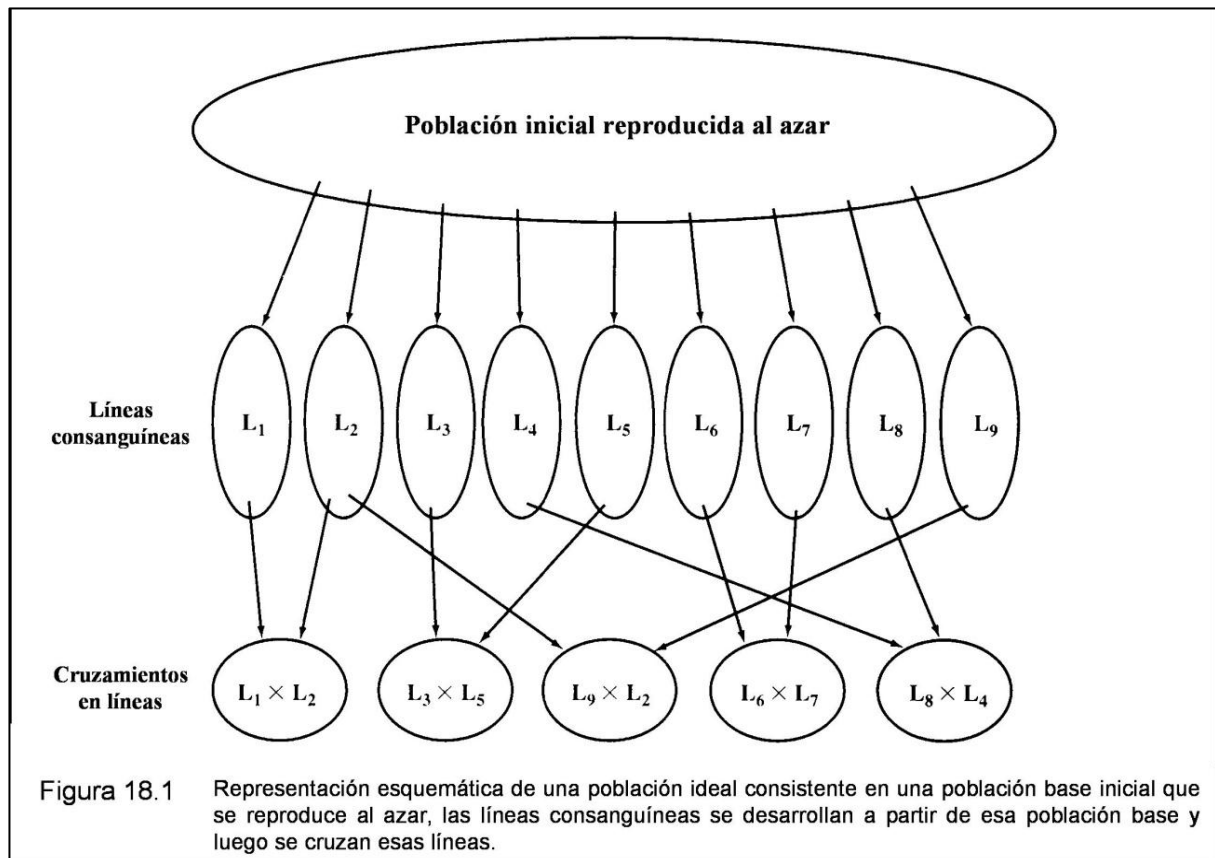


Capítulo 18: Vigor híbrido

En este punto usted debería tener un buen conocimiento de los orígenes a nivel genético del vigor híbrido (heterosis). Debería saber como el valor combinatorio de los genes determina el vigor híbrido, la depresión endogámica y como el cruzamiento de líneas no emparentadas o razas genera vigor híbrido aumentando la heterocigosis y el valor combinatorio de los genes. Sin embargo, todavía varias preguntas sobre el vigor híbrido a ser respondidas. ¿Cómo se mide? ¿Perdura luego de la primera generación cruza? ¿Cuán rápido se pierde? ¿Podemos predecir la cantidad de vigor híbrido generado en un cruzamiento en particular? Estas son las preguntas a las que se dirige este capítulo.

UN MODELO POBLACIONAL PARA VIGOR HÍBRIDO

Antes de responder estas preguntas, creamos un marco teórico para discutir – un modelo poblacional para vigor híbrido. La población hipotética o *idealizada* prevista en este modelo es ilustrada en la Figura 18.1. En realidad, consiste en unas cuantas poblaciones. Primero hay una población inicial, grande y apareada al azar – la *población base*. Esta podría ser la población original de ratones de laboratorio o la de especies salvajes antes de que las razas hayan sido formadas. La población base no es consanguínea y goza de algún grado de vigor híbrido (o, alternativamente, no sufre de depresión endogámica). En algún momento ésta población se subdivide deliberadamente o por circunstancia naturales en unas cuantas poblaciones más pequeñas. En el contexto del laboratorio, estas subpoblaciones son líneas. En el contexto de las especies, son razas. Cada población pequeña experimenta consanguinidad,



y durante el proceso de consanguinidad las líneas se diferencian en sus frecuencias génicas y genotípicas y por lo tanto en el valor de cría promedio, el valor combinatorio de los genes y el valor genotípico general. Eventualmente las líneas consanguíneas son cruzadas produciendo combinaciones híbridas.

En el contexto de la población idealizada, *el vigor híbrido generado por el cruzamiento de líneas consanguíneas es simplemente una restauración del vigor híbrido perdido en la endocría*. Es como “deshacer” la depresión endogámica acumulada. Para verificar esto, necesitamos ver como los valores de cría medios, los valores combinatorios de los genes y valores genotípicos cambian a medida que la población progresa de la población base a líneas consanguíneas luego al cruzamiento entre líneas.

Un ejemplo numérico se muestra en la Tabla 18.1. Para simplificar, el ejemplo muestra solo el locus **B**, uno de los muchos loci que influyen un carácter poligénico hipotético. Se asume dominancia completa en este locus. Como con los ejemplos en el capítulo anterior, el efecto independiente de cada alelo dominante equivale a +4 unidades, y el efecto independiente de cada alelo recesivo equivale a -2 unidades. La dominancia completa causa que cada par de genes heterocigotas valga +8 unidades. El valor genotípico de cada par homocigota se asume que es la suma de los efectos independientes de los genes en cada locus. En este caso, el valor genotípico de *BB* es por lo tanto $4+4 = 8$ y el valor genotípico de *bb* es $-2+ (-2) = -4$. (De nuevo, esta asunción es rara, pero hace al ejemplo mucho más fácil de entender).

Para determinar el valor de cría promedio, el valor combinatorio de los genes y el valor genotípico de la población base, necesitamos saber las frecuencias génicas de los alelos *B* y *b*. Digamos que $p=q= 0,5$. Si asumimos que la población base está en equilibrio Hardy-Weinberg, entonces las frecuencias genotípicas de los genotipos *BB*, *Bb* y *bb* son:

$$P = p^2 = 0,5^2 = 0,25$$

$$H = 2 pq = 2(0,5)(0,5) = 0,5$$

$$Q = q^2 = 0,5^2 = 0,25$$

En otras palabras, el 25% de los individuos en la población base son *BB*, 50% son *Bb* y 25% son *bb*. Ponderando los valores de cría y los valores genotípicos de cada genotipo por estas proporciones (primera fila de la Tabla 18.1), el valor de cría promedio de la población base es 2 unidades, el valor genotípico promedio es 5 unidades y el valor combinatorio de los genes promedio es $5-2=3$ unidades.

