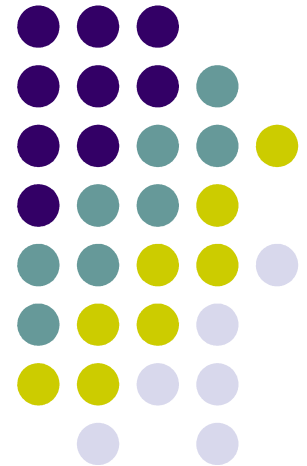
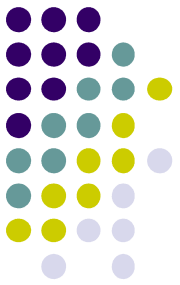


Heredabilidad, caracteres correlacionados, Respuesta a la selección

2020-2



Genética cuantitativa y ecológica



Covarianza (s): Variación lineal conjunta de dos variables aleatoria (x, y). Es el promedio del producto de dos variables expresadas como diferencias respecto de su promedio, sobre todos los pares.

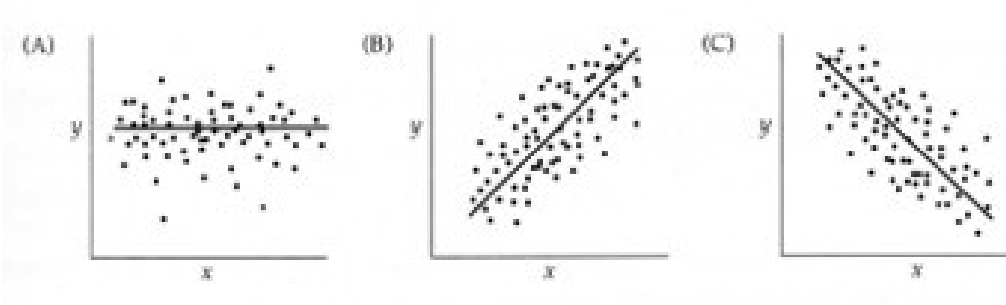
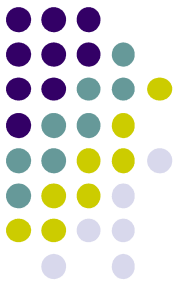
•Es el valor esperado (Esperanza) de los *productos* de las desviaciones respecto a su promedio, de dos variables aleatorias. $\sigma_{x,y} = E[(x - \mu_x)(y - \mu_y)]$. Ya $E(x) = \mu_x$ y $E(y) = \mu_y$, la expansión del producto arroja:

$$\begin{aligned}\sigma(x, y) &= E[(x - E[x])(y - E[y])] \\ &= E[xy - xE[y] - E[x]y + E[x]E[y]] \\ &= E[xy] - E[x]E[y] - E[x]E[y] + E[x]E[y] \\ &= E[xy] - E[x]E[y].\end{aligned}$$

