	.4566**	1.0000	.3721**	.3397**	.3640**	.2264	.1297	.3264**	-.0321
LEs	.5171**	.5375**	.3721**	1.0000	.1115	.0857	.1270	.1796	.3630**	.0015
LSc	.4951**	.1678	.3397**	.1115	1.0000	.4360**	.4585**	.1638	.4819**	.1186
AA	.3773**	.2390	.3640**	.0857	.4360**	1.0000	.7265**	.2070	.2506*	.1439
LA	.2452	.1009	.2264	.1270	.4585**	.7265**	1.0000	.1728	.2446	.0843
LST	.2865*	.2330	.1297	.1796	.1638	.2070	.1728	1.0000	.1411	.1696
LF	.5872**	.4013**	.3264**	.3630**	.4819**	.2506*	.2446	.1411	1.0000	.0155
QUE	.1040	.2457	-.0321	.0015	.1186	.1439	.0843	.1696	.0155	1.0000



## 9 Parejas

### 1 flush

AC	1.0000	.6218**	.7242**	.7873**	.7501**	.8079**	.8239**	.5597**	.6460**
DO	.6218**	1.0000	.3757**	.4995**	.5767**	.6637**	.6537**	.3064**	.5353**
ASc	.7242**	.3757**	1.0000	.6834**	.6057**	.6512**	.7125**	.4868**	.6129**
LEs	.7873**	.4995**	.6834**	1.0000	.6019**	.7578**	.8105**	.5644**	.7102**
LSc	.7501**	.5767**	.6057**	.6019**	1.0000	.7732**	.7831**	.3916**	.6168**
AA	.8079**	.6637**	.6512**	.7578**	.7732**	1.0000	.9084**	.5205**	.7076**
LA	.8239**	.6537**	.7125**	.8105**	.7831**	.9084**	1.0000	.6006**	.7999**
LST	.5597**	.3064**	.4868**	.5644**	.3916**	.5205**	.6006**	1.0000	.5067**
LF	.6460**	.5353**	.6129**	.7102**	.6168**	.7076**	.7999**	.5067**	1.0000

### 2 flush

AC	1.0000	.6853**	.7267**	.6774**	.7256**	.7008**	.7850**	.5754**	.6987**	.4062**
DO	.6853**	1.0000	.6649**	.6119**	.6892**	.7126**	.7569**	.5674**	.6837**	.3905**
ASc	.7267**	.6649**	1.0000	.6972**	.7295**	.7131**	.7491**	.5619**	.6149**	.4120**
LEs	.6774**	.6119**	.6972**	1.0000	.5838**	.5809**	.6804**	.5109**	.6577**	.3089**
LSc	.7256**	.6892**	.7295**	.5838**	1.0000	.6994**	.8184**	.5805**	.7229**	.4022**
AA	.7008**	.7126**	.7131**	.5809**	.6994**	1.0000	.8142**	.5435**	.7064**	.3374**
LA	.7850**	.7569**	.7491**	.6804**	.8184**	.8142**	1.0000	.6412**	.7626**	.3406**
LST	.5754**	.5674**	.5619**	.5109**	.5805**	.5435**	.6412**	1.0000	.4614**	.3074**
LF	.6987**	.6837**	.6149**	.6577**	.7229**	.7064**	.7626**	.4614**	1.0000	.3105**
QUE	.4062**	.3905**	.4120**	.3089**	.4022**	.3374**	.3406**	.3074**	.3105**	1.0000

### 1 crash

AC	1.0000	.7253**	.8278**	.7783**	.7214**	.7410**	.8516**	.5249**	.4517**	.3159**
DO	.7253**	1.0000	.6436**	.6613**	.6148**	.5239**	.6450**	.4427**	.3134**	.1662
ASc	.8278**	.6436**	1.0000	.7509**	.6245**	.6031**	.7928**	.5668**	.4116**	.3552**
LEs	.7783**	.6613**	.7509**	1.0000	.5805**	.6019**	.7936**	.4982**	.4926**	.2614*
LSc	.7214**	.6148**	.6245**	.5805**	1.0000	.6221**	.6868**	.4916**	.4339**	.2530*
AA	.7410**	.5239**	.6031**	.6019**	.6221**	1.0000	.8149**	.4325**	.5434**	.2487*
LA	.8516**	.6450**	.7928**	.7936**	.6868**	.8149**	1.0000	.5441**	.6213**	.2894*
LST	.5249**	.4427**	.5668**	.4982**	.4916**	.4325**	.5441**	1.0000	.1800	.1976
LF	.4517**	.3134**	.4116**	.4926**	.4339**	.5434**	.6213**	.1800	1.0000	.0351
QUE	.3159**	.1662	.3552**	.2614*	.2530*	.2487*	.2894*	.1976	.0351	1.0000

### 3 flush

AC										
DO										
ASc	.7313**	.6098**	1.0000	.5861**	.5821**	.6339**	.6955**	.3883**	.5467**	.1608
LEs	.6086**	.5054**	.5861**	1.0000	.4102**	.5802**	.6661**	.3067**	.4851**	.2135
LSc	.6679**	.6222**	.5821**	.4102**	1.0000	.6531**	.6839**	.2620*	.4885**	.2436*
AA	.8084**	.6402**	.6339**	.5802**	.6531**	1.0000	.8466**	.3239**	.6859**	.2902**
LA	.8540**	.7519**	.6955**	.6661**	.6839**	.8466**	1.0000	.4299**	.6505**	.2538*
LST	.4349**	.3027**	.3883**	.3067**	.2620*	.3239**	.4299**	1.0000	.1368	-.0283
LF	.6501**	.5407**	.5467**	.4851**	.4885**	.6859**	.6505**	.1368	1.0000	.2363*
QUE	.2418*	.1794	.1608	.2135	.2436*	.2902**	.2538*	-.0283	.2363*	1.0000

### 2 crash

AC	1.0000	.4828**	.6963**	.6509**	.5374**	.6280**	.5693**	.2800*	.5235**	.2827*
DO	.4828**	1.0000	.4488**	.4801**	.2663*	.4053**	.5443**	.1947	.4297**	.1577
ASc	.6963**	.4488**	1.0000	.5656**	.4750**	.5696**	.5607**	.1557	.5849**	.1855
LEs	.6509**	.4801**	.5656**	1.0000	.3660**	.4857**	.6552**	.1402	.4989**	.2911*
LSc	.5374**	.2663*	.4750**	.3660**	1.0000	.4611**	.4380**	.1514	.4623**	.0833
AA	.6280**	.4053**	.5696**	.4857**	.4611**	1.0000	.6653**	.2396	.4266**	.1854
LA	.5693**	.5443**	.5607**	.6552**	.4380**	.6653**	1.0000	.1993	.5282**	.1122
LST	.2800*	.1947	.1557	.1402	.1514	.2396	.1993	1.0000	-.0970	-.0503
LF	.5235**	.4297**	.5849**	.4989**	.4623**	.4266**	.5282**	-.0970	1.0000	.1081
QUE	.2827*	.1577	.1855	.2911*	.0833	.1854	.1122	-.0503	.1081	1.0000

## Machos Origen Michoacan

### 1 Pareja

#### 1 flush

AC	1.0000	.7989**	.8190**	.8835**	.7891**	.8148**	.8931**	.5588**	.8134**
DO	.7989**	1.0000	.6987**	.7924**	.7102**	.7437**	.8529**	.4906**	.7402**
ASc	.8190**	.6987**	1.0000	.7529**	.7819**	.8195**	.8298**	.4596**	.7101**
LEs	.8835**	.7924**	.7529**	1.0000	.7945**	.8063**	.8956**	.5430**	.8237**
LSc	.7891**	.7102**	.7819**	.7945**	1.0000	.8249**	.8724**	.4713**	.7832**
AA	.8148**	.7437**	.8195**	.8063**	.8249**	1.0000	.9267**	.5720**	.7974**
LA	.8931**	.8529**	.8298**	.8956**	.8724**	.9267**	1.0000	.5378**	.8596**
LST	.5588**	.4906**	.4596**	.5430**	.4713**	.5720**	.5378**	1.0000	.4258**
LF	.8134**	.7402**	.7101**	.8237**	.7832**	.7974**	.8596**	.4258**	1.0000

#### 2 flush

AC	1.0000	.5975**	.5259**	.5724**	.6231**	.7142**	.7363**	.4974**	.6495**	.1995
DO	.5975**	1.0000	.3939**	.4910**	.4654**	.4491**	.5283**	.2931*	.4690**	.0314
ASc	.5259**	.3939**	1.0000	.3426**	.4547**	.5523**	.5146**	.4219**	.4761**	.1833
LEs	.5724**	.4910**	.3426**	1.0000	.3903**	.5264**	.6821**	.3104**	.4845**	.0425
LSc	.6231**	.4654**	.4547**	.3903**	1.0000	.6594**	.5443**	.3751**	.4807**	.1559
AA	.7142**	.4491**	.5523**	.5264**	.6594**	1.0000	.7283**	.5330**	.6404**	.2515*
LA	.7363**	.5283**	.5146**	.6821**	.5443**	.7283**	1.0000	.4458**	.7429**	.1861
LST	.4974**	.2931*	.4219**	.3104**	.3751**	.5330**	.4458**	1.0000	.2924*	.1755
LF	.6495**	.4690**	.4761**	.4845**	.4807**	.6404**	.7429**	.2924*	1.0000	.0880
QUE	.1995	.0314	.1833	.0425	.1559	.2515*	.1861	.1755	.0880	1.0000

#### 1 crash

AC	1.0000	.6513**	.6755**	.6430**	.6587**	.6692**	.8516**	.4606**	.5148**	.1946
DO	.6513**	1.0000	.6344**	.5467**	.5112**	.5507**	.6895**	.3344**	.4822**	.1060
ASc	.6755**	.6344**	1.0000	.5366**	.4916**	.5289**	.7072**	.4270**	.3945**	.1442
LEs	.6430**	.5467**	.5366**	1.0000	.5039**	.4135**	.6571**	.4101**	.4816**	.1050
LSc	.6587**	.5112**	.4916**	.5039**	1.0000	.5947**	.7022**	.2599*	.5280**	.2442
AA	.6692**	.5507**	.5289**	.4135**	.5947**	1.0000	.8109**	.2536*	.4391**	.2252
LA	.8516**	.6895**	.7072**	.6571**	.7022**	.8109**	1.0000	.4477**	.5773**	.1977
LST	.4606**	.3344**	.4270**	.4101**	.2599*	.2536*	.4477**	1.0000	.1430	.1489
LF	.5148**	.4822**	.3945**	.4816**	.5280**	.4391**	.5773**	.1430	1.0000	.0720
QUE	.1946	.1060	.1442	.1050	.2442	.2252	.1977	.1489	.0720	1.0000

#### 3 flush

AC	1.0000	.6169**	.5029**	.2752	.5654**	.6307**	.7046**	.2996*	.6820**	-.0001
DO	.6169**	1.0000	.5597**	.3053*	.3663*	.4853**	.5631**	.2538	.4796**	.0527
ASc	.5029**	.5597**	1.0000	.2331	.3284*	.3342*	.4283**	.2841	.4318**	.1059
LEs	.2752	.3053*	.2331	1.0000	.2339	.1295	.5373**	.2394	.2219	.0054
LSc	.5654**	.3663*	.3284*	.2339	1.0000	.4560**	.6278**	.2626	.5111**	.0776
AA	.6307**	.4853**	.3342*	.1295	.4560**	1.0000	.5145**	.3856**	.4091**	-.0870
LA	.7046**	.5631**	.4283**	.5373**	.6278**	.5145**	1.0000	.3484*	.6066**	.0095
LST	.2996*	.2538	.2841	.2394	.2626	.3856**	.3484*	1.0000	.1823	.1512
LF	.6820**	.4796**	.4318**	.2219	.5111**	.4091**	.6066**	.1823	1.0000	.1152
QUE	-.0001	.0527	.1059	.0054	.0776	-.0870	.0095	.1512	.1152	1.0000

#### 2 crash

AC	1.0000	.6253**	.6779**	.2756*	.5171**	.4746**	.6745**	.3554**	.5361**	.0554
DO	.6253**	1.0000	.6153**	.2904*	.3768**	.3749**	.6140**	.2366	.4670**	.0909
ASc	.6779**	.6153**	1.0000	.2636*	.3871**	.3370**	.5872**	.3519**	.3641**	-.0039
LEs	.2756*	.2904*	.2636*	1.0000	.3272**	.0142	.5127**	.0801	.4376**	-.0723
LSc	.5171**	.3768**	.3871**	.3272**	1.0000	.4062**	.6080**	.1368	.3740**	.0839
AA	.4746**	.3749**	.3370**	.0142	.4062**	1.0000	.5747**	.2756*	.2250	.1482
LA	.6745**	.6140**	.5872**	.5127**	.6080**	.5747**	1.0000	.2566	.4738**	.1460
LST	.3554**	.2366	.3519**	.0801	.1368	.2756*	.2566	1.0000	.1073	.1102
LF	.5361**	.4670**	.3641**	.4376**	.3740**	.2250	.4738**	.1073	1.0000	.1793
QUE	.0554	.0909	-.0039	-.0723	.0839	.1482	.1460	.1102	.1793	1.0000

### 3 Parejas

#### 1 flush

AC	1.0000	.7717**	.7721**	.8353**	.8151**	.8584**	.9030**	.6373**	.7804**
DO	.7717**	1.0000	.7100**	.6117**	.6686**	.7645**	.7398**	.5336**	.6573**
ASc	.7721**	.7100**	1.0000	.6967**	.7288**	.7474**	.8085**	.5037**	.6585**
LEs	.8353**	.6117**	.6967**	1.0000	.7834**	.8368**	.8841**	.5402**	.7042**
LSc	.8151**	.6686**	.7288**	.7834**	1.0000	.8122**	.8137**	.4529**	.7145**
AA	.8584**	.7645**	.7474**	.8368**	.8122**	1.0000	.8977**	.5313**	.7122**
LA	.9030**	.7398**	.8085**	.8841**	.8137**	.8977**	1.0000	.6206**	.7353**
LST	.6373**	.5336**	.5037**	.5402**	.4529**	.5313**	.6206**	1.0000	.4508**
LF	.7804**	.6573**	.6585**	.7042**	.7145**	.7122**	.7353**	.4508**	1.0000

#### 2 flush

AC	1.0000	.8409**	.7412**	.7536**	.8238**	.7503**	.9072**	.4241**	.7346**	.4586**
DO	.8409**	1.0000	.7373**	.6678**	.6948**	.6856**	.8433**	.3447**	.6475**	.3431**
ASc	.7412**	.7373**	1.0000	.6511**	.7021**	.7011**	.7738**	.3649**	.6046**	.2945*
LEs	.7536**	.6678**	.6511**	1.0000	.7585**	.7037**	.7950**	.5030**	.6512**	.3551**
LSc	.8238**	.6948**	.7021**	.7585**	1.0000	.7156**	.8307**	.3625**	.6553**	.3988**
AA	.7503**	.6856**	.7011**	.7037**	.7156**	1.0000	.8159**	.4659**	.6510**	.4314**
LA	.9072**	.8433**	.7738**	.7950**	.8307**	.8159**	1.0000	.4133**	.7598**	.4336**
LST	.4241**	.3447**	.3649**	.5030**	.3625**	.4659**	.4133**	1.0000	.2239	.0590
LF	.7346**	.6475**	.6046**	.6512**	.6553**	.6510**	.7598**	.2239	1.0000	.3687**
QUE	.4586**	.3431**	.2945*	.3551**	.3988**	.4314**	.4336**	.0590	.3687**	1.0000

#### 1 crash

AC	1.0000	.7768**	.7218**	.8271**	.7893**	.7226**	.8704**	.3794**	.6520**	.3932**
DO	.7768**	1.0000	.5935**	.6406**	.7091**	.6876**	.7706**	.3963**	.5634**	.3735**
ASc	.7218**	.5935**	1.0000	.7437**	.6813**	.6319**	.7596**	.3575**	.5313**	.4312**
LEs	.8271**	.6406**	.7437**	1.0000	.6590**	.6442**	.7814**	.4492**	.5779**	.3553**
LSc	.7893**	.7091**	.6813**	.6590**	1.0000	.6934**	.8076**	.4131**	.5328**	.3581**
AA	.7226**	.6876**	.6319**	.6442**	.6934**	1.0000	.7393**	.3609**	.4693**	.4176**
LA	.8704**	.7706**	.7596**	.7814**	.8076**	.7393**	1.0000	.4435**	.6590**	.4632**
LST	.3794**	.3963**	.3575**	.4492**	.4131**	.3609**	.4435**	1.0000	.2402*	.0964
LF	.6520**	.5634**	.5313**	.5779**	.5328**	.4693**	.6590**	.2402*	1.0000	.2901**
QUE	.3932**	.3735**	.4312**	.3553**	.3581**	.4176**	.4632**	.0964	.2901**	1.0000

#### 3 flush

AC	1.0000	.6217**	.3730**	.4081**	.5870**	.5003**	.6818**	.2822*	.4535**	.0766
DO	.6217**	1.0000	.3741**	.3740**	.4919**	.3778**	.5484**	.1930	.3521**	.2152
ASc	.3730**	.3741**	1.0000	.4388**	.3063*	.1607	.3674**	.3267*	.1944	.0413
LEs	.4081**	.3740**	.4388**	1.0000	.2994*	.1145	.5495**	.1247	.2355	.0254
LSc	.5870**	.4919**	.3063*	.2994*	1.0000	.2870*	.6386**	.2313	.4313**	.0526
AA	.5003**	.3778**	.1607	.1145	.2870*	1.0000	.3247*	.0332	.1215	-.0122
LA	.6818**	.5484**	.3674**	.5495**	.6386**	.3247*	1.0000	.2798*	.4443**	.2189
LST	.2822*	.1930	.3267*	.1247	.2313	.0332	.2798*	1.0000	-.0375	.1291
LF	.4535**	.3521**	.1944	.2355	.4313**	.1215	.4443**	-.0375	1.0000	.0739
QUE	.0766	.2152	.0413	.0254	.0526	-.0122	.2189	.1291	.0739	1.0000

#### 2 crash

AC	1.0000	.5299**	.5273**	.2537*	.5125**	.4442**	.4640**	.2721*	.4411**	.0921
DO	.5299**	1.0000	.4428**	.2283	.2038	.3212**	.4645**	.0949	.2097	.0589
ASc	.5273**	.4428**	1.0000	.2104	.2911*	.4224**	.4638**	.1296	.4342**	.1100
LEs	.2537*	.2283	.2104	1.0000	.2568*	.2976**	.4324**	.1010	.3250**	.1662
LSc	.5125**	.2038	.2911*	.2568*	1.0000	.2645*	.2960**	.1250	.3121**	.2308
AA	.4442**	.3212**	.4224**	.2976**	.2645*	1.0000	.4688**	.1687	.2242	.1893
LA	.4640**	.4645**	.4638**	.4324**	.2960**	.4688**	1.0000	.1589	.2772*	.1169
LST	.2721*	.0949	.1296	.1010	.1250	.1687	.1589	1.0000	-.0602	.0199
LF	.4411**	.2097	.4342**	.3250**	.3121**	.2242	.2772*	-.0602	1.0000	.1253
QUE	.0921	.0589	.1100	.1662	.2308	.1893	.1169	.0199	.1253	1.0000

## 5 Parejas

### 1 flush

AC	1.0000	.6928**	.7948**	.8120**	.8516**	.8484**	.8345**	.4822**	.7356**
DO	.6928**	1.0000	.6711**	.5710**	.6385**	.7319**	.7523**	.2485	.6385**
ASc	.7948**	.6711**	1.0000	.6966**	.7397**	.7751**	.7962**	.3731**	.6409**
LEs	.8120**	.5710**	.6966**	1.0000	.7589**	.8380**	.8134**	.4511**	.7183**
LSc	.8516**	.6385**	.7397**	.7589**	1.0000	.8038**	.8326**	.4769**	.7077**
AA	.8484**	.7319**	.7751**	.8380**	.8038**	1.0000	.9411**	.5464**	.8265**
LA	.8345**	.7523**	.7962**	.8134**	.8326**	.9411**	1.0000	.5012**	.8397**
LST	.4822**	.2485	.3731**	.4511**	.4769**	.5464**	.5012**	1.0000	.4238**
LF	.7356**	.6385**	.6409**	.7183**	.7077**	.8265**	.8397**	.4238**	1.0000

### 2 flush

AC	1.0000	.6178**	.5214**	.5501**	.4995**	.5752**	.7046**	.3071*	.5758**	.1749
DO	.6178**	1.0000	.4643**	.4838**	.3414**	.4381**	.5767**	.3215*	.4911**	.0877
ASc	.5214**	.4643**	1.0000	.4416**	.4577**	.5846**	.6656**	.1804	.5239**	.2775*
LEs	.5501**	.4838**	.4416**	1.0000	.2397	.4810**	.6510**	.3629**	.4148**	.3045*
LSc	.4995**	.3414**	.4577**	.2397	1.0000	.5724**	.5819**	.1984	.4677**	.1260
AA	.5752**	.4381**	.5846**	.4810**	.5724**	1.0000	.7646**	.2489	.4986**	.1448
LA	.7046**	.5767**	.6656**	.6510**	.5819**	.7646**	1.0000	.2972*	.6916**	.2334
LST	.3071*	.3215*	.1804	.3629**	.1984	.2489	.2972*	1.0000	.1891	.1075
LF	.5758**	.4911**	.5239**	.4148**	.4677**	.4986**	.6916**	.1891	1.0000	.1779
QUE	.1749	.0877	.2775*	.3045*	.1260	.1448	.2334	.1075	.1779	1.0000

### 1 crash

AC	1.0000	.5482**	.4516**	.4776**	.4836**	.5898**	.6689**	.3485**	.3394**	.1122
DO	.5482**	1.0000	.3765**	.4260**	.4941**	.6108**	.6001**	.3110**	.2880*	.1209
ASc	.4516**	.3765**	1.0000	.4986**	.5922**	.5663**	.6844**	.3469**	.5401**	.2499*
LEs	.4776**	.4260**	.4986**	1.0000	.4997**	.4840**	.6430**	.2328*	.4565**	.0732
LSc	.4836**	.4941**	.5922**	.4997**	1.0000	.6039**	.7031**	.4889**	.4755**	.2640*
AA	.5898**	.6108**	.5663**	.4840**	.6039**	1.0000	.7947**	.4608**	.5441**	.3256**
LA	.6689**	.6001**	.6844**	.6430**	.7031**	.7947**	1.0000	.4816**	.5769**	.2739*
LST	.3485**	.3110**	.3469**	.2328*	.4889**	.4608**	.4816**	1.0000	.2265	.1149
LF	.3394**	.2880*	.5401**	.4565**	.4755**	.5441**	.5769**	.2265	1.0000	.2145
QUE	.1122	.1209	.2499*	.0732	.2640*	.3256**	.2739*	.1149	.2145	1.0000

### 3 flush

AC	1.0000	.7163**	.6322**	.5594**	.5886**	.6606**	.7105**	.3797*	.7120**	.1449
DO	.7163**	1.0000	.5790**	.5033**	.4643**	.4487**	.5518**	.4778**	.4917**	.2423
ASc	.6322**	.5790**	1.0000	.3958*	.3703*	.5405**	.6598**	.4375**	.6254**	.1600
LEs	.5594**	.5033**	.3958*	1.0000	.4183**	.3291*	.5810**	.4111**	.5202**	.0703
LSc	.5886**	.4643**	.3703*	.4183**	1.0000	.3376*	.5321**	.3393*	.4583**	.0813
AA	.6606**	.4487**	.5405**	.3291*	.3376*	1.0000	.7807**	.3185*	.5709**	.1740
LA	.7105**	.5518**	.6598**	.5810**	.5321**	.7807**	1.0000	.4956**	.7080**	.1961
LST	.3797*	.4778**	.4375**	.4111**	.3393*	.3185*	.4956**	1.0000	.3689*	.0600
LF	.7120**	.4917**	.6254**	.5202**	.4583**	.5709**	.7080**	.3689*	1.0000	.0900
QUE	.1449	.2423	.1600	.0703	.0813	.1740	.1961	.0600	.0900	1.0000

### 2 crash

AC	1.0000	.5804**	.5992**	.2866*	.4589**	.4128**	.5282**	.3014*	.4460**	.0330
DO	.5804**	1.0000	.4190**	.1465	.3491**	.3909**	.4623**	.1975	.2621*	.0334
ASc	.5992**	.4190**	1.0000	.2200	.4078**	.2424	.4238**	.2891*	.3199**	.1666
LEs	.2866*	.1465	.2200	1.0000	.0922	.1932	.3747**	.0240	.2574*	-.0752
LSc	.4589**	.3491**	.4078**	.0922	1.0000	.3267**	.5206**	.2692*	.3494**	.0382
AA	.4128**	.3909**	.2424	.1932	.3267**	1.0000	.7387**	.3075*	.3191**	-.0660
LA	.5282**	.4623**	.4238**	.3747**	.5206**	.7387**	1.0000	.3476**	.5196**	.0701
LST	.3014*	.1975	.2891*	.0240	.2692*	.3075*	.3476**	1.0000	.2983*	.1582
LF	.4460**	.2621*	.3199**	.2574*	.3494**	.3191**	.5196**	.2983*	1.0000	.0515
QUE	.0330	.0334	.1666	-.0752	.0382	-.0660	.0701	.1582	.0515	1.0000



## 7 Parejas

### 1 flush

AC	1.0000	.9056**	.9100**	.8974**	.8526**	.9005**	.9258**	.6897**	.8221**
DO	.9056**	1.0000	.8858**	.8527**	.8208**	.8601**	.9008**	.6508**	.8063**
ASc	.9100**	.8858**	1.0000	.8515**	.7900**	.8479**	.8673**	.7081**	.8089**
LEs	.8974**	.8527**	.8515**	1.0000	.8060**	.8504**	.9005**	.6234**	.8005**
LSc	.8526**	.8208**	.7900**	.8060**	1.0000	.7947**	.8807**	.5761**	.7618**
AA	.9005**	.8601**	.8479**	.8504**	.7947**	1.0000	.9253**	.7266**	.7966**
LA	.9258**	.9008**	.8673**	.9005**	.8807**	.9253**	1.0000	.6876**	.8453**
LST	.6897**	.6508**	.7081**	.6234**	.5761**	.7266**	.6876**	1.0000	.6288**
LF	.8221**	.8063**	.8089**	.8005**	.7618**	.7966**	.8453**	.6288**	1.0000

### 2 flush

AC	1.0000	.6928**	.7602**	.6355**	.6703**	.6672**	.7129**	.4220**	.6474**	.2518*
DO	.6928**	1.0000	.6036**	.5209**	.5556**	.5496**	.5902**	.2975**	.4923**	.1851
ASc	.7602**	.6036**	1.0000	.5250**	.5011**	.5727**	.5858**	.3651**	.5328**	.1853
LEs	.6355**	.5209**	.5250**	1.0000	.4140**	.6743**	.5842**	.2004	.5838**	.2690*
LSc	.6703**	.5556**	.5011**	.4140**	1.0000	.5889**	.6186**	.4170**	.5219**	.1934
AA	.6672**	.5496**	.5727**	.6743**	.5889**	1.0000	.6948**	.2806*	.6299**	.3076**
LA	.7129**	.5902**	.5858**	.5842**	.6186**	.6948**	1.0000	.3400**	.5926**	.2609*
LST	.4220**	.2975**	.3651**	.2004	.4170**	.2806*	.3400**	1.0000	.2146	.2361*
LF	.6474**	.4923**	.5328**	.5838**	.5219**	.6299**	.5926**	.2146	1.0000	.0524
QUE	.2518*	.1851	.1853	.2690*	.1934	.3076**	.2609*	.2361*	.0524	1.0000

### 1 crash

AC	1.0000	.7320**	.7611**	.6918**	.7709**	.7393**	.7940**	.4035**	.5112**	.4214**
DO	.7320**	1.0000	.6887**	.5354**	.6113**	.6266**	.5668**	.2934*	.3508**	.3432**
ASc	.7611**	.6887**	1.0000	.6423**	.7316**	.6620**	.6849**	.4733**	.3451**	.4566**
LEs	.6918**	.5354**	.6423**	1.0000	.6112**	.4779**	.6221**	.4272**	.3582**	.3439**
LSc	.7709**	.6113**	.7316**	.6112**	1.0000	.6068**	.7800**	.3525**	.5290**	.4666**
AA	.7393**	.6266**	.6620**	.4779**	.6068**	1.0000	.7042**	.3696**	.4010**	.3650**
LA	.7940**	.5668**	.6849**	.6221**	.7800**	.7042**	1.0000	.3690**	.6213**	.3830**
LST	.4035**	.2934*	.4733**	.4272**	.3525**	.3696**	.3690**	1.0000	.1625	.3001**
LF	.5112**	.3508**	.3451**	.3582**	.5290**	.4010**	.6213**	.1625	1.0000	.3086**
QUE	.4214**	.3432**	.4566**	.3439**	.4666**	.3650**	.3830**	.3001**	.3086**	1.0000

