

TEMA 4. Tipos y naturaleza de la variación II: la variación continua

1. Tipos y naturaleza de la variación (Allard, 1967, capítulo 8; Cubero, 2003, capítulo 4; Sánchez-Monge & Jouve, 1989, capítulo 16; Lacadena, capítulo 13).
2. Modelización del efecto ambiental. Partición del valor fenotípico. Heredabilidad en sentido amplio (Allard, 1967, capítulo 8; Cubero, 2003, capítulo 4; Lacadena, capítulo 13).
3. El modelo de los poligenes (Cubero, 2003, capítulo 4; Lacadena, capítulo 13).
4. Partición del valor genotípico (Cubero, 2003, capítulo 4; Falconer & MacKay, 1996, capítulo 6).
5. Partición de la varianza fenotípica. Heredabilidad en sentido estricto (Cubero, 2003, capítulo 4; Falconer & MacKay, 1996, capítulo 8 y 10).
6. Respuesta a la selección (Cubero, 2003, capítulo 4; Falconer & MacKay, 1996, capítulo 11).

BIBLIOGRAFÍA

GENÉTICA

Lacadena J. R.

Agesa. Madrid. 1988. (en la nueva versión capítulo 8: Genética General. Conceptos fundamentales. Editorial Síntesis. Vallehermoso (Madrid). 1999.)

GENÉTICA.

Sanchez-Monge, E., Jouve, N.
Omega. Barcelona. 1989

PRINCIPIOS DE LA MEJORA GENÉTICA DE PLANTAS.

Allard, R.W.
Omega. Barcelona. 1967.

INTRODUCCIÓN A LA MEJORA GENÉTICA DE PLANTAS

Cubero, J.I.
Mundi-Prensa. Madrid. 2003.

INTRODUCCIÓN A LA GENÉTICA CUANTITATIVA

Falconer, D. S., Mackay, T.F.C.
Editorial Acribia, S. A. Zaragoza 1996.

FUNDAMENTALS OF PLANT BREEDING

Kuckuck, H., Kobabe, G., Wenzel, G.
Springer-Verlag. Berlin Heidelberg, 1991.

1. Tipos y naturaleza de la variación

El término variación hace referencia a la diversidad con que un carácter puede expresarse. Un carácter se expresa de forma variable, es decir, puede adoptar distintos fenotipos. Hasta ahora casi todos los ejemplos que se han estudiado presentan variación discreta. Esto quiere decir que el fenotipo del carácter que expresa un individuo puede ser adscrito sin ambigüedad a una determinada clase. Por ejemplo, el color de los pétalos es púrpura o blanco, la posición de las flores es axial o terminal, la superficie de la semilla es lisa o rugosa, el tamaño de las plantas es normal o enano, etc. Está claro que estas clases fenotípicas son discretas, perfectamente separables. Estos caracteres se denominan caracteres cualitativos. Sin embargo existen caracteres cuya variación no es discreta, ya que el fenotipo, cuando se mide, puede adoptar cualquiera de los valores posibles entre dos valores extremos, siendo común que los valores más frecuentes sean los intermedios, y que la frecuencia disminuya hacia los extremos. Por ejemplo la producción en gramos de las plantas de una especie cereal en una población puede variar entre 3 y 6 gramos, y todos los valores intermedios (3.15,..... 3.27,.....4.33,6.64,.....6) son posibles, siendo los más comunes los cercanos a 4.5 y los menos frecuentes los próximos a 3 y 6. Esta variación presenta una distribución continua.

En las plantas cultivadas, muchos caracteres de interés agronómico varían de forma continua. Por ejemplo, en una especie como el trigo, caracteres tales como la altura de la planta, número de días hasta maduración, tamaño y forma de las semillas, producción, contenido en proteínas, tolerancia

al frío y a la sequía, aptitud para formar hijuelos, etc, son caracteres que varían de forma continua.

En este tipo de caracteres la mera observación no sirve para caracterizar el fenotipo. El fenotipo debe ser medido. Por esta razón los caracteres que varían de forma continua se denominan métricos o cuantitativos. En cualquier caso, una vez medido el fenotipo no puede adscribirse a una clase concreta, debido a que la continuidad de la variación impide definir clases diferenciadas, a menos que lo hagamos de forma arbitraria.

Los principios genéticos sobre los que se fundamenta la herencia de los caracteres cuantitativos son los mismos que los que hasta ahora hemos visto que rigen la transmisión de los caracteres cualitativos. Tanto los caracteres cuantitativos como los cualitativos están regidos por genes que cumplen las leyes de Mendel. La diferencia depende tanto de la importancia relativa del genotipo y el medio en la producción del fenotipo final, como del número de genes implicados en el control del carácter. En los epígrafes siguientes analizaremos el efecto de estas circunstancias sobre la naturaleza (discreta o continua) de la variación.