El siguiente conjunto de filas en la Tabla corresponden a líneas consanguíneas máximas. La población base es dividida en un gran número de líneas consanguíneas, pero debido a que estamos tratando solo con el locus **B** y solo dos alelos posibles, las líneas consanguíneas serán en última instancia de sólo dos tipos: *BB* y *bb*. Debido a que los alelos **B** y **b** son igualmente comunes en la población base, debería haber un número igual de cada tipo de línea consanguínea. (Eso simplifica la aritmética que viene). Los tipos difieren entre si en el valor de cría y el valor genotípico, con las líneas *BB* siendo superiores. De hecho, las líneas *BB* criaron y se desempeñaron mejor que un animal promedio de la población base. Sin embargo,

las líneas bb no lo hicieron. El valor de cría promedio de todas las líneas consanguíneas es 2- el mismo que el de la población base – pero en promedio las líneas consanguíneas están deprimidas, y tienen un valor genotípico promedio de 2 y un valor combinatorio de los genes promedio de 0. El efecto neto de la consanguinidad entonces es, una reducción en performance.

Ahora mire el último conjunto de filas en la Tabla. Estas corresponden con todos los cruzamientos posibles de las líneas consanguíneas. Los cruzamientos de líneas varían en valor de cría, valor genotípico y valor combinatorio de los genes, pero los valores promedio a través de todos los cruzamientos de líneas son los mismos valores que en la población base. En otras palabras, el vigor híbrido que fue perdido en las líneas consanguíneas es restaurado en los cruzamientos de líneas. Desarrollando consanguíneos y luego cruzándolos hemos llegado al punto de partida y recreado la población base.

Bueno, casi. En vez de una población heterocigota que exhibe variabilidad genética considerable, ahora tenemos cuatro poblaciones producto de apareamientos en línea que difieren entre sí genéticamente, pero cada una es genéticamente uniforme. Tres de los cuatro líneas cruza se desempeñan mejor que el animal promedio de la población base, y dos de tres, los tipos heterocigotas, tienen mejor valor combinatorio – más vigor híbrido. Esto sugiere un concepto importante: *Criando y usando las líneas cruza superiores, podemos lograr consistentemente más vigor híbrido y performance que lo que era posible en la población base original.* La clave para el éxito aquí es en realidad la selección – no la selección de individuos, sino la selección de líneas consanguíneas (razas). Eligiendo líneas que tienen mejores valores de cría y cruzándolas de tal forma que resulten líneas cruza heterocigotas, podemos producir performance alta consistente.

Si estudia la Tabla 18.1 cuidadosamente, notará que la población que tiene el valor de cría más alto y el valor genotípico más alto no es una cruza en línea, sino una línea consanguíneas BB. Usted se podría preguntar porque nos molestamos en cruzar las líneas consanguíneas BB y bb. ¿Porque no solo usar la línea BB? En términos más generales, ¿Porqué el cruzamiento si la mejor población es heterocigota para los alelos “correctos”? Tal enfoque parece razonable, y de hecho funcionaria bien si los caracteres de interés estuviesen influenciados solo por un locus como el locus B en el ejemplo. Pero los caracteres poligénicos son afectados por muchos loci, y a pesar de que las líneas consanguíneas serán homocigotas para los alelos correctos en algunos de estos loci, es rara una línea consanguínea que sea homocigota para los alelos correctos en una alta proporción de loci. Por lo tanto, dada la dominancia suficiente en suficientes loci, las poblaciones con mejor desempeño son probables de ser aquellas en las cuales la expresión de los alelos recesivos menos deseables son más a menudo enmascarados por los heterocigotas. En otras palabras, para caracteres que responden al vigor híbrido, es difícil derrotar a los buenos cruzamientos.

MIDIENDO EL VIGOR HIBRIDO

En la práctica, el vigor híbrido es medido como la diferencia entre la performance promedio de los cruza con la performance promedio de las líneas o razas pura parentales. Matemáticamente

$$HV = \bar{P}_{F_1} - \bar{P}_p$$

Donde HV= vigor híbrido medido en unidades de un carácter

\bar{P}_{F_1} = El promedio de performance de los cruza

\bar{P}_p = el promedio de la performance de ambas líneas parentales $= \frac{\bar{P}_{P_1} + \bar{P}_{P_2}}{2}$

Donde \bar{P}_{P_1} = el promedio de performance de la primera línea parental.

Y \bar{P}_{P_2} = el promedio de performance de la segunda línea parental.

La medición del vigor híbrido es ilustrada en la Figura 18.2. Note que el vigor híbrido no es medido como la superioridad de los cruzamientos sobre la *mejor* línea paterna, sino como la superioridad de los cruzamientos sobre las líneas paternas *promedio*. EL diagrama superior en la Figura (a) representa una situación típica en la cual las líneas paternas se desempeñan similarmente y el desempeño híbrido es mejor que en cualquiera de las líneas paternas. En el