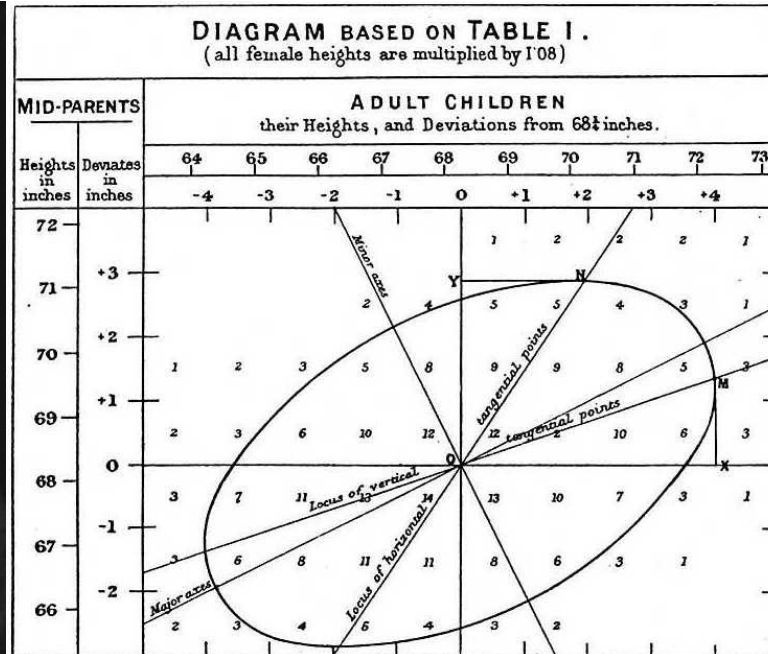
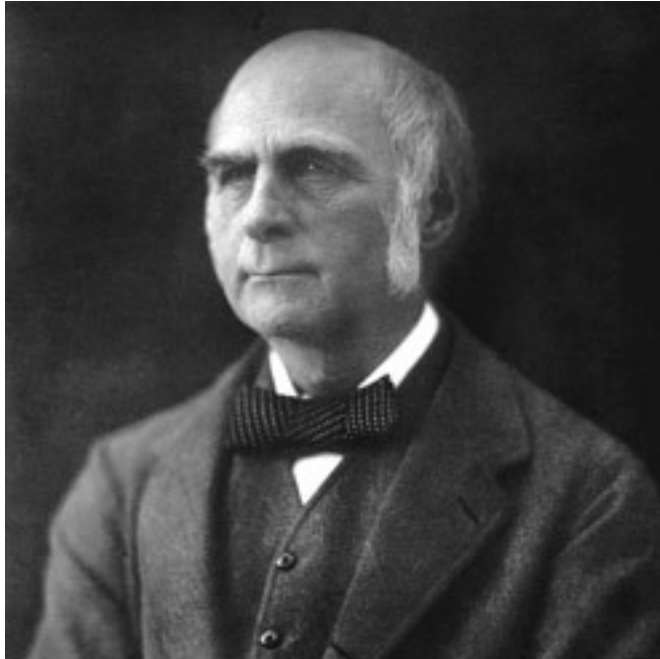
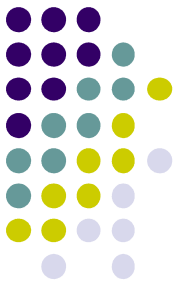
- La cantidad, puede ser negativa o positiva. Normalizada, se convierte en el *coeficiente de correlación (proporcionalidad)*
-
- Si **x,y** son dos características medidas en hijos y padres; dos características en el mismo individuo, la misma característica entre parientes, el mismo carácter en dos ambientes, etc.

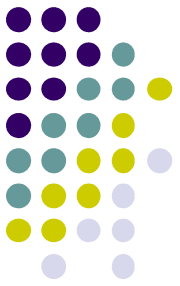
Es decir, la covarianza es el **promedio** de los productos cruzados de x y y menos el producto cruzado de sus promedios:

$$\text{Cov}_{(x,y)} = [n (\overline{xy} - \bar{x} \cdot \bar{y})] / (n-1)$$

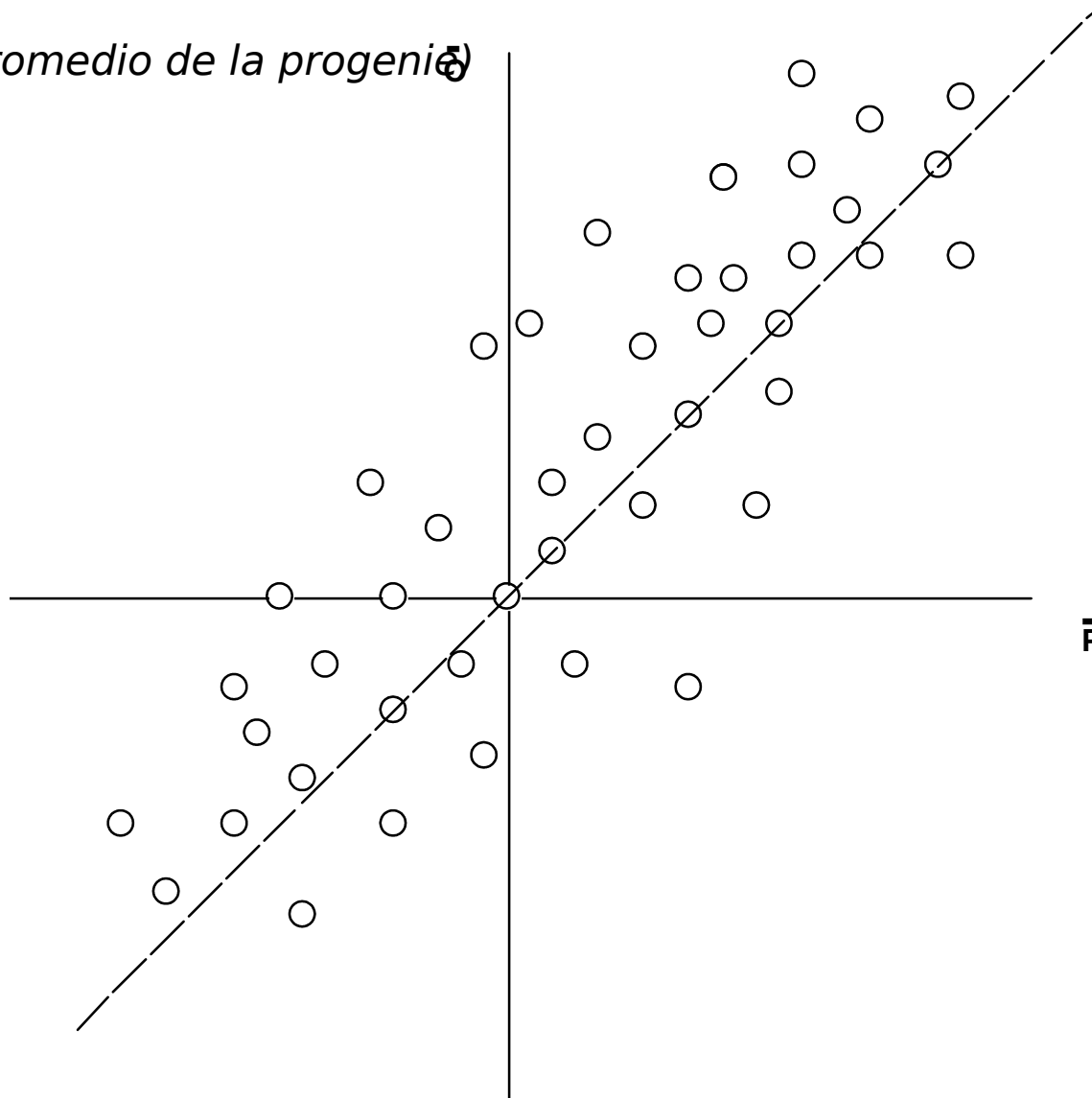


- La covarianza de una variable (x) consigo misma es su varianza
- La covarianza entre x y una constante a es Cero ($\text{Cov}(x, a) = 0$)
- $\text{Cov}(bx, ay) = ba \text{Cov}(x, y)$
- La varianza de $(ax) = \text{varianza de } a \cdot \text{varianza de } x$



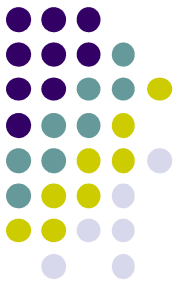


(promedio de la progenie)

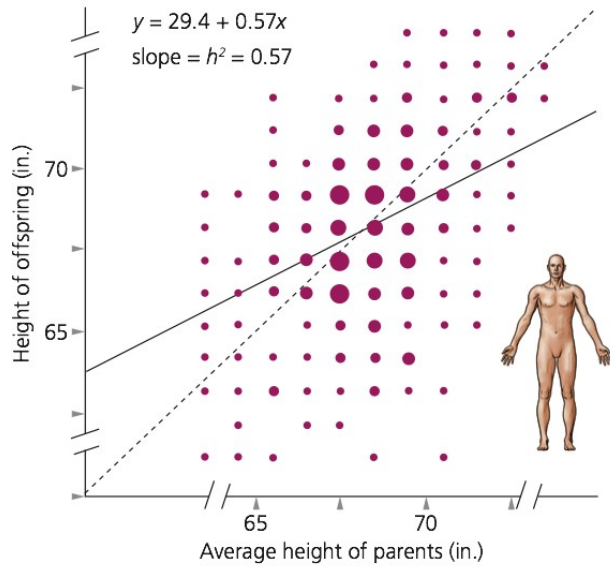


\bar{p} (progenitor promedio)

