



Curso Nacional
de Mejora
Genética
de Plantas
2019



Sociedad
Española de
Genética



UNIVERSIDAD DE ALMERÍA

2. Heredabilidad y respuesta a la selección

José Ignacio Cubero
Universidad de Córdoba

Almería, 29 de enero de 2019



HM • CLAUSE



SAKATA



TAKII SEED

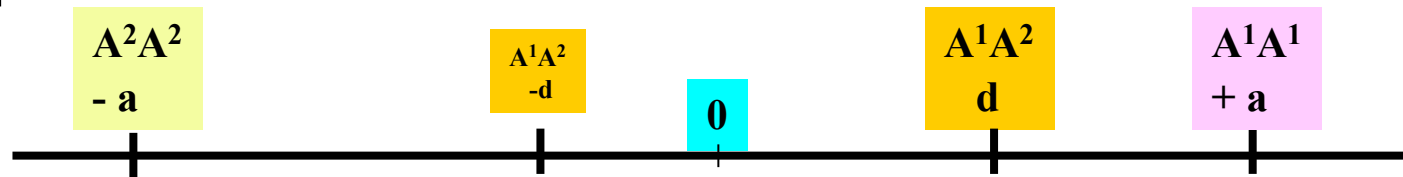
syngenta

VALOR ABSOLUTO Y VARIACIÓN

LO IMPORTANTE NO ES SABER EL VALOR ABSOLUTO SINO:

1. SI HAY DIFERENCIAS ENTRE INDIVIDUOS
2. SI ESAS DIFERENCIAS SE DEBEN A QUE LOS INDIVIDUOS TIENEN DISTINTOS GENOTIPOS O AL AMBIENTE.
(**VARIANZA GENÉTICA NO NULA** : $V_G \neq 0$)
3. LO QUE HAY QUE ESTUDIAR ES, PUES, LA VARIACIÓN Y NO EL VALOR ABSOLUTO.
4. LA MEDIDA DE LA VARIACIÓN ES LA *VARIANZA*)

Un solo gen



- Si $d=0$ Herencia Intermedia
- Si $d=|a|$ Dominancia total (posit. o negat.)
- Si $d \neq 0$ y $d < |a|$ Dominancia parcial
- Si $d > |a|$ Superdominancia (heterosis)

Para todos los genes que intervienen, los efectos totales son la suma de los de cada par de alelos: $[a]$, $[d]$

Como la dominancia (d) puede ser *positiva o negativa* según el gen, *$[d]$ puede ser 0 sin que lo sean los efectos individuales*

Cómo calcular [a] y [d].

Partimos de dos líneas puras P_1 (A^1A^1) y P_2 (A^2A^2), su F_1 (A^1A^2) y generaciones siguientes.

Teniendo en cuenta la estructura de la F_2 para un locus ($\frac{1}{4}A^1A^1$, $\frac{1}{2}A^1A^2$, $\frac{1}{4}A^2A^2$) para el conjunto de todos los genes responsables del carácter tendremos (omitiendo acciones epistáticas :

$$P_1 = [a], \quad P_2 = [-a], \quad F_1 = [d], \quad F_2 \equiv \frac{1}{4}P_1 + \frac{1}{2}F_1 + \frac{1}{4}P_2 = \frac{1}{4}[a] + \frac{1}{2}[d] + \frac{1}{4}[-a] = \frac{1}{2}[d]$$

$$\text{La } F_3 \left(\frac{3}{8}A^1A^1, \frac{1}{4}A^1A^2, \frac{3}{8}A^2A^2 \right) \text{ será } \frac{3}{8}[a] + \frac{1}{2}[d] + \frac{3}{8}[-a] = \frac{1}{4}[d]$$

Los retrocruzamientos R_1 ($\frac{1}{2}AA$, $\frac{1}{2}Aa$) y R_2 ($\frac{1}{2}aa$, $\frac{1}{2}Aa$):

$$R_1 = \frac{1}{2}[a] + \frac{1}{2}[d] \quad \text{y} \quad R_2 = \frac{1}{2}[-a] + \frac{1}{2}[d]$$

Pueden obtenerse así los valores correspondientes a cualquier generación.