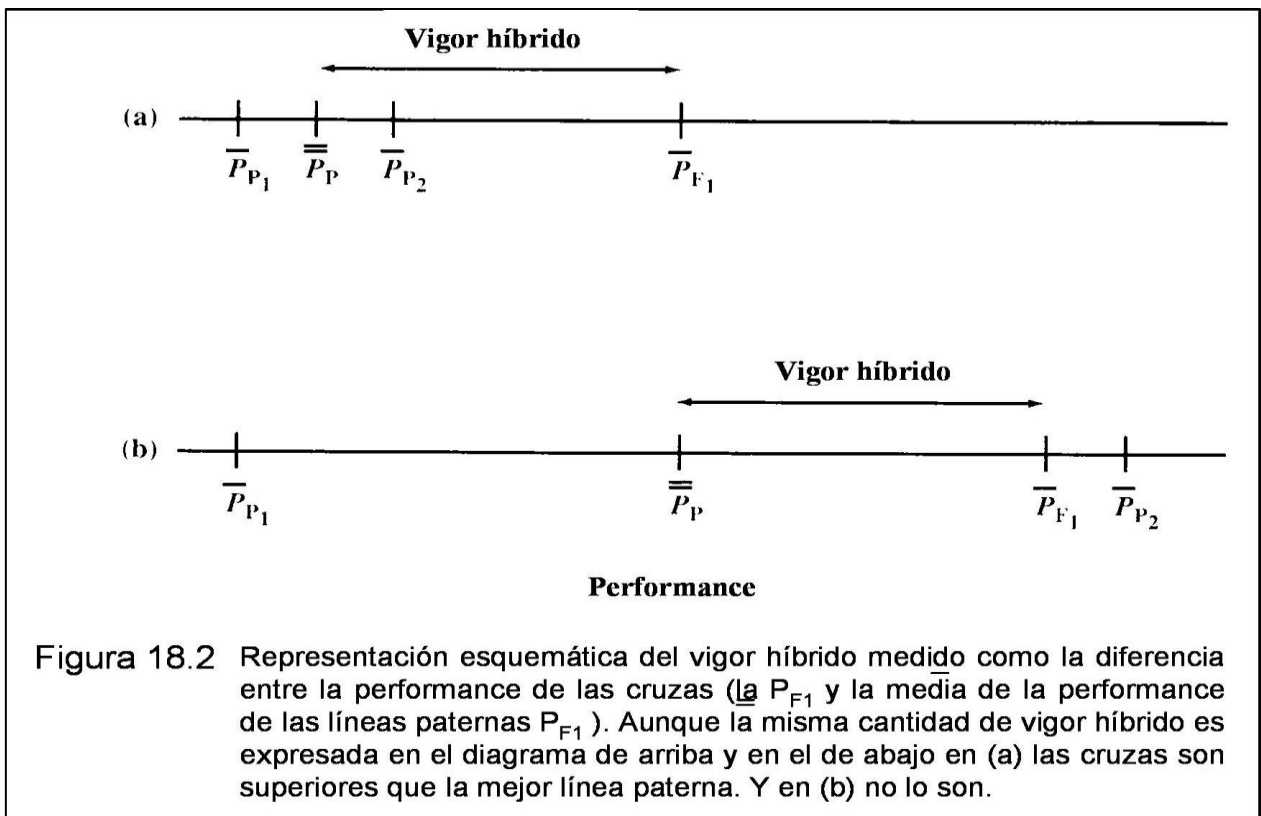


diagrama inferior (b), una línea paterna es muy superior que la otra, y a pesar de eso los cruzamientos exhiben la misma cantidad de vigor híbrido que en (a), su performance es todavía inferior a la mejor línea paterna.

El vigor híbrido es a menudo expresado en una base de porcentaje – un porcentaje de la performance promedio de las líneas paternas. Matemáticamente,

$$\%HV = \frac{\bar{P}_{F_1} - \bar{P}_p}{\bar{P}_p} \times 100$$

Por ejemplo, si el peso de la camada a los 21 días pesa en promedio 98 lb para cerdos puros de una raza A, 106 lb para puros de la raza B, y 113 lb para la F₁ AxB, entonces

$$\begin{aligned}\bar{P}_p &= \frac{\bar{P}_{P_1} + \bar{P}_{P_2}}{2} \\ &= \frac{98 + 106}{2} \\ &= 102 \text{ lb}\end{aligned}$$

Y

$$\begin{aligned}\%HV &= \frac{\bar{P}_{F_1} - \bar{P}_p}{\bar{P}_p} \times 100 \\ &= \frac{113 - 102}{102} \times 100 \\ &= 10,8 \%\end{aligned}$$

Aquí hay otro ejemplo. Si la producción de leche para la raza A es en promedio 12.00 lb, para la raza B 18.000 lb y para los cruzamientos AxB 16.000 lb, entonces

$$\begin{aligned}\bar{P}_p &= \frac{\bar{P}_{P_1} + \bar{P}_{P_2}}{2} \\ &= \frac{12.000 + 18.000}{2} \\ &= 15.000 \text{ lb}\end{aligned}$$

Y

$$\begin{aligned}\%HV &= \frac{\bar{P}_{F_1} - \bar{P}_p}{\bar{P}_p} \times 100 \\ &= \frac{16.000 - 15.000}{15.000} \times 100 \\ &= 6,7 \%\end{aligned}$$

Este último ejemplo es similar al diagrama inferior en la Figura 18.2. Los cruza exhiben vigor híbrido, pero su performance es menor que la performance de los mejores líneas pura raza. Ejemplos como este señalan un concepto importante: *Hay pros y contras a ser considerado*

entre el vigor híbrido (valor combinatorio de los genes) y el valor de cría. Por mucho que queramos maximizar el vigor híbrido, el esfuerzo podría no valer la pena si el valor de cría es sacrificado en el proceso. Igualmente, podría no tener sentido maximizar el valor de cría si no puede ser mantenida una cantidad aceptable de vigor híbrido.

En el ejemplo de la producción de leche, los individuos de la raza B tienen valores de cría tan altos para la producción de leche relativo a los individuos de la raza A que el promedio del valor de cría para los cruzamientos AxB es mediocre en comparación. Y a pesar de que los cruzamientos AxB despliegan vigor híbrido, no pueden competir con los de pura raza B. En el contexto de la industria lechera de los Estados Unidos, la raza B podría ser Holsteins. A pesar del hecho de que los cruzamientos Holsteins exhiben un vigor híbrido considerable para la producción de leche, el valor de cría promedio de los Holsteins para el carácter es mucho mayor que aquel de cualquier otra raza que la performance de los cruzamientos no iguala a los Holsteins puros. Como resultado, la mayoría del ganado lechero en los Estados Unidos es Holsteins, y el ganado lechero cruza es poco común.

VIGOR HÍBRIDO INDIVIDUAL, MATERNO Y PATERNO

Los componentes genéticos directos, maternos y paternos de los caracteres fueron definidos en el capítulo 11. El componente directo de un carácter es el efecto de los genes individuales sobre su performance. El componente materno es el efecto de los genes en la madre de un individuo que influyen la performance del individuo a través del ambiente provisto por la madre. El componente paterno puede ser definido de manera similar al componente materno – el efecto de los genes del padre en un individuo que influyen la performance del individuo a través del ambiente provisto por el padre- pero a menudo se toma como significado el efecto de los genes en el padre sobre las medidas de fertilidad que son consideradas caracteres de la madre o del hijo.

Todos los caracteres tienen un componente directo, pero no todos los caracteres tienen un componente materno, relativamente pocos caracteres tienen componente paterno. La tasa de concepción es un buen ejemplo porque es un carácter que tiene los tres componentes. El componente directo de la tasa de concepción se refiere a los efectos de los genes en el embrión que influyen la supervivencia. EL componente materno se refiere a los efectos de los genes en la madre que influyen el ambiente uterino y su habilidad para concebir. El componente paterno se refiere a los genes en el padre que afectan su habilidad para preñar a las hembras.

Cada componente genético de un carácter – directo, materno y paterno – tiene un vigor híbrido potencial, y llamamos a cada vigor híbrido, **individual, materno paterno**, respectivamente. Si el hijo cruza se desempeña mejor que sus padres pura raza, atribuimos la performance aumentada al vigor híbrido individual. Si las madres cruza son mejores madres, inferimos el vigor híbrido maternos. Si los padres cruza son más fértiles, decimos que muestran vigor híbrido paterno.

El vigor híbrido individual es una función de las combinaciones de genes presentes en la generación actual. Por ejemplo, el vigor híbrido individual para la tasa de concepción (medida

como un carácter del hijo) depende de las combinaciones de genes en el embrión, es decir, en la generación del hijo. En contraste, el vigor híbrido materno y paterno son funciones de las combinaciones de genes presentes en la generación previa. El vigor híbrido materno y paterno para la tasa de concepción depende de las combinaciones de genes en madres y padres.

El último sistema de apareamiento para animales tomará ventaja de los tres tipos de vigor híbrido. Un buen ejemplo es provisto por el mejoramiento de cerdos. Los cerdos híbridos sobreviven mejor y crecen mejor que las contrapartes de pura raza. Las cerdas híbridas producen camadas más grandes y pesadas. Los verracos híbridos incrementan la tasa de concepción. Las compañías productoras de cerdos típicamente ofrecen ambos, verracos y cerdas jóvenes, híbridos (cada sexo desarrollado a partir de diferentes razas) para que los productores puedan beneficiarse de los tres tipos de vigor híbrido.

Las estimativas del vigor híbrido directo, materno y paterno (en términos porcentuales) son listados en diferentes caracteres y especies en la Tabla 18.2. Note que para algunos caracteres (ej, edad a la pubertad, conversión alimenticia y días para las 229 lb), el vigor híbrido es negativo. Esto no implica simplemente vigor híbrido *desfavorable*. Es simplemente una función de la forma en la que se mide el carácter. El vigor híbrido para edad a la pubertad por ejemplo, provoca que los animales lleguen a la pubertad a una edad más temprana.