Heredabilidad

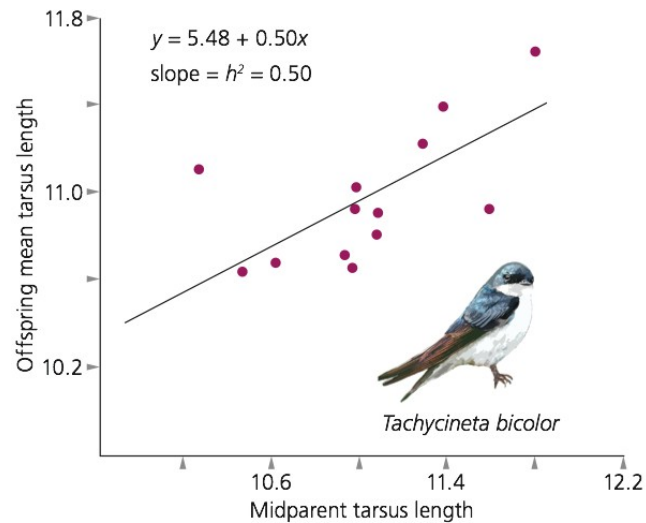


A

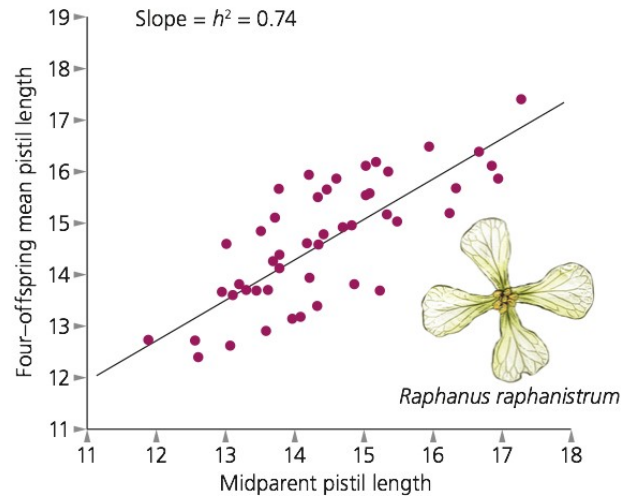


Pendiente heritabilidad

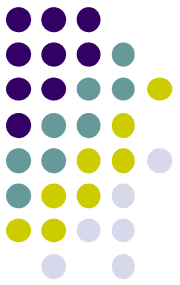
B



C



Respuesta a la selección



- Suponga que medimos un número N_p de progenitores y su progenie.
- Expresamos sus valores fenotípicos respecto de la media de la población, de manera que:

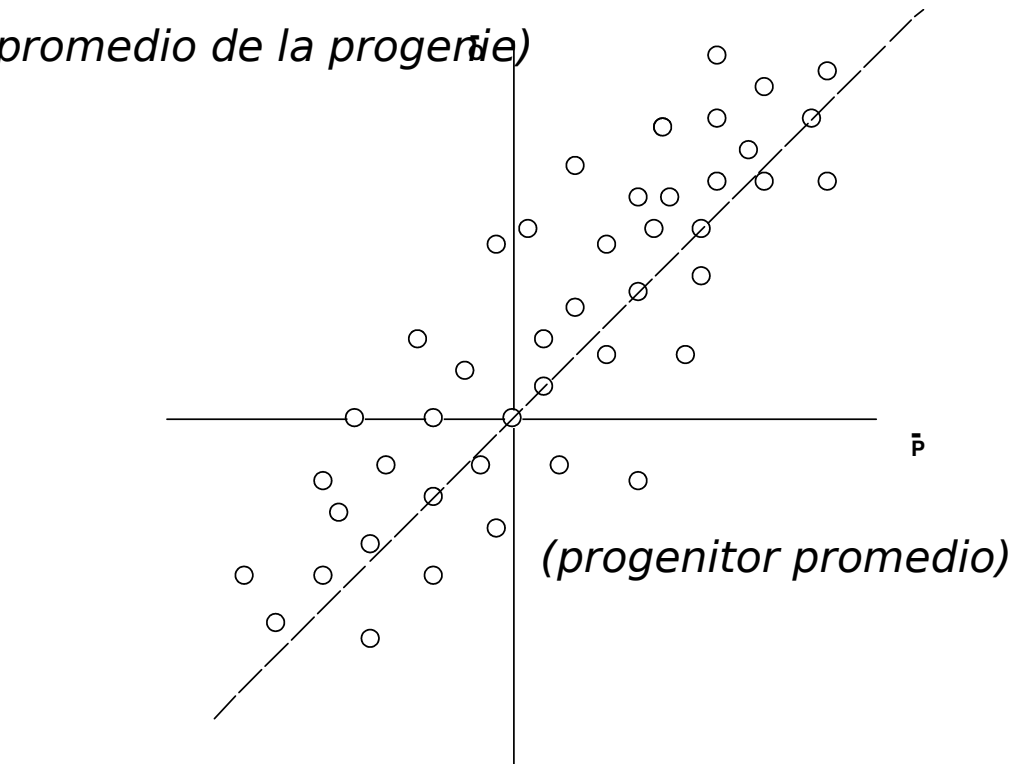
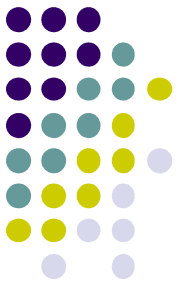
$$\bar{M}_i - \bar{X}_p$$

$$\bar{O}_i - \bar{X}_p$$

$$\therefore \bar{X}_p = 0$$

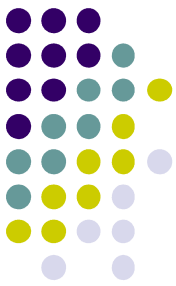
- Ahora graficamos los pares de valores.
- Obtenemos un ajuste por regresión (b)
- El ajuste pasa por el origen (0),
- De manera que la ecuación de la recta es: **$y = bz$**
- ***...y la b es proporcional a la h^2***

