

GENÉTICA CUANTITATIVA

PROYECTO EDITORIAL
MANUALES DE GENÉTICA

Coordinador:
César Benito



Queda prohibida, salvo excepción prevista en la ley, cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública y transformación de esta obra sin contar con autorización de los titulares de la propiedad intelectual. La infracción de los

derechos mencionados puede ser constitutiva de delito contra la propiedad intelectual (arts. 270 y sigs. Código Penal). El Centro Español de Derechos Reprográficos (www.cedro.org) vela por el respeto de los citados derechos.

GENÉTICA CUANTITATIVA

Armando Caballero Rúa



Consulte nuestra página web: www.sintesis.com
En ella encontrará el catálogo completo y comentado

© Armando Caballero Rúa

© EDITORIAL SÍNTESIS, S. A.
Vallehermoso, 34 - 28015 Madrid
Teléf.: 91 593 20 98
<http://www.sintesis.com>

ISBN: 978-84-9077-466-3
Depósito Legal: M-6.420-2017

Impreso en España - Printed in Spain

Reservados todos los derechos. Está prohibido, bajo las sanciones penales y el resarcimiento civil previstos en las leyes, reproducir, registrar o transmitir esta publicación, íntegra o parcialmente, por cualquier sistema de recuperación y por cualquier medio, sea mecánico, electrónico, magnético, electroóptico, por fotocopia o por cualquier otro, sin la autorización previa por escrito de Editorial Síntesis, S. A.

ÍNDICE

PRÓLOGO	11
1. LA VARIACIÓN CONTINUA	13
1.1. Caracteres cuantitativos	14
1.2. Conceptos y definiciones básicos	16
1.3. Perspectiva histórica	17
1.3.1. Inicios de la genética cuantitativa: variación heredable y evolución	17
1.3.2. El desarrollo del cuerpo central de la genética cuantitativa y de poblaciones	20
1.4. El modelo infinitesimal	23
2. FUERZAS DE CAMBIO EN LAS FRECUENCIAS ALÉLICAS	29
2.1. Frecuencias alélicas, gaméticas y genotípicas	30
2.2. Equilibrio de Hardy-Weinberg	31
2.3. Desequilibrio gamético o de ligamiento	34
2.4. Fuerzas de cambio en las frecuencias alélicas	38
2.5. Deriva genética: la población ideal de Wright-Fisher	39
2.6. Cambio en las frecuencias alélicas por mutación	41
2.7. Cambio en las frecuencias alélicas por migración	43
2.8. Cambio en las frecuencias alélicas por selección natural	44
2.8.1. Modelo general de la eficacia biológica para un locus	44
2.8.2. Cambio de la frecuencia de un alelo letal recesivo	46
2.8.3. Cambio de la frecuencia alélica de un alelo favorable	48
2.8.4. Sobredominancia y subdominancia	50
2.8.5. Selección natural y desequilibrio de Hardy-Weinberg	53
2.8.6. Recreación del cambio evolutivo en el laboratorio	54
3. LOS COMPONENTES DEL VALOR Y LA VARIANZA FENOTÍPICOS	59
3.1. La descomposición del valor genotípico para un locus	60
3.2. La descomposición de la varianza genotípica para un locus	64
3.3. La descomposición del valor y la varianza genotípicos con más de un locus	66
3.3.1. La varianza de desequilibrio gamético	66
3.3.2. La interacción y la varianza epistáticas	68