Tabla 18.2 Estimaciones de vigor híbrido individual (I), materno (M) y paterno (P) típico para varios caracteres y especies

Especies	Carácter	%HV ^I	%HV ^M	%HV ^P	
Ganado(carne)	Tasa de concepción (carácter de la vaca)	6,0	-	6,0	
	Peso al nacimiento	3,0	1,5	-	
	Peso al destete	5,0	8	-	
	Numero de destetados cada 100 vacas servidas	3,0	8	2,0	
	Peso al destete por vaca servida	7,0	15,0	5,0	
	Conversión alimenticia(alimento/ganancia)	-1	-	6,0	
	Peso al año	6,0	2,0	-	
	Edad a la pubertad	-5,5	-	-	
	Ganado lechero	Litros de leche	6,0	-	-
		Rendimiento de grasa	7,0	-	-
% de grasa		-	-1,0	-	
Peso maduro		5	-	-	
intervalo parto- 1° servicio		-1,0	-	-	
Servicios/concepción		-13,0	-	-	
intervalo desde el 1° servicio hasta la concepción		-17,5	-	-	
sobrevivencia de terneros en %		15,5	-	-	
Cerdos	tasa de concepción (carácter en la cerda)	3,0	-	7,0	

	Nº de nacidos	2,0	8,0	-
	Nº de destetados	9,0	11,0	-
	Peso de la camada a los 21 días	12,0	18,0	-
	Días para alcanzar las 220 lb	-7	-1,0	-
	Tasa de conversión(alimento/ganancia)	-2	-	-
	Espesor de la grasa dorsal	1,5	4,0	-
	área de ojo de bife	1,0	1,0	-
Ovejas	Tasa de concepción(como carácter de la oveja)	8,0	-	6,0
	tasa de parto (como carácter de la oveja)	3,0	-	8,0
	Nº de nacidos	3,0	8,0	-
	Peso al destete de 60 días	5,0	9,0	-
	Cordero destetados /ovejas servidas	8,0	17,0	6,0
	Peso de vellón sucio	5,0	-	-
	Largo de mecha	0,0	-	-
	Peso maduro de la oveja	5,0	-	-
Pollos	Edad al primer huevo	-4,0	-	-
	Producción de huevos	12,0	-	-
	Peso del huevo	2,0	-	-
	Conversión alimenticia (g de alimento/ gramo de huevo)-	-5	-	-
	Incubabilidad (como carácter del pollo)	4,0	2,0	-
	ganancia diaria	5,0	-	-
	Conversión alimenticia(alimento /ganancia)	-11	-	-
	Peso corporal	3,0	-	-

Vigor híbrido individual: Vigor híbrido para el componente directo del carácter

Vigor híbrido materno: Vigor híbrido para el componente materno del carácter

Vigor híbrido paterno: Vigor híbrido para el componente paterno del carácter

PERDIDA DE VIGOR HÍBRIDO

El vigor híbrido es máximo en la F_1 o primer cruzamiento de poblaciones no emparentadas (aunque no necesariamente de pura raza), y nos referimos a la cantidad de vigor híbrido ganado en este cruzamiento inicial como **vigor híbrido F_1** . ¿Podemos mantener esta cantidad de vigor híbrido? ¿Qué pasa con el vigor híbrido si los F_1 s son apareados con F_1 s del mismo tipo para producir F_2 s? ¿Qué pasa si los híbridos son apareados con líneas o razas pateras?

Una forma de responder estas preguntas es simular este tipo de apareamientos con cuadrados de Punnet y hacer un seguimiento de la heterocigosis en las varias poblaciones que se

producen. Este enfoque requiere de un par de asunciones simplificadoras. Primero, asumiremos que la dominancia es la causa primordial del vigor híbrido – que la epistasis solo juega un rol marginal. Eso es, asumiremos el *modelo de dominancia* para el vigor híbrido. Para la mayoría de los caracteres en la mayoría de las poblaciones el modelo de dominancia funciona bien. Pero hay situaciones en la cuales las interacciones entre loci afectan la cantidad de vigor híbrido expresado. En segundo lugar, asumiremos que el vigor híbrido se relaciona *linealmente* con la heterocigosis (es decir, por cada incremento del 1% en la heterocigosis, hay un incremento fijo de vigor híbrido). En la práctica, esta asunción es bastante confiable, al menos para caracteres poligénicos cuantitativos como la tasa de crecimiento o la producción de leche. El vigor híbrido para algunos caracteres umbral (puntaje de distocia por ejemplo), podría no estar linealmente relacionado a la heterocigosis. En cualquier caso, si asumimos que el vigor híbrido es proporcional a la heterocigosis, raramente estaremos lejos, y los niveles esperados determinantes de vigor híbrido en diferentes poblaciones se vuelve una cuestión de simple aritmética.

Para ver como el vigor híbrido es afectado por varios cruzamientos, necesitamos examinar solo un locus fenotípico que afecte a un carácter hipotético. Pero tenga en mente que en la realidad muchos loci influencia a los caracteres poligénicos. Llamemos a nuestro locus de muestra el locus J.

Para la raza A, p (la frecuencia del alelo J) es 0,3 y q (la frecuencia del alelo j) es 0,7. Para la población B, p y q son 0,7 y 0,3 respectivamente. Si asumimos que ambas razas están en equilibrios Hardy-Weinberg, entonces la proporción de heterocigotas en el locus J para la raza A es

$$H_A = 2pq = 2(0,3)(0,7) = 0,42$$

Y para la raza B es

$$H_B = 2pq = 2(0,7)(0,3) = 0,42$$

La heterocigosis promedio en las dos razas paternas es entonces

$$H = \frac{H_A + H_B}{2} = \frac{0,42 + 0,42}{2} = 0,42$$

Recuerde este número porque representa la base para comparaciones futuras.

Ahora crucemos las dos razas paternas para producir hijos F₁.

		Raza B		
		<i>J</i> $p = .7$	<i>j</i> $q = .3$	
Raza A	<i>J</i> $p = .3$	<i>JJ</i> .21	<i>Jj</i> .09	$P = .21$ $Q = .21$ $H = .09 + .49 = .58$
	<i>j</i> $q = .7$	<i>Jj</i> .49	<i>jj</i> .21	
$A \times B = F_1$				

La heterocigosis en la población de primera crucea es de 0,58, un incremento de 0,16 sobre las poblaciones paternas de pura raza (0,58 - 0,42 = 0,16). Asumiendo que el locus J y otros loci que influyen nuestro carácter hipotético exhiben un grado razonable de dominancia, este incremento en la heterocigosis debería resultar en un vigor híbrido considerable.

Necesitaremos calcular las frecuencias génicas de las poblaciones F_1 para poder predecir los resultados de futuros apareamientos. La manera más simple de hacerlo es usar las fórmulas introducidas en el capítulo 4: $p = P + \frac{1}{2} H$ y $q = Q + \frac{1}{2} H$ (o $q=1-p$). En la población F_1

$$p = P + \frac{1}{2} H = 0,21 + \frac{1}{2} (0,58) = 0,5$$

Y

$$q = Q + \frac{1}{2} H = 0,21 + \frac{1}{2} (0,58) = 0,5$$

Ahora apareemos los F_1 s con los F_1 s para producir F_2 s. Esto es como aparear caretas (Angus negros x Hereford) con caretas.

