

INTRODUCCIÓN A LA MEJORA GENÉTICA ANIMAL (MATERIAL COMPLEMENTARIO)

Leopoldo Alfonso
ETSIA-UPNA
Mejora Genética y Biotecnología Animal
Curso 2009-2010

Introducción a la Mejora Genética Animal

Tema 1: La genética poblacional

Tema 2: La genética cuantitativa

Tema 3: Selección

Tema 4: Cruzamiento

INTRODUCCIÓN A LA MEJORA GENÉTICA ANIMAL

El objetivo fundamental de la Producción animal es ofrecer al mercado productos animales en condiciones económicamente aceptables para el consumidor y remuneradoras para el productor. Para alcanzar este objetivo, son varios los aspectos que estudia. Básicamente, la alimentación, la reproducción, el manejo, la sanidad y la mejora genética. Todos y cada uno de estos aspectos han evolucionado de forma importante durante el último siglo, conforme las ciencias básicas y fundamentalmente las aplicadas han ido enriqueciéndose. Simultáneamente, el contexto de las actividades pecuarias también ha variado. Ya no sólo interesa producir carne, leche y huevos en cantidad suficiente para abastecer las necesidades alimenticias de las concentraciones humanas nacidas durante la revolución industrial, alejadas de las actividades agrarias. Han aparecido nuevas necesidades ligadas al estado del bienestar alcanzado por los países industrialmente ya desarrollados, en relación a la calidad de esas producciones.

La Mejora genética animal se refiere no tanto al apareamiento, reproducción y crianza de los animales como a la aplicación de los conocimientos genéticos a la mejora de los animales. Es en realidad la aplicación general del conocimiento científico a la mejora de los animales, comprendiendo no sólo el conocimiento genético, sino también las contribuciones de la estadística, la economía, la fisiología y otras disciplinas. Se diferencia así de la Genética animal, centrada en el estudio de los principios de la herencia en los animales.

La práctica de la Mejora genética animal se realiza básicamente a través de dos elementos: los *programas de mejora*, como acción de todo un colectivo organizado en torno a unos objetivos y esquemas que varían entre especies, y la *gestión de la mejora*, como acción individual de cada ganadero que, o bien participa activamente en los programas de mejora, o bien actúa como cliente de ellos.

La estructura de los programas de mejora es compleja. Se deben tener en cuenta aspectos diferenciales de la economía de la producción, la estructura de las explotaciones ganaderas, el nivel asociativo de los ganaderos, las características de los sistemas reproductivos y las particularidades genéticas de las poblaciones que se pretenden mejorar. En un programa de mejora se debe distinguir entre: *política de mejora* que viene determinada por el conjunto de objetivos, medios y restricciones existentes para aumentar el nivel genético de los animales; *esquema de mejora* que se establece definiendo la estructura de la población, los caracteres a mejorar, el flujo de genes de generación a generación y la forma de seleccionar los animales; *plan de mejora* como la cuantificación numérica del esquema planteado; y *operaciones de mejora* que son las actividades que se deben hacer día a día para desarrollar un programa de mejora, básicamente el manejo de la información que se produce, el manejo de la reproducción y la gestión genética.

Idealmente un conocimiento exacto de la naturaleza de la variación genética debería ser la base de un programa de mejora. La mayoría de los caracteres de interés de las especies de interés doméstico se pueden medir de forma objetiva y presentan variación continua. En esos caracteres la varianza debida a los efectos aditivos de los genes puede ser conocida con razonable precisión. No obstante, el conocimiento de la varianza debida a los efectos dominantes y de epistasia es, hoy por hoy, muy impreciso. Por eso, aunque el cruzamiento es ampliamente utilizado en la creación de progreso genético, la mayor parte de los programas de mejora se centran en la mejora del valor genético aditivo de los animales a través de su selección.

La ventaja que presenta la *Selección animal* frente a otras estrategias de mejorar

las producciones animales es que una vez se alcanzan, las mejoras permanecen en la población. No es necesario, por lo tanto, dedicar nuevos recursos cada vez que se desea que la mejora se exprese en una población. Adicionalmente, al ser un proceso lento pero acumulativo, permite asimilar gradual y eficazmente los cambios necesarios en alimentación, manejo,....

No cabe duda de que la *Selección animal* se ha venido practicando durante un largo periodo de tiempo. No obstante, se considera que tal como la entendemos en la actualidad, no adquiere identidad hasta el siglo XVIII, tomando como referencia al ganadero inglés R. Bakewell. A partir de ese siglo se produce un importante avance científico gracias a aportaciones de conocidos personajes como C. Darwin, F. Galton, G. Mendel, J.B.S. Haldane, K. Pearson, R.A. Fisher y S. Wright. Esas y otras aportaciones permitieron a J.L. Lush establecer las bases del estado actual de la selección animal y a C. Henderson, A. Robertson, y otros muchos científicos de nuestro siglo desarrollarla.

Los principios en los que se basa la *Selección animal* los proporciona la *Genética cuantitativa* (entendida en su sentido más laxo), pues ésta se ocupa de la herencia de las diferencias cuantitativas entre los individuos. La herencia de esas diferencias depende de genes cuyo efecto es pequeño en relación a la variación debida a otras causas, por tanto los genes no pueden identificarse simplemente por los efectos fenotípicos de su segregación y los métodos de análisis mendeliano no pueden aplicarse en su estudio. La primera consecuencia de este hecho es que la descendencia deja de tener carácter informativo y la unidad de estudio se debe de extender al conjunto de toda la población. Una segunda consecuencia es que el estudio de las diferencias implica hacer mediciones objetivas en los individuos frente al simple hecho de clasificarlos. Resumiendo, la *Genética cuantitativa* estudia el comportamiento de los genes y los parámetros poblacionales asociados a los caracteres cuantitativos.

El análisis genético de los caracteres cuantitativos tiene reputación de ser conceptualmente complejo dada las importantes bases matemática y estadística necesarias para construir modelos explicativos y contrastar hipótesis. Su introducción puede hacerse extendiendo la genética mendeliana en dos etapas, una primera etapa introduciendo conceptos descriptivos de las poblaciones (habitualmente referida como *Genética de poblaciones*) y una segunda etapa introduciendo conceptos ligados a la herencia de los caracteres cuantitativos (a la que en sentido más estricto se la denomina *Genética cuantitativa*).

La *Selección animal* pretende dar respuesta a la necesidad de escoger como reproductores aquellos animales, de entre todos los disponibles, cuya descendencia presente mejores características. Para tomar esa decisión se debe predecir cual es el valor esperado en la descendencia y por lo tanto forzosamente utilizar modelos de predicción. El uso de modelos de predicción encierra básicamente elementos de genética (modelo genético), de estadística (modelo estadístico), matemáticos (expresión matricial de modelos) y algorítmicos (resolución de modelos), y se refiere en general como metodología de evaluación genética de animales.

La complejidad que pueden alcanzar los métodos de evaluación genética obligan a introducirlos partiendo de una situación sencilla, la selección individual, para posteriormente pasar a la teoría general de los índices de selección y acabar con la metodología Blup (*Best Linear Unbiased Prediction*), que es la que en la actualidad se utiliza en la mayor parte de programas de mejora animal. La diferencia básica entre la metodología Blup y los índices de selección reside en el modelo estadístico subyacente, pero no en el modelo genético. La teoría de los índices de selección utiliza como modelo de predicción un modelo cuyos parámetros presentan variabilidad y sobre los cuales estamos interesados en hacer inferencia estadística. Se basa por lo tanto en modelos

aleatorios, asumiendo que las diferencias entre grupos de observaciones afectadas por distintos factores ambientales son conocidas. Esta asunción es la principal debilidad del modelo aleatorio aplicado a la predicción del valor genético de los animales. No es realista asumir que conocemos las diferencias de origen no genético que se producen entre animales. Esas diferencias se deben a su vez estimar y qué mejor que hacerlo simultáneamente a la predicción del valor genético. Aparece de esta forma la metodología Blup, basada en un modelo mixto que considerando las mismas variables que el modelo aleatorio, incorpora un conjunto de factores ambientales que afectan a las producciones de los animales. En un contexto docente, es útil referirse a ambos procedimientos como *Selección en un modelo aleatorio* y *Selección en un modelo mixto* resaltando así la importancia del modelo estadístico utilizado.

Aunque la *Selección animal* es la base fundamental de los *Programas de mejora*, no se puede ignorar la importancia de los *Cruzamientos*, aprovechando la componente genética no heredable y complementando caracteres que económicamente es interesante se expresen en un mismo animal. Ambas vías de mejora deben utilizarse adecuadamente en los *Esquemas de mejora* de forma que el progreso genético sea máximo y su difusión al conjunto de las poblaciones animales eficiente.

Los *Esquemas de mejora* deben de establecerse teniendo en cuenta las particularidades de los *Sistemas de producción animal*. Una característica que diferencia los esquemas de distintas especies es su prolificidad. Cuanto mayor es la prolificidad de una especie, mayor importancia adquiere la vía hembra en la generación y difusión del progreso genético. Adicionalmente, el uso de la inseminación artificial hace que en aquellas especies de baja prolificidad, la vía macho adquiera una importancia todavía mayor. Básicamente por estas razones se pueden referir dos grandes tipos de esquemas de mejora: esquemas basados en una estructura piramidal de las poblaciones, característicos de especies de alta prolificidad, y esquemas basados en pruebas de descendencia, propios de especies de baja prolificidad.

Desde un punto de vista académico, es por lo tanto recomendable agrupar las *Producciones animales* en *Especies prolíficas*, dentro de las cuales se sitúan fundamentalmente la producción porcina, avícola, cunícola y piscícola, y *Especies poco prolíficas* como la producción bovina, ovina y caprina básicamente. Esta agrupación permite introducir los criterios comunes dentro de cada grupo de especies que se deben considerar al desarrollar un programa de mejora.

Conocer los sistemas de producción de las distintas especies de interés económico es fundamental para realizar la *Gestión genética* de un programa de mejora, pero evidentemente no resulta suficiente. Afortunadamente, durante las dos últimas décadas se han dedicado importantes esfuerzos para disponer de más y mejores herramientas de gestión, basadas en la informatización de los datos de granja y su posterior análisis para el cálculo de índices técnicos que sirvan de soporte a la toma de decisiones. Es un campo en el que se esperan futuras aportaciones como son los sistemas expertos y de ayuda a la decisión, basadas en técnicas de inteligencia artificial y lógicas no estándar.

Si bien la generación de progreso genético es importante, tanto o más es su eficiente difusión. El éxito o fracaso de una explotación ganadera está en buena medida sujeto a la *Gestión genética* que en ella se realice, referida a la adquisición de animales (o semen) selectos y a la reposición de híbridos.

Finalmente señalar que en un mercado de libre empresa, la difusión genética de un programa de mejora debe compatibilizarse con criterios de comercialización que permitan acceder a una determinada cuota de mercado. Para mantener o aumentar su

cuota de mercado las empresas de mejora deben de utilizar todas las herramientas tecnológicamente disponibles. En la actualidad existe todo un conjunto de técnicas que han abierto y siguen abriendo nuevas posibilidades a los actuales métodos de mejora. Dentro de lo que se puede denominar nuevas tecnologías destacan: los métodos de manipulación reproductiva, como son la inseminación artificial y la ovulación múltiple y transferencia de embriones; las aportaciones estadísticas a la evaluación genética de reproductores basadas en el modelo animal; y el desarrollo de la genética molecular, cuyas posibilidades están siendo objeto de un profundo análisis para ver hasta que punto se pueden introducir ventajosamente en los actuales programas de mejora.

Tema 1: La genética poblacional

1.1. Estructura genética de una población: frecuencias génicas y genotípicas, equilibrio Hardy-Weinberg y cambios en las frecuencias génicas.

1.2. Consanguinidad, genealogía y tamaño efectivo de una población: consanguinidad, parentesco, árboles genealógicos, método tabular y tamaño efectivo de una población.

1.1. Estructura genética de una población.

En esta lección vamos a ver:

- cómo predecir genotipos de futuras generaciones,
- cómo describir la variabilidad genética de las poblaciones,
- que causas alteran las características genéticas de una población.

1.1.1.- Frecuencias génicas y genotípicas

La Producción animal no se interesa por las características de un animal en particular, sino por las características de las poblaciones animales. Por población animal se entiende algo más que un simple grupo de animales. Una población animal es un conjunto de animales que comparten unas determinadas características y que tienen capacidad para aparearse entre sí, produciéndose transmisión de genes de una generación a la siguiente.

Uno de los objetivos fundamentales de la mejora genética animal es modificar, o conservar, las características genéticas de las poblaciones animales. Para ello, el análisis mendeliano resulta insuficiente. La herencia de las diferencias entre animales para los principales caracteres económicos depende de genes cuyo efecto es pequeño en relación a la variación debida a otras causas. Los genes no pueden, por lo tanto, identificarse simplemente por los efectos fenotípicos de su segregación y los métodos de análisis mendeliano no pueden aplicarse directamente en su estudio. La primera consecuencia de este hecho es que la descendencia deja de tener carácter informativo y la unidad de estudio se debe de extender al conjunto de toda la población.

Por esas razones, nuestro primer interés va a estar centrado en el estudio de la estructura genética de las poblaciones y la transmisión de genes entre generaciones. Posteriormente nos centraremos en el análisis de las distintas causas que producen cambios genéticos en una población. Ambos aspectos son objeto de estudio de la Genética de Poblaciones.

Antes de pasar a analizarlos en detalle, vamos a ver un ejemplo que nos permita introducir el interés del concepto de población frente a individuo y, de paso, recordar algunos conceptos genéticos de los que haremos frecuente uso.

Supongamos que disponemos de un verraco con un fenotipo¹ en crecimiento medio diario excepcional, de forma que hemos decidido quedarnos un hijo suyo como futuro reproductor.

Supongamos que el genotipo² del crecimiento medio diario estuviese regido por dos genes³. Asumamos que cada gen tiene dos alelos⁴ que muestran dominancia completa⁵. Bajo ese modelo genético sabemos que existen 9 genotipos y 4 fenotipos posibles:

a) genotipos

		Gametos del padre			
		AB	Ab	aB	ab
Gametos de la madre	AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
	Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
	aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
	ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

b) fenotipos

Gametos de la madre		Gametos del padre	
		AB/Ab/aB	ab
AB/Ab/aB	ab	A-B-	A-bb
		aaB-	aabb

Supongamos que el verraco es heterocigoto para ambos genes (genotipo AaBb) teniendo un fenotipo, tal como se ha observado⁶, excepcional.

¹Fenotipo: características observables en un individuo debidas a los efectos genéticos y ambientales que le afectan.

²Genotipo: conjunto de genes que rigen una determinada característica (o que ocupan unos determinados *loci*). Se diferencia de genoma en que este es el conjunto de toda la información genética de un individuo.

³Gen: segmento de ADN portador de información para codificar una determinada proteína. Es la unidad básica hereditaria. Se diferencia de *locus* (plural: *loci*) en que este último se refiere al lugar físico que ocupa un gen en el genoma. Así, un mismo gen puede estar presente en dos especies animales distintas ocupando distinto *locus*. La distinción entre gen y *locus* es importante en el análisis genético a nivel molecular (Genética molecular). Como veremos, cuando el análisis se realiza a nivel fenotípico la distinción pierde importancia, pues no se consideran los genes individualmente sino en conjunto, perdiendo interés su localización en el genoma. En este último caso, en el que nosotros nos vamos básicamente a centrar a lo largo de toda la asignatura, es frecuente utilizar ambos conceptos indistintamente.

⁴Alelo: es una de las distintas formas que puede adoptar un gen. Las diferencias entre alelos vienen determinadas por su estructura molecular. Cuando sólo existen dos alelos se habla de gen dialélico; es la situación más sencilla. Cuando son varias las formas existentes, se habla de gen multialélico.

⁵Se dice que existe aditividad cuando la parte del fenotipo debida a la componente genética corresponde a la suma de los efectos de los alelos que determinan el genotipo. Cuando esa parte fenotípica no corresponde, para los animales heterocigotos, a la suma de los efectos de ambos alelos se dice que existe dominancia. En esa situación, si sólo uno de los dos alelos se expresa se habla de dominancia completa.

⁶Estamos considerando una situación muy simple, asumiendo que existe relación directa entre genotipo y fenotipo. La realidad, evidentemente, no es tan sencilla. En ocasiones un mismo genotipo corresponde a distintos fenotipos (se dice que existe penetrancia

Este verraco producirá 4 tipos de gametos: AB, aB, Ab o ab. La elección de los alelos que contiene un gameto es un proceso al azar, por lo tanto no podemos predecir con seguridad el crecimiento medio diario que tendrá el hijo que vamos a comprar. Tenemos un 25% de posibilidades de que el hijo que nos vayamos quedar haya recibido el gameto ab del padre, habiendo perdido por lo tanto los alelos favorables de los que era portador.

Si en vez de haber escogido un solo individuo nos hubiéramos quedado un grupo de cuatro hijos, la probabilidad de haber perdido esos alelos favorables hubiese sido despreciable ($0.25^4 \approx 0.4\%$).

Por otra parte, el genotipo de los hijos de este verraco depende de los genotipos de las cerdas con que se aparee ¿cómo podemos entonces predecir el genotipo de los descendientes? Conocer las frecuencias génicas nos permitirá hacer este tipo de predicciones.

En el caso más sencillo de herencia, un gen con dos alelos, podemos describir las características genéticas de un individuo simplemente describiendo los alelos de los que es portador. De la misma forma, las características genéticas de una población se pueden describir a través de las frecuencias génicas y genotípicas.

La **frecuencia génica** es la frecuencia relativa con la que un alelo ocupa un determinado locus. En realidad se debería hablar de frecuencia alélica pero la vamos a referir como génica dado que así se hace en la mayor parte de textos.

La **frecuencia genotípica** es la frecuencia relativa de un genotipo en una población.

Cuando las frecuencias genotípicas de una población se conocen, se pueden deducir fácilmente sus frecuencias génicas. Así, podemos ver el siguiente ejemplo:

El color de la capa de la piel en vacas Shorthorn está regido por un gen con dos alelos R (coloración rojiza) y r (coloración blanca), con comportamiento aditivo. En una población de 100 animales encontramos que 45 tiene la capa rojiza, 5 blanca y 50 coloración intermedia. Las frecuencias genotípicas son por lo tanto 45, 5 y 50% respectivamente para los genotipos RR, rr y Rr.

Podemos derivar las frecuencias génicas según:

		RR	Rr	rr	Total
Número animales		45	50	5	100
Número de alelos	R	90	50	0	140
	r	0	50	10	60

incompleta). Además, no se puede olvidar que existe toda una serie de factores ambientales que enmascaran la relación existente entre fenotipo y genotipo. Este último aspecto es determinante en Mejora genética animal.

La frecuencia del alelo R es $140/200 = 0.7$

La frecuencia del alelo r es $60/200 = 0.3$

Normalmente se usan las letras p y q para referirse a las frecuencias génicas en un caso dialélico (así tenemos $p=0.7$, $q=0.3$). Evidentemente siempre se cumple que $p + q = 1$.

Si las frecuencias génicas se pueden derivar a partir de las genotípicas, cabe esperar que el proceso inverso, predecir las genotípicas a partir de las génicas, también sea posible. Si así fuese, nos permitiría predecir los genotipos de generaciones futuras, conociendo así las características de las futuras poblaciones animales. Ese es el principal interés práctico de conocer las frecuencias génicas de una población: predecir las frecuencias genotípicas de sus descendientes.

Tomemos como ejemplo el gen del Halotano. El gen del Halotano es un gen dialélico (H/h) que produce una predisposición al estrés en porcino (conocida como 'síndrome del estrés porcino', SSP), que supone una mayor tasa de mortalidad y una mayor frecuencia de canales PSE ('pálidas, blandas y exudativas'), canales de menor valor de comercialización. (El nombre del gen procede del anestésico que se utilizaba para determinar la susceptibilidad de presentar el SSP). El alelo responsable de esas desfavorables características (h) es recesivo, de modo que sólo los animales hh las presentan.

Supongamos que estamos interesados en comprar una partida de 100 reproductores porcinos (machos y hembras) y tenemos dos opciones: comprar animales de una población A con una frecuencia génica del alelo hal de 0.2, o de otra población B con frecuencia 0.1 pero a un mayor precio. Dado que conocemos las frecuencias génicas podemos predecir el número de animales de cada genotipo en nuestra explotación. Vamos a asumir para ello que los apareamientos se hagan independientemente al genotipo de los animales (apareamientos al azar):

		Frecuencia gametos de la madre					
		Población A			Población B		
		H	h	H	h	H	h
Frecuencia gametos del padre		0.8	0.2	0.9	0.1	0.81	0.09
H		0.64	0.16	0.81	0.09	0.81	0.09
h		0.16	0.04	0.09	0.01	0.09	0.01

Si compramos los reproductores de la población A un 4% de nuestros animales presentarán características desfavorables, y si lo hacemos de la B sólo un 1%. Ahora, haciendo el balance económico de esas incidencias y los distintos precios de compra, podemos tomar la decisión adecuada de cual es la población a la que deberíamos comprar.

No obstante, existen situaciones en las que no es evidente derivar las frecuencias génicas de una población. El ejemplo siguiente es una de esas situaciones:

El carácter mocho (ausencia de cuernos) en vacuno está regido por un gen con dos alelos M (sin cuernos) y m (con cuernos), siendo el alelo M dominante sobre el m.

En una población de 100 animales se ha observado que 8 tienen cuernos y 92 no. No obstante, no sabemos cuantas de las 92 vacas sin cuernos son homocigotas (MM) o heterocigotas (Mm).

En este caso, un gen con comportamiento dominante, no podemos derivar directamente las frecuencias génicas. En el ejemplo anterior, por lo tanto, tampoco habiéramos podido derivar las frecuencias génicas del gen del Halotano observando los genotipos.

Interesa por lo tanto disponer de un modelo general que relacione frecuencias génicas y genotípicas. Ese modelo viene dado por la ley (o principio) de Hardy-Weinberg.

Antes de presentarla, debemos señalar otro importante interés de conocer las frecuencias génicas y genotípicas de una población: conocer su variabilidad genética. La medida más sencilla de la variabilidad genética de una población es el grado de heterocigosidad. La heterocigosidad de una población para un determinado locus, es la probabilidad de que un individuo tomado al azar de esa población sea heterocigoto para ese locus. Es decir, es la frecuencia genotípica del genotipo portador de ambos alelos (heterocigoto). Si todos los animales fuesen homocigotos para un determinado alelo, no existiría segregación mendeliana. No existiría, por lo tanto, variabilidad genética en la descendencia, pues todos los descendientes tendrían el mismo genotipo.