2. Modelización del efecto ambiental

Ya sabemos que el fenotipo de un carácter es el resultado de la acción conjunta del genotipo y del medio. Esto se puede expresar de forma lineal, mediante la siguiente expresión:

$$P = G + E$$

Donde:

- P es la medida de la expresión fenotípica

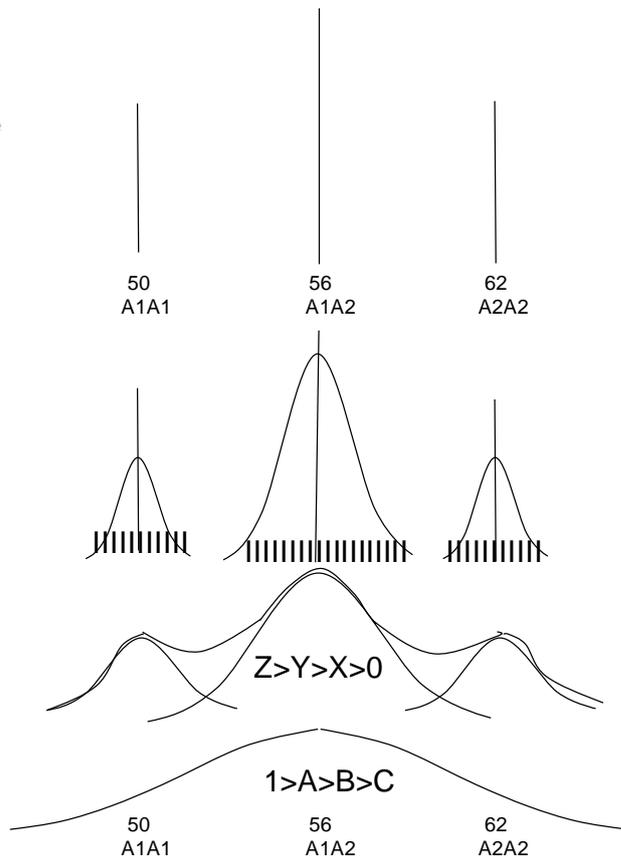
- G es el efecto fenotípico del genotipo, o componente genotípica
- E es el efecto fenotípico del ambiente o componente ambiental.

En realidad deberíamos incluir una tercera componente, la interacción de las otras dos o interacción genotipo-ambiente (G x E), y entonces la expresión anterior quedaría

$$P = G + E + GxE$$

pero la expresión $P = G + E$ es válida si incluimos en E no solo el valor de la componente ambiental sino también el de la interacción. O sea, por E estamos designando en realidad a $E + GxE$.

Es necesario que nos formemos una idea clara de la acción de ambos componentes sobre la variación del carácter. Postulemos primero una situación genética constante y estudiemos el efecto que se produce en la variación a medida que aumenta la influencia del efecto ambiental sobre expresión fenotípica. Esta situación se ilustra en las figuras siguientes, las cuales nos muestra la distribución de la F_2 en el caso hipotético de que el carácter estuviera controlado por un gen con dos alelos, herencia intermedia y que las contribuciones que los genotipos A_1A_1 , A_1A_2 y A_2A_2 fueran respectivamente 50, 56 y 62 (componentes genotípicas). Si es nula la influencia del efecto ambiental la distribución de la F_2 sería discreta, con solo tres valores fenotípicos 50, 56 Y 62) Pero si el medio influye en la expresión fenotípica se produce una dispersión entorno a los valores enumerados del carácter en cada genotipo. Cuanto mayor sea la influencia ambiental mayor será la dispersión que se producirá, solapándose progresivamente las curvas correspondientes a cada genotipo.



H^2

$$Vg = 18$$

$$Ve = 0;$$

$$H^2 = Vg / (Vg + Ve) = 1$$

$$Vg' = 18$$

$$Ve' > 0$$

$$H^{2'} = Vg' / (Vg' + Ve')$$

$$Vg'' = 18$$

$$Ve'' > 0$$

$$H^{2''} = Vg'' / (Vg'' + Ve'')$$

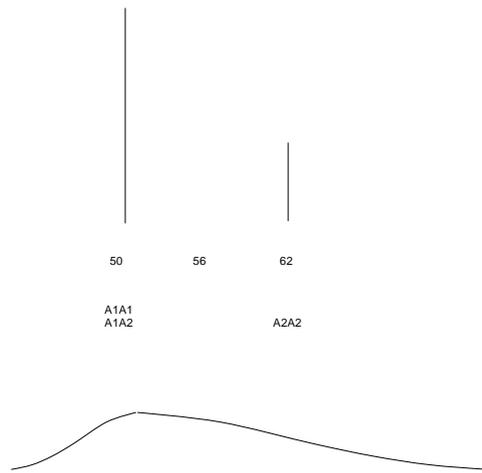
$$Vg''' = 18$$

$$Ve''' > 0$$

$$H^{2'''} = Vg''' / (Vg''' + Ve''')$$

*Véase más abajo, en el texto el significado de este recuadro

En la modelización anterior hemos asumido herencias intermedia. Si en vez de ello hubiéramos asumido dominancia de A1 sobre A2 habríamos pasado igualmente de una distribución discreta, con dos valores, a una continua, y las situaciones primera y última de la figura anterior hubieran quedado más o menos así:



