

# Tema 7

## Estructura genética de las poblaciones de plantas alógamas

1. Frecuencias génicas y frecuencias genotípicas
2. Estructura genética de las plantas alógamas. Ley de Hardy-Weinberg
3. Factores que afectan al equilibrio Hardy-Weinberg
  - 3.1. Mutación
  - 3.2. Migración
  - 3.3. Selección
  - 3.4. Finitud de la poblaciones
    - 3.4.1 Deriva genética
    - 3.4.2 Consanguinidad
  - 3.5. Apareamientos no aleatorios
    - 3.5.1 Apareamientos consanguíneos recurrentes
    - 3.5.2 Apareamientos selectivos
4. Depresión consanguínea
5. Heterosis
6. Fundamento genético de la depresión consanguínea y de la heterosis
7. Especies alógamas estrictas
8. Equilibrio en plantas parcialmente alógamas

### Bibliografía

#### **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.

#### **GENÉTICA**

Lacadena J. R.  
Agesa. Madrid. 1988.

#### **GENÉTICA**

Stricberger, M. W.  
Omega. Barcelona. 1988

## 1. Frecuencias génicas y frecuencias genotípicas

Una población es un conjunto de individuos de la misma especie que conviven en el mismo nicho ecológico.

Sea una población diploide en la que hay  $N$  individuos. Supongamos para un gen con dos alelos ( $A$  y  $a$ ) el número de individuos de genotipos  $AA$ ,  $Aa$  y  $aa$  es respectivamente  $f_{11}$ ,  $f_{12}$  y  $f_{22}$ . Llamamos frecuencias genotípicas a las frecuencias relativas de los genotipos en la población. Por tanto, las frecuencias genotípicas de los tres genotipos mencionados serán respectivamente:

$$P_{11} = f_{11}/N$$

$$P_{12} = f_{12}/N$$

$$P_{22} = f_{22}/N$$

Las frecuencias génicas son las frecuencia de los genes (alelos) en una población. En nuestro supuesto, las frecuencias génicas de  $A$  y  $a$  son respectivamente:

$$p = \frac{2f_{11} + f_{12}}{2N} = P_{11} + \frac{1}{2}P_{12}$$

$$q = \frac{2f_{22} + f_{12}}{2N} = P_{22} + \frac{1}{2}P_{12}$$

Por tanto, en cualquier población, las frecuencias génicas son conocidas si se conocen las genotípicas.

## 2. Estructura genética de las plantas alógamas. Ley de Hardy-Weinberg

Una población es panmíctica si en la reproducción los apareamientos entre los individuos son libres y al azar. Las poblaciones de especies alógamas estrictas son panmícticas.

En una población panmíctica, infinitamente grande, en la que un gen este representado por los alelos  $A$  y  $a$ , cuyas frecuencia génicas son respectivamente  $p$  y  $q$ , las frecuencias de los tres genotipos  $AA$ ,  $Aa$  y  $aa$ , permanecerán constantes e iguales respectivamente a  $p^2$ ,  $2pq$  y  $q^2$  después de una generación de apareamientos libres y al azar. Para que se cumpla esta ley son condiciones necesarias, además de la panmixia y del tamaño infinito de la población, el que los dos alelos sean estables (que no muten), el que los tres genotipos sean igualmente fértiles y viables (que no haya selección) y el que no se produzca migración diferencial.

Un cigoto se forma por unión de dos gametos. Decir que los individuos se aparean al azar equivale a decir que los gametos se unen al azar. Si  $p$  y  $q$  son las frecuencias génicas de  $A$  y  $a$ , en una población panmíctica la unión de gametos para formar cigotos de la generación siguiente seguirá este esquema.

\	A(p)	a(q)
A(p)	AA $p^2$	Aa $pq$
a(q)	Aa $pq$	aa $q^2$

Luego en la generación siguiente las frecuencias de los genotipos  $AA$ ,  $Aa$  y  $aa$  serán respectivamente  $p^2$ ,  $2pq$  y  $q^2$ . A partir de este momento la población está en equilibrio Hardy-Weinberg (las frecuencias genotípicas serán las que se acaban de indicar generación tras generación) con tal de que  $p$  y  $q$  permanezcan constantes de generación en generación, como efectivamente así sucede. En efecto, si  $p_1$  y  $q_1$  son las frecuencias génicas de la población

cuyas frecuencias genotípicas son  $p^2$ ,  $2pq$  y  $q^2$  entonces se demuestra que  $p_1 = p$  y  $q_1 = q$ :

$$p_1 = P_{11} + \frac{1}{2} P_{12} = p^2 + \frac{1}{2} 2pq = p^2 + p(1-p) = p^2 + p - p^2 = p$$

$$q_1 = P_{22} + \frac{1}{2} P_{12} = q^2 + \frac{1}{2} 2pq = q^2 + q(1-q) = q^2 + q - q^2 = q$$

En cualquier caso, una población panmíctica, en un momento dado puede no estar en equilibrio. Pero si sus individuos se aparean al azar lo estará su progenie.

En alógamas, la reproducción sexual no provoca una reducción de la variación genética, sino que permite la coexistencia de todos los genotipos en equilibrio, incluidos los heterocigotos.

### **3. Factores que afectan al equilibrio Hardy-Weinberg**

La estabilidad descrita por la ley de Hardy-Weinberg exige que en la población se cumplan unos requisitos concretos. Además de los ya indicados de apareamientos al azar y tamaño infinito, también se debe cumplir la ausencia de mutaciones, de migraciones, y de selección. Si estos requisitos no se cumplen se rompe el equilibrio, es decir, dejan de ser constantes las frecuencias genotípicas, en la mayoría de los casos porque dejan de serlo las génicas. Se producen entonces cambios en la estructura genética de la población, es decir, la población evoluciona. La estructura genética de una población viene definida por las frecuencias génicas y genotípicas de la misma.