1.1.2.- Equilibrio Hardy-Weinberg

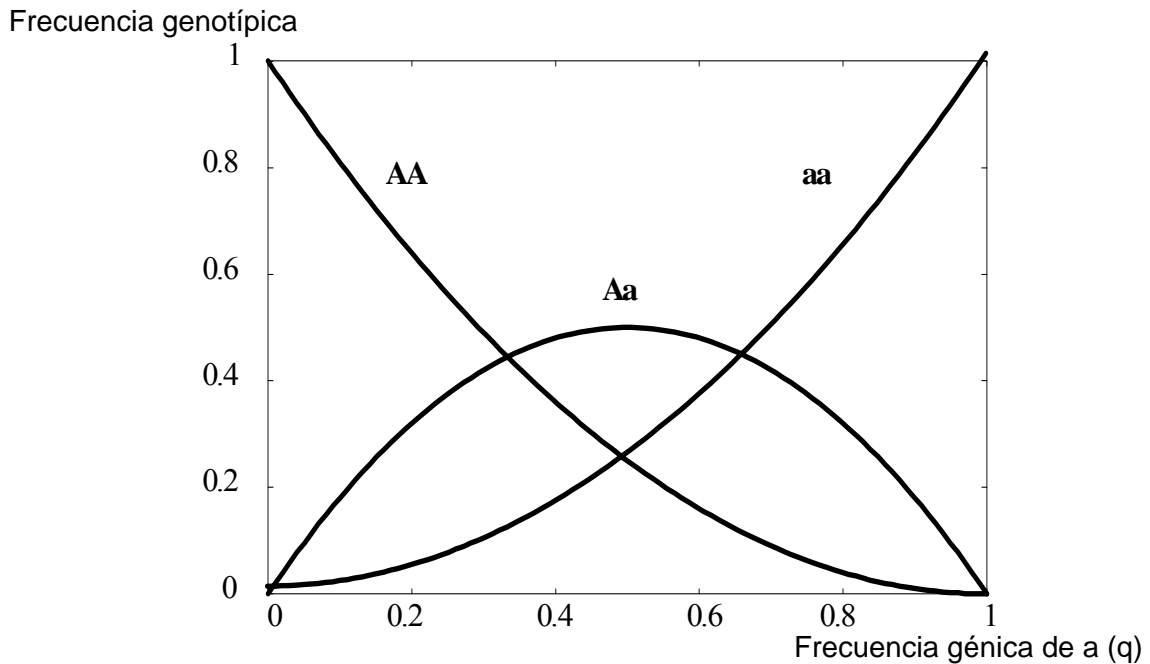
La ley de Hardy-Weinberg dice que si en una población las frecuencias génicas de dos alelos son p y q, las frecuencias genotípicas de los hijos serán p², 2pq y q², según:

	Genes en los padres		Genotipos en los hijos		
	A	a	AA	Aa	aa
Frecuencias	p	q	p ²	2pq	q ²

Es decir, la relación entre frecuencias génicas y genotípicas de una población viene dada por la expresión:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

cuya representación gráfica es:



En la figura se puede ver que en una población en la que las frecuencias génicas sean intermedias, el genotipo más frecuente es el de los animales heterocigotos. Es decir, cuando las frecuencias génicas son intermedias se da el mayor grado de heterocigosidad, existe gran variabilidad genética. Por contra, a medida que las frecuencias se hacen más extremas se pierde heterocigosidad, llegando al extremo lógico de no existir variabilidad genética cuando uno de los dos alelos está fijado en la población.

Si calculamos las frecuencias génicas en los hijos podemos ver que implícitamente la ley de Hardy-Weinberg dice que las frecuencias génicas de una población permanecen constantes, dado que:

	AA	Aa	aa	
Frecuencia genotípicas en los hijos	p^2	$2pq$	q^2	
Frecuencias génicas en los hijos	A $2p^2$	$2pq$	0	$(2p^2+2pq)/2=p(p+q)=p$
	a 0	$2pq$	$2q^2$	$(2pq+2q^2)/2=q(p+q)=q$

↑
Iguales a las frecuencias génicas en los padres

Dado que las frecuencias génicas permanecen constantes cuando en una población se cumple la ley Hardy-Weinberg, se dice que la población está en equilibrio Hardy-Weinberg.

El equilibrio de las frecuencias génicas es una de las principales implicaciones de la ley Hardy-Weinberg (de ahora en adelante la referiremos como ley H-W), entre otras razones porque implica conservación de la variabilidad genética existente en una población. Así, si una población tiene frecuencias 0.6 y 0.4, la ley H-W nos dice que su heterocigosidad será siempre del 48%.

No obstante, la ley H-W no siempre se cumple. Para que se cumpla se deben cumplir una serie de asunciones. Sólo si esas asunciones se cumplen se puede afirmar que una población estará en equilibrio H-W.

Las asunciones del equilibrio H-W (referidas a una población en general, no necesariamente animal) son las siguientes:

1 - Que los organismos sean diploides. Esta asunción se cumple en las poblaciones animales pero sólo cuando nos referimos a genes autosómicos. Para los genes ligados al sexo, un único alelo es el responsable del genotipo de los animales, luego como más adelante veremos no se cumplirá la ley H-W.

2 - Que la reproducción sea sexual.

3 - Que no exista solapamiento entre generaciones. Si las generaciones se solapan, es decir se aparean animales de una generación con los de la siguiente u otras generaciones, las frecuencias génicas y genotípicas son una mezcla de las frecuencias en distintas generaciones, que depende del grado de solapamiento que ocurra.

4 - Que los apareamientos sean al azar. A las poblaciones en las que los apareamientos son al azar se las denomina a veces poblaciones panmíticas o en panmixia. Como más adelante se verá es la asunción de cuyo incumplimiento depende más la ley H-W.

5 - Que el tamaño de la población sea grande. En realidad la asunción debería ser que el tamaño de la población sea infinito. En caso contrario, simplemente por azar es posible que las frecuencias génicas fluctúen. No obstante, en la práctica, esas fluctuaciones son despreciables para poblaciones de 500 o más individuos.

6 - Que no exista migración, selección, ni mutación. Si a una población inmigran animales de otra población con frecuencias génicas distintas, se seleccionan determinados genotipos de forma que no todos los animales tienen la misma capacidad de dejar hijos, o se producen mutaciones consistentes en cambios en las formas alélicas del gen, las frecuencias génicas, como veremos, se ven alteradas.

En definitiva, podemos enunciar la ley de H-W referida a una población animal y a un locus autosómico con dos alelos como:

' En una población de tamaño infinito (o muy grande), con apareamientos al azar, generaciones discretas y ausencia de selección, migración y mutación, las frecuencias génicas y genotípicas permanecen constantes generación tras generación, existiendo una relación sencilla entre ambas: si p y q son las frecuencias de los alelos A y a , p^2 , $2pq$ y q^2 son las frecuencias de los genotipos AA , Aa y aa '

Empleando lenguaje estadístico (que más adelante retomaremos) podríamos formularla de la siguiente forma: *'Las frecuencias genotípicas de una población animal de tamaño infinito son una función binomial de las frecuencias génicas tras una generación discreta de apareamientos al azar, en ausencia de selección, migración y mutación'*.

Una consecuencia importante de la ley H-W es que cualquier población que esté en desequilibrio, alcanzará el equilibrio tras una única generación en la que se cumplan las hipótesis establecidas.

Deducción de la ley de Hardy-Weinberg

Vamos a probar la ley H-W tal como la hemos enunciado. Tomemos, considerando un gen con dos alelos, una población de animales (diploides y con apareamiento sexual) con generaciones discretas y las siguientes frecuencias:

	Genes		Genotipos		
	A	a	AA	Aa	aa
Frecuencias	p	q	P	H	Q

Supongamos que todos los animales tienen la misma probabilidad de producir gametos (es decir no exista selección) y no exista migración ni mutación. De acuerdo a la segregación mendeliana, los individuos heterocigotos producirán igual número de gametos con uno u otro alelo. En este caso la frecuencia de todos los gametos producidos es igual a la frecuencia génica:

		AA	Aa	aa	
Frecuencia genotípicas		P	H	Q	
Frecuencias génicas	A (p)	2P	H	0	$(2P + H) / 2 = P + \frac{1}{2}H$
	a (q)	0	H	2Q	$(H + 2Q) / 2 = \frac{1}{2}H + Q$

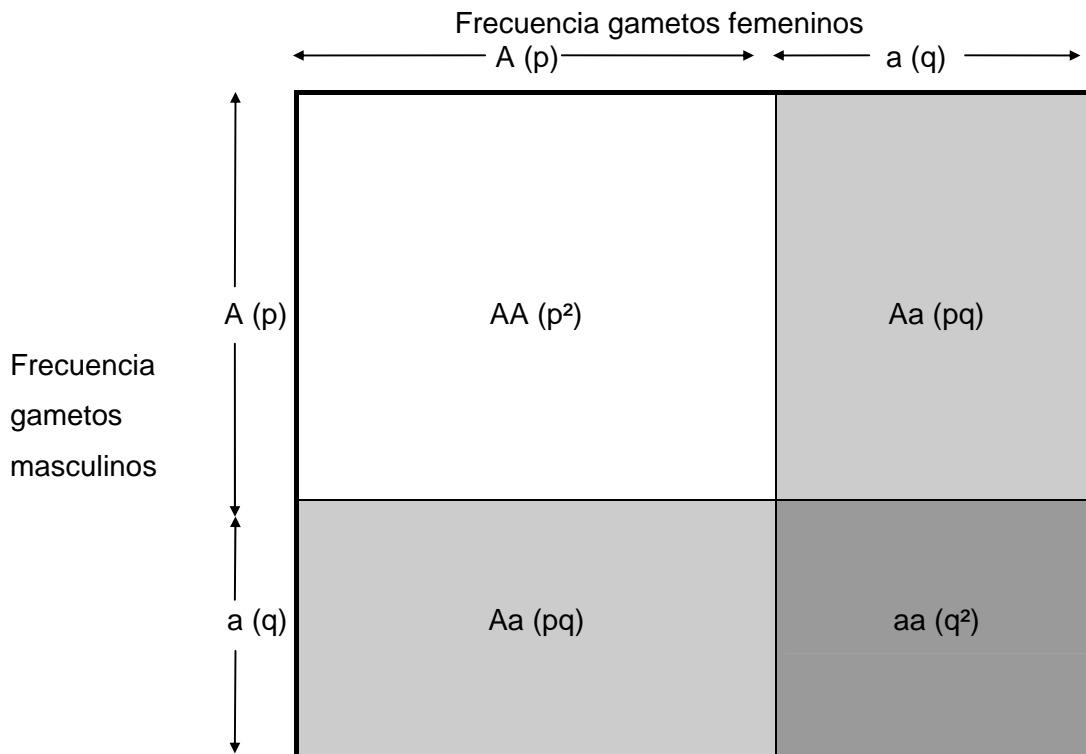
Es decir:

$$p = P + \frac{1}{2}H$$

$$q = \frac{1}{2}H + Q$$

De todos los gametos producidos sólo unos cuantos producirán los animales de la siguiente generación. Si los apareamientos son al azar las frecuencias de los gametos que formarán la siguiente generación serán las mismas que las frecuencias gaméticas totales, y por lo tanto que las frecuencias génicas. Para ello el tamaño de población debe ser infinito, pues sino estamos sujetos a un error de muestreo al tomar un subconjunto de gametos, el que produce hijos, del conjunto de todos los disponibles.

Podemos representar gráficamente el conjunto de genotipos que se producirán por un cuadrado cuyos ejes horizontal y vertical representen la frecuencia de los gametos femeninos y masculinos:



El área total del cuadrado es la suma de las frecuencias de todos los genotipos posibles. Cada subárea corresponde a los distintos genotipos posibles, combinación de los distintos gametos.

Así, p^2 es la frecuencia del genotipo AA, $2pq$ del genotipo Aa y q^2 del genotipo aa, cumpliéndose:

$$p^2 + 2pq + q^2 = (p + q)^2 = (p + q) = 1$$

A la misma expresión llegamos si más rigurosamente calculamos la frecuencia de cada genotipo en los hijos.

Apareamiento			Frecuencia en los hijos					
			Por apareamiento			Total		
Genot. madre	Genot. padre	Frec.	AA	Aa	aa	AA	Aa	aa
AA	AA	P^2	1	0	0	P^2	0	0
AA	Aa	PH	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}PH$	$\frac{1}{2}PH$	0
AA	aa	PQ	0	1	0	0	PQ	0
Aa	AA	HP	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}HP$	$\frac{1}{2}HP$	0
Aa	Aa	H^2	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}H^2$	$\frac{1}{2}H^2$	$\frac{1}{4}H^2$
Aa	aa	HQ	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}HQ$	$\frac{1}{2}HQ$
aa	AA	QP	0	1	0	0	QP	0
aa	Aa	QH	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}QH$	$\frac{1}{2}QH$
aa	aa	Q^2	0	0	1	0	0	Q^2
			Total			$(P + \frac{1}{2}H)^2$	$2(P + \frac{1}{2}H)(\frac{1}{2}H + Q)$	$(\frac{1}{2}H + Q)^2$

como: $p = P + \frac{1}{2}H$; $q = \frac{1}{2}H + Q$

Total	p^2	$2pq$	q^2
-------	-------	-------	-------

Una tercera, y última, deducción, podemos hacerla desde una perspectiva estadística, aclarando el segundo enunciado que hacíamos de la ley H-W.

Cuando existen dos alternativas con probabilidad p y $q=(1-p)$, la función binomial permite calcular la probabilidad de que en n sucesos se produzcan x del primer tipo y $(n-x)$ del segundo. Esa probabilidad viene dada por la siguiente expresión:

$$P(x, n-x) = \binom{n}{x} p^x (1-p)^{n-x} = \frac{n!}{x!(n-x)!} p^x (1-p)^{n-x}$$

Si la probabilidad que tiene un gameto de ser A es p y de ser a $(1-p)$, la probabilidad de que un gameto sea A y el otro también A, es decir la probabilidad de ser AA (2 sucesos A y 0 sucesos a de un total de 2 sucesos), será:

$$P(AA) = P(2,0) = \binom{2}{2} p^2 (1-p)^0 = \frac{2!}{2!0!} p^2 (1-p)^0 = p^2$$

Análogamente podemos calcular la probabilidad del resto de genotipos:

$$P(Aa) = P(1,1) = \binom{2}{1} p^1 (1-p)^1 = \frac{2!}{1!1!} p^1 (1-p)^1 = 2p(1-p) = 2pq$$

$$P(aa) = P(0,2) = \binom{2}{0} p^0 (1-p)^2 = \frac{2!}{0!2!} p^0 (1-p)^2 = (1-p)^2 = q^2$$

En base a estos resultados podemos afirmar que en una población, en la que se cumplen las condiciones de H-W, las frecuencias genotípicas son una función binomial de las frecuencias génicas.

Comprobación del equilibrio Hardy-Weinberg en una población

Comprobar si en una población se cumple la ley H-W permite conocer si se cumplen todos los supuestos de equilibrio. Retomando el ejemplo de la coloración en Shorthorn, decíamos haber observado los siguientes genotipos:

	RR	Rr	rr	Total
Número animales	45	50	5	100

resultando los siguientes valores de frecuencias génicas:

$$\begin{aligned} \text{alelo R} &: 140/200 = 0.7 \\ \text{alelo r} &: 60/200 = 0.3 \end{aligned}$$

¿Podemos afirmar que esa población está en equilibrio Hardy-Weinberg?

Según las frecuencias génicas calculadas, las frecuencias genotípicas debieran ser (si la población estuviese en equilibrio):

$$\begin{aligned} RR &: (0.7)^2 = 0.49 \\ Rr &: 2 (0.7) (0.3) = 0.42 \\ rr &: (0.3)^2 = 0.09 \end{aligned}$$

Luego el número de animales que esperábamos observar era:

	RR	Rr	rr	Total
Número animales	49	42	9	100

¿Nos permiten afirmar las diferencias observadas si la población está o no en equilibrio? Es posible que la población esté en equilibrio, pero las discrepancias se deban simplemente al azar dado que la población no es de tamaño infinito y, como dijimos, se produce un error de muestreo.

Ese error de muestreo lo podemos calcular de la siguiente forma:

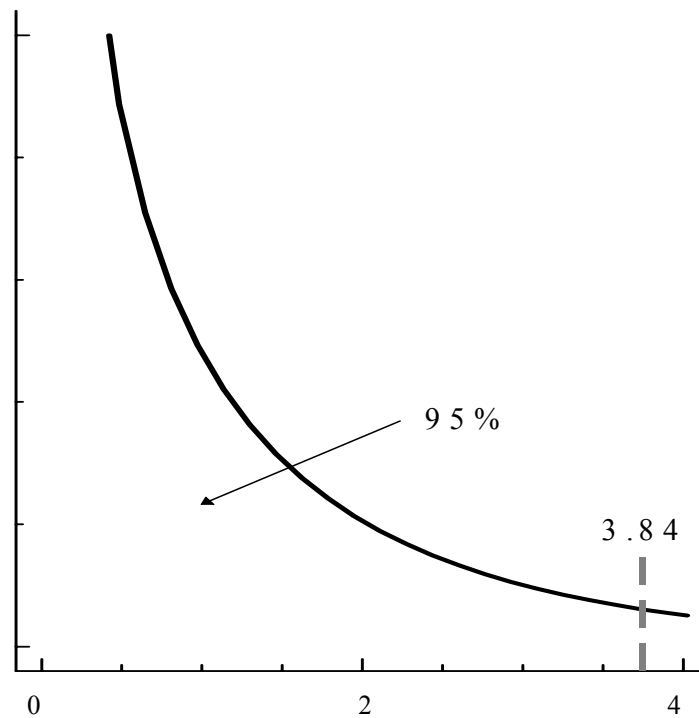
1) podemos calcular la diferencia entre los valores observados y esperados, y expresarla respecto al valor esperado: $(O-E)/E$. De esta forma podemos sumar las desviaciones que se han producido para cada genotipo y tener así una medida global de la desviación observada.

2) al hacer esa suma deberíamos considerar los valores absolutos, o los cuadrados de las desviaciones, pues lo que en realidad nos interesa es saber si existe o no desviación, y en caso contrario la desviación de un genotipo podría enmascarar la de otro. Calcularemos por lo tanto la desviación total como:

$$\begin{aligned} & (O_{AA}-E_{AA})^2/E_{AA} + (O_{Aa}-E_{Aa})^2/E_{Aa} + (O_{aa}-E_{aa})^2/E_{aa} = \\ & = (O_{AA}-p^2N)^2/p^2N + (O_{Aa}-2pqN)^2/2pqN + (O_{aa}-q^2N)^2/q^2N \end{aligned}$$

3) para probar si es posible que esa desviación se deba al azar, podemos ver que pasaría si en una población en equilibrio, es decir en la que $O-E = 0$, tomásemos varias veces muestras de tamaño 100 (el de nuestra población) y calculásemos de igual forma las desviaciones que se produjeran. Si lo hiciéramos muchas veces obtendríamos la siguiente figura:

Probabilidad



Suma de las desviaciones

Es decir, por azar encontraríamos en un 5% de los casos desviaciones globales mayores de 3.84. Podemos tomar por lo tanto este valor como referencia del efecto del azar, asumiendo que sólo en un 5% de los casos lleguemos a una conclusión errónea.

4) en nuestra población la diferencia era de:

$$\text{Desviación} = (45-49)^2/49 + (50-42)^2/42 + (5-9)^2/9 = 3.63$$

Si afirmamos, por lo tanto, que nuestra población está en equilibrio Hardy-Weinberg, tenemos un 95% de probabilidad de estar en lo cierto.

Lo que hemos hecho se conoce estadísticamente como Prueba Chi-cuadrado (χ^2). Haciendo uso del aparato estadístico clásico hubiéramos dicho que la desviación que calculábamos se distribuye como una χ^2 con 1 grado de libertad (pues tenemos tres clases, a partir de las cuales calculamos dos parámetros N y p, perdiendo por lo tanto dos grados de libertad), cuya distribución es bajo la hipótesis de que no exista equilibrio (H0: hipótesis nula) la de la figura. Como el valor calculado es menor del valor de esa distribución para un error de Tipo I del 5%, no rechazamos la hipótesis nula, es decir concluimos que la población está en equilibrio Hardy-Weinberg.

Genes ligados al sexo

Para los genes ligados al sexo, es decir aquellos que ocupan *loci* del cromosoma X que no están presentes en el cromosoma Y, se incumple la primera asunción de la ley H-W, pues sólo las hembras (en los mamíferos, los machos en aves) son diploides. Por lo tanto, en general, las poblaciones animales no estarán en equilibrio H-W para genes no autosómicos. Las frecuencias génicas y genotípicas son:

Frecuencia gametos del padre		Frecuencia gametos de la madre		
		(X) A (p_1)	(X) a (q_1)	
(X) A ($p_2/2$)		AA ($p_1p_2/2$)	aA ($q_1p_2/2$)	Hembras
(X) a ($q_2/2$)		Aa ($p_1q_2/2$)	aa ($q_1q_2/2$)	"
(Y) - ($1/2$)		A- ($p_1/2$)	a- ($q_1/2$)	Machos

Tenemos, por lo tanto:

1 - las frecuencias génicas en los machos es siempre la frecuencia génica en sus madres (se deduce directamente de la tabla)

2 - la frecuencia génica en las hembras es la frecuencia media en padres y madres, dado que:

$$\text{Frec. A} : p_1p_2 + p_1(1-p_2)/2 + p_2(1-p_1)/2 = (1/2)(p_1 + p_2) \quad [1]$$

$$\text{Frec. a} : q_1q_2 + q_1(1-q_2)/2 + q_2(1-q_1)/2 = (1/2)(q_1 + q_2) \quad [2]$$

Si calculamos la diferencia de las frecuencias génicas entre ambos sexos, es los hijos, obtenemos:

$$p_1 - p_2 = (1/2)(p_1 + p_2) - p_1 = - (1/2)(p_1 - p_2)$$

Es decir que la diferencia de frecuencias entre sexos se reduce a la mitad en cada generación. De modo que, así como para los genes autosómicos el equilibrio se alcanza en una sola generación de apareamientos al azar, para los genes ligados al sexo, aunque teóricamente nunca se puede alcanzar, se va aproximando a lo largo de las generaciones tal como se recoge en la figura (para el caso de frecuencias iniciales de 0.8 y 0.2 en hembras y machos respectivamente):



Para que una población esté en equilibrio para un gen ligado al sexo se debe cumplir por lo tanto que las frecuencias génicas sean las mismas en machos que en hembras ($p_1=p_2=p$). En esa situación, es inmediato ver que en los machos las frecuencias génicas son p y q , y en las hembras las podemos calcular a partir de las expresiones anteriores [1] y [2]:

$$A : p^2 + p(1-p)/2 + (1-p)p/2 = p$$
$$a : q^2 + q(1-q)/2 + (1-q)q/2 = q$$

Extensión de la Ley de Hardy-Weinberg a varios alelos y loci

Hemos planteado la ley H-W para el caso de un *locus* con dos alelos. Con análogos planteamientos la podríamos extender al caso de un *locus* con más de dos alelos y al caso de varios *loci*.

La extensión a un *locus* con más de un alelo es sencilla. Así, por ejemplo, para el caso de tres alelos (con frecuencias p , q y r) tenemos:

$$p^2 + q^2 + r^2 + 2pq + 2pr + 2qr = 1$$

La consecuencia más interesante a destacar es que a medida que aumenta el número de alelos, aumenta el grado de heterocigosidad.

No es tan sencilla la extensión al caso de más de un *locus*. En ese caso, lo que sucede en un *locus* será o no independiente de lo que suceda en el otro en función de si ambos *locus* están en el mismo o en distintos cromosomas. En el caso de estar en el mismo cromosoma, distintos *loci* segregarán independientemente en función de lo muy lejos o muy cerca que se encuentren. Es decir dependiendo del ligamiento existente entre ellos, que suele expresarse en términos de distancia o de grado de recombinación. Si no existe ligamiento todos los gametos posibles tienen la misma probabilidad de ocurrencia y se dice que la población está en equilibrio de ligamiento. En caso contrario, cuando existe desequilibrio de ligamiento, las poblaciones tienden a alcanzar el equilibrio generación tras generación, dependiendo del valor del coeficiente de recombinación.