La descomposición del valor fenotípico $P = G + E$ plantea la formulación del problema de la importancia relativa de la componente genotípica y de la componente ambiental en la determinación del fenotipo. Dicha importancia relativa se expresa como la proporción de variabilidad fenotípica que es debida a cada uno de los componentes del fenotipo. Asumiendo que los componentes de G y E son independientes, entonces la varianza de P (V_P) es igual a la de las varianzas de G y E.

$$V_P = V_G + V_E$$

Entonces la proporción de variabilidad fenotípica que es debida al genotipo será:

$$V_G/V_P = V_G/(V_G + V_E) = H^2$$

H^2 recibe el nombre de heredabilidad, ya que mide la importancia relativa de las causas genéticas (heredables) en la variación fenotípica.

Por tanto, si la heredabilidad es en una población del 75% quiere decir que de las diferencias en fenotipo que se observan entre los individuos de la población, el 75 % se deben a diferencias en cuanto al valor genotípico entre individuos y el 25% a diferencias del ambiente que afecta a los mismos. Quede claro que la heredabilidad no es la proporción de fenotipo atribuible al a

factores genéticos, sino a la proporción de variación observada en el fenotipo atribuible a factores genéticos, en comparación con los factores ambientales.

* En la modelización anterior, la varianza genética, de las cuatro situaciones contempladas es siempre 18

$$V_g = V_{g'} = V_{g''} = V_{g'''} = 18$$

y se ha ido asumiendo que la influencia del ambiente va incrementándose, esto es, va incrementándose el valor de la varianza ambiental V_E ,

$$0 = V_e < V_{e'} < V_{e''} < V_{e'''}$$

disminuyendo, por tanto la heredabilidad H^2

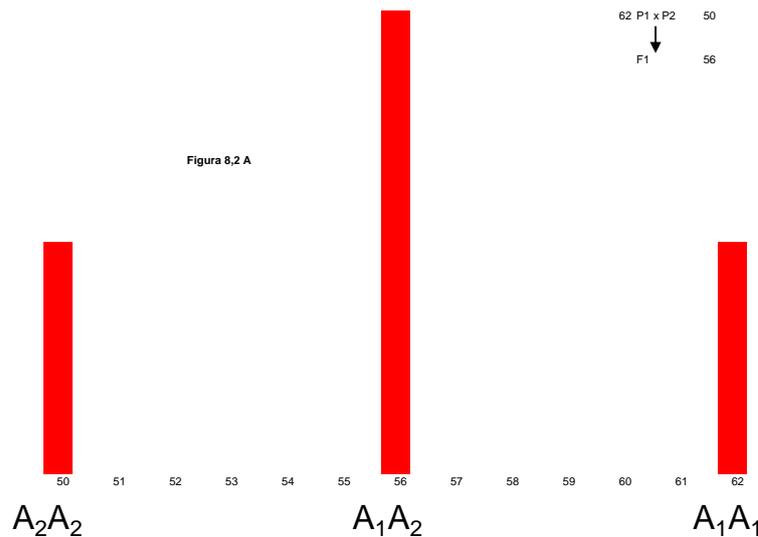
$$1 = H^2 > H^{2'} > H^{2''} > H^{2'''}$$

3. El modelo de los factores polímeros

Sabemos que el carácter puede estar controlado por varios genes. Pues bien, la existencia de varios genes controlando un carácter permite entender como, incluso en ausencia de variabilidad ambiental, puede generarse variación continua. Postulemos ahora una situación como la que hemos planteado antes, es decir, una población F_2 procedente del cruzamiento de dos líneas puras cuyos valores medios difieren en doce unidades ($P_1=62$ y $P_2=50$) siendo que el valor medio de la F_1 igual a 56. Pero ahora mantengamos constante la influencia ambiental y supongamos que es nula (ausencia de variabilidad ambiental) y vamos a ir haciendo variar la situación genética.