Dichas ecuaciones forman un sistema hiperdeterminado con dos incógnitas, [a] y [d]. El sistema se reduce a dos ecuaciones con dos incógnitas por mínimos cuadrados:

$$\begin{aligned} k_{11}[d] + k_{12}[h] &= C_1 \\ k_{21}[d] + k_{22}[h] &= C_2 \end{aligned}$$

HEREDABILIDAD

Valores de las varianzas:

$$V_G = V_A + V_D + V_I$$

$$V_F = V_A + V_D + V_I + V_M + V_{G \times M}$$

Heredabilidad en sentido amplio:

$$H = V_G / V_F$$

(incluye dominancia y epistasia)

Heredabilidad en sentido estricto:

$$h^2 = V_A / V_F$$

(sólo incluye aditividad)

Cómo estimar los componentes de la varianza y la heredabilidad.

Heredabilidad en sentido amplio.

V_G puede estimarse por medio de un análisis de la varianza que incluya genotipos distintos (pero homogéneos dentro de cada línea). Un análisis de la varianza simple jerarquizado nos da los componentes causales; si son n líneas (genotipos) y p plantas por línea:

Origen de Variación	cuadrado medio (CM)	componentes del CM
Entre líneas	CM_L	$V_{dentro} + pV_{entre}$
Dentro de “	CM_{error}	V_{dentro}

Los componentes causales de los cuadrados medios tienen una significación clara: *dentro* de una línea pura, las únicas causas de variación han de ser las debidas al ambiente y las existentes *entre* ellas son debidas a las diferencias entre sus genotipos, pues se supone que todos los individuos de cada una son idénticos en este sentido. Así pues:

$$\begin{aligned} V_{dentro} &= CM_{error} = V_M \\ V_{entre} &= [CM_L - V_{dentro}]/p = V_G \\ V_{total} &= V_G + V_M = V_F \end{aligned}$$

Y, por tanto, $H = V_{entre}/V_{total}$.

Aparte de la indicada, una estimación muy usada por los mejoradores es:

$$H = (VarF_2 - VarM) / VarF_2$$

pues la varianza de la F_2 [4.12b] contiene todos los componentes.

Cómo estimar los componentes de la varianza y la heredabilidad.

$$V_A / V_F = V_A / [V_A + V_D + V_I + V_M + V_{GXM}]$$

1. CON LÍNEAS PURAS.

La F_2 es:

genotipos:	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
frecuencias:	$1/4$	$1/2$	$1/4$
valores:	a	d	$-a$

La media y la varianza de los valores genotípicos (sin incluir el ambiente) :

$$\text{(media) } F_2 = 1/2d \quad \text{Var}F_2 = 1/2a^2 + 1/4d^2$$

para todos los loci implicados (en ausencia de epistasia y de ligamiento):

$$\text{Var}F_2 = 1/2\sum a_i^2 + 1/4\sum d_i^2$$

$$V_A = 1/2\sum a^2 \text{ y } V_D = 1/4\sum d^2 \quad \text{y} \quad \text{Var}F_2 = 1/2[a^2] + 1/4[d^2] = V_A + V_D$$

Asimismo se puede calcular:

$$V_{R1} + V_{R2} = V_A + 2V_D$$

y las **varianzas fenotípicas**, únicas medibles en los datos naturales, serán:

$$\begin{aligned} V_{F2} &= V_{F2} = V_A + V_D + V_M \\ V_{B1} + V_{B2} &= V_A + 2V_D + 2V_M \end{aligned}$$

1. CON LÍNEAS PURAS (cont.)

Todo lo anterior nos lleva a calcular los componentes genéticos de dichas varianzas en función de las varianzas calculadas:

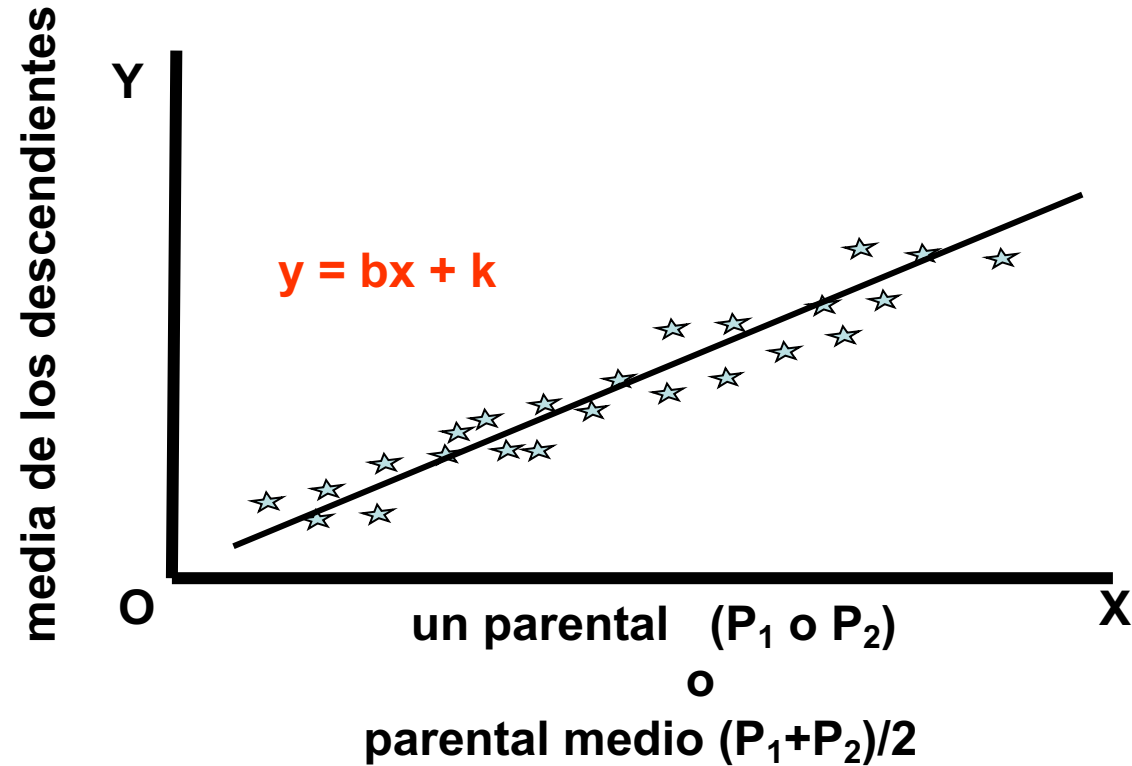
$$V_A = 2V_{F2} - (V_{B1} + V_{B2})$$
$$V_D + V_M = (V_{B1} + V_{B2}) - V_{F2}$$

La varianza ambiental V_M puede estimarse por medio de cualquiera de las varianzas de las generaciones en que no existe variación genética (parentales y F_1) o, si se dispone de todas ellas, por medio de una combinación de las mismas, ponderándolas de acuerdo con la precisión de las medidas; generalmente se toma la media de las tres o se pondera la de la F_1 con un coeficiente doble:

$$V_M = (1/3)(V_{F1} + V_{P1} + V_{P2}) \text{ o } = (1/4)(2V_{F1} + V_{P1} + V_{P2})$$

Con lo que se obtienen V_A , V_D y V_F y, por tanto, h^2 .

2. EN ALÓGAMAS.



Estimación con un solo parental : $b = \frac{1}{2} h^2$

Id. con la media de parentales: $b = h^2$

El buen uso de la heredabilidad (1)

La heredabilidad es *un indicador de la importancia del componente aditivo en nuestro material* con objeto de saber la **relación existente entre fenotipo y genotipo y el parecido entre padres e hijos**.

Si h^2 tiene un valor alto, el componente aditivo es el principal factor de variación existente en nuestro material; en tal caso, la relación entre fenotipo y genotipo será alta y por tanto **podremos escoger con confianza los mejores fenotipos sabiendo que en ellos están los mejores genotipos**.

Debemos **calcular la heredabilidad en nuestro material** y que debe conocerse de antemano en qué condiciones son válidas las estimaciones. En otra población de la misma especie, habrá genes comunes con nuestro material pero también genes distintos y, por tanto, **componentes genéticos diferentes**. Además, la acción del ambiente no tiene porqué ser la misma, como tampoco la interacción GxE.