Por tanto, la falta de cumplimiento de los requisitos impuestos por la ley de Hardy-Weinberg desencadena las llamadas fuerzas evolutivas. Se analizan a continuación, por la importancia que tienen en la naturaleza y en la selección artificial, estas fuerzas.

### 3.1 Mutación

Sea una población en el que un gen tiene dos formas alélicas,  $A$  y  $a$ , con frecuencias  $p$  y  $q$ . Si el alelo “ $A$ ” muta a “ $a$ ” o viceversa, o ambos alelos mutan originando nuevas formas alélicas, evidentemente la frecuencias génicas de  $A$  y  $a$  serán alteradas y la ley de H-W no se cumplirá. Ahora bien el grado de alteración depende de la tasa de mutación, o tendencia de los genes a mutar. La tasa de mutación puede medirse de varias maneras, por ejemplo, la frecuencia de gametos producidos que son portadores de un gen mutante. Teniendo en cuenta que las tasas de mutación son generalmente muy pequeñas (suelen oscilar entre  $10^{-6}$  y  $10^{-8}$ ) lo normal es que la aparición de mutantes, tanto si ya existían previamente en la población, como si no, produzca una alteración de las frecuencias génicas que no diferirá significativamente de cero. Por tanto, la mutación puede crear nuevos alelos, pero debido a su baja tasa es por sí sola incapaz de mantenerlos en las poblaciones. Si estos se mantienen es gracias a otras fuerzas evolutivas, como la selección y la deriva.

### 3.2 Migración

La migración es el flujo de genes entre poblaciones, debido a la entrada en una población nativa de intrusos procedentes de otra población, los cuales participan con sus gametos en la reproducción de aquella. En las plantas dicho flujo se puede producir por el trasiego de semillas. Otra vía de flujo de genes puede tener lugar mediante la transferencia de polen por el viento o los insectos polinizadores.

Los cambios de frecuencias génicas ( $\Delta q$ ) en la población nativa dependen de la tasa de inmigración (*proporción de intrusos en una población*

nativa) y de la diferencia entre el valor de la frecuencia génica en el grupo de intrusos ( $q_m$ ) y el de la población nativa ( $q_0$ ):

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

Debido al sistema reproductivo, la migración es un fenómeno que se da a través del polen más fácilmente en alógamas que en autógamias. Para el mejorador, la migración puede ser un fenómeno indeseable, por ser una fuente incontrolada de variación y, por tanto, algo a evitar en sus campos de experimentación. De ahí que, en ocasiones, haya que realizar ciertos trabajos de mejora y de conservación fuera de la región de cultivo de la especie cuyo material se está mejorando o conservando.

### 3.3 Selección

Otra de las condiciones que impone la ley de Hardy-Weinberg, es que todos los genotipos sean igualmente fértiles, es decir que no haya selección. La selección es la fuerza que favorece la reproducción de ciertos individuos con características determinadas. Si para un locus con dos alelos, los tres genotipos no son igualmente fértiles, estamos ante un caso de selección genética. Supongamos que las frecuencias de AA, Aa y aa son respectivamente  $p^2$ ,  $2pq$  y  $q^2$ . Si sus tasas de reproducción (frecuencia de individuos de cada genotipo que contribuyen con sus gametos a la reproducción) son  $w_1$ ,  $w_2$  y  $w_3$ , entonces, desde el punto de vista reproductivo, las frecuencias genotípicas reales serán:

AA	Aa	aa
$w_1 p^2 / W$	$w_2 2pq / W$	$w_3 q^2 / W$

donde  $W = w_1 p^2 + w_2 2pq + w_3 q^2$

y las génicas:

$$p_1 = (w_1 p^2 + w_2 pq) / W \quad q_1 = (w_3 q^2 + w_2 pq) / W$$

Por tanto, las frecuencias genotípicas en la siguiente generación no serán  $p^2$ ,  $2pq$  y  $q^2$  sino  $p_1^2$ ,  $2p_1q_1$  y  $q_1^2$ .

Veamos dos casos sencillos. Sea una población en la que estudiamos un *locus* con dos alelos entre los que se da dominancia completa (**A**>**a**) respecto a la tasa de reproducción ( $w_1 = w_2 \neq w_3$ ). Supongamos que la selección se da contra el alelo dominante, de manera que  $w_3 = 1$  y  $w_1 = w_2 < 1$ . Si  $w_1 = w_2 = 0$  entonces resulta obvio que en una sola generación de selección queda eliminado el gen A de la población. Su frecuencia pasa de ser  $p$  a ser  $p_1 = 0$ . En efecto:

AA	Aa	aa
$w_1 p^2 / W = 0$	$w_2 2pq / W = 0$	$w_3 q^2 / W = 1$
$p_1 = (w_1 p^2 + w_2 pq) / W = 0$		$q_1 = (w_3 q^2 + w_2 pq) / W = 1$

Pero si la selección se da contra el alelo recesivo, de manera que  $w_1 = w_2 = 1$  y  $w_3 < 1$ , entonces se puede demostrar que la nueva frecuencia del alelo **a** será

$$q_1 = (q - sq^2) / (1 - sq^2)$$

$$\text{siendo } s = 1 - w_3$$

Para  $w_3 = 0$ , (ningún homocigoto recesivo es capaz de reproducirse) entonces

$$q_1 = q / (1 + q)$$

En este caso ¿cuántas generaciones son necesarias para reducir la frecuencia de un gen recesivo hasta un valor dado?. De acuerdo con la expresión

$$q_1 = q/(1+q),$$

en la generación siguiente la frecuencia génica será

$$q_2 = q_1/(1+q_1) = q/(1+2q)$$

y en las sucesivas

$$q_3 = q_2/(1+q_2) = q/(1+3q)$$

$$q_4 = q_3/(1+q_3) = q/(1+4q)$$

.....