		F_1		
		<i>J</i> $p = .5$	<i>j</i> $q = .5$	
$F_1 \times F_1 = F_2$	<i>J</i> $p = .5$	<i>JJ</i> .25	<i>Jj</i> .25	$P = .25$ $Q = .25$ $H = .25 + .25 = .5$
	<i>j</i> $q = .5$	<i>Jj</i> .25	<i>jj</i> .25	

La heterocigosis en los F_2 s es de 0,5, un descenso del 0,8 del nivel de heterocigosis en los F_1 s. Note que 0,5 está exactamente en la mitad entre el nivel de heterocigosis en los pura raza (0,42) y el nivel de heterocigosis en los F_1 s (0,58). Esto es un resultado importante. Indica que el *vigor híbrido desplegado en los cruzamientos de dos razas F_1 está reducido a la mitad en los correspondientes F_2 s*. F_2 s todavía exhibe vigor híbrido en comparación con las razas puras – solo que no tanto como en la F_1 . Llamamos al vigor híbrido que permanece en las generaciones posteriores de híbridos – generaciones subsecuentes a la generación del primer cruzamiento (F_1)- **vigor híbrido retenido o heterosis retenida**. El vigor híbrido retenido es comúnmente expresado como una proporción del de la F_1 (máximos). En este ejemplo, el vigor híbrido retenido es del 50% del máximo.

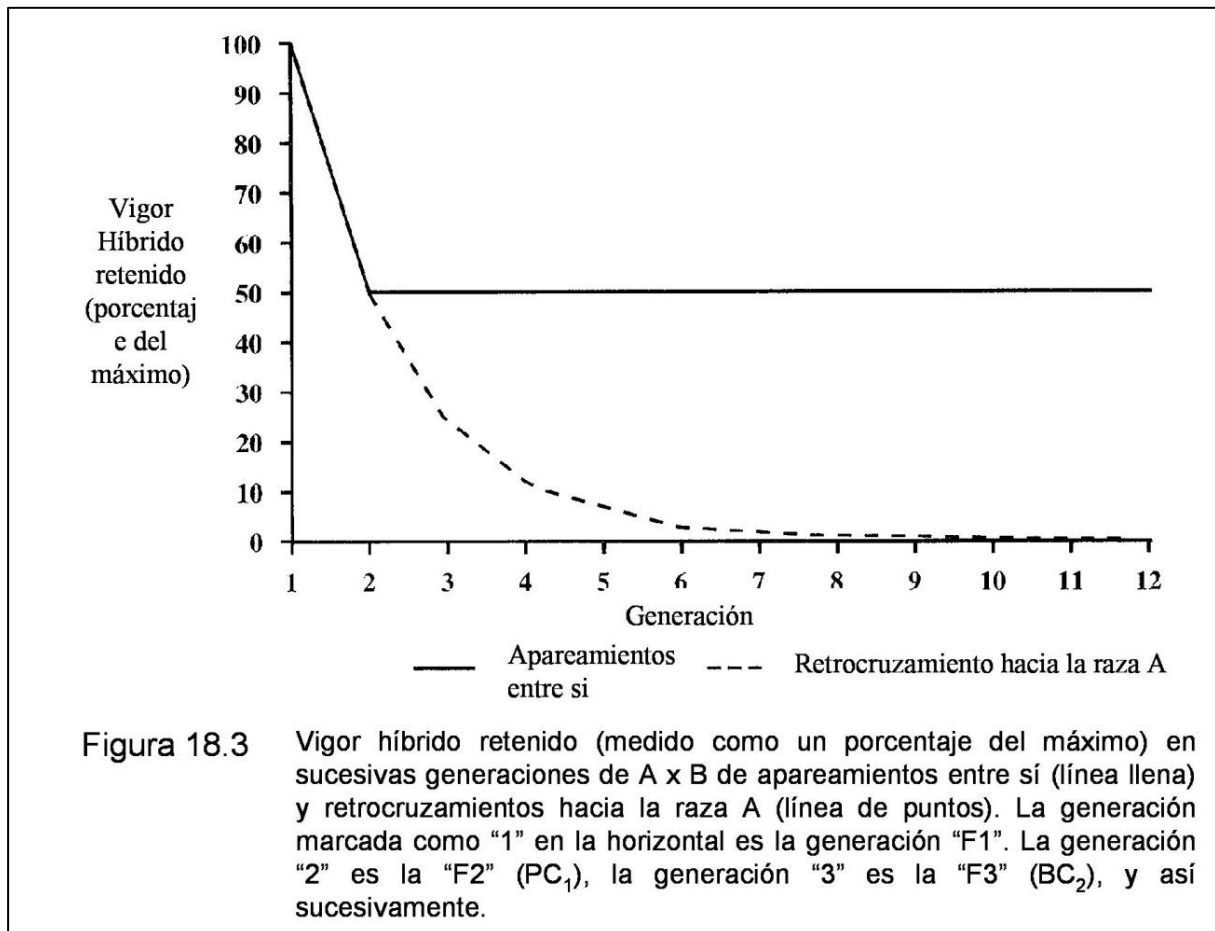
¿Qué pasa cuando los F_2 s son apareados con F_2 s para producir F_3 s? ¿La heterocigosis y el vigor híbrido disminuyen más?

		F_2		
		J $p = .5$	j $q = .5$	
$F_2 \times F_2 = F_3$	J $p = .5$	JJ .25	Jj .25	$P = .25$ $Q = .25$ $H = .25 + .25 = .5$
	j $q = .5$	Jj .25	jj .25	

La respuesta es no. Las frecuencias génicas en los F_2 s (0,5 y 0,5) no son diferentes que en F_1 . Por lo tanto, aparear los F_2 s con los F_2 s resulta en las mismas frecuencias génicas y fenotípicas que apareando F_1 s con F_1 s. La heterocigosis no cambia de la generación F_2 a la F_3 . Los F_2 s en realidad están en equilibrio Hardy-Weinberg, y también lo estarán los F_3 s y los F_4 s (cruzamientos F_3 s x F_3 s), F_5 s y así sucesivamente. Siempre y cuando el tamaño de la población en estas generaciones avanzadas de híbridos sea lo suficientemente grande para evitar la consanguinidad, no se pierde vigor híbrido luego de la generación F_2 . *A pesar de que el vigor híbrido está reducido la mitad entre las generaciones F_1 y F_2 , se mantiene constante en las generaciones subsecuentes de dos razas híbrida*. Si los careta del primer cruzamiento son apareados, sus hijos deberían exhibir la mitad del vigor híbrido de F_1 , pero el vigor híbrido no debería declinar en generaciones posteriores de caretas. El vigor híbrido retenido se mantiene en el 50% del máximo (vea la Figura 18.3).