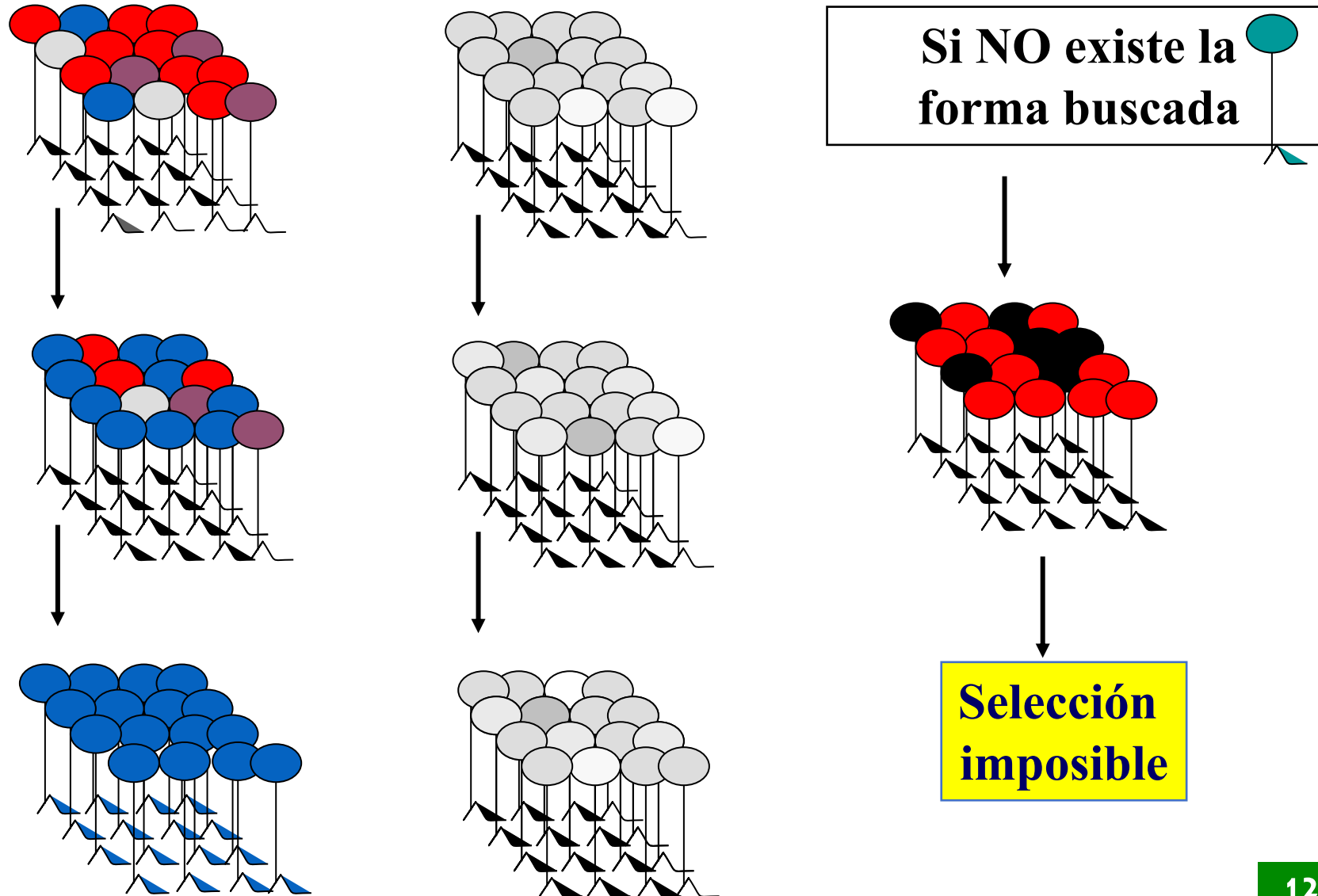
El buen uso de la heredabilidad (2)

La heredabilidad NO es un parámetro de valor universal para cada carácter en cada especie. Es función de los genes que tenemos y sirve para seleccionar en el material que tenemos (en una línea pura, la heredabilidad será cero; en una población panmíctica y en un ambiente muy controlado, la heredabilidad será alta).