1.1.3.- Cambios en las frecuencias génicas

Se ha visto como en una población grande con apareamientos aleatorios las frecuencias génicas y genotípicas no varían si no existen procesos que expresamente tiendan a modificarlas. Es habitual distinguir dos tipos procesos, o fuerzas, modificadores de las características genéticas de un población:

- procesos sistemáticos, que producen cambios predecibles tanto en su dirección como en su magnitud. Hay tres procesos sistemáticos que bien aislada o conjuntamente tienden a variar las frecuencias génicas hacia la fijación o extinción de alelos o a situaciones de equilibrio en las que persisten simultáneamente varios alelos. Estos procesos son la migración, la mutación y la selección.

- procesos dispersivos, que producen cambios predecibles en magnitud pero no en dirección. Son producto de los efectos de muestreo en poblaciones pequeñas.

Procesos sistemáticos

Vamos primero a analizar cada uno de los tres procesos sistemáticos descritos de forma independiente para luego ver como interactúan entre ellos.

Migración

El efecto de la migración de animales reproductores desde o hacia una población es bastante sencillo. Supongamos una población con una proporción de m individuos nuevos inmigrantes cada generación (habiendo por lo tanto una proporción de $1-m$ individuos de la población original). Si la frecuencia de un determinado gen es q_m en la población de inmigrantes y q_0 en la de nativos, la frecuencia en la población resultante tras la inmigración será:

$$q_1 = m q_m + (1 - m)q_0 = m (q_m - q_0) + q_0$$

de modo que el cambio en la frecuencia del gen será:

$$\Delta q = q_1 - q_0 = m (q_m - q_0)$$

El cambio de la frecuencia génica depende por lo tanto del porcentaje de animales inmigrantes y de la diferencia entre las frecuencias génicas de las poblaciones que se mezclan.

Esta ecuación es sólo válida cuando la población de animales inmigrantes es una muestra aleatoria, es decir que la frecuencia génica de la población de animales que inmigran sea la misma que la frecuencia génica de la población que procede. Ello no siempre suele cumplirse. En determinadas ocasiones los animales inmigrantes son seleccionados de modo que es posible que sus frecuencias génicas sean distintas a las de la población de la que proceden y además, también es posible que la frecuencia génica sea distinta en los machos y en las hembras que inmigran. Llamemos q_s a la frecuencia del gen en los s machos y q_f a la frecuencia del gen en las f hembras que se introducen en una población con frecuencia q_0 . Tendremos:

$$\begin{aligned} q_1 &= (1/2) [s q_s + (1-s) q_0] + [f q_f + (1-f) q_0] = \\ &= q_0 + (1/2) [s (q_s - q_0) + f (q_f - q_0)] \end{aligned}$$

Un caso particular de migración, especialmente habitual en poblaciones animales, es la introducción de animales de un solo sexo, concretamente machos (p.ej. a través de la inseminación artificial), en una población de hembras. En ese caso la ecuación anterior se reduce a:

$$q_1 = (s/2) (q_s - q_0) + q_0$$

Mutación

El efecto de la mutación sobre las propiedades genéticas de una población difiere según sea una mutación única o recurrente. En el primer caso no se producen

cambios permanentes, pero si en el segundo.

Mutación única

Este tipo de mutaciones tiene muy poca importancia pues un único alelo mutante tiene muy baja probabilidad de persistir en una población de tamaño grande. La mutación se producirá en un gameto de la población de modo que dará lugar a un individuo heterocigoto. Supongamos que un alelo a muta en un determinado gameto a la forma alélica A . La probabilidad de que se pierda el alelo A en la generación siguiente es $1/2$. Si persiste en la población puede estar representado en una o más copias, pero cada una de ellas tiene a su vez una probabilidad $1/2$ de sobrevivir, de modo que la probabilidad de permanecer en la población se diluye generación tras generación. Sólo en poblaciones pequeñas se puede esperar ocasionalmente que una mutación puntual permanezca indefinidamente en ella, produciendo así cambios en las frecuencias génicas.

Mutación recurrente

Este tipo de mutaciones lo podemos atribuir a algún agente causal permanente en la población de modo que actúa repetidas veces haciendo que la frecuencia del alelo mutante sea lo suficientemente alta como para permanecer en la población, variando así sus frecuencias génicas.

Podemos pensar en mutaciones recurrentes de un gen a que muta a la forma alélica A con una frecuencia u por generación, pero siendo imposible que se produzca la mutación inversa (el paso de la forma A a la forma a). En este caso se habla de *mutaciones recurrentes irreversibles*. Tendríamos que si la frecuencia del gen a en la población era p_0 , en la generación siguiente la frecuencia del nuevo alelo mutante sería up_0 y la de a (el cambio es $\Delta p = -up_0$):

$$p_1 = (p_0 - up_0) = p_0(1 - u)$$

Análogamente, en la segunda generación la frecuencia de a será:

$$p_2 = (p_1 - up_1) = p_1(1 - u) = p_0(1 - u)^2$$

Y tras n generaciones tendremos :

$$p_n = p_0(1 - u)^n$$

Se puede ver que cuando se produce este tipo de mutaciones no es posible alcanzar el equilibrio hasta que no acabe desapareciendo la forma alélica original.

Otro tipo de mutaciones recurrentes es aquel en el que las mutaciones se pueden dar en ambos sentidos. Se habla de *mutaciones recurrentes reversibles*. Pensemos en la mutación inversa del caso anterior: el paso de la forma alélica A a la forma a , con una frecuencia v por generación. Si la frecuencia del gen A en la población era q_0 , en la generación siguiente la frecuencia del alelo a mutante será vq_0 y la de A ($q_0 - vq_0$). Haciendo balance podemos ver que, por ejemplo, el cambio por generación en la frecuencia génica del alelo A es:

$$\Delta q = vq_0 - q_0$$

En contra de lo que sucedía en la mutación irreversible, se puede ver que ahora si se alcanzará el equilibrio ($\Delta q = 0$) :

$$\Delta q = 0 \Rightarrow up = vq$$

es decir que cuando se cumpla $q = u / (u + v)$ se habrá alcanzado el equilibrio.

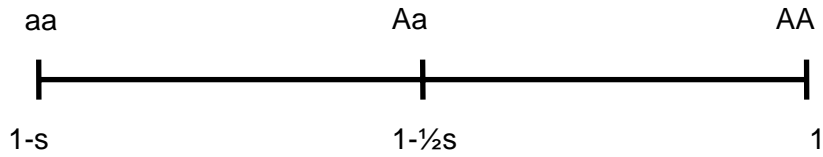
Como conclusión podemos indicar que para que las mutaciones pudiesen producir cambios importantes en las frecuencias génicas, las tasas de mutación deberían ser altas (por ejemplo en el caso de mutación recurrente, para que en una generación disminuyese la frecuencia génica del alelo original en 0.1 puntos la tasa de mutación debiera ser del 10% ($-0.1 = -u p_0 = -u$). Deberían mutar el 10% de los gametos producidos. Sin embargo, las tasas de mutación que se han observado son muy bajas (entre 10^{-5} y 10^{-6} por generación para la mayor parte de organismos) de modo que sólo cabe esperar cambios lentos de las frecuencias génicas debidos únicamente a la mutación. La mutación por si sola no permite por tanto explicar los cambios en las frecuencias génicas observados en poblaciones naturales, cambios mayores a los esperables por mutación. Esos cambios deben atribuirse al efecto de la selección.

Selección

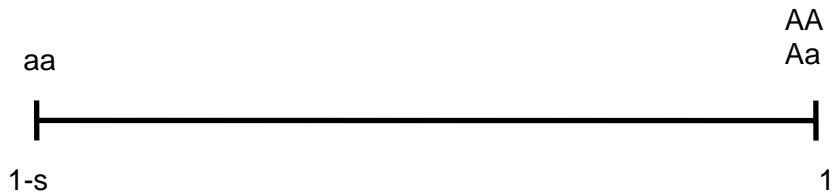
La selección es la fuerza modificadora de las frecuencias génicas más importante de las tres señaladas. Al hablar de selección podemos diferenciar entre *selección natural* y *selección artificial*. Se entiende por *selección natural* la influencia del ambiente sobre la probabilidad que un determinado fenotipo sobreviva y se reproduzca. Recordemos que fenotipo es el conjunto de características observables en un individuo debidas tanto a los efectos genéticos como ambientales que le afectan. No todos los fenotipos tienen la misma capacidad de competir en un determinado ambiente. Vamos a referirnos a esa capacidad como "valor adaptativo" (también se suelen emplear los términos aptitud reproductiva, valor selectivo o fitness). La *selección artificial* es un conjunto de reglas humanas establecidas para gobernar el valor adaptativo de los individuos y así producir dirigidamente cambios genéticos.

Evidentemente que nos ocuparemos de la *selección artificial*, pero vamos de momento a centrarnos a entender cual es el papel de la *selección natural* en el cambio de las frecuencias génicas de una población. Para ello vamos a considerar una vez más el caso sencillo de un locus con dos alelos. Dado que la selección es función del fenotipo de los individuos, y este viene dado por el modo de acción génica, hemos de tener en cuenta la dominancia. Vamos a empezar recordando los distintos modos de acción génica en los que podemos pensar:

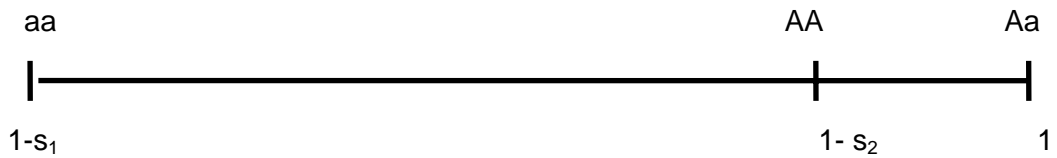
Modelo completamente aditivo



Modelo completamente dominante



Modelo con sobredominancia



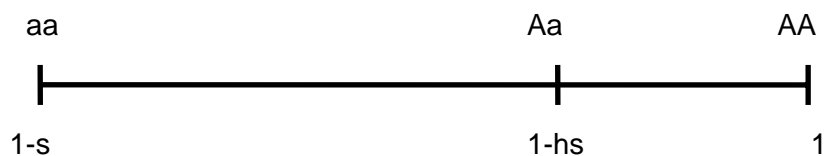
En esos modelos s representa la reducción de la producción de gametos del genotipo que no se ve favorecido por la selección (en nuestro caso el aa) frente al genotipo favorecido por ella (el AA). Vamos a llamar a s , *coeficiente de selección*. Así, por ejemplo, para el modelo completamente aditivo, si $s=0.1$, los genotipo aa y el Aa , sólo dejarán, respectivamente, 90 y 95 descendientes por cada 100 descendientes de los individuos con genotipo el AA .

Si introducimos un nuevo coeficiente h ($0 \leq h \leq 1$) que indique el grado de dominancia del modelo, podemos referirnos a una expresión general, pues nos servirá para explicar los modelos anteriores:

- si $h=\frac{1}{2}$ => modelo completamente aditivo
- si $h=0$ => modelo completamente dominante
- si $h<0$ => modelo con sobredominancia

así como otros modelos intermedios como por ejemplo:

Modelo con dominancia parcial



Ahora, una vez establecidos los modelos de acción génica, ya podemos pasar a ver cual es el efecto de la selección sobre las frecuencias génicas de una población. Vamos a empezar viendo qué pasa tras una generación en la que se produce selección. Partiendo de las frecuencias genotípicas iniciales, el coeficiente de selección aplicado a cada genotipo y el valor adaptativo resultante de esa selección, podemos obtener la contribución gamética de cada genotipo (número de individuos de cada genotipo que dejará gametos) del siguiente modo:

	Genotipos			Total
	AA	Aa	aa	
Frecuencias iniciales	p^2	$2pq$	q^2	1
Coeficiente de selección	0	hs	s	
Valor adaptativo	1	1-hs	1-s	
Contribución gamética	p^2	$2pq(1-hs)$	$q^2(1-s)$	$1 - 2hspq - sq^2$

De la tabla podemos deducir las nuevas frecuencias génicas:

$$p_1 = \frac{p^2 + pq(1 - hs)}{1 - 2hspq - sq^2}$$

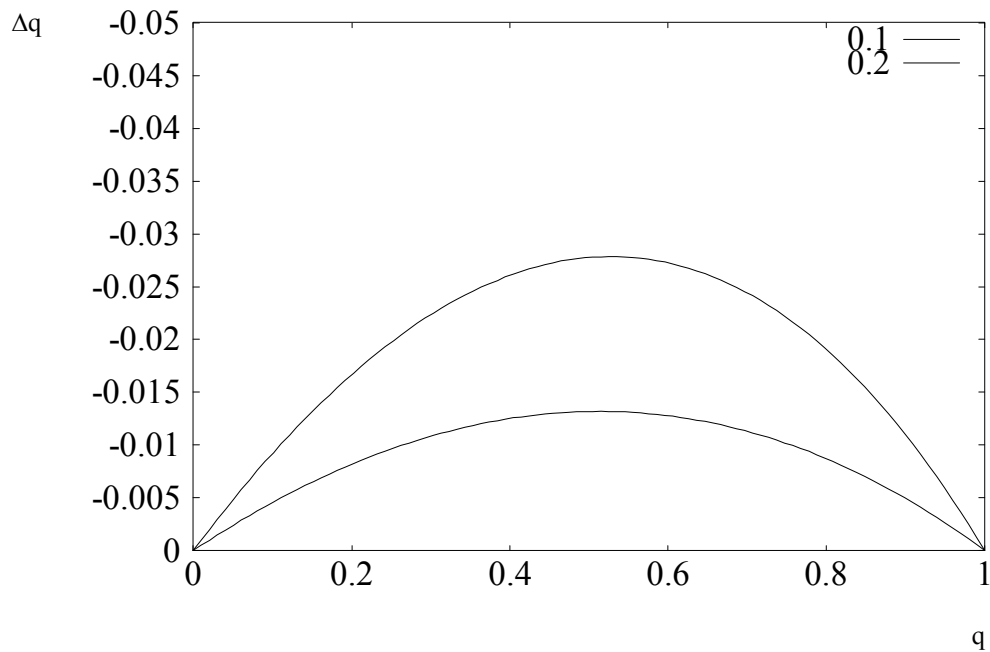
$$q_1 = \frac{q - hspq - sq^2}{1 - 2hspq - sq^2}$$

De modo que el cambio de las frecuencias génicas tras una generación de selección es (referido a q):

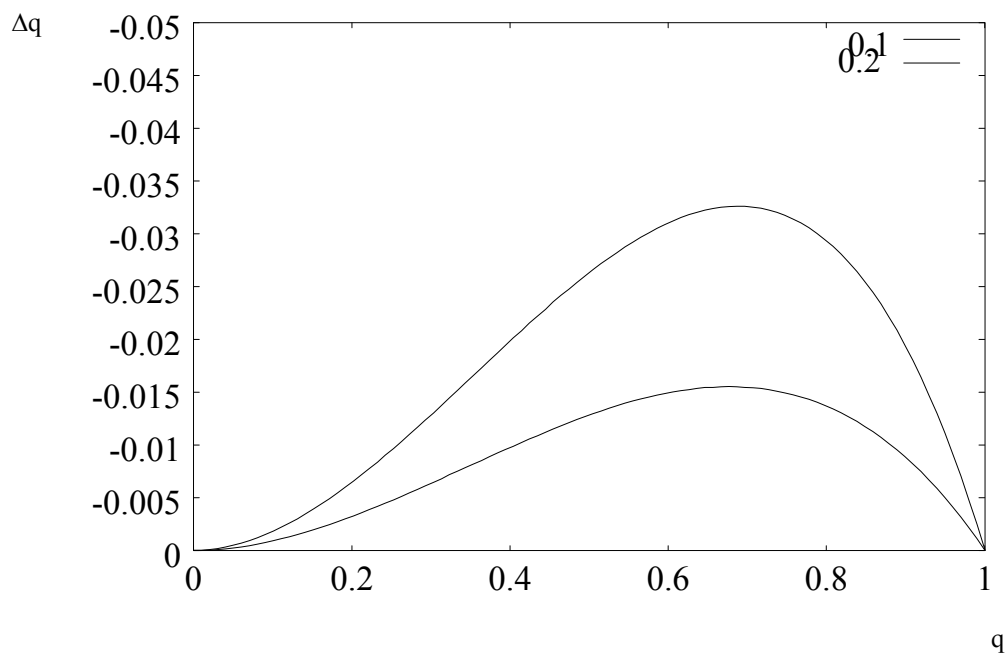
$$\Delta q = - \frac{spq[q + h(p - q)]}{1 - 2hspq - sq^2}$$

No es fácil ver en esa expresión general de qué depende básicamente el cambio, de modo que vamos a representarlo gráficamente para dos valores de s (0.1 y 0.2), y dos modelos (aditivo y dominante):

1) Para un modelo completamente aditivo tenemos:



2) Para un modelo completamente dominante tenemos:



Hay varios aspectos importantes a destacar:

1) el efecto de la selección depende del modelo genético, del coeficiente de selección y de las frecuencias génicas iniciales.

2) la selección es más efectiva (induce mayores cambios) cuando las frecuencias génicas iniciales son intermedias.

3) hacer selección contra un gen que tiene una frecuencia muy baja es absolutamente inefectivo.

4) respecto a un modelo aditivo, la existencia de dominancia favorece el aumento de la frecuencia génica de un gen dominante cuando su frecuencia es pequeña (comparando ambas gráficas podemos ver que para una frecuencia $p=0.3$, bajo un modelo completamente dominante la frecuencia de A aumenta más de un 0.03, mientras que para un modelo completamente aditivo menos de 0.03)

De la misma forma que nos preguntábamos cual era el cambio en las frecuencias génicas producido por una generación de selección, nos podemos preguntar cual es el número de generaciones necesario para producir un determinado cambio en las frecuencias génicas. Vamos a analizarlo para el caso de selección completa en contra de un determinado genotipo (aa), es decir $s=1$. Tomando la expresión:

$$q_1 = \frac{q_0 - hsp_0q_0 - sq_0^2}{1 - 2hsp_0q_0 - sq_0^2}$$

en el caso de un modelo completamente dominante, la podemos simplificar a:

$$q_1 = \frac{q_0 - q_0^2}{1 - q_0^2} = \frac{q_0(1 - q_0)}{(1 + q_0)(1 - q_0)} = \frac{q_0}{1 + q_0}$$

en la segunda generación tendremos:

$$q_2 = \frac{q_0}{1 + q_1} = \frac{q_0}{1 + 2q_0}$$

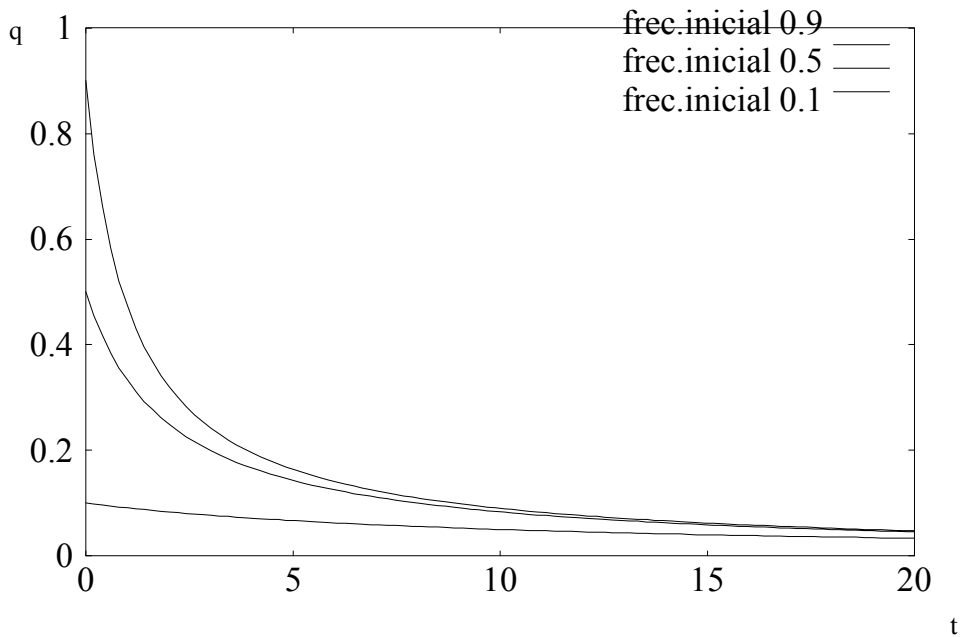
y así sucesivamente, de modo que en general:

$$q_t = \frac{q_0}{1 + tq_0}$$

de donde podemos obtener el número de generaciones para obtener una determinada frecuencia:

$$t = \frac{q_0 - q_t}{q_0q_t} = \frac{1}{q_t} - \frac{1}{q_0}$$

Gráficamente se puede ver que es en las primeras generaciones en las que se obtienen mayores cambios en las frecuencias génicas:



No obstante, el comportamiento de los cambios de las frecuencias génicas no es siempre el anterior; depende del modelo de acción. Si el gen favorable para el que seleccionamos, fuese recesivo en vez de dominante, sería mucho más fácil reducir la frecuencia del gen desfavorable: en una única generación desaparecería el gen desfavorable.

La selección a favor de un determinado alelo es más efectiva (requiere menos generaciones de selección) cuanto menos dominante sea ese alelo. Es fácil de entender si pensamos que la existencia de dominancia enmascara el efecto del otro alelo en los animales heterocigotos, de forma que los animales AA y Aa tienen el mismo valor adaptativo. Lo mismo sucede en términos de selección artificial: ambos tipos de animales (AA y Aa) tendrán el mismo fenotipo, de modo que artificialmente no podemos escoger sólo los animales portadores del alelo favorable (A) sino que inevitablemente (a no ser que tengamos no sólo información del fenotipo) cogemos animales Aa, de modo que el alelo a sólo podrá desaparecer lentamente a lo largo de bastantes generaciones (si la población fuese de tamaño infinito, nunca desaparecería tal como se deduce de la última figura).

Procesos dispersivos

Cuando el tamaño de una población no es infinito, existe un tamaño limitado de gametos producidos por los animales de una generación que se escogen para formar los animales de la generación siguiente. Supongamos, por no complicar las cosas, que esa elección es al azar. Dependiendo de la muestra que tomemos, las frecuencias génicas que obtendremos en la nueva generación variarán respecto a las de la generación anterior. Además, se producirá una fluctuación entre muestras, cuya dirección es imprevisible, aunque sí podamos cuantificar su efecto. A este cambio aleatorio de las frecuencias génicas se le llama *deriva genética*.

Como ejemplo podemos tomar la población más pequeña posible de animales: 1 macho y una hembra [tamaño (N) =2]. A esta población inicial suele denominarse población base. Supongamos que ambos animales son heterocigotos (Aa), de modo

que $p=q=0.5$. Para simplificar, asumamos también que la autofecundación es posible. La generación de hijos, asumiendo tamaño constante (2 hijos) vendrá formada por tomar una muestra de 4 gametos de todos los que ambos parentales produzcan. Podemos ver cual es la probabilidad de tomar distinto número de gametos de los dos tipos existentes (A o a), retomando la expresión de la distribución binomial:

$$P(x, n-x) = \binom{n}{x} p^x (1-p)^{n-x} = \frac{n!}{x!(n-x)!} p^x (1-p)^{n-x}$$

La probabilidad que tiene un gameto de ser A es p (0.5) y de ser a q (0.5), la probabilidad de tomar 4 gametos A y 0 a, es:

$$P(4A;0a) = P(4,0) = \binom{4}{4} p^4 (1-p)^0 = \frac{4!}{4!0!} p^4 (1-p)^0 = p^4 = 0.0625$$

en cuyo caso la frecuencia p en los hijos es 1.