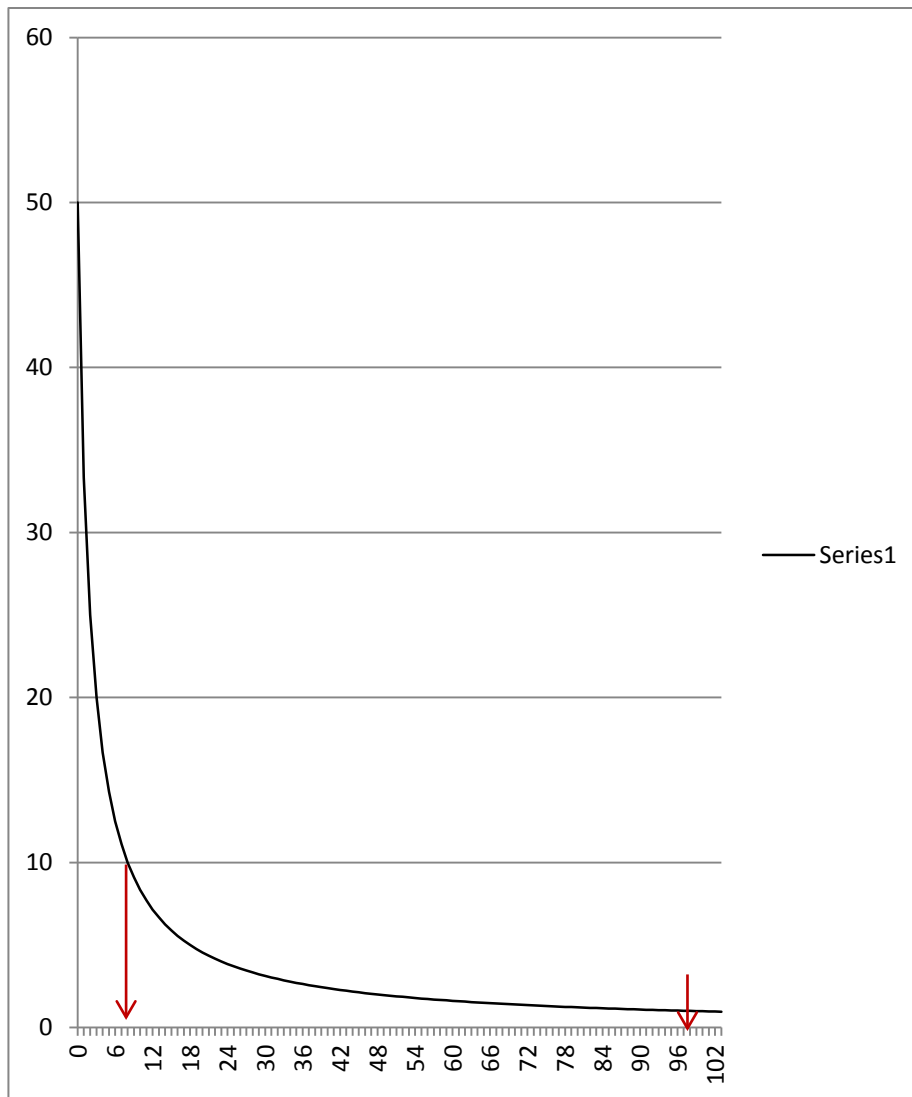
$$q_n = q_{n-1}/(1+q_{n-1}) = q/(1+nq)$$

de donde podemos obtener la expresión que nos da la respuesta a la cuestión planteada

$$n = \frac{1}{q_n} - \frac{1}{q}$$

Según esta expresión, si frecuencia inicial ( $q$ ) del recesivo indeseable en una generación dada es 0,5 (50%), para bajarla a 0,1 (10%) se necesitan 8 generaciones de selección, para seguir bajándola al 0,05 (5%) se necesitan diez generaciones más de selección, y otras 80 más si queremos reducirla al 0,01 (1%).





De todo esto podemos deducir que selección es un instrumento poderoso para reducir los recesivos indeseables a niveles bajos, pero es poco efectiva para su eliminación, ya que su efectividad disminuye a medida que lo hace la frecuencia de tales recesivos.

Podría argumentarse, en un contexto de mejora genética, que los portadores heterocigotos pueden ser también detectados por evaluación de la descendencia (mediante cruzamientos de prueba o mediante autofecundaciones), con lo cual la eliminación del gen recesivo puede lograrse en una sola generación. Es cierto, pero sólo para casos sencillos como el

descrito, donde la expresión del carácter depende de un solo gen. Cuando deben manejarse caracteres complejos, y los de interés agronómico generalmente lo son, el asunto es más complicado. En ello radican, al menos parcialmente, las limitaciones inherentes a los métodos de selección masal en alógamas.

### **3.4. Poblaciones pequeñas.**

Según la ley de Hardy-Weinberg una población se mantiene en equilibrio si tiene un número grande (en teoría infinito) de individuos que participan con sus gametos en la formación de la generación siguiente. Pero cuando el tamaño de la población es limitado como ocurre frecuentemente en la mejora de las plantas, se producen dos fenómenos que alteran el equilibrio: la deriva y la consanguinidad.

#### **3.4.1 Deriva genética**

Cuando el tamaño de la población es limitado, las frecuencias génicas ( $p$  y  $q$ ) fluctúan aleatoriamente como consecuencia de los accidentes de muestreo. Estos cambios de frecuencias génicas por errores de muestreo debidos a la finitud de la población reciben el nombre de deriva genética, ya que los valores  $p$  y  $q$  van a la deriva sin aproximarse a ningún valor particular. El efecto es tanto más significativo cuanto menor es tamaño de la población.