Sobre las condiciones de realización de estimaciones de parámetros hay que insistir una vez más en que los individuos han de estar **sometidos al mismo ambiente, aleatorizando completamente los diseños experimentales.**

El uso de poblaciones más o menos distintas bajo la hipótesis de que *deben diferir en sus genotipos básicos* es una práctica arriesgada que puede derivar en interpretaciones incorrectas o incluso sesgadas (caso de la supuesta diferencia entre razas humanas)

Heredabilidad y respuesta a la selección



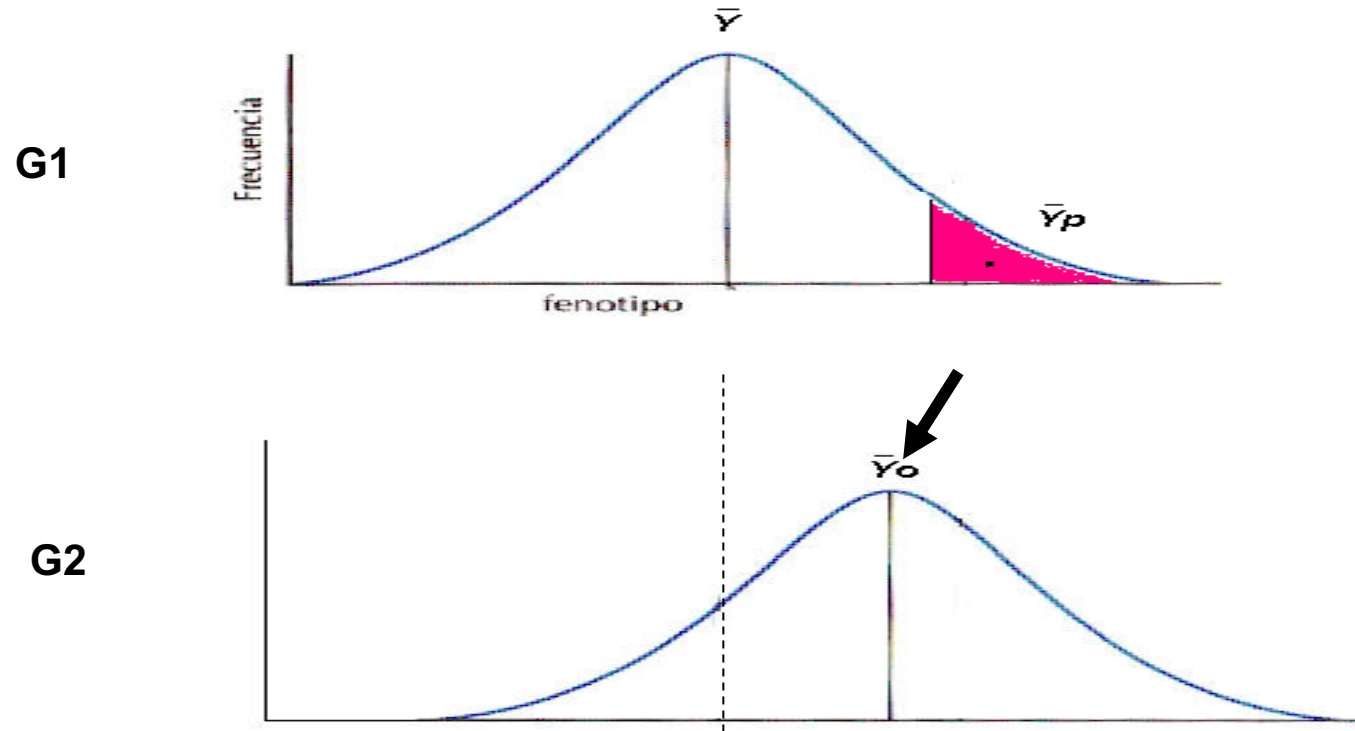
SI EXISTIERA UNA CORRELACIÓN TOTAL ENTRE FENOTIPO Y GENOTIPO ($H=1$) EL PROBLEMA DE LA SELECCIÓN ESTARÍA RESUELTO

LA HEREDABILIDAD ES LA RELACIÓN QUE HAY ENTRE GENOTIPO Y FENOTIPO

LA RESPUESTA SERÁ MÁS FÁCIL CUANDO LA HEREDABILIDAD SEA ALTA:

$$R = f(h^2) = f(p) \times h^2$$

Respuesta a la selección (1)



Respuesta a la selección (2).

Diferencial de selección (S): diferencia entre la *media* de los individuos seleccionados P_S y la media de la población total P_0 .

Respuesta a la selección (R) Diferencia, *en las mismas condiciones*, entre la media P_1 de los seleccionados y P_0 .