Operando de forma análoga para el resto de combinaciones posibles tendríamos:

Muestra	Probabilidad	p
4A;0a	$p^4=0.0625$	1
3A;1a	$4p^3q=0.25$	0.75
2A;2a	$6p^2q^2=0.375$	0.50
1A;3a	$4pq^3=0.25$	0.25
0A;4a	$q^4=0.0625$	0

Si en vez de 1 población $N=2$, tomásemos 100 poblaciones $N=2$, tras una generación tendríamos unas 6 poblaciones con $p=1$, otras 6 con $p=0$, 25 con $p=0.25$, otras 25 con $p=0.25$ y las 38 restantes con $p=0.5$ (las únicas que no se han visto afectadas por ser de tamaño finito).

En este ejemplo vemos que es imprevisible cual va a ser la dirección que va a seguir el cambio de las frecuencias génicas, pero si podemos predecir la magnitud del cambio.

Una forma de referir la magnitud del cambio es refiriéndonos a la media y la varianza de la frecuencia génica en la siguiente generación. Tras una generación de apareamientos al azar, hemos visto que podíamos predecir la probabilidad de cada uno de los sucesos posibles gracias a la función binomial. De igual modo podemos deducir su media y varianza.

La media (esperanza) de la distribución binomial de una variable x es la propia variable x , y su varianza $x(1-x)/n$. Por tanto:

$$E(p)=p$$
$$V(p)= pq/2N$$

como es fácil comprobar en el ejemplo que hemos puesto que realmente se cumple. [De forma análoga, si nos referimos a la distribución de q , tendríamos $E(q)=q$].

Los procesos dispersivos tienen dos importantes implicaciones:

1 - la primera es el aumento de la homocigosidad que se produce dentro de población. Sólo en un 37.5% de las poblaciones, o lo que es lo mismo sólo con una probabilidad del 37.5% por población, se mantiene el grado de heterocigosidad original.

2 - la segunda es la diferenciación que se produce entre poblaciones. A partir de una única población base es posible obtener, en el ejemplo que nos ocupa, otras 4 poblaciones con características genéticas diferenciadas.

Resumen:

* Conociendo el número de animales de una población con distinto genotipo se pueden derivar, en determinados casos, las frecuencias genotípicas y las frecuencias génicas.

* Conocer las frecuencias génicas de una población permite predecir las frecuencias genotípicas de sus descendientes.

* La variabilidad genética de una población para un determinado *locus* se puede medir a través del número de animales heterocigotos existentes.

* Sería interesante disponer de un modelo general que relacionase frecuencias génicas y genotípicas de una población, aun cuando no fuesen distinguibles todos los genotipos. Ese modelo viene dado por la ley de Hardy-Weinberg.

* La ley de Hardy-Weinberg dice que en una población animal en la que se cumplan los siguientes supuestos:

- no exista solapamiento entre generaciones
- los apareamientos sean al azar
- el tamaño de la población sea infinito
- no exista migración, selección, ni mutación.

la relación entre frecuencias génicas y genotípicas viene dada, para un *locus* autosómico con dos alelos, por la expresión:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

* Las principales consecuencias son:

1 - permite predecir de forma sencilla las frecuencias genotípicas de futuras generaciones.

2 - permite conocer el grado de heterocigosidad existente en una población y por lo tanto la variabilidad genética para un determinado *locus*. La heterocigosidad es mayor a frecuencias génicas intermedias.

3 - en una población en equilibrio las frecuencias génicas y genotípicas permanecen constantes, conservándose su variabilidad genética.

* Se puede contrastar fácilmente, mediante un análisis χ^2 , si una población se encuentra en equilibrio Hardy-Weinberg.

* Para que una población esté en equilibrio para un gen ligado al sexo se debe cumplir que las frecuencias génicas sean las mismas en machos que en hembras. En caso contrario, la población se aproxima progresivamente a una situación de equilibrio.

* La ley de Hardy-Weinberg se puede extender a genes multialélicos y varios *loci*.

* Los procesos sistemáticos son la migración, la mutación y la selección.

* El cambio de la frecuencia génica debido a la migración depende del porcentaje de animales inmigrantes y de la diferencia entre las frecuencias génicas de las poblaciones que se mezclan.

* Las mutaciones pueden ser únicas o recurrentes. En el primer caso no se producen cambios permanentes; en el segundo sí.

* La mutación por si sola no permite explicar los cambios en las frecuencias génicas

observados en poblaciones naturales. Esos cambios deben atribuirse al efecto de la selección, que es el proceso sistemático de mayor importancia.

* Se debe diferenciar entre *selección natural* (influencia del ambiente sobre la probabilidad que un determinado fenotipo sobreviva y se reproduzca) y *selección artificial* (conjunto de reglas humanas establecidas para producir dirigidamente cambios genéticos).

* El efecto de la selección depende del modelo genético, del coeficiente de selección y de las frecuencias génicas iniciales. La selección es más efectiva cuando el alelo favorable es recesivo, que si es aditivo o dominante. Para un modelo aditivo, la selección es más efectiva cuando las frecuencias génicas iniciales son intermedias. Si la frecuencia del gen favorable es pequeña, la selección se ve favorecida por la existencia de dominancia.

* Los procesos dispersivos son producto del tamaño finito de las poblaciones, y tienen como consecuencia:

- 1) un cambio aleatorio de las frecuencias génicas (conocido como *deriva genética*), imprevisible en dirección, pero sí en magnitud;
- 2) un aumento de la homocigosidad dentro de población;
- 3) una diferenciación entre poblaciones procedentes de una misma población base.

1.2. Consanguinidad, genealogía y tamaño efectivo una población:

En esta lección vamos a ver:

- qué es la consanguinidad y como podemos medirla
- qué relación hay entre el tamaño de una población y su grado de consanguinidad
- cuál es la consanguinidad que se produce en determinadas estructuras familiares

1.2.1.- Consanguinidad: Coeficientes de consanguinidad, parentesco y de relación de parentesco.

En la lección anterior se vio que una condición necesaria para que las características genéticas de una población se mantuviesen constantes era que los apareamientos fuesen al azar. Un caso particular de apareamientos dirigidos, no aleatorios, son los apareamientos entre parientes. No siempre los apareamientos entre parientes son producto de una voluntad expresa. Cuando las poblaciones son pequeñas los apareamientos no dirigidos implican frecuentes apareamientos entre parientes, dado los escasos efectivos con que se cuenta.

A estos apareamientos entre parientes se le conoce como *endogamia* o *consanguinidad*.

La consanguinidad se produce de forma natural en poblaciones pequeñas. Vimos también en la lección anterior que en poblaciones finitas se producía, por efecto de muestreo, deriva genética que implicaba un aumento de la homocigosidad en la población. Lo mismo sucede producto de la consanguinidad. Pensemos por ejemplo en el apareamiento de un padre con un hijo y fijémonos en el caso de un locus con dos alelos. Supongamos que el padre y la madre son heterocigotos:

Padre: $A_p a_p$
Madre: $A_m a_m$

el hijo puede ser:

Hijo: $A_p a_m$ $A_p A_m$ $a_p a_m$ $a_p A_m$

produciendo cuatro tipos de gametos: A_p A_m a_p a_m

si lo apareamos con su padre tendremos las siguientes posibilidades:

$A_p A_p$	$a_p A_p$	$A_p a_p$	$a_p a_p$
$A_p A_m$	$a_p A_m$	$A_p a_m$	$a_p a_m$

obtenemos por lo tanto 2 de 8 individuos (un 25%) que tiene dos copias de un mismo alelo. En total existen 4 animales que son homocigotos, los dos que tiene ambos alelos idénticos (en algunos textos llamados idénticos por descendencia) y otros dos que tienen alelos parecidos (en algunos textos llamados parecidos en estado). A los individuos con dos alelos idénticos les llamaremos autozigotos y a los que tengan dos alelos parecidos alozigotos.

Diferenciamos pues entre deriva y consanguinidad, sabiendo que ambas

implican disminución de la heterozigosidad de una población:

1 - Deriva: El número de individuos alozigotos y autozigotos puede variar en función del tamaño de población por deriva genética como se vio en la anterior lección. Cuanto más pequeña es una población, mayor es la probabilidad de tomar un mismo gameto dos veces (alelos idénticos dando lugar a autozigotos) y de tomar dos gametos con un mismo alelo (alelos parecidos dando lugar a alozigotos). Una consecuencia adicional de la deriva es que hace que aumente la consanguinidad (el apareamiento entre parientes).

2 - Consanguinidad: El número de individuos autozigotos variará en función de la consanguinidad.

De momento nos estamos limitando a describir un fenómeno que se produce en las poblaciones animales. Nuestra preocupación por este fenómeno no es gratuita. Ya se ha ido comentando que el grado de variabilidad (a lo que se opone por definición la homozigosis) es, hoy por hoy, imprescindible para hacer mejora genética. Además, veremos en el siguiente tema que el aumento de la consanguinidad tiene repercusiones económicamente desfavorables en producción animal.

Coeficiente de consanguinidad

El coeficiente de consanguinidad es la herramienta que usaremos para medir el grado de consanguinidad de un individuo o una población. Se representa por la letra F.

Referido a un individuo el coeficiente de consanguinidad se define como la probabilidad de que ese individuo sea portador, en un determinado locus, de dos alelos idénticos.

Referido a una población se habla de coeficiente de consanguinidad medio y se define como la probabilidad de tomar al azar dos alelos idénticos.

Coeficiente de parentesco

Relacionado con el coeficiente de consanguinidad se habla también de coeficiente de parentesco. Introducir este nuevo concepto es necesario si pensamos que el coeficiente de consanguinidad nos sirve para explicar algo que ha sucedido, pero no para predecir una situación futura. A nosotros nos interesa predecir el coeficiente de consanguinidad y ello lo podemos hacer a través del coeficiente de parentesco.

El coeficiente de parentesco entre dos individuos X e Y se define como la probabilidad, para un determinado locus, de que un alelo tomado de X sea idéntico a un alelo tomado de Y.

Si apareamos los animales X e Y, la probabilidad de que dos alelos tomados al azar (uno de X y otro de Y) sean idénticos, es la probabilidad de que su hijo sea portador de dos alelos idénticos. Es decir el coeficiente de parentesco entre los padres (X e Y) de un individuo (I) es el coeficiente de consanguinidad de ese individuo.

Vamos a representar el coeficiente de parentesco entre dos individuos X e Y

como f_{xy} , de modo que podemos escribir (siendo I su hijo):

$$f_{xy} = F_i$$

Coeficiente de relación de parentesco

En la literatura se han empleado, desgraciadamente, numerosas formas de medir la consanguinidad y el parecido entre individuos. Si a eso le añadimos que para un mismo concepto se utilizan frecuentemente distintos símbolos, la confusión resultante es notable. Así, se habla no sólo de coeficiente de consanguinidad (este por suerte siempre simbolizado con F) y parentesco (frecuentemente simbolizado como f_{xy} , pero a veces también simbolizado por r_{xy}), sino también de coeficiente de relación de parentesco (a veces llamado coeficiente de relación de parentesco de Wright).

Este nuevo coeficiente, de relación de parentesco, es muy útil pues a nosotros no nos interesa tanto saber cual es la probabilidad de que para un determinado locus un alelo tomado de un individuo sea igual a otro alelo tomado de otro individuo (coeficiente de parentesco), sino cuál es el parecido medio que hay entre dos individuos.

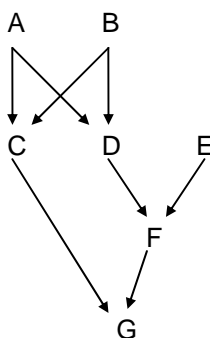
A esa probabilidad se le conoce como coeficiente de relación de parentesco y vamos a simbolizarla por $2r_{xy}$. Ese símbolo parece decir que el coeficiente de relación de parentesco es el doble del coeficiente de parentesco y así es realmente.

Más adelante (Tema 2) analizaremos con detalle cual es el parecido que hay entre parientes y deduciremos como se obtiene este coeficiente de relación de parentesco (deberíamos utilizar conceptos que todavía no hemos utilizado). De momento vamos a utilizarlo sin más para poder calcular cómodamente el coeficiente de consanguinidad de un individuo.

1.2.2.- Genealogía

La genealogía o pedigree de un individuo es la cronología de los individuos con él emparentados, ya sean ascendientes, descendientes o colaterales. Establecer la genealogía es no solo útil, sino absolutamente necesario en mejora genética pues permite extraer información sobre la herencia y las características que queremos mejorar genéticamente.

Un ejemplo de representación gráfica de la genealogía de un individuo podría ser el siguiente:



en donde A y B son los padres de C y D; D y F los de E y C y F los de G.

Una vez establecida la genealogía de un individuo es fácil calcular el coeficiente de consanguinidad de un individuo y por tanto el coeficiente de parentesco de sus padres.

1.2.3.- Cálculo de coeficientes de consanguinidad y parentesco.

Vamos a ver cómo deducir el coeficiente de consanguinidad de un individuo, o el coeficiente de parentesco entre dos individuos en base al ejemplo de genealogía anterior.

Para ello vamos a asumir que tenemos un *locus* con dos alelos:

1) A tiene 2 alelos para ese locus (M y M'). Se dan las siguientes probabilidades:

* Para M:

* Probabilidad de que G reciba M de A a través de C: es la probabilidad de que C lo reciba de A (1/2) y de que G lo reciba de C (1/2) => es 1/4

* Probabilidad de que G reciba M de A a través de F: es la probabilidad de que D lo reciba de A (1/2), de que F lo reciba de D (1/2) y de que G lo reciba de F => es 1/8

* La probabilidad de que reciba dos veces M de A es: $1/4 * 1/8 = 1/32$

* Para M' sucede lo mismo (la probabilidad de que reciba dos veces M de A es: $1/4 * 1/8 = 1/32$)

* Luego la probabilidad de que reciba dos veces M o M' de A es: $1/32 + 1/32 = 1/16$

2) No obstante, G también puede recibir dos veces M o m de B. La probabilidad de que esto ocurra, siguiendo el razonamiento anterior, es también 1/16.

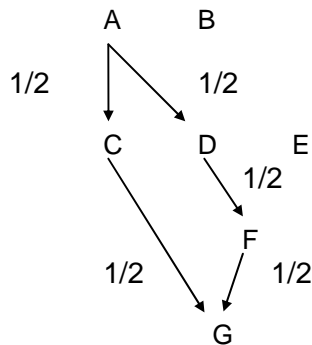
3) Considerando A y B la probabilidad de recibir el mismo alelo de un mismo parental es: $1/16 + 1/16 = 1/8 = 0.125$

Por tanto, el coeficiente de consanguinidad de G (F_G) es 0.125, el coeficiente de parentesco entre C y F (f_{CF}) es de 0.125 y el coeficiente de relación de parentesco entre C y F ($2r_{CF}$) es 0.25.

De forma más detallada, tenemos:

A (M y M') $F_A = 0$
 B (M y M') $F_B = 0$

Vía A:



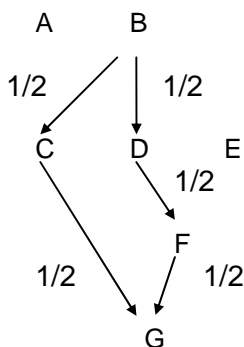
Para M:

$$\left. \begin{array}{l} \text{Prob(ACG)} = \text{Prob(AC)} * \text{Prob(CG)} = (1/2)^2 \\ \text{Prob(ADFG)} = \text{Prob(AD)} * \text{Prob(DF)} * \text{Prob(FG)} = (1/2)^3 \end{array} \right\} = \text{Prob(GCADFG)} = (1/2)^2 * (1/2)^3 = (1/2)^5$$

Para M': (idem)

Para M y M' : $\text{Prob(GCADFG)} = \text{Prob(para M)} + \text{Prob(para M')} = (1/2)^5 + (1/2)^5 = (1/2)^4$

Vía B:



Para M:

$$\left. \begin{array}{l} \text{Prob(BCG)} = \text{Prob(BC)} * \text{Prob(CG)} = (1/2)^2 \\ \text{Prob(BDFG)} = \text{Prob(BD)} * \text{Prob(DF)} * \text{Prob(FG)} = (1/2)^3 \end{array} \right\} = \text{Prob(GCBDFG)} = (1/2)^2 * (1/2)^3 = (1/2)^5$$

Para M': (idem)

Para M y M' : $\text{Prob(GCBDFG)} = \text{Prob(para M)} + \text{Prob(para M')} = (1/2)^5 + (1/2)^5 = (1/2)^4$

De modo que:

$$F_x = (1/2)^5 + (1/2)^5 + (1/2)^5 + (1/2)^5 = (1/2)^4 + (1/2)^4 = (1/2)^3 = 0.125$$

De acuerdo a esta forma de operar, podemos deducir una fórmula general para el cálculo de coeficientes de consanguinidad:

$$F_x = \sum_i (1 / 2)^{n_i} (1 + F_{A_i})$$

siendo i el número de parientes comunes entre los padres de X , n el número de antecesores de X para cada uno de los i animales, y F_{A_i} el coeficiente de consanguinidad del animal i pariente común de los padres de X .

La aplicación directa de esa fórmula es, no obstante, poco operativa. Existe una forma más sencilla de calcular coeficientes de consanguinidad que se conoce como método tabular.

Método tabular

Este método hace uso del coeficiente de relación de parentesco ($2r_{xy}$), basándose en las siguientes propiedades:

1 - El coeficiente de relación de parentesco entre dos individuos X e Y es igual a la semisuma de los coeficientes de relación de parentesco de X con los padres de Y

Así, si S y D son el padre y la madre de Y , se cumple:

$$(2r_{XY}) = \frac{1}{2} (2r_{XS}) + \frac{1}{2} (2r_{XD})$$

2 - Como se desprende de {1} el coeficiente de relación de parentesco de un individuo consigo mismo es:

$$2r_{xx} = 2 [\frac{1}{2} (1 + F_x)] = (1+F_x)$$

3 - Tal como definimos, el coeficiente de consanguinidad de un individuo es igual al coeficiente de parentesco entre sus padres, y este es igual a la mitad del coeficiente de relación de parentesco, es decir:

$$F_x = \frac{1}{2} (2r_{SD}) \quad \text{siendo } S \text{ y } D \text{ los padres de } X$$

El método tabular consiste en:

(1) construirse una matriz para los animales que intervienen en la genealogía. Es importante indicar que esa matriz va a ser simétrica.

en nuestro ejemplo

	A	B	C	D	E	F	G
A							
B							
C							
D							
E							
F							
G							

(2) ir rellenándola empezando por el primer elemento de la primera fila, y continuando con esa misma fila, siguiendo como reglas:

a) elementos de la diagonal: $1 + \frac{1}{2}$ de la suma de los coeficientes de relación parentesco de sus padres si los conocemos; en caso contrario 1.

b) elementos de fuera de la diagonal: $\frac{1}{2}$ de la suma del valor de sus padres en esa fila

(3) Para ello es útil añadir una fila previa inicial a la matriz indicando los padres de cada animal

en nuestro ejemplo

	??	??	AB	AB	??	DE	CF
	A	B	C	D	E	F	G
A							
B							
C							
D							
E							
F							
G							

(4) como resultado obtendremos los coeficientes de relación de parentesco entre todos los animales implicados. Como sabemos que ese coeficiente es para un individuo con sexo mismo (elementos de la diagonal) $1 + F_x$, podemos deducir directamente los coeficientes de consanguinidad.

Desarrollando nuestro ejemplo obtendríamos:

	??	??	AB	AB	??	DE	CF
	A	B	C	D	E	F	G
A	1	0	0.5	0.5	0	0.25	0.375
B	0	1	0.5	0.5	0	0.25	0.375
C	0.5	0.5	1+0	0.5	0	0.25	0.625
D	0.5	0.5	0.5	1+0	0	0.5	0.5
E	0	0	0	0	1	0.5	0.25
F	0.25	0.25	0.25	0.5	0.5	1+0	0.625
G	0.375	0.375	0.625	0.5	0.25	0.625	1+0.125

Coefficientes de consanguinidad en algunos apareamientos de parientes cercanos

Podemos ver en la siguiente tabla algunos de los coeficientes de consanguinidad que se obtienen al aparear parientes habituales:

<u>Animales apareados</u>	<u>Coefficiente de consanguinidad de los descendientes</u>
Padre - hijo	0.25
Hermanos completos	0.25
Medios hermanos	0.125
Hermanos gemelos	0.5
Abuelo - nieto	0.125
Bisabuelo - bisnieto	0.0625
Tío completo - sobrino	0.125
Medio tío - sobrino	0.0625
Primos completos	0.0625
Medios primos	0.03125

Antes de acabar es menester recordar que esos coeficientes indican la probabilidad que tenemos de tomar dos alelos idénticos en la formación de un nuevo individuo. Al ser una probabilidad implica que no todos los animales obtenidos al aparear p.ej. un padre con su hijo van a tener el 25% de los alelos idénticos. Eso sucederá en media en todos los hijos de este tipo de apareamiento, pero cada hijo en particular tendrá un % de alelos idénticos que variará ligeramente entre todos los hijos obtenidos. Nos referimos a los coeficientes de consanguinidad tal como los hemos calculado por la dificultad de conocer cual es el verdadero % de genes idénticos de los que es portador un determinado animal.

1.2.4.- *Tamaño efectivo de una población.*

Hemos visto hasta ahora como calcular el coeficiente de consanguinidad de un individuo, pero decíamos que también se habla de coeficiente de consanguinidad referido a una población. En este caso lo definíamos como la probabilidad de tomar al azar de una población dos alelos idénticos. El coeficiente de consanguinidad está así condicionado, a nivel de población, por el tamaño de esta.

Para empezar vamos a considerar una población ideal (en equilibrio Hardy-Weinberg) de tamaño N , en la que es posible la autofertilización. Al estar en equilibrio H-W, $F=0$, es decir de los $2N$ alelos presentes no existen alelos idénticos.

En esa población la probabilidad de tomar un determinado alelo es $1/(2N)$. Al formar la generación siguiente, y fijándonos en un determinado alelo, la probabilidad de obtener un animal con los dos alelos idénticos es la probabilidad de sacar dos veces un mismo alelo:

$$1/(2N) * 1/(2N)$$

Por lo tanto, esa es la consanguinidad que se produce, referida a cada uno de los $2N$ alelos que hay, en la 1ª generación. Considerando los $2N$ alelos existentes la consanguinidad será:

$$F_1 = (2N) * 1/(2N) * 1/(2N) = 1/(2N)$$

¿Qué sucederá en la 2ª generación?

Sucedirá lo mismo que en la primera generación, que tomemos dos veces un mismo alelo, pero también puede suceder que tomemos dos alelos idénticos que se produjeron en la 1ª generación. La probabilidad de que se reúnan dos copias de un mismo alelo es mayor que en la 1ª generación, pues al formar la generación 2ª si existen, a diferencia de en la 1ª, alelos idénticos.