3.4. Conceptos de heredabilidad y correlación genética	72
3.4.1. El grado de determinación genética	72
3.4.2. La heredabilidad	74
3.4.3. La correlación genética entre caracteres	76
3.5. La desviación ambiental y su contribución a la varianza fenotípica	77
3.5.1. La plasticidad fenotípica	78
3.5.2. La interacción genotipo-ambiente	80
3.5.3. La correlación genotipo-ambiente	82
3.5.4. La descomposición de la varianza ambiental: la repetibilidad	83
4. CONSANGUINIDAD Y PARENTESCO	87
4.1. Los coeficientes de consanguinidad y de parentesco	88
4.1.1. Cálculo de F y f a partir de genealogías	89
4.1.2. Los coeficientes de consanguinidad y parentesco moleculares	92
4.1.3. La consanguinidad esperada en la población ideal	98
4.2. Poblaciones con apareamientos consanguíneos regulares	101
4.2.1. Líneas altamente consanguíneas	101
4.2.2. Consanguinidad en poblaciones grandes	102
4.3. Modulación de la consanguinidad por el efecto de la mutación y la selección	104
4.3.1. Equilibrio mutación-deriva	104
4.3.2. El coeficiente de consanguinidad purgado	105
4.4. Consanguinidad en poblaciones subdivididas	106
4.4.1. Los estadísticos de Wright	106
4.4.2. Cambio de población base en la estimación de la consanguinidad	111
4.4.3. Equilibrio migración-deriva	113
4.4.4. Estimación de F_{ST} con marcadores genéticos	114
5. EL CENSO EFECTIVO DE POBLACIÓN	121
5.1. Definición y métodos de predicción del censo efectivo de población	122
5.2. Predicción de N_e en poblaciones no seleccionadas	123
5.2.1. Ausencia de autofecundación	124
5.2.2. Diferente número de machos y hembras	124
5.2.3. Censo variable con las generaciones	125
5.2.4. Contribución no aleatoria de los parentales a la descendencia	126
5.2.5. Apareamiento parcial entre parientes	127
5.2.6. Generaciones solapadas	129
5.2.7. Diferentes modelos de herencia y reproducción	130
5.3. Predicción de N_e en poblaciones seleccionadas	131
5.3.1. Efecto acumulativo de la selección	131
5.3.2. El impacto del ligamiento	133
5.4. Predicción de N_e en poblaciones subdivididas	135
5.4.1. Predicción con diferentes modelos de estructura poblacional	135
5.4.2. Modelo general	135
5.5. Aplicaciones de la teoría del censo efectivo a la conservación	137

5.5.1. Contribuciones con mínima varianza	137
5.5.2. Sistemas de apareamiento	139
5.6. Estimación del censo efectivo con métodos demográficos	141
5.7. Estimación del censo efectivo por el método de alelismo de letales	142
5.8. Estimación del censo efectivo mediante marcadores moleculares	145
5.8.1. Método de exceso de heterocigotos	145
5.8.2. Método de desequilibrio de ligamiento	146
5.8.3. Método temporal	146
5.8.4. Método de parentesco y de frecuencia de hermanos	147
5.8.5. Métodos con fuentes de información múltiples	148
5.9. Estimaciones de N_e/N en poblaciones naturales	148
6. ESTIMACIÓN DE VALORES, VARIANZAS Y COVARIANZAS GENÉTICAS	153
6.1. Estimación de la heredabilidad con diseños experimentales simples	154
6.1.1. Estimación a partir del grado de parecido entre padres e hijos	154
6.1.2. Estimación a partir del grado de parecido entre hermanos	157
6.1.3. Efecto del apareamiento asociativo	161
6.1.4. Estimación a partir del grado de parecido entre gemelos	162
6.1.5. Coeficientes de relaciones aditivas y dominantes	163
6.2. Estimación de la correlación genética	164
6.3. Estimación de los componentes de la varianza y predicción de los valores aditivos con estructura compleja de los datos	166
6.3.1. Estimación de la media y la varianza por máxima verosimilitud	166
6.3.2. Estimación REML con el modelo animal	169
6.3.3. Predicción de valores aditivos mediante BLUP	171
6.3.4. Ejemplo de predicción BLUP y estimación BLUE	173
6.3.5. Uso de parentescos moleculares con marcadores genéticos	176
6.3.6. Comparación entre estimaciones de la heredabilidad con datos genealógicos y moleculares	177
7. MUTACIÓN	181
7.1. Estimación y análisis de la mutación en caracteres cuantitativos	182
7.1.1. Probabilidad de fijación de una mutación	183
7.1.2. Estimación de la tasa de mutación y los efectos mutacionales	186
7.1.3. Estimación del coeficiente de dominancia	192
7.1.4. Mutaciones beneficiosas y resumen de parámetros mutacionales para eficacia	195
7.1.5. Efecto combinado de las mutaciones y efectos ambientales	195
7.1.6. Estimación de la mutación en caracteres neutros o casi neutros	197
7.2. Implicaciones de la mutación deletérea en poblaciones de censo elevado	199
7.2.1. Equilibrio entre la mutación deletérea y la selección	199
7.2.2. Lastre de mutación	200
7.2.3. Estimación del coeficiente de dominancia promedio en el equilibrio mutación-selección	203