Si P_1 y P_2 difieren en una sola pareja génica, de manera que el genotipo de P_1 es A_1A_1 , y el de P_2 es A_2A_2 , siendo entonces la F_1 de genotipo A_1A_2 entonces la distribución fenotípica de la F_2 es

Frecuencia	Genotipo	fenotipo
25%	A_1A_1	62
50%	A_1A_2	56
25%	A_2A_2	50



La herencia intermedia es compatible con una aportación aditiva de los alelos A_1 y A_2 igual a 31 y 25 respectivamente. De manera que (recordemos, la que influencia ambiental es nula):

$$\text{Fenotipo de } A_1A_1 = \text{aportación de } A_1 + \text{aportación de } A_1 = 31+31=62$$

$$\text{Fenotipo de } A_1A_2 = \text{aportación de } A_1 + \text{aportación de } A_2 = 31+25=56$$

$$\text{Fenotipo de } A_2A_2 = \text{aportación de } A_2 + \text{aportación de } A_2 = 25+25=50$$

Supongamos ahora que las dos líneas puras difieren en dos parejas génicas (A_1A_2 y B_1B_2), de manera que P1 es de genotipo $A_1A_1B_1B_1$ y P2 de genotipo $A_2A_2B_2B_2$. La F1 será de Genotipo $A_1A_2B_1B_2$. Si ambas parejas tienen el mismo efecto sobre el fenotipo, entonces esto es compatible con una aportación aditiva de los alelos tal como esta:

$$A_1 = 15.5 \quad A_2 = 12.5 \quad B_1 = 15.5 \quad B_2 = 12.5$$

De la misma manera que en el anterior caso tenemos:

$$\text{Fenotipo de } A_1A_1B_1B_1 = 15.5 + 15.5 + 15.5 + 15.5 = 62$$

$$\text{Fenotipo de } A_1A_2B_1B_2 = 15.5 + 12.5 + 15.5 + 12.5 = 56$$

$$\text{Fenotipo de } A_2A_2B_2B_2 = 12.5 + 12.5 + 12.5 + 12.5 = 50$$

Pero en este caso aparecen más genotipos en la F_2 , concretamente:

$$A_1A_1B_1B_2$$

$$A_1A_1B_2B_2$$

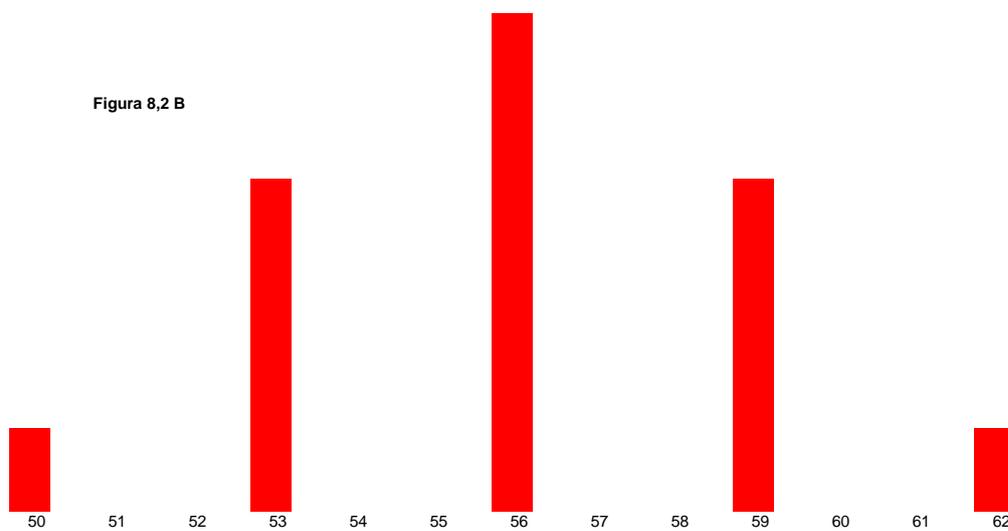
$$A_1A_2B_1B_1$$

$$A_1A_2B_2B_2$$

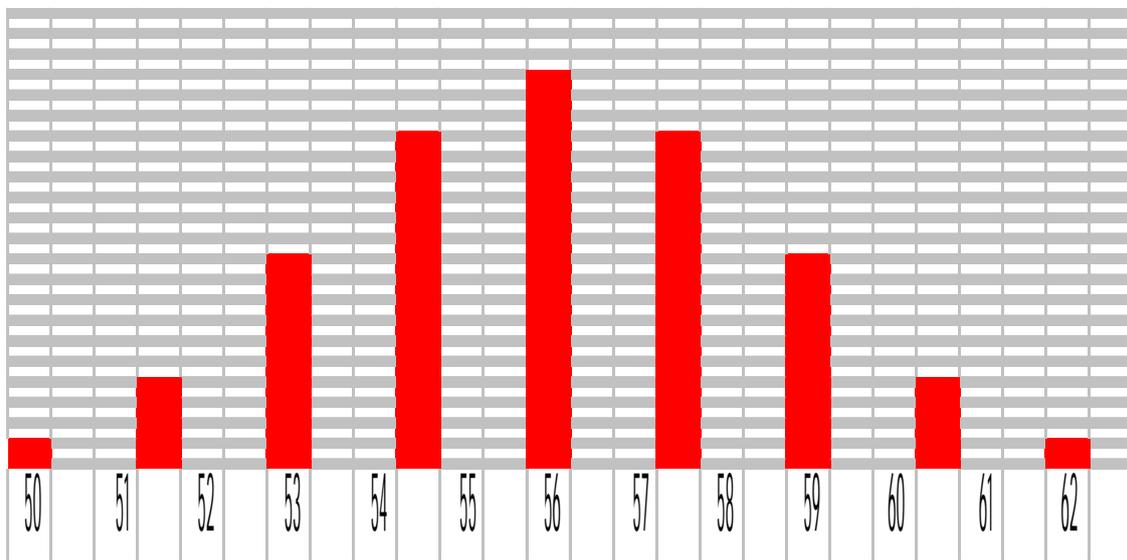
De acuerdo con este modo de acción génica en la F_2 los fenotipos que aparecerán y sus frecuencias serán:

Fenotipo	Genotipo	frecuencia
62	$A_1A_1B_1B_1$	1/16
59	$A_1A_2B_1B_1$	4/16
	$A_1A_1B_1B_2$	
56	$A_1A_1B_2B_2$	6/16
	$A_2A_2B_1B_1$	
	$A_1A_2B_1B_2$	
53	$A_1A_2B_2B_2$	4/16
	$A_2A_2B_1B_2$	
50	$A_2A_2B_2B_2$	1/16

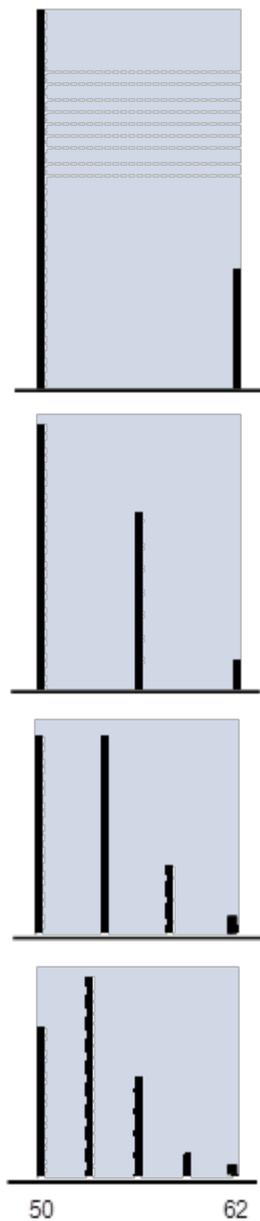
La distribución de los fenotipos en la F2 se muestra gráficamente en la *figura 8-2B*.



Podemos seguir razonando de forma análoga, asumiendo que las líneas puras ($P1=62$ y $P2=50$) difieren en tres parejas génicas, en cuatro, en cinco... etc. Comprobaremos que cuanto mayor sea el número de parejas génicas que gobiernan un intervalo de variación (en este caso 50-62) mayor es el número de fenotipos intermedios que aparecen entre los dos valores extremos (50 y 62), y por tanto más nos acercamos a una situación de continuidad. Por ejemplo para cuatro parejas génicas nos quedaría:



En la modelización anterior hemos asumido herencias intermedia. Si en vez de ello hubiéramos asumido que el parental P1 (50) domina siempre sobre el P2 (62), o sea la F1 siempre vale 50, pero vamos variando el número de parejas génicas que gobiernan esa diferencia (1, 2, 3 4....) habríamos pasado igualmente de una distribución discreta, con dos valores, a una que se va acercando paulatinamente a la continuidad:



Las *modelizaciones anteriores* del efecto del medio ambiente y de los poligenes ponen de manifiesto el hecho de que tanto unas heredabilidades (en

sentido amplio) bajas como un número relativamente alto de genes, darán como resultado una distribución continua, más o menos normal. Esto es aún más cierto cuando ambos fenómenos se yuxtaponen, es decir, cuando la variabilidad está regida por muchos genes, estando cada uno de ellos más o menos influido por el medio.

