

GUÍA DE CONCEPTOS DE GENÉTICA CUANTITATIVA

Prof. Dra. Lucía Ramírez, Catedrática de Producción Vegetal

Dra. Beatriz Egaña, Prof. Asociada de Producción Vegetal

Departamento de Producción Agraria, Universidad Pública de Navarra

Edición de 2003

INDICE

1. Caracteres cuantitativos frente a cualitativos
2. Variación continua y distribución normal
3. Base mendeliana de la variación continua
4. Tipos de acción en los genes
 - a. Entre alelos del mismo locus
 - i. Aditiva
 - ii. Dominancia parcial
 - iii. Dominancia completa.
 - iv. Sobredominancia
 - b. Entre loci distintos
 - i. Epistasia
5. Valores
 - a. Valor fenotípico. Componentes.
 - b. Valor genotípico. Componentes.
6. Varianza.
 - a. Varianza fenotípica y genotípica. Componentes.
 - b. Estimación del número de loci a partir de las varianzas.
7. Heredabilidad.
 - a. Concepto
 - b. Valores de la heredabilidad
 - c. Estimaciones de la heredabilidad:
 - i. Componentes de la varianza
 - ii. Semejanza genética entre pariente.
 - iii. Respuesta a la selección.
8. Selección
 - a. Concepto. Selección natural y selección artificial
 - b. Respuesta a la selección.
 - c. Diferencial de selección
 - d. Diferencial de selección y e intensidad de selección.
9. Heredabilidad realizada.
10. Resultados a largo plazo de la selección.
11. Métodos de Selección.

1. CARACTERES CUANTITATIVOS FRENTE A CUALITATIVOS

Los caracteres mendelianos clásicos descritos anteriormente han sido de naturaleza cualitativa, es decir, caracteres de fácil clasificación en diferentes categorías fenotípicas. Por ejemplo, si estudiamos el carácter "pigmentación de los ojos" en *Drosophila melanogaster*, distinguiremos perfectamente ojos rojos frente a ojos blancos. Estos diferentes fenotipos están bajo control genético de uno o varios genes expuestos a pocas o a ninguna modificación ambiental que pueda alterar sus efectos. En nuestro ejemplo, las moscas tendrán los ojos rojos o blancos, independientemente del ambiente en el que crezcan.

Sin embargo, desde el punto de vista agrícola la variabilidad que manifiestan muchos caracteres importantes, no se ajusta de manera precisa a una determinada clase fenotípica (variabilidad discontinua), sino que forman un espectro o gama de fenotipos los cuales se combinan imperceptiblemente entre sí, uno con otro (variabilidad continua). Los caracteres económicamente importantes como son la altura de las plantas, la producción de granos por hectárea, el tiempo de maduración, etc. son caracteres cuantitativos o métricos con variabilidad continua. Su estudio depende más de la medición que de la enumeración. En general, producen variación continua todos aquellos caracteres que de una manera u otra se pueden medir. Por ejemplo, si estamos estudiando el carácter "altura de la planta" en una población de plantas de maíz, nos encontraremos que la validación que muestran los diferentes genotipos se manifiesta de una manera continua (variación continua), de manera que la clasificación de los individuos en grupos (clases fenotípicas) resulta ambigua. Lo mismo podríamos agrupar la población en clases de 100-125, 125-150, 150-175, etc. que en grupos de 100-110, 110-120, 120-130, etc.

La principal diferencia que existe entre los caracteres cualitativos y los cuantitativos, se basa en el número de genes que contribuyen a la variabilidad fenotípica y el grado de modificación del fenotipo por medio, de

factores ambientales. Los caracteres cuantitativos pueden ser codificados por muchos genes (quizá de 10 a 100 o más), contribuyendo al fenotipo con tan pequeña cantidad cada uno, que sus efectos individuales no pueden ser detectados por los métodos mendelianos. Los genes de esta naturaleza son denominados **poligenes, loci de caracteres cuantitativos o QTLs** (*quantitative trait loci*). En muchos casos, la mayor parte de la variación genética del carácter cuantitativo puede atribuirse a los efectos principales de, relativamente, pocos loci y a **efectos pleiotrópicos** menores. (Los genes que tienen más de un efecto fenotípico se dice que tienen efectos pleiotrópicos. Es decir, cuando la expresión fenotípica de un gen lleva implícita más de un carácter, se dice que el gen tiene efecto pleiotrópico).

La variabilidad fenotípica expresada en la mayor parte de los caracteres cuantitativos tiene un componente ambiental relativamente grande en comparación con el componente genético correspondiente. La labor del genetista consiste en determinar el grado de influencia que tienen tanto los componentes ambientales como los genéticos sobre el total de la variabilidad fenotípica de carácter cuantitativo en una población. En este capítulo sólo se van a abordar los principios más elementales de la Genética Cuantitativa. A continuación se resumen algunas de las diferencias entre la Genética Cuantitativa y Cualitativa.

Genética cualitativa	Genética cuantitativa
<ol style="list-style-type: none"> 1. Caracteres de clase. 2. Variación discontinua, diferentes clases fenotípicas. 3. Efectos patentes de un solo gen. Genes mayores. 4. Se estudian apareamientos individuales y su progenie. 5. El análisis es por medio de cálculos de proporciones y relaciones. 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Caracteres de grado. 2. Variación continua. Las determinaciones fenotípicas muestran un espectro o gama. 3. Control poligénico, los efectos de los genes individuales son difícilmente detectables. Genes menores. 4. Se estudian poblaciones y todos los tipos de cruzamientos. 5. El análisis es de tipo estadístico, proporcionando cálculos aproximados de los parámetros de las poblaciones.

2. VARIACIÓN CONTINUA Y DISTRIBUCIÓN NORMAL.

Si se miden las tallas de gran número de individuos de una población (muestra) con una precisión de 5 cm diferirán unas de otras (digamos entre 245 y 195) cm) pero caerán muchos más individuos en las categorías intermedias (digamos, entre 170.y 180) que en las extremas. La gráfica del nº de individuos medidos en función de la clase a la que pertenecen es un histograma de frecuencias (figura 1a). Supongamos ahora que se miden más individuos, por ejemplo, cinco veces más individuos, y además las clases en vez de ser de 5 en 5 cm, se hacen cm a cm. El histograma correspondiente es la figura 1b.

Si continuamos este proceso, refinando la medida, pero incrementando proporcionalmente el nº de individuos medidos, el histograma se convertirá en una curva continua que es la distribución normal de las alturas de la media de la población (figura 1c). Por supuesto, esta curva es una idealización, ya que no se puede tomar ninguna medida con una precisión infinita, ni se pueden medir todos los individuos de una población.

