

# INTRODUCCIÓN AL MEJORAMIENTO ANIMAL

Rosa Genghini, Adriana Bonvillani, Patricia Wittouck y Alberto Echevarría.  
Cursos de Introducción a la Producción Animal.

## 1.- CARACTERES CUANTITATIVOS EN POBLACIONES: VALOR FENOTÍPICO Y VALOR GENOTÍPICO

### RELACIÓN ENTRE CARACTERES CUALITATIVOS Y CUANTITATIVOS

La genética cuantitativa es la rama de la genética que estudia los caracteres controlados por muchos genes, denominados poligénicos, y requiere para su estudio un número grande de individuos (poblaciones).

Las observaciones que sirvieron de base a las Leyes de la Herencia se realizaron en caracteres cualitativos que expresaban diferencias obvias entre los fenotipos: mocho o astado, capa negra o colorada, oreja caída u oreja levantada, albino o pigmentado, etc..

Sin embargo, **la mayoría de los caracteres de interés económico en producción animal varían en forma continua**, lo que significa que los individuos no pueden ser clasificados en clases discretas. La producción de leche, el peso del vellón, el peso corporal, el espesor de grasa dorsal, son sólo algunos ejemplos de caracteres de variación continua. Incluso un carácter como producción de huevos, puede considerarse que varía en forma continua ya que hay un gran número de clases en que clasificar las gallinas de acuerdo al número de huevos puestos en un cierto período de tiempo. **Estos caracteres que varían de forma continua se denominan caracteres cuantitativos o métricos y la variación en ellos se denomina variación cuantitativa o continua.**

Debido a que estos caracteres se miden en una escala continua, no resulta inmediatamente obvio cómo la variación en los caracteres cuantitativos puede ser el resultado de la acción mendeliana de los genes que son unidades discretas. El puente entre el mendelismo y la genética de poblaciones se establece mediante el estudio de la variación cuantitativa y descomponiendo esta variación en sus componentes atribuibles a diferentes causas. Además, resulta fundamental comprender que dicha variación es la materia prima para los métodos de mejoramiento genético, ya que como veremos más adelante, si hay poca variación genética, la selección será poco eficaz porque ningún individuo es mucho mejor que otro como progenitor.

#### VALOR FENOTÍPICO

También conocido como “**mérito individual o performance**” de un individuo para un carácter. Es el valor **observado** cuando se mide el carácter en un individuo es decir, su rendimiento en relación con determinado carácter y con respecto a toda su población (o a la media). Todas las observaciones, ya sean *medias*, *variancias* o *covariancias*, deben estar basadas claramente en mediciones de los valores fenotípicos.

Para analizar las propiedades genéticas de una población, tenemos que dividir el valor fenotípico en sus *partes componentes* atribuibles a dos diferentes causas que lo determinan conjuntamente y que son: el **Valor genotípico (G)** y la **Desviación ambiental (M)**.

El valor genotípico es la constitución genética que posee un individuo, es decir, el arreglo particular de genes y el ambiente son todas las circunstancias no genéticas que influyen en el valor fenotípico. La inclusión de todas estas circunstancias no genéticas bajo la expresión "ambiente" significa que el genotipo y el ambiente son por definición los únicos determinantes del valor fenotípico.

Podemos pensar en el genotipo como si confiriera un cierto valor al individuo y en el ambiente como si causara una desviación de dicho valor en una u otra dirección. Simbólicamente:

$$F = G \pm M$$

en donde  $F$  es el valor fenotípico,  $G$  es el genotípico y  $M$  la desviación ambiental.

Para un individuo cualquiera  $G$  queda determinado en el momento de la concepción y  $M$  representa el efecto combinado de todos los factores que ejercen alguna influencia sobre el carácter particular en dicho individuo entre la concepción y el momento en que se mide  $F$ .

Tanto **F** como **G** se definen en términos de muchos loci cuando nos referimos a caracteres cuantitativos; no obstante, para comprender más fácil su significado, consideraremos solamente un locus. Sin embargo, la mayoría de los loci que afectan a un carácter cuantitativo no pueden ser identificados debido al pequeño efecto que ejercen sobre el carácter. Una solución a este problema es encontrar un locus cuyos alelos tengan un efecto grande y fácilmente identificable sobre algún otro carácter (**marcador genético**), y examinar después el efecto de este locus sobre el carácter cuantitativo en cuestión.

El modelo genético básico para los caracteres cuantitativos se representa por la siguiente ecuación:

$$F = \mu + G + M$$

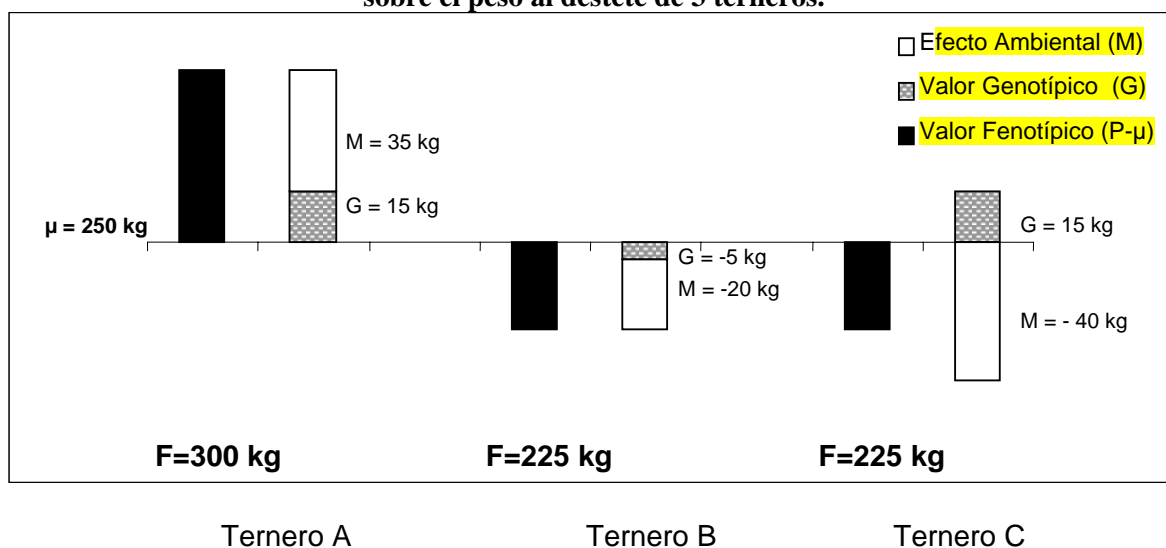
Donde:

- F** = Valor Fenotípico;
- G** = Valor Genotípico;
- M** = Efecto Ambiental sobre el mérito de un individuo para un carácter;
- μ** = Media Poblacional o promedio de los valores fenotípicos para el carácter en todos los animales.

El motivo por el cual se incorpora la media en el modelo es para enfatizar que en la cría animal, los valores genotípicos y efectos ambientales son *relativos* con respecto a la población que se considera. No son valores absolutos, sino que sus valores numéricos dependen del promedio de performance de la población y de este modo, ellos se expresan como desviaciones de la media poblacional.

En la figura 10-1 se ilustra un ejemplo del modelo básico para caracteres cuantitativos. Las columnas negras representan los pesos al destete (Valores fenotípicos) para tres terneros A, B y C. Las columnas se extienden a partir de una línea horizontal que representa el peso al destete promedio de la población o media poblacional ( $\mu=250$  kg). Si la columna negra está por encima de la línea, denota que el peso al destete del individuo es superior a la media, en tanto que si está por debajo indica que dicho valor fenotípico es inferior a la media. Las columnas grises y blancas representan las contribuciones de los valores genotípicos y efectos ambientales al valor fenotípico, respectivamente. Este es un ejemplo hipotético utilizado para la ilustración; en realidad nosotros no podemos conocer el valor genotípico de un individuo y efecto ambiental. Todo lo que podemos medir directamente es el valor fenotípico. En este ejemplo el ternero **A** pesa 300 kg; su ventaja de 50 kg con respecto a la media es debido, parcialmente, a que posee un valor genotípico promedio superior. También tuvo un mejor efecto ambiental que el promedio, quizás porque su madre fue particularmente buena lechera. Los terneros **B** y **C** pesan 25 kg menos que el promedio. El ternero **B** tiene menor valor genotípico y también tuvo efecto ambiental más desfavorable. En cambio el ternero **C**, es genotípicamente igual que el ternero **A**, pero tuvo peor ambiente que aquel, por ejemplo porque experimentó una enfermedad o su madre fue pobre lechera.

Figura 7-1. Representación esquemática de las contribuciones genética y ambiental sobre el peso al destete de 3 terneros.



El modelo tiene una serie de características que son importantes recordar:

- ◆ Representa las contribuciones genéticas y ambientales a un único carácter en un único animal.
- ◆ Estos valores son específicos de un carácter.

- ◆ Dado que **G** y **M** son desvíos con respecto a la media, los valores genotípicos promedio y los efectos ambientales promedio son cero en la población (ya que cuando las desviaciones son sumadas se cancelan).
- ◆ **G** y **M** son consideradas independientes. Esto significa que el genotipo de un individuo no tiene influencia sobre el efecto ambiental que el individuo experimenta y viceversa. El valor genotípico de un ternero para peso al destete queda determinado en el momento de la concepción y no es afectado por el ambiente previo al destete

### VALOR GENOTÍPICO TOTAL

La ecuación  $F = G \pm M$  proporciona una descripción útil del rendimiento de un individuo para determinado carácter. Sin embargo, necesitamos conocer algo más sobre un individuo que su propio rendimiento; nos hace falta también conocer su valor como parental, es decir, que proporción de su propio rendimiento pasará a la progenie. En otras palabras, cuál es el rendimiento promedio de su descendencia cuando se compara con el rendimiento medio de toda la población.

Para ello, el **Valor Genotípico Total** se particiona en componentes atribuibles a diferentes causas:

$$G = A \pm D \pm I$$

**A** = Valor Aditivo, Reproductivo, de Cría o Mejorante.

**D** = Desviación por Dominancia

**I** = Desviación por Interacción

**Valor Aditivo(A):** también llamado Reproductivo, de Cría o Mejorante, nos permite saber cuanto mejor o peor es el rendimiento de la descendencia de un individuo cuando se lo compara con la media poblacional.

El valor de Cría se define como el valor de un individuo como padre, es decir nos indica su capacidad de transmitir buenos genes a la próxima generación.

Debe quedar claro que el valor de cría y el valor genotípico **no** son la misma cosa, ya que mientras el valor genotípico representa el efecto total de los genes de un individuo, el valor de cría o aditivo representa, del valor genotípico, **sólo la parte que puede ser transmitida de los padres a su descendencia.**

Dado que este valor no puede medirse directamente, se pueden predecir usando datos de performance. Esta predicción se conoce como valor de cría estimado. Al efectuar esta estimación debe considerarse que un padre pasa la mitad de sus genes a la progenie. Y dado que el valor de cría o valor aditivo es la suma de los efectos independientes de todos los genes que afectan al carácter, **un padre pasa en promedio, la mitad de su valor de cría a la progenie.** Esto se conoce como **CAPACIDAD DE TRANSMISIÓN O DIFERENCIA DE LA PROGENIE (DP).**

$$DP = \frac{1}{2} A$$

$$A = 2 (X \text{ hijos} - X \text{ poblacional})$$

Este concepto tiene mucha importancia práctica ya que nos indica la diferencia esperada entre el valor fenotípico medio de la progenie de un individuo y el valor fenotípico medio de toda la progenie de una población, asumiendo que los apareamientos se efectúan al azar.

Al igual que los valores de cría, las diferencias en la progenie no son medibles directamente, pero pueden predecirse usando datos de performance. Tales predicciones se llaman **DIFERENCIAS ESPERADAS EN LA PROGENIE (DEPs) o CAPACIDAD DE TRANSMISIÓN ESTIMADA.** Estos valores son comúnmente usados en la práctica ganadera para hacer comparaciones genéticas entre animales.

Ejemplo: en una majada, cuyo promedio de producción de lana es de 3 kg, los hijos de un carnero apareado al azar con ovejas de la majada, tienen un promedio de 3,2 kg de peso de vellón.

El valor reproductivo expresado como desvíos de la media es:

$$A = 2 (3.2 - 3.0) = 0.4 \text{ kg}$$

#### **Aspectos a considerar en la obtención del Valor Reproductivo:**

- ◆ Es condición que el individuo, al cual queremos calcularle el Valor Reproductivo, sea apareado con una muestra al azar de la población, es decir del rodeo que queremos mejorar. Si los apareamos con las mejores hembras, estaríamos viciando la medida de aptitud mejoradora del reproductor.