La noción de un nivel constante de vigor híbrido retenido en generaciones avanzadas es útil y genéticamente correcto, pero depende de un par de asunciones importantes: (1) la consanguinidad es evitada, (2) el modelo de dominancia de vigor híbrido es apropiado. Si la población híbrida es lo suficientemente grande, es probable que la primera asunción sea cumplida. La segunda asunción parece ser verdadera en la mayoría de los casos, pero no siempre. La selección a largo plazo en algunas poblaciones consanguíneas parece tener ciertos alelos fijos, formando *bloques* de loci que contienen combinaciones epistásicas favorables. Los bloques epistáticos de este tipo se mantienen intactos en una población consanguínea, pero los cruzamientos introducen nuevos alelos, causando que los bloques se rompan. Si los

loci que son parte de un bloque epistáticos están localizados en diferentes cromosomas o solo están vinculados lejanamente, el bloque se rompe en el primer cruzamiento, y cualquier pérdida del valor combinatorio de los genes se refleja en el nivel de vigor híbrido de la F_1 . Pero si algunos de estos loci están estrechamente ligados, el cruzamiento causa que el bloque se rompa gradualmente a través de varias generaciones. Llamamos a la pérdida del valor combinatorio de los genes causada por la recombinación de alelos ligados en híbridos, **pérdida por recombinación**. En aquellos casos en los cuales la pérdida recombinatoria es importante, el vigor híbrido retenido no se mantiene constante luego de la generación F_2 , sino que declina aún más, antes de llegar al equilibrio eventualmente.



¿Qué pasa si retrocruzamos – híbridos con una raza parental pura? Apareemos los F_1 Ax B con la raza pura A.

		F1		
		<i>J</i> $p = .5$	<i>j</i> $q = .5$	
Raza A	<i>J</i> $p = .3$	<i>JJ</i> .15	<i>Jj</i> .15	$P = .15$ $Q = .35$ $H = .15 + .35 = .5$
	<i>j</i> $q = .7$	<i>Jj</i> .35	<i>jj</i> .35	
$A \times F_1 = BC_1$				

La heterocigosis declina de 0,58 a 0,5 en la generación **BC₁** (retrocruzamiento uno). Los retrocruzamientos deberían mostrar menos vigor híbrido que los F₁s. Nuevos retrocruzamientos (A x BC₁ x BC₂, etc.) causa aun más declinación en la heterocigosis y el vigor híbrido.

		BC₁		
		<i>J</i> <i>p</i> = .4	<i>j</i> <i>q</i> = .6	
Raza A	<i>J</i> <i>p</i> = .3	<i>JJ</i> .12	<i>Jj</i> .18	<i>P</i> = .12 <i>Q</i> = .42 <i>H</i> = .18 + .28 = .46
	<i>j</i> <i>q</i> = .7	<i>Jj</i> .28	<i>jj</i> .42	
A × BC₁ = BC₂				

		BC₂		
		<i>J</i> <i>p</i> = .35	<i>j</i> <i>q</i> = .65	
Raza A	<i>J</i> <i>p</i> = .3	<i>JJ</i> .105	<i>Jj</i> .195	<i>P</i> = .105 <i>Q</i> = .455 <i>H</i> = .195 + .245 = .44
	<i>j</i> <i>q</i> = .7	<i>Jj</i> .245	<i>jj</i> .455	
A × BC₂ = BC₃				

Note como las frecuencias génicas y genotípicas en las generaciones sucesivas de retrocruzamientos se vuelven más y más parecidos a las frecuencias génicas y genotípicas en la raza A. Retrocruzando continuamente con la raza A, estamos esencialmente absorbiendo hacia la raza pura A.

El vigor híbrido retenido (medido como un porcentaje del vigor híbrido máximo) es trazado para generaciones sucesivas de apareamientos A x B entre sí y apareamientos retrocruzados a la raza A en la Figura 18.3. La generación marcada 1 en la escala horizontal es la generación F₁. La generación 2 es la generación F₂ (BC₁), la generación 3 la generación F₃ (BC₂), y así sucesivamente. Note que mientras el vigor híbrido retenido se estabiliza en 50% del máximo con los apareamientos entre sí, gradualmente desaparece con el retrocruzamiento.

El vigor híbrido implicado en la Figura 18.3 y en los cuadrados de Punnet que preceden es vigor híbrido *individual*, el incremento en la performance individual causado por la combinación genética propia del individuo. Depende de la heterocigosis en la generación actual. Por ejemplo el vigor híbrido en una generación F₂ es una función de la heterocigosis en animales F₂. El vigor híbrido materno y paterno resulta de combinaciones génicas en los *padres* de un individuo, y como tal, depende de la heterocigosis en la generación previa. Los teneros careta F₁ exhibe un vigor híbrido individual máximo para el componente directo (tasa

de crecimiento) del peso al destete. Sin embargo, debido a que sus madres son puras, no se benefician del vigor híbrido para el componente materno (leche) del peso al destete. En contraste, los terneros careta F_2 exhiben solo la mitad del nivel máximo del vigor híbrido individual, pero debido a que sus madres son F_1 s, estos terneros se benefician del vigor híbrido materno máximo.

Vigor híbrido F_1 : La cantidad de vigor híbrido alcanzable en individuos del primer cruzamiento – vigor híbrido máximo.

Vigor híbrido retenido o heterosis retenida: vigor híbrido que permanece en las generaciones posteriores de híbridos – generaciones subsecuentes a la generación del primer cruzamiento (F_1). El vigor híbrido retenido es comúnmente expresado como una proporción del vigor de F_1 (máximos).

Pérdida recombinatoria: pérdida del valor combinatorio de los genes causada por la ruptura gradual de bloques epistáticos favorables de loci ligados en generaciones avanzadas de ciertos híbridos.

BC_1 (retrocruzamiento uno): Se refiere a la primera generación de cruzamientos entre híbridos y puros de una raza o línea paterna

PREDICIENDO VIGOR HÍBRIDO

En el mejoramiento animal, el vigor híbrido (valor combinatorio de los genes) no es predicho para individuos en la forma que predécimos valores de cría, diferencias de progenie y habilidades de producción. Pero para tomar decisiones de cruzamientos, a menudo es útil saber que tanto vigor híbrido puede ser esperado de un cruzamiento o sistema de apareamiento dado. Suponga por ejemplo, que es dueño de hembras híbridas y quiere predecir el vigor híbrido probable resultante de un cruzamiento con padres de una raza en particular o combinaciones de razas. Si conoce las razas involucradas y las proporciones de cada raza en los padres y madres, si el carácter específico F_1 o vigor híbrido máximo por cada combinación de dos razas de esas razas es igual o al menos lo suficientemente cerca de ser igual que el valor promedio será suficiente, si tiene una estimativa razonable del vigor F_1 para el carácter, y (por último) si puede asumir de manera segura el modelo de dominancia para el vigor híbrido (es decir, la pérdida recombinatoria no interesa), usted puede predecir el vigor híbrido retenido para cualquier cruzamiento usando una fórmula bastante simple.

La fórmula combina la composición de raza promedio de padres y madres con una estimativa del vigor híbrido de F_1 para predecir el vigor híbrido retenido en los hijos. En notación sumatoria, la fórmula es:

$$R\hat{H}V = \left(1 - \sum_{i=1}^n P_{s_i} P_{d_i} \right) F_1 \hat{H}V$$

Donde $R\hat{H}V$ = una predicción de vigor híbrido retenido (en unidades del carácter)

P_{s_i} = la proporción de la raza i en padres

P_{d_i} = la proporción de la raza i en madres

$F_1\hat{H}V$ = vigor híbrido F1 típico para el carácter

n = el número total de razas involucradas.