Intensidad de selección: el diferencial de selección tipificado : $i = S/\sigma_F$

Suponiendo **linealidad** entre la respuesta **R** y el diferencial **S** :

$$R = (P_1 - P_0) = b_{P_1/P_0}(P_S - P_0) = [\text{cov}(P_1, P_0)/V_{P_0}]S = i[\text{cov}(P_1, P_0)/\sigma_F^2] \sigma_F$$

1) En **poblaciones panmícticas** (de gran tamaño):

$$R = i h^2 \sigma_F \quad \text{o} \quad R = i(1/2) h^2 \sigma_F \quad \text{según (ambos parentales o uno sólo)}$$

2) En **poblaciones autógamias**. Un ejemplo: para el caso de líneas F_6 y las obtenidas de ellas al cabo de muchas generaciones de autofecundación:

$$R = i[\text{cov}(F_6, F_4)/s_{F_6}^2] s_{F_6}$$

Puede escribirse $R = h^2 S$, **pero esta h^2 no tiene el mismo significado que antes.**

CORRELACIÓN GENÉTICA Y RESPUESTA CORRELACIONADA.

Cuando se selecciona un carácter se puede “arrastrar” involuntariamente otro, normalmente no deseado. Con frecuencia, esa asociación es difícil de romper.

Una causa puede ser que los dos grupos de genes se manifiestan en un órgano de capacidad limitada; asimismo, los genes de efectos pleiotrópicos y los grupos de genes fuertemente ligados.

El ambiente puede jugar en la misma o distinta dirección en ambos caracteres.

Hay, pues, una *correlación genética* y una *correlación ambiental*.

CORRELACIÓN GENÉTICA Y AMBIENTAL.

La expresión de la correlación fenotípica $r_{x,y} = \text{cov}(x,y)/\sigma_x\sigma_y$

la podemos escribir expresando los valores *fenotípicos* de los dos caracteres x e y:

$$r_{F_x,F_y} = \text{cov}(F_x,F_y)/\sigma_{F_x}\sigma_{F_y}$$

Suponiendo que todo el valor genotípico es aditivo ($G=A$):

$$F_x = A_x + M_x, \quad F_y = A_y + M_y$$

Suponiendo que genotipo y ambiente son independientes, es decir, que $\text{cov}(G,M)=\text{cov}(A,D)=0$ [que $\text{cov}(G,M)=0$ hay que conseguirlo experimentalmente, no es una demostración matemática]

$$\text{cov}(F_x,F_y) = \text{cov}(A_x,A_y) + \text{cov}(M_x,M_y)$$

Y

$$r_{F_x F_y} = h_x h_y r_{A_x A_y} + e_x e_y r_{M_x M_y} \quad (e^2 = 1-h^2)$$

Es, pues, peligroso fiarse únicamente de la correlación fenotípica en programas de selección. Interesa que el componente ambiental sea lo más bajo posible.

La correlaciones genética y ambiental necesitan para su cálculo del valor de un análisis de la covarianza de los dos caracteres en estudio.

RESPUESTA CORRELACIONADA

Se trata de saber cuándo se puede seleccionar por un carácter **X** buscando respuesta en otro **Y**. Esto sucede en casos en que **Y** es de difícil medida o se expresa en un estado tardío del desarrollo; también cuando se desea seleccionar en un ambiente para utilizar el material en otro, etc.

Seleccionamos por el carácter X. La respuesta correlacionada de Y es RC_A
Considerando sólo valores aditivos:

$$RC_{Ay} = b_{Ay/Fx} S_{Fx} = RC_y = i_x r_{AxAy} h_y h_x \sigma_{Fx}$$

La respuesta de **Y** si se hubiera seleccionado directamente sería:

$$R_y = i_x h_y^2 \sigma_{Fy}$$

Interesa, más que el valor absoluto de RC_y , las condiciones para que éste sea mayor que R_y , es decir:

$$RC_{Ay}/R_{Ay} > 1$$

que se dará para:

$$i_x r_A h_x > i_y h_y$$

Si las intensidades de selección son iguales, *cosa que es posible si el número medible de individuos es igual para ambos caracteres*, se tiene:

$$r_A h_x > h_y$$

Es precisa una alta correlación genética r_A y unas heredabilidades de **X** e **Y** que permitan que se cumpla dicha relación.