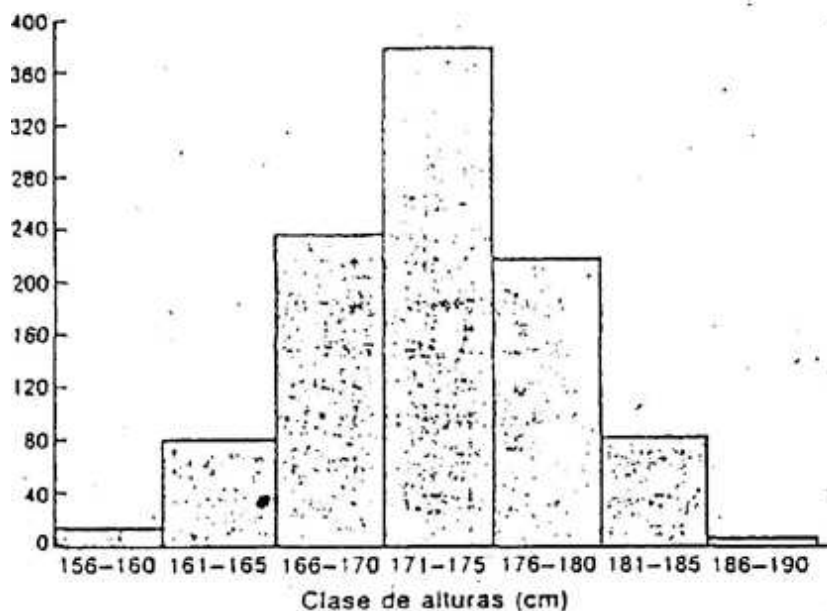


Figura 1a

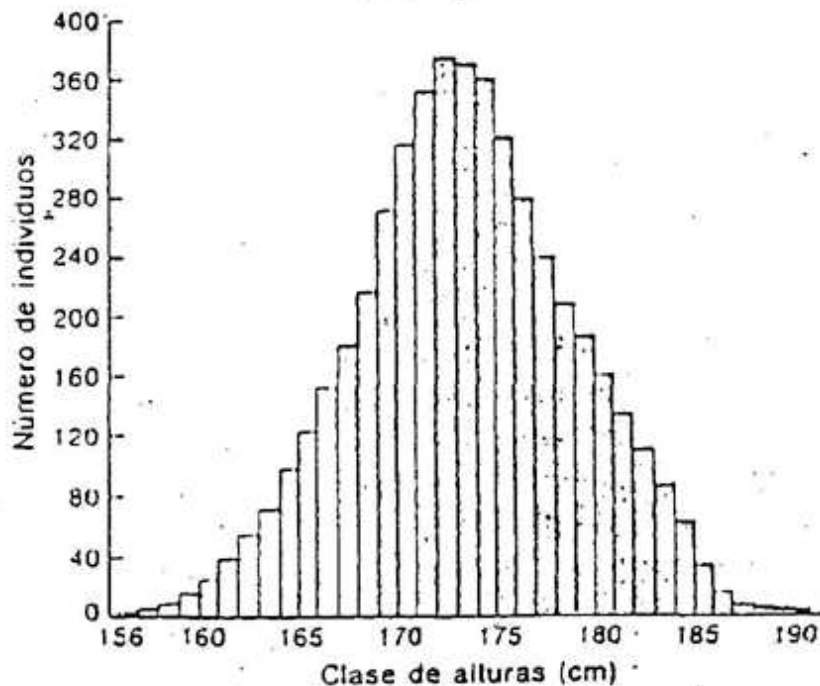


Figura 1b

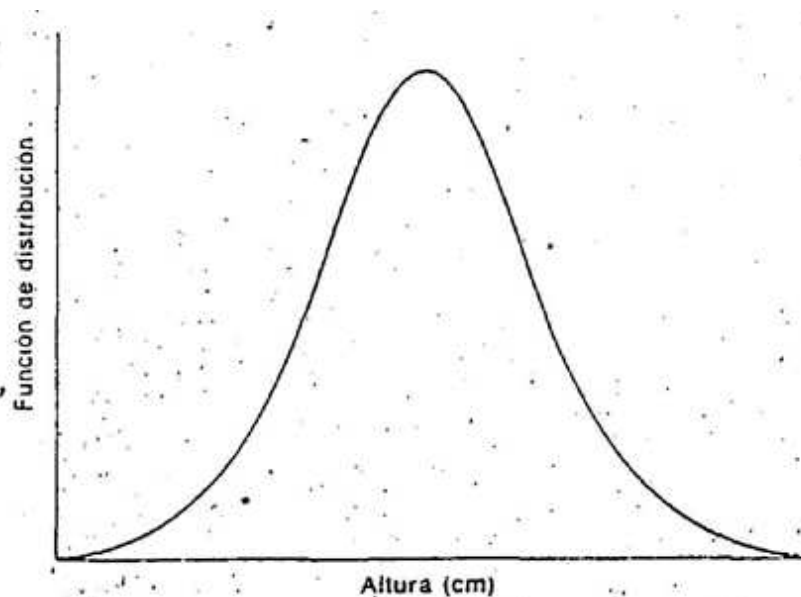


Figura 1c

3. BASE MENDELIANA DE LA VARIACIÓN CONTINUA

Los principios genéticos sobre los que se fundamenta la herencia de los caracteres métricos o cuantitativos son los mismos que los que hasta ahora hemos visto que rigen la transmisión de los caracteres cualitativos. La naturaleza de los genes con efecto sobre los caracteres cuantitativos no es diferente de la de los demás genes. Tras el descubrimiento de las leyes de Mendel, a principios del siglo XX surgió el problema de explicar la herencia de los caracteres cuantitativos, algunos opinaban que estos caracteres no se heredaban, sino que la variación era debida al ambiente y no tenían nada que ver con la genética mendeliana.

Los estudios de Johansen y Nilsson-Ehle, que se plasmaron, respectivamente, en la teoría de las líneas puras y de los factores polímeros aclararon esta dificultad inicial, y constituyen lo que se denomina base **mendeliana de la variación continua**.

Teoría de las líneas puras

Johansen (1903) estudió el efecto de la selección sobre el carácter "peso de sernilla" en judías, *Phaseolus vulgaris*. Esta especie es autógama, es decir, que la descendencia de cada planta se produce como consecuencia de autofecundación, las ovocélulas son fecundadas por el polen de la propia planta.

Utilizó en sus experiencias la variedad comercial "Princesa" en la que las semillas eran de diferentes tamaños. Inicialmente, observó que las descendencias de semillas de mayor peso eran más pequeñas que las que procedían de semillas menores. Esto indicaba que de alguna manera el carácter peso se heredaba. Posteriormente, obtuvo 19 líneas puras a partir de semillas de esta variedad. Estudiando por separado sus descendencias, llegó a los siguientes resultados:

- 1- Cada línea mostraba un peso medio característico. La línea 1, la más pesada, tenía una descendencia cuyo peso medio era aproximadamente 64 cg, la línea 2 tenía un peso medio menor, y así sucesivamente, hasta la línea 19 la más ligera, con un peso medio aproximado de 35 cg.