### 3 flush

AC	1.0000	.6726**	.6562**	.6570**	.5854**	.4818**	.6283**	.4188**	.5046**	.1207
DO	.6726**	1.0000	.4912**	.6137**	.3824**	.4750**	.5064**	.2498	.4062**	.1573
ASc	.6562**	.4912**	1.0000	.4054**	.5029**	.4905**	.5136**	.4037**	.4535**	.2402
LEs	.6570**	.6137**	.4054**	1.0000	.4469**	.2778	.5197**	.2478	.4006**	.2335
LSc	.5854**	.3824**	.5029**	.4469**	1.0000	.5288**	.5160**	.3075*	.4281**	.0557
AA	.4818**	.4750**	.4905**	.2778	.5288**	1.0000	.6074**	.3625*	.4546**	.1110
LA	.6283**	.5064**	.5136**	.5197**	.5160**	.6074**	1.0000	.4268**	.6417**	.1625
LST	.4188**	.2498	.4037**	.2478	.3075*	.3625*	.4268**	1.0000	.2317	.1998
LF	.5046**	.4062**	.4535**	.4006**	.4281**	.4546**	.6417**	.2317	1.0000	.0215
QUE	.1207	.1573	.2402	.2335	.0557	.1110	.1625	.1998	.0215	1.0000

### 2 crash

AC	1.0000	.6771**	.6142**	.4640**	.5691**	.5389**	.7245**	.2615*	.4529**	.3127**
DO	.6771**	1.0000	.4687**	.4137**	.2890*	.3384**	.4596**	.0520	.2174	.1311
ASc	.6142**	.4687**	1.0000	.4767**	.4134**	.5678**	.6245**	.2876*	.4343**	.2899*
LEs	.4640**	.4137**	.4767**	1.0000	.2069	.3316**	.4613**	.1119	.3285**	.1824
LSc	.5691**	.2890*	.4134**	.2069	1.0000	.3293**	.5432**	.2190	.4520**	.1923
AA	.5389**	.3384**	.5678**	.3316**	.3293**	1.0000	.6509**	.3016*	.2546*	.1947
LA	.7245**	.4596**	.6245**	.4613**	.5432**	.6509**	1.0000	.3687**	.4749**	.3528**
LST	.2615*	.0520	.2876*	.1119	.2190	.3016*	.3687**	1.0000	.0535	.1233
LF	.4529**	.2174	.4343**	.3285**	.4520**	.2546*	.4749**	.0535	1.0000	.2814*
QUE	.3127**	.1311	.2899*	.1824	.1923	.1947	.3528**	.1233	.2814*	1.0000

## 9 Parejas

### 1 flush

AC	1.0000	.7184**	.7616**	.7071**	.7381**	.7360**	.8465**	.4587**	.6771**
DO	.7184**	1.0000	.6049**	.7271**	.5689**	.6115**	.7250**	.4091**	.6648**
ASc	.7616**	.6049**	1.0000	.6409**	.5869**	.7034**	.6862**	.3571**	.5543**
LEs	.7071**	.7271**	.6409**	1.0000	.5894**	.6004**	.7496**	.4238**	.6165**
LSc	.7381**	.5689**	.5869**	.5894**	1.0000	.7486**	.7911**	.3883**	.5601**
AA	.7360**	.6115**	.7034**	.6004**	.7486**	1.0000	.7895**	.3844**	.5766**
LA	.8465**	.7250**	.6862**	.7496**	.7911**	.7895**	1.0000	.4760**	.6775**
LST	.4587**	.4091**	.3571**	.4238**	.3883**	.3844**	.4760**	1.0000	.3672**
LF	.6771**	.6648**	.5543**	.6165**	.5601**	.5766**	.6775**	.3672**	1.0000

### 2 flush

AC	1.0000	.7995**	.7723**	.7561**	.7469**	.7318**	.8676**	.3990**	.7370**	.2897**
DO	.7995**	1.0000	.7077**	.6720**	.5828**	.6979**	.7024**	.3147**	.6568**	.2793*
ASc	.7723**	.7077**	1.0000	.6778**	.6989**	.6429**	.7382**	.3711**	.6300**	.2020
LEs	.7561**	.6720**	.6778**	1.0000	.6262**	.6461**	.7627**	.4541**	.6317**	.2700*
LSc	.7469**	.5828**	.6989**	.6262**	1.0000	.6176**	.7376**	.4282**	.5931**	.2051
AA	.7318**	.6979**	.6429**	.6461**	.6176**	1.0000	.7592**	.3574**	.5653**	.1811
LA	.8676**	.7024**	.7382**	.7627**	.7376**	.7592**	1.0000	.4739**	.6782**	.2213
LST	.3990**	.3147**	.3711**	.4541**	.4282**	.3574**	.4739**	1.0000	.2951**	.0617
LF	.7370**	.6568**	.6300**	.6317**	.5931**	.5653**	.6782**	.2951**	1.0000	.3164**
QUE	.2897**	.2793*	.2020	.2700*	.2051	.1811	.2213	.0617	.3164**	1.0000

### 1 crash

AC	1.0000	.6548**	.4304**	.5907**	.6582**	.6349**	.6913**	.3302**	.5253**	.2721*
DO	.6548**	1.0000	.2335	.4623**	.4523**	.4197**	.4525**	.0591	.3120*	.2136
ASc	.4304**	.2335	1.0000	.3311**	.4340**	.4589**	.4336**	.2953*	.1758	.2287
LEs	.5907**	.4623**	.3311**	1.0000	.3982**	.4549**	.4585**	.2446	.2904*	.2205
LSc	.6582**	.4523**	.4340**	.3982**	1.0000	.5749**	.6382**	.0906	.4051**	.2464
AA	.6349**	.4197**	.4589**	.4549**	.5749**	1.0000	.7431**	.2156	.3340**	.3676**
LA	.6913**	.4525**	.4336**	.4585**	.6382**	.7431**	1.0000	.3599**	.4749**	.3518**
LST	.3302**	.0591	.2953*	.2446	.0906	.2156	.3599**	1.0000	.1101	.0274
LF	.5253**	.3120*	.1758	.2904*	.4051**	.3340**	.4749**	.1101	1.0000	.2210
QUE	.2721*	.2136	.2287	.2205	.2464	.3676**	.3518**	.0274	.2210	1.0000

### 3 flush

AC	1.0000	.2532	.3350*	.2644	.4162**	.4127**	.4115**	.1907	.4788**	.0216
DO	.2532	1.0000	.2505	.3141*	.4344**	.2247	.1863	.3105*	.2782	.0598
ASc	.3350*	.2505	1.0000	.1355	.2496	.1535	.0752	.1650	.1633	-.1897
LEs	.2644	.3141*	.1355	1.0000	.4997**	.1768	.4235**	.0494	.2887	.1247
LSc	.4162**	.4344**	.2496	.4997**	1.0000	.2847	.2915*	.2173	.4141**	-.0580
AA	.4127**	.2247	.1535	.1768	.2847	1.0000	.4914**	.3294*	.3594*	-.0103
LA	.4115**	.1863	.0752	.4235**	.2915*	.4914**	1.0000	.1271	.3682**	.0542
LST	.1907	.3105*	.1650	.0494	.2173	.3294*	.1271	1.0000	.0851	-.0261
LF	.4788**	.2782	.1633	.2887	.4141**	.3594*	.3682**	.0851	1.0000	-.0110
QUE	.0216	.0598	-.1897	.1247	-.0580	-.0103	.0542	-.0261	-.0110	1.0000

### 2 crash

AC	1.0000	.5994**	.6768**	.3802**	.6190**	.4395**	.6308**	.2453*	.4362**	.1014
DO	.5994**	1.0000	.3948**	.2567*	.3694**	.3617**	.3636**	.2647*	.1680	.0549
ASc	.6768**	.3948**	1.0000	.3076**	.4693**	.4561**	.5789**	.1028	.3864**	.1674
LEs	.3802**	.2567*	.3076**	1.0000	.2253	.1564	.3381**	.0431	.2002	.0073
LSc	.6190**	.3694**	.4693**	.2253	1.0000	.3251**	.4961**	.2586*	.2821*	-.0319
AA	.4395**	.3617**	.4561**	.1564	.3251**	1.0000	.4985**	.1738	.2112	.0693
LA	.6308**	.3636**	.5789**	.3381**	.4961**	.4985**	1.0000	.2860*	.4257**	.0700
LST	.2453*	.2647*	.1028	.0431	.2586*	.1738	.2860*	1.0000	-.0279	-.0690
LF	.4362**	.1680	.3864**	.2002	.2821*	.2112	.4257**	-.0279	1.0000	.2177
QUE	.1014	.0549	.1674	.0073	-.0319	.0693	.0700	-.0690	.2177	1.0000

## Machos Ancestrales

### Origen Bryce Canyon

AC	1.0000	.5485**	.5677**	.6238**	.5318**	.6508**	.6890**	.2839**	.2764**	.1038
DO	.5485**	1.0000	.5260**	.3025**	.3843**	.5298**	.5373**	.2654**	.4394**	.1088
ASc	.5677**	.5260**	1.0000	.4792**	.4463**	.5713**	.5615**	.2949**	.4251**	.2573**
LEs	.6238**	.3025**	.4792**	1.0000	.3710**	.4557**	.5072**	.2481**	.1975**	.0933
LSc	.5318**	.3843**	.4463**	.3710**	1.0000	.5164**	.5815**	.1916**	.3617**	.0850
AA	.6508**	.5298**	.5713**	.4557**	.5164**	1.0000	.8797**	.2671**	.5221**	.1225
LA	.6890**	.5373**	.5615**	.5072**	.5815**	.8797**	1.0000	.2439**	.5402**	.1484*
LST	.2839**	.2654**	.2949**	.2481**	.1916**	.2671**	.2439**	1.0000	.2187**	.0255
LF	.2764**	.4394**	.4251**	.1975**	.3617**	.5221**	.5402**	.2187**	1.0000	.1925**
QUE	.1038	.1088	.2573**	.0933	.0850	.1225	.1484*	.0255	.1925**	1.0000

### Origen Michoacan

AC	1.0000	.7938**	.8154**	.7544**	.7667**	.8391**	.8208**	.5424**	.6599**	.4431**
DO	.7938**	1.0000	.7238**	.6793**	.6646**	.7601**	.7416**	.3897**	.6214**	.3822**
ASc	.8154**	.7238**	1.0000	.7115**	.6934**	.7981**	.7694**	.4694**	.6773**	.4158**
LEs	.7544**	.6793**	.7115**	1.0000	.6106**	.6842**	.7437**	.4773**	.5777**	.3515**
LSc	.7667**	.6646**	.6934**	.6106**	1.0000	.7415**	.7139**	.4393**	.5593**	.4415**
AA	.8391**	.7601**	.7981**	.6842**	.7415**	1.0000	.9031**	.4831**	.6790**	.4036**
LA	.8208**	.7416**	.7694**	.7437**	.7139**	.9031**	1.0000	.4621**	.7073**	.3987**
LST	.5424**	.3897**	.4694**	.4773**	.4393**	.4831**	.4621**	1.0000	.4004**	.2657**
LF	.6599**	.6214**	.6773**	.5777**	.5593**	.6790**	.7073**	.4004**	1.0000	.3929**
QUE	.4431**	.3822**	.4158**	.3515**	.4415**	.4036**	.3987**	.2657**	.3929**	1.0000

## Machos Endogámicos

### Origen Bryce Canyon

AC	1.0000	.4102**	.3502**	.2281	.4363**	.3381**	.3942**	.2240	.3332**	-.0686
DO	.4102**	1.0000	.2397*	.3437**	.2047	.2198	.3809**	.0016	.2729*	-.1703
ASc	.3502**	.2397*	1.0000	.1356	.1220	.3890**	.2096	.2087	-.0792	-.0420
LEs	.2281	.3437**	.1356	1.0000	.1180	.1037	.4501**	-.1147	.3027**	-.0890
LSc	.4363**	.2047	.1220	.1180	1.0000	.1996	.2559*	.1349	.1902	-.0515
AA	.3381**	.2198	.3890**	.1037	.1996	1.0000	.3175**	.0403	.0715	-.0147
LA	.3942**	.3809**	.2096	.4501**	.2559*	.3175**	1.0000	.0067	.2145	.0278
LST	.2240	.0016	.2087	-.1147	.1349	.0403	.0067	1.0000	-.1444	.0511
LF	.3332**	.2729*	-.0792	.3027**	.1902	.0715	.2145	-.1444	1.0000	.0205
QUE	-.0686	-.1703	-.0420	-.0890	-.0515	-.0147	.0278	.0511	.0205	1.0000

### Origen Michoacan

AC	1.0000	.3283**	.4312**	.4034**	.3333**	.3990**	.5053**	.0943	.3791**	.0012
DO	.3283**	1.0000	.1890	.2646*	.0838	.2837*	.3548**	-.0566	.3114**	-.0243
ASc	.4312**	.1890	1.0000	.1362	.1600	.2335*	.3366**	.1224	.1170	-.0809
LEs	.4034**	.2646*	.1362	1.0000	.2313*	.2748*	.4360**	.1226	.2321*	-.0262
LSc	.3333**	.0838	.1600	.2313*	1.0000	.0711	.2916**	-.1413	.1455	.0955
AA	.3990**	.2837*	.2335*	.2748*	.0711	1.0000	.5316**	.2530*	.3126**	.0053
LA	.5053**	.3548**	.3366**	.4360**	.2916**	.5316**	1.0000	.1898	.2872*	-.0063
LST	.0943	-.0566	.1224	.1226	-.1413	.2530*	.1898	1.0000	-.2109	-.0772
LF	.3791**	.3114**	.1170	.2321*	.1455	.3126**	.2872*	-.2109	1.0000	-.0601
QUE	.0012	-.0243	-.0809	-.0262	.0955	.0053	-.0063	-.0772	-.0601	1.0000

## Hembras de Origen Bryce Canyon 1 Pareja

### 1 flush

AC	1.0000	.5945**	.7126**	.8628**	.7259**	.8207**	.8150**	.7217**	.7082**
DO	.5945**	1.0000	.5953**	.5280**	.4406**	.5953**	.5309**	.5381**	.4945**
ASc	.7126**	.5953**	1.0000	.7568**	.7247**	.7381**	.7430**	.4163**	.5694**
LEs	.8628**	.5280**	.7568**	1.0000	.6786**	.8010**	.8041**	.6706**	.6847**
LSc	.7259**	.4406**	.7247**	.6786**	1.0000	.7390**	.7348**	.4630**	.5473**
AA	.8207**	.5953**	.7381**	.8010**	.7390**	1.0000	.8440**	.6379**	.6422**
LA	.8150**	.5309**	.7430**	.8041**	.7348**	.8440**	1.0000	.6529**	.6330**
LST	.7217**	.5381**	.4163**	.6706**	.4630**	.6379**	.6529**	1.0000	.5454**
LF	.7082**	.4945**	.5694**	.6847**	.5473**	.6422**	.6330**	.5454**	1.0000

### 2 flush

AC	1.0000	.6365**	.7217**	.7286**	.6520**	.6052**	.7450**	.4977**	.6486**	.3309**
DO	.6365**	1.0000	.6631**	.6341**	.6077**	.5559**	.6561**	.5460**	.6057**	.3044**
ASc	.7217**	.6631**	1.0000	.7068**	.7116**	.6339**	.7648**	.5540**	.7199**	.3199**
LEs	.7286**	.6341**	.7068**	1.0000	.5916**	.7499**	.7984**	.6315**	.7159**	.3333**
LSc	.6520**	.6077**	.7116**	.5916**	1.0000	.5940**	.7450**	.5622**	.6056**	.3054**
AA	.6052**	.5559**	.6339**	.7499**	.5940**	1.0000	.7517**	.6041**	.6248**	.2052
LA	.7450**	.6561**	.7648**	.7984**	.7450**	.7517**	1.0000	.6738**	.6825**	.3883**
LST	.4977**	.5460**	.5540**	.6315**	.5622**	.6041**	.6738**	1.0000	.5504**	.2352*
LF	.6486**	.6057**	.7199**	.7159**	.6056**	.6248**	.6825**	.5504**	1.0000	.2587*
QUE	.3309**	.3044**	.3199**	.3333**	.3054**	.2052	.3883**	.2352*	.2587*	1.0000

### 1 crash

AC	1.0000	.8070**	.8274**	.8148**	.7668**	.8410**	.8534**	.5273**	.5228**	.0367
DO	.8070**	1.0000	.7697**	.7133**	.7030**	.7880**	.7901**	.5086**	.4411**	-.0083
ASc	.8274**	.7697**	1.0000	.7930**	.7309**	.8120**	.8403**	.5570**	.5244**	-.0775
LEs	.8148**	.7133**	.7930**	1.0000	.7242**	.8198**	.8658**	.5617**	.4795**	.0643
LSc	.7668**	.7030**	.7309**	.7242**	1.0000	.7531**	.8339**	.5154**	.3782**	.0039
AA	.8410**	.7880**	.8120**	.8198**	.7531**	1.0000	.9045**	.5350**	.5335**	.0453
LA	.8534**	.7901**	.8403**	.8658**	.8339**	.9045**	1.0000	.5869**	.5232**	.0206
LST	.5273**	.5086**	.5570**	.5617**	.5154**	.5350**	.5869**	1.0000	.3310**	-.0221
LF	.5228**	.4411**	.5244**	.4795**	.3782**	.5335**	.5232**	.3310**	1.0000	-.0046
QUE	.0367	-.0083	-.0775	.0643	.0039	.0453	.0206	-.0221	-.0046	1.0000

### 3 flush

AC	1.0000	.4513**	.6494**	.5163**	.4488**	.4360**	.4207**	.3043*	.2735*	-.1779
DO	.4513**	1.0000	.2764*	.3410*	.1185	.3152*	.2462	.1913	.2032	-.0269
ASc	.6494**	.2764*	1.0000	.4868**	.3797**	.4035**	.4846**	.1930	.3324*	-.0327
LEs	.5163**	.3410*	.4868**	1.0000	.2308	.4474**	.6628**	.3470**	.3224*	-.0660
LSc	.4488**	.1185	.3797**	.2308	1.0000	.3505**	.4933**	.2687	.1119	-.1447
AA	.4360**	.3152*	.4035**	.4474**	.3505**	1.0000	.5773**	.3520**	.2691	-.0848
LA	.4207**	.2462	.4846**	.6628**	.4933**	.5773**	1.0000	.4430**	.3005*	-.1062
LST	.3043*	.1913	.1930	.3470**	.2687	.3520**	.4430**	1.0000	.0592	-.1448
LF	.2735*	.2032	.3324*	.3224*	.1119	.2691	.3005*	.0592	1.0000	-.0504
QUE	-.1779	-.0269	-.0327	-.0660	-.1447	-.0848	-.1062	-.1448	-.0504	1.0000

### 2 crash

AC	1.0000	.3839**	.3550**	.0626	.0406	.1413	.1865	.0410	.1198	-.0506
DO	.3839**	1.0000	.1158	.0646	.0357	.1867	.0059	.0124	.0651	.1131
ASc	.3550**	.1158	1.0000	.1477	.2473	.2000	.2696*	.1084	.1591	-.1568
LEs	.0626	.0646	.1477	1.0000	.4452**	.1539	.3366**	.1929	.2298	-.3092*
LSc	.0406	.0357	.2473	.4452**	1.0000	.2300	.3199*	.3006*	.1531	-.2216
AA	.1413	.1867	.2000	.1539	.2300	1.0000	.3352*	.1944	.2366	.0788
LA	.1865	.0059	.2696*	.3366**	.3199*	.3352*	1.0000	.2926*	.1268	-.2662*
LST	.0410	.0124	.1084	.1929	.3006*	.1944	.2926*	1.0000	.0948	-.1665
LF	.1198	.0651	.1591	.2298	.1531	.2366	.1268	.0948	1.0000	-.1352
QUE	-.0506	.1131	-.1568	-.3092*	-.2216	.0788	-.2662*	-.1665	-.1352	1.0000



### 3 Parejas

#### 1 flush

AC	1.0000	.7551**	.8646**	.9169**	.7633**	.8943**	.9231**	.6508**	.8050**
DO	.7551**	1.0000	.7175**	.6674**	.6245**	.7072**	.6947**	.4929**	.6025**
ASc	.8646**	.7175**	1.0000	.8785**	.7868**	.8574**	.8734**	.6440**	.7603**
LEs	.9169**	.6674**	.8785**	1.0000	.7362**	.8839**	.9509**	.6529**	.8004**
LSc	.7633**	.6245**	.7868**	.7362**	1.0000	.7615**	.8111**	.6020**	.6735**
AA	.8943**	.7072**	.8574**	.8839**	.7615**	1.0000	.9212**	.6998**	.8167**
LA	.9231**	.6947**	.8734**	.9509**	.8111**	.9212**	1.0000	.6976**	.8128**
LST	.6508**	.4929**	.6440**	.6529**	.6020**	.6998**	.6976**	1.0000	.6069**
LF	.8050**	.6025**	.7603**	.8004**	.6735**	.8167**	.8128**	.6069**	1.0000

#### 2 flush

AC	1.0000	.7094**	.5329**	.6741**	.6334**	.5646**	.6727**	.3303**	.4995**	.1847
DO	.7094**	1.0000	.4675**	.4417**	.5293**	.4995**	.5168**	.3039**	.3930**	.1768
ASc	.5329**	.4675**	1.0000	.6684**	.6772**	.5807**	.6825**	.3007**	.4972**	.2220
LEs	.6741**	.4417**	.6684**	1.0000	.6414**	.6101**	.8002**	.2945**	.5440**	.3013**
LSc	.6334**	.5293**	.6772**	.6414**	1.0000	.5348**	.7472**	.3163**	.5489**	.1853
AA	.5646**	.4995**	.5807**	.6101**	.5348**	1.0000	.7710**	.1078	.5504**	.1922
LA	.6727**	.5168**	.6825**	.8002**	.7472**	.7710**	1.0000	.2719*	.6029**	.2127
LST	.3303**	.3039**	.3007**	.2945**	.3163**	.1078	.2719*	1.0000	.0934	.1493
LF	.4995**	.3930**	.4972**	.5440**	.5489**	.5504**	.6029**	.0934	1.0000	.0330
QUE	.1847	.1768	.2220	.3013**	.1853	.1922	.2127	.1493	.0330	1.0000

#### 1 crash

AC	1.0000	.8007**	.7628**	.6361**	.6745**	.6017**	.7553**	.3493**	.1531	.1305
DO	.8007**	1.0000	.6595**	.4531**	.5612**	.5546**	.6529**	.3292**	.1350	.0953
ASc	.7628**	.6595**	1.0000	.5665**	.5920**	.6625**	.7481**	.4192**	.0870	.1447
LEs	.6361**	.4531**	.5665**	1.0000	.3156**	.5173**	.6485**	.3813**	.1944	.0833
LSc	.6745**	.5612**	.5920**	.3156**	1.0000	.4736**	.6522**	.2468*	.1960	.2291*
AA	.6017**	.5546**	.6625**	.5173**	.4736**	1.0000	.7229**	.3392**	.2121	.1178
LA	.7553**	.6529**	.7481**	.6485**	.6522**	.7229**	1.0000	.4683**	.2515*	.1466
LST	.3493**	.3292**	.4192**	.3813**	.2468*	.3392**	.4683**	1.0000	.1220	.1739
LF	.1531	.1350	.0870	.1944	.1960	.2121	.2515*	.1220	1.0000	.0218
QUE	.1305	.0953	.1447	.0833	.2291*	.1178	.1466	.1739	.0218	1.0000

#### 3 flush

AC	1.0000	.8015**	.6961**	.7147**	.5451**	.6597**	.8043**	.2192	.5728**	-.0193
DO	.8015**	1.0000	.6315**	.5165**	.4743**	.5891**	.6688**	.1142	.4302**	-.0641
ASc	.6961**	.6315**	1.0000	.5030**	.5187**	.5872**	.6513**	.1704	.5325**	-.0456
LEs	.7147**	.5165**	.5030**	1.0000	.3246**	.6095**	.7410**	.1048	.4594**	.0522
LSc	.5451**	.4743**	.5187**	.3246**	1.0000	.5967**	.6063**	.1690	.3812**	-.0819
AA	.6597**	.5891**	.5872**	.6095**	.5967**	1.0000	.8298**	.1909	.4653**	-.0158
LA	.8043**	.6688**	.6513**	.7410**	.6063**	.8298**	1.0000	.2646*	.5659**	.0233
LST	.2192	.1142	.1704	.1048	.1690	.1909	.2646*	1.0000	.2229	.0413
LF	.5728**	.4302**	.5325**	.4594**	.3812**	.4653**	.5659**	.2229	1.0000	-.0564
QUE	-.0193	-.0641	-.0456	.0522	-.0819	-.0158	.0233	.0413	-.0564	1.0000

#### 2 crash

AC	1.0000	.7446**	.5123**	.6866**	.5474**	.4886**	.5699**	.2417*	.5876**	.1115
DO	.7446**	1.0000	.4970**	.5998**	.3513**	.5238**	.5674**	.2675*	.3676**	.0024
ASc	.5123**	.4970**	1.0000	.5519**	.4025**	.4524**	.5144**	.1060	.3523**	.1766
LEs	.6866**	.5998**	.5519**	1.0000	.4439**	.4340**	.6036**	.2477*	.5229**	.1303
LSc	.5474**	.3513**	.4025**	.4439**	1.0000	.3628**	.5636**	.2200	.4503**	.0949
AA	.4886**	.5238**	.4524**	.4340**	.3628**	1.0000	.6749**	.3415**	.2853*	.1721
LA	.5699**	.5674**	.5144**	.6036**	.5636**	.6749**	1.0000	.3361**	.3159**	.2059
LST	.2417*	.2675*	.1060	.2477*	.2200	.3415**	.3361**	1.0000	.1364	.2336
LF	.5876**	.3676**	.3523**	.5229**	.4503**	.2853*	.3159**	.1364	1.0000	.0005
QUE	.1115	.0024	.1766	.1303	.0949	.1721	.2059	.2336	.0005	1.0000

## 5 Parejas

### 1 flush

AC	1.0000	.7946**	.8969**	.8974**	.8787**	.9206**	.9286**	.7982**	.7572**
DO	.7946**	1.0000	.7390**	.7105**	.7479**	.7787**	.7651**	.7202**	.7387**
ASc	.8969**	.7390**	1.0000	.8353**	.8415**	.8890**	.8983**	.7756**	.7340**
LEs	.8974**	.7105**	.8353**	1.0000	.8719**	.9055**	.9008**	.7642**	.7183**
LSc	.8787**	.7479**	.8415**	.8719**	1.0000	.9128**	.9141**	.7721**	.7562**
AA	.9206**	.7787**	.8890**	.9055**	.9128**	1.0000	.9564**	.7953**	.7879**
LA	.9286**	.7651**	.8983**	.9008**	.9141**	.9564**	1.0000	.7771**	.7938**
LST	.7982**	.7202**	.7756**	.7642**	.7721**	.7953**	.7771**	1.0000	.6502**
LF	.7572**	.7387**	.7340**	.7183**	.7562**	.7879**	.7938**	.6502**	1.0000

### 2 flush

AC	1.0000	.7521**	.8405**	.8445**	.6682**	.8388**	.8694**	.6203**	.6473**	.4718**
DO	.7521**	1.0000	.6225**	.6898**	.5247**	.6817**	.7067**	.4961**	.4796**	.4238**
ASc	.8405**	.6225**	1.0000	.7660**	.5397**	.7644**	.7228**	.6172**	.5942**	.4449**
LEs	.8445**	.6898**	.7660**	1.0000	.5580**	.7776**	.8010**	.5842**	.5572**	.4859**
LSc	.6682**	.5247**	.5397**	.5580**	1.0000	.6414**	.6895**	.4490**	.4197**	.3878**
AA	.8388**	.6817**	.7644**	.7776**	.6414**	1.0000	.8529**	.6071**	.5154**	.4502**
LA	.8694**	.7067**	.7228**	.8010**	.6895**	.8529**	1.0000	.5913**	.5830**	.4323**
LST	.6203**	.4961**	.6172**	.5842**	.4490**	.6071**	.5913**	1.0000	.3134**	.3974**
LF	.6473**	.4796**	.5942**	.5572**	.4197**	.5154**	.5830**	.3134**	1.0000	.2407*
QUE	.4718**	.4238**	.4449**	.4859**	.3878**	.4502**	.4323**	.3974**	.2407*	1.0000

### 1 crash

AC	1.0000	.5290**	.4317**	.5569**	.4612**	.5599**	.6691**	.3502**	.2480*	.1276
DO	.5290**	1.0000	.0673	.4101**	.3144**	.4036**	.4692**	.1873	.2499*	.1041
ASc	.4317**	.0673	1.0000	.2477*	.3417**	.3289**	.3818**	.2112	.0872	.0405
LEs	.5569**	.4101**	.2477*	1.0000	.3473**	.4586**	.6368**	.4613**	.1365	.1667
LSc	.4612**	.3144**	.3417**	.3473**	1.0000	.4444**	.5464**	.2576*	.1398	.1303
AA	.5599**	.4036**	.3289**	.4586**	.4444**	1.0000	.6270**	.1782	.1951	.2088
LA	.6691**	.4692**	.3818**	.6368**	.5464**	.6270**	1.0000	.3658**	.2286*	.2049
LST	.3502**	.1873	.2112	.4613**	.2576*	.1782	.3658**	1.0000	.1710	.0898
LF	.2480*	.2499*	.0872	.1365	.1398	.1951	.2286*	.1710	1.0000	.0636
QUE	.1276	.1041	.0405	.1667	.1303	.2088	.2049	.0898	.0636	1.0000