Concretando tenemos dos posibilidades:

- tomar dos veces el mismo alelo => la probabilidad es $1/(2N)$ (como en la 1ª generación)

- no tomar dos veces el mismo alelo : la probabilidad de que esto ocurra es la complementaria del otro suceso: $1 - 1/(2N)$. Esos dos alelos que hemos tomado pueden ser no obstante idénticos por haberse replicado en la 1ª generación. La probabilidad de que sean idénticos es F_1 tal como hemos deducido antes, de modo que la probabilidad de este suceso es $(1 - 1/(2N)) F_1$

En resumen, la consanguinidad en la 2ª generación es:

$$F_2 = 1/(2N) + (1 - 1/(2N)) F_1$$

Por extensión obtendríamos para cualquier generación (t) la expresión:

$$F_t = 1/(2N) + (1 - 1/(2N)) F_{t-1}$$

En esta fórmula podemos ver dos partes:

$1/(2N)$: Es la nueva consanguinidad que se produce cada generación. Es decir el incremento de consanguinidad ΔF producido por generación:

$$\Delta F = 1/(2N)$$

$(1 - 1/(2N)) F_{t-1}$: Es la antigua consanguinidad producida en la generación anterior

Usando el símbolo ΔF obtenemos una expresión general (aplicable también en poblaciones no ideales):

$$F_t = \Delta F + (1 - \Delta F) F_{t-1}$$

Pasemos a ver a que sucede en una población real (aunque asumiendo generaciones no solapadas), partiendo de unos animales (llamados animales base) fundadores que no están emparentados. Vamos a tener N_h hembras y N_m machos siendo $N = N_h + N_m$ el tamaño de la población.

Se define el tamaño efectivo (N_e) de una población real como el tamaño de población ideal (N) en la que se produce el mismo incremento de consanguinidad (es decir es el tamaño equivalente a una población ideal).

Si en la población ideal teníamos:

$$\Delta F = 1/(2N) \Rightarrow N = 1/(2\Delta F)$$

en la población real el tamaño efectivo será:

$$N_e = 1/(2\Delta F)$$

Este tamaño se puede aproximar mediante la expresión:

$$1/N_e = 1/(4N_m) + 1/(4N_h)$$

es decir:

$$N_e = 4 \cdot N_m \cdot N_h / (N_m + N_h)$$

Este valor nos permite calcular el incremento de consanguinidad que se producirá en una población con reproducción sexual y distinto número de hembras y machos:

$$\Delta F = 1/(2N_e) = 1/(8N_m) + 1/(8N_h)$$

Una implicación de ese tipo de poblaciones que podemos ver en la fórmula es que su tamaño efectivo, y por lo tanto el aumento de la consanguinidad, está condicionado no tanto por el número total de animales, sino por el número de animales de uno u otro sexo. Así, una población formada por 1 macho y 1000 hembras tiene prácticamente el mismo tamaño efectivo (y por lo tanto el mismo aumento de consanguinidad) que una población formada por 2 machos y 2 hembras.

Resumen:

- * Se llama *consanguinidad* a los apareamientos entre parientes.
- * La consanguinidad puede ser producto de: 1) apareamientos dirigidos; 2) tamaño reducido de población.
- * El grado de consanguinidad de un individuo o una población, se mide a través del coeficiente de consanguinidad (F).
- * Referido a un individuo el coeficiente de consanguinidad es la probabilidad de que ese individuo sea portador, en un determinado locus, de dos alelos idénticos.
- * Referido a una población se habla de coeficiente de consanguinidad medio y se define como la probabilidad de tomar al azar dos alelos idénticos.
- * El coeficiente de parentesco (f_{xy}) entre dos individuos permite predecir el coeficiente de consanguinidad de sus descendientes.
- * El coeficiente de parentesco entre dos individuos X e Y se define como la probabilidad, para un determinado locus, de que un alelo tomado de X sea idéntico a un alelo tomado de Y.
- * Se cumple que el coeficiente de parentesco entre los padres (X e Y) de un individuo (I) tiene el mismo valor que el coeficiente de consanguinidad de ese individuo.
- * Para expresar el parecido medio que hay entre dos individuos se utiliza el coeficiente de relación de parentesco ($2r_{xy}$) cuyo valor es el doble del coeficiente de parentesco.
- * La genealogía o pedigree de un individuo es la cronología de los individuos con él emparentados, ya sean ascendientes, descendientes o colaterales. Establecerla permite, entre otras cosas, calcular F, f_{xy} y $2r_{xy}$.
- * El método tabular permite calcular el coeficiente de relación de parentesco ($2r_{xy}$) entre todos los animales de una genealogía, así como el coeficiente de consanguinidad de todos ellos.
- * Este método se basa en las siguientes propiedades:
 - 1 - El coeficiente de relación de parentesco entre dos individuos X e Y es igual a la semisuma de los coeficientes de relación de parentesco de X con los padres de Y
 - 2 - El coeficiente de relación de parentesco de un individuo consigo mismo es $(1+F_x)$
 - 3 - El coeficiente de consanguinidad de un individuo es igual al coeficiente de parentesco entre sus padres.
- * El método tabular consiste en:
 - 1) construir una matriz para los animales que intervienen en la genealogía.
 - (2) empezando por el primer elemento de la primera fila, y continuando con esa misma fila, atribuir:
 - a) a los elementos de la diagonal: $1 + 1/2$ de la suma de los coeficientes de relación parentesco de sus padres si los conocemos; en caso contrario 1.
 - b) a los elementos de fuera de la diagonal: $1/2$ de la suma del valor de sus padres en esa fila

* El coeficiente de consanguinidad a nivel de población depende del tamaño de esa población.

* En una población ideal el incremento de consanguinidad producido por generación es $\Delta F = 1/(2N)$, y la consanguinidad en una generación t determinada, viene dada por $F_t = \Delta F + (1 - \Delta F) F_{t-1}$

* El tamaño efectivo (N_e) de una población real se define como el tamaño de población ideal (N) que produce el mismo incremento de consanguinidad.

* El tamaño efectivo de una población con reproducción sexual y distinto número de hembras y machos se puede calcular según la expresión:

$$N_e = 4 * N_m * N_h / (N_m + N_h)$$

* N_e permite calcular el incremento de consanguinidad que se producirá en una población con reproducción sexual y distinto número de hembras y machos, dado por

$$\Delta F = 1 / (2N_e) = 1 / (8N_m) + 1 / (8N_h)$$

Tema 2: La genética cuantitativa

Teoría:

2.1. Modelos fenotípico, genético y estadístico: modelo fenotípico y genético, modelo estadístico y parámetros genéticos.

2.2. Depresión consanguínea y heterosis: relación entre consanguinidad y heterosis, efecto de la consanguinidad sobre la media de las producciones.

2.1. Modelos fenotípico, genético y estadístico

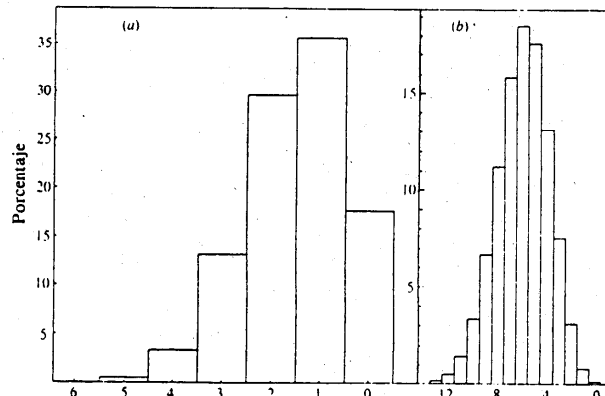
En esta lección vamos a ver:

- cuáles son los modelos fenotípico y genético habitualmente empleado para explicar los caracteres que presentan variación continua.
- cuál es el concepto de interacción genotipo-ambiente
- qué parámetros se utilizan para describir las características genéticas y fenotípicas de un carácter con variación continua.
- cómo se modeliza estadísticamente.

Modelo fenotípico y genético

Los caracteres de interés económico presentan habitualmente una variación continua, sin que se observen los "saltos" producidos por tener tal o cual alelo. Para explicar el determinismo genético de estos caracteres, en mejora animal se suele utilizar un modelo genético muy simple. Se asume que existe un gran número de genes que determinan un carácter (se habla de poligenes) siendo el efecto de cada uno de ellos es muy pequeño. Es más, se asume que ese número es infinito. A este modelo se le conoce como *modelo infinitesimal*.

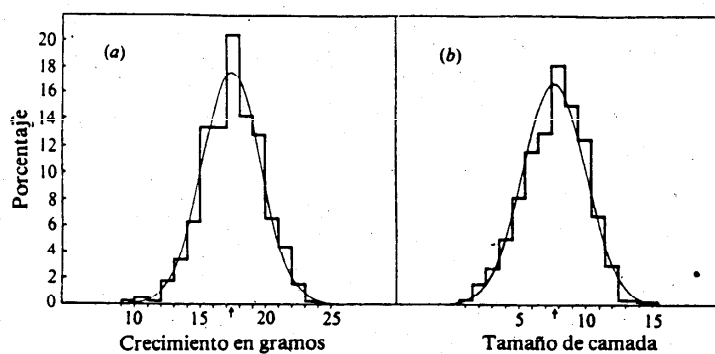
Si un carácter depende de muchos genes y cada uno de ellos ejerce un pequeño efecto sobre el valor del carácter, la distribución de genotipos de una población será continua y se distribuirá siguiendo aproximadamente una distribución Normal. En la siguiente figura se observa cómo conforme van aumentando el número de clases -de genotipos- la distribución del carácter se va aproximando a una Normal.



Distribuciones esperadas de la segregación simultánea de dos alelos en cada uno de varios o muchos loci: (a) 6 loci, (b) 24 loci. (Tomado de Falconer, 1989)

La mayor parte de los genes no tienen, por tanto, efectos que permitan identificarlos individualmente, de modo que no podemos aplicar directamente la genética mendeliana.

Además, el carácter medido no sólo se debe a los genes del individuo. Dos hermanos gemelos no pesan exactamente lo mismo, y sin embargo tienen el mismo genotipo. El ambiente -alimentación, cuidados recibidos, temperatura, etc. - influye en el carácter haciendo desaparecer las ya pequeñas discontinuidades entre genotipos y haciendo que observemos un carácter con variación continua, tal como se muestra en la figura siguiente.



Distribuciones de frecuencias de dos caracteres métricos con curvas normales superpuestas. (Tomado de Falconer, 1989)

La componente genética de un individuo se refiere como *valor genético* o genotípico (nosotros vamos a llamarle siempre valor genético) de forma que una observación de ese individuo es la suma de su valor genético y de la influencia ambiental que ha recibido. Al valor observado se le llama valor fenotípico (P) y lo podemos expresar como:

$$P = G + E^*$$

siendo G la componentes genética (valor genético) y E^* la ambiental (valor ambiental).

Normalmente se asume que ambas componentes son independientes, es decir que entre la componente genética y la ambiental no existe ninguna relación (así, por ejemplo, el hecho que G sea muy grande no implica que E^* también tenga que serlo). En términos estadísticos se dice que la covarianza entre ambas componentes es nula $\{ \text{Cov}(G, E^*)=0 \}$. Esto no siempre se cumple como más adelante veremos al referirnos a la interacción.

Teniendo en cuenta el modelo infinitesimal, el valor genético estará determinado por la suma de los infinitos genes asumidos detrás del carácter, más toda una serie de interacciones entre los distintos alelos.

Intuitivamente parece lógico que el valor genético no sea la suma estricta de los efectos de los genes. Probablemente aparecerá alguna interacción y ciertos individuos valdrán más o menos de lo que les correspondería por la estricta suma de los efectos de cada alelo. Por ejemplo, es posible que por estar unidos el alelo A y el a, el genotipo Aa sea muy superior a los genotipos AA y aa (modelo de sobredominancia). Sin embargo esas interacciones no se heredan. Como un gameto sólo lleva un cromosoma de los dos homólogos, transporta sólo uno de los dos alelos, con lo que la interacción se pierde. Nuevas interacciones se formarán cuando se unan los gametos para dar lugar a la siguiente generación. Podría haber interacciones entre un alelo y sus vecinos, por ejemplo entre el A y el B, pero como se produce sobrecruzamiento (intercambio de alelos entre cromosomas homólogos), un individuo tampoco pasa a la descendencia (por término medio) esas interacciones, pues en unos casos dará lugar esperma AB y en otros Ab.

Dado que las interacciones no se heredan, pues el paso de una generación a otra implica la formación de nuevas interacciones, para aumentar de generación a generación el valor de G, nos interesa fijarnos en la parte heredable del valor genético de los individuos. Esa parte, que es la suma de los efectos individuales de cada alelo se le llama *valor aditivo*, (hay que señalar que a veces también se le llama valor genético, lo cual causa más de una confusión, estrictamente sería el valor genético de tipo aditivo). Como el valor aditivo es el que se hereda, y lo que pasa de un individuo a su hijo es 1/2 (coeficiente de relación de parentesco), a la mitad del valor aditivo se le llama *valor de mejora*.

Ahora podemos descomponer el valor fenotípico en:

$$P = G + E^* = (A+I) + E^* = A + (I+E^*) = A + E$$

donde A recoge la suma de los valores aditivos de cada gen que controla el carácter, I las interacciones genéticas entre alelos y E esas interacciones más el efecto ambiental.

Si ahora nos centramos sobre las causas que originan E^* , podemos ir un poco más lejos en el modelo estadístico utilizado en mejora. La componente ambiental puede deberse a una serie de causas temporales (ET) variables durante la vida de un

animal (año, estación, número de lactación, tipo de pienso,.....) y a una serie de causas permanentes (EP) constantes durante su vida (granja, cuidador, nivel sanitario, emplazamiento,.....). Según esto podríamos descomponer el valor fenotípico de un animal en:

$$P = A + EP + ET$$

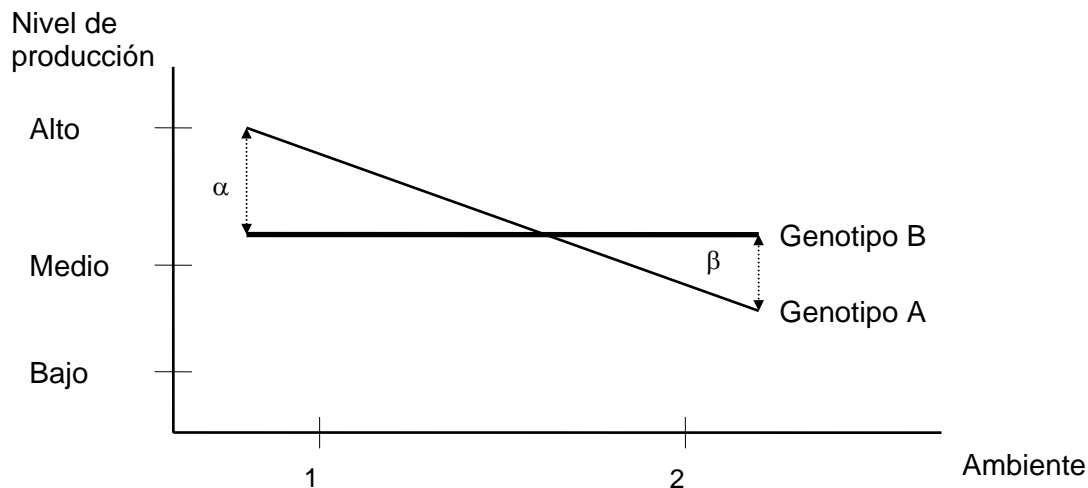
Este modelo parece no aportar nada respecto al anterior, dado que la parte heredable sigue siendo la misma (A), pero es importante si pensamos en la *eliminación*. Parece claro que *seleccionar* animales se debe hacer sólo en base a la parte heredable, pero decidir que animales eliminamos de la explotación, lo tendremos que hacer en base a la predicción futura del próximo registro de los animales, y este viene determinado por todo aquello que es permanente durante la vida de un animal. Así, nos deberemos fijar tanto en la parte genética heredable (A), como en la parte ambiental repetible (EP). A la suma de ambos efectos (A + EP) se la conoce como *valor potencial*.

Interacción

Por interacción se entiende una relación de dependencia entre componentes de un sistema, dependiendo cualquiera de ellas de algunas otras. Desde el punto de vista de la mejora, las interacciones más relevantes son las que implican el genotipo de los animales. De entre ellas podemos considerar la interacción genotipo-ambiente (GxE) como la de mayor importancia. En algunas especies esa interacción juega un papel decisivo para saber cual es el genotipo más apropiado para un determinado ambiente.

La interacción GxE ocurre cuando la diferencia entre las producciones de 2 o más genotipos cambian al cambiar el ambiente. Entendemos aquí ambiente en el sentido más amplio, es decir incluyendo manejo, sanidad, recursos económicos,

El concepto de interacción no es sencillo y ayuda a entenderlo su representación gráfica. Así, en la figura que sigue se recoge un ejemplo de interacción en el que se puede ver como dos genotipos (A y B) presentan distintos niveles de producción en función de la influencia ambiental que reciben.

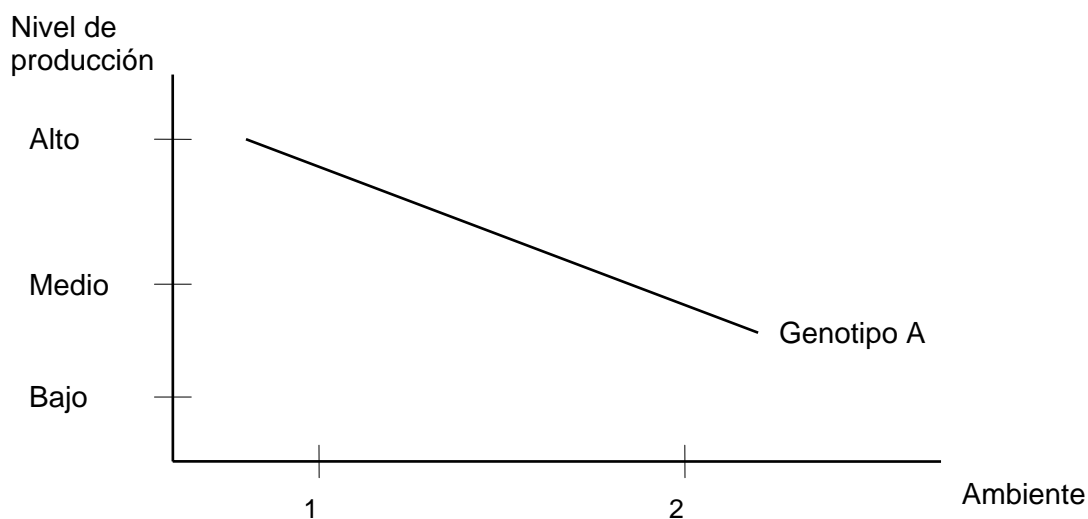


α : diferencia en producción entre los genotipos A y B en el ambiente 1

β : diferencia en producción entre los genotipos A y B en el ambiente 2

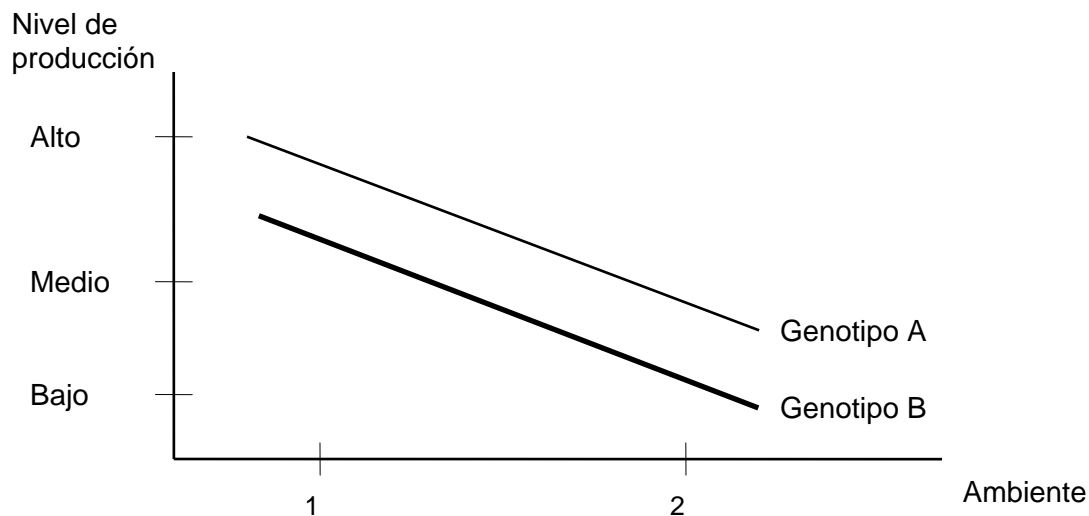
La producción no depende del genotipo ni del ambiente, sino de su combinación. Desde un punto de vista estadístico cuando una interacción es significativa los factores principales (en nuestro caso genotipo y ambiente) pierden significado, no pudiendo referirnos a ellos para buscar una explicación al fenómeno analizado.

Es importante no confundir una interacción genotipo-ambiente con un efecto ambiental sencillo de tipo aditivo. Se puede caer en este error cuando sólo se considera un genotipo. Para poder hablar de interacción hace falta considerar al menos dos genotipos. Consideremos solamente el genotipo A de la figura anterior, tal como se representa a continuación:



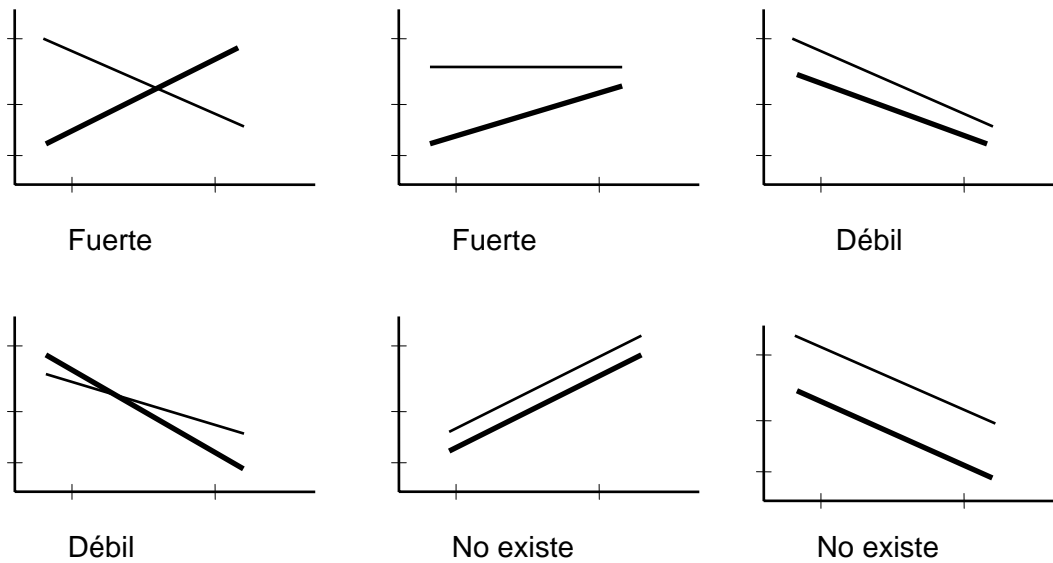
En este caso no sabemos si existe o no interacción GxE o simplemente un efecto ambiental que pueda afectar por igual a cualquier genotipo. Si al considerar

también el genotipo B la gráfica tomase el aspecto recogido en la figura que sigue diríamos que no existe interacción en contra de lo que afirmamos observar en la primera figura.



