

Genética Cuantitativa

Basado en la traducción de:

<http://www.ndsu.nodak.edu/instruct/mcclean/plsc431/qgen>

y en el libro: Genetics, Hartl D. and Jones E.

(<http://www.jbpub.com/genetics/>) capítulo 18 "The Genetic Basis of Complex inheritance"



- ◆ [Descripción de los caracteres cuantitativos](#)
- ◆ [Efectos genéticos y ambientales](#)
- ◆ [Estadística de los caracteres cuantitativos](#)
- ◆ [Componentes de la varianza](#)
- ◆ [QTLs](#)
- ◆ [Heredabilidad](#)
- ◆ [Estimación del fenotipo de la descendencia](#)
- ◆ [Predicción de la respuesta a la selección](#)
- ◆ [Selección artificial por períodos prolongados](#)
- ◆ [Problemas resueltos](#)
- ◆ [Preguntas de Repaso](#)
- ◆ [Algunos ejercicios](#)
- ◆ [Links](#)

◆ Descripción de los caracteres cuantitativos

Todos los caracteres que se han estudiado en Genética Mendeliana caen dentro de clases bien distintas o discretas (semillas arrugadas o lisas, plantas altas o enanas, flores blancas o violetas). Estas clases pueden utilizarse para predecir el genotipo de los individuos. Por ejemplo si cruzamos una planta de arveja alta con plantas enanas y observamos la F_1 conocemos el genotipo de las plantas enanas y podemos dar un genotipo general para las plantas altas. Además si conocemos el genotipo podemos predecir el fenotipo de la planta. Este tipo de caracteres se denominan discontinuos.

Otro tipo de características no pueden clasificarse en clases discretas. Cuando se analiza una población segregante se encuentra una distribución continua de los fenotipos. Un ejemplo es el largo de la mazorca del maíz. El maíz dulce negro mejicano tiene mazorcas cortas mientras el maíz para "palomitas" o de "pororó" tiene mazorcas largas. Cuando se cruzan estas dos líneas endocriadas, el largo de la mazorca de la F_1 es intermedio entre los dos padres. Cuando se deja que la F_1 se cruce entre sí, la distribución del largo de mazorca de la F_2 varía entre tan cortas como las del maíz dulce y tan largas como las del maíz para pororó. La distribución se asemeja a la curva en forma de campana adoptada en una distribución normal. Este tipo de características se denomina **caracteres continuos** y no pueden analizarse de la misma manera que los caracteres discontinuos. Como los caracteres continuos a menudo se pueden medir y se les da un valor cuantitativo, se puede referir a ellos como **caracteres cuantitativos** y al área de la genética que estudia este modo de herencia como **Genética Cuantitativa**.

Otros caracteres que se pueden estudiar como cuantitativos son los métricos. El fenotipo de estos caracteres se determina contando, tal como los surcos que forman las impresiones digitales, el número de granos en una mazorca, el número de huevos puestos por una gallina en un tiempo

dato, el número de cerdas en el abdomen de una mosca, y el número de cachorros en una camada (de perros).

También existen caracteres que poseen dos o unos pocos fenotipos pero que su herencia está determinada por los efectos de genes múltiples influenciados por el ambiente. Ejemplos de estos caracteres "con umbrales" son: mellizos en el ganado bovino o partenogénesis en los pavos. En los caracteres con umbrales cada organismo tiene un riesgo subyacente o posibilidad de expresar el carácter. Esta potencialidad no se puede observar pero si es suficientemente alta se expresa (un embarazo resulta en mellizos) de lo contrario el carácter no se expresa (un embarazo resulta en un solo descendiente).

Muchas características agronómicas tales como rendimiento de la cosecha, ganancia de peso en animales, cantidad de grasa en la carne, son características cuantitativas y la primera investigación realizada en el modo de herencia de estos caracteres fue llevada a cabo por genetistas agrícolas. Muchas características humanas, tales como el coeficiente intelectual (IQ), la capacidad de aprender y la presión sanguínea, son caracteres cuantitativos. Estos caracteres están controlados por genes múltiples, y cada par de ellos segrega de acuerdo a las leyes de Mendel. Estos caracteres además pueden estar influenciados por factores ambientales en grado variable. Los factores ambientales incluyen efectos de la nutrición en la ganancia de peso en animales, y efectos de los fertilizantes y el riego en la densidad y rendimiento de las plantas cultivadas

Los siguientes son otros caracteres cuantitativos que nos ocupan en la vida diaria:

- Resistencia a algunas enfermedades de las plantas
- Producción de leche por vaca
- Peso del vellón por oveja
- Tamaño de camada para cerdos
- Crecimiento de los niños
- Peso de los adultos
- Cantidad de colesterol en el suero
- Longevidad

Aquí se muestra una imagen que ejemplifica claramente algunos caracteres cuantitativos en especies de plantas:



Se puede observar la variación para el diámetro floral, el número de partes florales y el color de la flor. Cada característica está controlada por un número de genes y es un carácter cuantitativo. Estas características también se conocen con el nombre de caracteres complejos o multifactoriales debido a los múltiples factores genéticos y ambientales implicados en su expresión y se dice que presentan una herencia compleja.

■ Efectos genéticos y ambientales sobre los caracteres cuantitativos

Hemos visto en el estudio de la Genética Mendeliana que si se conocen las interacciones alélicas para un gen en particular, se puede utilizar el genotipo para predecir el fenotipo. Si una característica está controlada por un solo gen tenemos tres genotipos posibles AA, Aa y aa y dependiendo de las interacciones alélicas (dominancia o dominancia incompleta) podemos tener dos o tres fenotipos. A medida que aumenta el número de genes que controlan una característica es posible un número cada vez mayor de genotipos.

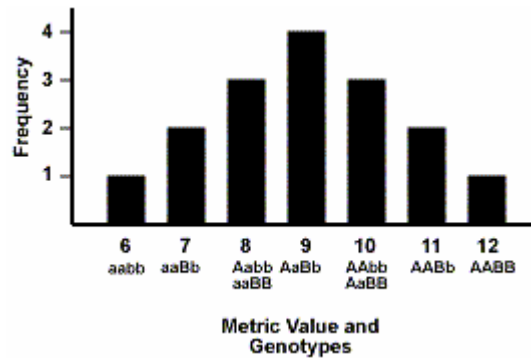
La fórmula que puede predecir el número de genotipos a partir del número de genes es 3^n , siendo n el número de genes. Los siguientes son los números de genotipos posibles para un número dado (n) de genes que controlan una característica arbitraria.

| # de genes | # de genotipos |
|------------|----------------|
| 1 | 3 |
| 2 | 9 |
| 5 | 243 |
| 10 | 59049 |

Veamos un ejemplo con dos genes, A y B. Le asignaremos valores métricos a cada alelo. El alelo A conferirá 4 unidades mientras que el alelo a proveerá 2 unidades. En el otro locus, el alelo B contribuirá con 2 unidades y el alelo b proveerá 1 unidad. Con dos genes controlando una característica tenemos 9 genotipos posibles. En la tabla vemos los genotipos y los valores métricos asociados a cada uno.

| Genotipo | Proporción en la F_2 | Valor métrico |
|----------|------------------------|---------------|
| AABB | 1 | 12 |
| AABb | 2 | 11 |
| AAbb | 1 | 10 |
| AaBB | 2 | 10 |
| AaBb | 4 | 9 |
| Aabb | 2 | 8 |
| aaBB | 1 | 8 |
| aaBb | 2 | 7 |
| aabb | 1 | 6 |

Estos resultados pueden representarse en una gráfica.



La gráfica muestra la distribución de los datos de la tabla. Esta gráfica posee la forma de campana indicadora de una distribución normal, y este hecho tiene importantes implicancias en la manera en que se analizan los caracteres cuantitativos.

El ejemplo en particular, demuestra una acción génica aditiva, y esto significa que cada alelo tiene un valor específico que contribuye al fenotipo final. Es así que cada genotipo tiene un valor métrico que difiere levemente de los otros, y resulta en una distribución (o curva) de valores métricos que se aproxima a una curva de valores continuos.