### 3 flush

AC	1.0000	.6666**	.6031**	.6687**	.5631**	.7394**	.7755**	.4241**	.4867**	.3177**
DO	.6666**	1.0000	.3061**	.5095**	.5420**	.5143**	.5780**	.2881*	.2274	.1190
ASc	.6031**	.3061**	1.0000	.3778**	.3542**	.4760**	.4800**	.2539*	.3846**	.1909
LEs	.6687**	.5095**	.3778**	1.0000	.3755**	.5886**	.7586**	.4698**	.3413**	.2980**
LSc	.5631**	.5420**	.3542**	.3755**	1.0000	.5306**	.6049**	.2841*	.3088**	.1323
AA	.7394**	.5143**	.4760**	.5886**	.5306**	1.0000	.7195**	.4496**	.3395**	.3290**
LA	.7755**	.5780**	.4800**	.7586**	.6049**	.7195**	1.0000	.4816**	.4854**	.3324**
LST	.4241**	.2881*	.2539*	.4698**	.2841*	.4496**	.4816**	1.0000	.1383	.2392*
LF	.4867**	.2274	.3846**	.3413**	.3088**	.3395**	.4854**	.1383	1.0000	.1599
QUE	.3177**	.1190	.1909	.2980**	.1323	.3290**	.3324**	.2392*	.1599	1.0000

### 2 crash

AC	1.0000	.7565**	.7993**	.7420**	.6398**	.7158**	.7370**	.6598**	.5384**	.2222
DO	.7565**	1.0000	.6586**	.6451**	.4920**	.5648**	.6275**	.5239**	.4158**	.1411
ASc	.7993**	.6586**	1.0000	.6681**	.6682**	.6611**	.7353**	.6544**	.4713**	.3115*
LEs	.7420**	.6451**	.6681**	1.0000	.5030**	.5538**	.7238**	.5774**	.5159**	.2757*
LSc	.6398**	.4920**	.6682**	.5030**	1.0000	.5264**	.6131**	.4985**	.4855**	.1606
AA	.7158**	.5648**	.6611**	.5538**	.5264**	1.0000	.7838**	.4225**	.4891**	.2068
LA	.7370**	.6275**	.7353**	.7238**	.6131**	.7838**	1.0000	.5673**	.5446**	.2781*
LST	.6598**	.5239**	.6544**	.5774**	.4985**	.4225**	.5673**	1.0000	.3419**	.3522**
LF	.5384**	.4158**	.4713**	.5159**	.4855**	.4891**	.5446**	.3419**	1.0000	.1252
QUE	.2222	.1411	.3115*	.2757*	.1606	.2068	.2781*	.3522**	.1252	1.0000



## 7 Parejas

1 flush

AC	1.0000	.7374**	.8194**	.8717**	.7062**	.7592**	.8330**	.5671**	.6991**
DO	.7374**	1.0000	.7534**	.7331**	.6415**	.6495**	.7040**	.5429**	.5706**
ASc	.8194**	.7534**	1.0000	.8257**	.7176**	.7734**	.8529**	.4831**	.6870**
LEs	.8717**	.7331**	.8257**	1.0000	.6853**	.7935**	.8754**	.5458**	.7078**
LSc	.7062**	.6415**	.7176**	.6853**	1.0000	.6755**	.7327**	.4503**	.5952**
AA	.7592**	.6495**	.7734**	.7935**	.6755**	1.0000	.9267**	.4173**	.7446**
LA	.8330**	.7040**	.8529**	.8754**	.7327**	.9267**	1.0000	.5079**	.8101**
LST	.5671**	.5429**	.4831**	.5458**	.4503**	.4173**	.5079**	1.0000	.3794**
LF	.6991**	.5706**	.6870**	.7078**	.5952**	.7446**	.8101**	.3794**	1.0000

2 flush

AC	1.0000	.6307**	.7498**	.7354**	.5659**	.5556**	.7069**	.4591**	.4934**	.4430**
DO	.6307**	1.0000	.5193**	.5012**	.4493**	.3913**	.4278**	.2355	.3191**	.2314
ASc	.7498**	.5193**	1.0000	.7464**	.5590**	.4441**	.6373**	.4143**	.4772**	.3749**
LEs	.7354**	.5012**	.7464**	1.0000	.3631**	.5326**	.6620**	.4673**	.5198**	.2778*
LSc	.5659**	.4493**	.5590**	.3631**	1.0000	.3775**	.4761**	.2821*	.2826*	.1505
AA	.5556**	.3913**	.4441**	.5326**	.3775**	1.0000	.8063**	.2766*	.4163**	.2809*
LA	.7069**	.4278**	.6373**	.6620**	.4761**	.8063**	1.0000	.4838**	.4654**	.4209**
LST	.4591**	.2355	.4143**	.4673**	.2821*	.2766*	.4838**	1.0000	.2637*	.2123
LF	.4934**	.3191**	.4772**	.5198**	.2826*	.4163**	.4654**	.2637*	1.0000	.1419
QUE	.4430**	.2314	.3749**	.2778*	.1505	.2809*	.4209**	.2123	.1419	1.0000

1 crash

AC	1.0000	.7962**	.7938**	.8070**	.7805**	.6982**	.8588**	.5644**	.5102**	.6510**
DO	.7962**	1.0000	.6907**	.6291**	.7402**	.5369**	.6742**	.5441**	.3717**	.5466**
ASc	.7938**	.6907**	1.0000	.6504**	.7206**	.5969**	.7770**	.4826**	.4106**	.5340**
LEs	.8070**	.6291**	.6504**	1.0000	.5973**	.5534**	.8050**	.4975**	.4171**	.5615**
LSc	.7805**	.7402**	.7206**	.5973**	1.0000	.5936**	.7517**	.5389**	.3792**	.5516**
AA	.6982**	.5369**	.5969**	.5534**	.5936**	1.0000	.7826**	.4395**	.2824*	.4253**
LA	.8588**	.6742**	.7770**	.8050**	.7517**	.7826**	1.0000	.5610**	.4617**	.5732**
LST	.5644**	.5441**	.4826**	.4975**	.5389**	.4395**	.5610**	1.0000	.2590*	.3326**
LF	.5102**	.3717**	.4106**	.4171**	.3792**	.2824*	.4617**	.2590*	1.0000	.3304**
QUE	.6510**	.5466**	.5340**	.5615**	.5516**	.4253**	.5732**	.3326**	.3304**	1.0000

3 flush

AC	1.0000	.8340**	.6884**	.5519**	.4649**	.5185**	.5793**	.3112*	.2295	.2626
DO	.8340**	1.0000	.6627**	.4733**	.2683	.4295**	.4610**	.1948	.2391	.2226
ASc	.6884**	.6627**	1.0000	.5594**	.3359*	.5010**	.5914**	.2928*	.2013	.2567
LEs	.5519**	.4733**	.5594**	1.0000	.1298	.4616**	.6972**	.2918*	.2137	.1708
LSc	.4649**	.2683	.3359*	.1298	1.0000	.3438*	.3634*	.2658	.2670	.2024
AA	.5185**	.4295**	.5010**	.4616**	.3438*	1.0000	.7492**	.2405	.2986*	.0368
LA	.5793**	.4610**	.5914**	.6972**	.3634*	.7492**	1.0000	.2827	.2644	.2224
LST	.3112*	.1948	.2928*	.2918*	.2658	.2405	.2827	1.0000	.1440	.1674
LF	.2295	.2391	.2013	.2137	.2670	.2986*	.2644	.1440	1.0000	.1636
QUE	.2626	.2226	.2567	.1708	.2024	.0368	.2224	.1674	.1636	1.0000

2 crash

AC	1.0000	.7376**	.5759**	.5773**	.3989**	.3591**	.3060*	.2719*	.4777**	.0241
DO	.7376**	1.0000	.5204**	.4575**	.3177*	.1841	.2238	.2607*	.4608**	.0060
ASc	.5759**	.5204**	1.0000	.4013**	.3253**	.2994*	.2957*	-.0437	.4085**	-.0300
LEs	.5773**	.4575**	.4013**	1.0000	.2894*	.2009	.2712*	.1520	.5765**	-.0069
LSc	.3989**	.3177*	.3253**	.2894*	1.0000	.4828**	.4689**	-.0558	.3399**	.0839
AA	.3591**	.1841	.2994*	.2009	.4828**	1.0000	.5651**	.0144	.3300**	-.0488
LA	.3060*	.2238	.2957*	.2712*	.4689**	.5651**	1.0000	-.0672	.3340**	-.0232
LST	.2719*	.2607*	-.0437	.1520	-.0558	.0144	-.0672	1.0000	.0234	.1054
LF	.4777**	.4608**	.4085**	.5765**	.3399**	.3300**	.3340**	.0234	1.0000	.1517
QUE	.0241	.0060	-.0300	-.0069	.0839	-.0488	-.0232	.1054	.1517	1.0000

## 9 Parejas

### 1 flush

AC	1.0000	.7523**	.7403**	.7894**	.7232**	.7689**	.8855**	.6012**	.6549**
DO	.7523**	1.0000	.5684**	.6004**	.5532**	.7053**	.7018**	.5323**	.5396**
ASc	.7403**	.5684**	1.0000	.7463**	.5433**	.6794**	.7634**	.5093**	.5136**
LEs	.7894**	.6004**	.7463**	1.0000	.6177**	.7524**	.8463**	.4995**	.6288**
LSc	.7232**	.5532**	.5433**	.6177**	1.0000	.6338**	.7222**	.4745**	.5032**
AA	.7689**	.7053**	.6794**	.7524**	.6338**	1.0000	.8725**	.5752**	.6226**
LA	.8855**	.7018**	.7634**	.8463**	.7222**	.8725**	1.0000	.6050**	.7331**
LST	.6012**	.5323**	.5093**	.4995**	.4745**	.5752**	.6050**	1.0000	.5012**
LF	.6549**	.5396**	.5136**	.6288**	.5032**	.6226**	.7331**	.5012**	1.0000

### 2 flush

AC	1.0000	.7004**	.6448**	.6910**	.7362**	.7047**	.7415**	.3883**	.4717**	.2834*
DO	.7004**	1.0000	.4847**	.5857**	.6354**	.5578**	.6440**	.2751*	.5195**	.2678*
ASc	.6448**	.4847**	1.0000	.5740**	.6051**	.5259**	.5693**	.3786**	.3160**	.3429**
LEs	.6910**	.5857**	.5740**	1.0000	.6053**	.5935**	.7882**	.3463**	.3831**	.2714*
LSc	.7362**	.6354**	.6051**	.6053**	1.0000	.6986**	.7723**	.4225**	.4237**	.3083**
AA	.7047**	.5578**	.5259**	.5935**	.6986**	1.0000	.7990**	.4505**	.3785**	.2911**
LA	.7415**	.6440**	.5693**	.7882**	.7723**	.7990**	1.0000	.4949**	.4744**	.2711*
LST	.3883**	.2751*	.3786**	.3463**	.4225**	.4505**	.4949**	1.0000	.2064	.2327*
LF	.4717**	.5195**	.3160**	.3831**	.4237**	.3785**	.4744**	.2064	1.0000	.2309*
QUE	.2834*	.2678*	.3429**	.2714*	.3083**	.2911**	.2711*	.2327*	.2309*	1.0000

### 1 crash

AC	1.0000	.6420**	.5828**	.6156**	.5502**	.6171**	.6511**	.2863*	.1491	.1408
DO	.6420**	1.0000	.6435**	.5616**	.5483**	.6594**	.6285**	.1807	.1215	.1972
ASc	.5828**	.6435**	1.0000	.6008**	.6157**	.7327**	.7603**	.2779*	.2237	.2758*
LEs	.6156**	.5616**	.6008**	1.0000	.3946**	.5778**	.7290**	.2918*	.2991**	.2397*
LSc	.5502**	.5483**	.6157**	.3946**	1.0000	.6234**	.6727**	.2973**	.0482	.1915
AA	.6171**	.6594**	.7327**	.5778**	.6234**	1.0000	.7885**	.2185	.2919*	.2002
LA	.6511**	.6285**	.7603**	.7290**	.6727**	.7885**	1.0000	.3508**	.2194	.2319*
LST	.2863*	.1807	.2779*	.2918*	.2973**	.2185	.3508**	1.0000	.1567	.1724
LF	.1491	.1215	.2237	.2991**	.0482	.2919*	.2194	.1567	1.0000	.0237
QUE	.1408	.1972	.2758*	.2397*	.1915	.2002	.2319*	.1724	.0237	1.0000

### 3 flush

AC	1.0000	.8181**	.7537**	.8275**	.7449**	.8235**	.8928**	.5268**	.6402**	.3961**
DO	.8181**	1.0000	.7341**	.7524**	.6585**	.7560**	.8273**	.5177**	.5671**	.4134**
ASc	.7537**	.7341**	1.0000	.7334**	.6881**	.8082**	.8218**	.5214**	.5574**	.3670**
LEs	.8275**	.7524**	.7334**	1.0000	.6264**	.7597**	.8441**	.4437**	.5514**	.3463**
LSc	.7449**	.6585**	.6881**	.6264**	1.0000	.7087**	.7833**	.4430**	.5046**	.4119**
AA	.8235**	.7560**	.8082**	.7597**	.7087**	1.0000	.8980**	.4990**	.6247**	.3880**
LA	.8928**	.8273**	.8218**	.8441**	.7833**	.8980**	1.0000	.5240**	.6501**	.3581**
LST	.5268**	.5177**	.5214**	.4437**	.4430**	.4990**	.5240**	1.0000	.3973**	.3517**
LF	.6402**	.5671**	.5574**	.5514**	.5046**	.6247**	.6501**	.3973**	1.0000	.3389**
QUE	.3961**	.4134**	.3670**	.3463**	.4119**	.3880**	.3581**	.3517**	.3389**	1.0000

### 2 crash

AC	1.0000	.5889**	.6905**	.6226**	.6522**	.5348**	.5278**	.1990	.4211**	.1104
DO	.5889**	1.0000	.4730**	.3997**	.5506**	.4495**	.4986**	.1901	.2486*	-.0019
ASc	.6905**	.4730**	1.0000	.5667**	.5602**	.4913**	.4960**	.2149	.3350**	.1041
LEs	.6226**	.3997**	.5667**	1.0000	.5332**	.5559**	.6550**	.2806*	.3961**	.0998
LSc	.6522**	.5506**	.5602**	.5332**	1.0000	.4738**	.6551**	.2382	.3820**	.0826
AA	.5348**	.4495**	.4913**	.5559**	.4738**	1.0000	.4968**	.2830*	.3035*	-.0437
LA	.5278**	.4986**	.4960**	.6550**	.6551**	.4968**	1.0000	.2521*	.4561**	.0391
LST	.1990	.1901	.2149	.2806*	.2382	.2830*	.2521*	1.0000	-.0216	-.1394
LF	.4211**	.2486*	.3350**	.3961**	.3820**	.3035*	.4561**	-.0216	1.0000	.0741
QUE	.1104	-.0019	.1041	.0998	.0826	-.0437	.0391	-.1394	.0741	1.0000



## Hembras de Origen Michoacan

### 1 Pareja

#### 1 flush

AC	1.0000	.8695**	.8785**	.9215**	.9123**	.9391**	.9604**	.7012**	.7690**
DO	.8695**	1.0000	.7326**	.8180**	.8209**	.8615**	.8733**	.6807**	.7468**
ASc	.8785**	.7326**	1.0000	.8508**	.8488**	.8346**	.8833**	.6480**	.7411**
LEs	.9215**	.8180**	.8508**	1.0000	.8813**	.8981**	.9303**	.7156**	.7183**
LSc	.9123**	.8209**	.8488**	.8813**	1.0000	.8696**	.9269**	.6769**	.7565**
AA	.9391**	.8615**	.8346**	.8981**	.8696**	1.0000	.9457**	.7048**	.7544**
LA	.9604**	.8733**	.8833**	.9303**	.9269**	.9457**	1.0000	.7124**	.7716**
LST	.7012**	.6807**	.6480**	.7156**	.6769**	.7048**	.7124**	1.0000	.6327**
LF	.7690**	.7468**	.7411**	.7183**	.7565**	.7544**	.7716**	.6327**	1.0000

#### 2 flush

AC	1.0000	.7860**	.7672**	.7295**	.7082**	.7060**	.8095**	.4558**	.6299**	.3788**
DO	.7860**	1.0000	.6561**	.6659**	.6355**	.6643**	.7300**	.4091**	.5381**	.3905**
ASc	.7672**	.6561**	1.0000	.6046**	.6002**	.7184**	.6807**	.3796**	.5756**	.3429**
LEs	.7295**	.6659**	.6046**	1.0000	.6853**	.6998**	.7915**	.4693**	.5608**	.4055**
LSc	.7082**	.6355**	.6002**	.6853**	1.0000	.7237**	.7843**	.4250**	.5625**	.4260**
AA	.7060**	.6643**	.7184**	.6998**	.7237**	1.0000	.8397**	.4778**	.6213**	.4420**
LA	.8095**	.7300**	.6807**	.7915**	.7843**	.8397**	1.0000	.5047**	.6815**	.4278**
LST	.4558**	.4091**	.3796**	.4693**	.4250**	.4778**	.5047**	1.0000	.3447**	.2679*
LF	.6299**	.5381**	.5756**	.5608**	.5625**	.6213**	.6815**	.3447**	1.0000	.3450**
QUE	.3788**	.3905**	.3429**	.4055**	.4260**	.4420**	.4278**	.2679*	.3450**	1.0000

#### 1 crash

AC	1.0000	.7237**	.7387**	.7244**	.6487**	.6585**	.8280**	.3812**	.4770**	.2137
DO	.7237**	1.0000	.6049**	.5925**	.6172**	.6466**	.7136**	.3505**	.3930**	.2333
ASc	.7387**	.6049**	1.0000	.6516**	.5344**	.6242**	.7646**	.4281**	.4240**	.1058
LEs	.7244**	.5925**	.6516**	1.0000	.4958**	.6493**	.6859**	.3510**	.4399**	.1903
LSc	.6487**	.6172**	.5344**	.4958**	1.0000	.5794**	.7490**	.3334**	.3280**	.3484**
AA	.6585**	.6466**	.6242**	.6493**	.5794**	1.0000	.7435**	.3002*	.3812**	.2393
LA	.8280**	.7136**	.7646**	.6859**	.7490**	.7435**	1.0000	.4507**	.4942**	.2500*
LST	.3812**	.3505**	.4281**	.3510**	.3334**	.3002*	.4507**	1.0000	.0742	.0557
LF	.4770**	.3930**	.4240**	.4399**	.3280**	.3812**	.4942**	.0742	1.0000	.1655
QUE	.2137	.2333	.1058	.1903	.3484**	.2393	.2500*	.0557	.1655	1.0000

#### 3 flush

AC	1.0000	.6835**	.4956**	.5270**	.6805**	.5246**	.8153**	.1304	.5989**	.0001
DO	.6835**	1.0000	.4786**	.5111**	.5633**	.5192**	.5821**	.2159	.5865**	-.2008
ASc	.4956**	.4786**	1.0000	.4454**	.4332**	.4564**	.5609**	.2059	.4071**	-.1207
LEs	.5270**	.5111**	.4454**	1.0000	.4247**	.4032**	.5485**	.2027	.5149**	-.1075
LSc	.6805**	.5633**	.4332**	.4247**	1.0000	.4540**	.6312**	.2239	.5158**	.0205
AA	.5246**	.5192**	.4564**	.4032**	.4540**	1.0000	.4957**	.1034	.3841**	.0163
LA	.8153**	.5821**	.5609**	.5485**	.6312**	.4957**	1.0000	.2507	.6334**	.0575
LST	.1304	.2159	.2059	.2027	.2239	.1034	.2507	1.0000	.1858	.1440
LF	.5989**	.5865**	.4071**	.5149**	.5158**	.3841**	.6334**	.1858	1.0000	-.0249
QUE	.0001	-.2008	-.1207	-.1075	.0205	.0163	.0575	.1440	-.0249	1.0000

#### 2 crash

AC	1.0000	.6536**	.7234**	.4936**	.6672**	.6802**	.8189**	.4882**	.6883**	.0148
DO	.6536**	1.0000	.5652**	.3271*	.5465**	.6153**	.6128**	.2661	.4964**	-.0364
ASc	.7234**	.5652**	1.0000	.4915**	.5577**	.7264**	.7323**	.3843**	.4968**	-.0118
LEs	.4936**	.3271*	.4915**	1.0000	.4095**	.4734**	.5824**	.2685	.3797**	.0844
LSc	.6672**	.5465**	.5577**	.4095**	1.0000	.6456**	.7072**	.3490**	.4740**	.1101
AA	.6802**	.6153**	.7264**	.4734**	.6456**	1.0000	.7568**	.3857**	.5265**	.1506
LA	.8189**	.6128**	.7323**	.5824**	.7072**	.7568**	1.0000	.5088**	.6214**	.0997
LST	.4882**	.2661	.3843**	.2685	.3490**	.3857**	.5088**	1.0000	.4130**	.0393
LF	.6883**	.4964**	.4968**	.3797**	.4740**	.5265**	.6214**	.4130**	1.0000	.0134
QUE	.0148	-.0364	-.0118	.0844	.1101	.1506	.0997	.0393	.0134	1.0000

### 3 Parejas

#### 1 flush

AC	1.0000	.8764**	.8628**	.9264**	.8573**	.9174**	.9243**	.6803**	.7686**
DO	.8764**	1.0000	.8156**	.8578**	.8334**	.8666**	.8513**	.6562**	.7377**
ASc	.8628**	.8156**	1.0000	.8607**	.8410**	.8652**	.8772**	.6009**	.6859**
LEs	.9264**	.8578**	.8607**	1.0000	.8401**	.9205**	.9396**	.6952**	.7420**
LSc	.8573**	.8334**	.8410**	.8401**	1.0000	.8493**	.8793**	.6186**	.7243**
AA	.9174**	.8666**	.8652**	.9205**	.8493**	1.0000	.9411**	.7013**	.7928**
LA	.9243**	.8513**	.8772**	.9396**	.8793**	.9411**	1.0000	.7070**	.8022**
LST	.6803**	.6562**	.6009**	.6952**	.6186**	.7013**	.7070**	1.0000	.6713**
LF	.7686**	.7377**	.6859**	.7420**	.7243**	.7928**	.8022**	.6713**	1.0000

#### 2 flush

AC	1.0000	.7303**	.8433**	.8710**	.8056**	.8027**	.8963**	.5974**	.7081**	.5257**
DO	.7303**	1.0000	.7540**	.6926**	.6714**	.7071**	.7399**	.4743**	.5318**	.3745**
ASc	.8433**	.7540**	1.0000	.8287**	.8214**	.8169**	.8955**	.6215**	.7035**	.5273**
LEs	.8710**	.6926**	.8287**	1.0000	.7596**	.7402**	.8707**	.6199**	.6777**	.6090**
LSc	.8056**	.6714**	.8214**	.7596**	1.0000	.8158**	.8665**	.5694**	.7279**	.4762**
AA	.8027**	.7071**	.8169**	.7402**	.8158**	1.0000	.8871**	.6091**	.6734**	.4245**
LA	.8963**	.7399**	.8955**	.8707**	.8665**	.8871**	1.0000	.6425**	.7691**	.5572**
LST	.5974**	.4743**	.6215**	.6199**	.5694**	.6091**	.6425**	1.0000	.4848**	.3591**
LF	.7081**	.5318**	.7035**	.6777**	.7279**	.6734**	.7691**	.4848**	1.0000	.3475**
QUE	.5257**	.3745**	.5273**	.6090**	.4762**	.4245**	.5572**	.3591**	.3475**	1.0000

#### 1 crash

AC	1.0000	.8069**	.8226**	.8351**	.7639**	.8322**	.8772**	.5644**	.5876**	.4096**
DO	.8069**	1.0000	.7461**	.7007**	.6873**	.7100**	.7458**	.4619**	.4658**	.3575**
ASc	.8226**	.7461**	1.0000	.7415**	.7118**	.7455**	.7676**	.5315**	.5800**	.4477**
LEs	.8351**	.7007**	.7415**	1.0000	.6555**	.7779**	.8304**	.5723**	.5262**	.4691**
LSc	.7639**	.6873**	.7118**	.6555**	1.0000	.7417**	.8251**	.4662**	.5252**	.4101**
AA	.8322**	.7100**	.7455**	.7779**	.7417**	1.0000	.9134**	.5062**	.5529**	.3793**
LA	.8772**	.7458**	.7676**	.8304**	.8251**	.9134**	1.0000	.5447**	.5528**	.4250**
LST	.5644**	.4619**	.5315**	.5723**	.4662**	.5062**	.5447**	1.0000	.3173**	.3074**
LF	.5876**	.4658**	.5800**	.5262**	.5252**	.5529**	.5528**	.3173**	1.0000	.2219
QUE	.4096**	.3575**	.4477**	.4691**	.4101**	.3793**	.4250**	.3074**	.2219	1.0000

#### 3 flush

AC	1.0000	.7728**	.6901**	.7417**	.7669**	.6740**	.8269**	.4009**	.5618**	.2215
DO	.7728**	1.0000	.6545**	.5834**	.6840**	.6452**	.6595**	.2102	.5617**	.2312
ASc	.6901**	.6545**	1.0000	.6809**	.6486**	.6027**	.6704**	.2718	.5379**	.2689
LEs	.7417**	.5834**	.6809**	1.0000	.6472**	.5438**	.7421**	.2467	.5317**	.2279
LSc	.7669**	.6840**	.6486**	.6472**	1.0000	.6421**	.7239**	.2800*	.5855**	.3471*
AA	.6740**	.6452**	.6027**	.5438**	.6421**	1.0000	.7220**	.3455*	.4374**	.3119*
LA	.8269**	.6595**	.6704**	.7421**	.7239**	.7220**	1.0000	.4552**	.6345**	.2736
LST	.4009**	.2102	.2718	.2467	.2800*	.3455*	.4552**	1.0000	.1279	.0304
LF	.5618**	.5617**	.5379**	.5317**	.5855**	.4374**	.6345**	.1279	1.0000	.1713
QUE	.2215	.2312	.2689	.2279	.3471*	.3119*	.2736	.0304	.1713	1.0000

#### 2 crash

AC	1.0000	.4753**	.4030**	.3637**	.4846**	.5419**	.5008**	.1485	.3374**	.0012
DO	.4753**	1.0000	.2245	.0159	.1655	.1550	.2943**	-.0158	.1455	-.1586
ASc	.4030**	.2245	1.0000	.3745**	.4201**	.4478**	.4890**	.1990	.1759	.0984
LEs	.3637**	.0159	.3745**	1.0000	.4542**	.4165**	.2947**	.1132	.1714	.0996
LSc	.4846**	.1655	.4201**	.4542**	1.0000	.3521**	.3411**	.0867	.2777*	.1248
AA	.5419**	.1550	.4478**	.4165**	.3521**	1.0000	.5862**	.1487	.3616**	.0413
LA	.5008**	.2943**	.4890**	.2947**	.3411**	.5862**	1.0000	.1774	.2845*	.0462
LST	.1485	-.0158	.1990	.1132	.0867	.1487	.1774	1.0000	-.0933	.0493
LF	.3374**	.1455	.1759	.1714	.2777*	.3616**	.2845*	-.0933	1.0000	-.0486
QUE	.0012	-.1586	.0984	.0996	.1248	.0413	.0462	.0493	-.0486	1.0000

## 5 Parejas

### 1 flush

AC	1.0000	.7262**	.8198**	.8217**	.8443**	.8221**	.8336**	.6760**	.6759**
DO	.7262**	1.0000	.6801**	.6285**	.6305**	.6734**	.7109**	.4870**	.5673**
ASc	.8198**	.6801**	1.0000	.7258**	.8446**	.8400**	.8568**	.6592**	.7622**
LEs	.8217**	.6285**	.7258**	1.0000	.7382**	.8099**	.8188**	.6170**	.5799**
LSc	.8443**	.6305**	.8446**	.7382**	1.0000	.8298**	.8308**	.6561**	.6971**
AA	.8221**	.6734**	.8400**	.8099**	.8298**	1.0000	.9276**	.6605**	.7153**
LA	.8336**	.7109**	.8568**	.8188**	.8308**	.9276**	1.0000	.6609**	.7426**
LST	.6760**	.4870**	.6592**	.6170**	.6561**	.6605**	.6609**	1.0000	.5864**
LF	.6759**	.5673**	.7622**	.5799**	.6971**	.7153**	.7426**	.5864**	1.0000

### 2 flush

AC	1.0000	.7788**	.7765**	.8064**	.7186**	.8059**	.8585**	.5017**	.6800**	.0460
DO	.7788**	1.0000	.5974**	.6792**	.5326**	.7049**	.7101**	.4067**	.5332**	.1376
ASc	.7765**	.5974**	1.0000	.7052**	.7506**	.8014**	.8035**	.4188**	.6306**	.0762
LEs	.8064**	.6792**	.7052**	1.0000	.6253**	.7457**	.8336**	.4639**	.6892**	.0657
LSc	.7186**	.5326**	.7506**	.6253**	1.0000	.7236**	.7623**	.3821**	.5999**	.1532
AA	.8059**	.7049**	.8014**	.7457**	.7236**	1.0000	.8556**	.4571**	.6245**	.2420
LA	.8585**	.7101**	.8035**	.8336**	.7623**	.8556**	1.0000	.4714**	.7001**	.0886
LST	.5017**	.4067**	.4188**	.4639**	.3821**	.4571**	.4714**	1.0000	.3555**	-.1161
LF	.6800**	.5332**	.6306**	.6892**	.5999**	.6245**	.7001**	.3555**	1.0000	.0874
QUE	.0460	.1376	.0762	.0657	.1532	.2420	.0886	-.1161	.0874	1.0000