Otra confusión común en torno al concepto de interacción GxE es confundirla con otros tipos de interacción, pensando que se comparan distintos genotipos cuando en realidad sólo existe uno. Como ejemplo podemos pensar en tomar de una misma población animal dos lotes de animales jóvenes y criarlos en ambientes muy diferenciados, uno en régimen intensivo (en granja) y otro en régimen extensivo (puerto-valle). Si al llegar a edad adulta ponemos la mitad de cada lote en cada uno de los tipos de explotación es muy probable que encontremos interacción lote-ambiente. No obstante, está claro que esa interacción es independiente del genotipo. No estaría tan claro si entre el momento de la formación de los lotes y su comparación hubiesen pasado varias generaciones de animales, pues no sabríamos hasta que punto en ese periodo se hubiesen producido cambios genéticos en las poblaciones formadas ni hasta que punto la interacción sería fruto de esos cambios o de otras causas no relacionadas con el genotipo.

La interacción GxE representada en la primera figura es un caso extremo. En otras situaciones, más habituales, las diferencias entre genotipos en distintos ambientes no son tan claras, y a veces difíciles de detectar:



Parámetros genéticos

Heredabilidad de un carácter

Presuponiendo que el ambiente es independiente del valor aditivo la varianza de P será la suma de las de A y E:

$$\sigma^2p = \sigma^2a + \sigma^2e$$

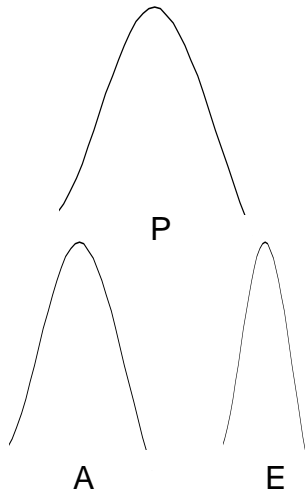
Al cociente entre la varianza de los valores aditivos (la llamada varianza aditiva) y los fenotípicos (varianza fenotípica) se llama heredabilidad de un carácter.

$$h^2 = \frac{\sigma^2a}{\sigma^2p}$$

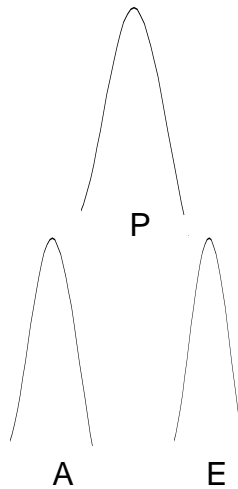
Interesa conocer la heredabilidad de un carácter por que nos da una idea de nuestras posibilidades de selección. Si h^2 es alta esto significa que la variación observada se debe a causas genéticas aditivas (heredables) principalmente, por lo que escogiendo a los mejores individuos estaremos escogiendo también a los que tienen mejores alelos y a los que mejor descendencia (por termino medio) dejarán.

No es suficiente que la heredabilidad sea alta para mejorar un carácter. Si la variación es pequeña, es decir: si todos los individuos son parecidos, no es posible escoger a individuos destacados y mejorar la media de la población. En el caso 1 de la próxima figura hay variación y es debida a efectos genéticos heredables, en el 2 no hay variación apenas y en el 3 hay variación pero se debe a causas ambientales. Sólo en el 1 tendremos esperanzas de una mejora rápida.

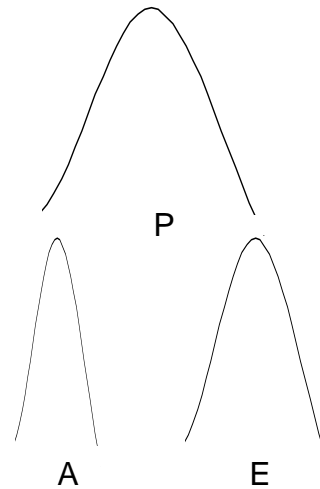
Caso 1
Heredabilidad alta
Variabilidad alta



Caso 2
Heredabilidad alta
Variabilidad baja



Caso 3
Heredabilidad baja
Variabilidad alta



Distintos casos de relación entre heredabilidad y variabilidad.

La heredabilidad se estima examinando el parecido entre parientes. Los parientes se parecen por causas genéticas: tienen genes comunes. También pueden parecerse por causas ambientales; por ejemplo, todos los hermanos de padre y madre se parecen además de por haber sido gestados en el mismo útero, haber tenido las mismas atenciones maternas, alimentación común mamando de la misma madre, etc. Debemos, pues, comparar parientes que sólo se parezcan por causas genéticas, como por ejemplo padre-hijo o bien medios hermanos de padre.

Veamos un ejemplo. La covarianza entre padre e hijo puede calcularse si se dispone de datos de ambos. Las causas de esta covarianza son aditivas (genéticas de las que se heredan): un hijo recibe -por término medio- la mitad del valor aditivo de su padre (y la mitad de su madre).

$$\text{cov}(\text{Padre, hijo}) = \frac{1}{2} \sigma^2_a$$

Si calculamos la covarianza observada padre-hijo para la velocidad de crecimiento en conejos y nos da 20 (g/día), calculamos la varianza observada y nos da 100 (g/día), la heredabilidad será:

$$h^2 = \frac{\sigma^2_a}{\sigma^2_p} = \frac{2 \text{ cov}(\text{Padre, Hijo})}{\sigma^2_p} = \frac{2 \times 20}{100} = 0.4$$

Repetibilidad de un carácter.

A un carácter que se expresa varias veces en un mismo animal (producción de leche, prolificidad,...) se le asocia el concepto de repetibilidad para medir el parecido entre producciones sucesivas. Este coeficiente se utiliza en la evaluación genética de un animal del que se conocen varias medidas, y también sirve para predecir producciones futuras de los animales.

La repetibilidad es la proporción de la varianza observada entre los animales que es de tipo permanente. Es decir, se debe a causas genéticas o causas ambientales que permanecen constantes durante la vida de un animal.

$$r = \frac{\sigma^2a + \sigma^2ep}{\sigma^2a + \sigma^2ep + \sigma^2e}$$

La repetibilidad permite conocer el *valor potencial* de los animales. Se llama *valor potencial* (tal como se vio) al valor esperado en una producción futura. Veamos un ejemplo:

Tenemos una vaca de una población en la que la media de producción es de 5000 kg., y la repetibilidad de 0.40, que ha producido 6500 kg. de leche. ¿Cual es el producción que cabe esperar en la segunda lactación?, es decir, ¿cual es su valor potencial?. Pues es $(6500-5000) \times 0.40 = 600$ kg. El valor potencial de esa vaca es de 600 kg. por encima de la media de la población a la que pertenece. Se puede esperar una producción de 5600 kg. en la próxima lactación, independientemente a que varíen ciertas condiciones ambientales en la explotación.

(En realidad tenemos poca seguridad de que así sea, pues disponemos de muy poca información. Si en vez de una lactación conociéramos 4, la seguridad con que podríamos predecir la siguiente lactación sería mayor).

Correlación genética entre caracteres.

Se dice que existe correlación genética entre dos caracteres cuando el valor genético de un animal para el primer carácter (a_1) no es estadísticamente independiente del valor genético del mismo animal para el otro carácter (a_2), es decir :

$$r_g = \frac{\text{Cov}(a_1, a_2)}{\sigma a_1 \cdot \sigma a_2}$$

Las razones exactas de esta correlación son difíciles de conocer. Se pueden explicar parcialmente pensando que un mismo gen puede determinar varios caracteres a la vez (en genética a este fenómeno se le conoce como pleiotropía).

Es al igual que todos los parámetros genéticos, una característica propia de cada población, pero es el parámetro genético que es más inestable ante cualquier cambio genético que se produzca en una población.

De la misma forma que se ha definido la correlación genética, se definen las correlaciones fenotípicas y ambientales. Partiendo de:

$$p_1 = a_1 + e_1$$

$$p_2 = a_2 + e_2$$

podemos definir:

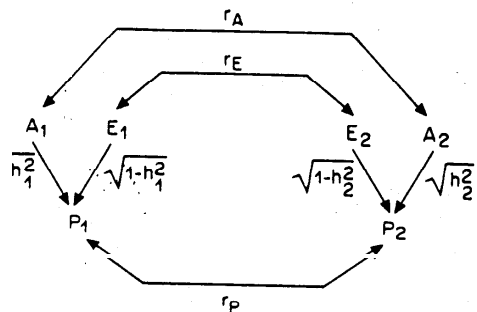
$$r_p = \frac{\text{Cov}(p_1, p_2)}{\sigma_{p_1} \cdot \sigma_{p_2}}$$

$$r_e = \frac{\text{Cov}(e_1, e_2)}{\sigma_{e_1} \cdot \sigma_{e_2}}$$

La relación existente entre esas tres correlaciones viene dada por:

$$r_p = r_g \sqrt{h_1^2 \cdot h_2^2} + r_e \sqrt{(1-h_1^2)(1-h_2^2)}$$

que gráficamente se puede ilustrar como:



Para finalizar deberíamos hacer algunas consideraciones importantes sobre los parámetros genéticos. Los parámetros genéticos dependen del ambiente, luego reduciendo la varianza ambiental (es decir controlando el ambiente en que se crían los animales para que permanezca constante) aumentará su valor, por lo que será más fácil hacer selección, pero a costa de explotaciones que representen una alta inversión económica. También dependen de la población, pero en la práctica las diferencias entre poblaciones no son muy importantes. Guardando esta última idea y sabiendo que al estimar parámetros genéticos podemos cometer grandes errores, es fácil entender por qué muchas veces se toman valores de parámetros genéticos estimados en otras poblaciones (grandes asociaciones o empresas, en las que el error de estimación será menor por disponer de más datos, y eso puede compensar el riesgo de que existan diferentes influencias ambientales o genéticas en esa asociación y en nuestra población). En la tabla siguiente se presentan algunos valores de referencia.

Especie	Carácter	Heredabilidad %	
Bovino	Producción lechera	20-40	
	% proteínas en leche	40-70	
	Intervalo entre partos	0-5	
	Perímetro de pechuga	30-60	
	% grasa en la carcasa	20-50	
Ovino	Peso vivo	20-40	
	Tamaño de la camada	10-30	
	Fineza de la lana	20-50	
Porcino	Velocidad de crecimiento	10-50	
	Espesor de grasa dorsal	30-70	
	Color de la carne	30-40	
	Tamaño de la camada	10-15	
Gallinas	Producción de huevos/ hembra	15-30	
	Edad al primer huevo	20-50	
	Peso del huevo	40-70	
	Fertilidad	5-15	
	% eclosión	5-20	
Especie	Carácter 1	Carácter 2	Correlación genética %
Bovino	Producción lechera	% grasa en leche	-7 a -70
		% proteínas en leche	-10 a -50
		Longevidad	10 a 20
	% de grasa en leche	% proteínas en leche	40 a 70
	Veloc. crecimiento	% carne de la carcasa	-5 a -50
		Distocia	20 a 35
Ovino	Peso del vellón	Peso corporal	-10 a 0
Porcino	Veloc. crecimiento	Eficacia alimenticia	50 a 100
		Espesor de grasa dorsal	-25 a 30
		Longitud corporal	-50 a 10
		Color de la carne	-20 a -40
	Espesor grasa dorsal	Longitud corporal	-25 a -50
		Color de la carne	70 a 90
		Eficacia alimenticia	-5 a -40
Gallinas	Número de huevos	Peso del huevo	-25 a -50
		Peso corporal	-20 a -60
		Eficacia alimenticia	50 a 100
	Nº de huevos (inicio)	Nº de huevos (final)	0 a -10
	Peso del huevo	Peso corporal	20 a 60
		% eclosión	-20 a -40

(Según F. Pirchner, *Population Genetics in Animal Breeding*, 1983)

El modelo estadístico

Vamos a profundizar un poco en los aspectos estadísticos que conciernen a las observaciones que realizamos para un determinado carácter. Estas dependen simultáneamente de un conjunto de causas que llamamos factores. Esa dependencia la podemos formalizar matemáticamente a través de varias relaciones, de las cuales, la relación lineal es la más utilizada, dando lugar al modelo lineal.

Eso es así, porque los modelos lineales, además de ajustarse bien a la realidad (por regla general), son sencillos de aplicar.

Para cada uno de los factores se consideran distintas clases que llamamos niveles. Si un factor no tiene representados todos sus niveles posibles en las observaciones, sino sólo un conjunto al azar de todos sus posibles niveles, se habla de factor aleatorio.

Al ser un factor aleatorio una muestra tomada al azar, los modelos que los incluyen (conocidos como modelos de efectos aleatorios) permiten sacar conclusiones sobre toda la población a la que pertenecen las observaciones.

Veamos un ejemplo. Hemos registrado la producción de leche de una muestra de 10 vacas de una población. Supongamos que los Kg de leche producidos dependan sólo de la vaca. Para analizar la variabilidad existente en la producción de leche utilizaríamos un modelo aleatorio:

$$y_i = \mu + v_i + e_i$$

y_i → Kg leche producidos por la vaca j en el nivel i de lactación.

μ → media

v_i → efecto del factor vaca (aleatorio)

e_i → efecto residual (no explicado) de la observación y_i .

A cada combinación de los niveles de los distintos factores se les llama tratamiento. Atendiendo a ese concepto, los modelos se clasifican en:

- equilibrados → si cada tratamiento tiene el mismo nº de observaciones.
- desequilibrados → si el nº de observaciones por tratamiento es distinto.

Esta característica condiciona el método a utilizar en la resolución del modelo. El caso más sencillo es la resolución de modelos equilibrados, que se aborda a través del análisis de varianza (tablas ANOVA). No obstante, los datos disponibles de poblaciones animales suelen estar desequilibrados por lo que el análisis de varianza tradicional no es el método más recomendable, debiendo recurrir a métodos más complejos como son los Métodos de Henderson, el MIVQUE, el MINQUE, el ML, el REML, ... que han ido apareciendo históricamente en ese orden, siendo el REML el que presenta mejores propiedades.

Vamos a repasar brevemente la teoría de las tablas ANOVA y algunos conceptos relacionados con los modelos equilibrados. Tomemos para ello un diseño de un factor de clasificación:

$$y_{ij} = \mu + x_i + e_{ij}$$

$N = n^0$ de observaciones

* la esperanza de los CM del error es:

$$E(\text{CME}) = \sigma_e^2$$

* la esperanza de los CM totales es:

$$E(\text{CMT}) = E(\text{CMF}) + E(\text{CME})$$

Igualando los cuadrados medios a sus esperanzas tenemos resuelto el modelo. Las tablas ANOVA, no son más que una estandarización de la presentación de estos resultados:

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Esperanza de los cuadrados medios
Factor	I-1	$\sum (\bar{y}_i - \bar{y})^2$	$\sum (\bar{y}_i - \bar{y})^2 / I - 1$	$\sigma_e^2 + J\sigma_x^2$
Error	IJ-I	$\sum (y_{ij} - \bar{y}_i)^2$	$\sum (y_{ij} - \bar{y}_i)^2 / IJ - I$	σ_e^2

Un caso particular del modelo lineal es aquel en el que en vez de considerar un factor fijo o aleatorio, se considera una variable conocida (x) se habla del modelo de regresión:

$$y_{ij} = \mu + bx_i + e_{ij}$$

en el que el coeficiente de regresión lineal se define como:

$$b = \frac{\text{Cov}(x, y)}{\sigma_x^2}$$

de forma que nos puede ofrecer información sobre la covarianza entre los registros de individuos emparentados.

Recordemos brevemente como estimar b:

$$\hat{b} = \frac{\text{Cov}(x, y)}{\hat{\sigma}_x^2}$$

$$\text{Cov}(x, y) = \frac{\sum_i (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{N - 1} =$$

$$= \left[\sum_i x_i \cdot y_i - \frac{\sum_i x_i \cdot \sum_i y_i}{N} \right] / N - 1$$

$$\hat{\sigma}_x^2 = \frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{N - 1} = \left[\sum x_i^2 - \frac{(\sum x_i)^2}{N} \right] / N - 1$$

es decir:

$$\hat{b} = \frac{\sum xy - (\sum x \cdot \sum y) / N}{\sum x^2 - (\sum x)^2 / N}$$

Resumen:

- * Para explicar el determinismo genético de los caracteres con variación continua se utiliza el *modelo infinitesimal*.
- * Se llama *valor genético* (G) a la componente genética de un individuo para un determinado carácter, a cuya observación se le llama *valor fenotípico* (P)
- * El valor fenotípico se puede descomponer en una parte genética y otra ambiental, asumiendo normalmente que ambas son independientes.
- * A la parte heredable del valor genético, que es la suma de los efectos individuales de cada alelo, se le llama *valor aditivo*. A la mitad del valor aditivo se le llama *valor de mejora*.
- * La componente ambiental puede descomponerse en una parte causas temporales (ET) variables durante la vida de un animal y en otra parte de causas permanentes (EP) constantes durante su vida.
- * A la suma del valor aditivo y el efecto ambiental permanente (A + EP) se la conoce como *valor potencial*.
- * Se dice que existe interacción genotipo-ambiente (GxE) cuando la parte genética y la ambiental de un fenotipo no son independientes.
- * Cuando existe interacción GxE no podemos referirnos por separado ni al genotipo ni al ambiente para explicar el fenotipo.
- * Si el ambiente es independiente del valor aditivo la varianza fenotípica es la suma de la varianza aditiva y residual: $\sigma^2_p = \sigma^2_a + \sigma^2_e$

- * Al cociente entre la varianza aditiva y fenotípica se llama heredabilidad: $h^2 = \sigma^2_a / \sigma^2_p$
- * La repetibilidad es la proporción de la varianza observada entre los animales que es de tipo permanente: $r = (\sigma^2_a + \sigma^2_{ep}) / (\sigma^2_a + \sigma^2_{ep} + \sigma^2_e)$
- * La correlación genética entre dos caracteres mide el grado de independencia entre el valor genético de un animal para el primer carácter (a_1) y el valor genético del mismo animal para el otro carácter (a_2): $r_g = \text{Cov}(a_1, a_2) / \sigma_{a_1} \cdot \sigma_{a_2}$
(de forma análoga se definen la correlación fenotípica y la ambiental)
- * El modelo lineal es el modelo estadístico utilizado para en mejora genética animal: se ajusta bien a la realidad y es sencillo de aplicar.
- * El análisis de la varianza y de regresión son dos herramientas que nos permiten analizar la variabilidad existente en un conjunto de datos.

2.3. Depresión consanguínea y heterosis

En esta lección vamos a ver:

- qué son depresión consanguínea y heterosis,
- qué relación existe entre ambas,
- cuál es el efecto que tiene la consanguinidad sobre la media de las producciones,

Relación entre depresión consanguínea y heterosis

Es conocido de antiguo que los apareamientos entre individuos emparentados producen una disminución de la fertilidad y una aparición frecuente de hijos con malformaciones. Además, en ciertos caracteres -normalmente relacionados con la reproducción- se produce también una disminución del rendimiento. Veamos los siguientes ejemplos:

a) Influencia de la consanguinidad sobre el peso corporal y la producción lechera en vacuno

Grado de consanguinidad	Peso de los terneros al nacer	Peso de las novillas a 18 meses	Nº de vacas que completaron una lactación como mínimo	Producción de grasa
Sin consanguinidad	100	100	22	100
F: 0,10-0,19	100,1	92,5	15	101,5
0,30-0,49	95,9	89,6	27	93,0
0,50-0,69	93,7	87,3	7	82,6

b) Cambios que experimenta el rendimiento por cada 10% que aumenta el coeficiente de consanguinidad en porcino.

	Camada	Madre de la misma	Efecto combinado
Nº de cerditos al nacer	-0,20	-0,17	-0,33
Nº de cerditos de 21 días	-0,35	-0,31	-0,65
Nº de cerdos de 56 días	-0,38	-0,25	-0,63
Nº de cerdos de 154 días	-0,44	-0,28	-0,72
Peso medio al nacer	0,02	-0,06	-0,03
Peso medio a los 21 días	0,08	-0,11	-0,03
Peso medio a los 56 días	0,03	0,06	0,08
Peso medio a los 154 días	-3,44	-0,13	-3,57

La consanguinidad presenta, sin embargo, algunas ventajas. El cruce de dos poblaciones con consanguinidad elevada, pero no emparentadas entre sí, produce

individuos mejores para los caracteres que precisamente se deprimen con la consanguinidad; es decir, individuos cuya media de rendimientos es más elevada que la media de ambas poblaciones antes de empezar el proceso de apareamiento entre parientes -no necesariamente superior a ambas poblaciones, sino a su media-. Eso ha hecho que se produzcan muchas poblaciones de elevada consanguinidad en plantas, para luego cruzarlas y comercializar el mejor cruce -el maíz híbrido es un buen ejemplo de estos procedimientos-. En animales se ha intentado, pero los resultados han sido decepcionantes debido al fuerte descenso de la fertilidad y la viabilidad cuando se incrementa la consanguinidad. Una mazorca tiene muchos granos, pero un animal doméstico -incluso en el caso de las aves- no tiene tantos hijos como para soportar la caída de fertilidad que se produce al cruzar parientes próximos. Por ejemplo, tres cruces sucesivos entre hermanos completos producen individuos estériles en aves. Hoy en día ya no se usan poblaciones consanguíneas en mejora genética animal.

Una segunda ventaja que tiene la consanguinidad es que favorece la fijación de alelos, lo que puede ser útil cuando se persigue esto, por ejemplo en la generación de "razas puras" de perros. Es lógico que suceda así, puesto que los parientes, al venir de antecesores comunes, es más probable que tengan alelos idénticos que los individuos no emparentados. Los caracteres que configuran el aspecto externo dependen de pocos *loci*, por lo que son más fáciles de fijar; esto es útil cuando se persigue la consecución de animales con unas características morfológicas que se transmitan exactamente de generación en generación -animales de peletería, perros, etc.-.

Una línea pura es una población con todos sus alelos fijados, es decir, homocigota para todos sus genes. Un híbrido es el cruce de dos líneas puras, y es, consecuentemente, heterocigoto para todos sus genes. Por las razones antes expuestas, es imposible obtener líneas puras de animales similares a las líneas puras de las plantas; consecuentemente, es imposible crear híbridos animales como los híbridos de plantas. Ocurre, sin embargo, que las palabras "línea pura" e "híbrido" se usan en producción animal para designar cosas distintas a cuando se usan en producción vegetal, tal como se muestra en la siguiente figura.

Plantas

A b C D e		a B C d E
A b C D e	x	a B C d E
Línea pura		Línea pura
	A b C D e	
	a B C d E	
	Híbrido	

Animales

A b C D e		a B C d E
A B c D E		A B c d e
"línea pura"		"línea pura"
A b c D E	x	a B C d E
uno de los gametos posibles		uno de los gametos posibles
	A b c D E	
	a B C d E	
	"híbrido"	

Ejemplo de las diferencias entre línea pura e híbrido en planta y animales.

Una "línea pura" animal es una población en reproducción cerrada, y un "híbrido" animal es el cruce de dos de esas líneas. Por híbrido también se conoce el cruce entre dos especies, por ejemplo el mulo, cruce de burro y yegua, o caballo y burra. En este caso se habla de híbrido interespecífico.