2- Cada línea presentaba una distribución continua normal, pero con una variabilidad menor que la que mostraba la población original de la variedad.

3- Las descendencias de semillas de diferentes tamaños, de una misma línea tenían igual peso medio y diferente al de otras líneas.

Johansen supuso que la variabilidad que aparecía en cada línea no tenía una causa genética, sino que se debía a la distinta influencia que ejercía el ambiente sobre cada línea. Esto lo comprobó de dos maneras:

- una, viendo que las descendencias producidas por las semillas de diferentes tamaños dentro de una misma línea tenían igual peso medio, que a su vez era diferente de los pesos medios de otras líneas y
- otra, comprobando que al cabo de seis generaciones de seleccionar en cada línea las semillas más pesadas y más ligeras, los pesos medios de ambas selecciones de cada línea se mantenían iguales.

En consecuencia, Johansen explicó sus resultados sobre la base de unir los efectos de la herencia y el ambiente, concluyendo que por tratarse de una especie autógama los individuos eran homocigóticos o líneas puras. Dentro de cada una de ellas, la variación observada era consecuencia puramente ambiental. En resumen, Johansen estableció que el fenotipo era la expresión del genotipo en un ambiente determinado.

$$\text{Fenotipo} = \text{genotipo} + \text{ambiente}$$

$$P = G + E$$

Teoría de los factores polímeros

Nilsson-Ehle (1908) realizó sus trabajos con otra especie autógama, el trigo, fijándose en dos caracteres: "precocidad" y "resistencia al frío". Realizando cruzamientos entre parentales que diferían en su precocidad (menos precoz x más precoz), observó lo que él llamó **segregaciones transgresivas**. En la F₂ de estos cruzamientos aparecían individuos más precoces que el parental más precoz y más tardíos que el parental más tardío. Análogamente ocurría con la resistencia al frío.

Estos resultados le llevaron a la conclusión de que los caracteres "precocidad" y "resistencia al frío" estaban determinados por muchos genes, que llamó factores múltiples, polímeros o acumulativos, cuyos efectos individuales son equivalentes y pequeños y cuya expresión fenotípica final para cada carácter considerado es la suma de los efectos individuales.

Así si se realiza el cruzamiento:

P₁ (menos precoz) AA BB cc dd ee X P₂ (más precoz) aa bb CC DD EE



F₁: Aa Bb Cc Dd Ee (precocidad intermedia)



F₂: AA BB CC DD EE + + aa bb cc dd ee

(más precoz que el parental más precoz)
(menos precoz que el parental menos precoz))

Donde los genes representados con mayúsculas (sin indicar por ello relación de dominancia) producen efectos equivalentes y sumables, y los representados con minúsculas también producen efectos aditivos equivalentes entre sí, aunque de menor cuantía. Por ello, si valorarnos de una manera totalmente arbitraria los alelos con mayúsculas con un valor de precocidad de 2 y los minúsculas como 1, los parentales del cruzamiento indicado darían valores de 14 y 16 unidades de precocidad, respectivamente; la F₁ valdría 15 y en la F₂ aparecerían formas extremas con valores de 20 y 10.

Esta interacción aditiva de los genes (polimeria) la volvió a demostrar Nilson-Ehle (1911) realizando cruzamientos entre variedades (genotipos homocigóticos) de trigo que diferían en el color del grano: rojo o blanco. En los diferentes cruzamientos realizados obtuvo en la F₂ segregaciones: 3:1, 15:1 y 63:1 de plantas con granos rojos o blancos, respectivamente, observando además que la coloración roja variaba de intensidad.

La interpretación que dio fue la siguiente: la coloración del grano viene determinada por la interacción aditiva de tres pares de alelos R₁R₁, R₂R₂ y R₃R₃, que se comportan como factores polímeros y tales que los representados como r₁, r₂ y r₃ no producen pigmentación. Entonces, las variedades de fenotipo blanco serán r₁r₁r₂r₂r₃r₃ y al cruzarlas con otras de genotipos homocigóticos para R en un locus (R₁R₁ R₂R₂ R₃R₃ ó r₁r₁ R₂R₂ R₃R₃) en dos (R₁R₁ R₂R₂ R₃R₃, ó R₁R₁ r₂r₂ R₃R₃) o en tres (R₁R₁ R₂R₂ R₃R₃) producirán las segregaciones 3:1, 15:1 y

63:1, respectivamente en la F₂.

Más tarde, Mather (1941) llamó **poligenes** a los genes de acción cuantitativa caracterizados por:

- Existencia de gran número de loci para cada carácter cuantitativo.
- En comparación con la variación ambiental o al menos con la total, el efecto de la sustitución alélica en un locus es muy pequeño.
- Los efectos fenotípicos son semejantes y sustituibles, por lo que varios genotipos pueden conducir a un mismo fenotipo.
- La influencia ambiental en la expresión fenotípica es muy acusada.
- En las poblaciones naturales es muy frecuente la heterocigosis en los loci poligénicos.
- Existencia de acción pleiotrópica por la que los poligenes actúan también como modificadores o incluso supresores de la acción de otros genes.
- Existencia de ligamiento detectable de los poligenes entre sí y con genes mendelianos cualitativos.

No obstante, existen serias dudas acerca de la validez de la suposición de que **todos** los casos de herencia cuantitativa lo sean de herencia poligénica. Se han detectado diferencias en caracteres cuantitativos que pueden vincularse a uno o dos genes. Ocasionalmente estos hallazgos se han tomados como evidencia que se contraponen a la teorías de los poligenes. No obstante, puede afirmarse que la mayor parte de los caracteres de interés para el mejorador vegetal están determinados por sistemas poligénicos complejos.

4. TIPOS DE ACCIÓN GÉNICA

a.- Entre alelos del mismo locus

Los **alelos** pueden interactuar unos con otros de formas muy diversas para producir variabilidad en su expresión fenotípica. Los siguientes modelos pueden ayudarnos a comprender varios modos de acción genética.

1. **Acción génica aditiva.** Los alelos actúan de manera aditiva cuando el valor del heterocigótico es intermedio entre los dos homocigóticos.
2. **Dominancia parcial o incompleta,** el heterocigótico es casi igual a uno de los homocigóticos.
3. **Dominancia completa,** tanto el heterocigótico como uno de los homocigóticos producen fenotipos idénticos.
4. **Sobredominancia,** el heterocigótico supera a cualquiera de los homocigóticos.

Consideraremos un locus con 2 alelos: A₁ y A₂ y asignemos valores arbitrarios a los genotipos posibles:

Convenimos en asignar: **+a** al valor genotípico de un homocigoto A₁A₁

-a al valor genotípico de otro homocigoto A₂A₂

d al heterocigoto.