En forma expandida, la fórmula aparece como

$$R\hat{H}V = 1 - [(P_{d_1} + P_{s_2}P_{d_2} + \dots + P_{s_n}P_{d_n})]F_1\hat{H}V$$

Por ejemplo considere el cruzamiento de carneros que son 50% raza A y 50% raza B con ovejas que son 50 % raza A, 25 % raza B y 25 % raza C. Estamos interesados en saber que tanto vigor híbrido para el peso al destete a los 60 días es retenido con este cruzamiento. Asumamos que el vigor híbrido individual F_1 para el carácter es de unas 4 lb. Entonces el vigor híbrido individual (subíndice I) retenido en los corderos (AxB) x (C x (AxB)) es

$$\begin{aligned} R\hat{H}V &= \left(1 - \sum_{i=1}^n P_{s_i} P_{d_i}\right) F_1\hat{H}V \\ &= [1 - (0,5(0,25) + 0,5 (0,25) + (0(0,5))](4,0) \\ &= 0,75 (4,0) \\ &= 3,0 \text{ lb} \end{aligned}$$

Debido a que el peso al destete es afectados por el vigor híbrido individual y materno, y debido a que las madres de estos corderos son ellas mismas cruza, necesitamos calcular el vigor híbrido materno también. Para hacer esto, podemos usar la misma fórmula, pero debemos saber la composición de raza de los padres de las madres. Asumiendo que las madres son media sangre C (el padre es de la raza C) y la madre es 50% raza A y 50 % de la raza B (ovejas 50% A x 50 % B), y el componente materno del vigor híbrido de la F_1 para el peso al destete a los 60 días es aproximadamente el mismo que para el componente directo (4 lb), el vigor híbrido materno retenido en las ovejas C x (AxB) sería,

$$\begin{aligned} R\hat{H}V_M &= \left(1 - \sum_{i=1}^n P_{s_i} P_{d_i}\right) F_1\hat{H}V_M \\ &= [1 - (0(0,5) + 0(0,5) + 1 (0))](4,0) \\ &= 1(4,0) \\ &= 4,0 \text{ lb} \end{aligned}$$

Combinando las predicciones del vigor híbrido individual y materno, el vigor híbrido total esperado para los corderos cruza es

$$\begin{aligned}
R\hat{H}V &= R\hat{H}V_I + R\hat{H}V_M \\
&= 3,0 + 4,0 \\
&= 7,0 \text{ lb}
\end{aligned}$$

A veces estamos menos interesado en predecir el vigor híbrido per se y estamos más interesados en comparar el vigor híbrido predicho para un cruzamiento en particular con un estándar común – vigor F_1 . Esto puede sr realizado con un simple cambio en la fórmula. Si, de la fórmula original

$$R\hat{H}V = \left(1 - \sum_{i=1}^n P_{s_i} P_{d_i}\right) F_1 \hat{H}V$$

removemos el componente para vigor híbrido F_1 ($F_1 \hat{H}V$) el restante representa la proporción de vigor híbrido F_1 máximo alcanzable en un cruzamiento particular. El porcentaje estimado de vigor híbrido retenido es entonces

$$\% R\hat{H}V = \left(1 - \sum_{i=1}^n P_{s_i} P_{d_i}\right) \times 100$$

En el ejemplo de la oveja:

$$\begin{aligned}
\% R\hat{H}V_I &= \left(1 - \sum_{i=1}^n P_{s_i} P_{d_i}\right) \times 100 \\
&= [1 - (0,5(0,25) + 0,5(0,25) + 0(0,5))] \times 100 \\
&= 75\%
\end{aligned}$$

En otras palabras, $\frac{3}{4}$ del vigor híbrido individual máximos se consigue en corderos (AxB) x (C x (AxB)). Para sus madres C x (AxB):

$$\begin{aligned}
\% R\hat{H}V_M &= \left(1 - \sum_{i=1}^n P_{s_i} P_{d_i}\right) \times 100 \\
&= [1 - (0(0,5) + 0(0,5) + 1(0))] \times 100 \\
&= 100\%
\end{aligned}$$

Todo el vigor híbrido de F_1 es conseguido en estas ovejas porque son verdaderas F_1 s; la raza de su padre es diferente de las razas de sus madres.

En la fórmula $\sum_{i=1}^n P_{s_i} P_{d_i}$ representa lo que se llama **grado de retrocruzamiento**. Mide la cantidad proporcional de **retrocruzamiento** involucrado en el apareamiento. El retrocruzamiento como es usado aquí, toma un significado más amplio de lo que fue indicado en el capítulo 15. Es el apareamiento de un individuo (pura raza o híbrido) con cualquier otro

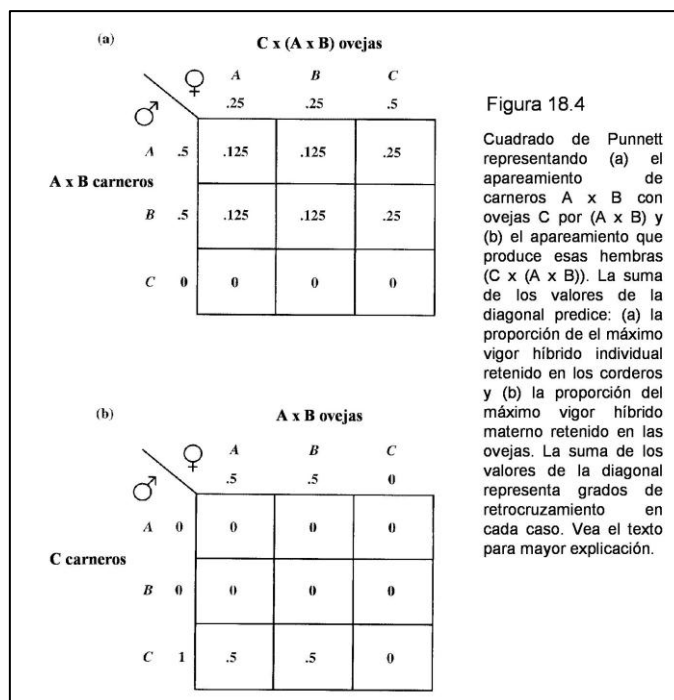
individuo (pura raza o híbrido) con el cual tiene una o más razas o líneas ancestrales en común. Nos gustaría mantener la cantidad de retrocruzamiento al mínimo, porque minimizar el retrocruzamiento significa maximizar el vigor híbrido. Para los corderos $(A \times B) \times (C \times (A \times B))$, las razas A y B son comunes para sus padres y sus madres, y el grado de retrocruzamiento es $0,5(0,25) + 0,5(0,25) + 0(0,5) = 0,25$ o 25%. Para las ovejas $C \times (A \times B)$, ninguna raza es común a sus padres y madres, y el grado de retrocruzamiento es $0(0,5) + 0(0,5) + 1(0) = 0$ – no hay retrocruzamiento.

Otra forma de entender la proporción de vigor híbrido retenido de F_1 en un cruzamiento – una forma que es conceptualmente y visualmente atractiva – es pensar en ella como la *proporción de los loci de un individuo en los cuales un gen de un par lleva a una raza de los padres y el otro gen lleva a una raza paterna diferente*. Para los F_1 s, esta proporción es 1 o 100%. El 100% del vigor máximo se expresa. Para los F_2 s, F_3 s, BC_1 s, etc. Esta proporción a veces es menos que uno porque el retrocruzamiento crea una oportunidad para ambos genes en un locus de llevar a la misma raza paterna. Cuando esto sucede, el vigor híbrido se pierde (no retenido).