### 1 crash

AC	1.0000	.6444**	.6185**	.6329**	.6534**	.6573**	.6982**	.3450**	.4460**	.1316
DO	.6444**	1.0000	.5746**	.5598**	.5984**	.5870**	.5513**	.3084**	.2160	.1137
ASc	.6185**	.5746**	1.0000	.6890**	.5683**	.7157**	.7321**	.3032**	.3322**	.2586*
LEs	.6329**	.5598**	.6890**	1.0000	.6059**	.7181**	.7744**	.2349*	.5318**	.2080
LSc	.6534**	.5984**	.5683**	.6059**	1.0000	.6588**	.7177**	.3026**	.3384**	.1291
AA	.6573**	.5870**	.7157**	.7181**	.6588**	1.0000	.8181**	.3237**	.4233**	.2683*
LA	.6982**	.5513**	.7321**	.7744**	.7177**	.8181**	1.0000	.3231**	.5211**	.2951**
LST	.3450**	.3084**	.3032**	.2349*	.3026**	.3237**	.3231**	1.0000	.1180	.0927
LF	.4460**	.2160	.3322**	.5318**	.3384**	.4233**	.5211**	.1180	1.0000	.1262
QUE	.1316	.1137	.2586*	.2080	.1291	.2683*	.2951**	.0927	.1262	1.0000

### 3 flush

AC	1.0000	.3348*	.2679	.3966*	.4227**	.5633**	.4336**	.1959	.1358	.0398
DO	.3348*	1.0000	.4858**	.4268**	.3648*	.3264*	.3891*	.2035	.2972	.0975
ASc	.2679	.4858**	1.0000	.5249**	.4233**	.3557*	.5403**	.1470	.2663	.4627**
LEs	.3966*	.4268**	.5249**	1.0000	.2555	.3811*	.5783**	.1923	.3958*	.3191*
LSc	.4227**	.3648*	.4233**	.2555	1.0000	.4565**	.6644**	.3224*	.4080**	.2102
AA	.5633**	.3264*	.3557*	.3811*	.4565**	1.0000	.6671**	.2865	.2353	.0664
LA	.4336**	.3891*	.5403**	.5783**	.6644**	.6671**	1.0000	.3163	.4817**	.1903
LST	.1959	.2035	.1470	.1923	.3224*	.2865	.3163	1.0000	.1051	.1948
LF	.1358	.2972	.2663	.3958*	.4080**	.2353	.4817**	.1051	1.0000	.2278
QUE	.0398	.0975	.4627**	.3191*	.2102	.0664	.1903	.1948	.2278	1.0000

### 2 crash

AC	1.0000	.3202**	.5201**	.4445**	.4118**	.3547**	.4554**	.1613	.3628**	.2622*
DO	.3202**	1.0000	.2445	.1385	.1266	.1112	.1543	.0739	.1637	.0684
ASc	.5201**	.2445	1.0000	.2892*	.3661**	.3967**	.3245**	.2086	.2423	.0725
LEs	.4445**	.1385	.2892*	1.0000	.2102	.1683	.2606*	.2084	.3396**	.1146
LSc	.4118**	.1266	.3661**	.2102	1.0000	.3678**	.3941**	.2050	.1907	.3134*
AA	.3547**	.1112	.3967**	.1683	.3678**	1.0000	.6878**	.2596*	.1948	.1117
LA	.4554**	.1543	.3245**	.2606*	.3941**	.6878**	1.0000	.2131	.2990*	.1325
LST	.1613	.0739	.2086	.2084	.2050	.2596*	.2131	1.0000	.1926	-.0173
LF	.3628**	.1637	.2423	.3396**	.1907	.1948	.2990*	.1926	1.0000	.0740
QUE	.2622*	.0684	.0725	.1146	.3134*	.1117	.1325	-.0173	.0740	1.0000

## 7 Parejas

### 1 flush

AC	1.0000	.9105**	.8955**	.9097**	.8773**	.9117**	.9428**	.6485**	.8351**
DO	.9105**	1.0000	.8617**	.8541**	.8187**	.8790**	.8988**	.6348**	.7736**
ASc	.8955**	.8617**	1.0000	.8327**	.8442**	.8834**	.9129**	.6386**	.7713**
LEs	.9097**	.8541**	.8327**	1.0000	.8254**	.8529**	.9097**	.6897**	.7592**
LSc	.8773**	.8187**	.8442**	.8254**	1.0000	.8468**	.8970**	.6327**	.7380**
AA	.9117**	.8790**	.8834**	.8529**	.8468**	1.0000	.9302**	.6211**	.7806**
LA	.9428**	.8988**	.9129**	.9097**	.8970**	.9302**	1.0000	.6901**	.8145**
LST	.6485**	.6348**	.6386**	.6897**	.6327**	.6211**	.6901**	1.0000	.5275**
LF	.8351**	.7736**	.7713**	.7592**	.7380**	.7806**	.8145**	.5275**	1.0000

### 2 flush

AC	1.0000	.6927**	.7590**	.6955**	.6787**	.7972**	.8565**	.3792**	.5469**	.4006**
DO	.6927**	1.0000	.6268**	.6097**	.5046**	.6785**	.7219**	.2888*	.3904**	.3064**
ASc	.7590**	.6268**	1.0000	.6142**	.5805**	.6540**	.7740**	.3258**	.4822**	.4426**
LEs	.6955**	.6097**	.6142**	1.0000	.2989**	.6156**	.6927**	.3913**	.4049**	.2632*
LSc	.6787**	.5046**	.5805**	.2989**	1.0000	.6056**	.6251**	.2602*	.4741**	.3023**
AA	.7972**	.6785**	.6540**	.6156**	.6056**	1.0000	.8392**	.3758**	.4626**	.4008**
LA	.8565**	.7219**	.7740**	.6927**	.6251**	.8392**	1.0000	.4357**	.5979**	.4639**
LST	.3792**	.2888*	.3258**	.3913**	.2602*	.3758**	.4357**	1.0000	.1226	.1912
LF	.5469**	.3904**	.4822**	.4049**	.4741**	.4626**	.5979**	.1226	1.0000	.3016**
QUE	.4006**	.3064**	.4426**	.2632*	.3023**	.4008**	.4639**	.1912	.3016**	1.0000

### 1 crash

AC	1.0000	.6200**	.6722**	.6216**	.6318**	.5763**	.7212**	.3969**	.3049**	.1821
DO	.6200**	1.0000	.5920**	.5735**	.5017**	.5478**	.5859**	.3326**	.3133**	.2801*
ASc	.6722**	.5920**	1.0000	.5779**	.5972**	.5215**	.6027**	.3873**	.2922*	.2745*
LEs	.6216**	.5735**	.5779**	1.0000	.4967**	.3587**	.5819**	.4062**	.2801*	.2202
LSc	.6318**	.5017**	.5972**	.4967**	1.0000	.4619**	.6576**	.4153**	.3243**	.3027**
AA	.5763**	.5478**	.5215**	.3587**	.4619**	1.0000	.7296**	.2867*	.2485*	.2577*
LA	.7212**	.5859**	.6027**	.5819**	.6576**	.7296**	1.0000	.3679**	.2796*	.2798*
LST	.3969**	.3326**	.3873**	.4062**	.4153**	.2867*	.3679**	1.0000	.3044**	.1222
LF	.3049**	.3133**	.2922*	.2801*	.3243**	.2485*	.2796*	.3044**	1.0000	.2044
QUE	.1821	.2801*	.2745*	.2202	.3027**	.2577*	.2798*	.1222	.2044	1.0000

### 3 flush

AC	1.0000	.8027**	.7870**	.7871**	.7269**	.7868**	.7797**	.5906**	.4795**	.1181
DO	.8027**	1.0000	.6466**	.7521**	.6034**	.6689**	.7142**	.6187**	.4040**	.0676
ASc	.7870**	.6466**	1.0000	.6397**	.6113**	.7485**	.7639**	.5272**	.3641*	.2494
LEs	.7871**	.7521**	.6397**	1.0000	.5762**	.6389**	.6962**	.5672**	.4513**	.1522
LSc	.7269**	.6034**	.6113**	.5762**	1.0000	.6230**	.7131**	.4427**	.2901	.2787
AA	.7868**	.6689**	.7485**	.6389**	.6230**	1.0000	.8501**	.4941**	.4376**	.3204*
LA	.7797**	.7142**	.7639**	.6962**	.7131**	.8501**	1.0000	.5172**	.4537**	.3277*
LST	.5906**	.6187**	.5272**	.5672**	.4427**	.4941**	.5172**	1.0000	.2736	.0884
LF	.4795**	.4040**	.3641*	.4513**	.2901	.4376**	.4537**	.2736	1.0000	.1703
QUE	.1181	.0676	.2494	.1522	.2787	.3204*	.3277*	.0884	.1703	1.0000

### 2 crash

AC	1.0000	.5913**	.6108**	.5379**	.4514**	.6119**	.5946**	.1372	.4384**	.0139
DO	.5913**	1.0000	.5347**	.4608**	.3755**	.5648**	.4430**	.2149	.3649**	.0137
ASc	.6108**	.5347**	1.0000	.4267**	.2964*	.5222**	.5384**	.1375	.3167**	.0710
LEs	.5379**	.4608**	.4267**	1.0000	.2115	.4369**	.4105**	.1926	.2461*	.1817
LSc	.4514**	.3755**	.2964*	.2115	1.0000	.3725**	.3569**	.2613*	.2994*	-.0255
AA	.6119**	.5648**	.5222**	.4369**	.3725**	1.0000	.7655**	.2667*	.2844*	.1544
LA	.5946**	.4430**	.5384**	.4105**	.3569**	.7655**	1.0000	.3169**	.3463**	.1405
LST	.1372	.2149	.1375	.1926	.2613*	.2667*	.3169**	1.0000	-.0110	.0079
LF	.4384**	.3649**	.3167**	.2461*	.2994*	.2844*	.3463**	-.0110	1.0000	.0561
QUE	.0139	.0137	.0710	.1817	-.0255	.1544	.1405	.0079	.0561	1.0000



## 9 Parejas

1 flush

AC	1.0000	.8000**	.7730**	.7914**	.7371**	.8095**	.8382**	.5880**	.6771**
DO	.8000**	1.0000	.7234**	.7602**	.6937**	.7392**	.7867**	.4860**	.5950**
ASc	.7730**	.7234**	1.0000	.7230**	.7396**	.7805**	.7783**	.6415**	.6748**
LEs	.7914**	.7602**	.7230**	1.0000	.6458**	.7180**	.8258**	.5801**	.6124**
LSc	.7371**	.6937**	.7396**	.6458**	1.0000	.8066**	.7898**	.5757**	.6140**
AA	.8095**	.7392**	.7805**	.7180**	.8066**	1.0000	.8751**	.6099**	.7065**
LA	.8382**	.7867**	.7783**	.8258**	.7898**	.8751**	1.0000	.5827**	.7234**
LST	.5880**	.4860**	.6415**	.5801**	.5757**	.6099**	.5827**	1.0000	.4626**
LF	.6771**	.5950**	.6748**	.6124**	.6140**	.7065**	.7234**	.4626**	1.0000

QUE

2 flush

AC	1.0000	.7701**	.7612**	.7435**	.6507**	.6252**	.7872**	.3547**	.5729**	.3232**
DO	.7701**	1.0000	.6471**	.6460**	.5663**	.5488**	.6246**	.3740**	.4283**	.2735*
ASc	.7612**	.6471**	1.0000	.6977**	.6493**	.5877**	.7082**	.3395**	.4707**	.2670*
LEs	.7435**	.6460**	.6977**	1.0000	.5632**	.5269**	.7821**	.3260**	.5336**	.3304**
LSc	.6507**	.5663**	.6493**	.5632**	1.0000	.7437**	.6721**	.3527**	.4461**	.5317**
AA	.6252**	.5488**	.5877**	.5269**	.7437**	1.0000	.7091**	.2921**	.4203**	.4833**
LA	.7872**	.6246**	.7082**	.7821**	.6721**	.7091**	1.0000	.3951**	.5366**	.4229**
LST	.3547**	.3740**	.3395**	.3260**	.3527**	.2921**	.3951**	1.0000	.1784	.1438
LF	.5729**	.4283**	.4707**	.5336**	.4461**	.4203**	.5366**	.1784	1.0000	.2423*
QUE	.3232**	.2735*	.2670*	.3304**	.5317**	.4833**	.4229**	.1438	.2423*	1.0000

1 crash

AC	1.0000	.7622**	.6845**	.6752**	.5971**	.7923**	.7878**	.3662**	.3785**	.1879
DO	.7622**	1.0000	.6426**	.6046**	.3505**	.6340**	.6468**	.3612**	.2282	.1058
ASc	.6845**	.6426**	1.0000	.5527**	.5180**	.5853**	.5486**	.3198*	.2400	.1290
LEs	.6752**	.6046**	.5527**	1.0000	.3689**	.6387**	.6372**	.1722	.3690**	.1679
LSc	.5971**	.3505**	.5180**	.3689**	1.0000	.5731**	.6420**	.3530**	.2529	.2172
AA	.7923**	.6340**	.5853**	.6387**	.5731**	1.0000	.8313**	.2476	.5071**	.2322
LA	.7878**	.6468**	.5486**	.6372**	.6420**	.8313**	1.0000	.4130**	.4596**	.2999*
LST	.3662**	.3612**	.3198*	.1722	.3530**	.2476	.4130**	1.0000	.0879	.1324
LF	.3785**	.2282	.2400	.3690**	.2529	.5071**	.4596**	.0879	1.0000	.0866
QUE	.1879	.1058	.1290	.1679	.2172	.2322	.2999*	.1324	.0866	1.0000

3 flush

AC	1.0000	.7361**	.7899**	.6264**	.5239**	.6551**	.6616**	.3257*	.5988**	.2478
DO	.7361**	1.0000	.6863**	.5915**	.5233**	.4810**	.5054**	.2916*	.4723**	.1161
ASc	.7899**	.6863**	1.0000	.5782**	.3488*	.6239**	.6320**	.3628*	.5183**	.2352
LEs	.6264**	.5915**	.5782**	1.0000	.2597	.3456*	.5345**	.1116	.4599**	.2004
LSc	.5239**	.5233**	.3488*	.2597	1.0000	.4400**	.4381**	.0798	.4057**	.2001
AA	.6551**	.4810**	.6239**	.3456*	.4400**	1.0000	.7336**	.3671**	.5004**	.1215
LA	.6616**	.5054**	.6320**	.5345**	.4381**	.7336**	1.0000	.2954*	.4578**	.0480
LST	.3257*	.2916*	.3628*	.1116	.0798	.3671**	.2954*	1.0000	.2047	.0825
LF	.5988**	.4723**	.5183**	.4599**	.4057**	.5004**	.4578**	.2047	1.0000	.2434
QUE	.2478	.1161	.2352	.2004	.2001	.1215	.0480	.0825	.2434	1.0000

2 crash

AC	1.0000	.5722**	.6060**	.5462**	.3941**	.5147**	.6525**	.2426*	.3600**	.0737
DO	.5722**	1.0000	.4330**	.3620**	.3289**	.3976**	.5632**	.1744	.3105**	.1407
ASc	.6060**	.4330**	1.0000	.3633**	.2149	.3942**	.4783**	.1856	.4058**	-.0059
LEs	.5462**	.3620**	.3633**	1.0000	.2247	.2963*	.6245**	.2185	.3522**	.2022
LSc	.3941**	.3289**	.2149	.2247	1.0000	.2319	.3651**	.0897	.2127	-.0115
AA	.5147**	.3976**	.3942**	.2963*	.2319	1.0000	.4296**	.1872	.2574*	.1332
LA	.6525**	.5632**	.4783**	.6245**	.3651**	.4296**	1.0000	.3277**	.4012**	.2068
LST	.2426*	.1744	.1856	.2185	.0897	.1872	.3277**	1.0000	.0849	.2051
LF	.3600**	.3105**	.4058**	.3522**	.2127	.2574*	.4012**	.0849	1.0000	-.0081
QUE	.0737	.1407	-.0059	.2022	-.0115	.1332	.2068	.2051	-.0081	1.0000

## Hembras Ancestrales

### Origen Bryce Canyon

AC	1.0000	.4662**	.5798**	.6666**	.5641**	.5452**	.6594**	.3363**	.1987**	.0598
DO	.4662**	1.0000	.5690**	.3347**	.4904**	.4133**	.4589**	.2499**	.3634**	.1992**
ASc	.5798**	.5690**	1.0000	.5144**	.4907**	.5744**	.5948**	.3966**	.4744**	.1685*
LEs	.6666**	.3347**	.5144**	1.0000	.3796**	.4559**	.5392**	.2672**	.1354	.1451*
LSc	.5641**	.4904**	.4907**	.3796**	1.0000	.5357**	.6571**	.2229**	.2894**	.0266
AA	.5452**	.4133**	.5744**	.4559**	.5357**	1.0000	.8186**	.2851**	.4756**	.1310
LA	.6594**	.4589**	.5948**	.5392**	.6571**	.8186**	1.0000	.3466**	.4465**	.1116
LST	.3363**	.2499**	.3966**	.2672**	.2229**	.2851**	.3466**	1.0000	.2494**	.1624*
LF	.1987**	.3634**	.4744**	.1354	.2894**	.4756**	.4465**	.2494**	1.0000	.2252**
QUE	.0598	.1992**	.1685*	.1451*	.0266	.1310	.1116	.1624*	.2252**	1.0000

### Origen Michoacan

AC	1.0000	.8103**	.8309**	.8364**	.7576**	.8301**	.7990**	.5791**	.6489**	.4240**
DO	.8103**	1.0000	.7527**	.7572**	.6712**	.7491**	.7414**	.5519**	.6065**	.3911**
ASc	.8309**	.7527**	1.0000	.7777**	.7476**	.7983**	.7951**	.5487**	.7167**	.4840**
LEs	.8364**	.7572**	.7777**	1.0000	.6778**	.7993**	.8144**	.5982**	.6231**	.4066**
LSc	.7576**	.6712**	.7476**	.6778**	1.0000	.7880**	.7677**	.5510**	.6564**	.4537**
AA	.8301**	.7491**	.7983**	.7993**	.7880**	1.0000	.8833**	.5956**	.7145**	.4751**
LA	.7990**	.7414**	.7951**	.8144**	.7677**	.8833**	1.0000	.5427**	.7162**	.4464**
LST	.5791**	.5519**	.5487**	.5982**	.5510**	.5956**	.5427**	1.0000	.5300**	.3493**
LF	.6489**	.6065**	.7167**	.6231**	.6564**	.7145**	.7162**	.5300**	1.0000	.4620**
QUE	.4240**	.3911**	.4840**	.4066**	.4537**	.4751**	.4464**	.3493**	.4620**	1.0000

## Hembras Endogámicas

### Origen Bryce Canyon

AC	1.0000	.5764**	.0775	.1190	.0642	.3409**	.1685	.0569	-.0264	-.0214
DO	.5764**	1.0000	.2885*	.0488	.0564	.0846	.0303	.0356	.0122	.0509
ASc	.0775	.2885*	1.0000	.0873	.1170	-.0458	.0406	.2847*	.0850	.1239
LEs	.1190	.0488	.0873	1.0000	.1813	.2230	.2885*	.0902	.0496	.0646
LSc	.0642	.0564	.1170	.1813	1.0000	.1871	.1503	-.0125	-.0246	.0472
AA	.3409**	.0846	-.0458	.2230	.1871	1.0000	.4116**	.1448	.1093	-.0522
LA	.1685	.0303	.0406	.2885*	.1503	.4116**	1.0000	.1519	.2529*	-.1484
LST	.0569	.0356	.2847*	.0902	-.0125	.1448	.1519	1.0000	.0924	.0224
LF	-.0264	.0122	.0850	.0496	-.0246	.1093	.2529*	.0924	1.0000	-.0983
QUE	-.0214	.0509	.1239	.0646	.0472	-.0522	-.1484	.0224	-.0983	1.0000

### Origen Michoacan

AC	1.0000	.3915**	.3806**	.4391**	.2872*	.3639**	.5653**	.1733	.1113	-.0475
DO	.3915**	1.0000	.5087**	.4380**	.3588**	.4965**	.6364**	.2943**	.2391*	.0593
ASc	.3806**	.5087**	1.0000	.3872**	.5204**	.5451**	.5890**	.2650*	.3076**	.0271
LEs	.4391**	.4380**	.3872**	1.0000	.1451	.5179**	.6216**	.3172**	.1628	.0400
LSc	.2872*	.3588**	.5204**	.1451	1.0000	.4978**	.5201**	.1914	.3241**	.0411
AA	.3639**	.4965**	.5451**	.5179**	.4978**	1.0000	.7546**	.2840*	.2426*	-.0119
LA	.5653**	.6364**	.5890**	.6216**	.5201**	.7546**	1.0000	.3115**	.3110**	.1094
LST	.1733	.2943**	.2650*	.3172**	.1914	.2840*	.3115**	1.0000	.0250	-.0872
LF	.1113	.2391*	.3076**	.1628	.3241**	.2426*	.3110**	.0250	1.0000	.0570
QUE	-.0475	.0593	.0271	.0400	.0411	-.0119	.1094	-.0872	.0570	1.0000



#### **ANEXO 4: COEFICIENTES DE REGRESIÓN Y CORRELACIÓN**

Se muestran las diferentes pendientes de las regresiones calculadas dependiendo del parentesco de los individuos, que se abrevian como:

- OPM pendiente de la regresión hijos (machos y hembras)-padre medio
- OP pendiente de la regresión hijos macho-padre
- OM pendiente de la regresión hijos macho-madre
- AP pendiente de la regresión hijas hembra-padre
- AM pendiente de la regresión hijas hembra-madre

También se muestra el coeficiente de correlación entre hermanos, abreviado como:

- corr correlación entre hermanos

Se presentan los dos orígenes poblacionales por separado.

Se indica el tamaño del cuello de botella de la población, así como la fase del ciclo a la que corresponde cada estadístico.

Solo se muestra la significación en caso de que ésta sea mayor de .01

## Origen Poblacional Bryce Canyon

### Anchura de la cabeza

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	-.344	.000	139	-.377	.001	70	-.158		-.305	.009	69	-.250		.521**	207
2 flush	-.137	.085	175	.024		87	-.093		-.136		88	-.205	.053	.205**	262
1 crash	-.087		184	-.049		92	-.152		-.112		92	.059		.234**	276
3 flush	.035		104	.046		52	.024		-.063		52	.108		.531**	156
2 crash	.044		91	-.024		39	-.142		-.152		52	.150		.073	113
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	-.449	.000	135	-.309	.021	68	-.316	.009	-.432	.001	67	-.511	.000	.543**	200
2 flush	-.056		168	.033		83	-.104		-.088		84	-.009	.053	.224**	251
1 crash	.004		160	-.053		80	.060		-.088		80	.043		.380**	240
3 flush	-.042		124	.066		62	-.093		.008		62	-.094		.584**	198
2 crash	-.118		144	.113		73	-.334	.002	.157		72	-.294	.011	.564**	221
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	.355	.000	128	.322	.009	64	.346	.005	.326	.007	64	.275	.026	.573**	198
2 flush	-.122		172	.058		86	-.216	.046	.036		86	-.232	.031	.510**	258
1 crash	.024		170	.047		84	.013		.017		85	-.000		.206**	251
3 flush	-.006		151	-.043		76	.099		-.068		75	-.002		.521**	231
2 crash	.117		119	.084		61	-.040		.239	.093	58	-.351	.175	.460**	173
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	.359	.000	130	.432	.001	66	.187		.475	.000	64	.064		.660**	192
2 flush	-.137	.090	152	-.109		76	-.061		-.243	.033	76	.054		.352**	228
1 crash	.234	.004	144	.332	.002	71	.075		.057		70	.137		.426**	219
3 flush	.230	.019	72	.131		36	.316	.034	-.002		36	.184		.444**	108
2 crash	.104		102	-.245		54	.236	.056	-.038		48	.154		.317**	172
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	.043		159	.114		79	-.112		.177		79	-.067		.366**	244
2 flush	-.069		164	.048		82	-.213	.051	.029		82	-.075		.281**	246
1 crash	-.055		151	-.043		76	-.437	.098	.037		70	-.032		.227**	225
3 flush	-.034		160	-.030		80	.018		.205	.069	80	-.283		.099	241
2 crash	.271	.001	132	-.041		64	.299	.022	.228	.071	67	.154		.249**	192

## Origen Poblacional Bryce Canyon

### Distancia entre los ojos

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	-.106		139	.296	.015	70	-.021		.138		69	-.034		.669**	207
2 flush	-.169	.025	175	-.018		87	-.079		-.276	.009	88	-.183	.087	.312**	262
1 crash	-.033		184	-.022		92	-.001		-.002		92	.117		.122	276
3 flush	-.135		104	.207		52	.261	.105	-.192		52	-.111		.146	156
2 crash	-.099		91	-.396	.014	39	-.377	.010	.133		52	.176		.132	113
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	.196	.093	135	.538	.000	68	-.359	.015	.488	.000	67	-.311	.037	.760**	200
2 flush	.011		168	.185	.094	83	-.262	.017	.003		84	.103		.138	251
1 crash	.072		160	-.026		80	.100		-.089		80	.159		.202**	240
3 flush	-.034		124	-.169		62	-.032		-.040		62	.138		.355**	198
2 crash	-.163		144	.050		73	-.152		.163		72	-.385	.000	.337**	221
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	.447	.000	128	.305	.014	64	.485	.000	.214	.085	64	.419	.000	.716**	198
2 flush	-.100		172	.116		86	-.375	.002	-.004		86	-.125		.493**	258
1 crash	.075		170	.165		84	-.213	.063	.056		85	.091		.193*	251
3 flush	-.069		151	.048		76	.062		-.178		75	-.136		.268**	231
2 crash	.228	.030	119	.221	.067	61	.278	.153	-.027		58	.331	.090	.309**	173
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	.207	.016	130	.129		66	-.014		.381	.001	64	.090		.189*	192
2 flush	-.119		152	-.168		76	.043		-.181		76	-.048		.210**	228
1 crash	.095		144	.224	.040	71	-.042		.009		70	.016		.348**	219
3 flush	.339	.000	72	.053		36	.091		.223	.122	36	.302	.021	.318**	108
2 crash	.109		102	-.231		54	.234	.075	.036		48	.167		.208**	172
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	.556	.000	159	.700	.000	79	.485	.000	.533	.000	79	.346	.001	.548**	244
2 flush	-.154	.042	164	.032		82	-.253	.017	-.020		82	-.206	.053	.342**	246
1 crash	-.098		151	-.039		76	-.162		.057		70	-.186		.185*	225
3 flush	.124		160	.016		80	.226	.052	.045		80	.083		.131	241
2 crash	.043		132	.021		64	-.082	.022	.079		67	.101		.055	192

## Origen Poblacional Bryce Canyon

### Anchura del escutelo

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	-.378	.000	139	-.084		70	-.433	.003	-.176		69	-.620	.000	.407**	207
2 flush	-.135	.075	175	.022		87	-.060		-.118		88	-.236	.027	.171*	262
1 crash	-.054		184	-.081		92	-.017		.204	.045	92	-.102		.241**	276
3 flush	.062		104	-.033		52	.110		.089		52	.089		.398**	156
2 crash	.047		91	.074		39	.096		-.083		52	.034		.049	113
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	-.460	.000	135	-.247	.067	68	-.453	.000	-.411	.001	67	-.560	.000	.642**	200
2 flush	-.186	.016	168	-.015		83	-.213	.052	-.115		84	-.134		.185*	251
1 crash	-.173	.045	160	-.368	.003	80	.174		-.094		80	-.178		.156*	240
3 flush	-.012		124	.047		62	.061		-.099		62	-.051		.289**	198
2 crash	-.071		144	-.152		73	-.106	.002	-.016		72	.046		.165*	221
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	.194	.030	128	.245	.054	64	.143		.131		64	.129		.397**	198
2 flush	-.220	.004	172	.061		86	-.308	.003	-.031		86	-.341	.001	.415**	258
1 crash	.046		170	.032		84	.034		.079		85	-.002		.148*	251
3 flush	.029		151	-.000		76	-.168		.053		75	.211	.059	.323**	231
2 crash	.191	.082	119	.156		61	.091		.172		58	-.000		.339**	173
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	.164	.074	130	.199		66	-.040		.316	.009	64	-.034		.518**	192
2 flush	-.248	.004	152	-.236	.056	76	-.171		-.199		76	.054		.234**	228
1 crash	.064		144	.010		71	-.014		.017		70	.181		.271**	219
3 flush	.171		72	.000		36	.313	.139	.256	.129	36	-.161		.242*	108
2 crash	.041		102	.155		54	-.036		.028		48	-.068		-.114	172
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	-.066		159	-.017		79	-.187	.084	.107		79	-.143		.246**	244
2 flush	-.095		164	-.135		82	-.078		.078		82	-.013		.460**	246
1 crash	.058		151	-.077		76	.021		.209		70	.000		.192*	225
3 flush	.007		160	.081		80	-.246	.029	.309	.004	80	-.156		.073	241
2 crash	.081		132	-.139		64	.088		.098		67	.156		.128	192