- ◆ El Valor Reproductivo es una medida de la mejora que puede lograrse con distintos reproductores: aquel reproductor que tenga un A por encima de la media poblacional va a contribuir con una descendencia superior.
- ◆ El A depende no sólo del reproductor sino también de la población (o rodeo) que se toma como referencia. Un individuo puede tener un A alto en una población donde nunca se hizo mejoramiento; pero ese mismo individuo llevado a una población donde se hizo selección, puede tener un A pobre. Una importante implicancia práctica de esta conclusión es que el Valor Reproductivo de un animal en una determinada población, puede cambiar si la selección altera las frecuencias alélicas de dicha población.

### VALOR NO ADITIVO O DE LA COMBINACIÓN DE GENES

Existe una parte del valor genotípico de un individuo que se debe al efecto de combinación de genes, son los efectos de dominancia y epístasis. Estos efectos no se transmiten de los padres a la progenie porque los padres sólo transmiten genes y no combinaciones de genes.

**Desviación dominante:** Es debida a **una interacción dentro del locus** y requiere de genes combinados en pares para formar el genotipo. Sin embargo, los individuos no transmiten a la descendencia su genotipo, sino sus alelos; por lo tanto el rendimiento promedio de la descendencia de un individuo cualquiera no depende de como los alelos estaban combinados en el genotipo de dicho individuo.

Podemos decir entonces que el valor genotípico está determinado por el valor aditivo más una desviación que se debe a la forma en que estos genes están combinados a pares en el genotipo. La desviación debida a la dominancia puede ser positiva o negativa.

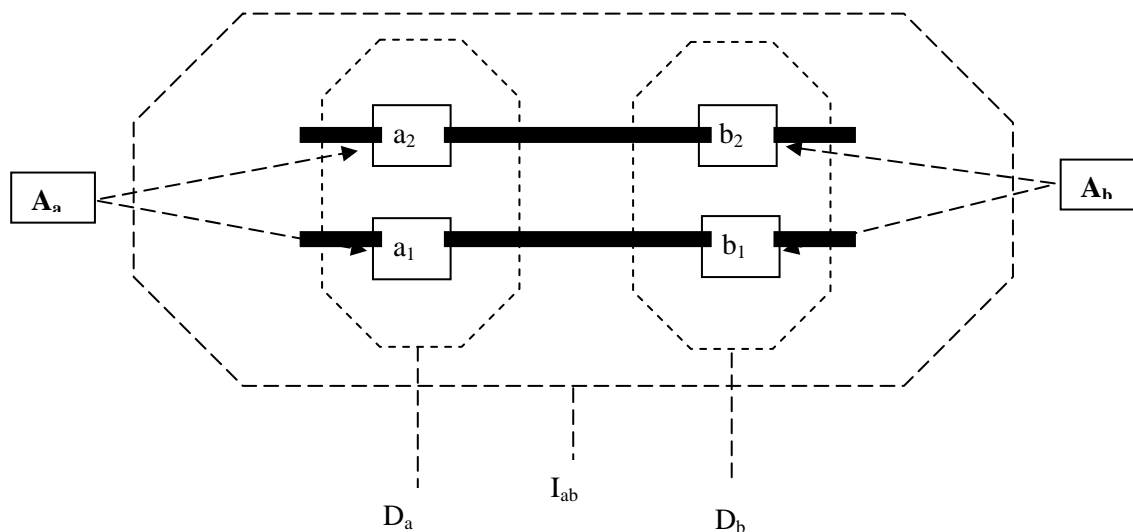
$$G = A \pm D$$

Esta consideración, debe ser ampliada a una situación más realista en la que el carácter cuantitativo está afectado por más de un locus. Entonces el valor de cría está determinado por la suma de los efectos de todos los genes favorables en todos los loci que afectan el carácter y en cada locus puede haber una desviación de la acción génica aditiva debido a la dominancia. La suma de las desviaciones de todos los loci, es la desviación dominante.

**Desviación por Interacción o Epístasis:** Con más de un locus, debemos tener en cuenta también, la posibilidad de **una interacción entre loci**, que se denomina **epístasis**. Si no existe epístasis, el valor genotípico está determinado enteramente por el valor mejorante y la desviación dominante. En cambio, cuando hay epístasis entre dos o más loci que afectan el carácter, existe una nueva causa de desviación de la acción génica aditiva que determina el valor genotípico.

$$G = A \pm D \pm I$$

Figura 7-2. Representación esquemática del origen de los valores aditivos, desvíos de dominancia y de la epístasis (A, D e I) para dos loci.



### VALOR FENOTÍPICO TOTAL

Con los conceptos desarrollados, podemos ahora describir el Valor Fenotípico Total con todos sus componentes atribuibles a diferentes causas.

$$F = A \pm D \pm I \pm M$$

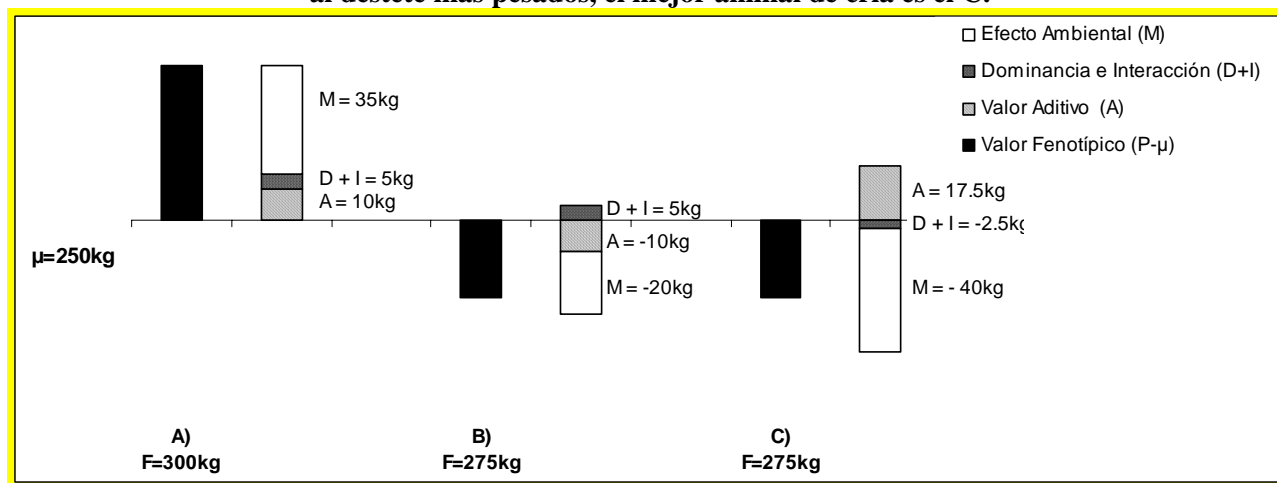
Cómo se puede usar esta ecuación para decir algo útil sobre las observaciones del mundo real? En primer lugar podemos usarla como una ayuda para comprender por qué algunos individuos de alto rendimiento dejan descendencia mediocre y por qué a veces un individuo de un rendimiento ordinario produce una descendencia excepcional.

En el primer caso el individuo de alto rendimiento tiene evidentemente un Valor Fenotípico muy alto pero, suponiendo que fue cruzado con individuos de un rendimiento aceptable, su Valor Reproductivo debe ser relativamente bajo. En otras palabras no tiene muchos genes favorables, pero el efecto combinado de las desviaciones dominante y de la interacción y de la influencia no genética, es decir, la suma de  $D + I + M$ , tiene un valor grande y positivo.

El otro caso, aquel de un individuo de rendimiento ordinario que deja una descendencia excepcional al ser cruzado con una muestra al azar de individuos, indica un gran número de genes favorables, pero un efecto combinado de los efectos no aditivos y de las influencias no genéticas tal que la suma de  $D + I + M$  es grande y negativa.

La figura 10-3 muestra nuevamente los pesos al destete presentados en la figura 10-1, considerando esta vez los valores de cría (A) y los valores genotípicos (G). El ternero A tiene el mayor peso al destete, pero esta superioridad se debe a efectos ambientales o a efectos genéticos que no pueden ser transmitidos a la progenie. El mejor ternero resulta ser el C, ya que a pesar de su mérito individual mediocre, tiene el valor de cría o aditivo más alto.

Figura 7-3. Representación esquemática de las contribuciones del Valor de Cría, Dominancia e Interacción y efectos ambientales sobre el peso al destete de 3 terneros. A tiene el mayor peso, pero mucha de su superioridad se debe a factores que no pueden transmitirse a la progenie. Si se desean pesos al destete más pesados, el mejor animal de cría es el C.



La segunda observación de importancia que podemos hacer es con referencia a los programas de selección, que tienen como objetivo mejorar el rendimiento promedio de una población de animales, es decir, producir descendientes con un alto valor fenotípico,  $F$ . El hombre no tiene ningún control sobre las desviaciones no aditivas y tampoco sobre muchas de las influencias no genéticas ( $M$ ) que afectan a los valores fenotípicos. Sin embargo, hemos visto que el  $A$  de un individuo, es el rendimiento promedio de la descendencia de dicho individuo, cuando se compara con la media de toda la población.

Se deduce que la manera de producir una descendencia con valores fenotípicos más altos es seleccionar como progenitores aquellos reproductores con valores de cría más altos. Desafortunadamente no podemos calcular el  $A$  de un animal a menos que lo crucemos con un gran número de individuos elegidos al azar, y comparemos el rendimiento promedio de la descendencia resultante con la media de la población. Evidentemente, esto es imposible en muchas circunstancias. Sin embargo, veremos en los próximos temas que en el momento de seleccionar los progenitores de la siguiente generación disponemos de diversas piezas de información que nos proporcionan pistas o claves sobre el  $A$  de cada animal que está siendo considerado para selección.

## PARTICIÓN DE LA VARIANCIA FENOTÍPICA

La variación entre individuos hace posible la selección. Si no existieran diferencias entre los individuos, no habría necesidad de elegir o rechazar animales en el proceso de reproductivo, ya que todos tendrían performance similar.

No toda la variación fenotípica u observada es debida a diferencias genéticas entre los individuos de la población. Sin embargo, son estas últimas las que permiten que la población cambie genéticamente, es decir que se modifiquen las frecuencias alélicas, en la población deseada, como resultado del proceso de selección.

No sólo es importante que en una población haya variación, sino que también debe medirse de algún modo. **La medida matemática de variación más comúnmente usada es la variancia.** Este concepto lógicamente es poblacional y su símbolo es  $\sigma^2$ .

*Así, el grado en que los individuos difieren en sus valores fenotípico viene dado por la variancia fenotípica. Esta es una cantidad que se puede estimar fácilmente siempre que se disponga de un número razonable de valores fenotípicos. De hecho, para cada componente de F existe el correspondiente componente de  $\sigma^2 F$ . Así, podemos escribir:*

$$\sigma^2 F = \sigma^2 A + \sigma^2 D + \sigma^2 I + \sigma^2 M$$

donde:  $\sigma^2 A$  = variancia de los valores aditivos  
 $\sigma^2 D$  = variancia de los valores de dominancia  
 $\sigma^2 I$  = variancia de los valores de interacción  
 $\sigma^2 M$  = variancia del medio

La suma de los tres primeros componentes de la ecuación anterior es la variancia genética total, o variancia genotípica  $\sigma^2 G$  y mide el grado en que los distintos individuos tienen diferentes genotipos. Como los genotipos quedan determinados en el momento de la concepción,  $\sigma^2 G$  mide el grado en que los individuos difieren en factores que quedan fijados en el momento de la concepción. El otro componente mide el grado en que los individuos difieren en todos los factores no genéticos que han tenido influencia sobre el carácter desde el momento de la concepción hasta el momento en que se midió el valor fenotípico. Desde el punto de vista de la estimación del valor genético de un animal, la  $\sigma^2 M$  suele considerarse como error experimental, algo indeseado y cuya reducción va a permitir una mejor selección de los individuos de la población.

Una fuente importante de variación ambiental en los animales domésticos, sobre todo en mamíferos, son los efectos maternos, tanto pre como posnatales que se dan principalmente a través de la nutrición. También los errores de medida pueden ser importantes y aumentar la  $\sigma^2 M$ , como por ejemplo en los controles de ganancia de peso de bovinos a campo, donde se cometen errores de pesada, de balanza, de identificación, etc.