Supongamos que: A₁ es un alelo cuya presencia aumenta la producción.

à Escala de Valores Genotípicos:

A₂A₂ A₁A₂ A₁A₁

-a 0 d +a

à Punto Cero de la Escala: punto medio entre los 2 homocigotos

à Valor "d" depende del grado de dominancia:

Si no hay dominancia, d = 0

Si A₁ es dominante sobre A₂ à "d" es positivo

Si A₂ dominante sobre A₁ à "d" es negativo

à Cuando hay dominancia completa

"d" es igual a +a ó a -a

à Cuando hay sobredominancia: "d" es mayor que + a

Grado de Dominancia: d/a

Con la escala de valores descrita arriba, de modo arbitrario, podemos demostrar con técnicas de genética matemática los siguientes conceptos.

Tipos de Acción entre alelos del Mismo locus

Genotipo	Aditiva	Dom. Parcial	Dom. Total	Sobredominancia
AA	5	5	5	5
Aa	3	4	5	6
aa	1	1	1	1

1. Acción Génica Aditiva (Dominancia Intermedia): los alelos actúan de manera aditiva

Heterocigoto: intermedio entre los 2 homocigotos.

$$AA = 5 \text{ No dominancia } d = 0 \text{ } Aa = 2.5 + 0.5$$

$$A = 2.5 \text{ } A_1A_2 - (A_1 + A_2) = d$$

$$aa = 1 \text{ } 3 - (2.5 + 0.5) = d$$

$$a = 0.5 \text{ } d = 0$$

$$a = A - a = 2.5 - 0.5 = 2$$

Entonces:

$$G \text{ de Dominancia } d/a; 0/2 = 0$$

2. Dominancia Parcial: el heterocigótico es casi igual a uno de los homocigóticos.

No dominancia, $d = 0$

Como $A_1A_2 = 3$; $d = 0$ por lo tanto hay dominancia.

$$d = A_1A_2 - (A_1 + A_2)$$

$$d = 4 - (2.5 + 0.5)$$

$$d = 1$$

$$a = A - a = 2.5 - 0.5 = 2$$

Entonces:

$$G \text{ de Dominancia } = d/a; 0/2 = 0$$

3. Dominancia Completa: el heterocigoto y uno de los homocigotos producen fenotipos idénticos.

No dominancia, $d = 0$

Como $A_1A_2 = 3$; $d = 0$ por lo tanto hay dominancia.

$$d = A_1A_2 - (A_1 + A_2)$$

$$d = 5 - (2.5 + 0.5)$$

$$d = 5 - 3 = 2$$

$$a = A - a = 2.5 - 0.5 = 2$$

Entonces:

$$G \text{ de Dominancia} = d/a; 2/2 = 1$$

4. Sobredominancia: el heterocigoto supera a cualquiera de los homocigotos.

No dominancia, $d = 0$

Como $A_1A_2 \approx 3$; $d \neq 0$ por lo tanto hay dominancia.

$$d = A_1A_2 - (A_1A_2)$$

$$d = 6 - (2.5 + 0.5)$$

$$d = 6 - 3 = 3$$

$$a = A - a = 2.5 - 0.5 = 2$$

Entonces:

$$G \text{ de Dominancia} = d/a; 3/2 = 1.5$$

b.- Entre loci distintos:

Epistasia.

En herencia cuantitativa, el término epistasia se utiliza para incluir todas aquellas situaciones en que los genes interactúan en 2 o más loci (no es una interacción entre alelos del mismo locus sino entre loci diferentes).

Un carácter cuantitativo puede estar determinado por varios loci, cada loci puede presentar cualquiera de los tipos de acción génica (aditiva, dominancia parcial, dominancia completa y sobredominancia), además entre los distintos loci puede presentarse interacción epistática (9:7, 9:3:4 y 15:1 en F_2 , semejantes a la epistasia que vimos en Genética Cualitativa, 9:7 Genes duplicados recesivos, 9:3:4 Epistasia recesiva, 15:1 Genes duplicados dominantes).

Valor de la población

Es la suma de los productos de los valores genotípicos de los individuos multiplicada por la frecuencia con que se presentan en la población.

Asumamos que: $p = A_1$; $q = A_2$

<i>Genotipo</i>	<i>Frecuencia</i>	<i>Valor</i>	<i>Frec. x Valor</i>
A_1A_1	p^2	+a	p^2a
A_1A_2	$2pq$	d	$2pqd$
A_2A_2	q^2	-a	$-q^2a$

El valor medio de la población será:

$$M = a(p^2 - q^2) + 2pqd$$

$$M = a(p + q)(p - q) + 2pqd$$

$$M = a(p - q) + 2pqd \text{ (Media que corresponde tanto a los valores genotípicos como a los fenotípicos).}$$

La contribución de un locus a la media de la población tiene 2 términos:

$a(p - q)$ atribuible a homocigotos

$2pqd$ atribuible a heterocigotos

¿Cuál es el efecto de varios loci sobre la media?, ¿Cómo se combinan los genes de diferentes loci para producir un efecto conjunto sobre el carácter?

Supongamos que la combinación es por adición; esto es el valor de un genotipo con respecto a varios loci es debido a la suma de c/u por separado.

Ej: si el valor genotípico de A_1A_1 a a_A

y el valor genotípico de A_2A_2 a a_B

Valor Genotípico de A_1A_1 A_2A_2 a $a_A + a_B$

Así: $M = S a (p - q) + 2 S pqd$

Valor Fenotípico y Genotípico Medio

Efecto medio

à Valor asociado a los genes en lugar de a los genotipos

¿Por qué se utiliza este nuevo valor?

Porque lo que se transmite a los hijos son los genes. Los genotipos se crean de nuevo en cada generación.

à Este concepto nos permite asignar a los individuos un "valor de mejora" asociado a sus genes que son los que se transmiten a su descendencia.

à ¿Cómo se define el **EFFECTO MEDIO** de un gen?

(Tiene validez si los apareamientos son aleatorios)

Definición 1:

El efecto medio de un gen (alelo) es la desviación con respecto a la media de la población de la media de los individuos que recibieron dicho gen de uno de sus padres, mientras que el otro fue tomado al azar de la población.

Definición 2:

Si un cierto número de gametos que llevan el alelo A_1 se unen al azar con gametos de la población, la media de los genotipos resultantes se desvía de la media de la población en una cantidad que es igual al efecto medio del gen A_1 .

¿Qué se deduce de estos conceptos?

à Son los efectos medios de los genes parentales los que determinan los valores genotípicos de la descendencia.

à Ese efecto medio à **Valor de Mejora** se designa **A**

à **El Valor de Mejora** puede medirse, porque el valor genotípico medio es igual al valor fenotípico medio y éste se puede medir.

Ej: si un individuo se aparea en una población al azar con un cierto número de individuos su valor de mejora es el doble de la desviación media de la descendencia obtenida en los cruzamientos con relación a la media de la población.