4. Partición del valor genotípico

Anteriormente hemos descompuesto el valor fenotípico en dos componentes, una genotípica y otra ambiental:

$$P = G + E$$

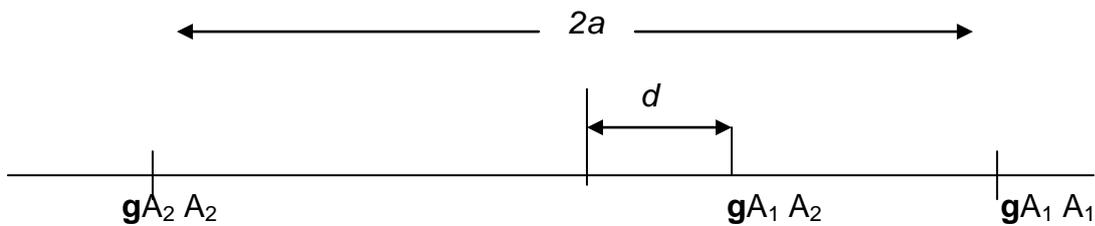
Tal y como se indicó, esta expresión lineal puede ser interpretada como que el valor fenotipo es igual a la componente genotípica G, también conocida como “valor genotípico”, más un error o desviación que tiene un origen ambiental. Si no fuera por ese error, P sería igual a G.

La componente genotípica también se puede descomponer en otras componentes. Vamos a hacerlo utilizando el modelo aditivo. El modelo aditivo lo que asume es que G es el resultado de la suma de las contribuciones individuales que hacen cada uno de los dos miembros de todas las parejas génicas que gobiernan la expresión del carácter. A esa suma se la llama componente aditiva. El modelo comprueba el grado de concordancia entre G y A según condiciones, a la falta de concordancia se la considera un error de naturaleza genética, e intenta explicarlo.

$$G = A + \varepsilon$$

Sea un carácter cuantitativo gobernado por varias parejas génicas: $A_1/A_2, B_1/B_2, C_1/C_3, \dots$. Supongamos que conocemos los valores medios de los

individuos que con respecto a la primera pareja son de genotipo A_1A_1 , A_1A_2 y A_2A_2 y que estos valores son los indicados en la escala.



Estos valores son las componentes genotípicas correspondientes a estos tres genotipos. Supongamos que se trata de una población panmítica en equilibrio, en la que las frecuencias génicas de los alelos A_1 y A_2 son respectivamente p y q . El valor fenotípico medio de la población será entonces

$$M = g_{A_1 A_1} \times p^2 + g_{A_1 A_2} \times 2pq + g_{A_2 A_2} \times q^2$$

Designemos como $2a$ a la diferencia entre los valores genotípicos de los homocigotos, y como d a la diferencia entre el valor genotípico del heterocigoto y la media de los dos valores genotípicos de los homocigotos. Si hacemos un cambio de escala y referimos los valores genotípicos al valor medio de la población (M), los valores genotípicos en la nueva escala serán

$$\begin{aligned} \mathbf{G}_{A_1 A_1} &= g_{A_1 A_1} - M = 2q(\alpha - qd) \\ \mathbf{G}_{A_1 A_2} &= g_{A_1 A_2} - M = (q-p) \alpha + 2pqd \\ \mathbf{G}_{A_2 A_2} &= g_{A_2 A_2} - M = -2p(\alpha + pd) \end{aligned}$$

donde

$$\alpha = a + (q - p) d$$

Queremos estimar las contribuciones individuales y sumables de los alelos A_1 y A_2 . si llamamos α_1 y α_2 respectivamente a estas contribuciones, los valores G , A y del erro ϵ de los tres genotipos serán:

Genotipo	G	A	ϵ
$A_1 A_1$,	$2q(\alpha - qd)$	$2\alpha_1$	$2q(\alpha - qd) - 2\alpha_1$
$A_1 A_2$	$(q-p)\alpha + 2pqd$	$\alpha_1 + \alpha_2$	$(q-p)\alpha + 2pqd - \alpha_1 - \alpha_2$
$A_2 A_2$	$-2p(\alpha + pd)$	$2\alpha_2$	$-2p(\alpha + pd) - 2\alpha_2$

¿Cómo podemos estimar α_1 ? Como el efecto medio que el gen A_1 ejerce sobre el valor genotípico de la población. Como estima de dicho efecto medio parece lógico tomar el valor genotípico medio de los individuos que se formarían fecundando un gameto portador del alelo A_1 con otro gameto tomado al azar de la población. Es decir, A_1 se aparea con una frecuencia p con A_1 y con una q con A_2 :

Apareamiento	frecuencia	Genotipos	Valor genotípico
A_1 con A_1	p	$A_1 A_1$,	$2q(\alpha - qd)$
A_1 con A_2	q	$A_1 A_2$,	$(q-p)\alpha + 2pqd$