Se puede ilustrar la importancia de los errores del muestreo considerando dos poblaciones hipotéticas, una compuesta de 10 y otra de 1000 individuos. Supongamos que un gen está representado en ambas poblaciones por dos alelos  $A$  y  $a$ , con frecuencias génicas  $p$  y  $q$  respectivamente y ambas iguales a 0,5. La población más grande se produce a partir de una muestra de 2000 gametos, y la más pequeña a partir de una muestra de 20 gametos. En

ambas muestras la frecuencia del gen  $A$  es una variable aleatoria, cuyo valor medio y desviación típica son:

$$E(X) = p = 0,5$$

$$\sigma(X) = \sqrt{(pq)/n}$$

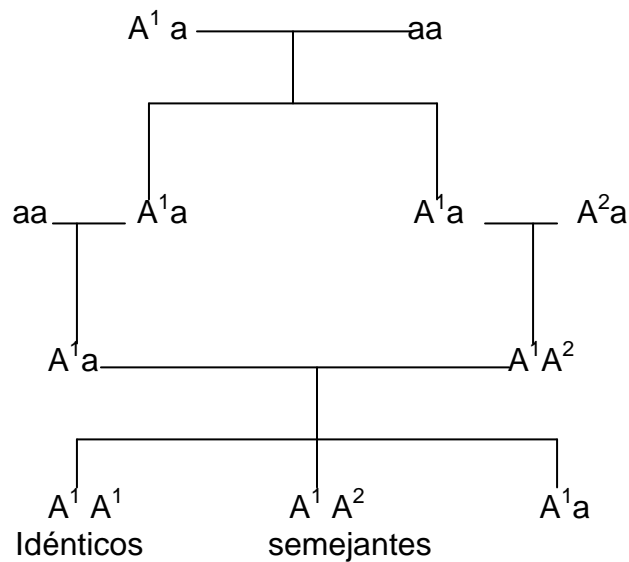
Siendo  $n$  el tamaño de la muestra (2000 o 20). Así pues, para  $n$  igual 2000 la desviación típica es de 0,011 y para  $n$  igual a 20 la desviación típica es 0,11. Así pues, en la población de 1000 individuos lo normal es que la frecuencia génica de  $A$  en la muestra de gametos que dan lugar a la generación siguiente está comprendido en el intervalo de  $0,5 \pm 0,011$ , (0,49-0,51) mientras que en la población de 10 individuos este intervalo se amplía, siendo  $0,5 \pm 0,11$  (0,39-0,61). Luego los accidentes de muestreo son de mayor magnitud en la población de 10 individuos, lo que provocaba que las frecuencias génicas se aparten de las iniciales considerablemente más en dicha población, y esto en una sola generación.

En poblaciones finitas pero grandes, el fenómeno de la deriva generalmente será poco significativo, pero en poblaciones pequeñas, transcurrido un número suficiente de generaciones, que será tanto menor cuanto más pequeña sea la población, la frecuencia génica de  $A$ , acabará tomando el valor 1 ó 0. Es decir, que la población pierde uno de los alelos y fija el otro, sin poder predecirse cuál es el que se fijará y cuál el que se perderá.

No es raro que en programas de mejora el tamaño de ciertas generaciones se reduzca mucho (10 o menos individuos), por lo que los efectos drásticos de la deriva son posibles. Genes ventajosos pueden ser eliminados y otros perjudiciales fijados. Es necesario, por tanto, tener en cuenta los efectos de la deriva cuando se hace selección.

### 3.4.2 Consanguinidad

La consanguinidad es el apareamiento entre parientes, es decir, entre individuos que tienen uno o varios antepasados comunes. Para medir la consanguinidad y sus efectos es necesario introducir el concepto de genes idénticos por descendencia. Dos alelos son genes idénticos por descendencia si descienden de un mismo gen. Por ejemplo, un cruzamiento entre primos hermanos puede dar lugar a homocigotos con genes idénticos o no por descendencia. Esto se esquematiza en la siguiente figura



La medida de la consanguinidad es el coeficiente de consanguinidad ( $F$ ), ideado por Wright, el cual cuantifica el número de conexiones familiares, y la intensidad de las mismas, entre antepasados del genitor masculino y antepasados del genitor femenino de un individuo de la población. Expresa por tanto el grado de parentesco entre los padres del individuo, y se define como la probabilidad de que los dos genes de un *locus* determinado de un individuo sean idénticos. El valor de  $F$  varía de 0 (consanguinidad nula) y 1 (consanguinidad total). De acuerdo con la definición, cuanto mayor sea el valor de  $F$ , es decir, cuanto mayor sea la consanguinidad, mayor es la probabilidad

de homocigosis. La consanguinidad incrementa pues la homocigosis. Dicho incremento es cuantificable tal y como se indica a continuación.

Sea una población en equilibrio para un locus A/a ( $p^2$ ,  $2pq$  y  $q^2$ ) en la que consanguinidad es cero ( $F=0$ ). En su progenie, si el índice de consanguinidad sigue siendo cero las frecuencias genotípicas serán:

$$AA \quad p^2$$

$$Aa \quad 2pq$$

$$Aa \quad q^2$$

Pero si en la progenie el coeficiente de consanguinidad vale  $F$  las frecuencias genotípicas de ésta ya no son las anteriores sino

$$AA \quad p^2(1-F) + pF = p^2 + pqF \quad [1]$$

$$Aa \quad 2pq(1-F) = 2pq - 2pqF \quad [2]$$

$$aa \quad q^2(1-F) + qF = q^2 + pqF \quad [3]$$

Se puede demostrar que en una población con apareamientos al azar el coeficiente de consanguinidad se incrementa de generación en generación y evoluciona de acuerdo a la siguiente expresión

$$F_n = (1/2N) + (1-1/2N)F_{n-1}$$

donde  $N$  es el número de individuos de la población que se aparean.