### Ejercicios

- 1) Los genotipos del locus de la transferrina en el ganado vacuno, se pueden identificar mediante electroforesis en gel de almidón; de manera que el carácter puede actuar como marcador genético. Como carácter cuantitativo sobre el que estos alelos ejercen alguna influencia, elegiremos la producción de leche en el ganado Jersey.

Genotipos	TT	Tt	Tt
Producción de leche en litros	2100	2100	1800

En ese rebaño, las frecuencias de los alelos T y t son 0.6 y 0.4, respectivamente y los genotipos se encuentran en frecuencias de equilibrio Hardy-Weinberg.

- a) Tomando como modelo el desarrollo del siguiente ejemplo de cálculo de Valor Reproductivo (VR) para un toro TT, efectúe el mismo cálculo para toros Tt y tt.
- b) Establezca cuál de los reproductores contribuiría a una descendencia superior, justificando su respuesta.

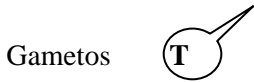
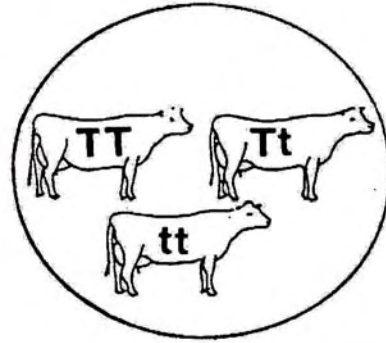
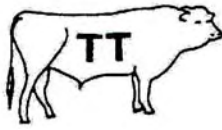
$$\bar{X} = p^2 \cdot P_{11} + 2pq \cdot P_{12} + q^2 \cdot P_{22}$$

$$\bar{X} = (0.6)^2 (2100) + 2 (0.6) (0.4) (2100) + (0.4)^2 (1800)$$

$$\bar{X} = 2052 \text{ litros}$$

a) TORO TT

POBLACIÓN DE HEMBRAS



Frecuencia: 1

0,6

0,4

Genotipo de la progenie:

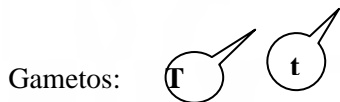
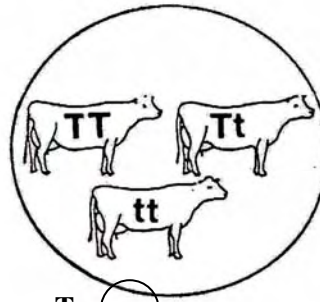
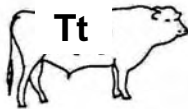
	hembras		
macho		0,6 T	0,4 t
	1 T	0,6 TT	0,4 Tt

Media de la Progenie:  $X_H = 0,6 \times 2100 + 0,4 \times 2100 = 2100$

$VR_{TT} = 2 (2100 - 2052) = 96$  litros

b) TORO Tt

POBLACIÓN DE HEMBRAS



Frecuencia:

Genotipo de la progenie:

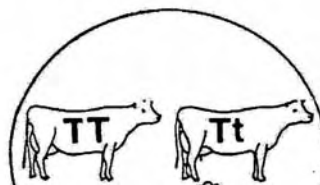
	Hembras		
Macho			

Media de la Progenie:  $X_H =$

$VR_{Tt} =$

c) TORO tt

POBLACIÓN DE HEMBRAS



Genotipo de la progenie:	hembras		
	macho		
Media de la Progenie:	—	$X_H =$	
		$VR_{tt} =$	

## 2. CARACTERES CUANTITATIVOS EN POBLACIONES: HEREDABILIDAD Y REPETIBILIDAD

La heredabilidad de un carácter cuantitativo en una población es el parámetro genético de mayor importancia, ya que determina la estrategia a ser usada en el mejoramiento de ese carácter.

Para la mayoría de los caracteres una parte de la variación observada tiene una base genética y otra es el resultado de factores ambientales. Si la mayor parte de la variación es de origen genético, esperamos que las diferencias en producción sean mayormente debidas a los genes que los individuos poseen y entonces serán transmitidos en su mayor parte a la progenie. Por otro lado, si la proporción mayor de las diferencias entre animales es de origen ambiental, esos efectos no son transmitidos a la progenie. **El valor de heredabilidad de un carácter tiene como función principal expresar la confianza que se puede tener en el fenotipo del animal como una guía para predecir su valor de cría.**

**La fracción de la variancia fenotípica de un carácter que se debe a diferencias genéticas entre individuos se conoce como heredabilidad en sentido amplio ( $H^2$ ) del carácter**, también llamada coeficiente de determinación genética (CVG). No es una medida útil para programas de selección, porque las combinaciones de genes (efectos de dominancia y epístasis) **no** se heredan y por lo tanto no refleja la relación entre la performance de los animales y su potencial como progenitores. Su utilidad radica simplemente en el hecho de marcar la importancia relativa del genotipo como determinante del valor fenotípico.

$$H^2 = \frac{\sigma^2_G}{\sigma^2_F}$$

**La heredabilidad en sentido estricto ( $h^2$ ), se define como el cociente de la variancia genética aditiva sobre la variancia fenotípica:**

$$h^2 = \frac{\sigma^2_A}{\sigma^2_F}$$

La heredabilidad también puede interpretarse como una medida de la estrechez de la relación entre los valores fenotípicos (performance) y los valores de cría para un carácter dado en la población.

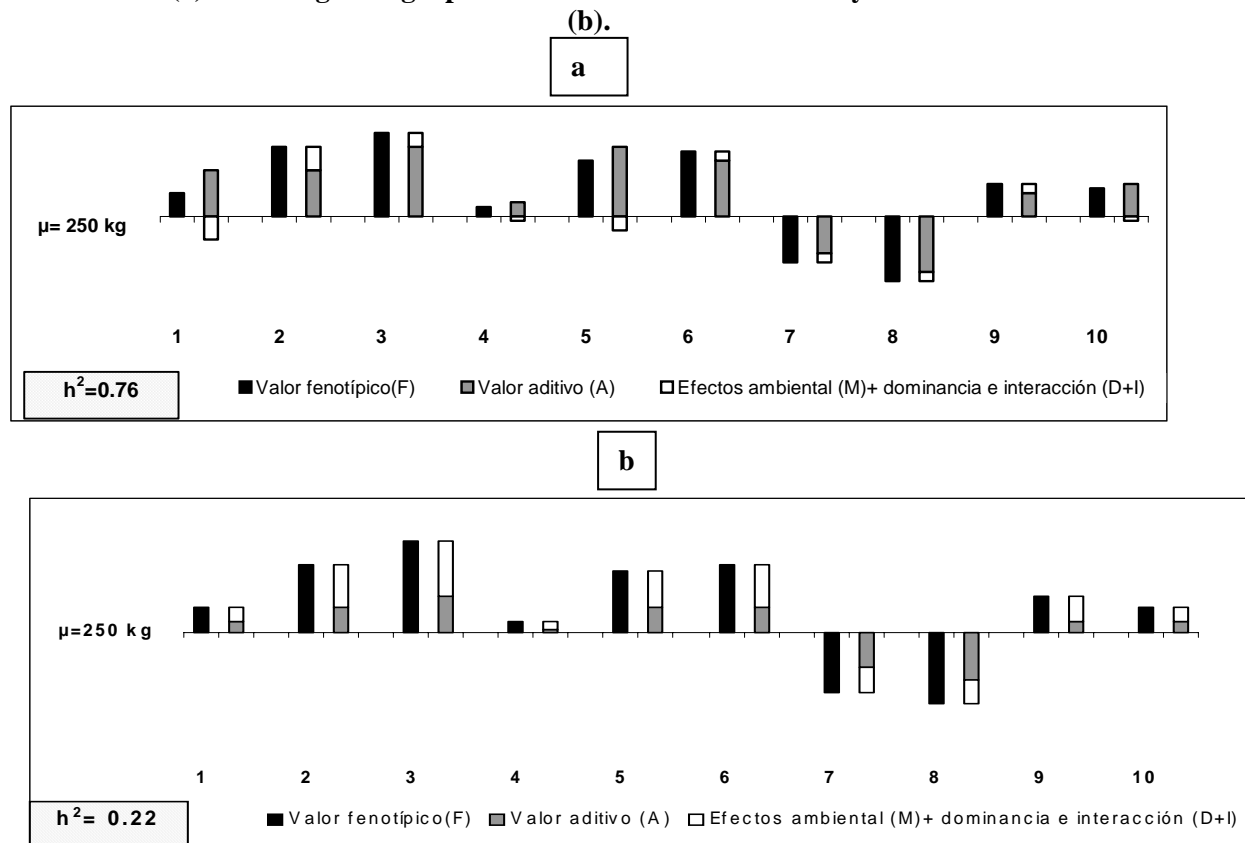
El concepto de heredabilidad se ilustra gráficamente en la figura 10-4. La figura superior presenta registros de 10 animales de similares valores fenotípicos para un carácter. Los valores fenotípicos se presentan en columnas en negro que se extienden por encima y debajo de la media ( $\mu$ ). También se presentan las contribuciones de los valo-



res de cría (gris) y ambientales (blanco). Se observa que con heredabilidad alta, existe una fuerte relación entre los valores de cría y el mérito individual o valor fenotípico del animal. En otras palabras, puede decirse que cuando la heredabilidad es alta, el mérito individual, en promedio, es un buen indicador del valor de cría.

En contraste, en la figura inferior la heredabilidad es mucho menor, por lo que habrá poca consistencia entre los valores fenotípicos y los de cría. Por lo tanto puede concluirse que cuando la heredabilidad es baja, el valor fenotípico del animal no es un buen indicador del valor de cría. En pocos casos, un valor de cría negativo resulta en mejor performance promedio y viceversa.

Figura 7-4. Representación esquemática de 2 grupos de animales con igual valor fenotípico; los primeros diez tienen una relación estrecha entre Valor fenotípico y Valor de cría (a) y una alta heredabilidad para el carácter en cuestión(a). En el segundo grupo la relación no es tan estrecha y la heredabilidad mucho menor



Los valores de heredabilidad son siempre positivos, pueden variar de 0 a 1, o pueden expresarse como porcentaje. Si es cero, nada de la variación en el carácter es genético y la selección será totalmente inefectiva. Si es uno, no hay variación ambiental presente y el valor fenotípico es igual al valor de cría, permitiendo una selección muy efectiva. Raramente se obtienen estos valores extremos y una heredabilidad mayor a 0.7 se considera muy alta. En la tabla 10-1 se presentan valores de heredabilidad ( $h^2$ ) para algunos caracteres de interés en producción animal.

Tabla 7-1. Estimaciones de heredabilidad en caracteres comerciales en diferentes especies

Carácter	% $h^2$	Carácter	% $h^2$
<b>BOVINO DE CARNE</b>		<b>AVES</b>	
Intervalo de parición	10	Fertilidad	5
Edad a pubertad	40	Longevidad	10
Circunferencia escrotal	50	Producción total de huevos	25
Peso al nacer	40	Peso corporal	30
Peso al destete	30	Edad a la madurez sexual	35
Ganancia posdestete	45	Peso del huevo	40
Peso al año	40	<b>OVINOS</b>	
Peso a la madurez	50	Nacidos vivos	15
Grado de calidad de la carcasa	40	Peso al nacer	30
Grado de rendimiento	30	Peso al destete	30
Cáncer de ojo	30	Ganancia posdestete	40

BOVINO DE LECHE		Peso a la madurez	40
Servicio por concepción	5	Peso de vellón limpio	52
Peso al nacer	50	Peso de vellón graso	47
Producción de leche	25	Área ojo del bife	55
Producción de grasa	25	Cara: cobertura de lana	55
Proteína	25	Espesor de grasa de la carcasa	50
Sólidos no grasos	25	Diámetro de fibra	50
Puntaje por tipo	30	PORCINOS	
Ubicación de los pezones	20	Tamaño de camada	10
Susceptibilidad a mastitis	10	Peso al nacer	5
Rapidez de ordeño	30	Peso de la camada al destete	15
Peso a la madurez	35	Ganancia posdestete	30
Excitabilidad	25	Velocidad de crecimiento	
EQUINO		0 - 56 días	13
Altura de la cruz	45	56 - 112 días	31
Poder de tiro	25	112 - 180 días	20
Puntaje al salto	20	Conversión alimenticia en recría	42
Puntaje entrenamiento	20	Ganancia de peso diaria en recría	24
Aptitud en el aparte	5	Prueba grasa dorsal	40
Purasangre de carrera:		Espesor de grasa de la carcasa	50
Tiempo	15	Área ojo del bife	45
Log de premios	50	Porcentaje corte magros	45
Amblador		CAPRINO	
Log de premios	40	Producción de leche	30
Trotador	15	Producción lana (mohair)	20
Tiempo	30		

La heredabilidad es un **valor relativo** y no absoluto, en el sentido de que se aplica a una población en particular (la que sirvió para su estimación) y a una característica en particular. Si la población cambia en su composición genética con la selección, la heredabilidad también sufrirá cambios. Así, como la heredabilidad es un cociente, su valor puede variar alterando tanto el numerador como el denominador. Al disminuir la variancia ambiental, ya sea por un mejor control de las condiciones del medio o por métodos biométricos, la heredabilidad aumentará. Los valores de heredabilidad son mayores en poblaciones de animales originados de sistemas de apareamiento que aumentan la variación genética. Esto sucede cuando las frecuencias de muchos de los genes que influyen en la característica, están en valores intermedios, de alrededor de 0.5. Por el contrario, si determinamos el valor de la heredabilidad para ese mismo carácter, en un rodeo muy consanguíneo, donde la homocigosis es mayor, obtendremos un valor inferior, ya que las frecuencias de muchos de los genes son 0 y 1. Por lo tanto, habrá menos variación genética y las diferencias fenotípicas entre individuos serán preponderantemente ambientales.