El valor medio de los individuos obtenidos así sería el efecto medio del gen A_1 o α_1

$$\alpha_1 = p \times (2q(\alpha - qd)) + q \times ((q-p)\alpha + 2pqd) = q(a + (q - p)d)$$

$$\text{haciendo } \alpha = a + (q - p)d \quad \text{entonces}$$

$$\alpha_1 = q\alpha$$

De forma análoga se puede demostrar que el efecto medio del gen A_2 es

$$\alpha_2 = -p\alpha$$

En consecuencia, los valores genotípicos (G), aditivo (A) y el error ϵ serán para cada genotipo:

	$A_1 A_1$	$A_1 A_2$	$A_2 A_2$
G	$2q(\alpha - qd)$	$(q-p)\alpha + 2pqd$	$-2p(\alpha + pd)$
A	$2q\alpha$	$(q-p)\alpha$	$-2p\alpha$
ϵ	$-2q^2d$	$2pqd$	$-2p^2d$

Podemos comprobar que el error es cero ($G=A$) si lo es d , es decir, si la dominancia es nula. Por otra parte al error lo denominaremos desviación dominante (D), ya que surge de la propiedad de la dominancia entre los alelos de un locus, y supone una desviación del valor de "A" respecto a "G" cuando $d \neq 0$. En ausencia de dominancia ($d=0$) el valor genotípico G coincide con la componente aditiva A.

Hemos estimado las contribuciones de la pareja A_1/A_2 . De forma análoga podríamos hacerlo para el resto de las parejas. La componente genotípica resultante de la acción de todas las parejas quedaría descompuesta en dos componentes, cada una de las cuales es el resultado de la suma de las contribuciones de cada pareja

$$\sum G_i = \sum A_i + \sum D_i$$

Si llamamos G a $\sum G_i$, A a $\sum A_i$ y D a $\sum D_i$, nos queda

$$G = A + D$$

En realidad, cuando el carácter está gobernado por varios *loci*, el valor genotípico G puede diferir de $A + D$ ya que puede contener una desviación adicional debida a la interacciones epistáticas entre *loci*. Cuando éstas no existen, $G = A + D$, y se dice que los *loci* implicados actúan de forma aditiva. Pero en caso contrario, existe una desviación respecto a las combinaciones aditivas de los valores genotípicos asignables a cada *locus*. A esta desviación

se le denomina *desviación epistática* o *componente epistática*. La designaremos I. Así pues, para todos los *loci* en su conjunto podemos escribir

$$G = A + D + I$$

Se llama valor de mejora de un individuo al valor genotípico medio de su progenie. En una población en equilibrio H-W, para un carácter cuantitativo, suponiendo que no existen interacciones epistáticas, el valor de mejora de un individuo coincide con la mitad de su valor aditivo. Por este motivo a la componente aditiva se la denomina valor reproductivo o de mejora. En cualquier caso, la coincidencia anterior no se da si las interacciones epistáticas son significativas.

Podemos expresar la descomposición del valor genotípico del siguiente modo. Supongamos que un carácter cuantitativo está gobernado por dos parejas génicas, con dos alelos por pareja (A_1/A_2 y B_1/B_2). Sean α_1 , α_2 , β_1 y β_2 , las contribuciones aditivas correspondientes a los alelos A_1 , A_2 , B_1 y B_2 . La componente genotípica de un individuo de genotipo $A_iA_jB_iB_j$ será:

$$A = \alpha_i + \alpha_j + \beta_i + \beta_j$$

donde i y j hacen referencia respectivamente a los alelos recibidos por dicho individuo a través de los gametos femenino y masculino respectivamente (tanto i como j pueden ser 1 o 2). Si designamos como $\alpha_i \times \alpha_j$ y $\beta_i \times \beta_j$, las interacciones entre A_i y A_j , y entre B_i y B_j , la componente dominante será:

$$D = (\alpha_i \times \alpha_j) + (\beta_i \times \beta_j)$$

Por último, $\alpha_i \times \beta_i$, $\alpha_i \times \beta_j$, $\alpha_j \times \beta_i$ y $\alpha_j \times \beta_j$ representan a las interacciones epistáticas de aditivo por aditivo, $\alpha_i \times (\beta_i \times \beta_j)$, $\alpha_j \times (\beta_i \times \beta_j)$, $\beta_i \times (\alpha_i \times \alpha_j)$ y β_j

$\alpha_i \times \alpha_j$), las interacciones epistáticas de aditivo por dominante, y $(\alpha_i \times \alpha_j) \times (\beta_i \times \beta_j)$ las interacciones epistáticas de dominante por dominante.