De acuerdo con esto si en generación inicial  $G_0$ , la consanguinidad es nula ( $F=0$ ), en las siguientes su valor será:

$$G_1 \quad F_1 = 1/2N + (1-1/2N) 0 = 1/2N$$

$$G_2 \quad F_2 = 1/2N + (1-1/2N) 1/2N$$

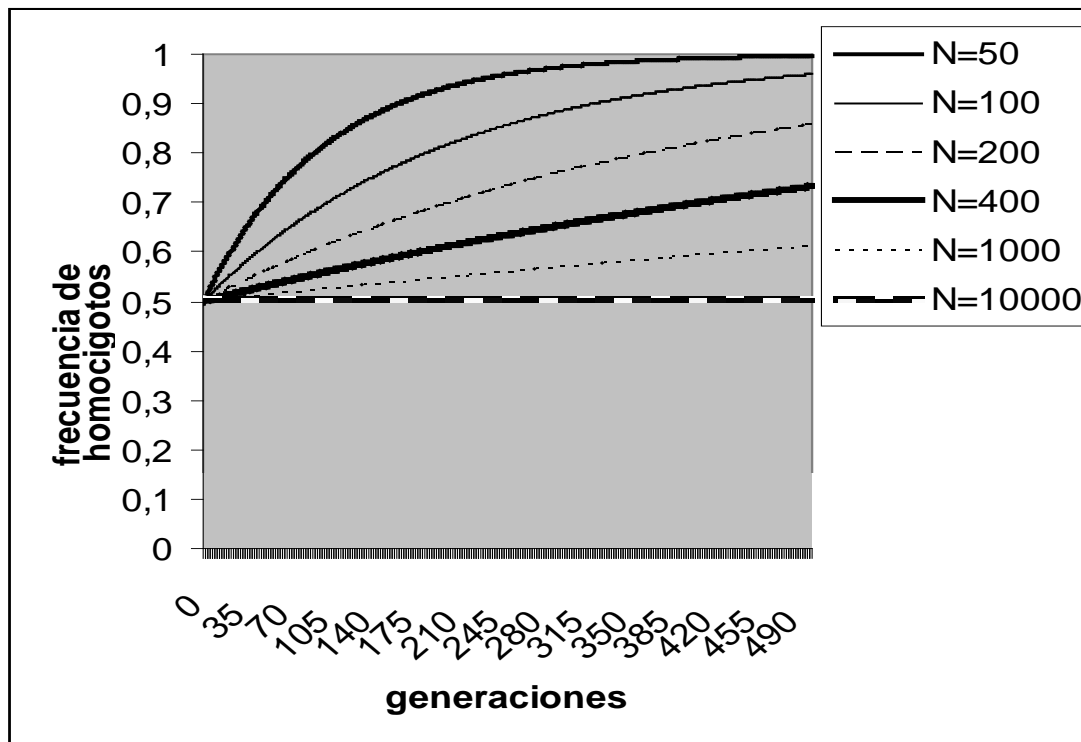
$$G_3 \quad F_3 = 1/2N + (1-1/2N) [1/2N + (1-1/2N) 1/2N]$$

.....

Estos valores de  $F_i$  son crecientes de generación en generación, y en cada generación son mayores cuanto más pequeño sea  $N$ , es decir, cuanto más pequeño sea el tamaño de la población.

Por tanto, si partimos de una población alógama estricta en equilibrio con coeficiente  $F=0$  pero de tamaño limitado  $N$  (que se mantiene constante generación tras generación), si tenemos en cuenta las expresiones [1], [2] y [3] queda claro que generación tras generación los homocigotos va incrementándose, y este incremento es tanto mayor cuanto menor es el tamaño  $N$  de la población

Para unos valores iniciales concretos de  $p$  y  $q$ , podemos representar gráficamente la evolución de la frecuencia de homocigotos ( $AA + aa$ ) para distintos valores de  $N$ . Por ejemplo para  $p = q = 0,5$  y para valores de  $N$  de 50, 100, 200, 400, 1000 y 100000 nos queda



Podemos observar que cuanto más pequeña es la población más se va apartando en el transcurso de las generaciones de las condiciones de equilibrio

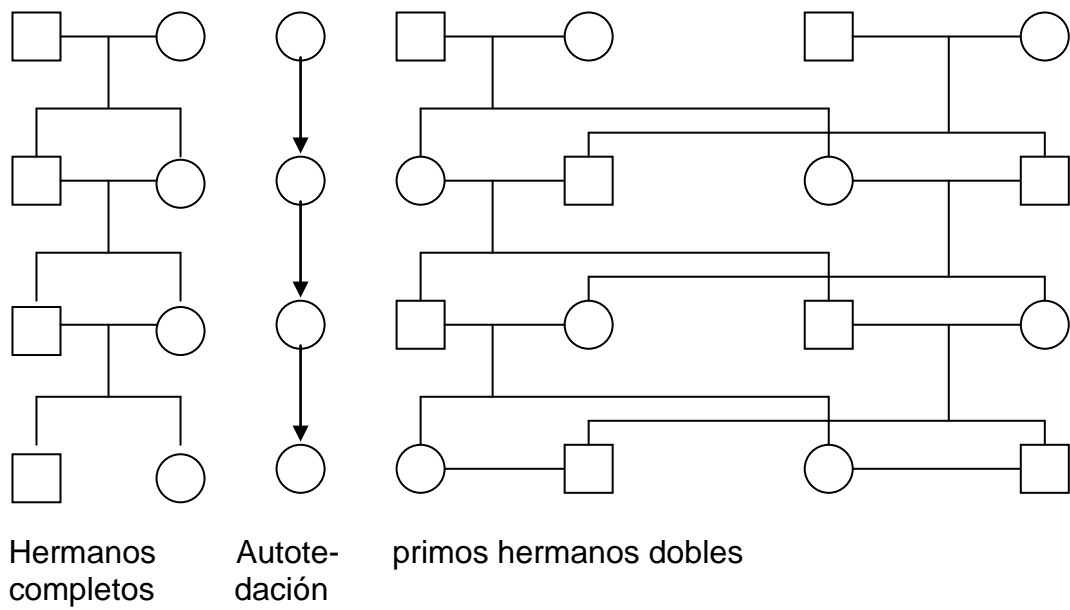
(en este caso, en el equilibrio  $AA + aa = 50\%$ ), incrementándose, generación tras generación la frecuencia de homocigotos.

La consecuencia de todo esto es que aunque una población sea alógama estricta, la finitud de la población incrementa la homocigosis con respecto a la esperada según la ley de H-W. Esto tiene importantes consecuencias como veremos más adelante.