## Origen Poblacional Bryce Canyon

### Longitud del escudo

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	-.316	.000	139	-.175		70	-.215		-.289	.014	69	-.483	.000	.477**	207
2 flush	.002		175	.039		87	.070		-.051		88	-.075	.053	.223**	262
1 crash	-.145	.045	184	-.032		92	-.086		-.034		92	-.236		.244**	276
3 flush	.015		104	.287		52	.058		.027		52	-.112		.174	156
2 crash	-.209	.021	91	-.196		39	-.092		-.135		52	-.275	.038	.220*	113
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	-.255	.004	135	.072		68	-.093		-.449	.001	67	-.463	.000	.450**	200
2 flush	-.026		168	.061		83	-.171		.168		84	-.125		.135	251
1 crash	.028		160	.075		80	.071		.007		80	-.067		.343**	240
3 flush	.078		124	.065		62	.166		.020		62	-.028		.353**	198
2 crash	-.127		144	-.040		73	-.302	.019	.265	.047	72	-.308	.016	.283**	221
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	.293	.000	128	.367	.003	64	.323	.009	.220	.078	64	.118		.607**	198
2 flush	-.146	.055	172	.006		86	-.099		-.024		86	-.280	.008	.461**	258
1 crash	-.175	.028	170	-.049		84	-.199	.072	-.135		85	-.085		.285**	251
3 flush	-.118		151	.023		76	-.128		-.082		75	-.104		.439**	231
2 crash	.120		119	-.162		61	.019		.289	.089	58	.246	.154	.306**	173
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	.180	.039	130	.468	.000	66	-.145		.592	.000	64	-.141		.618**	192
2 flush	.058		152	-.025		76	.143		.112		76	-.060		.343**	228
1 crash	-.094		144	.126		71	.014		-.186		70	-.212		.372**	219
3 flush	-.038		72	.067		36	.067		-.081		36	-.244		.304**	108
2 crash	-.031		102	-.220		54	-.058		.041		48	.121		.186*	172
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	-.126		159	-.046		79	-.265	.015	.023		79	-.184		.276**	244
2 flush	-.176	.083	164	.059		82	-.254	.018	.045		82	-.079		.248**	246
1 crash	-.000		151	.064		76	-.066		.063		70	.068		.424**	225
3 flush	.067		160	.022		80	-.025		.190	.072	80	.016		.005	241
2 crash	-.025		132	-.021		64	-.194		.022		67	.091		.044	192



## Origen Poblacional Bryce Canyon

### Longitud del escutelo

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	-.291	.001	139	-.018		70	-.395	.007	-.1828		69	-.499	.000	.430**	207
2 flush	.015		175	-.008		87	-.005		.000		88	.066		.252**	262
1 crash	.153	.034	184	.158		92	.186	.077	.058		92	.087		.269**	276
3 flush	.013		104	.070		52	.014	.105	-.078		52	-.050		.240*	156
2 crash	-.068		91	.051		39	.062	.010	-.385	.009	52	.034		.199	113
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	-.169	.067	135	.117		68	-.332	.005	-.008		67	-.206	.093	.364**	200
2 flush	.002		168	-.188	.088	83	.101		.078		84	.015	.053	.186*	251
1 crash	.188	.024	160	.091		80	.049		.128		80	.295	.007	.147	240
3 flush	-.094		124	-.219	.023	62	.037		-.219	.084	62	.157		.389**	198
2 crash	-.133		144	-.012		73	-.092		-.127		72	-.166		.186*	221
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	.330	.000	128	.463	.000	64	.369	.002	.194		64	.162		.514**	198
2 flush	.013		172	.040		86	-.028	.046	.152		86	-.123		.445**	258
1 crash	-.160	.041	170	-.026		84	-.187	.087	-.093		85	-.129		.257**	251
3 flush	.061		151	-.074		76	.081		.006		75	.130		.331**	231
2 crash	-.088		119	-.086		61	.051		-.246	.058	58	.067		.475**	173
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	.298	.000	130	.471	.000	66	.014		.153	.000	64	.159		.328**	192
2 flush	-.107		152	.030		76	.008		-.190	.096	76	-.121		.089	228
1 crash	-.009		144	-.050		71	.049		-.170		70	.054		.285**	219
3 flush	.146		72	-.086		36	.108		.120		36	.335	.058	-.026	108
2 crash	-.012		102	.043		54	-.046		.105		48	-.163		.032	172
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	-.039		159	.068		79	.055		-.118		79	-.162		.209**	244
2 flush	-.006		164	.001		82	-.184	.092	.072		82	.098		.417**	246
1 crash	-.049		151	-.079		76	.181		-.013		70	-.204	.093	.293**	225
3 flush	.021		160	.080		80	-.117		.097		80	-.016		.074	241
2 crash	.136		132	.205	.103	64	-.108		.112		67	.120		.250**	192

## Origen Poblacional Bryce Canyon

### Anchura del ala

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	-.425	.000	139	-.305	.088	70	-.378	.008	-.411	.000	69	-.455	.001	.476**	207
2 flush	-.113		175	.033		87	-.031		-.181	.097	88	-.144		.167*	262
1 crash	.092		184	-.084		92	.112		.060	.045	92	.171		.237**	276
3 flush	-.018		104	-.147		52	-.004		-.037		52	.095		.532**	156
2 crash	-.177		91	-.420	.076	39	-.258		-.182		52	.065		.165	113
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	-.368	.000	135	-.184		68	-.329	.007	-.270	.026	67	-.508	.000	.482**	200
2 flush	-.235	.002	168	-.287	.009	83	-.115		-.225	.040	84	-.101		.280**	251
1 crash	-.168		160	-.115		80	.062		-.171		80	-.140		.353**	240
3 flush	-.103		124	-.074		62	-.185		-.094		62	-.016		.481**	198
2 crash	-.054		144	-.049		73	-.126		.163		72	-.118		.151	221
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	.320	.000	128	.398	.001	64	.235	.062	.352	.004	64	.130		.615**	198
2 flush	-.134	.083	172	.022		86	-.166		.040		86	-.259	.015	.454**	258
1 crash	-.007		170	-.131		84	-.063		.006		85	.194		.273**	251
3 flush	.026		151	.110		76	-.041		.003		75	.003		.460**	231
2 crash	.389	.002	119	.310	.019	61	.218		.109		58	.221		.572**	173
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	.238	.003	130	.234	.035	66	.094		.321	.004	64	.048		.580**	192
2 flush	.059		152	.105		76	.030		.027		76	.013		.279**	228
1 crash	.327	.000	144	.300	.004	71	.183	.077	.260	.021	70	.322	.002	.464**	219
3 flush	-.352	.019	72	-.369	.018	36	.214		-.372	.017	36	.129		.307**	108
2 crash	.461	.000	102	.178		54	.328	.028	.588	.000	48	.339	.063	.454**	172
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	.207	.007	159	.143		79	.068		.342	.001	79	.142		.364**	244
2 flush	-.080		164	-.127		82	-.121	.051	-.055		82	.063		.306**	246
1 crash	-.013		151	-.034		76	-.047		.024		70	.022		.155*	225
3 flush	.124		160	.265	.011	80	-.008		.219	.037	80	-.255	.029	.251**	241
2 crash	.244	.003	132	.128		64	.103		.219	.090	67	.262	.020	.446**	192

## Origen Poblacional Bryce Canyon

### Longitud del ala

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	-.328	.000	139	-.281	.016	70	-.293	.039	-.256	.032	69	-.342	.016	.543**	207
2 flush	-.122		175	.035		87	-.124		-.137		88	-.170		.154*	262
1 crash	.251	.001	184	.182	.083	92	.287	.013	.059		92	-.237		.361**	276
3 flush	.060		104	.173		52	.091		.051		52	-.053		.432**	156
2 crash	.048		91	-.140		39	.095		-.084		52	.129		.152	113
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	-.391	.000	135	-.186		68	-.403	.000	-.319	.018	67	-.497	.000	.559**	200
2 flush	.178	.022	168	.314	.003	83	.127		.233	.033	84	-.154		.286**	251
1 crash	-.240	.007	160	.081		80	-.195	.067	.016		80	-.316	.002	.545**	240
3 flush	-.078		124	.019		62	-.116		-.068		62	-.079		.588**	198
2 crash	-.118		144	.020		73	-.363	.001	.314	.007	72	-.303	.007	.327**	221
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	.368	.000	128	.469	.000	64	.335	.007	.334	.007	64	.123		.614**	198
2 flush	-.295	.000	172	-.009		86	-.302	.005	.035		86	-.418	.000	.536**	258
1 crash	-.101		170	.076		84	-.266	.016	.079		85	-.234	.033	.392**	251
3 flush	.044		151	-.117		76	.232	.033	-.126		75	.084		.657**	231
2 crash	.230	.100	119	.222	.160	61	.059		.154		58	.069		.690**	173
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	.106		130	.212	.058	66	-.100		.348	.001	64	-.241	.068	.679**	192
2 flush	.086		152	.035		76	.195	.090	-.084		76	.104		.326**	228
1 crash	.115		144	.141		71	.094		-.028		70	.151		.484**	219
3 flush	-.264	.085	72	-.166		36	.170		-.221	.139	36	-.005		.439**	108
2 crash	.157		102	.019		54	.159		.143		48	.255	.070	.382**	172
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	-.046		159	.003		79	-.133		.065		79	-.147		.388**	244
2 flush	-.113		164	-.048		82	-.164		-.056		82	-.050		.383**	246
1 crash	.013		151	-.050		76	.083		-.002		70	-.007		.356**	225
3 flush	.151	.069	160	.079		80	.083		.291	.011	80	-.041		.382**	241
2 crash	.237	.009	132	.095		64	.224	.126	.053		67	.370	.010	.305**	192

## Origen Poblacional Bryce Canyon

### Longitud de la sutura torácica

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	-.169	.067	139	-.029		70	-.294	.025	-.032		69	-.096	.001	.217**	207
2 flush	-.139	.069	175	-.126		87	-.033		-.137		88	-.062		.109	262
1 crash	.101		184	.073		92	.012		.122		92	.104		.061	276
3 flush	.032		104	-.085		52	-.024		.383	.024	52	-.058		.019	156
2 crash	.172		91	.207		39	.275		-.122		52	.169		.138	113
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	-.228	.008	135	-.104		68	-.033		-.349	.003	67	-.533	.000	.100	200
2 flush	-.005		168	-.216	.049	83	.163		.080		84	-.045		.160	251
1 crash	-.101		160	.109		80	-.144		-.208	.069	80	-.048		.032	240
3 flush	-.066		124	-.150		62	-.179		-.001		62	.139		.061	198
2 crash	.069		144	.069		73	.202	.078	-.125		72	.087		.144	221
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	.141		128	.063		64	.189		.112		64	.085		.349**	198
2 flush	-.004		172	.098		86	-.211	.052	.160		86	-.064		.325**	258
1 crash	.067		170	.101		84	-.072		.018		85	-.053		.224**	251
3 flush	-.135		151	-.157		76	.020		-.174		75	-.112		.118	231
2 crash	.239	.014	119	.062		61	.194		.221	.079	58	.395	.021	.136	173
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	.275	.003	130	.187		66	.180		.370	.005	64	.150		.251**	192
2 flush	.031		152	.054		76	-.000		.130		76	-.108		.054	228
1 crash	-.160		144	-.058		71	-.166		-.125		70	-.117		.239**	219
3 flush	-.228	.097	72	-.341	.046	36	-.514	.066	.017		36	.026		.014	108
2 crash	-.027		102	.050		54	-.025		-.149		48	.118		.043	172
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	.119		159	.109		79	.061		.184		79	-.040		.219**	244
2 flush	-.067		164	-.070		82	-.057		-.021		82	-.040		.326**	246
1 crash	-.038		151	-.032		76	-.008		-.155		70	.000		.315**	225
3 flush	-.078		160	.084		80	-.196		-.055		80	-.156		.082	241
2 crash	-.056		132	-.005		64	-.017		-.145		67	.002		.130	192

## Origen Poblacional Bryce Canyon

### Longitud del fémur

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	-.142	.082	139	-.053		70	-.203		-.117		69	-.256	.065	.346**	207
2 flush	-.027		175	.015		87	-.008		-.117		88	-.038		.167*	262
1 crash	-.094		184	.058		92	.055		-.333	.001	92	-.035		.209**	276
3 flush	.027		104	.107		52	-.011		.036		52	.018		.255**	156
2 crash	.001		91	-.001		39	-.192		.076		52	.058		-.028	113
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	-.310	.000	135	-.229	.080	68	-.340	.004	-.044		67	-.388	.001	.290**	200
2 flush	.020		168	.143		83	-.159		.025		84	.049		.048	251
1 crash	.036		160	.037		80	.084		-.085		80	.065		-.013	240
3 flush	-.059		124	.103		62	-.129		-.029		62	-.162		.144	198
2 crash	-.100		144	.196		73	-.234	.047	-.091		72	-.197	.093	.226**	221
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	.279	.001	128	.400	.001	64	.303	.014	.258	.040	64	-.019		.310**	198
2 flush	-.068		172	.101		86	-.277	.011	.080		86	-.099		.272**	258
1 crash	.022		170	.007		84	.039		-.017		85	.029		.127	251
3 flush	-.108		151	.101		76	-.219	.042	-.065		75	-.069		.312**	231
2 crash	-.052		119	.017		61	-.065		-.014		58	-.179		.294**	173
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	.100		130	.146		66	-.120		.229	.077	64	.043		.235**	192
2 flush	-.176	.029	152	-.068		76	-.163		-.112		76	-.169		.168*	228
1 crash	-.125		144	-.045		71	-.054		-.375	.002	70	.017		.180*	219
3 flush	-.009		72	.054		36	-.045		.070		36	-.101		-.002	108
2 crash	.044		102	-.040		54	.145		-.141		48	.190		.004	172
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	-.085		159	-.115		79	-.121		-.039		79	-.055		.163*	244
2 flush	-.037		164	-.142		82	-.067		.114		82	-.006		.282**	246
1 crash	-.051		151	-.139		76	.109		-.148		70	.048		.178*	225
3 flush	-.060		160	.017		80	.067		.015		80	-.141		.089	241
2 crash	-.035		132	-.225	.113	64	-.113		.210	.140	67	.034		-.050	192

## Origen Poblacional Bryce Canyon

### Número de quetas

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush															
2 flush	.024	175	.148		87	.037		-.068		88	.251	.020	.083	262	
1 crash	.017	184	.147		92	.091		-.191	.077	92	-.004		.052	276	
3 flush	.030	104	.442	.089	52	-.035		.094		52	-.028	-.012	.156		
2 crash	-.157		91	-.057		39	-.187		.195		52	-.315	.039	.160	113
<i>3 Parejas</i>															
1 flush															
2 flush	.061	168	.123		83	.033		.026		84	-.058		.005	251	
1 crash	.032	160	-.078		80	.002		.031		80	.130		.052	240	
3 flush	.154	.068	124	.092		62	.034		.217	.052	62	.038		.114	198
2 crash	.069	144	.201	.092	73	.062		.046		72	-.163		.011	221	
<i>5 Parejas</i>															
1 flush															
2 flush	.056	172	.372	.000	86	-.135	.046	.097		86	-.164		.251**	258	
1 crash	.032	170	-.242	.026	84	.128		.151		85	.084		.071	251	
3 flush	.183	.030	151	.093		76	.091		.409	.000	75	-.089		.130	231
2 crash	.229	.112	119	.063		61	.201	.126	.203	.141	58	.307	.019	.196*	173
<i>7 Parejas</i>															
1 flush															
2 flush	.102	152	.079		76	.276	.015	-.194	.094	76	.098		.115	228	
1 crash	.215	.010	144	.026		71	.124		.223	.048	70	.237	.046	.068	219
3 flush	.158		72	.023		36	.105		.205	.227	36	.049		.075	108
2 crash	-.037	102	-.050		54	-.091		-.097		48	.177		.055	172	
<i>9 Parejas</i>															
1 flush															
2 flush	.085	164	-.067		82	.192	.089	.246	.027	82	-.112		.023	246	
1 crash	.006	151	-.189	.099	76	.118		-.158		70	.257	.026	.119	225	
3 flush	-.052	160	-.004		80	-.012		-.017		80	-.133	-.063	.241		
2 crash	-.091	132	.023		64	-.265	.036	.003		67	-.066		.119	192	



## Origen Poblacional Bryce Canyon

### ANCESTRALES

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
AC	-.091		455	-.062		227	-.105		-.073		227	-.069		.502**	683
DO	-.041		455	-.063		227	.003		-.100		227	.030		.342**	683
ASC	-.226	.000	455	-.233	.001	227	-.201	.003	-.196	.008	227	-.083		.484**	683
LES	-.080		455	-.055		227	-.050		-.110		227	-.059		.493**	683
LSC	-.113	.019	455	-.028		227	-.079		-.115		227	-.138	.037	.329**	683
AA	-.192	.000	455	-.124		227	-.084		-.274	.000	227	-.207	.002	.595**	683
LA	-.162	.000	455	-.079		227	-.131		-.169	.011	227	-.224	.000	.658**	683
LST	-.065		455	-.015		227	.026		.069		227	.062		.268**	683
LF	.507	.000	455	.443	.000	227	.446	.000	.444	.000	227	.373	.000	.682**	683
QUE	.122	.009	455	.104		227	.053		.021		227	.182	.007	.064	683

### ENDOGENICAS

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
AC	.048		139	.170		70	-.094		.052		69	.022		.129	225
DO	.115		139	-.011		70	.043		.034		69	.250	.037	-.078	225
ASC	.028		139	-.021		70	.010		.031		69	.062		-.068	225
LES	.083		139	-.019		70	-.016		.153		69	.147		-.071	225
LSC	.032		139	.076		70	-.051		.027		69	.027		.058	225
AA	.099		139	-.104		70	.114		-.108		69	.276	.013	.128	225
LA	-.006		139	.028		70	-.134		-.022		69	.113		.293**	225
LST	.034		139	.146		70	.066		-.053		69	-.054		.025	225
LF	.097		139	-.064		70	.037		.165		69	.248	.082	.163*	225
QUE	-.130		139	-.251		70	-.111		-.045		69	.110		.019	225

## Origen Poblacional Michoacan

### Anchura de la cabeza

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	.066		167	.113		82	-.030		.105		83	-.105		.712**	267
2 flush	.096		148	.152		74	-.177		.270	.018	74	-.023	.053	.299**	222
1 crash	-.374	.000	127	-.445	.000	63	-.299	.063	-.255	.051	64	-.283	.053	.389**	189
3 flush	-.174		75	-.266	.082	37	.235	.104	-.101		38	-.195		.269**	111
2 crash	.292	.010	89	.256	.091	51	.178		.354	.119	38	.131		.289**	108
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	.304	.000	144	.250	.027	72	.189		.224	.052	72	.342	.003	.275**	228
2 flush	-.042		156	.166		78	-.233	.043	.175		78	-.249	.030	.527**	234
1 crash	-.058		156	-.151		78	-.126		.041		78	.046		.413**	233
3 flush	-.196		88	-.153		44	-.238	.071	-.014		44	-.025		.376**	129
2 crash	.082		144	-.035		72	.084		.060		72	.092		.116	240
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	-.103		116	-.188		58	.102		-.184		83	.010		.690**	192
2 flush	-.151		128	.267	.048	64	-.356	.003	-.000		74	-.267	.031	.171*	192
1 crash	.014		148	-.025		74	.010		-.045		74	.104		.061	222
3 flush	-.415	.006	44	-.267		22	-.212		-.172		22	-.412	.122	.130	66
2 crash	-.028		136	-.152		68	-.146		.123		68	.094		.508**	204
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	.142		144	.078		72	-.002		.212		72	.133		.646**	216
2 flush	-.216	.006	152	-.165		76	-.162		-.252	.030	76	-.190		.385**	228
1 crash	.015		143	-.105		72	-.056		.178		71	-.035		.446**	212
3 flush	-.234	.038	76	-.206		38	-.358	.024	.063		38	-.228		.689**	114
2 crash	.031		152	.025		73	-.110		-.000		73	.144		.422**	229
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	-.039		146	.142		73	-.143		.160		73	-.255	.034	.248**	222
2 flush	.185	.016	172	.189	.082	85	-.032		.394	.000	86	.020		.215**	257
1 crash	.102		100	.270	.062	50	-.197		.103		50	-.000		.534**	149
3 flush	.202	.059	80	.229		40	-.080		.388	.046	40	.239		.227**	120
2 crash	.086		156	-.088		78	.124		-.000		78	.196	.087	.225**	234



## Origen Poblacional Michoacan

### Distancia entre los ojos

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	-.043		167	.040		82	-.063		-.019		83	-.195		.551**	267
2 flush	-.073		148	-.172		74	-.165		.013		74	.146		.110	222
1 crash	-.161	.067	127	-.093		63	-.124		-.195		64	-.055		.207*	189
3 flush	-.093		75	-.212		37	.066		.042		38	-.139		.101	111
2 crash	.031		89	.131		51	-.122		.151		38	.085		.238*	108
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	.347	.000	144	.276	.014	72	.254	.023	.099		72	.352	.001	.206**	228
2 flush	.049		156	.161		78	-.084		.168		78	-.092		.379**	234
1 crash	-.070		156	.040		78	-.196		-.053		78	-.054		.192*	233
3 flush	.035		88	-.319	.048	44	.108		.216		44	.072		.156	129
2 crash	-.054		144	-.200		72	.069		-.054		72	.080		.168*	240
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	-.148		116	-.042		58	-.172		-.084		83	-.092		.397**	192
2 flush	-.314	.000	128	-.271	.027	64	-.322	.006	-.189		74	-.169		.197*	192
1 crash	.052		148	.052		74	.067		-.254	.045	74	.248	.040	.185*	222
3 flush	-.351	.012	44	-.145		22	-.146		-.195		22	-.414	.053	.317*	66
2 crash	.106		136	-.020		68	.171		.115		68	.053		.197*	204
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	.142		144	.078		72	-.002		.212		72	.133		.576**	216
2 flush	-.106		152	.099		76	-.164		-.073		76	.025		.298**	228
1 crash	-.010		143	-.187	.091	72	.174		-.006		71	.059		.394**	212
3 flush	-.396	.002	76	-.352	.039	38	-.081		-.204		38	-.261		.500**	114
2 crash	-.048		152	.000		73	-.073		.009		73	-.016		.259**	229
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	-.067		146	-.052		73	-.087		.048		73	-.075		.076	222
2 flush	.187	.014	172	.105		85	.154		.351	.000	86	-.059		.018	257
1 crash	.027		100	-.023		50	-.044		.067		50	.100		.374**	149
3 flush	-.034		80	-.043		40	-.235		-.109		40	-.147		.334**	120
2 crash	.144	.074	156	-.041		78	.174		.005		78	.177		.186*	234

## Origen Poblacional Michoacan

### Anchura del escutelo

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	-.005		167	-.026		82	.104		.057		83	-.117		.595**	267
2 flush	-.144		148	.046		74	-.156		-.140		74	-.139		.168*	222
1 crash	-.141		127	-.030		63	-.247		-.189		64	.058		.107	189
3 flush	.228	.131	75	-.097		37	.467	.018	.073		38	.110		.015	111
2 crash	.044		89	-.075		51	.158		-.081		38	.001		.121	108
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	.171	.046	144	-.042		72	.154		.181		72	.187		.113	228
2 flush	-.097		156	.069		78	-.225	.048	.186		78	-.282	.012	.413**	234
1 crash	-.022		156	-.029		78	-.038		-.033		78	.033		.274**	233
3 flush	-.112		88	-.150		44	-.125		.021		44	.015		.200	129
2 crash	-.073		144	-.068		72	-.101		.111		72	-.096		.018	240
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	-.182		116	.005		58	-.064		-.151		83	-.193		.439**	192
2 flush	-.299	.000	128	-.244	.063	64	-.347	.004	-.205		74	-.105		.213*	192
1 crash	-.092		148	-.134		74	-.270	.019	-.052		74	.154		.273**	222
3 flush	-.492	.001	44	-.517	.013	22	-.344		-.336		22	-.487	.102	.367*	66
2 crash	.004		136	-.075		68	-.154		.080		68	.030		.340**	204
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	.204	.018	144	.204	.094	72	.136		.237	.051	72	.057		.406**	216
2 flush	-.153	.051	152	-.159		76	-.038		-.248	.022	76	-.001		.278**	228
1 crash	-.050		143	-.296	.013	72	.096		-.051		71	.068		.406**	212
3 flush	-.211	.089	76	-.031		38	-.126		-.057		38	-.503		.538**	114
2 crash	-.160		152	-.249	.050	73	-.008		-.193		73	-.030		.243**	229
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	-.001		146	.105		73	-.025		.112		73	-.191		.231**	222
2 flush	.179	.019	172	.045		85	.100		.236	.030	86	.106		.092	257
1 crash	-.042		100	.007		50	-.170		.272		50	-.338	.074	.280**	149
3 flush	.117		80	.084		40	.030		.023		40	.263		.080	120
2 crash	.146	.071	156	.026		78	.055		.169		78	.131		.239**	234

## Origen Poblacional Michoacan

### Longitud del escudo

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	.323	.000	167	.231	.035	82	.294	.039	.250	.028	83	.272	.065	.701**	267
2 flush	.125		148	.211	.059	74	-.033		.132		74	.024		.149	222
1 crash	-.080		127	-.233	.068	63	-.124		-.054		64	.139		.262**	189
3 flush	.110		75	.066		37	.227	.173	-.022		38	.136		.195	111
2 crash	.053		89	-.289	.068	51	-.087		-.069		38	-.233		.386**	108
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	.243	.002	144	.072		72	.141		.237	.033	72	.375	.000	.333**	228
2 flush	.023		156	.130		78	-.093		.136		78	-.106		.563**	234
1 crash	-.155	.052	156	-.208	.072	78	-.200	.066	.025		78	-.062		.463**	233
3 flush	.007		88	.053		44	.063		.022		44	-.106		.136	129
2 crash	.168	.053	144	-.178		72	.154		.182		72	.244	.033	.006	240
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	-.336	.000	116	-.335	.006	58	-.085		-.322	.008	83	.119		.588**	192
2 flush	-.294	.000	128	-.291	.026	64	-.303	.013	-.076		74	-.338	.005	.217*	192
1 crash	-.112		148	-.362	.001	74	.049		-.072		74	.055		.340**	222
3 flush	-.325	.020	44	-.242		22	-.312		.011		22	-.312	.122	.573**	66
2 crash	-.022		136	.091		68	-.036		.080		68	-.240	.060	.146	204
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	.089		144	.032		72	-.065		.194		72	.126		.602**	216
2 flush	-.135		152	-.153		76	-.118		-.221	.098	76	-.039		.196*	228
1 crash	-.091		143	-.162		72	-.085		.080		71	-.147		.367**	212
3 flush	-.231	.060	76	.174		38	-.464	.002	-.218		38	-.009		.368**	114
2 crash	.055		152	.002		73	-.216	.058	.154		73	.173		.279**	229
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	-.009		146	-.047		73	-.047		-.045		73	-.141		.199**	222
2 flush	.058		172	.107		85	-.135		.181	.095	86	.043		.114	257
1 crash	.257	.023	100	.190		50	.066		.287	.048	50	-.005		.300**	149
3 flush	-.109		80	.011		40	-.267		.289	.046	40	-.155		.089	120
2 crash	.068		156	-.053		78	.142		.027		78	.074		.090	234

## Origen Poblacional Michoacan

### Longitud del escutelo

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	.054		167	.065		82	.033		.119		83	-.058		.726**	267
2 flush	.114		148	.256	.028	74	-.039		.091		74	-.021		.203*	222
1 crash	-.186	.043	127	-.191		63	-.347	.001	.016		64	-.092		.282**	189
3 flush	.186		75	.067		37	.048		.160		38	.182		.232*	111
2 crash	.170	.097	89	.222	.091	51	.164		-.258		38	.275	.058	.123	108
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	.268	.002	144	.078		72	.363	.001	.185		72	.177		.155*	228
2 flush	-.159	.043	156	.101		78	-.319	.004	.116		78	-.337	.002	.415**	234
1 crash	-.145	.068	156	-.049		78	-.119		-.078		78	-.128		.361**	233
3 flush	-.225	.020	88	-.251	.054	44	.046		-.397	.018	44	-.079		.352**	129
2 crash	.088		144	.184		72	-.206		.092		72	.140		-.010	240
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	-.257	.004	116	-.283	.025	58	-.142		-.139		83	-.139		.484**	192
2 flush	.010		128	.149		64	.103		-.115		74	-.102		.038	192
1 crash	.000		148	-.051		74	.089		.001		74	-.031		.187*	222
3 flush	-.426	.033	44	.326	.156	22	-.444	.029	.180		22	-.312	.122	.467**	66
2 crash	.231	.005	136	.139		68	.171		.079		68	.278	.022	.230**	204
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	.095		144	.148		72	.000		-.003		72	.153		.502**	216
2 flush	-.192	.012	152	-.191	.095	76	-.019		-.443	.000	76	-.098		.206**	228
1 crash	-.053		143	-.157		72	.022		-.009		71	.003		.528**	212
3 flush	-.011		76	.237		38	-.359	.049	.208		38	-.171		.436**	114
2 crash	.089		152	-.088		73	-.091		-.034		73	-.073		.238**	229
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	.141	.091	146	.245	.036	73	.030		.247	.034	73	-.160		.241**	222
2 flush	.167	.029	172	.114		85	.063		.308	.004	86	.012		.061	257
1 crash	-.198	.099	100	-.074		50	-.192		-.166		50	-.214		.517**	149
3 flush	.050		80	.016		40	-.031		.327	.190	40	.013		.021	120
2 crash	.084		156	.124		78	-.007		.026		78	.079		.113	234