Una línea pura en plantas tiene fijados todos sus genes; es decir, tiene los cromosomas homólogos iguales, por eso el producto del cruce (el híbrido) es siempre el mismo. Cruzando muchas líneas puras se consigue obtener alguna combinación de alelos interesante, entonces se desechan las otras líneas puras, se venden las que producen esa combinación. Esto no se puede hacer en animales no sólo por la imposibilidad de obtener líneas puras sino por el coste que representa el cruzar muchas líneas entre sí. En aves se intentó hace tiempo y en cerdos también (por los años 40), pero estos programas han sido prácticamente abandonados.

Lo que si es cierto es que con el tiempo en una línea de animales algunos alelos se irán fijando por azar. Es de esperar que los alelos que se fijan en una línea por azar no serán exactamente los mismos que en otra, y por tanto el cruce tendrá más heterocigotos que las líneas puras, con lo que su rendimiento reproductivo será

mayor. Incluso aunque no se fijen, el azar hará que las frecuencias de esos alelos en las dos poblaciones no sean las mismas, lo que también produce más heterocigotos.

Cuanto más tiempo lleven reproduciéndose entre sí cada línea, más heterocigotos tendrá el "híbrido" y más alto será su rendimiento reproductivo. Los ganaderos han evitado cruzar razas entre sí durante muchos años; además, las razas suelen haberse generado en zonas geográficas distintas y no es normal que haya habido cruces entre ellas, por eso suelen utilizarse razas diferentes como "líneas puras" en animales. Sólo cuando una raza tiene rendimientos muy superiores a las demás se evita el cruzarla -puesto que el cruce sería inferior a ella en rendimientos-, y se usan subpoblaciones de esa raza para producir los "híbridos". A estas subpoblaciones se les llama líneas o *estirpes*.

Podemos considerar que heterosis y depresión consanguínea son dos nombres distintos para un mismo fenómeno, sin embargo suelen expresarse de distinta forma. La heterosis se suele medir como la superioridad en las medias productivas del híbrido respecto al valor medio de las líneas puras originales, y se suele expresar en porcentaje. La consanguinidad, como vimos en la lección 1.2, se mide a través del coeficiente de consanguinidad F .

Resumen:

- * Los apareamientos entre individuos emparentados producen una disminución de las producciones. Se habla de depresión consanguínea.
- * El cruce de individuos consanguíneos no relacionados produce un aumento de las producciones. Se habla de heterosis (o vigor híbrido)
- * Heterosis y depresión consanguínea son producto de un mismo fenómeno.

Tema 3: Selección.

En esta lección vamos a ver:

- qué parámetros determinan el progreso genético que podemos alcanzar mediante selección
- cómo predecir la respuesta genética a la selección

3.1.1.- Parámetros de la selección

La selección artificial es una técnica cuya aplicación permite modificar la características genéticas de una población con respecto a uno o varios caracteres, de tal manera que los valores promedio de estos vayan cambiando en el sentido deseado a medida que transcurren las generaciones. La esencia de la selección reside en utilizar como reproductores exclusivamente aquellos individuos de la población cuyas características sean las más favorables en lo que toca al criterio de selección seguido.

La respuesta a la selección esperada, esto es, el cambio temporal de la media de un carácter o de una combinación lineal de varios, puede expresarse en términos anuales como

$$R = i r_{AI} \sqrt{\sigma_a^2} / t$$

Veamos a continuación qué representan los distintos términos incluidos en esta expresión.

Factores de los que depende.

Intensidad de selección (i)

La intensidad de selección es igual a la superioridad en media (tipificada) del conjunto de padres seleccionados sobre la población de su procedencia, con respecto al criterio de selección utilizado. De manera aproximada podemos calcular la intensidad de selección según la expresión (se ajusta bien para presiones de selección no muy extremas):

$$i \approx 0,8 + \log_{10} [(1-p)/p]$$

El porcentaje de animales seleccionados respecto al número total de animales, se conoce como presión de selección (p).

Cuanto menor es p y mayor es la superioridad media de los animales seleccionados respecto a la media de su población. A esa superioridad media en la escala del carácter seleccionado (no tipificado) se le llama diferencial de selección. Trabajar con valores tipificados (referidos a una distribución normal de media 0 y varianza 1) es decir con la intensidad de selección nos permite comparar diferenciales de selección para características con distintos valores medios y variabilidades.

La magnitud de la intensidad de selección oscila entre límites relativamente próximos y así, seleccionando el mejor individuo de cada mil ($p = 0,001$) i resulta ser igual a 3.4, mientras que si se reservan como futuros padres la mejor mitad de la población ($p = 0,5$) el valor correspondiente de i es 0,8.

La proporción de individuos que es posible seleccionar depende de las características biológicas de la especie. El extremo inferior viene determinado en machos por el número mínimo de éstos que es necesario para cubrir la totalidad de las hembras seleccionadas. En hembras el factor limitante es su potencial reproductivo neto, definido como el número de ellas que llega a la madurez sexual por hembra apareada. A título indicativo diremos que en las especies animales domésticas tradicionales los valores medios de i oscilan entre 0,9 (vacuno) y 2,3 (porcino y aviar).

Raramente se selecciona la menor proporción posible puesto que el pequeño número de reproductores resultante llevaría consigo un elevado grado de consanguinidad con el paso de las generaciones y la consiguiente depresión. En la práctica la proporción seleccionada suele fijarse, entre otras consideraciones, por compromiso entre las magnitudes de la respuesta y de la depresión consanguínea esperadas (en el próximo tema se verá el concepto de depresión consanguínea).

Intervalo entre generaciones (t)

El mejorador sólo dispone de una oportunidad por generación para modificar las características genéticas de las poblaciones. Esta se da en el momento en que decide cuáles van a ser los padres de la generación siguiente y de qué manera se van a aparear éstos. Es evidente que si se logra un aumento de la producción por generación de selección, la magnitud de la mejora crecerá a medida que el intervalo de tiempo transcurrido entre generaciones sucesivas disminuya, debido a la mayor depreciación que sufrirá el producto final si se obtiene a un plazo más largo. Por esa razón el interés del mejorador es hacer máxima la respuesta anual. Para ello es necesario definir el intervalo medio de tiempo (en años) transcurridos entre el nacimiento de los padres y el de los hijos.

La consideración del factor tiempo en un programa de selección implica la aparición de un antagonismo entre la duración de una generación y la intensidad de selección posible. Esto es así porque para un número prefijado de individuos seleccionados N , la proporción seleccionada sólo puede disminuir aumentando el número de individuos evaluados de M a $M + S$, y para obtener los S adicionales será necesario un lapso más largo. Por esta razón en cada caso concreto debe llegarse a una solución de compromiso que haga máximo el cociente i/t pero no únicamente i . La selección puede concebirse como un cribado de separar el grano de la paja durante un intervalo de tiempo fijo. Nos interesa tanto la velocidad de cribado como el número de la criba. Muchas veces ocurre que el procedimiento óptimo es el que lleva consigo más cribados por unidad de tiempo, a costa de que cada uno de ellos sea más imperfecto de lo que ocurriría operando más lenta y cuidadosamente; esto es equivalente a sacrificar parte de la presión de selección para reducir el intervalo entre generaciones. La razón es bastante obvia pues, como se ha dicho antes, el mejorador actúa una sola vez por generación y mientras menor sea la duración de ésta más veces intervendrá a lo largo del tiempo. En especies domésticas tradicionales el intervalo entre generaciones oscila entre un máximo de unos nueve años en vacuno de leche y un mínimo de poco más de un año en aves y cerdos.

Así, por ejemplo, en las siguientes situaciones:

	Cerdos	Ovinos	Bovinos
Edad al primer parto	1 año	1 año	2 años
Intervalo entre partos	6 meses	1 año	1 año
Nº de hijas por parto	4	1	0.5

la intensidad de selección, el intervalo generacional y su cociente serán:

	Cerdos	Ovinos	Bovinos
presión de selección (p)	25%	100%	0%
Intensidad de selección (i)	1.65	0.8	0
Intervalo generacional (t)	1.3	1.5	2.5
i/t	1.3	0.5	0

Variación genética aditiva (σ^2_a)

Es evidente que la selección no tendrá efecto si el rasgo seleccionado no presenta variación genética en la población considerada y, en contra de lo que suele suponerse, no todos los caracteres productivos poseen esta condición en grado apreciable. En otros casos la varianza aditiva puede ser de pequeña magnitud, aun cuando la heredabilidad del carácter sea alta (tal como se vio en el tema 4).

Precisión (r_{AI})

La selección artificial es, en esencia, un proceso de rastreo de los mejores genotipos presentes en la población objeto de mejora, utilizando un determinado criterio como guía. Para que un programa de selección tenga éxito es imprescindible que exista una correlación (r_{AI}) entre el criterio (I) utilizado y el valor mejorante (A) del individuo que se selecciona con respecto al atributo que se trata de mejorar. Esta correlación se conoce como precisión del método de selección.

En el caso más simple (selección individual o masal) ese criterio no es otra cosa que el valor fenotípico individual del carácter seleccionado (P) y la correlación r_{AI} es igual a la raíz cuadrada de la heredabilidad del carácter ($r_{AI} = h$):

$$r_{AI} = \frac{\text{Cov}(A,I)}{\sigma_A \cdot \sigma_I} = \frac{\text{Cov}(A,P)}{\sigma_A \cdot \sigma_p} = \frac{\text{Cov}(A,A+E)}{\sigma_A \cdot \sigma_p} = \frac{\text{Cov}(A,A)}{\sigma_A \cdot \sigma_p} = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_A \cdot \sigma_{pl}} = \frac{\sigma_A}{\sigma_{pl}} = \sqrt{h^2} = h$$

En otras situaciones más complejas se hace uso del conocimiento de la estructura genealógica de la población, y el criterio incluye, además del valor fenotípico del individuo, la información sobre su valor mejorante contenida en los valores fenotípicos de sus parientes. Por tanto el valor de r_{AI} será función, además de la heredabilidad, del grado de parentesco $2r_{xy}$ ya mencionado anteriormente ($2r_{xy} = 1/2$ si se trata de familias de hermanos y $2r_{xy} = 1/4$ si lo son de medios hermanos), del número de individuos por familia (n) supuesto igual en todas ellas, y del parecido fenotípico entre ellos. Más adelante se verán algunos aspectos relacionados con la precisión, pero de momento podemos señalar algunas ideas importantes:

- cuanto mayor sea la h^2 , mayor será la precisión. El caso extremo es que $h^2 = 1$, pues ese caso implica que todo lo que observamos se debe a causas genéticas de tipo aditivo, de forma que la precisión será 1.

- cuanto más información familiar conozcamos, mayor será la precisión dada una determinada h^2 . En relación con esto, cuanto menor sea la h^2 la aportación de la información familiar al aumento de la precisión es mayor.

Respuesta correlacionada

La segregación de unos mismos genes puede ser responsable de la variación genética de varios caracteres, al menos en parte. Por tanto la selección de uno de ellos (1) no sólo hará cambiar su media sino también la de aquellos otros (2) genéticamente correlacionados con él. Los cambios experimentados por la media de caracteres que no han sido seleccionados directamente reciben el nombre de respuesta correlacionada (RC). El valor esperado de respuesta correlacionada en un carácter 2 (RC2) al seleccionar un carácter 1 genéticamente correlacionado, viene dado por la expresión siguiente (en el caso de que la selección se haga en base al valor fenotípico de cada animal para el carácter 1):

$$RC_2 = i r_{g12} \sqrt{h^2_1 h^2_2 \sigma^2_{p2}}$$

donde: i es la intensidad de selección para el carácter 1, r_{g12} es la correlación genética entre ambos caracteres, h^2_1 y h^2_2 son sus heredabilidades y σ^2_{p2} es la varianza fenotípica del carácter que no es objeto de selección.

Evidentemente, la respuesta correlacionada sólo existirá si la correlación genética (r_{g12}) entre ese carácter y el seleccionado directamente es distinta de cero. Por otra parte, su magnitud dependerá de la de la correlación y, si ésta es baja, la respuesta correlacionada será despreciable en la práctica, al menos a corto plazo.

3.1.2.- Ejemplos de predicción de la respuesta genética

En base a la fórmula anteriormente vista:

$$R = i r_{AI} \sqrt{\sigma_a^2} / t$$

podemos predecir la respuesta genética esperada en distintas situaciones.

Para ello, cuando seleccionamos machos y hembras, tendremos que calcular la respuesta obtenida en cada una de esas vías para luego poder calcular la respuesta media:

$$R = (R_h + R_m) / 2$$

y también calcular el intervalo generacional medio:

$$t = (t_h + t_m) / 2$$

En ese caso, debe tenerse en cuenta que la respuesta conjunta vía macho y vía hembra no es la semisuma de las respuestas obtenidas por cada vía, sino

$$R = (R_h + R_m) / (t_h + t_m) \neq (1/2) [(R_h/t_h) + (R_m/t_m)]$$

EJEMPLO 1

En una piara de 100 cerdas la selección se realiza así: Las cerdas son elegidas según el número de lechones nacidos vivos en su primera camada. Se retienen en cada generación 20 cerdas, que contribuyen a formar el capital animal de la generación siguiente.

De los 5 cerdos existentes en la explotación se eligen al azar 2 para formar la siguiente generación, pero al no disponer de datos para ese carácter, la elección se hace en función de su fertilidad.

Calcular el progreso genético por generación y año, para el número de lechones nacidos vivos.

Nota: la heredabilidad es 0.12 ; la desviación típica fenotípica 2.5 lechones; el intervalo generacional de 1.5 años en hembras, y la correlación genética entre el tamaño de camada y la fertilidad se asume que es nula.

<p>100 hembras -----> 20 hembras p=20%</p>	
<p>5 machos -----> 2 machos p=40%</p>	
<p>p=0.2 => i=1.40 $r_{IA}=(h^2)^{1/2} = 0.35$ $\sigma_a=(h^2 \cdot \sigma^2_p)^{1/2} = 0.86$ $R_h = 0.42$</p>	<p>p= 0.4 => i=0.97 $r_{IA}=0$ $\sigma_a=(h^2 \cdot \sigma^2_p)^{1/2} = 0.86$ $R_m = 0$</p>
<p> ----- </p>	<p> ----- </p>
<p>Progreso por generación:</p>	<p>$R = (0.42 + 0) / 2 = 0.21$ lechones/generación</p>
<p>Intervalo generacional:</p>	<p>t = 1.5 años/generación</p>
<p>Progreso por año:</p>	<p>$R/t = 0.21 / 1.5 = 0.14$ lechones/año</p>

EJEMPLO 2

Para mejorar la ganancia media diaria de peso en una población de bovinos de carne (heredabilidad 0.30, desviación típica fenotípica 800 g.) se escoge el 80% mejor de las vacas como madres y el 20 % mejor de los toros como padres, ambos en función de su propia ganancia media diaria de peso

Calcular una estima del progreso genético por generación y año, para la ganancia media diaria de peso.

Nota: los toros tienen su primer descendiente a los 3 años y dejan hijos durante tres años y las vacas tienen su primer parto a los 2.5 años y producen 5 partos

Hembras

Machos

$$p=0.8 \Rightarrow i=0.20$$

$$r_{IA}=(h^2)^{1/2} = 0.55$$

$$\sigma_a=(h^2 \cdot \sigma^2_p)^{1/2} = 438.2$$

$$R_h = 48.2$$

$$p=0.2 \Rightarrow$$

$$i=1.40$$

$$r_{IA}=(h^2)^{1/2} = 0.55$$

$$\sigma_a=(h^2 \cdot \sigma^2_p)^{1/2} = 438.2$$

$$R_m = 337.4$$



Progreso por generación:

$$R = (48.2 + 337.4) / 2 = 192.8 \text{ gramos/generación}$$

Intervalo generacional:

$$t = (t_h + t_m) / 2$$

$$t_m = 3 + 4 / 2 = 5 \text{ años/generación}$$

(primer hijo a los 3 años, último hijo a los 6 años=> edad media 4.5 años)

$$t_h = 2.5 + 4 / 2 = 4.5 \text{ años/generación}$$

(primer hijo a los 2.5 años, último hijo a los 6.5 años=> edad media 4.5 años)

$$t = 4.75 \text{ años/generación}$$

Progreso por año:

$$R/t = 192.8 / 4.75 = 40.6 \text{ gramos/año}$$

Resumen:

- * El progreso genético que se puede alcanzar por selección depende de:
 - ** el porcentaje de animales seleccionados respecto al número total de animales,
 - ** el tiempo que transcurre entre una generación de animales y la siguiente,
 - ** el grado de variabilidad genética que exista entre los animales y
 - ** la precisión con que podamos ordenar los animales en función de sus características genéticas con el objeto de escoger los mejores.

- * El porcentaje de animales seleccionados respecto al número total de animales, se conoce como presión de selección (p), y está relacionado con la superioridad media que los animales seleccionados van a tener respecto a la media de su población. A esa superioridad media se le llama diferencial de selección. Al diferencial de selección tipificado (es decir referido a una distribución normal de media 0 y varianza 1) se le llama intensidad de selección.

- * El tiempo que transcurre entre una generación de animales y la siguiente, se conoce como intervalo entre generaciones (t), y nos permite ver el tiempo medio que transcurre hasta que el cambio genético que produce la selección alcanza a los hijos.

- * Cuantos más descendientes deja un padre, mayor será la cantidad de animales entre los que podremos escoger su sustituto, aumentando la intensidad de selección. No obstante, también aumenta el tiempo medio que transcurre entre la generación de padres y la de hijos, de modo que la respuesta genética a la selección no tiene por que aumentar.

- * La variabilidad genética de una población indica las diferencias genéticas que existen entre sus animales. Si existe poca variabilidad, la diferencia entre los animales seleccionados y el total de la población será pequeña, y por tanto también será pequeña la respuesta genética.

- * La precisión con que podamos ordenar los animales en función de sus características genéticas está relacionada con la heredabilidad del carácter para el cual seleccionamos. Si la h^2 es pequeña quiere decir que un porcentaje bajo de las diferencias que observamos (en el fenotipo) son de origen genético, de modo que la ordenación que hagamos tendrá poco que ver con el valor genético de tipo aditivo de los animales. En ese caso la selección será poco efectiva.

- * En general, esa precisión la podemos calcular mediante el coeficiente de correlación entre el criterio que utilizemos para ordenar los animales y su verdadero valor genético.

Tema 4: Cruzamiento

4.1. Interés del cruzamiento: heterosis y complementariedad.

4.2. Sistemas de cruzamiento: sistemas estáticos, sistemas rotativos y líneas sintéticas.

En esta lección vamos a ver:

- por qué interesa cruzar poblaciones genéticamente diferenciadas
- cómo calcular el grado de heterosis que se expresa en un cruzamiento entre animales de dos poblaciones genéticamente diferenciadas
- cuáles son los sistemas habituales de cruzamiento en poblaciones animales

4.1. Interés del cruzamiento

4.1.1.- Heterosis y complementariedad

En la producción animal es frecuente utilizar animales cruzados. La utilización de animales cruzados permite aprovechar ciertas ventajas productivas.

El objetivo del cruzamiento es aprovechar algunos efectos genéticos no sumables denominados heterosis y complementariedad. Estos efectos no se manifiestan en animales de línea pura y sí lo hacen en los animales obtenidos de un cruce entre líneas.

El fenómeno de heterosis es más patente cuanto más distanciados genéticamente estén los animales que se cruzan y en caracteres con baja heredabilidad. Los animales cruzados (llamados híbridos) presentan una mejoría en las características reproductivas y una mejor adaptación a diferentes medios. La heterosis es el fenómeno inverso a la depresión consanguínea: cruzar animales muy familiares implica una reducción en los rendimientos, y por tanto, cruzar animales genéticamente distantes, implica un aumento en los rendimientos. Así, por ejemplo, la prolificidad de una determinada línea de cerdos Landrace era de 9.95, y la de otra línea de Large White de 10.34. El cruce de ambas líneas para dar una híbrida Landrace x Large White, debería tener una prolificidad de $(9.95 + 10.34)/2 = 10.15$, sin embargo su valor fue superior: 10.24

El fenómeno de complementariedad intenta reunir en un animal los mejores rendimientos en todos los caracteres. Es difícil tener un reproductor que sea muy bueno para todo lo que nos interesa. Así, por ejemplo, sabemos que una hembra Large White es muy buena por su velocidad de crecimiento, y que un macho Pietrain es muy bueno por su bajo contenido en grasa. Su cruce nos dará un animal que será medianamente bueno para ambas cosas, pero superior en el conjunto de las dos que cualquier otro animal de raza pura. Lo que tiene uno de los padres complementa lo que tiene el otro.

Se puede pensar en otras razones para hacer cruzamientos entre poblaciones. Entre ellas cabe destacar el aumentar la diversidad genética de una población (sería el caso por ejemplo de crear una línea sintética), o el utilizar la existencia de diferencias genéticas entre poblaciones para aumentar el nivel genético de una de ellas (sería el caso de realizar cruzamientos con animales importados de poblaciones genéticamente superiores).

Cuando se habla de heterosis, se puede pensar en el aumento de producciones que se presenta por el hecho de que el animal productor es un "híbrido", en cuyo caso se habla de heterosis individual, o en el aumento de producciones que se presenta porque su madre o padre son "híbridos" en cuyo caso se habla de heterosis materna y paterna respectivamente. De la misma forma nos podríamos referir a otros ascendientes como los abuelos, aunque la existencia de esos tipos de heterosis es menos frecuente. La heterosis materna la podemos entender si pensamos por ejemplo en la influencia que puede tener la lactación sobre el crecimiento de un animal. Si su madre es "híbrida", la producción de leche podría verse positivamente afectada de modo que por el hecho de ser "híbrida" es posible que sus hijos manifiesten una mejora del crecimiento. En ese caso deberíamos hablar de heterosis materna. La heterosis paterna es menos frecuente por la menor relación ambiental existente entre padres e hijos.

El grado de heterosis individual que se manifiesta en el cruzamiento de dos poblaciones (A y B) se suele calcular como la media del valor de los descendientes de los dos cruces recíprocos respecto a la media de las dos poblaciones cruzadas:

$$\text{Heterosis} = \frac{(\bar{x}_{AB} + \bar{x}_{BA}) - (\bar{x}_A + \bar{x}_B)}{(\bar{x}_A + \bar{x}_B)}$$

Habitualmente el grado de heterosis se expresa en porcentaje.