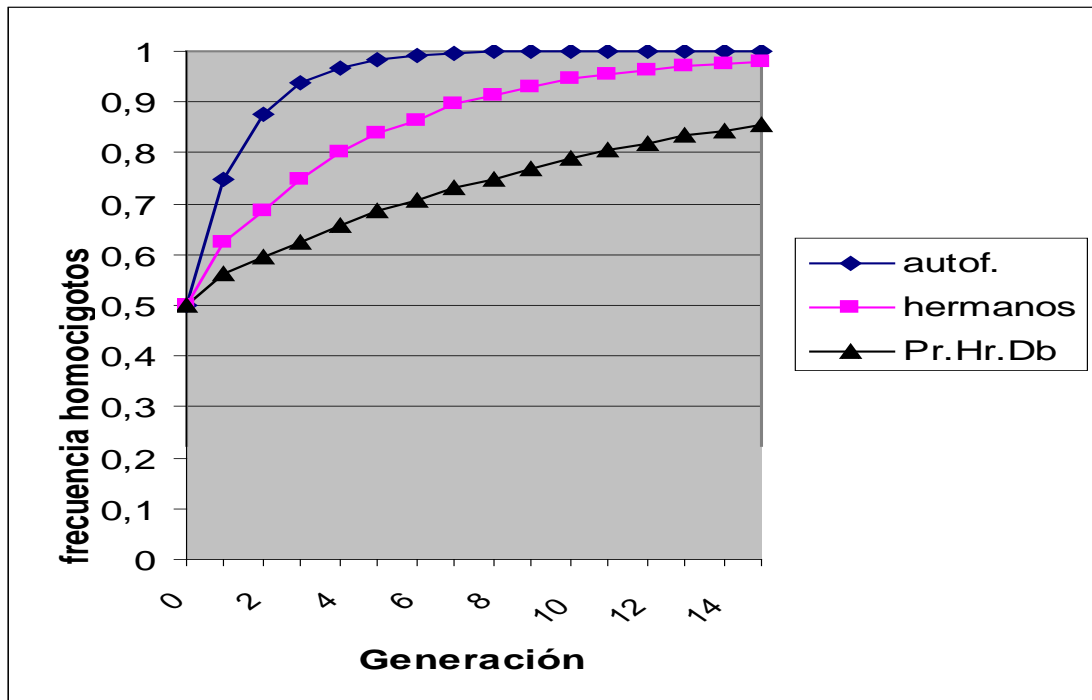
### **3.5 Apareamientos no aleatorios**

#### **3.5.1 Sistemas de apareamientos consanguíneos recurrentes**

¿Qué sucede si en una población de alógamas estrictas, de tamaño infinitamente grande, forzamos sistemáticamente apareamientos consanguíneos? Por ejemplo, obligamos que únicamente se produzcan autofecundaciones, o únicamente apareamientos entre hermanos completos, o únicamente apareamientos entre dobles primos hermanos. Se puede demostrar que en todos estos casos el coeficiente de consanguinidad va incrementando de generación en generación, y que la entidad de este incremento es tanto mayor cuanto mayor sea el grado de consanguinidad de los apareamientos. Si la población inicialmente está en equilibrio HW y su consanguinidad es nula ( $F_0 = 0$ ), es posible calcular los valores de  $F$  en las siguientes generaciones y también se puede comprobar que las frecuencias genotípicas en las mismas evolucionan de acuerdo a las expresiones [1], [2] y [3].



Podemos calcular entonces las frecuencias genotípicas si se conocen las génicas. Concretamente, para  $p=q=0,5$ , la evolución de la frecuencias de los homocigotos ( $AA + aa$ ), para los tres sistemas de consanguinidad sistemática mencionados a título de ejemplo, son las indicadas por la siguiente gráfica





Si los apareamientos hubiesen sido al azar la frecuencia de homocigotos hubiera sido constante e igual a 0,5, según la ley de H-W. Por tanto, en una población de alogamas estrictas aunque sea infinitamente grande, los apareamientos consanguíneos forzados incrementan también la frecuencia de homocigotos con respecto a lo predicho por la ley de H-W.

(NOTA: La autofecundación es un apareamiento con mayor grado de consanguinidad que el apareamiento entre dobles hermanos (hermanos de padre y madre) y el de éste es mayor que el de medios hermanos (hermanastros) y el de hermanastros igual que el de dobles primos hermanos y mayor que el de primos hermanos).

### **3.5.2 Apareamientos preferenciales**

Se dice que los apareamientos son genóticamente positivos cuando sólo se aparean entre sí individuos con el mismo genotipo: AA x AA , Aa x Aa, y aa x aa. El resultado es idéntico al de los apareamientos consanguíneos de autofecundación, es decir, se produce un incremento de la homocigosis. Tal situación únicamente es natural cuando el sistema reproductivo es la autogamia. Si es más común en la naturaleza el apareamiento *genóticamente negativo*, esto es, cuando sólo se aparean entre si individuos con diferente genotipo. Es el caso de poblaciones con sistemas de autoincompatibilidad genética. En este caso el efecto es el contrario, es decir, para aquellos genes que rigen la autocompatibilidad se produce un incremento de la heterocigosis, disminuyendo en consecuencia la homocigosis. Estos sistemas suelen impedir la autofecundación, y por tanto contribuyen a mantener el equilibrio en otros genes no implicados en la autocompatibilidad.

En el hombre hay tendencia a que los altos se casen con las altas, los bajos con las bajas; en las plantas, las precoces se cruzarán preferentemente con las precoces, y las tardías con las tardías. Este tipo de cruzamientos se denomina *fenotípicamente positivo*. Las consecuencias genéticas de los apareamientos fenotípicamente positivos son generalmente un aumento de homocigotos y una disminución de heterocigotos, pues apareamientos entre fenotipos similares implica apareamientos entre genotipos asimismo similares (aunque no idénticos: AA x AA o AA x Aa). De forma análoga el apareamiento *fenotípicamente negativo* generalmente inducirá un incremento de la heterocigosis.