En términos generales, se puede hacer el siguiente agrupamiento de los caracteres de acuerdo a la magnitud de la heredabilidad (tabla 10-2).

Tabla 7-2. **Clasificación general de grupos de caracteres según la magnitud de los valores de heredabilidad.**

CARACTERES	Ejemplos	Heredabilidad	Valores
REPRODUCTIVOS	- Intervalo entre partos - Duración de la gestación - Tamaño de camada	BAJA	0.05-0.15
PRODUCCIÓN	- Ganancia de peso - Eficiencia alimentaria - Producción de leche - Producción de lana	MEDIA-ALTA	0.2-0.4
ANATÓMICOS	- Diámetro de tórax - Longitud de fémur	ALTA	>0.5

### MÉTODOS PARA ESTIMAR LA HEREDABILIDAD

La heredabilidad puede ser estimada por diferentes métodos. Describiremos 4 de ellos:

- a) Comparando la variancia fenotípica de líneas isogénicas con poblaciones apareadas al azar.
- b) Efectuando estudios con gemelos monocigóticos y dicigóticos
- c) A partir de la semejanza de individuos emparentados.
- d) A partir de los resultados de la selección.

### A) ESTIMACIÓN DE LA HEREDABILIDAD UTILIZANDO LÍNEAS ISOGÉNICAS

Es un método sencillo para estimar la heredabilidad en sentido amplio es a través de líneas isogénicas en las que todos los individuos tienen el mismo genotipo. La consanguinidad permite obtenerlas y también las modernas tecnologías de clonación.

En estas **líneas toda la variación observada entre individuos puede atribuirse al ambiente**, ya que todos los individuos tienen el mismo genotipo. En cambio, **en una población en la que hubo apareamientos al azar, la variación observada está dada por el ambiente y por los genotipos**. La variancia genotípica de un determinado carácter se puede estimar entonces, como la diferencia entre la variancia fenotípica de la población de cría libre y la variancia fenotípica de la línea isogénica.

$\sigma^2F$  = Variancia Fenotípica de la población de cría libre

$\sigma^2F'$  = Variancia Fenotípica de la línea isogénica

$$\left. \begin{aligned} \sigma^2F &= \sigma^2G + \sigma^2M \\ \sigma^2F' &= 0 + \sigma^2M \end{aligned} \right\} \sigma^2F - \sigma^2F' = \sigma^2G$$

$$H^2 = \frac{\sigma^2G}{\sigma^2F}$$

### B) ESTIMACIÓN DE LA HEREDABILIDAD POR ESTUDIOS CON GEMELOS MONOCIGÓTICOS Y DICIGÓTICOS

Las diferencias (discordancias) entre parejas de gemelos monocigóticos (genéticamente idénticos) son atribuidas al medio ( $\sigma^2M$ ), mientras que las diferencias entre parejas de gemelos dicigóticos representan la suma de  $\sigma^2G + \sigma^2M$ . La discordancia se mide como el número de parejas gemelares que difieren en el carácter analizado sobre el total de parejas.

$\sigma^2G = \text{Disc. DC} - \text{Disc. MC}$

$\sigma^2F = \text{Disc. DC}$

$$H^2 = \frac{\text{Disc. DC} - \text{Disc. MC}}{\text{Disc. DC}}$$

### C) ESTIMACIÓN DE LA HEREDABILIDAD A PARTIR DE LA SEMEJANZA ENTRE INDIVIDUOS EMPARENTADOS

Se basan en determinar cuánto más se parecen entre sí animales emparentados que los que no lo son, dentro de una misma población. La base teórica está dada por el hecho de que **las covariancias entre parientes estiman algunos componentes de la variancia fenotípica en la población considerada**. Se utilizan individuos que no tengan menos que un 25% de coeficiente de parentesco, debido a que el parecido genético entre parientes más lejanos sería demasiado bajo y se necesitaría un número excesivamente grande de animales para detectar diferencias estadísticamente significativas y evitar errores grandes de muestreo.

El grado de parecido entre parientes proporciona una medida para estimar la cantidad de variancia genética aditiva. Se utilizan distintos tipos de parentescos:

#### I-Promedio de los padres-Hijo:

Se usa cuando el fenotipo de ambos progenitores puede ser medido y luego promediado. No se puede usar en caracteres que se expresan en un solo sexo, como producción de leche, producción de huevos, tamaño de la camada en cerdos, etc. Tampoco es útil para caracteres cuya medida implica matar los individuos antes de que se reproduzcan, como por ejemplo las características de la res carnicera.

#### II - Padre- Hijo:

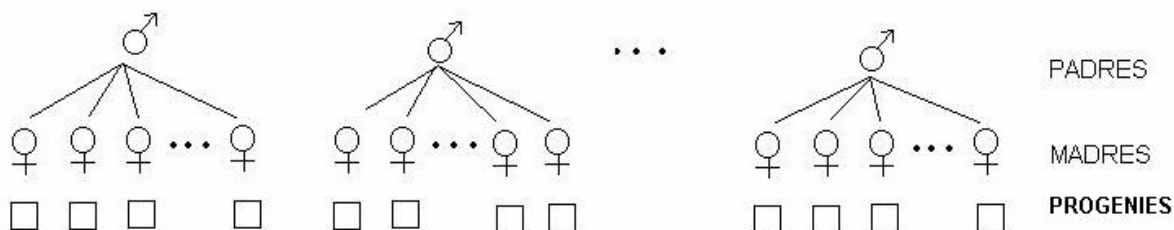
Es muy utilizado en ganado lechero en la relación entre la producción de leche de hijas y madres. Las bases genéticas son prácticamente las mismas que para el caso anterior, sólo que se utilizan los datos de un progenitor.

#### III – Medio hermanos:

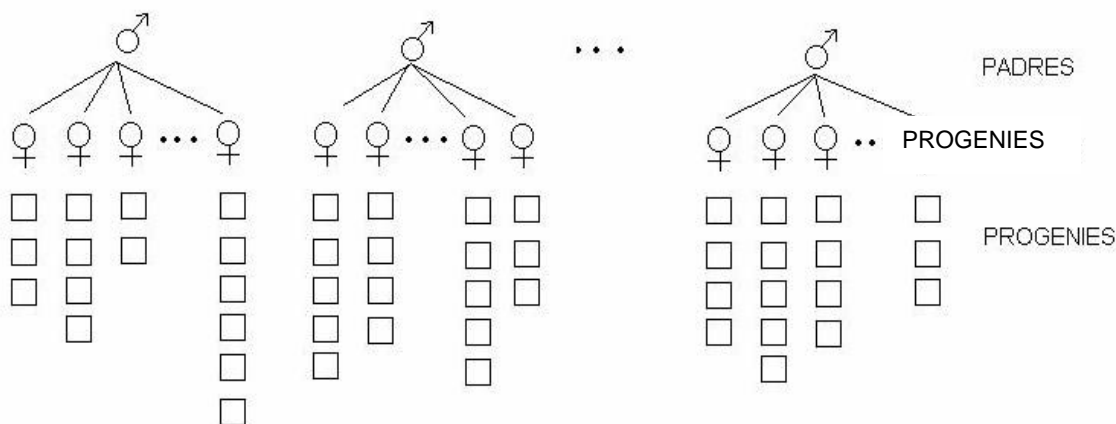
Son muy populares en el mejoramiento animal porque se adaptan muy bien al tipo de datos que pueden ser obtenidos, tanto en estaciones experimentales como en establecimientos comerciales. Implican medidas solamente en la progenie y no en los padres, lo que simplifica la obtención de los datos.

Por ejemplo, en bovinos para carne, lecheros y en ovinos, donde se utiliza inseminación artificial, es generalmente imposible obtener datos de producción de reproductores cuyo semen se transporta de otro origen. Basta entonces con identificar cuáles individuos son hijos de un mismo padre o una misma madre. Además, como los hermanos son en general, contemporáneos, es más sencillo y eficiente el ajuste de los datos por influencias ambientales.

Un diseño típico para animales uníparos y de intervalo entre generaciones elevado (Ej. bovinos y ovinos) es el que se representa esquemáticamente del siguiente modo:



#### IV- Hermanos enteros



Se usa en animales múltiparos como cerdos y aves, siendo el diseño experimental el siguiente:

En los dos primeros casos, de **parentesco vertical**, se mide el parecido provocado por genes iguales a través de una regresión (**b**). Cuando el **parentesco es horizontal** se utiliza correlación intraclase (**t**).

Parentesco	Covariancia	Regresión o Correlación	HSE
Padre-Hijos	$\frac{1}{2} \sigma^2 A$	$b = \frac{1}{2} \sigma^2 A / \sigma^2 F$	HSE= 2b
Padre medio-Hijo	$\frac{1}{2} \sigma^2 A$	$b = \frac{1}{2} \sigma^2 A / \frac{1}{2} \sigma^2 F$	HSE= b
Medio hermanos	$\frac{1}{4} \sigma^2 A$	$t = \frac{1}{4} \sigma^2 A / \sigma^2 F$	HSE= 4t
Hermanos completos	$\frac{1}{2} \sigma^2 A + \frac{1}{4} \sigma^2 D + \sigma^2 MC$	$t = \frac{1}{2} \sigma^2 A + \frac{1}{4} \sigma^2 D + \sigma^2 MC / \sigma^2 F$	HSE $\leq 2t$

#### ESTIMACIÓN DE LA HEREDABILIDAD A PARTIR DE LOS RESULTADOS DE LA SELECCIÓN

Este tipo de heredabilidad se llama **realizada** o **lograda**. Tiene la ventaja de no basarse en la semejanza entre parientes y por lo tanto de no requerir presuposiciones sobre los efectos de dominancia, epístasis o efectos maternos. Sin embargo, sólo puede ser aplicada luego que se poseen los resultados de la selección. Esto puede significar muchos años en especies como bovinos y ovinos, y mediano plazo en cerdos y aves.

El principio para estimarla requiere medir el **diferencial de selección** (S) y la **Respuesta Genética** (R) que se produce en la población experimental sometida a selección.

$$h^2_L = \text{Respuesta a la selección} / \text{Diferencial de Selección}$$

## EJERCICIOS

1) Hallar el índice  $h^2$  para el carácter **Peso de Pollos a los dos meses** en base a la regresión hijo-progenitor medio:

Familia	P	H
1	1200	1120
2	1180	1070
3	1090	1055
4	1020	1010
5	1000	1000
6	970	980
7	930	960
8	880	930
9	850	910
10	880	900

### Resultados parciales:

$$\sum X = 10.000 ; \sum Y = 9.935 ; \sum X^2 = 10.138.000 ; \sum XY = 10.014.050$$

2) En un experimento diseñado para estimar la  $h^2$  utilizando datos de medio hermanos en aves, se cruzaron 4 gallos: A, B, C y D con 5 gallinas uno. De cada madre se tomo un pollo al azar y se midió el carácter **Peso del Pollo a los dos meses** obteniéndose los siguientes resultados:

Pollos \ Gallos	Gallos			
	A	B	C	D
1	680	620	620	600
2	690	690	680	660
3	790	590	760	670
4	680	690	750	610
5	700	630	680	720

## ANOVA

Fuente de variación	SC	GL	CM	CM esperado
Entre gallos	16855	3	5618	$\sigma^2_d + n \sigma^2_e$
Dentro animales	37640	16	2352	$\sigma^2_d$
Total	54495	19		

Con estos datos calcule la correlación intraclase y la  $h^2$ .