Existen otras interacciones génicas entre los caracteres cuantitativos tales como la dominancia o la epistasis que afectan el fenotipo. Por ejemplo si una acción génica dominante controla una característica, entonces el homocigota dominante y el heterocigota tendrán un valor fenotípico igual. Por lo tanto el número de fenotipos es menor que para la acción génica aditiva. El número de fenotipos que resultan de genotipos específicos se reducirá aún más si existen interacciones epistáticas entre los distintos loci que afectan al fenotipo. **Los efectos aditivos, dominantes o epistáticos pueden contribuir al fenotipo de un carácter cuantitativo, pero generalmente las interacciones aditivas son las más importantes.**

Todos los factores mencionados son de naturaleza genética pero también existen factores ambientales que afectan a los caracteres cuantitativos. El efecto primario del ambiente es el de cambiar el valor para un genotipo en particular. Si usamos el ejemplo anterior, el valor del genotipo AaBb puede variar entre 8-10. Esta variación sería el resultado de los diferentes ambientes en que creció el genotipo. La consecuencia de estos efectos ambientales es que la distribución de la frecuencia fenotípica se asimila aún más a una distribución normal.

Para ilustrar el efecto del ambiente en la expresión del genotipo estudiemos el rendimiento de un trigo de invierno en una localidad de Dakota del Norte durante los últimos diez años (los datos fueron procesados por el Dr. Jim Anderson, North Dakota University). Cualquier variación año a año en el rendimiento para un genotipo dado es principalmente un efecto ambiental.

| Rendimiento | | | |
|--------------------|-------------------|---------------|----------------|
| Genotipo | | | |
| Año | Roughrider | Seward | Agassiz |
| 1986 | 47.9 | 55.9 | 47.5 |
| 1987 | 63.8 | 72.5 | 59.5 |
| 1988 | 23.1 | 25.7 | 28.4 |
| 1989 | 61.6 | 66.5 | 60.5 |
| 1990 | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| 1991 | 60.3 | 71.0 | 55.4 |
| 1992 | 46.6 | 49.0 | 41.5 |
| 1993 | 58.2 | 62.9 | 48.8 |
| 1994 | 41.7 | 53.2 | 39.8 |
| 1995 | 53.1 | 65.1 | 53.5 |

Nota: En 1990 todas las plantas murieron debido a heladas
Entonces el genotipo es la suma de los efectos genéticos y ambientales.
Expresado en forma matemática:

Fenotipo = Factores genéticos + Factores ambientales

Al considerar la Genética Cuantitativa uno de los objetivos importantes es el poder determinar la importancia relativa del genotipo y del ambiente. En algunos casos de organismos experimentales es posible separar genotipo y ambiente respecto de sus efectos sobre el fenotipo medio. Por ejemplo un fitotecnista puede estudiar el rendimiento de una serie de líneas endocriadas en ambientes distintos, que difieren en densidad de plantación y cantidad de fertilizante. Es posible entonces 1) Comparar el rendimiento del mismo genotipo en ambientes diferentes, y evaluar el efecto del ambiente sobre el fenotipo. 2) Comparar el rendimiento de diferentes genotipos en el mismo ambiente, y evaluar el efecto de los genotipos sobre el fenotipo.

Como pueden imaginarse la Genética Cuantitativa estudia muchos otros aspectos de los caracteres cuantitativos.

Problemas estudiados por la Genética Cuantitativa:

1. ¿Cuál es la contribución genética y ambiental al fenotipo?
2. ¿Se pueden identificar los loci que determinan los caracteres cuantitativos?
3. ¿Cuántos genes controlan o tienen influencia sobre el carácter?
4. ¿Son iguales las contribuciones de los genes?
5. ¿Cómo interactúan los alelos de los diferentes loci: aditivamente, epistáticamente?
6. ¿Cuán rápido puede cambiar una característica que se encuentra bajo efecto de selección?

Estadística de los caracteres cuantitativos

Como los caracteres cuantitativos exhiben una distribución continua de fenotipos, no pueden ser analizados de la misma manera que los caracteres controlados por genes mayores. Estos caracteres se describen entonces en términos de parámetros estadísticos. Los dos utilizados principalmente son: la media y la varianza.

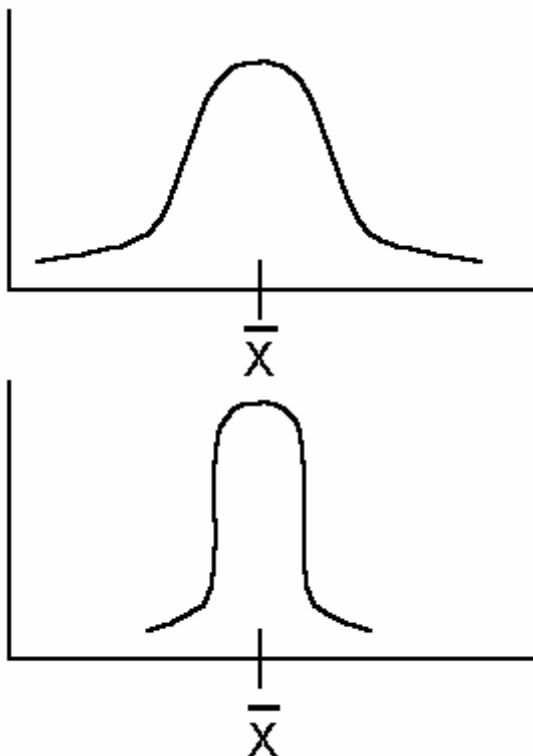
$$\bar{X} = \text{Media} = \sum_{i=1}^n X_i$$

$$\text{Varianza} = S^2 = (x_i - \bar{x})^2 / (n-1)$$

La desviación estándar es un parámetro estadístico también relevante porque se encuentra expresado en las mismas unidades que la media.

$$\text{Desvío estándar} = S = \sqrt{S^2}$$

La **media** es el valor promedio de la distribución. Dos distribuciones pueden tener la misma media pero muy diferentes curvas con forma marcadamente diferente. Una distribución amplia sugiere un gran rango de variación, mientras que una distribución estrecha ocurre cuando el rango de los



valores observados es pequeño.

La **varianza** es una medida de la variabilidad de la distribución. La gráfica siguiente muestra dos distribuciones con la misma media pero varianzas diferentes.

Una manera simple de describir una distribución es en términos de su media y su desviación estándar. La media \pm la desviación estándar abarca el 66% de la distribución. De manera que una desviación estándar más grande sugiere que la distribución es más amplia que aquella con una desviación estándar menor. Además el 95% de toda la distribución se encuentra entre \pm dos desviaciones estándar a partir de la media y el 99% de la distribución se encuentra entre \pm tres desviaciones estándar.

Ejemplo: Longitud de la mazorca en el maíz

| Generación | Media (cm) | Desviación estándar (cm) |
|-----------------------------|-------------------|---------------------------------|
| Tom Thumb (P ₁) | 16.80 | 0.816 |
| BMS (P ₂) | 6.63 | 1.887 |
| F ₁ | 12.12 | 1.519 |
| F ₂ | 12.89 | 2.252 |

Se pueden realizar varias observaciones a partir de esos datos:

1. A pesar de que la media de la longitud de la mazorca de BMS es menor, la desviación estándar es mayor. Esto sugiere que es más variable que la línea de mazorca más larga.
2. Como la población de la F₁ es derivada de dos líneas puras será intermedia entre los dos padres y debería ser más homogénea (todos son heterocigotas para los mismos genes). La varianza de esta población debe asociarse a varianza ambiental.
3. La media de este carácter cuantitativo en la población F₁ es intermedia entre los dos padres y la media de la F₂ es aproximadamente igual a la de la F₁.
4. La producción de la F₂ es más variable que la de la F₁.
5. Los valores extremos de la distribución deberían ser equivalentes a los dos padres utilizados en el cruzamiento, ya que esta pequeña porción de la población tendrá el mismo genotipo que los padres. Si son dos los genes que controlan el carácter 1/16 de la población de la F₂ será igual a sus padres. Si son 5 los genes que controlan el carácter 1/1024 de la población de la F₂ será igual a sus padres.