à **¿A qué se debe la duplicación de la desviación?**

A que el individuo proporciona a la descendencia sólo la mitad de sus genes.

à El Valor de Mejora de un individuo es igual a la suma de los efectos medios de los genes. Es una componente de su valor genotípico.

Por lo tanto, la diferencia entre:

Valor Genotípico y el Valor de Mejora

$$G - A = D$$

es igual al valor de dominancia ó desviación de la dominancia.

à **¿Cómo surge el nuevo componente genético?**

Como consecuencia de la relación de dominancia que puede darse entre alelos del mismo locus.

Cuando no hay dominancia, $d = 0$ y $G = A$

à **¿Qué significa?**

Que los valores genotípicos y los de mejora coinciden. Se dice que los genes son Aditivos.

à **¿De qué depende el valor genotípico** de un individuo cuando se considera sólo **un locus**?

Del valor de mejora (A) y de la desviación de la Dominancia (D).

à ¿Y si se considera más de un locus, es decir A y B? Dependerá de:

$G = G_A + G_B + I_{AB}$ Interacción no aditiva de ambos valores genotípicos.

à Si ocurre lo anterior, los genes son Epistáticos y la interacción se denomina Desviación Epistática (I).

Por tanto, el valor genotípico será: $G = A + D + I$

5. VALORES

a.- Valor fenotípico. Componentes.

Las propiedades genéticas de las poblaciones se pueden expresar en frecuencias génicas y genotípicas. En el caso de un carácter cuantitativo, el valor observado (cuando se mide el carácter en un individuo) es el valor fenotípico de dicho individuo. Todas las observaciones, ya sean medias, varianzas o covarianzas, deben estar basadas en mediciones de los valores fenotípicos de cada individuo.

Para analizar las propiedades genéticas de una población es necesario descomponer el **valor fenotípico** en componentes debidas a distintas causas. En primer lugar, se puede decir que el valor fenotípico de un individuo depende de dos componentes: el valor genotípico y la desviación ambiental.

$$P = G + E$$

P = valor fenotípico

G = valor genotípico

E = desviación ambiental

El genotipo es el conjunto particular de genes que posee el individuo y el ambiente es el conjunto de todas las causas no genéticas que influyen en el valor fenotípico. El genotipo da un cierto valor al individuo, pero este valor se ve afectado por el ambiente, que produce un incremento positivo o negativo. Por ejemplo, la altura de una planta dependerá en principio de su genotipo, pero según las condiciones de cultivo la planta crecerá más o menos.

Si no existiera influencia del ambiente el valor genotípico sería igual al fenotípico. Cuando medimos el valor fenotípico de un carácter en individuos que han crecido en el mismo ambiente, las diferencias entre unos y otros se deben exclusivamente a causas genéticas. Si no hubiera influencia del genotipo todo el valor fenotípico se debería al efecto ambiental. Cuando medimos el valor fenotípico de un carácter en individuos con el mismo genotipo, las diferencias se deberán a causas ambientales.

En un sentido más amplio, tendríamos que decir que el fenotipo es igual al genotipo más el ambiente más la **interacción genotipo-ambiente**.

$$P = G + E + I_{GE}$$

Se dice que existe interacción genotipo- ambiente cuando una diferencia específica del ambiente no tiene el mismo efecto sobre diferentes genotipos. Esto significa que el genotipo A puede ser superior al genotipo B en el ambiente X, pero inferior en el ambiente Y.

Desde el punto de vista práctico vamos a considerar como válida la partición inicial:

$$P = G + E.$$

b.- Valor genotípico. Componentes.

El valor genotípico de un individuo se descompone en tres componentes:

- A, valor genotípico aditivo, que será el valor genotípico debido a todos los loci que presentan aditividad, cuyos efectos se suman.
- D, desviación dominante. Que será el valor genotípico debido a todos los loci que presentan dominancia.
- I, desviación de interacción que será el valor genotípico debido a los loci que interactúan epistáticamente entre sí.

$$G = A + D + I$$

6.- VARIANZA FENOTÍPICA Y GENOTÍPICA. COMPONENTES.

La cantidad de variación se mide y se expresa como la varianza, que se define como la media de las desviaciones al cuadrado con respecto a la media.

Las componentes en las cuales se parte la varianza son las mismas que las componentes de los valores fenotípico y genotípico. La varianza fenotípica se descompone en varianza genotípica y ambiental.

$$V_P = V_G + V_E$$

La **varianza genotípica** se descompone en varianza aditiva, de dominancia y epistática.

$$V_P = V_A + V_D + V_I + V_E$$

La varianza aditiva V_A es la componente más importante. La varianza de la interacción es usualmente pequeña. La varianza ambiental comprende por definición todo lo que no es varianza genética. Los factores nutricionales y climáticos son las causas más comunes de variación ambiental. La varianza ambiental V_E es una fuente de error que reduce la precisión de los estudios genéticos. En este caso es necesario controlarla y reducirla al máximo. La variación ambiental debida a causas desconocidas se denomina **variación intangible**.

7.- HEREDABILIDAD

a.- Concepto

Uno de los factores más importantes para la Mejora Vegetal es el conocimiento de la contribución relativa de los genes a la variabilidad de un carácter que se está considerando. La **heredabilidad en sentido amplio H^2** se define como la proporción entre la varianza genética y la varianza fenotípica.

$$H^2 = V_G / V_P \quad H^2 = s^2_G / s^2_P$$

La **heredabilidad en sentido estricto h^2** es el cociente entre la varianza genética aditiva sobre la varianza fenotípica.

$$H^2 = V_A / V_P \quad h^2 = s^2_A / s^2_P$$

La heredabilidad se simboliza como h^2 , porque deriva de una terminología en donde h representa el cociente correspondiente de las desviaciones estándar.

La heredabilidad no es una propiedad del carácter únicamente, sino que también lo es de la población y de las circunstancias ambientales a las que están sujetos los individuos. La heredabilidad se refiere siempre a un cruzamiento determinado o al paso de una generación a la siguiente y por tanto no puede hablarse de un valor único de la heredabilidad para un carácter cuantitativo de una determinada especie.

b.- Valores de la heredabilidad

Puesto que el valor de la heredabilidad depende, de la magnitud de todas las componentes de la varianza, un cambio en cualquiera de éstas la afectará.

$$V_P = V_A + V_D + V_I + V_E$$

$$h^2 = V_A / (V_A + V_D + V_I + V_E) \quad h^2 = s^2_A / (s^2_A + s^2_D + s^2_I + s^2_E)$$

Si toda la variabilidad fenotípica de un carácter es de naturaleza genética (como en los caracteres mendelianos clásicos) entonces no hay efectos ambientales y la $H^2 = 1$, $s^2_G = s^2_P$

Si toda la variabilidad fenotípica de un carácter es de naturaleza ambiental (como es el caso de una línea homocigótica) entonces la varianza genética es cero y la heredabilidad también.

$$s^2_E = s^2_P \quad s^2_G = 0 \quad H^2 = 0 / s^2_P = 0$$

La heredabilidad puede tomar valores de 0 a 1. En general se asume que:

$$0 < h^2 < 0,25$$

Baja heredabilidad

$$0,25 < h^2 < 0,50$$

Heredabilidad media

$$0,50 < h^2 < 1$$

Alta heredabilidad.