### Repetibilidad

Algunos de los caracteres de interés económico en los animales domésticos se manifiestan varias veces en la vida del animal. Por ejemplo, en ovinos el peso de vellón y otras características de la lana son medidas anualmente en el momento de la esquila. La producción de leche de una vaca se puede observar en su primera, segunda, y subsiguientes lactancias, así como el porcentaje de grasa. Otros caracteres medibles en varios momentos de la vida del animal son la producción de huevos en gallinas, la producción de lechones en cerdas y la velocidad de un caballo de carrera. Para estos caracteres se define la **repetibilidad (R)**, que al igual que la heredabilidad no es una constante biológica de un carácter, sino que depende de la composición genética de la población y de las circunstancias ambientales a las cuales está sometida la misma.

Para comprender bien el significado de la repetibilidad es necesario hacer algunos comentarios sobre la variancia ambiental y su subdivisión. Cuando realizamos más de una observación de un mismo carácter y sobre el mismo animal, una parte de la variancia ambiental es **permanente ( $\sigma^2_{Mp}$ )**, en el sentido que permanece igual durante

la vida del animal, afectando a todas las medidas. Otra parte de la variación ambiental es **temporaria** ( $\sigma^2Mt$ ) porque afecta a las medidas en forma diferente y con distinta intensidad.

Por ejemplo si una vaca lechera hubiera perdido un cuarto de su ubre a raíz de un accidente, esto provocaría una varianza ambiental permanente ( $\sigma^2Mp$ ). Esto no es de origen genético, pero sin embargo está operando durante toda la vida productiva del animal e influyendo de la misma forma sobre el fenotipo del carácter que se mide: producción de leche en sucesivas lactancias. También una deficiencia nutricional prolongada durante el período de crecimiento puede provocar un efecto permanente y que no es genético, durante toda la vida del animal.

En cambio, la varianza ambiental temporaria ( $\sigma^2Mt$ ) es causada por factores de clima, nutrición, manejo, etc., que afectan a cada medida.

La **repetibilidad se puede definir en términos generales como la correlación entre medidas repetidas sobre un mismo individuo**, o sea entre medidas realizadas en dos momentos de su vida. La repetibilidad puede definirse mediante la siguiente ecuación:

$$R = \frac{\sigma^2G + \sigma^2Mp}{\sigma^2G + \sigma^2Mp + \sigma^2Mt/n}$$

En otras palabras, la repetibilidad es la fracción de la varianza total del carácter que se debe a las diferencias permanentes entre los individuos y al igual que la heredabilidad puede tomar valores entre 0 y 1.

## RELACIÓN ENTRE REPETIBILIDAD Y HEREDABILIDAD

El significado de la **repetibilidad** se hace evidente cuando se compara con la heredabilidad. La repetibilidad es una indicación del grado en que la superioridad de un animal en una medida será observada en medidas subsiguientes del mismo animal, esto es **dentro de su propia vida**, mientras que la **heredabilidad** indica el grado en que la superioridad de los padres será observada **en su descendencia**.

La fórmula de R muestra que existe una relación entre la repetibilidad y la heredabilidad del carácter. R marca el límite máximo que puede alcanzar  $H^2$ . Tiene exactamente el mismo denominador y en el numerador aparece el componente  $\sigma^2Mp$  que no existe en la heredabilidad. Comparada con  $h^2$  posee además en el numerador los componentes  $\sigma^2D$  y  $\sigma^2I$ . Por lo tanto, la heredabilidad de un carácter no puede ser mayor que la repetibilidad de la misma. Esta relación entre repetibilidad y heredabilidad, resulta de suma importancia práctica. En forma experimental es más fácil obtener estimaciones de repetibilidad que de heredabilidad, ya que en el primer caso no se requiere una estructura familiar.

$$R \geq H^2 \geq h^2$$

## USOS DE LA REPETIBILIDAD

- ◆ Constituye el límite superior de la  $H^2$
- ◆ Indica la ganancia en exactitud que se espera de mediciones múltiples.
- ◆ Se usa para predecir registros futuros para un animal que tiene uno o más registros previos.

En general puede decirse que **con repetibilidades razonablemente altas**, alrededor de 0.4 y mayores, **la ganancia en exactitud que se logra con varios registros por animal no compensa el aumento en intervalo generacional, ni las pérdidas económicas y de tiempo que implica el esperar por más registros**. Cuanto mayor la repetibilidad del carácter, más confiamos en un solo registro como indicación de la producción más probable del animal, ya que en este caso los efectos ambientales temporarios no son importantes. El tomar más medidas en este caso, provee poca información adicional y las decisiones sobre el descarte de los animales pueden ser hechas con bastante seguridad a edades jóvenes. Si por otro lado **la repetibilidad resultara baja o cercana a cero, significa que un registro cualquiera del individuo no nos dice prácticamente nada sobre cuál va a ser el valor de su próximo registro**, para ese mismo carácter. En este caso, el promedio de varias medidas es una guía superior a un registro simple.

Uno de los principales usos de la repetibilidad es la predicción de la producción futura probable de un individuo, referida al promedio de la población al cual pertenece. Estas predicciones son en términos de superioridad o inferioridad del animal, con respecto al promedio de la población, lo que normalmente llamamos desviaciones de la media. Incluyen lo que se puede esperar como producción verdadera del animal (de allí el término producción más probable) debido a su genotipo y al ambiente permanente. Dado que el valor genotípico incluye los desvíos de dominancia e interacción, además del valor de cría, la predicción se limita a la generación actual, sin indicar

realmente cuánto de esa producción probable es plausible de ser transmitida a la próxima generación. En los rodeos de vacunos de carne, por ejemplo, las vacas han de ser ordenadas cada año de acuerdo con su aptitud esperada como madres en el futuro. De forma similar, los potros de un año pura sangre, han de ser ordenados de acuerdo con su aptitud esperada para la carrera en el futuro.

### 3. SELECCIÓN PARA CARACTERES CUANTITATIVOS

La selección se define como un proceso de **reproducción Diferencial** entre los individuos de la población. Al seleccionar se **altera la tasa reproductiva** de los animales, permitiendo que **algunos tengan descendencia y otros no** y dentro de aquellos que unos tengan más hijos que otros. La selección puede ser **natural** (ejercida por el ambiente) o **artificial** (ejercida por el mejorador). En el caso de caracteres cualitativos, determinados por uno o pocos genes este proceso se evaluará por la **modificación** de las frecuencias alélicas, genotípicas y fenotípicas. Mientras que en caracteres cuantitativos (poligénicos) se observarán **cambios** de la **media y variancias** poblacionales (también ocasionadas por cambios de frecuencias).

#### Selección para un único carácter cuantitativo

Se describirá un **modelo básico** donde los animales son seleccionados por su propio fenotipo denominado **Selección fenotípica individual**. Se define así la siguiente situación:

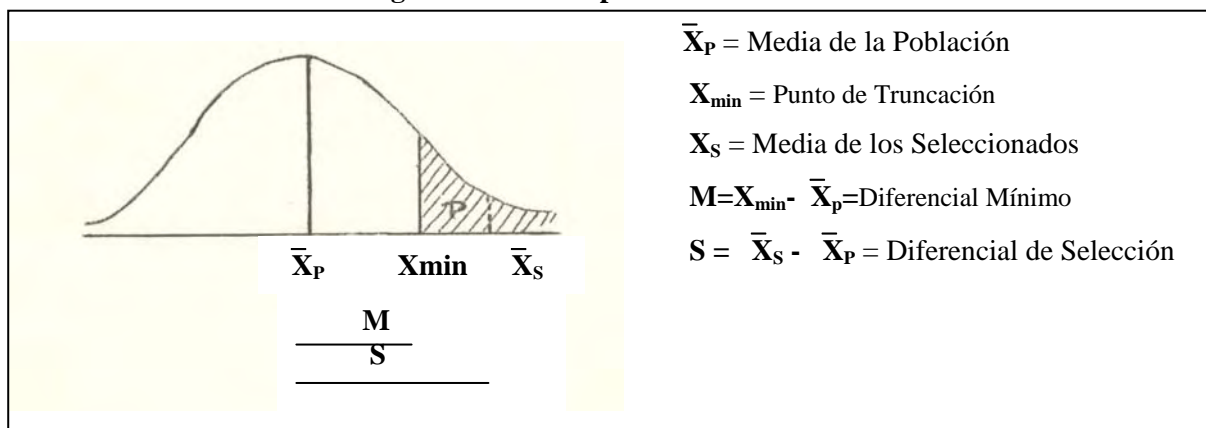
- ◆ Se selecciona para **un solo carácter cuantitativo**.
- ◆ La distribución es **normal** para ese carácter.
- ◆ La selección artificial **no** es acompañada por selección natural ni por otras fuerzas que alteren las frecuencias alélicas como migración, mutación o deriva génica.
- ◆ **No** hay efectos de **endogamia**
- ◆ El carácter presenta valores de  **$h^2$**  de **intermedios a altos**.

El mejorador elegirá a los animales de mayor valor fenotípico o mérito individual (**F**) para el carácter como progenitores. Determinará así un **Valor Mínimo o Punto de Truncación ( $X_{min}$ )**, a partir del cual se seleccionan (Fig. 7-5). La diferencia entre la Media de la Población ( $\bar{X}_P$ ) y el Valor Mínimo se define como **Diferencial Mínimo (M)**. El  $X_{min}$  divide a la población en dos áreas:

- ◆ El área de rechazo, con valores fenotípicos menores al  $X_{min}$ .
- ◆ El área "**p**" que pertenece a los animales elegidos como progenitores, cuyos valores fenotípicos igualan y superan el  $X_{min}$ .

Esta área "**p**" (sombreada) representa la proporción de animales seleccionados con respecto al total del plantel. Estos individuos tendrán su propia **Media de los Seleccionados ( $\bar{X}_S$ )** superior o inferior a la  $\bar{X}_P$  de acuerdo al carácter que se seleccione. La diferencia entre la  $\bar{X}_S$  y la  $\bar{X}_P$  se denomina **Diferencial de Selección (S)**.

Fig. 7-5: Selección para un carácter cuantitativo

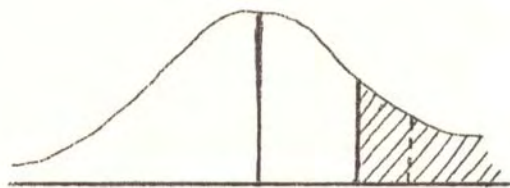


#### Respuesta Genética por Generación

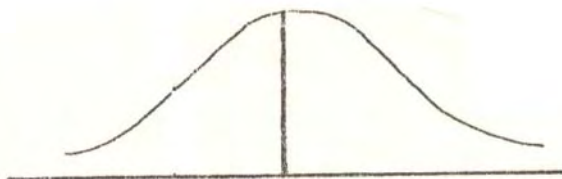
Al llevar a cabo un proceso de selección se obtiene una progenie de animales hijos de los seleccionados, esta nueva población tiene su propia **Media de la Progenie ( $\bar{X}_H$ )** (Fig. 7-6). Se podría esperar que esta  $\bar{X}_H$  fuese igual a la de sus padres  $\bar{X}_S$ , pero esto no ocurre. La  $\bar{X}_H$  regresa y se ubica (con una generación de por medio) entre la  $\bar{X}_P$  y la  $\bar{X}_S$  (Fig. 2). De manera que la **Respuesta Genética (R)** es algo menor que el **S**, esto se debe a los valores de

**HSE** que posee el carácter a mejorar en esa población. La Respuesta Genética puede estimarse mediante la siguiente expresión:

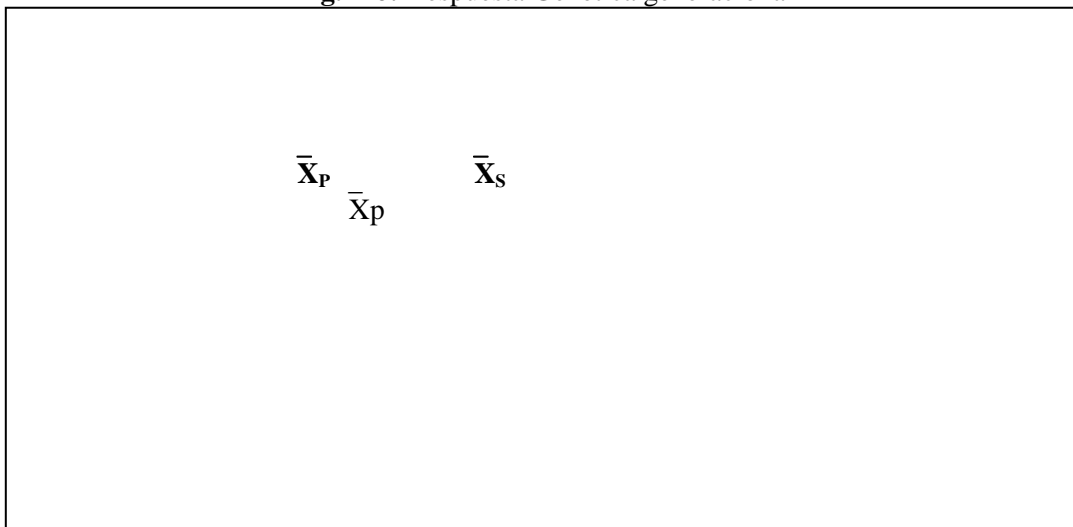
$$R = S \cdot h^2$$



— M —



**Fig. 7-6:** Respuesta Genética generacional



Esta es una **fórmula predictiva** de la R, conociendo el **S** y la  $h^2$  del carácter se podrá saber cual será la **R** o la modificación de  $\bar{X}_H$ . A medida que la superioridad de los seleccionados (**S**) se deba en una mayor proporción a efectos aditivos de los genes, mayor será la **R**.