Componentes de la Varianza de un carácter cuantitativo

Tal como se discutió anteriormente, el valor métrico (o valor fenotípico) para un individuo específico es el resultado de factores genéticos, factores ambientales y la interacción entre ambos tipos de factores. La suma de estos factores contribuye a la varianza de la población de individuos que están segregando para un carácter cuantitativo. Es así que la varianza total se puede subdividir de la siguiente manera:

$$V_P = V_G + V_E + V_{GE}$$

V_P : Variación fenotípica total para la población que está segregando.

V_G : Variación Genética que contribuye a la varianza fenotípica total

V_E : Contribución ambiental a la variación fenotípica total

V_{GE} : Variación asociada a las interacciones de los factores genéticos y ambientales

La variación genética puede a su vez subdividirse en tres componentes. El primer componente es el llamado **variación genética aditiva**. Algunos alelos pueden contribuir con un valor fijo al valor métrico del valor cuantitativo. Por ejemplo si los genes A y B controlan el rendimiento en el maíz (realmente está controlado por muchos genes) y cada alelo contribuye en forma diferente al rendimiento de la siguiente manera:

$$A = 4 \quad a = 2 \quad B = 6 \quad b = 3$$

Entonces el genotipo AABB tendrá un rendimiento de 20 (4+4+6+6) y el genotipo AaBb tendrá uno de 15 (4+2+6+3). Los genes que actúan de esta manera son aditivos y contribuyen a la varianza genética aditiva (V_A).

Además de los genes que tienen un efecto aditivo sobre un carácter cuantitativo, existen otros que pueden poseer una acción dominante que enmascara la contribución de los alelos recesivos en ese locus. Por ejemplo, si los dos genes que se mencionan exhibieran dominancia el valor métrico del genotipo heterocigota AaBb sería de 20. Este valor es igual al del homocigota dominante. Esta fuente de variabilidad se atribuye a la **Varianza genética por dominancia (V_D)**.

El otro tipo de varianza genética está asociada a las interacciones entre los genes. La base genética de esta varianza es la epistasis y se denomina **Variación genética por interacción (V_I)**.

La **Varianza Genética Total** puede subdividirse en tres formas de varianza:

$$V_G = V_A + V_D + V_I$$

La **Varianza Fenotípica Total** tiene entonces los siguientes componentes:

$$V_P = V_A + V_D + V_I + V_E + V_{GE}$$

Los genetistas cuantitativos pueden estimar qué proporción de la varianza fenotípica total es atribuible a la varianza genética total y cuál se atribuye a

la varianza ambiental realizando experimentos específicos.

Si los genetistas están tratando de mejorar un rasgo cuantitativo del maíz o de un animal (tal como rendimiento o ganancia en peso) el estimar la proporción de estas varianzas proveerá una dirección a sus investigaciones. Si una gran proporción se debe a la varianza genética entonces se pueden obtener ganancias seleccionando individuos cuyo valor métrico es el deseado por el mejorador. Por el contrario si la varianza genética es baja, lo que implica que la varianza ambiental es alta, se obtendrían resultados más exitosos optimizando las condiciones ambientales bajo las cuales el individuo engordará o rendirá más. Es conveniente aclarar que éstas no son las únicas dos alternativas. Los caracteres con baja heredabilidad pueden ser objeto de selección pero requieren procedimientos más complejos que la selección fenotípica directa (selección truncada). Estos procedimientos, con una importante contribución de la estadística, intentan eliminar el ruido producido por la varianza ambiental de modo de reconocer la contribución genética.

La ecuación $V_P = V_G + V_E$ puede utilizarse para separar los efectos del genotipo y del ambiente sobre la varianza fenotípica total. Se requieren dos tipos de datos: 1) La varianza fenotípica de una población genéticamente heterogénea que provee V_P . 2) La varianza fenotípica de una población genéticamente uniforme que provee la estimación de V_E ya que $V_G = 0$.

Un ejemplo de una población genéticamente uniforme es la F_1 de un cruzamiento entre dos líneas altamente homocigotas, tal como dos líneas endocriadas. Un ejemplo de una población genéticamente heterogénea resulta la F_2 del mismo cruzamiento. Si el ambiente es uniforme en las dos poblaciones se puede deducir el valor de V_G .

El ejemplo puede ser el de estudiar al pez *Astyanax fasciatus*, una de 80 especies de peces de las cavernas. Además de varios caracteres que han variado durante la evolución, sus ojos se encuentran reducidos y carecen de pigmento en su cuerpo. Para estimar el número de genes involucrados en la reducción del tamaño del ojo se necesita una estimación de la varianza genética. Con este objetivo se cruzaron, una línea endocriada de peces de las cavernas con una línea endocriada de peces de superficie, y la descendencia fue criada en un mismo ambiente. La varianza en el diámetro del ojo para la F_1 fue de 0,057 y la varianza de la F_2 0,563. En términos de la fórmula V_P (de la F_2) = $V_G + V_E = 0,563$. Y la $V_E = 0,057$

Se puede obtener una estimación de la varianza genética $V_G = (V_G + V_E) - V_E$. o sea $V_G = 0,563 - 0,057 = 0,506$. En este caso la varianza genética es mayor que la varianza ambiental.

Localización de los genes que determinan los caracteres cuantitativos.

Al *locus* de un gen que afecta un carácter cuantitativo se le denomina en inglés "quantitative trait locus" (locus para un carácter cuantitativo) y se le conoce por la sigla **QTL**. Los QTL no pueden identificarse en genealogías porque sus efectos individuales están enmascarados por los efectos de los otros genes que influyen la característica y por los efectos ambientales. Sin embargo los QTL pueden localizarse si están genéticamente ligados a marcadores polimórficos de ADN, ya que el genotipo que afecta al carácter cuantitativo podrá relacionarse con el genotipo del marcador genético ligado. La ubicación de los QTL en el genoma es importante para su manipulación en programas de mejoramiento, y para poder clonarlos y estudiarlos de manera de identificar sus funciones.

Los marcadores polimórficos de ADN son abundantes y están distribuidos por todo el genoma. Además poseen varios alelos co-dominantes de manera que resultan ideales para estudios de ligamiento de los caracteres cuantitativos. En los estudios de QTL se utiliza el mayor número posible de marcadores, ampliamente distribuidos, junto con el carácter complejo en cuestión, en generaciones sucesivas de una población genéticamente heterogénea. Luego se llevan a cabo estudios estadísticos con el fin de identificar qué marcadores de ADN están asociados con el carácter complejo, de manera que sus genotipos están siempre asociados por efectos fenotípicos que interesan. Estos marcadores de ADN identifican regiones del genoma que contienen uno o más QTL con efectos importantes sobre el carácter cuantitativo. Entonces los marcadores pueden utilizarse para estudiar la segregación de regiones importantes en programas de mejoramiento, y también como punto de partida para clonar los genes con efectos importantes sobre el carácter en cuestión.

Ejemplo

Un polimorfismo de fragmentos de restricción (RFLP) en *Drosophila* está ligado a un QTL que afecta el número de cerdas abdominales. Sondas para los RFLP hibridan con : un fragmento de 6,5kb, otro de 4,0 kb y con ambos en el heterocigota. Los genotipos de los QTL pueden designarse *QQ*, *Qq* y *qq*. El número de cerdas abdominales para estos genotipos son 20, 18, y 16 respectivamente. La desviación estándar típica para número de cerdas es cerca de 2, de manera que el efecto del QTL es igual a la desviación estándar fenotípica. Este puede considerarse un efecto importante. Se realiza un cruzamiento tal como se esquematiza:

$$\begin{array}{r} \underline{6,5Q} \\ 4,0q \end{array} \quad \times \quad \begin{array}{r} \underline{6,5Q} \\ 4,0q \end{array}$$

Los descendientes se examinan para número de cerdas y luego se estudia su ADN por electroforesis e hibridación para clasificar el genotipo de la progenie respecto a los fragmentos de restricción, RFLP. Como se puede esperar el genotipo de la progenie respecto a los fragmentos de restricción caen en tres clases: aquellos homocigotas para el de 4,0kb, aquellos heterocigotas con ambas bandas (6,5 y 4,0kb), y finalmente aquellos

homocigotas para la banda de 6,5kb. ¿Cuál será el número de cerdas abdominales para cada genotipo de los RFLP, asumiendo que la frecuencia de recombinación entre el QTL y el RFLP es de 0,1? Recordar que no existe la recombinación en los machos de *Drosophila*.