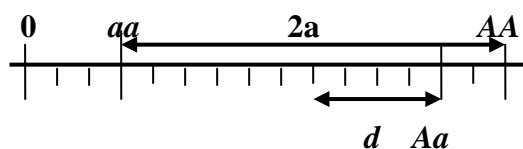
Los apareamiento positivos se utilizan en mejora para conseguir homocigosis, y los negativos para generar una heterocigosis inexistente o poco frecuente en los materiales que se cruzan, con el fin de que la recombinación genere en las generaciones posteriores combinaciones complementarias o transgresivas de genes.

#### **4. Depresión consanguínea.**

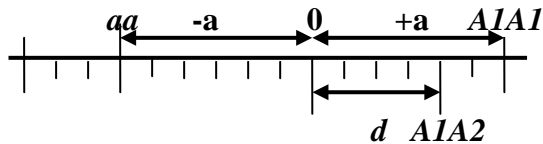
Desde los primeros tiempos de la historia ha existido una tendencia a asociar la consanguinidad con efectos biológicos desfavorables: tamaño más pequeño, disminución del vigor, reducción de la tasa de crecimiento, mayor número de individuos defectuosos, débiles, enfermizos etc. La expresión *depresión consanguínea* se refiere a estos efectos desfavorables, los cuales tienen en común su incidencia negativa sobre la eficacia biológica, término que hace referencia a la capacidad reproductiva de los individuos de una población. La depresión consanguínea es consecuencia del incremento de la

homocigosis por consanguinidad. Esto es así porque en las poblaciones existen genes deletéreos que cuando se expresan producen efectos desfavorables. Dichos genes suelen ser recesivos, por la razón que más adelante se indica. Al aumentar la homocigosis por consanguinidad aumentará la expresión de genes recesivos, y como algunos de ellos son deletéreos, aumentará la frecuencia de individuos que los expresan, es decir, que son biológicamente defectuosos.

Por otra parte, la consanguinidad no solo se incrementa la frecuencia de individuos defectuosos sino que provoca también, en los caracteres relacionados con la eficacia biológica, un desplazamiento de la media de la población hacia los valores de los homocigotos recesivos, cuyas contribuciones a la eficacia biológica son las más desfavorables. En efecto, supongamos un *locus* ( $A/a$ ) cuya expresión incide en la eficacia biológica, en el que  $A$  domina total o parcialmente sobre  $a$ . Supongamos que al colocar en una escala las contribuciones que hacen los tres genotipos a la eficacia biológica la diferencia entre los valores genotípicos de los dos homocigotos es  $2a$ , y que la diferencia entre el del heterocigoto y la media de los dos homocigotos vale  $d$ . **Estamos utilizando la misma letra para designar dos cosas distintas: un gen ( $a$ ), y una magnitud ( $a$ )**



Haciendo un cambio de escala y colocando el origen en la media de los dos homocigotos, en la nueva escala los valores genotípicos son  $a$ ,  $d$  y  $-a$  :



Si las frecuencias génicas de  $A$  y  $a$  son  $p$  y  $q$  respectivamente y no existe consanguinidad, después de una generación de apareamientos al azar, el valor medio de la población será:

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

Pero si existe consanguinidad el valor promedio será:

$$(p^2 + pqF)a + (2pq - 2pqF)d - (q^2 + pqF)a = a(p-q) + 2pqd - 2pqdF.$$

Es decir, el valor promedio de la población se reduce en  $2pqdF$ . Dicha reducción es consecuencia de la reducción de la frecuencia de los heterocigotos.

Como se acaba de indicar, el cambio en el valor cuantitativo promedio es una reducción, pues se da en la dirección del valor recesivo. Dicha reducción es tanto mayor cuanto mayor sea la dominancia del alelo no deletéreo. Si la herencia es intermedia el valor cuantitativo del heterocigoto está exactamente entre ambos homocigotos y el cambio cuantitativo promedio o efecto de la consanguinidad es nulo.

Podríamos preguntarnos por el efecto de la consanguinidad si el gen deletéreo fuera dominante o parcialmente dominante. En este caso, el efecto de la consanguinidad no sería depresivo sino que se produciría un aumento del valor cuantitativo promedio. Pero existe una seria objeción para que un gen deletéreo sea dominante o parcialmente dominante, y es que al no poder ocultarse su expresión, ni siquiera en el heterocigoto, la selección rápidamente lo elimina de la población. Por consiguiente, se puede esperar que las poblaciones contengan un mayor número de recesivos perjudiciales que de

dominantes o parcialmente dominantes perjudiciales, y en consecuencia se puede esperar que el efecto de la consanguinidad sea depresivo, es decir, disminuya el éxito reproductivo, que es la consecuencia última de la expresión desfavorable de caracteres tales como tamaño, vigor, tasa de crecimiento, salud y otros.

La gran mayoría de las especies que presentan fecundación cruzada presentan un deterioro con cruzamientos consanguíneos, aunque la intensidad de la depresión consanguínea depende de la especie. Por otra parte, en las especies autóгамas las poblaciones son altamente consanguíneas y no sufren depresión, al haberse liberado de gran parte de su carga detrimental.

## **5. Heterosis**

Por contrapartida a la depresión consanguínea, la heterosis es el vigor híbrido o incremento de la expresión fenotípica que se produce con cierta frecuencia, en las descendencias de los cruces entre especies distintas, poblaciones distintas, variedades distintas o materiales consanguíneos distintos, especialmente líneas puras, o dicho resumidamente, en las descendencias de cruzamiento exogámicos. Exogamia es lo contrario de consanguinidad o endogamia. Cuanto más endogámico sea un cruzamiento menos exogámico es y viceversa. Las descendencias que manifiestan heterosis suele mostrar exuberancia para los caracteres antes citados como mermados por la depresión consanguínea, exuberancia que puede ir asociada a aumentos muy significativos de la producción.

Desde el punto de vista biométrico, existe heterosis cuando la población híbrida en general muestra más acusado el carácter que las poblaciones

parentales. El valor medio del híbrido es superior al del parental de respuesta más elevada cuando existe heterosis.