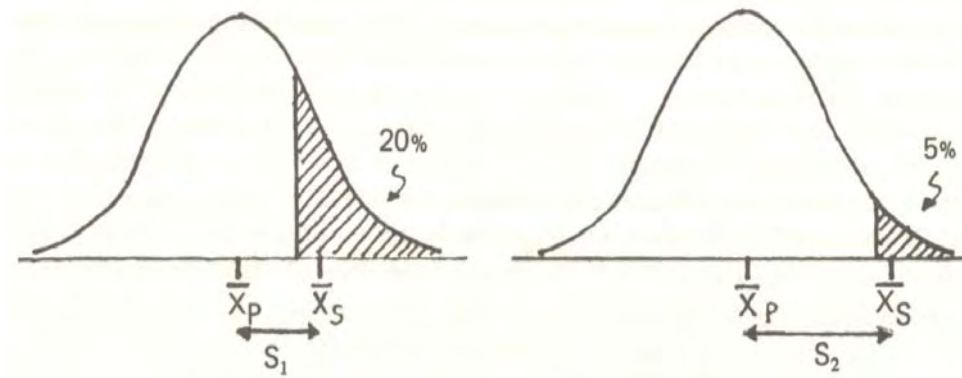
Si el proceso de selección **ya se realizó** también se puede calcular **R** como una diferencia de medias:

$$R = \bar{X}_H - \bar{X}_P$$

De acuerdo a la fórmula predictiva de la R se observa que ésta depende del Diferencial de selección (S) y de la heredabilidad del carácter ( $h^2$ ). A su vez el **S** es función de la proporción de individuos seleccionados "**p**" y de la variabilidad poblacional medida a través del desvío fenotípico " $\sigma$ ".

La Fig. 7-7 muestra la dependencia del Diferencial de selección "**S**" de la proporción de individuos seleccionados "**p**", donde se representan dos poblaciones con la misma variancia pero en la **población A se selecciona al 20%** de la misma y en la **B el 5%**.

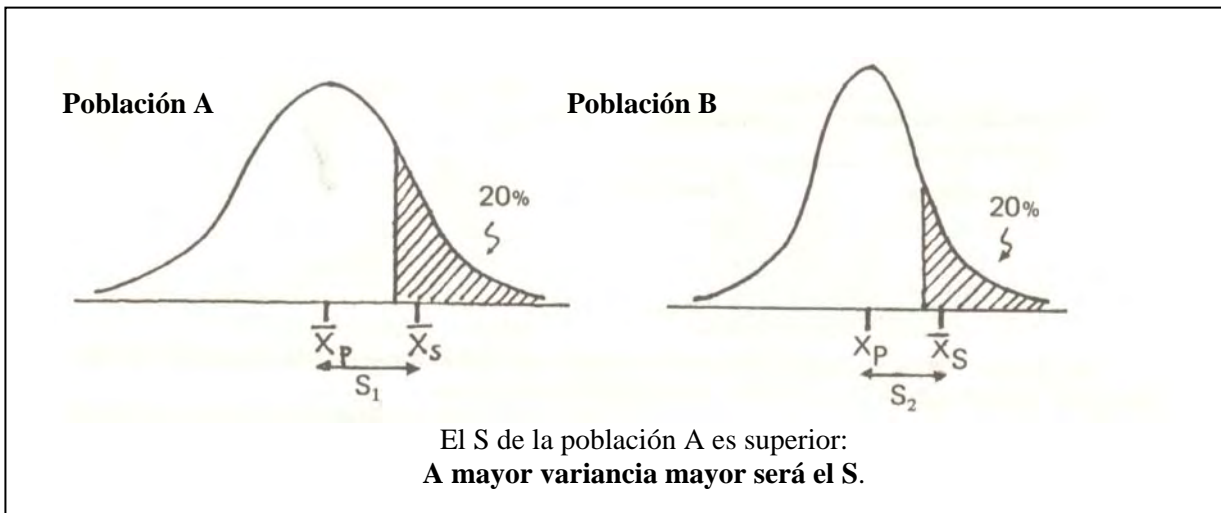




El S de la población B es superior:  
**A menor porcentaje de individuos seleccionados mayor será el S.**

**Fig. 7-7:** Diferencial de Selección como función de "p".

La Fig. 7-8 muestra como el desvío estándar " $\sigma$ " afecta el Diferencial de selección "S", se grafican dos poblaciones con **diferentes variancias** sobre las cuales se selecciona el mismo porcentaje de individuos.



El S de la población A es superior:  
**A mayor variancia mayor será el S.**

**Fig. 7-8:** Diferencial de Selección como función de " $\sigma$ "

Para comparar poblaciones que poseen diferente variancia fenotípica (Fig. 4) lo ideal es estandarizar el S, independizarse del " $\sigma$ " de cada población y queda expresado como:

$$i = \frac{S}{\sigma}$$

Donde "i" es la **intensidad de selección** y expresa el S o la superioridad de los seleccionados en unidades de desvío estándar fenotípico ( $\sigma$ ), nos dice a cuantos desvíos de la  $X_P$  se ubica la  $X_S$ .

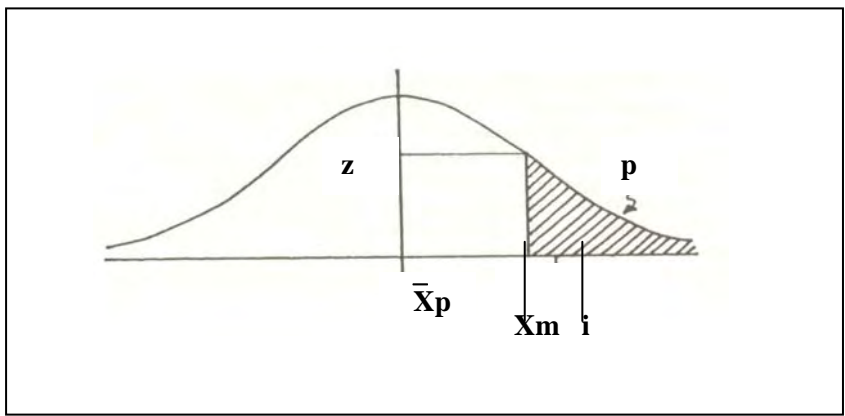
$$S = i \cdot \sigma$$

Si el carácter seleccionado tiene distribución normal, la selección se realiza por truncación y si la población es grande se cumple la siguiente relación (Fig. 7-9):

**i = intensidad de selección**

$$i = z / p$$

z = ordenada de la distribución normal estandarizada N (0, 1)  
 p = proporción seleccionada



**Fig. 7-9:** Intensidad de selección (i) inversamente proporcional a la proporción de animales seleccionados (p).

Para poblaciones grandes los valores de **i** se pueden extraer de tablas para distribución normal estandarizada N (0,1), Tabla 7-3. Así se puede comparar la intensidad o presión de selección ejercida en diferentes poblaciones para un mismo carácter. Mientras **menor sea la proporción** de individuos seleccionados, **mayor sea la intensidad de selección** y el **Diferencial de selección será más grande**.

La intensidad de selección es **distinta en los dos sexos**, ya que el número de machos necesarios como reproductores es menor que el de hembras por lo tanto se puede ejercer mayor presión de selección en este sexo, de modo que se calcula un **i promedio**:

$$i = \frac{i_m + i_h}{2}$$

**i<sub>m</sub>** = intensidad de selección en los machos.  
**i<sub>h</sub>** = intensidad de selección en las hembras

**Tabla 7-3:** valores de "i" para distintos valores de "p" y del Diferencial de Mínimo estandarizado (M/σ). Se supone distribución normal.

Proporción de individuos seleccionados	Diferencial Mínimo estandarizado a = M/σ	Intensidad de selección i = S / σ
0.90	-1.28	0.19
0.80	-0.84	0.35
0.70	-0.52	0.50
0.60	-0.25	0.64
0.50	0.00	0.80
0.40	0.25	0.97
0.30	0.52	1.16
0.20	0.84	1.40
0.10	1.28	1.75
0.09	1.34	1.84
0.08	1.41	1.86
0.07	1.48	1.92
0.06	1.56	1.99
0.05	1.65	2.06
0.02	2.06	2.42
0.01	2.33	2.67
0.001	3.10	3.37

Ej.: si la proporción de machos seleccionados es de  $p = 5\%$  la  $im$  será igual a 2,06 y la proporción de hembras seleccionadas es  $p = 30\%$  la  $ih = 1.16$ . El **i promedio**  $(2.06 + 1.16) / 2 = 1.61$  esto significa que la  $\bar{X}_S$  se encuentra a 1.61 desvíos de la  $\bar{X}_P$ . Este  $i$  promedio se utiliza para calcular el  $S = i \cdot \sigma$ .

Otra opción sería calcular el  $S$  para cada sexo y luego promediarlo:

$$S = \frac{S_m + S_h}{2}$$

$S_m$  = Diferencial de Selección de los machos.  
 $S_h$  = Diferencial de Selección de las hembras.

**Advertencia:** no se puede promediar el  $p$  de cada sexo **sólo se promedia la  $i$  o bien el  $S$ .**

La **intensidad de selección** puede **aumentarse** seleccionando una **menor proporción** de los animales de la población. Si por otro lado se desea **expandir la población**, estamos forzados a **reducir la intensidad** y ello nos llevará a **reducir también la  $R$ .**

Para calcular la Respuesta se debe tener en cuenta un  $S$  promedio de machos y hembras porque ambos contribuyen por igual a la siguiente generación: La  **$R$**  además de depender de la heredabilidad del carácter y de la variabilidad poblacional también está afectada por la proporción de individuos seleccionados.

Así como el  $S$  la  **$R$**  se puede **estandarizar** y **calcular** en **función** de " $p$ ":

$$\frac{R}{\sigma} = \frac{i \cdot \sigma \cdot h^2}{\sigma} = i \cdot \sigma \cdot h^2$$

El efecto de la selección que más le interesa al criador es **el cambio de la media poblacional** en la dirección deseada. La magnitud de este cambio depende de tres factores: la intensidad de selección " $i$ " (que a su vez depende de " $p$ "), la variabilidad fenotípica de la población para ese carácter medida a través del " **$\sigma$  fenotípico**" y de la  **$h^2$**  del carácter a mejorar.

## Respuesta genética anual

La **Respuesta Genética** que más interesa conocer en la práctica es la que se obtiene **por unidad de tiempo** llamado Respuesta genética anual o " **$\Delta Ga$** " y para su cálculo se tiene en cuenta el **Intervalo Generacional**.