Solución

Para resolver este tipo de problemas es necesario plantear un cuadro de Punnett de manera que se puedan especificar todos los genotipos y los fenotipos de la progenie con sus respectivas frecuencias. El formato adecuado se observa a continuación.

La frecuencia de los gametos femeninos resultan del ligamiento con una recombinación de 0,1 y los de los machos resultan de la segregación al azar sin recombinación. El número promedio de cerdas en cada clase se muestra en negrita. De esta tabla resulta claro que entre las moscas con la banda de 4,0kb la proporción de los genotipos *QQ:qq* es de 1:9 de manera que el número promedio de cerdas en esta clase es $(1/10 \times 18 + 9/10 \times 16) = 16,2$. Entre las moscas con las dos bandas de 4,0 y 6,5 la proporción de los genotipos *QQ: Qq: qq* es 1:18:1, de manera que el número promedio de cerdas en esta clase es $(1/20 \times 20 + 18/20 \times 18 + 1/20 \times 16) = 18$. Finalmente entre las moscas con la banda 6,5kb, la proporción de los genotipos *QQ:Qq* es de 9:1 de manera que el número promedio de cerdas en esta clase es $(9/10 \times 20 + 1/10 \times 18) = 19,8$. Nótese que la diferencia de la media del fenotipo entre los genotipos de RFLP es menos de una desviación estándar fenotípica, lo que quiere decir que una diferencia de esta magnitud sería difícil de detectar y para hacerlo se requeriría una muestra muy grande.

| | | Gametos masculinos (frecuencia 0.5) | | | |
|-------------------|------------------|-------------------------------------|------------------------------|-------|--|
| | | 6.5 Q | | 4.0 q | |
| Gametos Femeninos | Frecuencia | 0.5 | 0.5 | | |
| 6.5 Q | $(1-0.1)/2=0.45$ | 0.225 <u>6.5 Q</u> 20 | 0.225 <u>6.5 Q</u> 18 | | |
| 6.5 q | $0.1/2=0.05$ | 0.025 <u>6.5 q</u> 18 | 0.025 <u>6.5 q</u> 16 | | |
| 4.0 Q | $0.1/2=0.05$ | 0.025 <u>4.0 Q</u> 20 | 0.025 <u>4.0 Q</u> 18 | | |
| 4.0 q | $(1-0.1)/2=0.45$ | 0.225 <u>4.0 q</u> 18 | 0.225 <u>4.0 q</u> 16 | | |

■ Heredabilidad

Si ustedes están interesados en predecir el fenotipo de la descendencia a partir de un cruzamiento entre dos padres, la proporción de la varianza aditiva es importante porque se conocerán las contribuciones relativas de los padres a la población F_1 . Utilizando nuevamente el ejemplo anterior, si el genotipo de un padre es AABB y el del otro es aabb, sabremos que el genotipo de la F_1 es AaBb. Si una gran proporción de la varianza genética es aditiva entonces se podrá predecir el valor métrico de la F_1 que será 15 (4+2+6+3). El término general que describe la proporción de la varianza es la **Heredabilidad**. Se pueden estimar los tipos de heredabilidad. La heredabilidad en **sentido amplio** es la relación de la Varianza Genética Total a la Varianza Fenotípica:

$$H^2 = V_G/V_P$$

La heredabilidad en **sentido estricto** es la relación entre la Varianza Genética Aditiva y la Varianza Fenotípica Total:

$$h^2 = V_A/V_P$$

Puntos muy importantes para recordar sobre la heredabilidad:

1. La heredabilidad de un carácter es una estimación específica de la población y del ambiente que uno está analizando.
2. Esta estimación es un parámetro de una población y no de un individuo.
3. La heredabilidad **no** indica en qué grado un carácter es genético, mide solamente la proporción de la Varianza Fenotípica que es el resultado de factores genéticos.

Estimaciones del Fenotipo de la Descendencia

Si se ha determinado la heredabilidad en sentido estricto h^2 de un carácter, y se conocen ciertos valores de la población se podrá estimar el valor fenotípico de la descendencia. Se podrá utilizar la fórmula siguiente para la predicción:

$$T_o = T + h^2 (T^* - T)$$

Donde:

T_o = fenotipo de la descendencia

T = media de la población

T^* = valor medio de los padres = $(T_f + T_m)/2$

h^2 = heredabilidad

Utilicemos ciertos datos para estimar el fenotipo de la descendencia:

$T = 80$ semillas por planta

$T_f = 90$ semillas por planta

$T_m = 120$ semillas por planta

$T^* = (90+120)/2 = 105$

$h^2 = 0,5$

Entonces: $T_o = 80 + 0.5(105-80)$

$$T_o = 80 + 12.5$$

$T_o = 92.5$ semillas por planta

La conclusión que podemos extraer es que en la siguiente generación tendremos una población resultado del cruzamiento de los padres $T_f = 90$ semillas por planta x $T_m = 120$ semillas por planta que tendrá como promedio 92.5 semillas por planta. Recordemos que los caracteres cuantitativos están influenciados por el ambiente y que el ambiente será el responsable de las desviaciones que observamos del fenotipo estimado.

En los seres humanos los estudios de mellizos serían ideales para separar la varianza genotípica y la ambiental, utilizando los valores para calcular la Heredabilidad (H^2), ya que los mellizos idénticos que surgen de un solo óvulo fecundado son genéticamente idénticos. A menudo sus rasgos faciales y su constitución general reflejan este hecho. Los mellizos fraternos sin embargo, surgen de dos óvulos fecundados al mismo tiempo y guardan la misma relación genética que dos hermanos, es decir que la mitad de sus genes son idénticos. Teóricamente la varianza entre los miembros de un par de mellizos idénticos sería equivalente a V_e ya que son genéticamente idénticos, mientras que la varianza entre pares de mellizos fraternos incluiría no sólo V_e sino también $V_g/2$ (ya que la mitad de sus genes son idénticos). Por lo tanto se podría estimar la varianza genotípica y la ambiental en pares de mellizos y estimar H^2 con la fórmula:

$$H^2 = V_g / V_g + V_e$$

Sin embargo los estudios de mellizos están sujetos a importantes fuentes de error, por mencionar algunas: 1) Interacción de los factores genéticos y ambientales aumenta la varianza en mellizos fraternos y lo hace en menos proporción en mellizos idénticos. 2) Los mellizos idénticos comparten membranas embriológicas con mayor frecuencia que los mellizos fraternos y

esto resulta en una disminución de la varianza ambiental intrauterina. 3) Existe en general una similitud mayor en el tratamiento de los mellizos idénticos por parte de los padres, maestros, y pares que en los mellizos fraternos resultando en una menor varianza ambiental en los primeros. 4) Los sexos son diferentes en la mitad de los mellizos fraternos aumentando aún más la varianza ambiental entre estos pares.

El estudio de los caracteres de herencia compleja puede abordarse por el análisis de la similitud entre parientes para determinar la importancia de los factores genéticos. En los seres humanos, la interpretación genética del estudio de rasgos del comportamiento es particularmente difícil, ya que existen parecidos familiares que no siempre responden a factores genéticos. La situación es más sencilla en plantas y animales, ya que los genotipos y las condiciones ambientales generalmente están bajo control experimental. Los datos genéticos acerca de familias frecuentemente se dan en forma de pares de números: pares de padres, pares de mellizos, pares de padre-descendiente. En genética cuantitativa es importante el grado en que los números de cada par están asociados y esto se mide por el coeficiente de correlación.