Una nueva manera de analizar un carácter cuantitativo

Cartografía de QTLs

QTL (Quantitative Trait Loci): regiones del genoma con actividad cuantitativa

Karl Sax, 1923

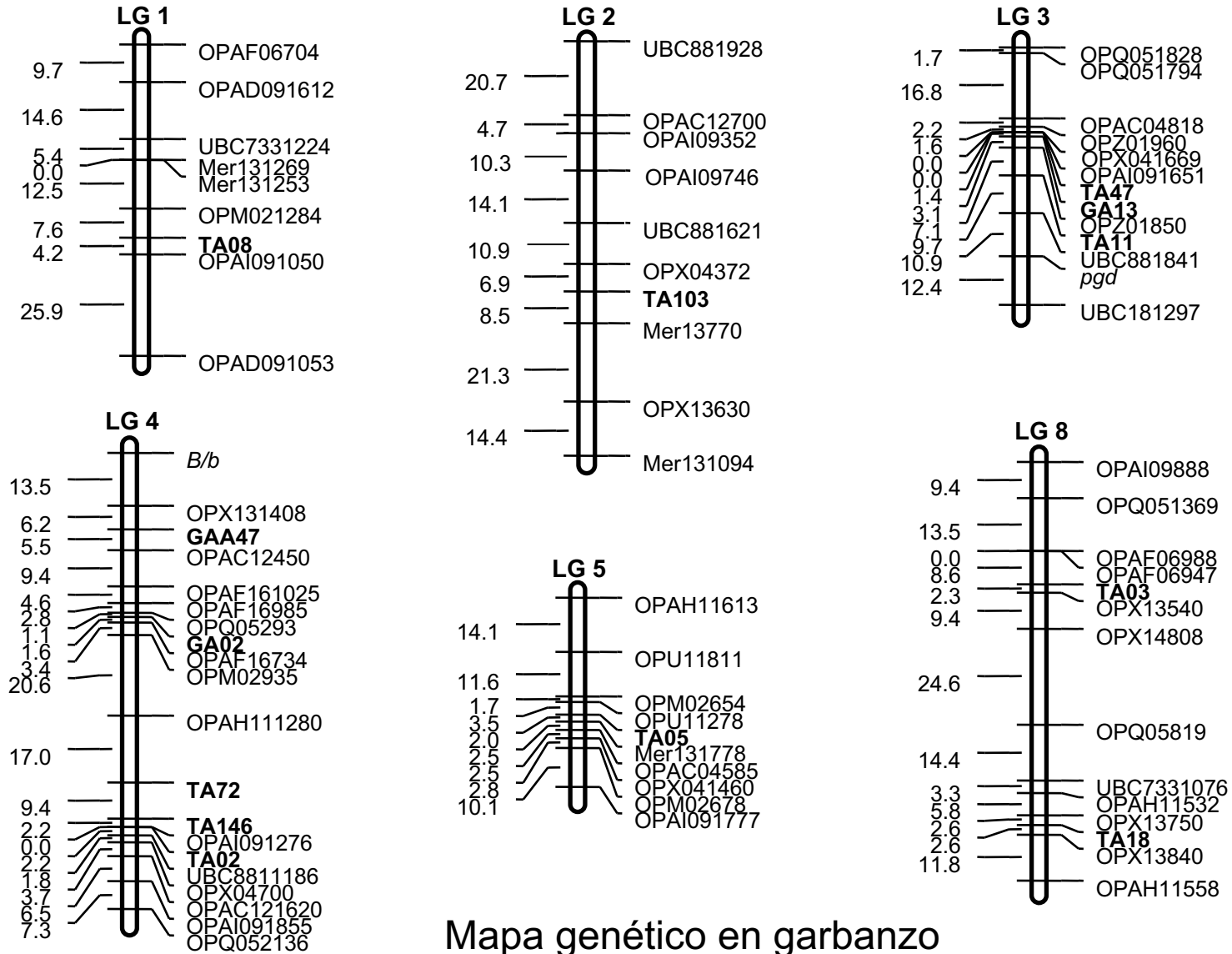
¡EL PRIMER QTL...!

n° plantas (color)	genotipo ($x \pm s_x$)	peso ($x \pm s_x$)
45	CC	30.7 ± 0.6
80	Cc	28.3 ± 0.3
41	cc	26.4 ± 0.5