Un carácter con alta heredabilidad, significa que tiene una componente genética aditiva más importante que otras componentes. Los caracteres de alta heredabilidad serán más fáciles de mejorar genéticamente. En cambio, en caracteres con baja heredabilidad, otras componentes como la ambiental, tendrán más importancia, lo cual hará más difícil la mejora genética.

c.- Estimación de la heredabilidad

La heredabilidad puede estimarse, principalmente por:

- 1.- Componentes de la varianza
- 2- Semejanza genética entre parientes
- 3- Respuesta a la selección.

Componentes de la varianza

El modo más directo es estimar la varianza ambiental extrayendo un conjunto de líneas homocigóticas de la población, cruzándolas por pares para construir los individuos heterocigóticos y midiendo la varianza fenotípica en cada genotipo heterocigótico. Como no hay varianza genética en cada clase genotípica, estas varianzas proporcionarán (cuando se promedien) una estimación de la varianza ambiental. Se puede restar este valor al de la varianza fenotípica de la población original para obtener la varianza genética.

Ejemplo:

Población	Variación fenotípica
Apareamientos aleatorios	$V_G + V_E = 0,366$
Línea pura derivada de la primera	$V_E = 0,186$

Se calcula $V_G = 0,180$ y $H^2 = 0,180/0,366 = 0,49$

Semejanza genética entre parientes:

Un modo de estimar la varianza aditiva y la heredabilidad es estudiar el grado de semejanza entre parientes. Primeramente, es necesario construir un número de familias de un grado conocido de relación. Sin una estructura familiar no es posible construir ninguna clase de modelo genético. El grado de parecido entre diferentes clases de parientes, puede ser usado para predecir el resultado de la reproducción selectiva y para indicar el mejor método para llevar a cabo la selección.

El tipo más simple de estructura familiar es la de hermanos carnales o hermanos completos (full-sibs FS). Los parentales se eligen de la población al azar y son cruzados por parejas para producir n número de familias FS. La estructura familiar de medios hermanos es aquella en las que los individuos comparten sólo un parental.

La medición del grado de parecido entre parientes se basa en la partición de la varianza fenotípica en componentes observables, que corresponden a la agrupación de los individuos en familias.

Considerando el caso de individuos agrupados en familias de hermanos carnales, la varianza fenotípica se descompone en:

$$V_P = V_B + V_W$$

donde V_W es la varianza de los individuos respecto a las medias dentro de los grupos (W: within families) y V_B es la varianza de las medias de los grupos con respecto a la media de la población (B: between families).

El parecido entre hermanos carnales puede verse como la similitud entre individuos del mismo grupo o como la diferencia entre individuos de diferentes grupos.

El grado de parecido entre parientes puede expresarse como la proporción entre la varianza entre grupos respecto a al varianza total, que es la suma de la varianza entre grupos y la varianza dentro de grupos. Esto se conoce como coeficiente de correlación intraclase.

$$t = V_B / (V_B + V_W)$$

8. SELECCIÓN

a.- Selección natural y selección artificial

Existen dos formas por las cuales el mejorador puede cambiar las frecuencias génicas de la población:

- 1- La primera a través de la elección de los individuos que van a usarse como progenitores, lo cual

constituye la selección.

2- La segunda por medio de la forme en que se aparean los progenitores, la cual incluye a la endogamia y al cruzamiento.

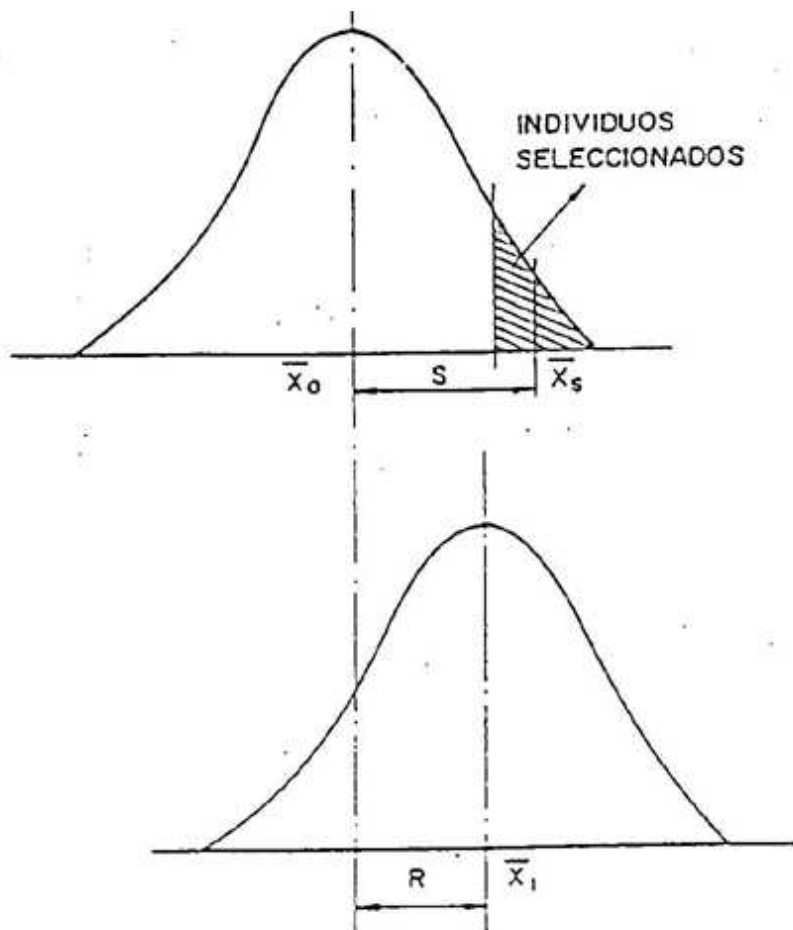
El efecto básico de la selección es cambiar las frecuencias génicas de la población. Tenemos que describir los efectos de la selección en términos de las propiedades observables: medias, varianzas y covarianzas, aunque la causa subyacente de los cambios sea el cambio en las frecuencias génicas.

b.- Respuesta a la selección

El cambio producido por la selección que nos interesa principalmente es el que afecta a la media de la población. Esto es la respuesta a la selección, la cual simbolizaremos como R. Significa la diferencia de valor fenotípico medio entre la descendencia de los progenitores seleccionados y la generación parental antes de la selección.

c.- Diferencial de selección

Para medir la selección aplicada se utiliza el **diferencial de selección**, que se simboliza por S. Es una medida de la superioridad de los progenitores seleccionados. Se define como la desviación con respecto a la media de la población del valor fenotípico medio de los individuos seleccionados como progenitores. Esto es, una desviación del valor fenotípico medio de todos los individuos de la generación parental antes de que fuera hecha la selección.