El coeficiente de correlación entre parientes está basado en la covarianza del fenotipo entre ellos. Así como la varianza describe la tendencia de la variación de un conjunto de medidas, la covarianza describe la tendencia de pares de números a variar juntos (co-variar). El cálculo de la covarianza es similar al de la varianza excepto que el término $(x_i - \bar{x})^2$ está sustituido por el producto de las desviaciones de los pares de medidas $(x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})$. Por ejemplo mientras $(x_i - \bar{x})$ podría ser la desviación de la altura de un padre, $(y_i - \bar{y})$ podría ser la desviación de la altura de su hijo respecto a la media de los hijos. Si f_i es el número de pares de parientes cuyas medidas fenotípicas son x_i, y_i , entonces la covarianza estimada será $\frac{f_i (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{N-1}$.

N-1

Donde N es el número total de parientes estudiados.

El coeficiente de correlación **r** del carácter cuantitativo entre los parientes se calcula a partir de la covarianza:

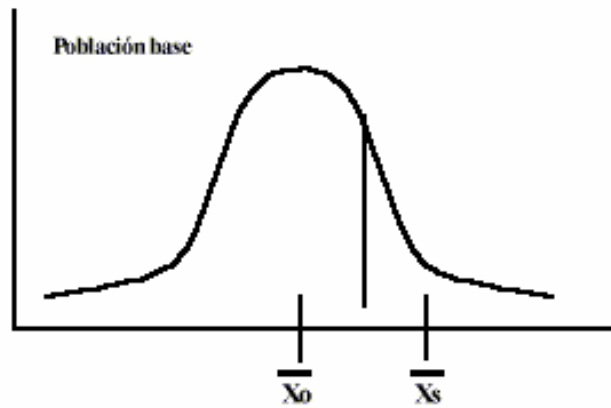
$$r = \frac{\text{Cov}(x_i, y_i)}{s_x s_y}$$

donde s_x, s_y son las desviaciones estándar. El coeficiente de correlación varía entre +1 y -1. Un valor de +1 indica una asociación perfecta. Cuando $r = 0$ significa que no están asociados.

► Predicción de la Respuesta a la Selección

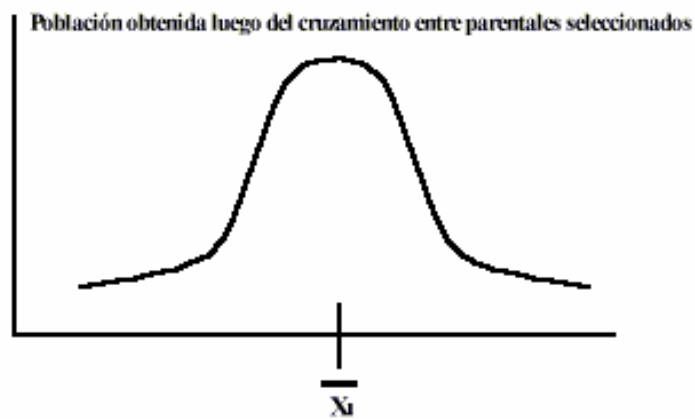
La selección artificial consiste en la práctica de los mejoradores, fitotecnistas o zootecnistas, de elegir un grupo selecto de organismos de la población, para que sean los padres de la siguiente generación.

El valor de la heredabilidad se puede utilizar para determinar cómo responderá a la selección una determinada población. Se seleccionan padres con valores fenotípicos típicos de una población base. Estos padres se cruzan y se desarrolla una nueva población. Las distribuciones siguientes ilustran este punto:



(media de los padres seleccionados)

$$\text{Diferencial de Selección} = S = \bar{X}_s - \bar{X}_0$$



(media de la descendencia)

$$\text{Respuesta a la selección} = R = \bar{X}_1 - \bar{X}_0$$

$$h^2 = R/S \text{ y } R = h^2S$$

El diferencial de selección es igual a la diferencia entre la media de la población base y la media de los padres seleccionados. La respuesta a la selección es igual a la ganancia en valor métrico al cruzar los padres seleccionados. Recordemos que la heredabilidad en sentido estricto h^2 es la medida del componente genético al que contribuye la varianza genética

aditiva. La respuesta a la selección puede calcularse multiplicando la heredabilidad en sentido estricto por el diferencial de selección.

Cuando la selección artificial se lleva a cabo eligiendo los mejores organismos de especies que se reproducen asexualmente, o eligiendo las mejores subpoblaciones entre una serie de subpoblaciones endocriadas la heredabilidad en sentido amplio se utiliza para predecir cuán rápido resulta el progreso de la selección. La heredabilidad en sentido amplio es importante en este contexto porque con clones o líneas endocriadas perpetuadas asexualmente (por gajos o injertos), los genotipos deseados pueden perpetuarse sin ser afectados por la segregación y la recombinación.

El siguiente ejemplo ilustra como podemos predecir la respuesta a la selección en el caso de una planta que se reproduce sexualmente, y es además de fecundación cruzada, experimentando tanto la segregación como la recombinación. Utilizamos entonces la heredabilidad en sentido estricto:

Una población base de girasol tiene una media de 100 días a la floración.

Dos parentales seleccionados tienen una media de 90 días a la floración. La característica cuantitativa días a floración tiene una heredabilidad de 0,2.

Cuál será la media de la población derivada de cruzar a estos dos padres?

$$R = h^2 S$$

$$R = 0.2(90 - 100) \text{ días a floración.}$$

$$R = -2 \text{ días}$$

La nueva media de la población será 98 días a floración (100 días - 2 días).

■ La selección artificial por períodos prolongados

La selección artificial es análoga a la selección natural ya que ambos tipos aumentan la frecuencia de los alelos que determinan el carácter seleccionado. Por ejemplo la selección artificial es más efectiva en efectuar un cambio cuando los alelos se encuentran en frecuencias medias (p entre 0,2 y 0,8), y menos efectiva para alelos raros.

Para caracteres complejos la selección actúa sobre todos los genes que tienen influencia en la característica seleccionada y el coeficiente de selección que afecta cada gen, queda determinado por: 1) la magnitud del efecto de cada gen, 2) la frecuencia de los alelos, 3) el número total de genes que afectan el carácter, 3) la heredabilidad en sentido estricto, del carácter, si los organismos se reproducen sexualmente, 4) la proporción de la población seleccionada.

El mejoramiento de la población por medio de la selección artificial no puede continuar indefinidamente. Una población puede responder a la selección hasta que su media sea diferente a varias desviaciones estándar de la población original, pero eventualmente la población alcanza un límite después del cual no se logra respuesta. El progreso queda detenido por que todos los alelos que afectan el carácter se fijan o se pierden, y la heredabilidad en sentido estricto del carácter tiende a 0. También es común que el límite de la selección artificial se alcance porque la selección natural interactúa negativamente. Muchos genes que responden a la selección artificial por sus efectos favorables sobre una característica deseada a su vez tienen efectos negativos sobre el coeficiente de adaptación ("fitness"). Por ejemplo la selección a favor de los genes que aumentan el tamaño de los huevos en las gallinas resulta en la reducción en el número de huevos; y la selección a favor de tamaños extremos (tanto grande como pequeño) en animales, resulta en una disminución en fertilidad. Cada incremento en el progreso en la característica deseada se contrarresta con una disminución en el coeficiente de adaptación, de manera que la selección artificial es contrarrestada por la selección natural y se llega a un límite.

La endocría puede tener efectos negativos sobre los caracteres de importancia económica tales como el rendimiento en grano o la producción de huevos. La declinación que sobreviene se denomina **depresión por endocría** y resulta principalmente por la homocigosis de alelos recesivos por endocría. El grado de endocría se mide por el coeficiente de endocría F . Un ejemplo de depresión por endocría resulta el del rendimiento en el maíz, el rendimiento disminuye en forma lineal con el aumento en el coeficiente de endocría.