## Origen Poblacional Michoacan

### Anchura del ala

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	-.199	.035	167	-.116		82	-.249		-.088		83	-.267		.614**	267
2 flush	.225	.007	148	.243	.031	74	-.106		.317	.004	74	-.005		.403**	222
1 crash	-.121		127	-.178		63	-.189		-.049		64	.040		.211*	189
3 flush	-.002		75	-.326	.026	37	.138		.280	.057	38	-.088		.129	111
2 crash	.098		89	.102		51	.146		-.003		38	.022		.165	108
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	.314	.000	144	.277	.013	72	.256	.024	.122		72	.368	.001	.254**	228
2 flush	-.054		156	.109		78	-.154		.134		78	-.218	.052	.330**	234
1 crash	-.127		156	-.084		78	-.097		-.147		78	-.034		.358**	233
3 flush	.021		88	.118		44	-.203		.096		44	-.093		.128	129
2 crash	-.022		144	-.111		72	.297	.013	-.129		72	-.104		.243**	240
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	-.489	.000	116	-.389	.002	58	-.149		-.427	.000	83	-.239		.619**	192
2 flush	-.268	.002	128	-.077		64	-.331	.007	-.192		74	-.272	.029	.012	192
1 crash	-.142	.084	148	-.145		74	-.056		-.153		74	-.006		.309**	222
3 flush	.061		44	.030		22	.395	.034	.149		22	-.371	.048	.252	66
2 crash	.007		136	.026		68	-.057		.072		68	-.093		.277**	204
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	-.069		144	-.001		72	-.225	.061	.026		72	-.001		.406**	216
2 flush	-.176	.024	152	-.207		76	-.182		-.179		76	-.084		.405**	228
1 crash	-.188	.028	143	-.152		72	-.144		-.166		71	-.140		.424**	212
3 flush	-.176	.150	76	-.067		38	-.191		-.039		38	-.149		.557**	114
2 crash	-.013		152	-.211		73	-.046		.238	.068	73	.130		.388**	229
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	.047		146	.092		73	.095		.112		73	-.172		.269**	222
2 flush	.214	.005	172	.228	.035	85	.078		.155		86	.177		-.027	257
1 crash	-.068		100	-.052		50	.061		.032		50	-.326	.093	.400**	149
3 flush	-.036		80	.026		40	-.020		-.287	.074	40	.189		.042	120
2 crash	-.051		156	-.077		78	-.007		-.061		78	-.008		.088	234

## Origen Poblacional Michoacan

### Longitud del ala

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	.105		167	.040		82	.163		.061		83	.174		.770**	267
2 flush	.218	.009	148	.401	.001	74	-.175		.279	.024	74	.017		.408**	222
1 crash	-.237	.007	127	-.350	.004	63	-.290		-.101	.051	64	.056		.321**	189
3 flush	.048		75	-.155		37	-.013		.135		38	.141		.331**	111
2 crash	-.015		89	.197		51	-.121		-.069		38	-.054		.317**	108
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	.312	.000	144	.299	.008	72	.210	.074	.260	.025	72	.325	.005	.347**	228
2 flush	-.105		156	.081		78	-.167		.085		78	-.294	.009	.510**	234
1 crash	-.127		156	-.137		78	-.171		.024		78	-.079		.457**	233
3 flush	-.000		88	-.156		44	.017		.099		44	.034		.473**	129
2 crash	.101		144	.003		72	-.127		.155		72	.221	.049	.135	240
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	-.584	.000	116	-.469	.000	58	-.314	.011	-.519	.000	83	-.338	.005	.638**	192
2 flush	-.321	.000	128	-.185		64	-.343	.005	-.219		74	-.310	.011	.177*	192
1 crash	-.035		148	-.202	.065	74	-.003		-.140		74	.300	.012	.294**	222
3 flush	-.150		44	-.023		22	.060		-.096		22	-.360	.014	.539**	66
2 crash	.177	.034	136	.169		68	.193		.195		68	.049		.476**	204
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	.003		144	.007		72	-.155		.049		72	.121		.592**	216
2 flush	-.237	.003	152	-.264	.020	76	-.099		-.296	.009	76	-.098		.472**	228
1 crash	-.103		143	-.065		72	-.109		-.121		71	-.144		.497**	212
3 flush	-.172		76	.166		38	-.406	.005	-.067		38	-.100		.687**	114
2 crash	-.125		152	-.142		73	-.094		.059		73	-.042		.604**	229
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	.087		146	.253	.030	73	-.004		.134		73	-.162		.332**	222
2 flush	.231	.002	172	.265	.014	85	-.057		.304	.004	86	.183	.093	.090	257
1 crash	-.090		100	.219		50	-.199		.097		50	-.330	.052	.548**	149
3 flush	.117		80	.428	.031	40	-.022		-.038		40	-.025		.320**	120
2 crash	.051		156	-.129		78	-.061		.088		78	.202	.078	.261**	234



## Origen Poblacional Michoacan

### Longitud sutura torácica

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	-.078		167	.151		82	-.244	.026	-.043		83	-.029		.227**	267
2 flush	.131		148	.071		74	.197	.089	.016		74	.116		.042	222
1 crash	.050		127	.148		63	.015		.137		64	-.058		.051	189
3 flush	-.191		75	-.266		37	-.248		-.177		38	-.044		.121	111
2 crash	.050		89	.002		51	.083		.087		38	.322	.140	.057	108
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	.378	.000	144	.436	.000	72	.341	.001	.110		72	.386	.000	.226**	228
2 flush	.002		156	-.026		78	-.141		.124		78	-.047		.174*	234
1 crash	-.055		156	-.066		78	-.116		.047		78	-.008		.149	233
3 flush	.112		88	-.181		44	.016		.052		44	.436	.001	.131	129
2 crash	-.099		144	-.013		72	-.238	.034	.014		72	-.029		.072	240
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	.004		116	-.132		58	-.017		-.025		83	.220	.075	.262**	192
2 flush	.047		128	.070		64	-.028		.111		74	-.002		.192*	192
1 crash	-.100		148	-.063		74	.037		-.250	.028	74	-.034		.192*	222
3 flush	-.130		44	-.079		22	-.063		-.162		22	-.020		.243	66
2 crash	.103		136	.277	.023	68	-.105		.116		68	-.020		.176*	204
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	-.069		144	-.081		72	.030		-.121		72	-.001		.276**	216
2 flush	-.104		152	.208	.095	76	-.065		-.066		76	-.321	.003	.106	228
1 crash	.085		143	.019		72	-.026		.150		71	.088		.272**	212
3 flush	.074		76	.158		38	.255	.192	-.000		38	-.247		.047	114
2 crash	.108		152	.004		73	.136		.171		73	.088		.072	229
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	-.072		146	.000		73	-.098		-.051		73	-.057		-.013	222
2 flush	.092		172	.274	.011	85	.002		.055		86	-.084		-.017	257
1 crash	.097		100	.281	.074	50	-.000		.012		50	.013		.081	149
3 flush	.052		80	.100		40	.122		-.142		40	.054		.009	120
2 crash	-.148	.066	156	-.236	.038	78	-.060		-.092		78	-.019		.078	234

## Origen Poblacional Michoacan

### Longitud del fémur

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush	-.034		167	-.057		82	-.093		.027		83	.002		.439**	267
2 flush	-.014		148	.098		74	-.192		.158		74	-.132		.260**	222
1 crash	-.141		127	-.041		63	-.312	.020	-.018		64	-.037		.121	189
3 flush	.051		75	-.096		37	.109		.122		38	.012		.049	111
2 crash	.224	.043	89	.109		51	.239		.209		38	.126		.287*	108
<i>3 Parejas</i>															
1 flush	.107		144	.034		72	.108		.087		72	.126		.203*	228
2 flush	-.017		156	.090		78	-.055		-.000		78	-.079		.429**	234
1 crash	-.001		156	.036		78	-.191	.087	.216	.064	78	-.044		.238**	233
3 flush	-.218	.032	88	-.240		44	-.221		-.020		44	-.221		.195	129
2 crash	.022		144	.108		72	.049		-.152		72	.071		-.017	240
<i>5 Parejas</i>															
1 flush	-.153		116	-.115		58	-.101		-.142		83	.102		.134	192
2 flush	-.289	.001	128	-.276	.042	64	-.193		-.142		74	-.269	.030	.251**	192
1 crash	-.023		148	-.008		74	-.145		-.022		74	.106		.217**	222
3 flush	-.229		44	-.308	.108	22	-.163		-.018		22	-.119		.286*	66
2 crash	.001		136	-.174		68	.063		-.009		68	.111		.326**	204
<i>7 Parejas</i>															
1 flush	-.019		144	.009		72	-.299	.012	.171		72	.076		.276**	216
2 flush	-.250	.003	152	-.131		76	-.228	.046	-.256	.029	76	-.055		.287**	228
1 crash	-.056		143	-.076		72	-.103		-.099		71	.106		.407**	212
3 flush	.077		76	.029		38	.055		.036		38	.183		.264*	114
2 crash	-.068		152	-.136		73	.034		-.251		73	.040		.196*	229
<i>9 Parejas</i>															
1 flush	-.067		146	.013		73	-.151		.074		73	-.083		.210**	222
2 flush	.034		172	.193	.075	85	-.196	.071	.200	.064	86	-.101		.153*	257
1 crash	.114		100	.139		50	-.015		.108		50	.120		.377**	149
3 flush	.216	.087	80	.323	.089	40	.038		.322	.090	40	-.017		.126	120
2 crash	-.078		156	-.251	.027	78	.011		-.156		78	.171		.044	234



## Origen Poblacional Michoacan

### Número de quetas

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
<i>1 Pareja</i>															
1 flush															
2 flush	-.007		148	.068		74	-.111		.155		74	-.137		.072	222
1 crash	-.070		127	-.169		63	.070		-.164		64	.045		.113	189
3 flush	.144		75	-.047		37	-.036		.276	.140	38	.275	.134	.105	111
2 crash	.014		89	.104		51	-.009		.207		38	-.232		-.043	108
<i>3 Parejas</i>															
1 flush															
2 flush	-.032		156	.073		78	-.022		-.152		78	.010		.241**	234
1 crash	-.043		156	.012		78	-.045		.042		78	-.048		.204**	233
3 flush	.138		88	.133		44	-.038		.166		44	.153		.144	129
2 crash	.100		144	.120		72	.121		-.062		72	.135		-.018	240
<i>5 Parejas</i>															
1 flush															
2 flush	.113		128	.065		64	-.084		.237	.059	74	.104		.236**	192
1 crash	.072		148	.102		74	.074		-.085		74	.121		.032	222
3 flush	-.013		44	-.211		22	.013		-.195		22	-.061		.531**	66
2 crash	.045		136	-.059		68	.085		-.073		68	.150		.087	204
<i>7 Parejas</i>															
1 flush															
2 flush	.043		152	-.139		76	.089		-.039		76	.182		.194*	228
1 crash	.312	.000	143	.257	.039	72	.302	.015	.278	.029	71	.194		.319**	212
3 flush	.058		76	-.024		38	.304	.062	-.237		38	.051		.133	114
2 crash	.225	.005	152	.224	.053	73	.177		.035		73	.214	.062	.131	229
<i>9 Parejas</i>															
1 flush															
2 flush	.039		172	.015		85	.005		-.008	.000	86	.101		.043	257
1 crash	.105		100	.344	.028	50	.115		-.051		50	-.086		-.034	149
3 flush	.303	.022	80	.052		40	.319	.058	.285	.098	40	.063		-.081	120
2 crash	.031		156	.004		78	.052		-.065		78	.091		-.047	234

## Origen Poblacional Michoacan

### ANCESTRALES

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
AC	-.170	.000	479	-.233	.000	235	-.110	.088	-.206	.001	234	-.018		.713**	717
DO	-.104	.020	479	-.195	.002	235	-.025		-.209	.001	234	.070		.585**	717
ASC	.014		479	-.093		235	.124	.052	-.085		234	.092		.698**	717
LES	-.165	.000	479	-.197	.001	235	-.103		-.167	.009	234	-.078		.578**	717
LSC	-.112	.012	479	-.210	.001	235	-.010		-.199	.001	234	.051		.649**	717
AA	-.168	.000	479	-.236	.000	235	-.008		-.319	.000	234	-.043		.726**	717
LA	-.080		479	-.141		235	-.008		-.163	.011	234	.005		.734**	717
LST	.292	.000	479	.233	.000	235	.309	.000	.140	.033	234	.245	.000	.367**	717
LF	.655	.000	479	.592	.000	235	.610	.000	.552	.000	234	.650	.000	.790**	717
QUE	.192	.000	479	.082		235	.214	.001	.163	.014	234	.153	.025	.311**	717

### ENDOGAMICAS

	OPM	sig.	n	OP	sig.	n	OM	sig.	AP	sig.	n	AM	sig.	corr	n
AC	.336	.000	163	.431	.000	82	.048		.346	.001	81	.103		.391**	243
DO	-.027		163	.118		82	-.077		.038		81	-.135		-.011**	243
ASC	.069		163	.193	.079	82	-.028		.193	.080	81	-.182		.129	243
LES	.176	.022	163	.364	.000	82	-.049		.268	.013	81	-.068		.338**	243
LSC	.065		163	.120		82	.114		.236	.042	81	-.261	.017	.313**	243
AA	.074		163	.108		82	-.113		.167		81	.049		.254**	243
LA	.031		163	.124		82	-.083		.067		81	-.039		.468**	243
LST	.118		163	.192		82	.007		.157		81	-.008		.031	243
LF	-.109		163	-.008		82	-.055		.030		81	-.227		.133	243
QUE	.087		163	.142		82	-.091		.016		81	.163		.035	243



## **ANEXO 5: MEDIAS Y VARIANZAS DE LA NUEVA VARIABLE**

Mostramos los estadísticos media y varianza de la nueva variable Tamaño general del cuerpo.

Se presentan los dos orígenes poblacionales por separado, así como los sexos y las generaciones.

Se indica el tamaño del cuello de botella de cada población, así como la fase en la que ha sido realizada la medición. También se muestran los valores para las poblaciones ancestrales y endogámicas.

---

Origen Poblacional Bryce Canyon

	PADRE		MADRE		HIJOS		HIJAS	
	media	var.	media	var.	media	var.	media	var.
<i>1 Pareja</i>								
1 flush	5521	18917	6072	133947	5704	50135	5666	105573
2 flush	5738	54481	6406	84243	5511	82222	5565	54105
1 crash	5851	13875	6671	11378	5576	31611	5510	41865
3 flush	5932	19308	6633	31953	5960	12557	5937	21074
2 crash	5944	4060	6738	8579	6064	28942	6038	21264
<i>3 Parejas</i>								
1 flush	5397	79619	5914	184561	5885	70892	5864	67215
2 flush	5640	13039	6204	13981	5699	38875	5731	55321
1 crash	5996	29748	6847	17654	5795	27232	5837	22814
3 flush	5818	13366	6478	35133	6007	15909	6046	16805
2 crash	5839	18962	6467	35558	5945	21450	5933	14382
<i>5 Parejas</i>								
1 flush	5314	118861	5828	210580	5925	72871	5834	110853
2 flush	5880	51380	6486	49852	5622	40054	5636	118375
1 crash	5919	18952	6644	24913	5863	23466	5869	42417
3 flush	5900	13862	6513	11670	6025	36400	6053	31953
2 crash	6167	20799	6816	47446	6272	28143	6282	17797
<i>7 Parejas</i>								
1 flush	5673	23079	6212	68046	6147	30471	6147	51781
2 flush	6125	145456	5861	15180	6486	34164	5765	50121
1 crash	5972	22173	6684	37494	5864	70892	5797	61247
3 flush	6146	37176	6699	22027	6176	25353	6197	23717
2 crash	5977	26509	6678	32503	6125	15390	6116	11572
<i>9 Parejas</i>								
1 flush	5628	88028	6253	111002	5834	27515	5847	43248
2 flush	5811	23207	6517	30609	5504	02828	5509	85074
1 crash	5798	13920	6518	17255	5592	72021	5667	34084
3 flush	5502	15189	6084	33756	5858	16060	5829	22053
2 crash	5800	36859	6514	35345	5911	12413	5872	11411
<i>Ancestrales</i>	5799	76485	6480	83108	5772	53969	5775	48997
<i>Endogámicas</i>	6089	5742	6694	9706	6147	9052	6153	8056

---

## Origen Poblacional Michoacan

	PADRE		MADRE		HIJOS		HIJAS	
	media	var.	media.	var.	media	var.	media	var.
<i>1 Pareja</i>								
1 flush	5254	34696	5760	61031	5891	49955	5895	59029
2 flush	5518	47277	6156	90080	5570	43610	5641	29928
1 crash	5762	24506	6375	40084	5664	44995	5657	57359
3 flush	5971	8718	6647	8986	5850	41332	5899	24465
2 crash	6033	12253	6716	29735	5902	40685	5873	40730
<i>3 Parejas</i>								
1 flush	5147	51289	5581	86365	5895	30223	5888	20665
2 flush	5594	62064	6200	94705	5521	131641	5484	111928
1 crash	5784	38951	6504	72179	5652	75280	5705	49553
3 flush	5872	19242	6441	22830	5949	13931	6001	22897
2 crash	5997	25781	6725	25094	5958	18014	5979	11656
<i>5 Parejas</i>								
1 flush	5344	55107	5989	65955	5884	41121	5850	45203
2 flush	5518	47277	6156	90080	5570	43610	5641	29928
1 crash	5782	14547	6422	36755	5648	42096	5683	47744
3 flush	5879	13204	6554	19819	5690	84254	5732	60141
2 crash	5923	16454	6703	14686	5902	29199	5891	28210
<i>7 Parejas</i>								
1 flush	5329	49771	5801	37405	5979	27313	5977	36238
2 flush	5684	40211	6294	51468	5620	35587	5565	36203
1 crash	6002	15678	6629	18670	5890	41939	5836	40544
3 flush	5852	18466	6429	38890	5985	27168	5989	39685
2 crash	6042	16650	6652	17788	5998	18566	6009	16352
<i>9 Parejas</i>								
1 flush	5463	37802	5924	74727	5715	30318	5660	43099
2 flush	5415	59391	6056	55616	5619	39168	5555	43658
1 crash	5819	26143	6393	25858	5821	14950	5772	25544
3 flush	5949	18804	6518	33677	5985	18081	5962	26196
2 crash	5979	15025	6683	9934	5837	25936	5878	14473
<i>Ancestrales</i>								
	5805	102643	6405	134091	5745	92316	5747	104743
<i>Endogámicas</i>								
	6102	10292	6822	28186	6041	15013	6048	14907



## **ANEXO 6. MATRICES DE CORRELACIÓN GENÉTICA ENTRE LOS DIEZ CARACTERES**

Se muestran las matrices de los coeficientes de correlaciones genéticas para los nueve caracteres métricos.

Las poblaciones están separadas por orígenes poblacionales y por tamaño de cuello de botella. Se presentan seguidas las matrices de las cinco veces que se ha medido cada población, correspondiendo cada matriz a 1 *flush*, 2 *flush*, 1 *crash*, 3 *flush* y 2 *crash*, respectivamente.

Siguiendo con el esquema de análisis propuesto al principio del trabajo hemos mantenido separados los sexos. En estas tablas se muestran los valores calculados para machos. Los análisis se han realizado transformando previamente los datos a su logaritmo natural.

El orden de las variables es el seguido hasta el momento en el trabajo: AC hasta LF (con las abreviaciones que se indican en § II.5).



## MACHOS ORIGEN BRYCE CANYON

### 1 Pareja

#### 1 flush

AC	-0.4394	-0.24365	-0.25445	-0.3595	-0.29225	-0.4149	-0.38735	-0.05575	-0.22575
DO	-0.24365	0.3179	-0.1529	-0.258	-0.1442	-0.104	-0.1724	-0.2293	0.1408
ASc	-0.25445	-0.1529	-0.1077	-0.27835	-0.18235	-0.332	-0.23915	0.0624	-0.23215
LEs	-0.3595	-0.258	-0.27835	-0.215	-0.22205	-0.34745	-0.33645	-0.09215	-0.19445
LSc	-0.29225	-0.1442	-0.18235	-0.22205	-0.0217	-0.2749	-0.2235	0.0602	-0.18055
AA	-0.4149	-0.104	-0.332	-0.34745	-0.2749	-0.3689	-0.35655	-0.1305	-0.1241
LA	-0.38735	-0.1724	-0.23915	-0.33645	-0.2235	-0.35655	-0.333	-0.0285	-0.19755
LST	-0.05575	-0.2293	0.0624	-0.09215	0.0602	-0.1305	-0.0285	-0.0406	-0.1254
LF	-0.22575	0.1408	-0.23215	-0.19445	-0.18055	-0.1241	-0.19755	-0.1254	-0.0895

#### 2 flush

AC	-0.02	0.0687	-0.0227	0.01845	-0.00665	-0.1113	-0.01535	-0.07675	0.07485
DO	0.0687	-0.0137	0.01205	0.09195	0.1079	-0.012	0.0612	0.10025	0.01685
ASc	-0.0227	0.01205	0.0182	-0.02915	-0.05745	-0.05265	0.02175	-0.0537	-0.03445
LEs	0.01845	0.09195	-0.02915	0.0293	0.0271	0.0191	0.02025	0.0284	0.05535
LSc	-0.00665	0.1079	-0.05745	0.0271	-0.0063	-0.04535	0.06345	-0.0057	0.09435
AA	-0.1113	-0.012	-0.05265	0.0191	-0.04535	-0.0799	-0.04235	-0.1203	0.008
LA	-0.01535	0.0612	0.02175	0.02025	0.06345	-0.04235	0.0043	0.0089	0.00785
LST	-0.07675	0.10025	-0.0537	0.0284	-0.0057	-0.1203	0.0089	-0.1848	0.07945
LF	0.07485	0.01685	-0.03445	0.05535	0.09435	0.008	0.00785	0.07945	-0.0324

#### 1 crash

AC	-0.0639	0.0133	0.0051	-0.0808	0.1596	-0.1077	0.0708	0.00005	0.03445
DO	0.0133	-0.03	-0.01205	0.0197	0.05765	-0.10955	0.077	0.0222	-0.04995
ASc	0.0051	-0.01205	0.108	0.0697	0.10545	0.03645	0.0794	0.03025	0.14885
LEs	-0.0808	0.0197	0.0697	-0.0428	0.1557	-0.0127	0.1382	0.1119	0.03115
LSc	0.1596	0.05765	0.10545	0.1557	0.1927	0.16565	0.1646	0.13915	0.15365
AA	-0.1077	-0.10955	0.03645	-0.0127	0.16565	-0.112	0.06945	0.09815	0.0153
LA	0.0708	0.077	0.0794	0.1382	0.1646	0.06945	0.2235	0.17805	0.0772
LST	0.00005	0.0222	0.03025	0.1119	0.13915	0.09815	0.17805	0.0999	0.19885
LF	0.03445	-0.04995	0.14885	0.03115	0.15365	0.0153	0.0772	0.19885	0.0814

#### 3 flush

AC	0.0592	0.074	-0.0067	-0.0111	0.0004	-0.1571	0.039	-0.07955	0.06015
DO	0.074	0.1943	-0.1159	-0.17765	-0.0094	-0.11625	-0.09695	0.03765	0.07075
ASc	-0.0067	-0.1159	-0.0462	0.09565	0.0053	-0.1775	0.08235	0.0486	0.0135
LEs	-0.0111	-0.17765	0.09565	0.2579	0.21905	-0.03045	0.1319	-0.14715	0.12145
LSc	0.0004	-0.0094	0.0053	0.21905	0.1057	-0.08235	0.0795	-0.0712	0.1592
AA	-0.1571	-0.11625	-0.1775	-0.03045	-0.08235	-0.1445	-0.03345	0.00095	-0.08425
LA	0.039	-0.09695	0.08235	0.1319	0.0795	-0.03345	0.1593	-0.17115	0.2371
LST	-0.07955	0.03765	0.0486	-0.14715	-0.0712	0.00095	-0.17115	-0.0982	0.07875
LF	0.06015	0.07075	0.0135	0.12145	0.1592	-0.08425	0.2371	0.07875	0.1188

#### 2 crash

AC	-0.0538	-0.24245	-0.05125	-0.22075	-0.05815	-0.0585	-0.1745	-0.0323	-0.1328
DO	-0.24245	-0.3628	-0.17745	-0.2606	-0.0758	-0.2324	-0.35575	-0.1736	-0.12645
ASc	-0.05125	-0.17745	0.1674	0.0255	0.1479	-0.0102	0.0996	0.1302	-0.17275
LEs	-0.22075	-0.2606	0.0255	-0.2526	-0.14415	-0.1028	-0.13815	0.17395	0.0431
LSc	-0.05815	-0.0758	0.1479	-0.14415	0.1257	-0.03825	-0.02435	0.087	-0.35265
AA	-0.0585	-0.2324	-0.0102	-0.1028	-0.03825	-0.3145	-0.1934	-0.0818	-0.0193
LA	-0.1745	-0.35575	0.0996	-0.13815	-0.02435	-0.1934	-0.1393	0.0348	-0.1239
LST	-0.0323	-0.1736	0.1302	0.17395	0.087	-0.0818	0.0348	0.3386	-0.04055
LF	-0.1328	-0.12645	-0.17275	0.0431	-0.35265	-0.0193	-0.1239	-0.04055	0.0258

### 3 Parejas

#### 1 flush

AC	-0.3209	-0.1678	-0.2674	-0.17055	-0.13835	-0.20825	-0.25015	-0.20825	-0.21255
DO	-0.1678	0.496	-0.16485	-0.29045	0.0128	-0.1451	-0.22465	-0.4137	0.09385
ASc	-0.2674	-0.16485	-0.2504	-0.07935	-0.10265	-0.1932	-0.2139	-0.11605	-0.21275
LEs	-0.17055	-0.29045	-0.07935	0.07	-0.05745	-0.11315	-0.07455	0.08075	-0.16145
LSc	-0.13835	0.0128	-0.10265	-0.05745	0.1256	-0.0355	-0.095	-0.0984	0.0029
AA	-0.20825	-0.1451	-0.1932	-0.11315	-0.0355	-0.2154	-0.23125	-0.06195	-0.1285
LA	-0.25015	-0.22465	-0.2139	-0.07455	-0.095	-0.23125	-0.1883	-0.042	-0.1772
LST	-0.20825	-0.4137	-0.11605	0.08075	-0.0984	-0.06195	-0.042	0.1334	-0.23265
LF	-0.21255	0.09385	-0.21275	-0.16145	0.0029	-0.1285	-0.1772	-0.23265	-0.2415

#### 2 flush

AC	0.0738	0.1367	0.01675	0.1386	-0.13265	-0.07135	0.27035	-0.03375	0.08055
DO	0.1367	0.2291	0.02215	0.32945	-0.0344	-0.05985	0.17745	0.08415	0.0531
ASc	0.01675	0.02215	-0.0127	0.06105	-0.13135	-0.20155	0.1156	-0.09175	0.06255
LEs	0.1386	0.32945	0.06105	0.1169	-0.03385	0.01085	0.2095	-0.03515	0.0262
LSc	-0.13265	-0.0344	-0.13135	-0.03385	-0.2688	-0.1477	0.09255	-0.1696	0.04705
AA	-0.07135	-0.05985	-0.20155	0.01085	-0.1477	-0.3525	0.1185	-0.1592	0.10215
LA	0.27035	0.17745	0.1156	0.2095	0.09255	0.1185	0.4539	0.054	0.24335
LST	-0.03375	0.08415	-0.09175	-0.03515	-0.1696	-0.1592	0.054	-0.2853	0.13425
LF	0.08055	0.0531	0.06255	0.0262	0.04705	0.10215	0.24335	0.13425	0.2113

#### 1 crash

AC	-0.0548	-0.07065	-0.2442	-0.02115	0.00475	-0.1364	-0.00355	-0.00995	-0.0536
DO	-0.07065	-0.0315	-0.23415	0.08925	-0.0299	-0.206	-0.01385	-0.0004	-0.0142
ASc	-0.2442	-0.23415	-0.4136	-0.0034	-0.0235	-0.21055	-0.12195	-0.0411	-0.17755
LEs	-0.02115	0.08925	-0.0034	0.0809	0.19065	-0.0286	0.0909	0.11675	0.0034
LSc	0.00475	-0.0299	-0.0235	0.19065	0.0837	0.10005	0.08	0.0074	-0.0566
AA	-0.1364	-0.206	-0.21055	-0.0286	0.10005	-0.1162	-0.07515	0.0571	-0.04615
LA	-0.00355	-0.01385	-0.12195	0.0909	0.08	-0.07515	0.0686	0.02955	-0.04725
LST	-0.00995	-0.0004	-0.0411	0.11675	0.0074	0.0571	0.02955	0.1371	-0.16545
LF	-0.0536	-0.0142	-0.17755	0.0034	-0.0566	-0.04615	-0.04725	-0.16545	0.037

#### 3 flush

AC	0.0776	-0.11585	-0.02445	0.1307	-0.1944	-0.005	0.06855	0.0573	0.1923
DO	-0.11585	-0.2108	-0.0814	0.05445	-0.30905	-0.08135	-0.108	0.13675	0.05675
ASc	-0.02445	-0.0814	0.0625	-0.10235	-0.20935	0.0249	-0.0191	-0.02755	0.1413
LEs	0.1307	0.05445	-0.10235	0.0775	-0.0645	0.05425	0.1148	-0.15295	0.25765
LSc	-0.1944	-0.30905	-0.20935	-0.0645	-0.3441	-0.29685	-0.25135	-0.2175	-0.044
AA	-0.005	-0.08135	0.0249	0.05425	-0.29685	-0.0897	-0.0212	-0.0545	0.18645
LA	0.06855	-0.108	-0.0191	0.1148	-0.25135	-0.0212	0.0217	-0.07035	0.3249
LST	0.0573	0.13675	-0.02755	-0.15295	-0.2175	-0.0545	-0.07035	-0.2022	0.1734
LF	0.1923	0.05675	0.1413	0.25765	-0.044	0.18645	0.3249	0.1734	0.1355