Veamos un ejemplo:

Un estudio sobre los cruces de dos razas de vacuno de carnes, Angus (A) y Hereford (H) ha dado los siguientes resultados:

Cruce	% de hembras fecundadas	% de terneros destetados/hembra	Peso al destete	Ganancia media diaria de peso
H x H	71.2	77.8	198	0.96
A x A	67.1	81.9	207	0.90
H x A ; A x H	69.2	84.0	215	0.97
H x HA ; H x AH	77.3	89.4	241	1.05

Los % de heterosis individual son:

Cruce	% de hembras fecundadas	% de terneros destetados/hem	Peso al destete	Ganancia media diaria de
-------	-------------------------	------------------------------	-----------------	--------------------------

		bra		peso
H x A ; A x H	0.07	5.20 (*)	6.17	4.30
H x HA ; H x AH	0.04	2.60	3.09	2.15

Los % de heterosis materna son:

Cruce	% de hembras fecundadas	% de terneros destetados/hembra	Peso al destete	Ganancia media diaria de peso
H x HA ; H x AH	10.03	7.91 (**)	0.55	0.15

Para entender de donde salen esos valores veamos como ejemplo los señalados:

$$(*) \{ [(HxA + AxH)/2 - (HxH + AxH)/2] / (HxH + AxH)/2 \} \cdot 100 =$$

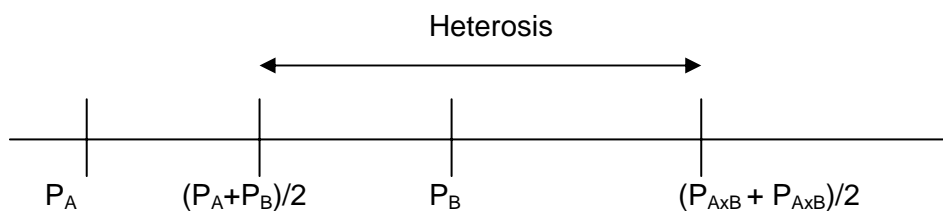
$$= \{ [(84+84)/2 - (77.8+81.9)/2] / (77.8+81.9)/2 \} \cdot 100 = 5.20$$

$$(**) \{ \{ [(HxHA + HxAH)/2 - (HxH + (HxA + AH)/2) / 2] / (HxH + (HxA + AH)/2) / 2 \} - \text{Heterosis individual del cruce HxHA ; HxAH} \} 100 =$$

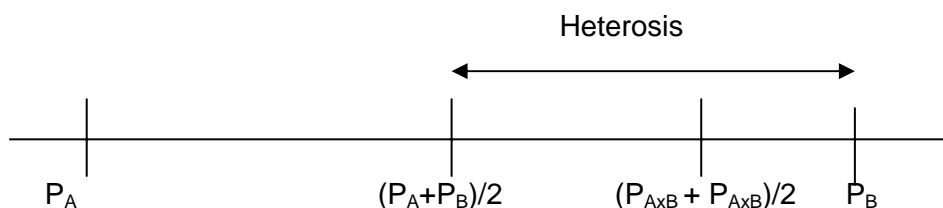
$$= \{ \{ [(89.4+89.4)/2 - (77.8+(84+84)/2)/2] / [(77.8+(84+84)/2)/2] \} - 2.6 \} \cdot 100 = 5.20$$

Una falsa idea que a veces se tiene en relación a la heterosis es pensar que si existe heterosis siempre interesa hacer cruzamiento. Eso no es así tal como podemos ver gráficamente al comparar las producciones de 2 poblaciones A y B y la producción media de los cruces, en dos situaciones distintas:

(a)



(b)



En ambas situaciones existe una importante heterosis, pero sólo en el caso (a) tiene sentido explotar animales cruzados, pues en el caso (b) las producciones de una de las poblaciones originales son superiores a la de los animales cruzados.

4.2. Sistemas de cruzamiento

Los cruzamientos se pueden organizar de diversa forma para conseguir un elevado grado de heterosis y una buena complementariedad de caracteres, al menor coste posible. Hacer cruzamientos implicar mantener varias líneas de animales simultáneamente, por lo que los costes de producción de híbridos pueden ser prohibitivos.

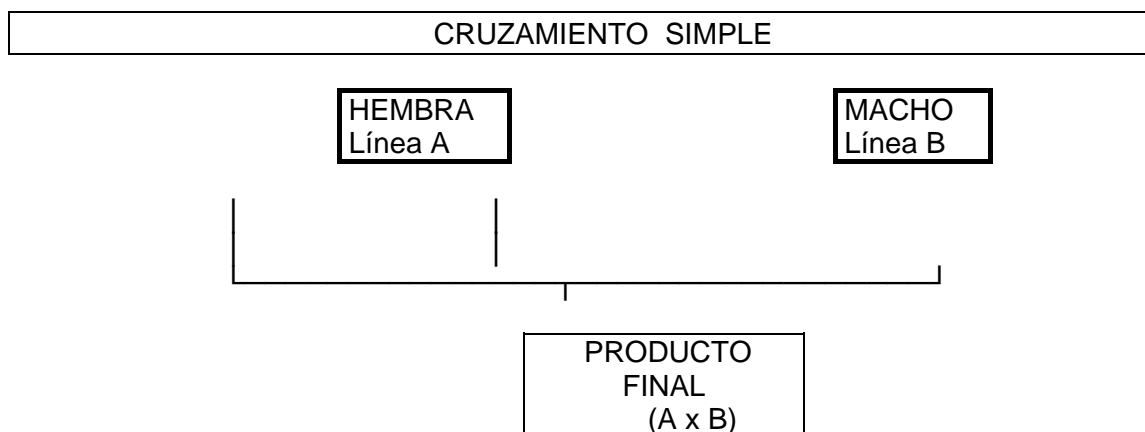
Existen dos tipos fundamentales de cruzamientos. Por una parte los cruzamientos *estáticos*, en los que los híbridos finales producidos son animales comerciales, con la misma composición genética y que no participan en la creación de nuevos híbridos. Estos cruzamientos son costosos por que como indicábamos implican necesariamente el mantener distintas poblaciones de forma independiente. Por otra parte, y con la intención de reducir costes de producción existen los cruzamientos *rotativos*, en los que sólo es necesario mantener una población, y consisten en la utilización de los propios híbridos obtenidos como hembras de reposición, es decir como madres de futuros híbridos, controlando la participación de cada una de las líneas a través de una minuciosa gestión de apareamientos.

Veamos las ventajas, los inconvenientes y los casos más habituales de estos tipos de cruzamientos:

4.2.1.- Sistemas estáticos

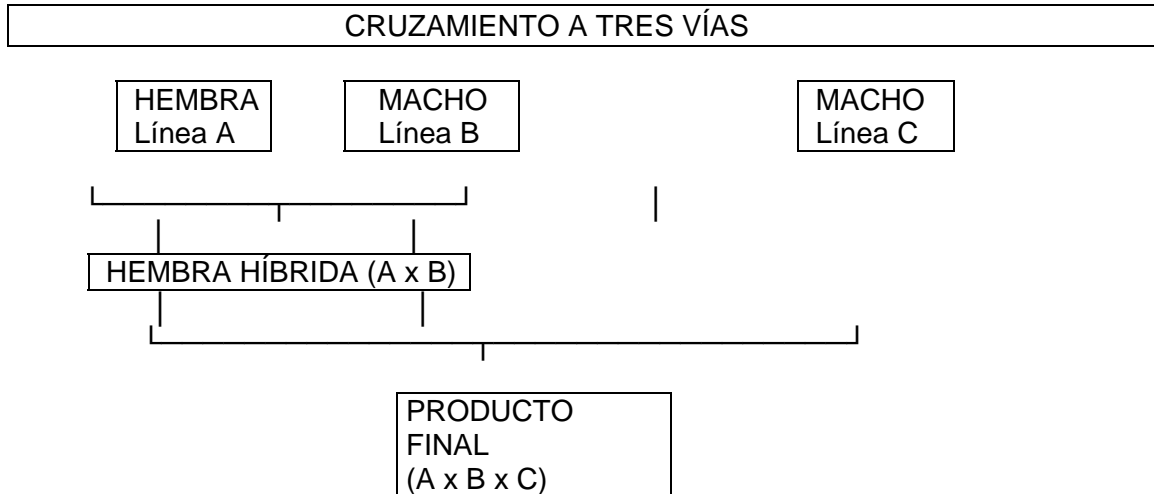
De entre estos cruzamientos, los más utilizados son: el simple, el de tres vías, el de cuatro vías y el retrocruzamiento.

En el cruzamiento simple sólo se aprovechan las ventajas del cruce en el producto final:



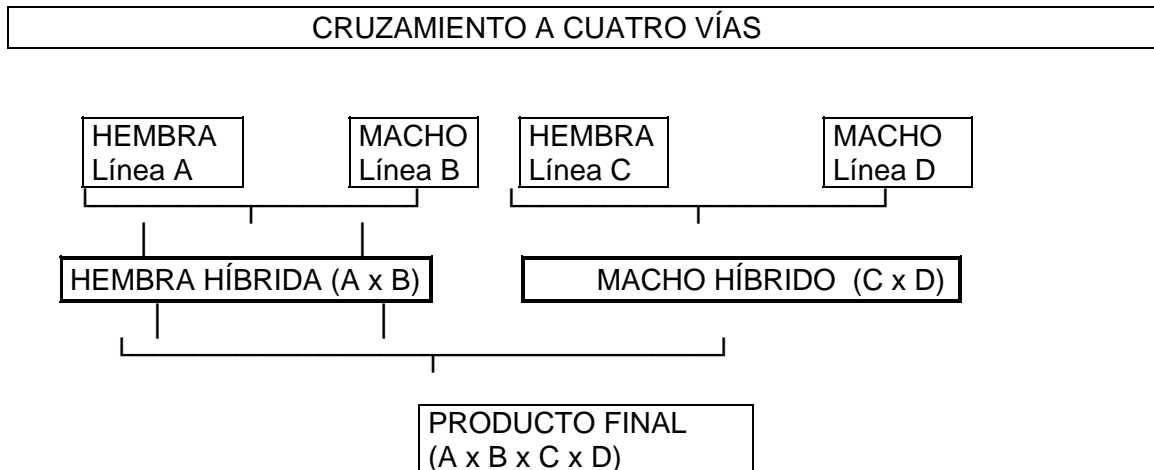
En el producto final así obtenido la heterosis es máxima, pues su composición genética es 1/2 línea A, 1/2 línea B. A los animales producto de un cruce simple se les conoce como F₁ (el resultado del cruce de un animal F₁ con cualquier otro animal se conoce como F₂).

En el cruzamiento a tres vías, también se aprovecha la ventaja de tener una madre híbrida:



En este caso, la heterosis es máxima no sólo en el producto final (1/4 línea A, 1/4 línea B, 1/2 línea C), sino también en la madre (1/2 línea A, 1/2 línea B). No obstante, debido a la segregación mendeliana, las variaciones en el producto final serán mayores que en el producto final del cruce anterior, por lo que los animales obtenidos serán menos homogéneos.

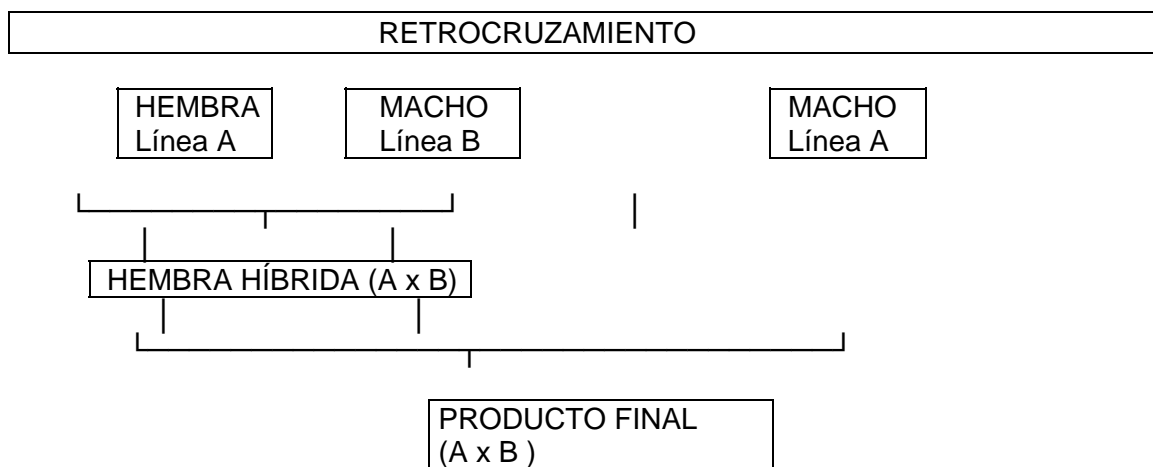
En el cruzamiento a cuatro vías se aprovechan las ventajas, tanto en las madres, como en los padres como el animal terminal:



En este caso, la heterosis es máxima no sólo en el producto final (1/4 línea A, 1/4 línea B, 1/4 línea C, 1/4 línea D), y la madre (1/2 línea A, 1/2 línea B), sino también en el padre (1/2 línea C, 1/2 línea D). En este caso, los animales obtenidos serán aún menos homogéneos.

Pensar en cruzamientos a más vías implicaría aprovechar ventajas en los abuelos, y ello difícilmente puede ser rentable en las especies domésticas. De hecho el cruzamiento a cuatro vías sólo se puede considerar habitual en gallinas, pese a que en porcino haya empezado a utilizarse.

El retrocruzamiento no es más que un caso particular de cruce a tres vías, en el que sólo participan dos razas, cruzándose la hembra F₁ con un macho de alguna de las líneas parentales:



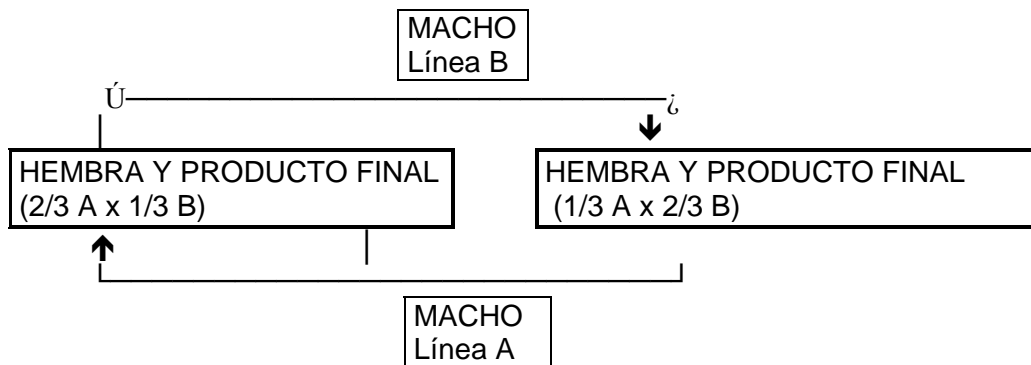
En este cruce la heterosis es máxima en la madre del producto final (1/2 línea A, 1/2 línea B), pero no en el producto final (3/4 línea A, 1/4 línea B), en el que es sólo un 50% del máximo. Esto hace que este cruce sólo se utilice cuando no se dispone de una tercera línea y el hecho de trabajar con madres híbridas compense no aprovechar el máximo de heterosis en el producto final (porque sino, compensaría más un cruce simple). De todos modos, hay que indicar que la ventaja fundamental de este cruce, no es aprovechar la heterosis, sino que se utiliza para poder fijar la característica de una línea en otra línea que no la presenta, es lo que se conoce como *introgresión*. Podemos ver un ejemplo: supongamos que tenemos una raza de vacuno con cuernos que es gran productora de leche (A), y otra que es pésima productora pero que no presenta cuernos (B). Supongamos que el carácter mocho (ausencia de cuernos) estuviese regido por un alelo dominante (MM), frente al carácter cuernos, regido por un alelo recesivo (mm). Los animales F₁ serán Mm, luego no presentarán cuernos, aunque serán peores productores de leche. Si seguimos haciendo retrocruces (con la raza A), podremos ir aumentando la media genética para producción de leche, manteniendo la ausencia de cuernos, es decir que tras infinitos retrocruces podríamos llegar a tener una raza A con la misma composición genética que al principio, excepto para el gen cuernos, para el cual habríamos fijado el alelo M. Fácilmente podemos ver que los procesos de introgresión, son costosos, por una parte por el elevado número de generaciones que se ve implicado, y por otra porque durante ese tiempo estamos produciendo menos de lo que en realidad podríamos producir.

4.2.2.- Sistemas rotativos

Como ya se ha indicado los cruzamientos rotativos persiguen tener que mantener menos líneas, evitándose así el coste que ello representa básicamente desde un punto de vista económico. No obstante, la organización a nivel de explotación va a ser más compleja.

Hay tres tipos básicos de cruzamientos rotativos: rotativo a dos vías (o alternativo); rotativo a tres vías y rotativo estático terminal.

El rotativo a dos vías se basa en:

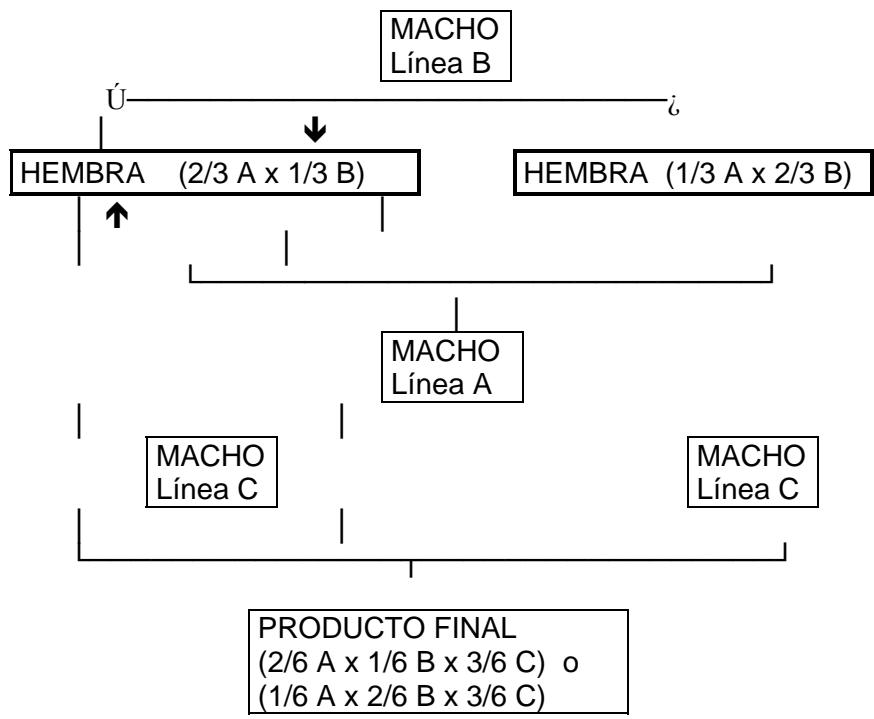


La composición genética señalada no se alcanza en la primera generación, sino que en realidad, sólo se alcanza tras infinitos cruces rotativos. No obstante, tras unas 7 generaciones, la composición se aproxima mucho a la alternancia $(2/3 A \times 1/3 B)$, $(1/3 A \times 2/3 B)$.

Este cruzamiento tiene un doble interés: por una parte se aprovecha que todos los animales presentan $2/3$ de la heterosis máxima, y por otra que las hembras de reposición pertenecen a la misma población que los animales finales. Esto es lo que hace que el control de generaciones y apareamientos tenga que gestionarse más delicadamente. Como principal desventaja de un esquema basado en este cruzamiento frente a los estáticos, es al margen de no aprovechar al máximo la heterosis, la dependencia exterior existente de animales puros (A y B), que el propio esquema no produce (pues sino este cruce pierde sentido).

El rotativo a tres vías no es más que una extensión del de dos vías a tener tres líneas en vez de dos, de forma que la alternancia se produce entre tres tipos de animales $(4/7 A \times 2/7 B \times 1/7 C)$; $(2/7 A \times 1/7 B \times 4/7 C)$; $(1/7 A \times 4/7 B \times 2/7 C)$. En este caso, tanto las ventajas como los inconvenientes son los mismos que en el caso anterior pero acentuados. Posiblemente es el rotativo más utilizado.

El rotativo estático terminal, es una adaptación del rotativo de dos vías a la producción de un animal final diferenciado:



La ventaja de este cruce es aprovechar al máximo la heterosis (el producto final es una pseudo F₁), pero la gran desventaja es que el manejo se complica excesivamente.

En realidad, ningún cruzamiento rotativo es masivamente utilizado en contra de lo que sucede con los cruzamientos estáticos, que se usan de forma habitual en las especies prolíficas.

4.2.3.- Líneas sintéticas (Adaptado de Piedrafita, 1986).

Generalmente se desarrolla una nueva raza cuando se considera que las razas existentes no poseen la combinación óptima de caracteres para un determinado ambiente. El desarrollo de una nueva raza requiere predecir, a partir de la información que se tiene de las razas puras o por intuición, las razas así como las proporciones de genes que deben aportar a la nueva población. Una vez hecho el cruzamiento, se convierte la descendencia en una población cerrada que posteriormente se somete a selección en el sentido deseado: caracteres morfológicos, producciones y adaptación al sistema productivo en el que van a vivir. A modo de ejemplo pueden citarse las siguientes :

RAZA SINTÉTICA	RAZAS ORIGINALES
Maine Anjou	Durham x Mancelle
Normanda	Durham x poblaciones locales
Santa Gertrudis	Brahman x Durham

Ile de France
Columbia
Corriedale
Targhee
F.S.L.
Lacombe

Dishley x Merino
Lincoln x Rambouillet
Merino x Lincoln
Rambouillet x Corriedale x Lincoln
Frisona x Sarda x Lacaune
Berkshire x Chester x Landrace danés

Existen diversos aspectos potencialmente negativos en las líneas sintéticas. Cuando la población cerrada se aparee entre sí se perderá una proporción de la heterosis inicial. En general, si N razas contribuyen en igual medida a la fundación de una población de la que se ha formado una nueva raza, en posteriores generaciones de apareamiento se perderá aproximadamente 1/N de la heterosis inicial. Por otra parte, dado el coste que supone formar una línea sintética, normalmente se forman con pocos machos y/o hembras por lo que se originará depresión consanguínea en algunos caracteres.

En contrapartida de estos efectos negativos, pueden crearse también nuevas combinaciones favorables que no existieran en ninguna de las razas paternas. En cualquier caso se crea nueva variabilidad genética, que en principio deberá aumentar la heredabilidad, aunque no se tienen estimaciones fiables de esta última que lo confirmen. Por otra parte, es posible que el progreso genético dependiente de las nuevas combinaciones génicas y de la nueva variabilidad-, pueda compensar los efectos desfavorables de la pérdida de heterosis y depresión endogámica. No obstante no existen pruebas experimentales concluyentes acerca de la magnitud de estos efectos en las poblaciones de ganado.

Resumen:

- * El principal interés de cruzar animales de poblaciones genéticamente diferenciadas es aprovechar la heterosis que se produce, y complementar características de interés económico.
- * La heterosis puede expresarse directamente en los hijos de los animales que se cruzan (se habla de heterosis individual o directa) o en descendientes más lejanos (se habla de heterosis materna, paterna, de abuelos, ...)
- * La heterosis individual (que habitualmente se expresa en %) se puede calcular como la media del valor de los descendientes de los dos cruces recíprocos respecto a la media de las dos poblaciones cruzadas:

$$\text{Heterosis} = \frac{(\bar{X}_{AB} + \bar{X}_{BA}) - (\bar{X}_A + \bar{X}_B)}{(\bar{X}_A + \bar{X}_B)}$$

- * La existencia de heterosis no asegura el interés de los cruzamientos, pues puede suceder que los animales de una de las poblaciones cruzadas sean claramente superiores a los "híbridos" obtenidos.

* Los cruzamientos pueden ser estáticos (se mantienen poblaciones separadas) o rotativos (la población de hembras mantenida es una población de animales "híbridos").

* En los estáticos la heterosis que se presenta es mayor, pero el coste económico de mantener más poblaciones también lo es.

* Los sistemas de cruzamiento más habituales son los estáticos a 2, 3 o 4 vías.