En muchos organismos la F_1 de un cruzamiento entre líneas endocriadas es superior (por ejemplo en rendimiento, en tamaño) a las líneas parentales y el fenómeno se denomina **vigor híbrido o heterosis**. Este fenómeno es utilizado en la producción de maíz. Los híbridos presentan características más favorables que cualquiera de los individuos de las líneas endocriadas parentales, por ejemplo: crecimiento rápido, tamaño mayor, y mayor rendimiento.

■ Problemas Resueltos (extraídos de Modern Genetic Analysis)

1. En una población experimental de *Tribolium* (escarabajos de la harina), el largo del cuerpo muestra una distribución continua con una media de 6 mm. Un grupo de machos y hembras con un largo de cuerpo de 9 mm fueron removidos y entrecruzados. El largo del cuerpo de su descendencia es en promedio de 7.2 mm. A partir de estos datos, calcula la heredabilidad en sentido estricto de la característica largo del cuerpo en esta población.

Solución:

El diferencial de selección (S) = media de los individuos seleccionados – media de la población original

$$S = 9 - 6 = 3$$

La respuesta a la selección (R) = media de la descendencia – media de la población original

$$R = 7.2 - 6 = 1.2$$

Entonces la heredabilidad en sentido estricto será:

$$h^2 = R/S$$

$$h^2 = 1.2/3 = 0.4$$

2. En algunas especies de pájaros cantores, las poblaciones que viven en diferentes regiones geográficas cantan en diferentes "dialectos" de la canción de la especie. Algunas personas creen que estas diferencias son el resultado de diferencias genéticas entre las poblaciones, mientras que otros creen que estas diferencias surgen solamente de idiosincrasias individuales en los fundadores de estas poblaciones y han sido pasadas de generación en generación por aprendizaje. Esquematice un programa experimental que determine la importancia de los factores genéticos y no genéticos y su interacción en los dialectos de los pájaros cantores. Si existiera alguna evidencia de diferencias genéticas, qué experimentos podrían ser realizados para proveer una detallada descripción del sistema genético, incluyendo el número de genes, su relación de ligamiento y su fenotipo aditivo y no aditivo? Si existen evidencias de diferencias genéticas, qué experimentos se podrían realizar para proveer una descripción detallada del sistema genético involucrado, incluyendo el número de genes que están segregando, su relación de ligamiento, y los efectos fenotípicos aditivos y no aditivos

Solución: Este ejemplo ilustra las dificultades experimentales que surgen cuando se trata de examinar la base genética de algunas características cuantitativas. Para poder decir algo acerca del rol de los genes y del ambiente se requiere, como mínimo, que los organismos puedan ser criados a partir de huevos fecundados en condiciones controladas de laboratorio. Para poder realizar aseveraciones más detalladas de los genotipos que subyacen en la variación de los caracteres cuantitativos, se requiere además, que los resultados de los cruzamientos entre padres de fenotipos conocidos, y de antecedentes fenotípicos conocidos, se puedan observar; y que la descendencia de algunos de esos cruzamientos pueda a su vez cruzarse con individuos de fenotipo y antecedentes genéticos conocidos.

Muy pocas especies animales satisfacen estos requerimientos, ya que es francamente más fácil llevar a cabo cruzamientos controlados en las

plantas. Asumiremos que la especie de pájaros cantores en cuestión pueden ser criadas y cruzadas en cautiverio.

- a. Para determinar si existe alguna diferencia genética que determina las diferencias fenotípicas observadas en el dialecto entre poblaciones, se necesita criar pájaros pertenecientes a las distintas poblaciones, desde estado de huevo, en ausencia de toda influencia auditiva de sus propios ancestros y en varias combinaciones de ambientes auditivos de otras poblaciones. Esto se realiza criando pájaros a partir del huevo y agrupándolas de la siguiente manera:
1) En aislamiento. 2) Rodeados de polluelos de la misma población. 3) Rodeados de polluelos provenientes de aves derivadas de otras poblaciones. 4) En presencia de adultos cantores, de otras poblaciones. 5) En presencia de adultos de su propia población, que canten (como control de las condiciones de cría).

Si no existen diferencias genotípicas y todas las diferencias de los dialectos son aprendidas entonces las aves del grupo 5 cantarán el dialecto de su propia población y aquellos del grupo 4 cantarán el dialecto diferente. Los grupos 1, 2 y 3, podrán simplemente no cantar, ellos podrían cantar un canto generalizado que no corresponda a ninguno de los dialectos; o podrían cantar el mismo dialecto que representaría un programa de desarrollo "intrínseco" sin estar modificado por el aprendizaje.

Si las diferencias en los dialectos están totalmente determinadas genéticamente los pájaros de los grupos 4 y 5 cantarán el mismo dialecto que sus padres. Las aves de los grupos 1, 2 y 3 –si cantar– será el dialecto de la población parental independientemente de los otros pájaros del grupo. Existen por supuesto posibilidades no tan definitivas que indiquen que tanto las diferencias genéticas como las aprendidas tienen influencia en la característica. Por ejemplo las aves del grupo 4 pueden cantar con elementos de ambas poblaciones. Nótese que si los pájaros del grupo 5, control, no cantan el dialecto normal, el resto de los resultados no se pueden interpretar ya que las condiciones de la cría artificial están interfiriendo con el programa normal de desarrollo.

- b. Si los resultados de los primeros experimentos muestran alguna heredabilidad en el sentido amplio, entonces es posible realizar análisis posteriores. Este análisis requiere una población que segregue, obtenida a partir de un cruzamiento entre poblaciones de dos dialectos, digamos A y B. Un cruzamiento entre machos de la población A y hembras de la población B y el cruzamiento recíproco dará una estimación del grado promedio de dominancia de los genes que influyen el carácter, y si están ligados al sexo. (Recuerden que en las aves el sexo heterogamético es el femenino, las hembras son ZW). La descendencia de estos y subsiguientes cruzamientos deben necesariamente criarse bajo condiciones que no confundan los componentes genéticos y los aprendidos, de las diferencias entre los dialectos tales como se revelen en los experimentos de la parte a. Si los efectos aprendidos no pueden delimitarse los análisis genéticos no pueden llevarse a cabo.
- c. Para localizar los genes que influyen las diferencias entre los dialectos se requerirá un gran número de marcadores genéticos que

segreguen. Estos marcadores podrían ser mutantes morfológicos o variantes moleculares tales como polimorfismos en sitios de restricción. Tendrán que estudiarse las familias que segreguen para las diferencias en los caracteres cuantitativos para ver si existe una co-segregación de los loci marcadores con estos caracteres cuantitativos. Estos loci que co-segregan serían los candidatos para estar ligados a los loci que controlan los caracteres cuantitativos. Los cruzamientos posteriores entre individuos con y sin marcadores mutantes y las medidas de los valores de los caracteres cuantitativos en los individuos de la F_2 establecerán si existe un verdadero ligamiento entre los marcadores y los loci de los caracteres cuantitativos. En la práctica es poco factible que esos experimentos se puedan llevar a cabo con especies de aves cantoras, debido al tiempo y esfuerzo que requeriría establecer líneas que lleven un gran número de genes marcadores diferentes y de polimorfismos moleculares.

3- Una población de trigo genéticamente heterogénea tiene una varianza en el número de días para la maduración igual a 40, mientras que dos poblaciones endocriadas derivadas de ésta tienen una varianza de 10. a) ¿Cuál es la varianza genotípica V_g , la varianza ambiental V_e y la heredabilidad en sentido amplio H^2 de los días para la maduración en esta población? B) Si las líneas endocriadas fueran cruzadas, qué varianza se podría predecir para el carácter días para la maduración en la generación F_1 .

Solución

La varianza fenotípica $V_p =$ en la población genéticamente heterogénea es la suma de la varianza genética + la varianza ambiental, y ésta es 40. La varianza en las líneas endocriadas es igual a la varianza ambiental, ya que la varianza genética es igual a 0, en una población genéticamente homogénea. Entonces la varianza genética V_g en la población heterogénea es $40 - 10 = 30$. La heredabilidad en sentido amplio

$$H^2 = \frac{V_g}{V_g + V_e}$$

$$H^2 = 30/40 = 0,75$$

Si las líneas endocriadas fueran cruzadas, la generación F_1 sería genéticamente uniforme y en consecuencia la varianza genética sería 0 y la varianza ambiental sería 10.