**Intervalo Generacional (IG):** es la **edad promedio de los padres al nacer sus crías**. Cada sexo tiene su propio IG, siendo el IG de una especie el promedio de ambos sexos. Si bien existen datos aproximados del IG para diferentes especies, es imprescindible calcularlo en cada una de las poblaciones en las que se hace selección, ya que el manejo ganadero determina la edad promedio de la población reproductiva.

$$" \Delta Ga " = \frac{R}{IG} = \frac{S \cdot h^2}{IG} = \frac{i \cdot \sigma \cdot h^2}{IG}$$

Mientras **menor** sea el **IG**, **menor** será el **tiempo** en obtener la  $R$  deseada. La **reducción del IG** entre generaciones es una manera eficiente de **aumentar** la " **$\Delta Ga$** ". Ello se logra manteniendo una población que se reproduce a edades tempranas, lo que origina mayores porcentajes de reemplazo. Esto no es independiente de la proporción seleccionada, ya que mayores reemplazos implican seleccionar más animales. Surge así un antagonismo entre la intensidad de selección y el Intervalo entre generaciones. También se puede **disminuir el IG disminuyendo** la edad al primer servicio y al primer parto, reduciendo el intervalo entre partos, etc., por lo que se deberá analizar cada situación en particular.

## Consecuencias de la selección

Puede tener **dos consecuencias** fundamentales en la población:

1. **Cambiar la media fenotípica y genotípica de la población** para el carácter seleccionado, a través de un aumento de la frecuencia de los alelos favorables al carácter.
2. **Modificar la variancia genética** de la población para el carácter seleccionado.

El primer efecto es el más importante porque es el objetivo del mejoramiento animal. Si el ambiente permanece constante, la media fenotípica se modificará en la dirección deseada de forma permanente. El segundo efecto tiende a reducir con el tiempo la variabilidad del carácter en la población seleccionada.

Este método es el más directo en ser aplicado y el criterio de selección es el **propio fenotipo** de los individuos, se denomina **selección masal** y en el mejoramiento animal aplicado se conoce como **pruebas de comportamiento o de mérito individual**. Para usar este método debe ser posible realizar medidas del carácter por el cual se selecciona directamente en los animales. Es eficiente solamente en caracteres de mediana a alta heredabilidad.

### Ejercicios.

1. Para el carácter **ganancia de peso** a las 5 semanas en pollos, la **media** fue de **738 gr**. En una población donde la **variancia fenotípica** se calculó en **81gr**. La  $h^2$  del carácter en esa población se calculó en **0.4** y el intervalo generacional en **2 años**.

Si se seleccionan el **30% de los machos y el 50% de las hembras**, calcule:

- a- ¿Cuál será la **Respuesta genética generacional**, al seleccionar machos y hembras?
- b- ¿Cuál será la **Respuesta genética anual**?

2. En un **tambo bovino** la **producción promedio de leche** por lactancia es de **3.200 kg**. con un **S de 600 kg**. Si se selecciona el **60% de las mejores productoras**. Calcule:

- a- El **valor mínimo** de una vaca para ser considerada como reproductora.
- b- El **promedio de la población seleccionada** y el **S**.
- c- La **respuesta genética** al seleccionar las hembras solamente.
- d- La **respuesta genética anual**.

Otros datos:  $h^2 = 0.2$ . **IG = 5 años** (promedio de machos y hembras).

## 4. CONSANGUINIDAD Y HETEROSIS

### CONSANGUINIDAD

Endocría y exocría son dos estrategias distintas de apareamientos y están basados no en la performance o aptitud de los individuos sino en el grado de parentesco que poseen.

La forma más simple de definición de **endocría o endogamia** es la cruce de individuos emparentados. Ya que todos los animales dentro de una población tienen algún grado de parentesco, una definición técnicamente más correcta de endogamia es el apareamiento de individuos más estrechamente relacionados que el promedio de la población.

Como **parientes** podemos definir a dos o más individuos que tienen por lo menos **un antepasado común**. Los individuos que son parientes, pueden recibir el mismo alelo por el lado materno y por el lado paterno.

Estos conceptos pueden ser ejemplificados en un **diagrama de flechas** del descendiente **X** (Fig. 7-10) usamos letras para identificar a los animales, las flechas indican la dirección de la herencia.

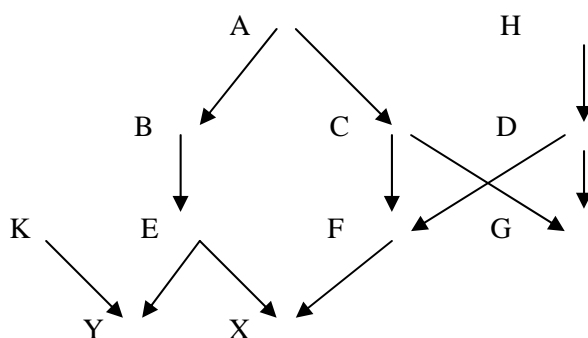


Fig. 7-10: Esquema de la **genealogía o pedigrí** ilustrativo de una relación de parentesco en una población.

Los individuos E y G por ejemplo son parientes, por que tienen un antepasado común: A, que es abuelo de ambos. Los individuos F y G son hermanos enteros y tienen a C y D, sus padres, como antepasados comunes. Los individuos C y D, de acuerdo a la información presentada en el pedigrí, no son parientes. Por lo tanto, ni F ni G tienen consanguinidad. El individuo X es consanguíneo, ya que sus padres, E y F, son parientes. Su medio hermano Y, por el contrario, no tiene consanguinidad porque K y E, sus padres, no son parientes. La relación de parentesco es entre hermanos y la consanguinidad es una propiedad de un individuo.

### COEFICIENTE DE CONSANGUINIDAD:

La consecuencia esencial de que dos individuos tengan un antepasado común es que ambos puedan llevar la copia de uno de los alelos del mismo, y por tanto si se aparean entre sí, ambas copias pueden reunirse en un individuo de su descendencia. En este caso ambos alelos se llaman *idénticos por descendencia* o simplemente idénticos.

Se considera que dos alelos son *idénticos por naturaleza o acción*, cuando a pesar de ser iguales funcionalmente no provienen de un antepasado común.

Ahora estamos en condiciones de definir coeficiente de consanguinidad del individuo X, simbolizado  $F_X$ , como la probabilidad de que dos alelos de un locus determinado de un individuo sean idénticos por descendencia.

Otra forma de definir el coeficiente de consanguinidad como la probabilidad de que un individuo, para un determinado locus, sea **homocigota idéntico o autocigota**, es decir posea copias del mismo alelo presentes en un antepasado común.

Estos conceptos son siempre relativos a la información que se posee y en el caso de pedigrí, hasta donde éste llegue. Tomando como ejemplo la Fig.1, los individuos A y H no pueden tener alelos idénticos por descendencia, aunque tengan alelos iguales, los que serían entonces iguales por naturaleza.

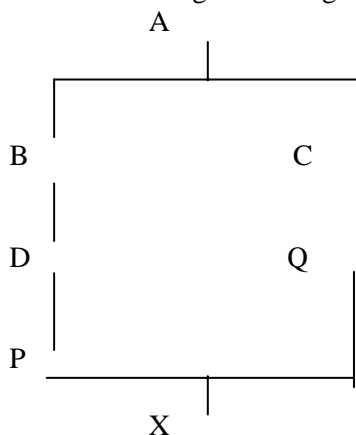
Es importante entonces definir una población base desde donde empecemos a contabilizar la consanguinidad y el parentesco. Por ejemplo si calculan coeficientes en una raza importada y sólo se posee información desde su llegada al país y no del país de origen, la consanguinidad es computada desde ese momento, no considerándose aquella anteriormente acumulada.

El cálculo del coeficiente de consanguinidad de un individuo X se puede hacer mediante la siguiente fórmula desarrollada por Wright:

$$F_X = \sum [(1/2)^{n_1+n_2+1} (1 + F_A)]$$

Donde  $\sum$  es la sumatoria sobre todos los caminos que conectan los padres de X, a través de todos los antepasados comunes,  $n_1$  y  $n_2$  representan el número de etapas o generaciones que separan a los parentales del individuo problema X del ancestro común.

La aplicación de esta fórmula se ilustra en el siguiente diagrama de flechas:



Los padres del individuo X problema son P y Q. El ancestro común en este caso es A. El número de etapas que separa P de A son  $n_1=3$  (P→D→B→A) y  $n_2=2$  (Q→C→A). Si los parentales del individuo problema tienen más de un ancestro común, entonces hay que sumar las probabilidades correspondientes a cada ancestro común; en este caso hay solo un ancestro común que es A. El coeficiente de consanguinidad del individuo X es el siguiente:

$$F_X = (1/2)^{3+2+1} = \frac{1}{128}$$

Si un individuo tiene dos alelos que son idénticos por descendencia en un determinado locus, será **autocigota** u homocigota para dicho locus. Por tanto, el coeficiente de consanguinidad es un **reflejo** de la homocigosis. Sin embargo, es importante hacer notar que el coeficiente de consanguinidad **no mide** la homocigosis en sentido absoluto. De hecho, **mide el descenso de la heterocigosis relativo a una población base** en la que todos los individuos se supone que no están relacionados y que tienen una consanguinidad cero. En otras palabras, mide el grado en que un individuo es menos heterocigota que los individuos que se supone tienen **consanguinidad cero**.

Podemos resumir el significado del coeficiente de consanguinidad considerando los dos casos extremos:  $F=0$  y  $F=1$ :

1. Si un individuo tiene un coeficiente de consanguinidad de  $F=0$  relativo a una población base:: la probabilidad de que dicho individuo sea heterocigota en un locus cualquiera es igual a la frecuencia de heterocigotas en dicho locus en la población base.
2. Si un individuo tiene un coeficiente de consanguinidad de  $F=1$  la probabilidad de que dicho individuo sea heterocigota en un locus cualquiera, es igual a cero; puesto que el individuo tiene alelos idénticos por descendencia en todos los loci, necesariamente tendría que ser homocigota en todos ellos.

## COEFICIENTE DE PARENTESCO

El coeficiente de parentesco entre dos individuos A y B es la probabilidad de que un alelo tomado al azar del individuo A y un alelo tomado al azar del individuo B, para un mismo locus, sean idénticos por descendencia. Se simboliza como:

$$f_{AB}$$

El concepto fundamental es el siguiente: el coeficiente de consanguinidad de un individuo es igual al coeficiente de parentesco de sus padres.

En símbolos:

$$F_x = f_{AB}$$

Los coeficientes de parentesco se pueden encontrar fácilmente por un programa de computación, procesándose cada año o cada vez que se deban planear los apareos, produciéndose una tabla de parentesco de donde salen automáticamente estos valores que son de utilidad para minimizar la consanguinidad y sus consecuencias negativas.

## CONSECUENCIAS DE LA CONSANGUINIDAD

La endogamia tiene varios efectos:

1. Un incremento en el número de loci homocigotas en individuos endocriados y un incremento en la frecuencia de genotipos homocigotas en la población.
2. La fijación de alelos en los subgrupos más emparentados. La consanguinidad cambia las frecuencias genotípicas, ya que la frecuencia de heterocigotas disminuye, se redistribuye en los homocigotas un número igual de alelos  $A_1$  y  $A_2$  procedentes de los heterocigotas llevando a aumentar la frecuencia de homocigotas; sin embargo, la consanguinidad no cambia las frecuencias alélicas en promedio.

Una consecuencia del incremento de homocigotas causado por endogamia es una **prepotencia** mayor en los individuos endocriados. Los individuos son prepotentes si la performance de su descendencia es parecida a sus padres y/o es especialmente uniforme. Los individuos endogámicos tienen menos loci heterocigotas que los no endogámicos debido a que no pueden producir muchas clases diferentes de gametos y menos clases diferentes de cigotos y por ende menos variación en la descendencia.

Un individuo consanguíneo sería prepotente si sus loci en estado homocigota contienen principalmente alelos dominantes; su descendencia va tener por ende al menos un alelo dominante en cada uno de estos loci, y el efecto de estos loci en la descendencia, si son completamente dominante, va ser igual a sus padres, llevando a los hijos a ser más estrechamente parecidos a sus padres y a sus hermanos. La prepotencia verdadera es observada solo para rasgos de herencia simple o para rasgos poligénicos altamente heredables.