#### 2 crash

AC	0.1143	-0.014	-0.06935	0.0259	0.0722	-0.04955	0.0799	-0.22415	0.07835
DO	-0.014	0.0063	-0.14265	-0.0182	0.082	0.0125	0.0115	0.00905	0.02795
ASc	-0.06935	-0.14265	-0.1935	-0.0999	-0.0617	-0.12985	-0.1169	-0.1674	-0.1049
LEs	0.0259	-0.0182	-0.0999	-0.0478	0.0502	-0.1112	-0.01625	-0.0174	-0.03025
LSc	0.0722	0.082	-0.0617	0.0502	-0.0201	-0.0067	0.04315	-0.13015	0.11625
AA	-0.04955	0.0125	-0.12985	-0.1112	-0.0067	-0.0822	-0.0656	-0.22765	0.04955
LA	0.0799	0.0115	-0.1169	-0.01625	0.04315	-0.0656	-0.0149	-0.0772	0.09775
LST	-0.22415	0.00905	-0.1674	-0.0174	-0.13015	-0.22765	-0.0772	0.0882	-0.20735
LF	0.07835	0.02795	-0.1049	-0.03025	0.11625	0.04955	0.09775	-0.20735	0.2258

## 5 Parejas

### 1 flush

AC	0.3463	0.2284	0.34345	0.3955	0.39335	0.38095	0.4235	0.2688	0.3465
DO	0.2284	0.3239	0.2455	0.2568	0.3034	0.21585	0.22285	0.20305	0.19435
ASc	0.34345	0.2455	0.2823	0.37495	0.4428	0.37215	0.43845	0.36135	0.40125
LEs	0.3955	0.2568	0.37495	0.4008	0.4495	0.4274	0.4878	0.38055	0.4291
LSc	0.39335	0.3034	0.4428	0.4495	0.5439	0.4543	0.48215	0.34195	0.40075
AA	0.38095	0.21585	0.37215	0.4274	0.4543	0.4205	0.4601	0.36275	0.37285
LA	0.4235	0.22285	0.43845	0.4878	0.48215	0.4601	0.5026	0.3386	0.4396
LST	0.2688	0.20305	0.36135	0.38055	0.34195	0.36275	0.3386	0.0729	0.3051
LF	0.3465	0.19435	0.40125	0.4291	0.40075	0.37285	0.4396	0.3051	0.4745

### 2 flush

AC	0.0683	0.1107	0.06955	0.0182	0.09225	0.06915	0.03475	0.0933	0.14245
DO	0.1107	0.1315	0.16275	0.03425	0.08705	0.0778	0.06265	0.2243	0.09505
ASc	0.06955	0.16275	0.0733	-0.01615	0.07335	0.01345	0.0392	0.0849	0.12795
LEs	0.0182	0.03425	-0.01615	0.0071	0.05675	-0.0083	-0.00525	0.06075	0.06925
LSc	0.09225	0.08705	0.07335	0.05675	0.0457	0.05385	0.04975	0.11155	0.14655
AA	0.06915	0.0778	0.01345	-0.0083	0.05385	0.0273	-0.00345	0.0707	0.12945
LA	0.03475	0.06265	0.0392	-0.00525	0.04975	-0.00345	-0.0115	0.0948	0.05105
LST	0.0933	0.2243	0.0849	0.06075	0.11155	0.0707	0.0948	0.1207	0.22085
LF	0.14245	0.09505	0.12795	0.06925	0.14655	0.12945	0.05105	0.22085	0.1233

### 1 crash

AC	-0.0109	0.01175	0.00035	-0.02885	-0.11775	-0.19505	-0.0289	0.12565	-0.112
DO	0.01175	0.1633	0.0331	0.0661	-0.0128	0.01385	0.0805	0.17065	-0.04575
ASc	0.00035	0.0331	0.0307	-0.0126	-0.0352	-0.0926	0.0598	0.06715	-0.0056
LEs	-0.02885	0.0661	-0.0126	-0.0777	-0.17595	-0.12865	-0.0587	0.14365	-0.15855
LSc	-0.11775	-0.0128	-0.0352	-0.17595	-0.0387	-0.1738	-0.1258	0.1735	-0.0404
AA	-0.19505	0.01385	-0.0926	-0.12865	-0.1738	-0.2125	-0.0817	0.01125	-0.09695
LA	-0.0289	0.0805	0.0598	-0.0587	-0.1258	-0.0817	0.0554	0.1597	0.0208
LST	0.12565	0.17065	0.06715	0.14365	0.1735	0.01125	0.1597	0.1235	0.1242
LF	-0.112	-0.04575	-0.0056	-0.15855	-0.0404	-0.09695	0.0208	0.1242	-0.0079

### 3 flush

AC	-0.0498	0.00035	-0.02395	0.0223	-0.0566	-0.0256	-0.10735	-0.17455	0.1587
DO	0.00035	0.0617	-0.02935	-0.02155	-0.0062	0.07015	-0.01715	-0.0638	0.1083
ASc	-0.02395	-0.02935	-0.0001	0.07145	0.07705	0.0498	0.0119	-0.0549	0.027
LEs	0.0223	-0.02155	0.07145	0.0273	0.06225	0.07935	0.0411	0.00655	0.05305
LSc	-0.0566	-0.0062	0.07705	0.06225	-0.0894	0.0632	-0.03605	-0.1214	0.1778
AA	-0.0256	0.07015	0.0498	0.07935	0.0632	0.1247	0.02655	-0.11895	0.15235
LA	-0.10735	-0.01715	0.0119	0.0411	-0.03605	0.02655	-0.1247	-0.12905	0.13035
LST	-0.17455	-0.0638	-0.0549	0.00655	-0.1214	-0.11895	-0.12905	-0.1819	0.00865
LF	0.1587	0.1083	0.027	0.05305	0.1778	0.15235	0.13035	0.00865	0.1142

### 2 crash

AC	0.1069	0.16825	0.1805	0.10235	0.08825	0.1195	0.17005	0.10505	0.1693
DO	0.16825	0.2595	0.1859	0.2401	0.0733	0.0262	0.16885	0.08265	0.2134
ASc	0.1805	0.1859	0.2341	0.05215	0.0482	0.1936	0.1236	0.23745	0.25195
LEs	0.10235	0.2401	0.05215	-0.1416	0.1453	-0.09525	0.0878	-0.10215	0.0269
LSc	0.08825	0.0733	0.0482	0.1453	-0.1185	0.06565	0.07665	-0.0504	0.10695
AA	0.1195	0.0262	0.1936	-0.09525	0.06565	0.3423	0.2465	0.079	0.1848
LA	0.17005	0.16885	0.1236	0.0878	0.07665	0.2465	0.2047	0.0937	0.0941
LST	0.10505	0.08265	0.23745	-0.10215	-0.0504	0.079	0.0937	0.093	0.0758
LF	0.1693	0.2134	0.25195	0.0269	0.10695	0.1848	0.0941	0.0758	0.0307

## 7 Parejas

### 1 flush

AC	0.414	0.27675	0.4001	0.4715	0.5525	0.2469	0.2927	0.33385	0.27015
DO	0.27675	0.1848	0.22495	0.3321	0.2239	0.2839	0.26525	0.1569	0.1433
ASc	0.4001	0.22495	0.226	0.4458	0.42275	0.1159	0.1908	0.23515	0.1638
LEs	0.4715	0.3321	0.4458	0.4979	0.3727	0.09105	0.2227	0.2844	0.23645
LSc	0.5525	0.2239	0.42275	0.3727	0.6025	0.2291	0.2796	0.21515	0.3083
AA	0.2469	0.2839	0.1159	0.09105	0.2291	0.2955	0.29865	-0.03055	0.1574
LA	0.2927	0.26525	0.1908	0.2227	0.2796	0.29865	0.2543	0.07205	0.16435
LST	0.33385	0.1569	0.23515	0.2844	0.21515	-0.03055	0.07205	0.2275	0.1057
LF	0.27015	0.1433	0.1638	0.23645	0.3083	0.1574	0.16435	0.1057	0.1806

### 2 flush

AC	-0.1382	-0.21195	-0.19415	0.01185	-0.0371	-0.05595	-0.0746	0.1721	-0.1224
DO	-0.21195	-0.2328	-0.2465	0.02005	-0.02685	-0.1351	-0.2179	0.1345	-0.26515
ASc	-0.19415	-0.2465	-0.2848	-0.0191	-0.1176	-0.08375	-0.13025	0.11555	-0.13
LEs	0.01185	0.02005	-0.0191	-0.031	0.05815	-0.00175	-0.0581	-0.01085	-0.13035
LSc	-0.0371	-0.02685	-0.1176	0.05815	0.0445	0.14475	0.0588	0.1805	-0.1309
AA	-0.05595	-0.1351	-0.08375	-0.00175	0.14475	0.1353	0.1019	0.232	-0.0253
LA	-0.0746	-0.2179	-0.13025	-0.0581	0.0588	0.1019	0.0435	0.12145	-0.0169
LST	0.1721	0.1345	0.11555	-0.01085	0.1805	0.232	0.12145	0.0787	0.16025
LF	-0.1224	-0.26515	-0.13	-0.13035	-0.1309	-0.0253	-0.0169	0.16025	-0.088

### 1 crash

AC	0.3803	0.28695	0.16175	0.19655	0.15555	0.21315	0.2363	-0.03965	0.03245
DO	0.28695	0.2584	0.0969	0.1586	0.0936	0.08145	0.1675	0.075	0.0968
ASc	0.16175	0.0969	-0.0147	0.0366	0.0386	0.00185	0.0363	-0.02225	-0.0082
LEs	0.19655	0.1586	0.0366	0.1058	0.0006	0.08205	0.08315	-0.1807	0.02435
LSc	0.15555	0.0936	0.0386	0.0006	-0.0382	0.1112	0.03395	-0.0833	-0.07435
AA	0.21315	0.08145	0.00185	0.08205	0.1112	0.2738	0.28475	0.0211	-0.0469
LA	0.2363	0.1675	0.0363	0.08315	0.03395	0.28475	0.2047	0.02245	-0.02855
LST	-0.03965	0.075	-0.02225	-0.1807	-0.0833	0.0211	0.02245	-0.1307	-0.07415
LF	0.03245	0.0968	-0.0082	0.02435	-0.07435	-0.0469	-0.02855	-0.07415	-0.0275

### 3 flush

AC	0.1754	0.14565	0.14185	0.1569	-0.1165	-0.3067	-0.06895	-0.0599	0.0965
DO	0.14565	0.0767	0.04	0.1888	0.1206	-0.28665	-0.0564	-0.09525	0.1347
ASc	0.14185	0.04	0.0006	0.1167	-0.07845	-0.27995	-0.08595	-0.01845	0.02565
LEs	0.1569	0.1888	0.1167	0.0981	0.09435	-0.26265	-0.08945	-0.0007	0.10485
LSc	-0.1165	0.1206	-0.07845	0.09435	-0.1371	-0.52635	-0.23015	0.065	-0.0907
AA	-0.3067	-0.28665	-0.27995	-0.26265	-0.52635	-0.4574	-0.37975	-0.15385	-0.21025
LA	-0.06895	-0.0564	-0.08595	-0.08945	-0.23015	-0.37975	-0.2155	-0.0497	-0.05075
LST	-0.0599	-0.09525	-0.01845	-0.0007	0.065	-0.15385	-0.0497	-0.4959	-0.1084
LF	0.0965	0.1347	0.02565	0.10485	-0.0907	-0.21025	-0.05075	-0.1084	0.0635

### 2 crash

AC	-0.193	-0.34505	-0.0103	-0.32595	0.0965	-0.2381	-0.21405	-0.3159	-0.2501
DO	-0.34505	-0.2956	0.09395	-0.26825	0.11735	-0.25685	-0.18305	-0.24255	-0.155
ASc	-0.0103	0.09395	0.224	-0.0934	0.0244	-0.20525	-0.24945	-0.01355	-0.12665
LEs	-0.32595	-0.26825	-0.0934	-0.2674	-0.1984	-0.3438	-0.322	-0.27145	-0.2319
LSc	0.0965	0.11735	0.0244	-0.1984	0.0839	0.02405	0.02165	-0.0826	-0.01005
AA	-0.2381	-0.25685	-0.20525	-0.3438	0.02405	0.1656	0.02665	0.18985	-0.298
LA	-0.21405	-0.18305	-0.24945	-0.322	0.02165	0.02665	0.0103	0.19375	-0.1229
LST	-0.3159	-0.24255	-0.01355	-0.27145	-0.0826	0.18985	0.19375	0.0573	-0.29755
LF	-0.2501	-0.155	-0.12665	-0.2319	-0.01005	-0.298	-0.1229	-0.29755	-0.0568



## 9 Parejas

### 1 flush

AC	0.1596	0.39625	0.0433	0.1028	0.10745	0.20305	0.1224	0.09315	0.047
DO	0.39625	0.7589	0.14015	0.238	0.43035	0.4735	0.38895	0.10665	0.2801
ASc	0.0433	0.14015	-0.017	-0.05695	0.04645	0.02885	-0.06265	-0.01505	-0.12585
LEs	0.1028	0.238	-0.05695	-0.04	0.0229	0.08	-0.0008	0.0346	-0.1035
LSc	0.10745	0.43035	0.04645	0.0229	0.1146	0.13005	0.05885	0.0273	0.0356
AA	0.20305	0.4735	0.02885	0.08	0.13005	0.2035	0.11165	0.04825	0.04425
LA	0.1224	0.38895	-0.06265	-0.0008	0.05885	0.11165	0.0139	0.0432	-0.04865
LST	0.09315	0.10665	-0.01505	0.0346	0.0273	0.04825	0.0432	0.1539	-0.03025
LF	0.047	0.2801	-0.12585	-0.1035	0.0356	0.04425	-0.04865	-0.03025	-0.1585

### 2 flush

AC	0.0606	0.02745	-0.01785	0.066	0.06215	0.00825	0.02035	-0.15985	0.03695
DO	0.02745	0.0363	-0.11775	0.0283	-0.10785	-0.0327	-0.1203	-0.16495	-0.02695
ASc	-0.01785	-0.11775	-0.1503	-0.07675	-0.1113	-0.07435	-0.0921	-0.13435	-0.0938
LEs	0.066	0.0283	-0.07675	0.05	0.07225	0.04765	0.0666	0.04775	0.03875
LSc	0.06215	-0.10785	-0.1113	0.07225	0.0017	-0.1185	-0.00975	-0.1055	0.0138
AA	0.00825	-0.0327	-0.07435	0.04765	-0.1185	-0.1403	-0.16415	-0.15425	-0.17845
LA	0.02035	-0.1203	-0.0921	0.0666	-0.00975	-0.16415	-0.0551	-0.1231	-0.162
LST	-0.15985	-0.16495	-0.13435	0.04775	-0.1055	-0.15425	-0.1231	-0.0863	-0.10565
LF	0.03695	-0.02695	-0.0938	0.03875	0.0138	-0.17845	-0.162	-0.10565	-0.1396

### 1 crash

AC	-0.0451	-0.14275	-0.02055	-0.08335	-0.06845	-0.0789	-0.03055	0.05085	-0.0942
DO	-0.14275	-0.0491	-0.04305	-0.0039	-0.02355	-0.1055	-0.11675	0.1284	-0.0349
ASc	-0.02055	-0.04305	-0.0864	-0.139	-0.0142	-0.07735	-0.07625	0.0426	-0.033
LEs	-0.08335	-0.0039	-0.139	-0.0672	-0.0506	-0.17785	-0.1163	0.0633	-0.081
LSc	-0.06845	-0.02355	-0.0142	-0.0506	-0.0924	-0.03565	-5E-05	-0.08725	-0.02045
AA	-0.0789	-0.1055	-0.07735	-0.17785	-0.03565	-0.0366	-0.06805	0.08095	-0.0881
LA	-0.03055	-0.11675	-0.07625	-0.1163	-5E-05	-0.06805	-0.0488	0.12975	-0.05425
LST	0.05085	0.1284	0.0426	0.0633	-0.08725	0.08095	0.12975	-0.0388	0.136
LF	-0.0942	-0.0349	-0.033	-0.081	-0.02045	-0.0881	-0.05425	0.136	-0.1742

### 3 flush

AC	-0.0388	0.01535	0.0698	0.06515	-0.03615	0.14035	0.1104	0.028	0.12035
DO	0.01535	0.008	0.05355	0.09585	-0.0198	-0.03915	0.01335	-0.07645	0.0495
ASc	0.0698	0.05355	0.1192	0.055	-0.04365	0.1497	0.1084	0.0729	0.0656
LEs	0.06515	0.09585	0.055	0.022	0.1539	0.13205	0.05335	0.02765	-0.151
LSc	-0.03615	-0.0198	-0.04365	0.1539	0.1353	0.1102	0.0552	0.0521	0.01165
AA	0.14035	-0.03915	0.1497	0.13205	0.1102	0.3852	0.2589	-0.03805	0.22085
LA	0.1104	0.01335	0.1084	0.05335	0.0552	0.2589	0.0866	0.05215	0.0894
LST	0.028	-0.07645	0.0729	0.02765	0.0521	-0.03805	0.05215	0.1112	0.0648
LF	0.12035	0.0495	0.0656	-0.151	0.01165	0.22085	0.0894	0.0648	0.0391

### 2 crash

AC	-0.0158	0.02945	-0.06515	0.0697	0.14505	0.1272	0.08535	0.18725	-0.0502
DO	0.02945	-0.0012	-0.0912	-0.1032	0.0897	0.1386	0.0075	0.0402	-0.049
ASc	-0.06515	-0.0912	-0.1684	-0.1074	0.14795	0.00405	-0.0386	0.249	-0.2567
LEs	0.0697	-0.1032	-0.1074	-0.0101	0.20215	0.1012	0.07925	0.114	-0.0907
LSc	0.14505	0.0897	0.14795	0.20215	0.2907	0.27765	0.32955	0.2377	0.0208
AA	0.1272	0.1386	0.00405	0.1012	0.27765	0.1115	0.19345	0.2307	-0.13045
LA	0.08535	0.0075	-0.0386	0.07925	0.32955	0.19345	0.1402	0.09105	-0.1189
LST	0.18725	0.0402	0.249	0.114	0.2377	0.2307	0.09105	-0.0266	0.0625
LF	-0.0502	-0.049	-0.2567	-0.0907	0.0208	-0.13045	-0.1189	0.0625	-0.2648

## MACHOS ORIGEN MICHOACAN

### 1 Pareja

#### 1 flush

AC	0.1193	-0.0537	0.0584	0.1589	0.0181	-0.08655	0.02865	-0.10345	0.08115
DO	-0.0537	0.0439	-0.0562	0.02315	0.04085	-0.0762	-0.02155	-0.0182	0.1694
ASc	0.0584	-0.0562	-0.0296	0.17435	0.02975	-0.0886	0.034	-0.17965	0.0299
LEs	0.1589	0.02315	0.17435	0.2546	0.1579	0.04075	0.1237	-0.00475	0.1523
LSc	0.0181	0.04085	0.02975	0.1579	0.0605	-0.07225	0.0522	-0.0871	-0.0097
AA	-0.08655	-0.0762	-0.0886	0.04075	-0.07225	-0.13	-0.0633	-0.1196	-0.11285
LA	0.02865	-0.02155	0.034	0.1237	0.0522	-0.0633	0.0417	-0.0634	-0.0341
LST	-0.10345	-0.0182	-0.17965	-0.00475	-0.0871	-0.1196	-0.0634	0.1786	0.03305
LF	0.08115	0.1694	0.0299	0.1523	-0.0097	-0.11285	-0.0341	0.03305	-0.0654

#### 2 flush

AC	0.1949	-0.14455	0.11985	0.2144	0.22925	0.2948	0.34545	0.16775	0.19835
DO	-0.14455	-0.2101	-0.0543	0.0614	-0.0147	-0.0158	0.0292	-0.07505	-0.11815
ASc	0.11985	-0.0543	0.0583	0.21915	0.14615	0.1788	0.246	0.1621	0.079
LEs	0.2144	0.0614	0.21915	0.2742	0.23915	0.3257	0.33365	0.1313	0.24555
LSc	0.22925	-0.0147	0.14615	0.23915	0.3378	0.2091	0.2478	0.25065	0.14225
AA	0.2948	-0.0158	0.1788	0.3257	0.2091	0.3078	0.3498	0.27655	0.26685
LA	0.34545	0.0292	0.246	0.33365	0.2478	0.3498	0.4453	0.268	0.29795
LST	0.16775	-0.07505	0.1621	0.1313	0.25065	0.27655	0.268	0.0908	0.2292
LF	0.19835	-0.11815	0.079	0.24555	0.14225	0.26685	0.29795	0.2292	0.1316

#### 1 crash

AC	-0.5028	-0.2954	-0.3873	-0.44395	-0.30845	-0.2626	-0.43905	-0.1851	-0.30155
DO	-0.2954	-0.1067	-0.106	-0.23335	-0.23065	-0.16035	-0.2165	-0.1058	-0.20015
ASc	-0.3873	-0.106	-0.036	-0.16465	-0.1796	-0.21545	-0.24155	-0.14305	-0.17635
LEs	-0.44395	-0.23335	-0.16465	-0.273	-0.20395	-0.24055	-0.2947	-0.0125	-0.2801
LSc	-0.30845	-0.23065	-0.1796	-0.20395	-0.2031	-0.23915	-0.2754	-0.0885	-0.21545
AA	-0.2626	-0.16035	-0.21545	-0.24055	-0.23915	-0.2283	-0.30735	-0.09325	-0.166
LA	-0.43905	-0.2165	-0.24155	-0.2947	-0.2754	-0.30735	-0.3996	-0.1458	-0.2174
LST	-0.1851	-0.1058	-0.14305	-0.0125	-0.0885	-0.09325	-0.1458	0.0966	-0.1024
LF	-0.30155	-0.20015	-0.17635	-0.2801	-0.21545	-0.166	-0.2174	-0.1024	-0.0482

#### 3 flush

AC	-0.3231	-0.28525	-0.3162	-0.1982	-0.1785	-0.2832	-0.33815	-0.27595	-0.2594
DO	-0.28525	-0.2958	-0.2143	-0.33535	-0.2783	-0.37955	-0.337	-0.39825	-0.2104
ASc	-0.3162	-0.2143	-0.1351	-0.2537	-0.1639	-0.35045	-0.2736	-0.29555	-0.20495
LEs	-0.1982	-0.33535	-0.2537	0.1045	0.10675	-0.0327	-0.13125	-0.0473	-0.1342
LSc	-0.1785	-0.2783	-0.1639	0.10675	0.1117	-0.15865	0.0415	-0.09455	0.0395
AA	-0.2832	-0.37955	-0.35045	-0.0327	-0.15865	-0.4208	-0.1669	-0.2232	-0.2083
LA	-0.33815	-0.337	-0.2736	-0.13125	0.0415	-0.1669	-0.1731	-0.2538	-0.1629
LST	-0.27595	-0.39825	-0.29555	-0.0473	-0.09455	-0.2232	-0.2538	-0.2856	-0.22265
LF	-0.2594	-0.2104	-0.20495	-0.1342	0.0395	-0.2083	-0.1629	-0.22265	-0.0867

#### 2 crash

AC	0.3162	0.198	0.2413	0.2333	0.1622	0.07615	0.2391	0.0321	0.01115
DO	0.198	0.1341	0.0083	0.244	0.21605	0.0755	0.227	0.0164	0.18425
ASc	0.2413	0.0083	-0.1143	0.0538	0.25875	0.22235	0.222	-0.0698	0.0632
LEs	0.2333	0.244	0.0538	0.3318	0.13905	-0.0392	0.1703	0.02415	0.3114
LSc	0.1622	0.21605	0.25875	0.13905	0.2795	0.0555	0.16435	-0.1087	0.01535
AA	0.07615	0.0755	0.22235	-0.0392	0.0555	0.1302	0.133	0.05025	-0.1476
LA	0.2391	0.227	0.222	0.1703	0.16435	0.133	0.1976	-0.03015	0.164
LST	0.0321	0.0164	-0.0698	0.02415	-0.1087	0.05025	-0.03015	-0.0569	-0.21535
LF	0.01115	0.18425	0.0632	0.3114	0.01535	-0.1476	0.164	-0.21535	0.1388

### 3 Parejas

#### 1 flush

AC	0.3295	0.36845	0.1972	0.2248	0.13625	0.2367	0.3025	0.3343	0.19045
DO	0.36845	0.3537	0.0482	0.1914	0.0654	0.18395	0.27245	0.4174	0.2257
ASc	0.1972	0.0482	-0.0465	0.1071	0.0603	0.02105	0.2459	0.2851	-0.00935
LEs	0.2248	0.1914	0.1071	0.0876	0.0653	0.2815	0.1649	0.195	0.1343
LSc	0.13625	0.0654	0.0603	0.0653	0.086	0.11415	0.18075	0.3271	-0.1078
AA	0.2367	0.18395	0.02105	0.2815	0.11415	0.3559	0.2622	0.1524	0.21265
LA	0.3025	0.27245	0.2459	0.1649	0.18075	0.2622	0.3495	0.3161	0.2291
LST	0.3343	0.4174	0.2851	0.195	0.3271	0.1524	0.3161	0.5591	0.22005
LF	0.19045	0.2257	-0.00935	0.1343	-0.1078	0.21265	0.2291	0.22005	0.0438

#### 2 flush

AC	-0.2831	-0.2272	-0.3215	-0.2192	-0.35075	-0.3283	-0.3407	-0.1727	-0.25115
DO	-0.2272	-0.1147	-0.27745	-0.1554	-0.2762	-0.24045	-0.2613	-0.15355	-0.20475
ASc	-0.3215	-0.27745	-0.3358	-0.23355	-0.37	-0.34435	-0.34665	-0.18445	-0.23005
LEs	-0.2192	-0.1554	-0.23355	-0.1203	-0.27875	-0.2421	-0.2223	-0.0501	-0.13805
LSc	-0.35075	-0.2762	-0.37	-0.27875	-0.4123	-0.35545	-0.38255	-0.1941	-0.295
AA	-0.3283	-0.24045	-0.34435	-0.2421	-0.35545	-0.2796	-0.3481	-0.14405	-0.2636
LA	-0.3407	-0.2613	-0.34665	-0.2223	-0.38255	-0.3481	-0.3548	-0.1828	-0.26535
LST	-0.1727	-0.15355	-0.18445	-0.0501	-0.1941	-0.14405	-0.1828	0.0625	-0.07355
LF	-0.25115	-0.20475	-0.23005	-0.13805	-0.295	-0.2636	-0.26535	-0.07355	-0.097

#### 1 crash

AC	-0.1793	-0.1107	-0.14785	-0.215	-0.1408	-0.10455	-0.16995	-0.1615	-0.08565
DO	-0.1107	0.0527	-0.01015	-0.0949	-0.0468	-0.00575	-0.09475	-0.1457	0.0548
ASc	-0.14785	-0.01015	-0.0341	-0.1399	-0.0965	-0.10085	-0.10595	-0.0747	0.04485
LEs	-0.215	-0.0949	-0.1399	-0.2308	-0.1846	-0.132	-0.20975	-0.13685	-0.11275
LSc	-0.1408	-0.0468	-0.0965	-0.1846	-0.0616	-0.08415	-0.11435	-0.13265	0.0112
AA	-0.10455	-0.00575	-0.10085	-0.132	-0.08415	-0.1124	-0.0589	-0.2475	0.0594
LA	-0.16995	-0.09475	-0.10595	-0.20975	-0.11435	-0.0589	-0.1486	-0.11285	-0.04665
LST	-0.1615	-0.1457	-0.0747	-0.13685	-0.13265	-0.2475	-0.11285	-0.0777	-0.07225
LF	-0.08565	0.0548	0.04485	-0.11275	0.0112	0.0594	-0.04665	-0.07225	0.0449

#### 3 flush

AC	-0.2614	-0.2707	0.0147	0.0045	-0.26875	-0.1776	-0.35675	-0.0929	-0.3777
DO	-0.2707	-0.438	-0.1349	-0.0552	-0.25875	-0.212	-0.21785	-0.18335	-0.18285
ASc	0.0147	-0.1349	-0.1801	-0.1587	-0.06695	-0.2244	0.0412	-0.1643	-0.01705
LEs	0.0045	-0.0552	-0.1587	0.1203	-0.2146	0.0951	0.0793	-0.163	-0.0728
LSc	-0.26875	-0.25875	-0.06695	-0.2146	-0.3336	-0.08705	-0.34385	-0.18425	-0.13005
AA	-0.1776	-0.212	-0.2244	0.0951	-0.08705	0.1595	-0.19295	-0.18245	-0.17695
LA	-0.35675	-0.21785	0.0412	0.0793	-0.34385	-0.19295	-0.2411	-0.16505	-0.38525
LST	-0.0929	-0.18335	-0.1643	-0.163	-0.18425	-0.18245	-0.16505	-0.1899	-0.09505
LF	-0.3777	-0.18285	-0.01705	-0.0728	-0.13005	-0.17695	-0.38525	-0.09505	-0.2922

#### 2 crash

AC	-0.0479	-0.079	-0.06245	-0.15365	0.0932	0.00605	-0.0326	-0.14155	0.04125
DO	-0.079	-0.283	-0.1611	-0.117	0.0618	-0.0461	-0.0719	0.00495	-0.1308
ASc	-0.06245	-0.1611	-0.106	-0.0814	0.0765	0.01145	0.0369	-0.1058	-0.04915
LEs	-0.15365	-0.117	-0.0814	-0.2105	0.02605	0.00835	-0.0506	-0.1338	-0.00815
LSc	0.0932	0.0618	0.0765	0.02605	0.2574	0.0678	0.0819	0.04355	0.1957
AA	0.00605	-0.0461	0.01145	0.00835	0.0678	-0.1379	0.05135	-0.1333	0.17285
LA	-0.0326	-0.0719	0.0369	-0.0506	0.0819	0.05135	0.0044	-0.1206	0.1707
LST	-0.14155	0.00495	-0.1058	-0.1338	0.04355	-0.1333	-0.1206	-0.0177	-0.07275
LF	0.04125	-0.1308	-0.04915	-0.00815	0.1957	0.17285	0.1707	-0.07275	0.1591