Se puede demostrar (aunque no lo vamos a hacer aquí) que la respuesta a la selección es el producto de la heredabilidad en sentido estricto y el diferencial de selección.

$$R = h^2 S$$

La ecuación $R = h^2 S$ proporciona un medio de predicción basado en observaciones hechas únicamente en los individuos de la generación parental antes de la selección.

La predicción de la respuesta es válida, en principio, para una sola generación de selección. La respuesta depende de la heredabilidad del carácter en la generación en la cual se seleccionaron a los progenitores. El efecto básico de la selección es cambiar las frecuencias génicas, de manera que las propiedades genéticas de la -generación filial, en particular la heredabilidad, no son las mismas que en la -generación parental. Puesto que son desconocidos los cambios en las frecuencias génicas no podemos, estrictamente hablando, predecir la respuesta de una segunda generación de selección sin determinar la heredabilidad.

d.- Diferencial de selección e intensidad de selección

La magnitud del diferencial de selección depende de dos factores: la proporción de la población incluida en el grupo selecto y la desviación estándar fenotípica del carácter. La dependencia del diferencial de selección de estos factores se ilustra en la figura que aparece a continuación. Las gráficas muestran la distribución de los

valores fenotípicos, la cual se supone que es normal. Se seleccionan los individuos con los valores fenotípicos más altos y el resto se rechaza. La distribución está dividida en dos por un valor (línea vertical), los individuos con valores superiores a este (áreas sombreadas) son los seleccionados y los individuos de valores más bajos son los rechazados. La flecha en cada figura marca el valor medio del grupo seleccionado, y S es el diferencial de selección. En la gráfica (a) la mitad de la población se ha seleccionado y el diferencial de selección es bastante pequeño; en la gráfica (b) sólo 20 % de la población se ha seleccionado y el diferencial de selección es mucho más grande. En la gráfica (c) se ha seleccionado nuevamente un 20 %, pero el carácter representado es menos variable y el diferencial de selección, consecuentemente es más pequeño. La desviación estándar en (c) es la mitad del valor de (b) y el diferencial de selección también es la mitad de éste en (b).

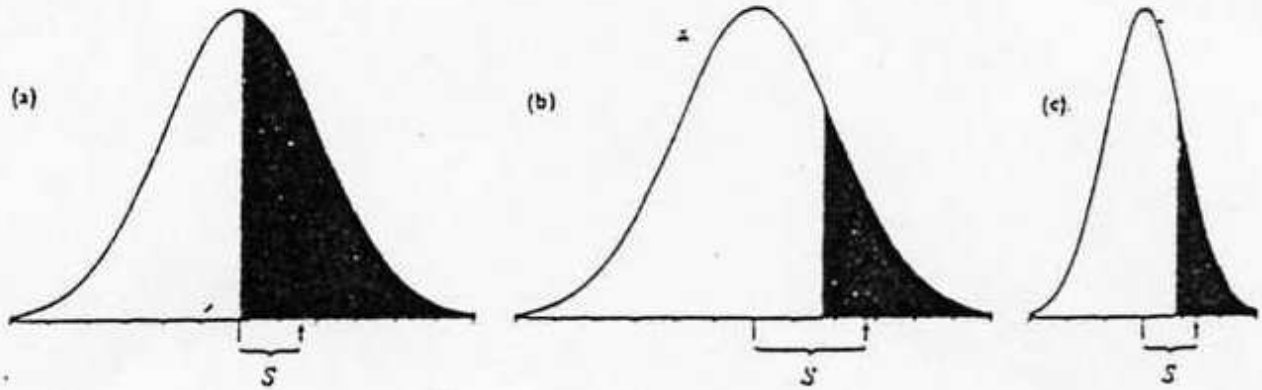


FIG. 11.2. Diagramas que muestran cómo el diferencial de selección, S, depende de la proporción seleccionada de la población y de la variabilidad de un carácter normalmente distribuido. Todos los individuos en las áreas sombreadas, atrás de los puntos de truncamiento, se han seleccionado. Los ejes están marcados con unidades hipotéticas de medición

- (a) 50% seleccionado; desviación estándar, 2 unidades: $S = 1.6$ unidades
- (b) 20% seleccionado; desviación estándar, 2 unidades: $S = 2.8$ unidades
- (c) 20% seleccionado; desviación estándar, 1 unidad: $S = 1.4$ unidades

La desviación estándar, la cual mide la variabilidad, es una propiedad del carácter de la población y proporciona las unidades con las cuales se expresa la respuesta, esto es, tantos milímetros, tantos kilogramos. La respuesta a la selección puede generalizarse si tanto la respuesta como el diferencial de selección se expresan en términos de la s_p . Entonces R/s_p es una medida generalizada de la respuesta, por medio de la cual podemos comparar diferentes caracteres y diferentes poblaciones; y S/s_p es una medida generalizada del diferencial de selección, por medio de la cual podemos comparar diferentes métodos o procedimientos para llevar a cabo la selección. El diferencial de selección "estandarizado", S/s_p será llamado **intensidad de selección** y se simbolizará con **i**. La ecuación de respuesta adopta entonces la forma:

$$R/s_p = S/s_p h^2 \text{ ó } R = i s_p h^2$$

Como $h = s_A/s_p$, en donde s_A es la desviación estándar de los valores reproductivos (la raíz cuadrada de la varianza aditiva), podemos escribir la ecuación en la forma

$$R = i s_p s_A^2 / s_p^2$$

$$R = i \cdot h \cdot s_A$$

Esta fórmula se usa algunas veces para comparar diferentes métodos de selección.

La intensidad de la selección, *i*, depende únicamente de la proporción de la población incluida en el grupo seleccionado, y puede ser determinado por medio de las tablas de la distribución normal, siempre que la distribución de los valores fenotípicos sea normal.

En resumen, existen dos métodos disponibles para el mejorador para mejorar la tasa de la respuesta a la selección:

- aumentando la heredabilidad (h^2) y
- reduciendo la proporción seleccionada y así aumentando la intensidad de selección (*i*).

La heredabilidad puede aumentarse únicamente al reducir la variación ambiental a través de las técnicas de

cría y manejo. El reducir la proporción seleccionada parece a primera vista ser un medio directo de mejorar la respuesta, pero deben considerarse dos factores limitantes: el tamaño de la población y la endogamia. Esto establece un límite inferior en el número de individuos que se van a usar como progenitores.