La componente Genotípica quedaría descompuestas del siguiente modo

$$\begin{aligned}
 & \alpha_i + \alpha_j + \beta_i + \beta_j + \text{Componente aditiva } A \\
 & + (\alpha_i \times \alpha_j) + (\beta_i \times \beta_j) + \text{Componente de la dominancia } D \\
 & + \alpha_i \times \beta_i + \alpha_i \times \beta_j + \alpha_j \times \beta_i + \alpha_j \times \beta_j + \\
 & + \alpha_i \times (\beta_i \times \beta_j) + \alpha_j \times (\beta_i \times \beta_j) + \\
 & + \beta_i \times (\alpha_i \times \alpha_j) + \beta_j \times (\alpha_i \times \alpha_j) + \\
 & + (\alpha_i \times \alpha_j) \times (\beta_i \times \beta_j) \left. \vphantom{\begin{aligned} & + \alpha_i \times \beta_i + \alpha_i \times \beta_j + \alpha_j \times \beta_i + \alpha_j \times \beta_j + \\ & + \alpha_i \times (\beta_i \times \beta_j) + \alpha_j \times (\beta_i \times \beta_j) + \\ & + \beta_i \times (\alpha_i \times \alpha_j) + \beta_j \times (\alpha_i \times \alpha_j) + \\ & + (\alpha_i \times \alpha_j) \times (\beta_i \times \beta_j) \end{aligned}} \right\} \text{Componente epistática } I
 \end{aligned}$$

5. Partición de la varianza fenotípica. La heredabilidad en sentido estricto.

La varianza mide y expresa la cantidad de variación. En una población la varianza fenotípica sería la asociada a los valores del fenotipo de los individuos de la misma. Esta varianza se puede descomponer en las mismas componentes en las que se ha descompuesto el valor fenotípico. Es decir,

$$P = G + E = A + D + I + E$$

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

Así por ejemplo, la V_A es la varianza asociada a los valores aditivos de los individuos de la población. Mediante diseños adecuados es posible estimar, en determinadas poblaciones, la V_P y sus componentes, especialmente V_A . Pues bien, el cociente entre la varianza aditiva y la fenotípica es lo que se conoce como heredabilidad en sentido estricto (h^2).

$$h^2 = V_A / V_P ;$$

La h^2 expresa el grado de relación de relación lineal que existe entre el valor de la componente aditiva y el valor fenotípico y, por tanto, expresa la

bondad del fenotipo como estimador del valor aditivo, que es la componente que más discrimina a los distintos genotipos. Cuanto mayor es la h^2 en mayor medida las diferencias de genotipo se traducen en diferencias de fenotipo. Cuanto mayor sea h^2 mayor será la eficacia de la selección, ya que mayor es la probabilidad de que al escoger un buen fenotipo se esté escogiendo un buen genotipo. Un genotipo es tanto más bueno cuanto mayor es su valor aditivo, esto es, cuanto mayor sea el número de alelos con el valor aditivo más favorable. Téngase en cuenta que lo que los individuos pasan a sus descendencias son sus genes. Cuanto más bueno sea un genotipo más genes favorables pasa a sus descendientes.

Por tanto, los métodos de selección pura y dura (la selección individual y la selección masal en todas sus variantes) son tanto más eficaces cuanto mayor sea la heredabilidad en sentido estricto. De estos métodos se dice que explotan la varianza de tipo aditivo. Lo que pretenden es incrementar en las poblaciones la frecuencia de los genes favorables. El techo de estos métodos se alcanza cuando en la población todos los individuos son homocigotos para los alelos favorables en todos los *loci* que gobiernan el carácter cuantitativo. Dicho techo difícilmente se alcanza.

6. Respuesta a la selección

Cuando se hace selección en una población cuyo fenotipo medio es P , la respuesta a la selección (R) es la diferencia entre el fenotipo medio de su progenie (P_f) y P . Recuérdese, que en una población sometida a selección, su progenie se deriva solo de los individuos seleccionados. El diferencial de selección (DS) es la diferencia entre el valor fenotípico medio de los individuos seleccionados (P_s) y el de la población total (P). Así pues

$$R = P_f - P$$

y

$$DS = P_s - P$$

Se puede demostrar que, si sólo los individuos seleccionados actúan como reproductores, tanto masculinos como femeninos (en plantas selección en pre-antesis), entonces

$$P_f - P = h^2 (P_s - P), \text{ o lo que es lo mismo}$$

$$R = h^2 DS$$

Y por tanto,

$$P_f = P + h^2 (P_s - P)$$

Ahora bien, si los individuos seleccionados sólo actúan como reproductores femeninos, (en plantas selección en post-antesis), entonces

$$P_f - P = \frac{1}{2} h^2 (P_s - P), \text{ o lo que es lo mismo}$$

$$R = \frac{1}{2} h^2 DS$$

Y por tanto,

$$P_f = P + \frac{1}{2} h^2 (P_s - P)$$