Heredabilidad y respuesta a la selección



Mapa genético en garbanzo

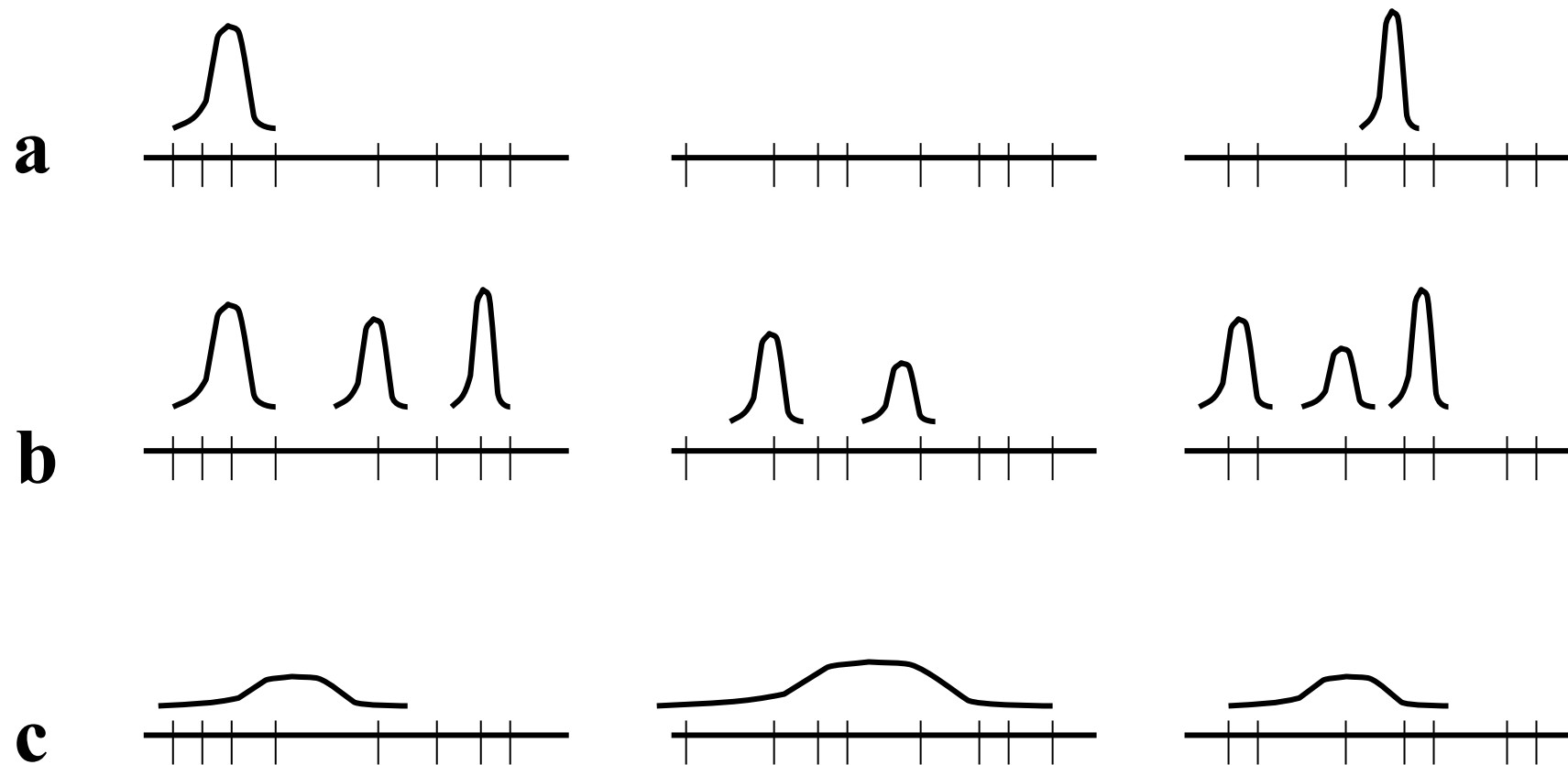


Fig. 4.3. Posibles casos de QTL. Se representan tres regiones; se supone un mapa saturado (marcas verticales) y que en los tres casos se explica el mismo porcentaje de variación total. (a): muy pocos QTL y muy localizados; (b): muchos aunque muy concentrados; (c): varios pero extendidos sobre una gran longitud.



Curso Nacional
de Mejora
Genética
de Plantas
2019



Sociedad
Española de
Genética



UNIVERSIDAD DE ALMERÍA



HM·CLAUSE



SAKATA®



TAKII SEED

syngenta