9. HEREDABILIDAD

a.- Heredabilidad realizada

La fórmula $R = h^2 \cdot S$ puede ser un medio de estimar la heredabilidad a partir del resultado de la selección que ya se ha llevado a cabo

$$h^2 = R/S$$

Esta fórmula proporciona la descripción empírica más útil de la efectividad de la selección, la cual permite hacer una comparación de experimentos diferentes cuando la intensidad de la selección no es la misma. El término **heredabilidad realizada** será usado para denotar el cociente R/S , independientemente de su validez como medida de la heredabilidad verdadera.

b.- Resultados a largo plazo de la selección.

No puede esperarse que la respuesta a la selección continúe indefinidamente. Tarde o temprano se espera que todos los alelos favorables que segregaban originalmente sean conducidos a la fijación. Conforme se aproximen a ella la varianza genética deberá declinar y la tasa de respuesta debe disminuir, hasta el momento que la respuesta deba cesar cuando la fijación sea total. La población tampoco responderá a la selección en dirección opuesta, y la respuesta posterior a la selección en cualquier dirección dependerá del origen de nueva variación genética debida a mutación.

Cuando ha cesado la respuesta a la selección, se dice que la población se encuentra en el límite de la selección. Usualmente es difícil determinar en qué punto se alcanza este límite, porque se llega a él gradualmente, ya que la respuesta progresivamente es cada vez más lenta.

La respuesta total y particularmente la duración de la respuesta, puede ser estimada, por lo tanto, únicamente en forma aproximada.

Suponemos que alcanzar el límite de selección representa la fijación de todos los alelos favorables. Esto supondría una pérdida de la varianza genética. Si la varianza genética declina conforme se alcanza el límite de selección, esto tiene que manifestarse por una declinación de la varianza fenotípica. Sin embargo, se ha observado, en algunos casos que la varianza fenotípica no declina aún cuando se haya alcanzado el límite de selección; es más incluso puede aumentar durante la selección en ambas direcciones. También se han visto casos en los que la respuesta a la selección continua ha cesado, la población responde en dirección contraria y frecuentemente rápidamente.

Las razones posibles para explicar estos hechos son las siguientes:

1.- La incapacidad de la varianza fenotípica para declinar puede ser debida a un aumento de la varianza no genética en compensación a la reducción esperada de la varianza genética. Con la aproximación a la fijación de los loci involucrados y otros ligados a ellos, aumentará la frecuencia de los homocigotos. Existe la evidencia que los homocigotos son algunas veces más variables por causas ambientales que los heterocigóticos. Esto podrá causar un incremento de la varianza fenotípica por aumento de la varianza ambiental en detrimento de la varianza genética.

2.- Si la población, después que se ha alcanzado el límite de selección, responde en dirección contraria, significa que aún queda algo de varianza genética en la misma.

11. MÉTODOS DE SELECCIÓN

Al considerar la selección, hemos supuesto hasta ahora que los individuos se miden con respecto al carácter que se va a seleccionar y que se escogen los mejores para ser los progenitores de acuerdo con los valores fenotípicos individuales. El valor fenotípico propio de un individuo, no es la única fuente de información sobre su valor reproductivo; se puede obtener una información adicional por medio de los valores fenotípicos de los parientes, particularmente de los hermanos carnales (hermanos completos) o medios hermanos. De hecho, algunos caracteres estos valores representan la única fuente de información, dado que el valor fenotípico total sino es susceptible de ser medido. Por otra parte, la información suministrada por parientes es de gran importancia en la selección de caracteres de baja heredabilidad, ya que en estos casos el fenotipo medio de varios parientes es un criterio más confiable para la selección del individuo más que el fenotipo propio del individuo.

Si se toma en cuenta la estructura familiar de la población, podemos calcular la media familiar, es decir el valor fenotípico medio de cada familia. Para ello, es necesario conocer tres cosas:

- 1.-la clase de familia (hermanos carnales, medios hermanos)
- 2.-el número de individuos por familia y,
- 3.-La correlación fenotípica entre los miembros de la familia con respecto al carácter.

El valor fenotípico de un individuo, P medido como desviación respecto a la media de la población, es la suma de dos componentes:

- la desviación de la media de la familia a la cual pertenece, P_f con respecto a la media de la población y,
- la desviación del valor del individuo con respecto a dicha media familiar P_w (desviación dentro de familias)

$$P = P_f + P_w$$

La selección individual es aquella forma de selección que se basa en los valores individuales. En este caso da iguala ponderación a los dos componentes del valor fenotípico del individuo, P_f y P_w . Se seleccionan individuos de mejor fenotipo. Este es el método más sencillo de trabajar y en muchas circunstancias proporciona la respuesta más rápida. Sólo debe descartarse cuando hay razones suficientes para preferir otro método.

La selección masal es una forma de selección individual en la que los individuos se disponen en conjunto para aparearse en masa, La expresión selección individual se una más específicamente cuando se controlan los apareamientos de los individuos seleccionados.

La selección familiar es aquella en la que se selecciona en base a la media familiar P_f solamente, sin considerar para nada la desviación dentro de familias P_w . Selecciona las familias de mejor fenotipo medio, selecciona los mejores fenotipos de todas las familias.

La selección fraternal es una variante de la selección familiar en la que no se incluye el fenotipo del individuo a seleccionar en la media familiar. Algunos caracteres no pueden ser medidos en los individuos que van a ser usados como progenitores, y la selección puede basarse únicamente en los valores de los parientes. La selección fraternal es una selección familiar en las que los individuos seleccionados no han intervenido en la estimación de su media familiar. Es decir, usaremos la expresión *selección fraternal* cuando los individuos seleccionados no son medidos y *selección familiar* cuando los individuos seleccionados son medidos e incluidos en la media familiar.

La prueba de progenie es la que selecciona al padre cuya descendencia ha tenido el mejor fenotipo medio. Tiene el inconveniente de un alargamiento del intervalo de generación, porque la selección de los progenitores no puede llevarse a cabo hasta que la descendencia ha sido mediad. Se considera un caso especial de selección familiar.

La selección intrafamiliar (dentro de familias) es aquella en la que se seleccionan los individuos cuya diferencia fenotípica con la media de su familia es mayor. Se selecciona en base a P_w . Es útil en aquellos caracteres en los que las varianzas entre familias es muy grande y la varianza dentro de familias es pequeña.

La selección combinada es aquella que tiene en cuenta ambos componentes P_f y P_w pero dándoles diferentes ponderaciones. Selecciona a los individuos en los que el valor formado por la ponderación del fenotipo individual y del fenotipo medio de su familia es mayor.

La selección indirecta selecciona los individuos que tienen mejor fenotipo para un carácter distinto al que se desea mejorar, porque éste resulte difícil de medir con precisión directamente o por cualquier otra razón. Asume que existe un alto grado de correlación entre los dos caracteres.

[Volver](#)