Podemos cuantificar la heterosis a nivel poblacional. Consideremos dos poblaciones (las llamaremos parentales) que para un gen con dos alelos ( $A$  y  $a$ ) muestran dominancia ( $A > a$ ). Consideremos además que ambas poblaciones son distintas en frecuencias génicas ( $p$  y  $q$  en una población y  $p'$  y  $q'$  en la otra). Si designamos por “ $y$ ” a la diferencia entre las frecuencias génicas de las dos poblaciones ( $y = p - p' = q' - q$ ), resulta obvio que  $p' = p - y$  y  $q' = y - q$ . Si los valores genotípicos de los tres genotipos  $AA$ ,  $Aa$  y  $aa$  son respectivamente  $a$ ,  $d$  y  $-a$  (véase epígrafe anterior) y ambas poblaciones se cruzan el valor de la heterosis que muestra la descendencia, que designamos por  $F_1$ , se podría cuantificar como la desviación respecto al valor parental medio.

El valor parental medio es:

$$M_p = [ (ap + 2dpq - aq) + (ap' + 2dpq' - aq') ] / 2 = [ (a(p - q) + 2dpq) + (a(p' - q') + 2p'q') ] / 2 = a(p - q - y) + d[2pq + y(p - q) - y^2]$$

Si la población  $F_1$  se forma apareando individuos de ambas poblaciones tomados al azar, el apareamiento de gametos tendrá lugar según las frecuencias la siguiente tabla

		Gametos de $P_1$		
		$A$	$a$	
		$p$	$q$	
Gametos de $P_2$	$A$	$p - y$	$p(p - y)$	$q(p - y)$
$P_2$	$a$	$q + y$	$p(q + y)$	$q(q + y)$

Por tanto, el valor medio de la  $F_1$  será

$$M_{F1} = a p(p - y) + d[2pq + y(p - q)] - a q(q + y) =$$

$$= a(p - q - y) + d[2pq + y(p - q)]$$

Así pues, la diferencia entre el valor medio de la F1 y el valor parental medio, cuantificará la heterosis de la F1 ( $H_{F1}$ ):

$$H_{F1} = M_{F1} - M_p = dy^2$$

Este valor es siempre positivo si lo es  $d$  (" $y$ " es siempre mayor que 0, ya que si fuera 0 no se trataría de poblaciones distintas). Por tanto, para que el híbrido muestre heterosis el alelo que expresa mayor valor debe ser el dominante. Para caracteres relacionados con la eficacia biológica, mayor valor es mayor eficacia. Si la herencia es intermedia la heterosis es nula. Y si los alelos menos eficaces (letales, deletéreos) fueran dominantes o parcialmente dominantes, no solo no habría heterosis, sino que el parental medio sería superior al híbrido. Pero ya se han indicado las objeciones que se pueden hacer a la consideración de que alelos letales o deletéreos sean dominantes.

## **6. Fundamento genético de la depresión consanguínea y la heterosis**

La depresión consanguínea y la heterosis son las dos caras de la misma moneda. Como se viene indicando, están relacionadas con la existencia en las poblaciones de genes perjudiciales recesivos. Ambos fenómenos se pueden explicar tanto si las alternativas alélicas a dichos genes son dominantes, parcialmente dominantes o superdominantes. Pero las implicaciones en la mejora no son las mismas. Sobre este punto se insistirá cuando estudiemos las variedades híbridas.

## 7. Ejemplos de especies consideradas alógamas estrictas

### Extensivos

Centeno, maíz, remolacha, alpiste

### Forrajeras y pratenses

*Agropyrum*, *Agrostis*, alfalfa, *Festuca*, *Fleo*, raygrases, tréboles

### Hortícolas

Acelga, espinaca, borraja, coles, coliflor, brócoli, colirrábano, colinabo, nabo, rábano, colza, achicoria, endivia, alcachofa, cardo, perejil, chirivía, zanahoria, puerro, cebolla

## 8. Equilibrio en plantas parcialmente alógamas

Las especies con alogamia parcial son distintas de las alógamas facultativas. Las primeras pueden ser polinizadas y fecundadas indistintamente por el polen de la misma flor, de la misma planta o de otras plantas, y ello de forma habitual para el conjunto de la especie.

Especies parcialmente alógamas son: algodón, habas, tabaco, apio, pimienta, sorgo, berenjena, girasol, melón, pepino, sandía, calabaza, calabacín

Supongamos una población en la que la proporción de individuos que se forma por fecundación cruzada es  $t$  (coeficiente de alogamia), y  $(1-t)$  la proporción de individuos que se forma por autogamia.

Si las frecuencias génicas para  $A$  y  $a$  son respectivamente  $p$  y  $q$  las frecuencias genotípicas evolucionarán generación tras generación hasta alcanzar el equilibrio, a partir del cual dichas frecuencias tendrán los siguientes valores:

$$P_{11} = \left[ 1 - \frac{1-t}{1+t} \right] \cdot p^2 + \frac{1-t}{1+t} \cdot p$$

$$P_{12} = \left[ 1 - \frac{1-t}{1+t} \right] \cdot 2pq$$

$$P_{22} = \left[ 1 - \frac{1-t}{1+t} \right] \cdot q^2 + \frac{1-t}{1+t} \cdot q$$



Se puede demostrar  $(1 - t) / (1 + t)$  es el coeficiente de consanguinidad en el equilibrio y que se mantendrá constante mientras se mantenga el equilibrio. Luego en el equilibrio:

$$P_{11} = (1-F) p^2 + F p$$

$$P_{12} = (1-F) 2pq$$

$$P_{22} = (1-F) q^2 + F q$$

Por último, y recapitulando, es conveniente remarcar que en una población, los apareamientos consanguíneos, sean forzados sistemáticamente o se den espontáneamente como consecuencia de del sistema reproductivo o de la finitud de la población, dan lugar a una homocigosis superior y a una heterocigosis inferior a las predichas por la ley de H-W.