4-Se lleva a cabo una selección artificial para el peso del fruto en una población de tomate. Se pesan todos los frutos de una planta y el peso promedio se toma como el fenotipo de esa planta. En la población como un todo el peso promedio del fruto es de 75 g. Las plantas cuyo peso promedio es de 100g se seleccionan y se cruzan al azar para obtener la siguiente generación. La heredabilidad en sentido estricto para el peso del fruto en esta población se estima en 0,20. a) ¿Cuál es el peso promedio del fruto esperado después de una generación de selección? b) ¿Cuál es el peso promedio del fruto esperado después de 5 generaciones de selección si en cada generación los padres elegidos tienen un peso promedio de 25 g por encima de la media de la población? Asuma que la heredabilidad en sentido estricto permanece constante durante el tiempo considerado.

Solución

- a) En la primera generación de selección la media de la población es $M = 75$ g. y la de los padres seleccionados es $M^* = 100$ g. La heredabilidad en sentido estricto h^2 es 0,20. La fórmula $M^i = M + h^2 (M^* - M)$ nos da la media en la primera generación,
 $M^i = 75 + 0,20 (100 - 75) = 80$ g.
- b) En cada generación $M^* - M = 25$ y h^2 permanece en 0,20, de manera que la ganancia en peso promedio por generación sería de 5 g. Después de 5 generaciones la ganancia esperada es de 25 g. Dando un peso promedio por fruto de 100 g. En el supermercado representa una disminución en el número de tomates por peso en libras de 6 a 4 o 5 tomates.

■ Preguntas de Repaso

1. Establezca la diferencia entre variación continua y discontinua y dé ejemplos de cada una.
2. Dos variedades de maíz A y B se prueban en el estado de Indiana y de Carolina del Norte. La variedad A es más productiva en Indiana y la variedad B es más productiva en Carolina del Norte. ¿Qué fenómeno de la Genética Cuantitativa muestra este ejemplo?
3. Una distribución tiene la característica de que la desviación estándar es igual a la varianza. ¿Cuáles son los posibles valores para la varianza?
4. Las preguntas siguientes tienen relación con la distribución normal:
a) ¿Qué término se aplica al valor sobre el eje de las x que corresponde al pico de la distribución?
b) Si dos distribuciones normales tienen la misma media pero diferentes varianzas, cuál de las dos es más amplia?
c) ¿Qué proporción de la distribución se espera que se encuentre dentro de una desviación estándar? ¿Y dentro de dos desviaciones estándar?
5. Haga la distinción entre la heredabilidad de un carácter cuantitativo en sentido amplio y en sentido estricto. Si una población tiene todos los genes que afectan a un carácter cuantitativo fijados, ¿cuáles son los valores para la heredabilidad en sentido estricto y en sentido amplio?
6. Cuando comparamos un carácter cuantitativo en la F_1 y en la F_2 obtenidos por el cruzamiento de dos líneas endocriadas ¿qué datos nos proveen una estimación de la varianza ambiental? ¿Qué determina la varianza del otro conjunto de datos?
7. Describa un protocolo experimental en parientes, en el que se pudiera estimar la heredabilidad del alcoholismo?

Algunos Ejercicios

1. Para la diferencia en el peso del fruto que se observa entre el tomate doméstico *Lycopersicon esculentum* y la especie sudamericana silvestre relacionada *Lycopersicon chumielewskii* la varianza ambiental V_e es responsable del 13% del total de la varianza fenotípica V_p , 9% de V_p al contenido sólido-soluble y 11% de V_p corresponde a la acidez. ¿Cuáles son las heredabilidades en sentido amplio para estos caracteres?
2. Diez ratones hembras tienen las siguientes cantidades de descendientes vivos en s primeras camadas: 11, 9, 13, 10, 9, 8, 10, 11, 10, 13. Considerando a estas hembras como representativas de la población, estime la media, la varianza y la desviación estándar del tamaño de la primera camada en la población.
3. Suponga que un carácter cuantitativo está determinado por tres genes que segregan en forma independiente en una población que se cruza al azar. Los alelos A, B, y C son dominantes a sus respectivos alelos a, b, y c. El genotipo aabbcc tiene un fenotipo de 0 y se agregan dos unidades en el fenotipo por cada locus que sea heterocigota u homocigota para el alelo dominante. a) ¿Cuál es la distribución esperada de los fenotipos en una población en que cada alelo dominante tiene una frecuencia de 0,5? b) Calcule la media, la varianza y la desviación estándar del fenotipo en esta población. (En los problemas como estos la varianza se calcula fácilmente con la media de los cuadrados de los valores fenotípicos menos el cuadrado de la media de los valores fenotípicos. En símbolos $s^2 = \text{Media de } (x^2) - \text{Media } (x)^2$. c) ¿Cómo se comparan los resultados de las partes a y b si los alelos aditivos agregan una unidad en el fenotipo?
4. Los valores para los IQ se distribuyen aproximadamente de acuerdo a una distribución normal con una media de 100 y una desviación estándar de 15. ¿Qué proporción de la población tiene un valor por encima de 130? ¿Qué proporción tiene menos de 85? ¿Por encima de 85?
5. Los datos de la tabla se refieren a la producción de leche durante un período entre 3 o 4 meses de lactancia, de vacas Jersey de dos años.

| Libras de leche | Número de vacas |
|-----------------|-----------------|
| 1000 – 1500 | 1 |
| 1500 – 2000 | 0 |
| 2000 – 2500 | 5 |
| 2500 – 3000 | 23 |
| 3000 – 3500 | 60 |
| 3500 – 4000 | 58 |

| | |
|-------------|----|
| 4000 – 4500 | 67 |
| 4500 – 5000 | 54 |
| 5000 – 5500 | 23 |
| 5500 – 6000 | 11 |
| 6000 – 6500 | 2 |

Los datos han sido agrupados por intervalos, pero para el cálculo cada vaca debe ser tratada como si su producción de leche fuera igual al punto medio del intervalo, por ejemplo, cada vaca del intervalo 1000 – 1500 se considerará con un valor de 1250.

Estime la media, la varianza y la desviación estándar de la producción de leche.

¿Cuál será el rango que incluye el 68% de las vacas?

Redondee los límites de este rango a las 500 libras más cercanas y compare los números de animales observados y esperados.

Haga lo mismo para el rango que incluye el 95% de los animales.

6. En la F_2 de un cruzamiento de dos variedades cultivadas de tabaco el número de hojas por planta se distribuyó de acuerdo a una distribución normal con una media de 18 y una desviación estándar de 3. ¿Qué proporción de la población se espera que tenga:

entre 15 y 21 hojas

entre 12 y 24 hojas

menos de 15 hojas

más de 24 hojas

entre 21 y 24 hojas?

7. Se cruzan dos líneas altamente homocigotas endocriadas de ratones y se toma el peso de la F_1 a las seis semanas. a) ¿Cuál es la magnitud de la varianza genotípica en la F_1 .? b) ¿ Si todos los alelos que afectan el peso a las 6 semanas fueran aditivos, cómo será la media fenotípica esperada de la F_1 comparada con la media de las líneas endocriadas originales?

8. En un gran rodeo tres características diferentes, que muestran una distribución continua, son medidas y las varianzas son calculadas en la siguiente tabla:

| Varianza | Caracteres | | |
|---------------------|----------------|------------------|--------------------|
| | Largo del anca | Largo del cuello | Contenido de grasa |
| Fenotípica | 310.2 | 730.4 | 106.0 |
| Ambiental | 248.1 | 292.2 | 53.0 |
| Genética Aditiva | 46.5 | 73.0 | 42.4 |
| Genética Dominancia | 15.6 | 365.2 | 10.6 |

a. Calcule la heredabilidad en sentido amplio y en sentido estricto para cada carácter.

b. En la población estudiada cual de los caracteres responderá mejor a la selección? Porqué?

c. Se está llevando a cabo un proyecto para disminuir el contenido de grasa en el rodeo. El contenido de grasa promedio es actualmente de 10,5%. Los animales que poseen un contenido de grasa de 6,5% se entrecruzan. Cuál es el promedio de contenido de grasa esperado para en los descendientes de estos animales?