La consecuencia de la consanguinidad es la expresión de alelos recesivos deletéreos con efecto mayor, este aspecto de la consanguinidad lleva a la consanguinidad a una mala reputación. La gente asocia consanguinidad con defecto genético (patas de los ovino en forma de araña, enanismo en bovino y un sin número de problemas en cerdos). Es verdad que el defecto causado por alelos recesivos está a menudo en las poblaciones endocriadas, pero la consanguinidad no crea alelos deletéreos, estos alelos ya estaban presentes en una población. La consanguinidad simplemente aumenta la homocigosis y lo hace sin tener en cuenta la combinación homocigótica.

Muchos de estos defectos y anomalías disminuyen la productividad y/o la capacidad reproductiva de los animales, la consanguinidad conduce en general a una disminución del rendimiento efecto denominado **depresión endogámica**. Este efecto es generalmente mayor en aquellos caracteres asociados con la eficacia biológica, como

por ejemplo la viabilidad y la capacidad reproductiva, ya que los loci que afectan estos caracteres muestran un mayor grado de dominancia que los loci que afectan otros caracteres.

Una de las pruebas de esto parece ser la recuperación del vigor y de la productividad una vez que se hacen cruzamientos no endogámicos. Los caracteres que sufren mayor depresión endogámica son justamente aquellos que más vigor híbrido muestran en los cruzamientos. Se puede decir entonces que la heterosis o vigor híbrido es lo opuesto de la depresión endogámica.

Tabla 10-4.- Ejemplos de depresión endogámica en algunas especies domésticas.  
(Cardellino y Rovira, 1987).

Especie y carácter	Depresión endogámica por 10% de aumento en F	
	Unidades	Porcentaje
<b>BOVINOS PARA CARNE</b>		
Peso al destete	5,2 Kg	--
<b>BOVINOS LECHEROS</b>		
Producción de leche	33 Kg	--
<b>OVINOS</b>		
Peso de vellón	0,288 Kg	5,5
Peso corporal ( 1 año)	1,31 Kg	3,7
Largo de la mecha	0,12 cm	1,3
<b>CERDOS</b>		
Número de lechones por camada	0,38 lechones	4,6
Peso a los 154 días	1,64 Kg	2,7
Peso a los 5 meses	3,10 Kg	--
<b>AVES</b>		
Producción de huevos	9,26 huevos	6,2
Porcentaje al nacimiento	4,36	6,4
Peso corporal	9 g	0,8

### Ejercicios:

- Calcular el coeficiente de consanguinidad en los siguientes casos:
  - Hijos de hermanos
  - Hijos de medio hermanos
  - Hijos de primo hermanos
  - Hijos de tíos(as)-sobrinas(os)
- Calcule el coeficiente de consanguinidad de un individuo Hijo de hermanos, sabiendo que su abuela tiene un coef. de consanguinidad  $F_A$  de 0.05 y su abuelo tiene un coef. de consanguinidad  $F_B$  de 0.5. Comparar el resultado con el ejercicio anterior

## HETEROSIS

Las dos estrategias de Mejoramiento Genético Animal son **Selección y Cruzamientos**, la elección de una de estas alternativas no implica la no utilización de la otra, por lo contrario deben ser "Complementarias". Se pueden organizar cruzamientos con una parte de la población para la obtención de individuos cruza y con el resto implementar un plan selectivo con miras a la obtención de animales puros. Esto permitirá obtener un buen nivel genético que constituirá el material base para la obtención de los productos cruza.

La selección constituye un sistema de reproducción diferencial y el término **Cruzamientos** se identifica como una técnica de reproducción dirigida entre individuos cuyo grado de parentesco es menor a la media de la población a la cual pertenecen. Los más comunes son las cruza entre razas, variedades y líneas.

Este sistema de apareamiento aumenta la heterocigosis y en consecuencia las F1 híbridas presentarán más uniformidad para caracteres exteriores. La utilidad práctica es que aumenta el mérito individual de los animales debido a la dominancia general de genes favorables que afectan al TAMAÑO, VIGOR Y FERTILIDAD.

## VIGOR HÍBRIDO Y HETEROSIS

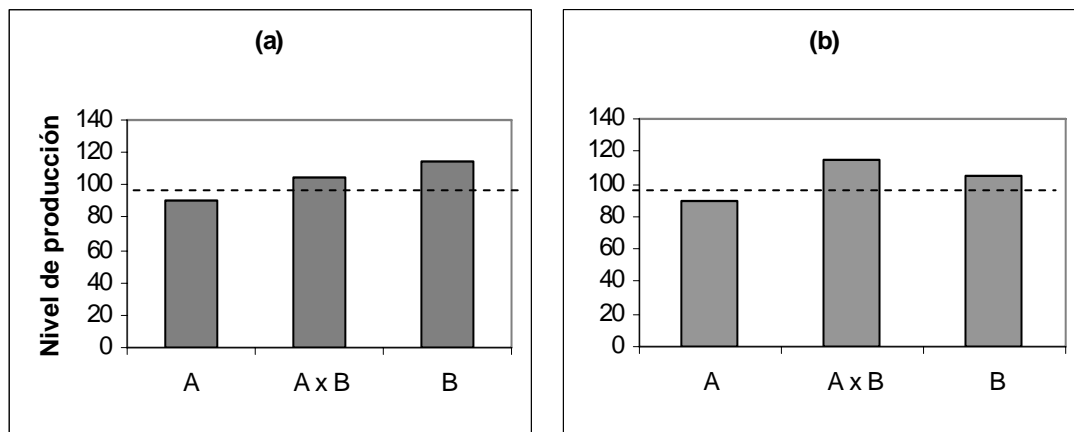
Se define Vigor híbrido como la superioridad observada en determinadas características de los híbridos obtenidos por cruzamientos respecto a la media de sus padres

Desde el punto de vista práctico podemos distinguir dos casos de Vigor Híbrido:

- a) Cuando el promedio de las cruzas no supera la performance media de uno de los padres (raza, variedad, línea, etc) (Figura 7-11a).
- b) Cuando el promedio de las cruzas supera la performance media del padre más productivo (Fig. 7-11b).

En ambos casos tenemos biológicamente Vigor híbrido, pero solamente en el segundo caso, si las opciones son criar una de las razas parentales o realizar el cruzamiento, hay una Vigor híbrido económicamente más interesante.

**Fig. 7-11: Vigor Híbrido en el cruzamiento de dos grupos genéticos** (razas, líneas, variedades, etc.). **Caso a:** las cruzas A x B no superan a la raza parental B; **Caso b:** las cruzas A x B superan a la raza parental B.



Normalmente se acepta el término heterosis como sinónimo de vigor híbrido, pero resulta más exacto definir como **VIGOR HÍBRIDO** a la superioridad desarrollada en los híbridos y como **HETEROSIS** al mecanismo genético por el cual se desarrolla esa superioridad y se basa en los mecanismos de interacción génica intra e interlocular.

Hay diversas hipótesis que tratan de explicar la heterosis y dos de ellas han primado y aún no han sido totalmente probadas:

- *Hipótesis de la Dominancia:* relaciona los efectos favorables observados en la heterosis con la dominancia. Un híbrido formado entre dos razas puede tener los alelos normales dominantes en muchos de sus loci, y dar como resultado un individuo de gran vigor comparado con sus progenitores.
- *Hipótesis de la Sobredominancia, Exaltación o Estimulación* debida a la Heterocigosis: sostiene que existen loci donde la forma heterocigota es superior a ambas formas homocigotas y que esta diferencia en vigor es proporcional a la cantidad de loci heterocigotas.

Se puede decir que cuanto mayor sea la diferencia genética entre las poblaciones de animales domésticos, mayor será la heterosis en el cruzamiento entre ellas. Por ejemplo en bovinos, se obtienen mayores niveles de heterosis en cruzamientos de una raza de origen europeo (*Bos taurus*) y otra de origen índico (*Bos indicus*), que en cruzamientos donde intervengan dos razas de origen europeo.

Resultan también fundamentales las **interacciones** entre las acciones **génicas** y el **ambiente**. Considerando que las características beneficiadas por la heterosis son el producto final del metabolismo y las bases de estos procesos metabólicos están determinadas por genes, el ambiente puede influir acelerando, inhibiendo o modificando el proceso en sí. De modo que un determinado cruzamiento puede presentar un buen nivel de heterosis con un ambiente favorable; pero llevado a un ambiente desfavorable, el nivel de heterosis puede llegar a ser nulo

## MEDICIÓN DE LA HETEROSIS

La heterosis se mide como la superioridad del promedio de los cruzamientos recíprocos (F<sub>1</sub>) sobre el promedio de los padres.

$$\text{Heterosis (\%)} = \frac{\bar{X} \text{ cruzas recíprocas} - \bar{X} \text{ padres}}{\bar{X} \text{ padres}} \times 100$$



Por ejemplo, en bovinos de carne, tomando el carácter peso al destete:

Raza A = 180 Kg

Cruza A x B = 240 Kg

Raza B = 210 Kg

Cruza B x A = 215 Kg

$\bar{X} = 195$  Kg

$\bar{X} = 228$  Kg

$$\text{Heterosis (\%)} = \frac{228 - 195}{195} = 16,9\%$$

El objetivo de realizar y promediar los cruzamientos recíprocos se debe a que razas con mayor habilidad materna crían mejor a su descendencia y este efecto puede alterar (aumentar) el valor real de heterosis del cruzamiento.

Por ejemplo, si se tomara en cuenta el primer cruzamiento, (A x B) donde la hembra B presenta una mayor habilidad materna, se obtendría el siguiente valor de heterosis:

$$\text{Heterosis (\%)} = \frac{240 - 195}{195} \times 100 = 23 \%$$

Por lo tanto esta diferencia del 6 % se debe a la habilidad materna propia de la raza B y no a la heterosis en sí.

#### BIBLIOGRAFÍA

- Bourdon, R.M. 1997. Understanding Animal breeding. Prentice Hall.  
 Bowman, J.C. 1982. Introducción a la Mejora Animal. Omega.  
 Cardellino, R. Y J. Rovira. 1987. Mejoramiento Genético Animal. Editorial Hemisferio Sur.  
 Dalton, D.C. 1980. Introducción a la Genética Animal Práctica. Acribia.  
 Falconer, D.S. 1983. Introducción a la Genética Cuantitativa. CECOSA México.  
 Johannson, I. y J. Rendel. 1972. Genética y Mejora Animal. Acribia, España.  
 Nicholas, F.W. 1990. Genética Veterinaria. Editorial Acribia.  
 Warwick, E. Y J. Legates. 1977. Cría y mejora del ganado. Mc.Graw-Hill México.

## INTRODUCCIÓN AL MEJORAMIENTO ANIMAL

### CONCEPTOS CLAVES

#### TEMA 7.1

- 1) Carácter Cualitativo
- 2) Carácter Cuantitativo
- 3) Valor Fenotípico
- 4) Valor Genotípico
- 5) Valor Aditivo o Reproductivo
- 6) Valores No Aditivos
- 7) Variancia Fenotípica
- 8) Variancia Genotípica

#### TEMA 7.2

- 1) Heredabilidad en Sentido Amplio
- 2) Heredabilidad en Sentido Estricto
- 3) Heredabilidad realizada
- 4) Línea isogénica
- 5) Mellizos monocigóticos y dicigóticos
- 6) Regresión y Correlación
- 7) Repetibilidad
- 8) Partición de la variancia ambiental

#### TEMA 7.3

- 1) Selección / Caracteres cuantitativos
- 2) Modelo Básico de selección
- 3) Punto de truncación  $X_{mín}$
- 4) Media poblacional, Media de los individuos seleccionados

- 5) Diferencial Mínimo y de Selección
- 6) Respuesta Genética Generacional
- 7) Proporción de individuos seleccionados
- 8) Intensidad de Selección
- 9) Intervalo Generacional
- 10) Respuesta Genética Anual
- 11) Consecuencias de la Selección

#### **TEMA 7.4**

- 1) Endocría
- 2) Parentesco
- 3) Alelos idénticos por descendencia
- 4) Alelos idénticos por acción
- 5) Autocigota
- 6) Coeficiente de consanguinidad
- 7) Coeficiente de parentesco
- 8) Consecuencias de la consanguinidad
- 9) Depresión endogámica
- 10) Cruzamiento
- 11) Vigor híbrido
- 12) Heterosis

#### **Fuente.**

**[http://www.produccion-animal.com.ar/genetica\\_seleccion\\_cruzamientos/genetica\\_en\\_general/05-introduccion\\_al\\_mejoramiento\\_animal.pdf](http://www.produccion-animal.com.ar/genetica_seleccion_cruzamientos/genetica_en_general/05-introduccion_al_mejoramiento_animal.pdf)**