Usted puede determinar la proporción de vigor híbrido máximo retenido o perdido en un hijo de cualquier apareamiento construyendo un cuadrado como el de Punnet. El cuadrado superior (a) en la Figura 18.4 representa el apareamiento en nuestro ejemplo de las ovejas: carneros $A \times B$ con ovejas $C \times (A \times B)$. Podemos usarlo para determinar las proporciones de vigor híbrido individual F_1 retenido y perdido en corderos producidos de este apareamiento. Cada raza parental es asignada a una fila y columna en el cuadrado, y los números afuera del cuadrado representan la composición de raza proporcional de los progenitores. Piense en ellos como la proporción de genes en un gameto que lleva para razas parentales particulares. El número dentro de una celda dada del cuadrado es simplemente el producto de los números que encabezan las columnas y filas correspondiente, e indica la proporción del loci de un hijo que se espera que contenga un gen paterno de la raza representada en esa fila y un gen materno de la raza representado en la columna. Por ejemplo, el 25% de los loci de los corderos que resultan del apareamiento representados en la Figura 18.4 (a) debería contener un gen de origen en la raza A heredado de su padre y un gen de origen de la raza C heredado de su madre (vea la celda superior derecha del cuadrado).

Si los números en las celdas diagonales – la diagonal va desde la esquina superior izquierda a la inferior derecha – se suman, la suma representa la proporción de loci del hijo en el cual un gen del par lleva a una raza paterna y el otro gen lleva a una raza paterna diferente. En otras palabras, representa la proporción del vigor híbrido de F_1 retenido en el cruzamiento. En el ejemplo de las ovejas, este valor es $0,125 + 0,25 + 0,125 + 0,25 + 0 + 0 = 0,75$ o 75%. Esperamos que los corderos de este cruzamiento retengan el 75% del vigor híbrido individual máximo.

La suma de los números fuera de las celdas diagonales representa la proporción del loci de un hijo en el cual ambos genes del par llevan hacia la misma raza. Eso es, representa el grado de retrocruzamiento – la proporción de vigor híbrido F_1 perdido en el cruzamiento. En el ejemplo de las ovejas este valor es $0,125 + 0,25 + 0 = 0,25$ o 25%. Los corderos de este cruzamiento carecen del 25% del vigor híbrido máximo por el retrocruzamiento.



La suma de los números en *todas* las celdas debe ser igual a 1. Como una cuestión práctica, entonces, a menudo es más fácil calcular la proporción de vigor híbrido F₁ retenido sustrayendo la suma de los valores en la diagonal de 1, en vez de sumar todos los valores fuera de la diagonal. Esto es, de hecho, exactamente la forma en la que el cálculo se realiza usando la fórmula presentada anteriormente.

El diagrama inferior (b) en la Figura 18.4 representa el apareamiento que produjeron las ovejas en nuestro ejemplo, carneros pura C con ovejas AxB. Podemos usarlo para determinar la proporción del vigor híbrido materno máximo retenido por las ovejas C x(AxB). Note que las celdas diagonales contienen valores cero. No hay retrocruzamiento en ese apareamiento, entonces las ovejas deberían exhibir el 100% del vigor híbrido materno F₁.

Grado de retrocruzamiento: La cantidad proporcional de retrocruzamiento (en el sentido amplio) involucrado en el apareamiento – la proporción del loci de un hijo en el cual ambos genes de un par trazan a la misma raza o línea ancestral.

Retrocruzamiento: (1) El apareamiento de un híbrido con un pura raza de una raza o línea paterna. (2)Es el apareamiento de un individuo (pura raza o híbrido) con cualquier otro individuo (pura raza o híbrido) con el cual tiene una o más razas o líneas ancestrales en común.

Un enfoque más riguroso para predecir vigor híbrido

La fórmula presentada aquí para predecir vigor híbrido toma un atajo y asume que el vigor híbrido de la F_1 es aproximadamente el mismo para las dos combinaciones raciales. Y si esa presunción es falsa? Y si algunas de las razas involucradas están estrechamente relacionadas y por lo tanto muestran un pequeño vigor híbrido en la F_1 , y otras no están relacionadas y exhiben mucho más vigor híbrido en la F_1 ? En ese caso se necesita usar una fórmula diferente:

$$R\widehat{H}V = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n p_{S_i} p_{d_j} F_1 \widehat{H} V_{ij}$$

Donde

$R\widehat{H}V$ = una predicción de vigor híbrido retenido (en unidades del carácter)

p_{S_i} = la proporción de razas i en los toros

p_{d_j} = la proporción de razas j en las hembras

$F_1 \widehat{H} V_{ij}$ = el típico vigor híbrido de F_1 para el carácter en el en cruzamiento de razas i y j

n = el número total de razas involucradas

La doble suma en esta fórmula es económica desde el punto de vista de una notación, pero es confuso para muchos. La fórmula sería más fácil de entender en esta forma expandida:

$$\begin{aligned} R\widehat{H}V &= (p_{S_1} p_{d_1} F_1 \widehat{H} V_{11} + p_{S_1} p_{d_2} F_1 \widehat{H} V_{12} + \dots + p_{S_1} p_{d_n} F_1 \widehat{H} V_{1n}) \\ &+ (p_{S_2} p_{d_1} F_1 \widehat{H} V_{21} + p_{S_2} p_{d_2} F_1 \widehat{H} V_{22} + \dots + p_{S_2} p_{d_n} F_1 \widehat{H} V_{2n}) \\ &+ \dots + (p_{S_n} p_{d_1} F_1 \widehat{H} V_{n1} + p_{S_n} p_{d_2} F_1 \widehat{H} V_{n2} + \dots + p_{S_n} p_{d_n} F_1 \widehat{H} V_{nn}) \end{aligned}$$

En el ejemplo de la oveja, si el vigor híbrido individual F_1 para la cruce de A x B es 2.7 lb, para la cruce de A x C 5.5 lb, y para cruce de B x C 4.0 lb, entonces el vigor híbrido individual retenido en $(A \times B) \times (C \times (A \times B))$ para los corderos es

$$\begin{aligned} R\widehat{H}V &= \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n p_{S_i} p_{d_j} F_1 \widehat{H} V_{ij} \\ &= (.5(.25)0) + .5(.25)(2.7) + .5(.5)(5.5) \\ &+ (.5(.25)(2.7) + .5(.25)(0) + .5(.5)(4.0)) \\ &+ (0(.25)(5.5) + 0(.25)(4.0) + 0(.5)(0)) \\ &= 3.1 \text{ lb} \end{aligned}$$

Si los valores de vigor híbrido F_1 para dos-razas para el componente materno de peso al destete a los 60 días son aproximadamente los mismos que para el componente directo, entonces el vigor híbrido maternal retenido en la cruce $C \times (A \times B)$ de las ovejas debería ser

$$\begin{aligned} R\widehat{H}V_M &= \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n p_{S_i} p_{d_j} F_1 \widehat{H} V_{Mij} \\ &= (0(.5)(0) + 0(.5)(2.7) + 0(0)(5.5)) \\ &+ (0(.5)(2.7) + 0(.5)(0) + 0(0)(4.0)) \\ &+ (1(.5)(5.5) + 1(.5)(4.0) + 1(0)(0)) \\ &= 4.8 \text{ lb} \end{aligned}$$

Entonces el total de vigor híbrido retenido es:

$$\begin{aligned} R\widehat{H}V &= R\widehat{H}V_1 + R\widehat{H}V_M \\ &= 3.1 + 4.8 \\ &= 7.9 \text{ lb} \end{aligned}$$