9. Suponga que dos triple homocigota A/a;B/b;C/c son cruzados. Asuma que los tres loci están en diferentes cromosomas.

a. Que proporción de la descendencia es homocigota para uno, dos y tres loci respectivamente?

b. Qué proporción de la descendencia lleva 0, 1,2,3,4,5 y 6 alelos (representados por letras mayúsculas) respectivamente?

10. Suponga que la forma de la distribución de un carácter, para un genotipo dado, es la que se muestra, para un rango de x en que f es positivo.

$$f = 1 - \frac{(x - \bar{x})^2}{s_e^2}$$

a. En la misma escala, grafique las distribuciones de tres genotipos con las siguientes medias y varianzas ambientales:

| Genotipo | \bar{x} | S_e^2 | Rango fenotípico aproximado |
|----------|-----------|---------|-----------------------------|
| 1 | 0.20 | 0.3 | X= 0.03 a x=0.37 |
| 2 | 0.22 | 0.1 | X=0.12 a x=0.24 |
| 3 | 0.24 | 0.2 | X=0.10 a x=0.38 |

b. Grafique la distribución fenotípica que resultaría si los tres genotipos fueran igualmente frecuentes en la población. ¿Puede observar distintos modos? Si es así, qué son?

11. La siguiente tabla muestra una distribución de número de cerdas en *Drosophila* :

| Nº de cerdas | Nº de individuos |
|--------------|------------------|
| 1 | 1 |
| 2 | 4 |
| 3 | 7 |
| 4 | 31 |
| 5 | 56 |
| 6 | 17 |
| 7 | 4 |

Calcule la media, la varianza y la desviación estándar de esta distribución.

12. Los siguientes conjuntos de datos hipotéticos representan pares de observaciones de dos variables (x,y). Grafique los datos. Observe la gráfica que forman los puntos y proponga en forma intuitiva qué tipo de correlación existe entre x e y. Luego calcule el coeficiente de correlación para cada conjunto de pares de datos y compare este valor con la estimación intuitiva.

a. (1, 1); (2, 2); (3, 3); (4, 4); (5, 5); (6, 6).

b. (1, 2); (2, 1); (3, 4); (4, 3); (5, 6); (6, 5).

c. (1, 3); (2, 1); (3, 2); (4, 6); (5, 4); (6, 5).

d. (1, 5); (2, 3); (3, 1); (4, 6); (5, 4); (6, 2).

13. En un cruzamiento entre dos variedades endocriadas de tabaco la varianza en el número de hojas por planta es 1,46 en la generación F_1 y 5,97 para la F_2 . ¿Cuáles son la varianza genotípica y la varianza ambiental? ¿Cuál es la heredabilidad en sentido amplio para el número de hojas?

14. Dos líneas endocriadas de *Drosophila* se cruzan y la población F_1 tiene una media para un número de cerdas abdominales igual a 20 y una desviación estándar de 2. La F_2 tiene una media de 20 y una desviación estándar de 3. ¿Cuáles son la varianza ambiental, la varianza genética y la heredabilidad en sentido amplio para número de cerdas abdominales en la población?

15. Los efectos maternos son influencias no genéticas del fenotipo de la madre sobre el fenotipo de la descendencia. Por ejemplo, en mamíferos las hembras más grandes tienen descendencia más grande, en parte por la incidencia del tamaño de la madre sobre el peso al nacer. ¿Qué influencia tendrá un efecto materno en la correlación del peso al nacer, entre la madre y su descendencia, comparada con el padre y su descendencia?

16. En términos de la heredabilidad en sentido estricto, ¿cuál es el coeficiente de correlación teórico del fenotipo entre primos hermanos que son descendientes de mellizos monocigóticos?

17. Si el coeficiente de correlación entre primos hermanos para un carácter es de 0,09, ¿cuál es la heredabilidad en sentido estricto estimada para ese carácter?

18. El protozoo unicelular *Diffugia* tiene una serie de dientes fácilmente contables alrededor de la región celular que funciona como boca. Las células tienen además un número variable de proyecciones espinosas que se pueden medir. Los coeficientes de correlación entre padre y descendencia en una población heterogénea es de 0,956 y 0,287 para el número de dientes y para el largo de la espina más larga respectivamente.

a) Estime la heredabilidad en sentido amplio para estos caracteres. b) En vista de que los padres y su descendencia, en organismos asexuados, tienen una correlación igual a la de mellizos idénticos en organismos sexuados, ¿cómo se puede explicar la gran diferencia en heredabilidad en sentido amplio en este caso?

19. En un experimento sobre ganancia de peso en los ratones, entre las edades de 3 a 6 semanas, la diferencia media entre dos líneas fue de 17,6g

y la varianza se estimó en 0,88. Estime el número de genes que afectan este carácter.

20. Una población de pollos tiene una ganancia de peso promedio de 700g entre las edades de 5 y 9 semanas, y heredabilidad en sentido estricto de ganancia de peso para la población es de 0,80. Se lleva a cabo una selección artificial para aumento en la ganancia de peso por cinco generaciones consecutivas y en cada generación la media de los padres es 50g mayor que la media de la población original. Asumiendo que la heredabilidad del rasgo permanece constante en 0,80, ¿cuál es la media en ganancia de peso esperada después de cinco generaciones?

21. En un experimento de selección para el aumento en niveles de colesterol en el plasma en ratones, los padres tenían un nivel medio de 2,37 unidades. Estos padres habían sido seleccionados a partir de una población con una media de 2,26 unidades. La progenie de los padres seleccionados tiene una media de 2,33 unidades. Estime la heredabilidad en sentido estricto para este carácter a partir de estos datos.

22. Dos líneas endocriadas de manzanas se entrecruzaron. En la F_1 la varianza en el peso de la fruta fue de 1,5. La F_1 se autofecundó y en la F_2 la varianza en el peso del fruto fue de 6,1. Estime la heredabilidad en sentido amplio para el peso del fruto, en este experimento.

23. En una población experimental de cerezos la altura de los árboles muestra una distribución continua con una media de 6 pies. Se separa y se endocria un grupo de árboles de 9 pies. La altura de su descendencia tiene una media de 7,2 pies. A partir de estos datos calcule la heredabilidad en sentido estricto para la altura en esta población.

▀ Links

- <http://nitro.biosci.arizona.edu/zbook/book.html>: Información sobre cursos, ejercicios, links de interés, conferencias, etc.
- <http://www-personal.une.edu.au/~jvanderw/325TT.htm>: Brian Kinghorn & Julius van der Werf Animal Science Department School of Rural Science and Natural Resources University of New England Quantitative Genetics GEST 325. Notas de Curso.
- http://psych.colorado.edu/hgss/hgsschapters/HGSS_Chapter18.pdf: capítulo introducción a la genética cuantitativa, Universidad de Colorado, Departamento de psicología
- <http://darwin.eeb.uconn.edu/eeb348/lecture-notes/quant-intro/quant-intro.html>: introducción a la genética cuantitativa, University of Connecticut
- http://www-personal.une.edu.au/~jvanderw/02_Building_Blocks_of_QG.PDF
- <http://www.wsu.edu/~mmorgan/gencb521s99/>: Washington State University, Quantitative genetics. Notas de curso
- <http://meishan.ansci.iastate.edu/rohan/notes.html>: Notas de Curso
- <http://www.public.iastate.edu/~jjannink/Teaching/2001/Fall2001.htm>http://meishan.ansci.iastate.edu/rohan/pop_notes-dir/: Notas del curso: "Population and Quantitative Genetics for breeding. Iowa State University.