7.2.4. Estimación de parámetros mutacionales en el equilibrio mutación-selección a partir de datos de poblaciones panmíticas y consanguíneas	204
7.3. Mutación y recombinación	205
7.3.1. Ventaja evolutiva de la recombinación	205
7.3.2. El efecto Hill-Robertson	207
8. CONSECUENCIAS DE LA CONSANGUINIDAD	211
8.1. Efectos de la consanguinidad sobre la media y la varianza de los caracteres cuantitativos	212
8.1.1. Descomposición del valor y la varianza genotípicos en una población no panmítica	213
8.1.2. Estimación de la depresión consanguínea y el lastre de consanguinidad	217
8.2. Consanguinidad en poblaciones panmíticas de censo reducido	222
8.2.1. Redistribución de la varianza genética intra- e interlíneas	222
8.2.2. Diferenciación genética en caracteres cuantitativos	226
8.2.3. Degradación mutacional y purga del lastre de consanguinidad	228
8.3. Evolución de la consanguinidad en poblaciones naturales	231
8.4. Cruzamiento y heterosis	234
8.4.1. Aptitudes combinatorias general y específica	236
8.5. Aplicaciones en conservación	240
8.5.1. El censo mínimo de una población viable	240
8.5.2. Consecuencias de los métodos de conservación	241
8.5.3. Variación molecular como complemento de la variación genética cuantitativa	243
9. SELECCIÓN ARTIFICIAL	247
9.1. Principios de la selección artificial y sus aplicaciones	248
9.1.1. Respuesta a la selección y su predicción	248
9.1.2. Respuesta correlacionada	252
9.1.3. Medida de la respuesta	252
9.1.4. Asimetría de la respuesta	255
9.1.5. Cambio de la frecuencia alélica debido a selección	256
9.2. Efecto de la selección sobre la varianza genética	259
9.2.1. El efecto Bulmer	259
9.2.2. El censo efectivo con selección artificial	259
9.2.3. Efecto combinado de la deriva y la selección sobre la varianza genética	260
9.3. Respuesta a largo plazo	261
9.4. Selección familiar, intrafamiliar y por BLUP	269
9.5. Uso de marcadores moleculares	273
10. SELECCIÓN NATURAL	277
10.1. Los caracteres cuantitativos y la eficacia biológica	278
10.2. La respuesta a la selección natural	279

10.3. Selección direccional, estabilizadora y diversificadora	282
10.3.1. La intensidad de la selección estabilizadora real y aparente	284
10.3.2. Selección en ambientes heterogéneos	286
10.3.3. Varianza genética y selección natural	289
10.4. Huella genómica de la selección natural	291
11. ANÁLISIS GENÓMICO DE LOS CARACTERES CUANTITATIVOS	295
11.1. Mapeado de loci de caracteres cuantitativos	296
11.2. Estudios de asociación genómica	299
11.3. Detección de la huella de la selección	303
11.3.1. Principios de los métodos basados en el polimorfismo y la divergencia	304
11.3.2. Métodos de desequilibrio de ligamiento	305
11.3.3. Detección de la selección diversificadora y convergente	307
11.4. Selección genómica	309
SOLUCIONARIO	317
GLOSARIO	333
BIBLIOGRAFÍA	349