## 5 Parejas

### 1 flush

AC	-0.2845	-0.24365	-0.19585	-0.43345	-0.444	-0.5045	-0.5076	-0.2156	-0.3737
DO	-0.24365	-0.0826	-0.2394	-0.30875	-0.395	-0.43345	-0.4104	-0.39585	-0.3099
ASc	-0.19585	-0.2394	-0.1471	-0.34215	-0.2987	-0.43645	-0.502	-0.22625	-0.3685
LEs	-0.43345	-0.30875	-0.34215	-0.4284	-0.5083	-0.56255	-0.5049	-0.37245	-0.27755
LSc	-0.444	-0.395	-0.2987	-0.5083	-0.4393	-0.60295	-0.61825	-0.26705	-0.44915
AA	-0.5045	-0.43345	-0.43645	-0.56255	-0.60295	-0.6712	-0.676	-0.46745	-0.4775
LA	-0.5076	-0.4104	-0.502	-0.5049	-0.61825	-0.676	-0.6594	-0.4507	-0.3843
LST	-0.2156	-0.39585	-0.22625	-0.37245	-0.26705	-0.46745	-0.4507	-0.2875	-0.27475
LF	-0.3737	-0.3099	-0.3685	-0.27755	-0.44915	-0.4775	-0.3843	-0.27475	-0.1833

### 2 flush

AC	0.3164	-0.07575	-0.05125	-0.04705	-0.0348	-0.0178	-0.11995	0.20625	-0.11905
DO	-0.07575	-0.3403	-0.35995	-0.26405	-0.1847	-0.3085	-0.3713	0.1226	-0.3597
ASc	-0.05125	-0.35995	-0.2813	-0.2638	0.05785	-0.07715	-0.2175	0.09765	-0.3072
LEs	-0.04705	-0.26405	-0.2638	-0.3318	-0.09305	-0.22555	-0.2734	0.02385	-0.2113
LSc	-0.0348	-0.1847	0.05785	-0.09305	0.2087	0.0091	-0.061	-0.04945	-0.05225
AA	-0.0178	-0.3085	-0.07715	-0.22555	0.0091	-0.1137	-0.1985	0.07065	-0.1946
LA	-0.11995	-0.3713	-0.2175	-0.2734	-0.061	-0.1985	-0.2193	0.0405	-0.3213
LST	0.20625	0.1226	0.09765	0.02385	-0.04945	0.07065	0.0405	0.0857	-0.00465
LF	-0.11905	-0.3597	-0.3072	-0.2113	-0.05225	-0.1946	-0.3213	-0.00465	-0.3256

### 1 crash

AC	-0.0408	0.16095	-0.1992	-0.25405	-0.0806	-0.1446	-0.21235	-0.1191	-0.06015
DO	0.16095	0.0591	-0.0621	-0.17415	0.02545	-0.0348	-0.10775	0.0404	-0.10695
ASc	-0.1992	-0.0621	-0.1636	-0.215	-0.1429	-0.20005	-0.1953	-0.00495	-0.09285
LEs	-0.25405	-0.17415	-0.215	-0.4326	-0.08515	-0.0705	-0.2296	-0.09945	-0.1655
LSc	-0.0806	0.02545	-0.1429	-0.08515	-0.0631	-0.1138	-0.1414	-0.0791	0.113
AA	-0.1446	-0.0348	-0.20005	-0.0705	-0.1138	-0.1788	-0.25385	-0.11065	-0.1186
LA	-0.21235	-0.10775	-0.1953	-0.2296	-0.1414	-0.25385	-0.2699	-0.07995	-0.0786
LST	-0.1191	0.0404	-0.00495	-0.09945	-0.0791	-0.11065	-0.07995	-0.081	0.109
LF	-0.06015	-0.10695	-0.09285	-0.1655	0.113	-0.1186	-0.0786	0.109	-0.0102

### 3 flush

AC	-0.423	-0.27635	-0.52295	-0.2202	-0.0861	-0.25505	-0.25785	-0.16005	-0.3832
DO	-0.27635	-0.2436	-0.4267	-0.2086	-0.15985	0.0631	-0.04895	-0.20285	-0.1042
ASc	-0.52295	-0.4267	-0.6295	-0.34775	-0.2816	-0.29565	-0.4667	-0.42115	-0.58
LEs	-0.2202	-0.2086	-0.34775	-0.3144	-0.0093	0.1538	-0.1666	-0.1142	-0.2809
LSc	-0.0861	-0.15985	-0.2816	-0.0093	0.3873	-0.01065	-0.028	0.11635	-0.07365
AA	-0.25505	0.0631	-0.29565	0.1538	-0.01065	0.0294	0.12465	0.17625	-0.2555
LA	-0.25785	-0.04895	-0.4667	-0.1666	-0.028	0.12465	-0.0273	-0.04605	-0.3168
LST	-0.16005	-0.20285	-0.42115	-0.1142	0.11635	0.17625	-0.04605	-0.0886	-0.17615
LF	-0.3832	-0.1042	-0.58	-0.2809	-0.07365	-0.2555	-0.3168	-0.17615	-0.4751

### 2 crash

AC	-0.1767	-0.09875	-0.1215	0.01485	-0.0882	-0.1973	-0.1576	0.1279	-0.24215
DO	-0.09875	-0.0242	-0.0301	0.0956	0.1865	0.13375	0.2107	0.203	-0.144
ASc	-0.1215	-0.0301	0.0828	0.02725	-0.01815	-0.0212	0.06915	0.0807	-0.12935
LEs	0.01485	0.0956	0.02725	0.1262	-0.1576	-0.1793	-0.1019	-0.1297	-0.0596
LSc	-0.0882	0.1865	-0.01815	-0.1576	0.1669	0.10165	0.0822	0.1298	-0.1353
AA	-0.1973	0.13375	-0.0212	-0.1793	0.10165	0.032	0.08825	0.0211	-0.14165
LA	-0.1576	0.2107	0.06915	-0.1019	0.0822	0.08825	0.19	0.0159	-0.13975
LST	0.1279	0.203	0.0807	-0.1297	0.1298	0.0211	0.0159	0.3598	-0.1018
LF	-0.24215	-0.144	-0.12935	-0.0596	-0.1353	-0.14165	-0.13975	-0.1018	-0.1955



## 7 Parejas

### 1 flush

AC	0.074	0.0887	0.14435	-0.0573	0.0772	-0.01365	-0.0257	0.0519	0.0516
DO	0.0887	0.1909	0.14715	0.0513	0.0121	0.04115	0.03215	0.14795	0.13645
ASc	0.14435	0.14715	0.2444	0.0629	-0.0249	-0.05465	-0.0212	0.02845	0.08745
LEs	-0.0573	0.0513	0.0629	0.0336	-0.0323	-0.0553	-0.0374	0.0072	0.04395
LSc	0.0772	0.0121	-0.0249	-0.0323	0.1372	0.0374	0.05095	0.02905	0.06685
AA	-0.01365	0.04115	-0.05465	-0.0553	0.0374	-0.0013	-0.0216	-0.108	-0.00295
LA	-0.0257	0.03215	-0.0212	-0.0374	0.05095	-0.0216	0.0072	-0.0528	0.02785
LST	0.0519	0.14795	0.02845	0.0072	0.02905	-0.108	-0.0528	-0.1085	0.00855
LF	0.0516	0.13645	0.08745	0.04395	0.06685	-0.00295	0.02785	0.00855	0.011

### 2 flush

AC	-0.2222	-0.16405	-0.1968	-0.2448	-0.318	-0.28415	-0.33465	-0.04185	-0.29725
DO	-0.16405	-0.1363	-0.1006	-0.16335	-0.17255	-0.1856	-0.2552	0.00815	-0.2398
ASc	-0.1968	-0.1006	-0.2345	-0.1962	-0.27705	-0.2459	-0.2907	-0.0457	-0.3054
LEs	-0.2448	-0.16335	-0.1962	-0.2235	-0.3495	-0.3188	-0.42135	-0.0866	-0.14065
LSc	-0.318	-0.17255	-0.27705	-0.3495	-0.274	-0.35275	-0.29805	0.0397	-0.2286
AA	-0.28415	-0.1856	-0.2459	-0.3188	-0.35275	-0.2197	-0.25445	-0.04235	-0.14645
LA	-0.33465	-0.2552	-0.2907	-0.42135	-0.29805	-0.25445	-0.3299	-0.07615	-0.3122
LST	-0.04185	0.00815	-0.0457	-0.0866	0.0397	-0.04235	-0.07615	0.2806	-0.05575
LF	-0.29725	-0.2398	-0.3054	-0.14065	-0.2286	-0.14645	-0.3122	-0.05575	-0.1678

### 1 crash

AC	-0.0704	-0.1263	-0.2111	-0.13665	-0.17705	-0.1518	-0.03425	0.1229	-0.1242
DO	-0.1263	-0.2251	-0.20335	-0.14585	-0.2566	-0.20615	-0.1985	0.1676	-0.2061
ASc	-0.2111	-0.20335	-0.3037	-0.269	-0.23895	-0.2056	-0.2006	0.05175	-0.1812
LEs	-0.13665	-0.14585	-0.269	-0.1829	-0.1277	-0.13845	-0.0909	0.054	-0.159
LSc	-0.17705	-0.2566	-0.23895	-0.1277	-0.151	-0.225	-0.155	0.09605	-0.1146
AA	-0.1518	-0.20615	-0.2056	-0.13845	-0.225	-0.1413	-0.1452	0.0066	-0.147
LA	-0.03425	-0.1985	-0.2006	-0.0909	-0.155	-0.1452	0.0038	0.029	-0.0021
LST	0.1229	0.1676	0.05175	0.054	0.09605	0.0066	0.029	0.0244	0.094
LF	-0.1242	-0.2061	-0.1812	-0.159	-0.1146	-0.147	-0.0021	0.094	-0.0721

### 3 flush

AC	-0.2243	-0.37115	-0.08755	-0.10775	0.13565	-0.02605	-0.0224	0.05745	-0.00965
DO	-0.37115	-0.3988	-0.24465	-0.2221	-0.10255	-0.16995	-0.14055	-0.0877	-0.19455
ASc	-0.08755	-0.24465	-0.0381	-0.22155	0.01705	0.00425	-0.0568	0.1018	-0.0917
LEs	-0.10775	-0.2221	-0.22155	0.2464	0.1543	-0.00725	0.0184	-0.11825	0.00165
LSc	0.13565	-0.10255	0.01705	0.1543	0.2559	0.0669	0.1607	0.1467	0.19355
AA	-0.02605	-0.16995	0.00425	-0.00725	0.0669	-0.0759	-0.00965	-0.02165	-0.085
LA	-0.0224	-0.14055	-0.0568	0.0184	0.1607	-0.00965	0.2056	0.21175	0.1376
LST	0.05745	-0.0877	0.1018	-0.11825	0.1467	-0.02165	0.21175	0.2519	0.09015
LF	-0.00965	-0.19455	-0.0917	0.00165	0.19355	-0.085	0.1376	0.09015	0.0412

### 2 crash

AC	0.0304	-0.0235	-0.09585	0.09965	-0.0208	-0.13165	-0.1352	-0.00255	-0.16885
DO	-0.0235	0.0004	-0.1381	0.01955	-0.22445	-0.2345	-0.2415	-0.11745	-0.2494
ASc	-0.09585	-0.1381	-0.2911	-0.12295	-0.13915	-0.2437	-0.27645	-0.05935	-0.1159
LEs	0.09965	0.01955	-0.12295	0.0269	0.0111	-0.0228	0.0048	0.097	-0.0745
LSc	-0.0208	-0.22445	-0.13915	0.0111	-0.1182	-0.0867	-0.19535	0.07875	-0.16675
AA	-0.13165	-0.2345	-0.2437	-0.0228	-0.0867	-0.2513	-0.1573	0.08465	-0.1101
LA	-0.1352	-0.2415	-0.27645	0.0048	-0.19535	-0.1573	-0.1607	0.13425	-0.16475
LST	-0.00255	-0.11745	-0.05935	0.097	0.07875	0.08465	0.13425	0.0055	0.1925
LF	-0.16885	-0.2494	-0.1159	-0.0745	-0.16675	-0.1101	-0.16475	0.1925	-0.1632

## 9 Parejas

### 1 flush

AC	0.1579	0.08065	0.1523	-0.0466	0.1509	0.21355	0.1812	0.25235	0.1556
DO	0.08065	-0.0659	0.069	-0.08985	0.17675	0.17505	0.1572	0.0649	-0.01525
ASc	0.1523	0.069	0.1102	-0.0011	0.15135	0.13085	0.1535	0.16925	0.1912
LEs	-0.0466	-0.08985	-0.0011	-0.0626	0.055	0.01465	0.0796	0.20465	-0.0241
LSc	0.1509	0.17675	0.15135	0.055	0.3005	0.25815	0.241	0.2001	0.13525
AA	0.21355	0.17505	0.13085	0.01465	0.25815	0.1072	0.2239	0.14605	0.1576
LA	0.1812	0.1572	0.1535	0.0796	0.241	0.2239	0.3	0.27505	0.1124
LST	0.25235	0.0649	0.16925	0.20465	0.2001	0.14605	0.27505	0.0014	0.09715
LF	0.1556	-0.01525	0.1912	-0.0241	0.13525	0.1576	0.1124	0.09715	0.0183

### 2 flush

AC	0.2371	0.24485	0.1613	0.1519	0.19755	0.22745	0.2877	0.26065	0.23315
DO	0.24485	0.1458	0.2211	0.16485	0.25705	0.26605	0.31485	0.2847	0.26445
ASc	0.1613	0.2211	0.075	0.13575	0.1367	0.1855	0.19375	0.20895	0.30845
LEs	0.1519	0.16485	0.13575	0.1431	0.12375	0.14865	0.16475	0.12225	0.13765
LSc	0.19755	0.25705	0.1367	0.12375	0.1618	0.2708	0.2076	0.2458	0.18985
AA	0.22745	0.26605	0.1855	0.14865	0.2708	0.3275	0.27885	0.24275	0.2479
LA	0.2877	0.31485	0.19375	0.16475	0.2076	0.27885	0.3622	0.223	0.29005
LST	0.26065	0.2847	0.20895	0.12225	0.2458	0.24275	0.223	0.4094	0.1177
LF	0.23315	0.26445	0.30845	0.13765	0.18985	0.2479	0.29005	0.1177	0.2406

### 1 crash

AC	0.2966	0.12775	0.164	0.30295	0.10775	-0.0014	0.10365	0.18015	0.1627
DO	0.12775	-0.03	0.15965	0.2016	0.0556	-0.0445	0.0177	0.0433	0.15605
ASc	0.164	0.15965	0.0071	0.1247	-0.0289	-0.04705	-0.01395	0.1667	-0.02465
LEs	0.30295	0.2016	0.1247	0.3026	0.16285	0.09155	0.19875	0.2636	0.1396
LSc	0.10775	0.0556	-0.0289	0.16285	-0.0768	-0.1705	-0.1184	0.14795	0.04595
AA	-0.0014	-0.0445	-0.04705	0.09155	-0.1705	-0.0702	0.0006	0.21805	-0.06055
LA	0.10365	0.0177	-0.01395	0.19875	-0.1184	0.0006	0.2024	0.3751	0.07895
LST	0.18015	0.0433	0.1667	0.2636	0.14795	0.21805	0.3751	0.3613	0.1136
LF	0.1627	0.15605	-0.02465	0.1396	0.04595	-0.06055	0.07895	0.1136	0.1785

### 3 flush

AC	0.2392	-0.0521	0.2672	0.2172	0.0995	0.10095	0.13165	-0.0216	0.22535
DO	-0.0521	-0.07	0.0774	-0.0241	0.0798	-0.0848	-0.13145	0.17535	0.21835
ASc	0.2672	0.0774	0.1155	0.25775	0.35595	0.2207	0.0932	0.24285	0.29185
LEs	0.2172	-0.0241	0.25775	0.0133	-0.12985	0.17945	0.18045	0.01985	0.05465
LSc	0.0995	0.0798	0.35595	-0.12985	0.018	0.18945	0.0858	0.10315	0.2289
AA	0.10095	-0.0848	0.2207	0.17945	0.18945	0.0425	0.2025	-0.1381	0.2227
LA	0.13165	-0.13145	0.0932	0.18045	0.0858	0.2025	0.4318	-0.1456	0.05375
LST	-0.0216	0.17535	0.24285	0.01985	0.10315	-0.1381	-0.1456	0.1269	0.32595
LF	0.22535	0.21835	0.29185	0.05465	0.2289	0.2227	0.05375	0.32595	0.4061

### 2 crash

AC	-0.1058	-0.0858	-0.0885	-0.0477	-0.03095	0.0586	-0.1639	-0.00855	-0.18485
DO	-0.0858	0.0519	-0.0094	-0.07265	0.0038	0.0188	-0.1956	-0.03085	-0.17085
ASc	-0.0885	-0.0094	0.0323	0.0209	0.13665	-0.06125	-0.11315	0.0895	-0.04935
LEs	-0.0477	-0.07265	0.0209	-0.0783	-0.02225	0.0732	-0.09175	-0.00145	-0.07645
LSc	-0.03095	0.0038	0.13665	-0.02225	0.1567	0.046	-0.0283	-0.00035	-0.05165
AA	0.0586	0.0188	-0.06125	0.0732	0.046	-0.1105	-0.0599	0.00505	0.1506
LA	-0.1639	-0.1956	-0.11315	-0.09175	-0.0283	-0.0599	-0.1574	-0.07125	-0.14295
LST	-0.00855	-0.03085	0.0895	-0.00145	-0.00035	0.00505	-0.07125	-0.3305	0.0649
LF	-0.18485	-0.17085	-0.04935	-0.07645	-0.05165	0.1506	-0.14295	0.0649	-0.3574

---

## POBLACIONES ANCESTRALES

### BRYCE CANYON

AC	-0.0208	-0.167	-0.01665	0.137	-0.1335	-0.21515	-0.2208	-0.0394	-0.20145
DO	-0.167	-0.0954	-0.2237	-0.0633	-0.1551	-0.2627	-0.33495	0.111	-0.10435
ASc	-0.01665	-0.2237	0.0006	0.02035	-0.0319	-0.1348	-0.1751	0.2083	-0.0577
LEs	0.137	-0.0633	0.02035	0.2516	-0.1274	-0.07495	-0.04545	0.11005	-0.26395
LSc	-0.1335	-0.1551	-0.0319	-0.1274	-0.0336	-0.3278	-0.3045	0.12895	-0.1304
AA	-0.21515	-0.2627	-0.1348	-0.07495	-0.3278	-0.4037	-0.4529	-0.06765	-0.144
LA	-0.2208	-0.33495	-0.1751	-0.04545	-0.3045	-0.4529	-0.5082	-0.00945	-0.16645
LST	-0.0394	0.111	0.2083	0.11005	0.12895	-0.06765	-0.00945	0.0462	0.0788
LF	-0.20145	-0.10435	-0.0577	-0.26395	-0.1304	-0.144	-0.16645	0.0788	0.2702

### MICHOACAN

AC	0.0691	0.08305	0.14145	-0.1251	0.05435	0.1113	0.04655	0.13925	0.1994
DO	0.08305	0.0684	0.13085	-0.08915	0.1012	0.0894	0.02025	0.0451	0.1458
ASc	0.14145	0.13085	0.1149	-0.083	0.1756	0.11625	0.0541	-0.01625	0.1557
LEs	-0.1251	-0.08915	-0.083	-0.1492	-0.129	-0.1494	-0.1244	-0.00645	-0.12475
LSc	0.05435	0.1012	0.1756	-0.129	0.108	0.0984	0.07705	0.1158	0.09655
AA	0.1113	0.0894	0.11625	-0.1494	0.0984	0.1606	0.0705	0.09965	0.1292
LA	0.04655	0.02025	0.0541	-0.1244	0.07705	0.0705	0.0362	-0.0079	0.0011
LST	0.13925	0.0451	-0.01625	-0.00645	0.1158	0.09965	-0.0079	0.1667	0.01205
LF	0.1994	0.1458	0.1557	-0.12475	0.09655	0.1292	0.0011	0.01205	0.2336

---

## POBLACIONES ENDOGAMICAS

### BRYCE CANYON

AC	0.2062	-0.14595	-0.0175	-0.088	0.14565	-0.1289	-0.15315	0.2218	0.0452
DO	-0.14595	-0.0182	-0.17275	-0.0489	0.16755	-0.012	0.0265	0.0503	-0.0332
ASc	-0.0175	-0.17275	-0.0243	-0.22915	0.0978	-0.02435	-0.0897	0.1071	-0.0775
LEs	-0.088	-0.0489	-0.22915	-0.0245	0.14025	0.0733	-0.09695	-0.0675	0.11785
LSc	0.14565	0.16755	0.0978	0.14025	0.1709	-0.02775	0.09475	0.0873	0.11805
AA	-0.1289	-0.012	-0.02435	0.0733	-0.02775	-0.1396	0.10935	-0.04945	0.0538
LA	-0.15315	0.0265	-0.0897	-0.09695	0.09475	0.10935	0.0336	-0.01075	0.05885
LST	0.2218	0.0503	0.1071	-0.0675	0.0873	-0.04945	-0.01075	0.1918	-0.0026
LF	0.0452	-0.0332	-0.0775	0.11785	0.11805	0.0538	0.05885	-0.0026	-0.0707

### MICHOACAN

AC	0.4929	0.14215	0.3127	0.26415	0.15015	0.3226	0.2554	0.02755	0.2347
DO	0.14215	0.1721	0.3231	0.15745	0.00465	0.14785	0.1361	-0.0639	0.0249
ASc	0.3127	0.3231	0.2536	0.06115	0.08365	0.24245	0.15095	-0.0424	0.14605
LEs	0.26415	0.15745	0.06115	0.4094	0.052	0.2704	0.3489	0.1925	0.0165
LSc	0.15015	0.00465	0.08365	0.052	0.1366	0.1916	0.06085	-0.0425	0.0113
AA	0.3226	0.14785	0.24245	0.2704	0.1916	0.1373	0.07055	0.069	0.1612
LA	0.2554	0.1361	0.15095	0.3489	0.06085	0.07055	0.1467	0.09825	-0.0431
LST	0.02755	-0.0639	-0.0424	0.1925	-0.0425	0.069	0.09825	0.2693	0.0495
LF	0.2347	0.0249	0.14605	0.0165	0.0113	0.1612	-0.0431	0.0495	-0.0111

---

## ANEXO 7: MATRICES DE CORRELACIÓN GENÉTICA ENTRE LA VARIABLE TAMAÑO DEL CUERPO Y EL NÚMERO DE QUETAS

Se muestran las matrices de coeficientes de correlación genética, de los cuatro últimos ciclos de medición, entre los caracteres tamaño general del cuerpo y número de quetas del tercer segmento abdominal, indicándose el origen poblacional y tamaño del cuello de botella al que pertenece cada población. Los coeficientes se han calculado manteniendo los sexos separados. Los datos originales fueron transformados a su logaritmo natural.

Las matrices corresponden todas al esquema:

	TGC <sub>p</sub>	Quetas <sub>p</sub>
TGC <sub>h</sub>	..	..
Quetas <sub>h</sub>	..	..

La significación se realiza con un test de dos colas, indicándose \* P < 0.05 y \*\* P < 0.01.



---

ORIGEN POBLACIONAL BRYCE CANYON

	2 FLUSH		1 CRASH		3 FLUSH		2 CRASH	
<b>1 Pareja</b>								
<i>machos</i>	.0359	-.1196	.1053	.0024	.0481	-.0572	-.3010	-.0964
	.1045	-.1482	-.0063	.1443	-.0938	.2378	-.0063	-.0121
<i>hembras</i>	-.1938	-.1628	.1232	.0971	-.0026	-.1186	.2279	-.1471
	.1526	.2476	-.0685	-.0040	-.0512	-.0328	-.0206	-.2503
<b>3 Parejas</b>								
<i>machos</i>	.1556	.0250	-.0298	-.0345	.0494	.4015**	.0032	.1029
	.1363	.1235	.0378	-.0707	.2028	.1016	.1162	.1986
<i>hembras</i>	-.1583	-.0796	-.1889	-.1825	-.0524	-.1789	-.3486**	-.0301
	-.1067	-.0595	.0754	.1319	.1493	.0388	.1826	-.1736
<b>5 Parejas</b>								
<i>machos</i>	.0523	.2044	.0175	-.0315	.0085	.2101	.2698	-.1941
	.0434	.3647**	-.0878	-.2428*	.0283	.0916	.0819	.0600
<i>hembras</i>	-.4134**	-.4040**	-.0273	.1329	.0061	.1257	.0729	.1122
	-.2511*	-.1627	.2427*	.0746	-.1969	-.0871	.1239	.3060*
<b>7 Parejas</b>								
<i>machos</i>	-.0473	-.1451	.2026	.3660**	-.1663	.4126*	-.2384	.0211
	.0666	.0788	-.0762	.0281	.0170	.0236	-.1496	-.0519
<i>hembras</i>	.0275	.0805	.1310	.3991**	.0421	-.0609	.1595	.3053*
	-.1238	.0988	-.0103	.2318*	-.0563	.0404	-.0586	.1535
<b>9 Parejas</b>								
<i>machos</i>	-.0676	-.1043	-.0877	-.1197	.1227	.1005	.0773	.1389
	.1251	-.0670	-.0414	-.1907	-.0076	-.0042	.1349	.0236
<i>hembras</i>	-.1203	-.0205	.0115	.1804	-.2250*	-.0514	.2375*	.2925*
	.0708	-.1105	.1616	.2569*	-.2172*	-.1315	-.1410	-.0656
<b>Ancestrales</b>								
	<i>machos</i>		<i>hembras</i>					
	-.0543	.1329	-.1100	.1918**				
	-.1288	-.0038	.0500	.0871				
<b>Endogámicas</b>								
	<i>machos</i>		<i>hembras</i>					
	.0194	-.0286	.1204	-.0114				
	.1352	-.2250	.1476	.0940				

---

ORIGEN POBLACIONAL MICHOACAN

	2 FLUSH		1 CRASH		3 FLUSH		2 CRASH	
<b>1 Pareja</b>								
<i>machos</i>								
	.3209**	-.0319	-.3630*	*-.2367	-.3406	-.0025	.2325	.0067
	.2680	.0688	-.4398**	-.1679	.2358	-.0414	-.3285*	.0974
<i>hembras</i>								
	-.0048	-.2904*	-.0581	.0071	.1151	.2027	.0119	-.2159
	.0428	-.1381	-.1802	.0490	-.0344	.2471	.1907	-.2355
<b>3 Parejas</b>								
<i>machos</i>								
	.1568	.0866	-.1256	-.0237	-.2635	-.2184	-.0301	.1549
	.0195	.0720	-.0057	.0108	-.1970	.1202	-.1709	.1292
<i>hembras</i>								
	-.2833**	-.2064	-.0609	-.0708	-.0476	.4089*	.2180	.0791
	-.1316	.0108	-.0895	-.0489	-.1857	.1323	.1266	.1393
<b>5 Parejas</b>								
<i>machos</i>								
	-.2299	-.0799	-.1933	-.0248	-.2399	.2211	-.0308	.2279
	-.1050	.0805	-.1815	.1043	-.2015	-.1808	.0586	-.0565
<i>hembras</i>								
	-.3322**	-.2689	.1981	-.1739	-.7303**	-.3342	.0550	.3709**
	.1245	.1069	.1773	.1247	-.2348	-.0517	-.0512	.1441
<b>7 Parejas</b>								
<i>machos</i>								
	-.2988*	.0531	-.2176	.0285	.0244	.2032	-.1614	.1799
	-.1026	-.1270	-.2111	.2436	-.0684	-.0214	-.0245	.2256*
<i>hembras</i>								
	-.1155	-.1510	-.1414	.0834	-.1790	.5645**	.0445	.0269
	.0116	.1778	-.1536	.1831	.1111	.0521	.1245	.2722*
<b>9 Parejas</b>								
<i>machos</i>								
	.2529*	.1328	.1405	.3802**	.2457	.4447**	-.1340	-.1402
	.0188	.0150	-.0812	.3135*	-.0374	.0487	.1040	.0044
<i>hembras</i>								
	.0840	-.0538	-.2478	-.2553	.0215	.2585	.0920	.1472
	.1304	.1017	-.0435	-.0867	.0618	.0604	-.0435	.1325

**Ancestrales**

	<i>machos</i>		<i>hembras</i>	
	.0665	.1344*	.1166	.1226
	.0721	.0378	.1190	.1117

**Endogámicas**

	<i>machos</i>		<i>hembras</i>	
	.4232**	-.2442*	-.1070	.0058
	.0662	.1429	-.0301	.1595



No importa lo que suceda en el caso empírico, se trata de un principio ideal, que debe verificarse en condiciones ideales, o sea nunca. Pero es verdad.

(Umberto Eco, *El péndulo de Foucault*, 1989, pag. 147)

---



El Tribunal que se ha reunido en la sala de sesiones, a las 10:00 horas, por unanimidad a esta hora de legal de

el Sr. Adonaci Hernández Martínez

con el título de Apto "Cum Laude" por su vinculación

Valencia, a 21 de Octubre de 1993

El Secretario,

Presidente