Suponga nuevamente que graficamos los valores promedio de padre e hijos

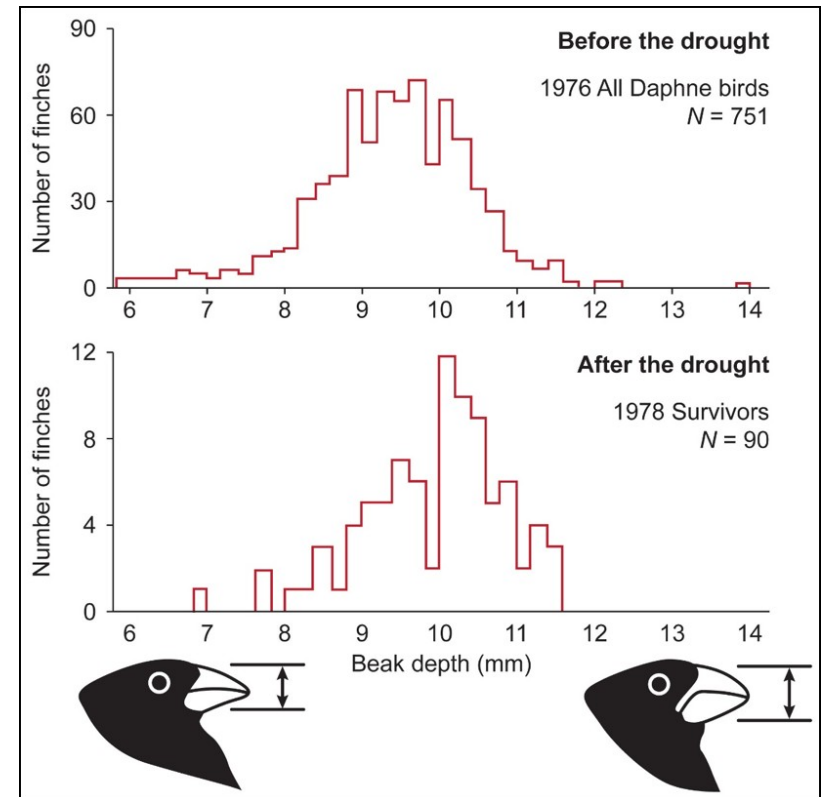
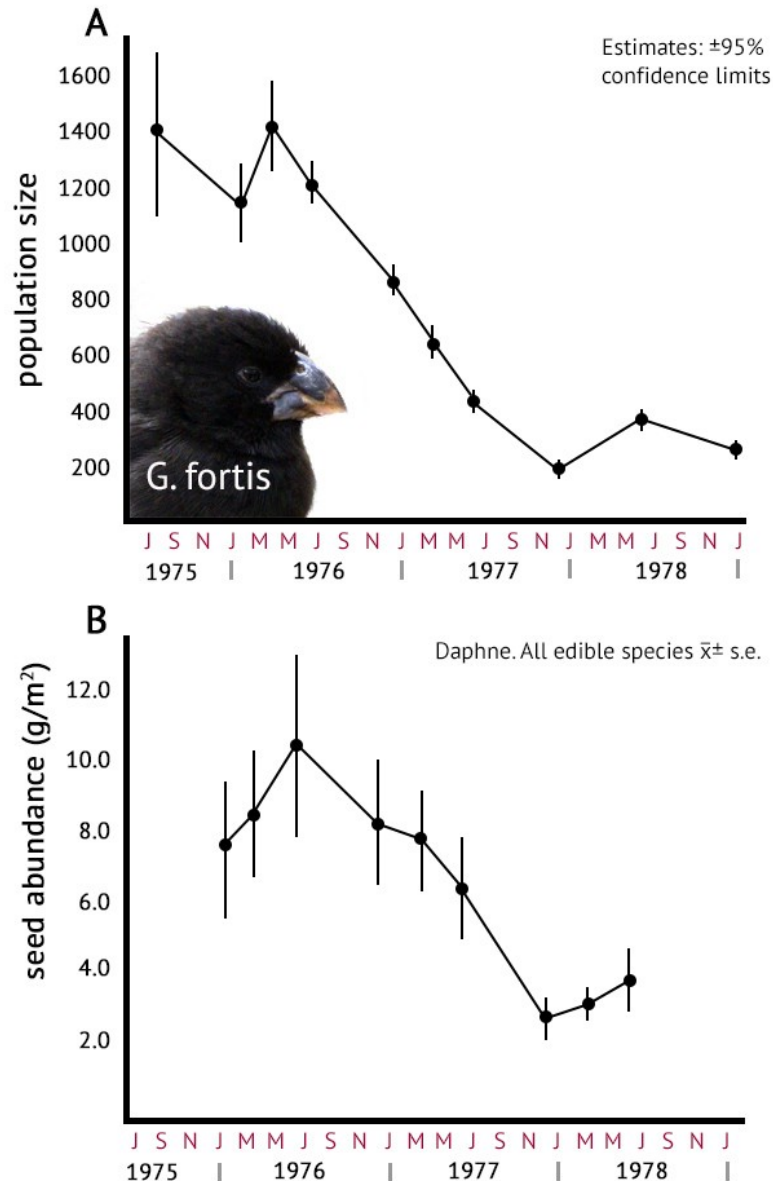


Suponga dos escenarios:

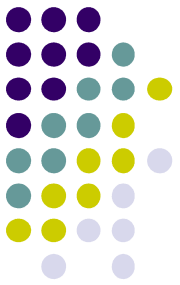
- 1) Que sólo los individuos arriba de un cierto valor fenotípico sobreviven ($X \leq T$) o bien que
- 2) Bajo selección artificial, se eligen reproductores para la siguiente generación (t_1).
- 3) Por tanto, podremos saber cuál es la media fenotípica de los supervivientes (o reproductores) que contribuirán a la generación siguiente (S) y el promedio de las progenies de t_1 (la nueva población) (R)



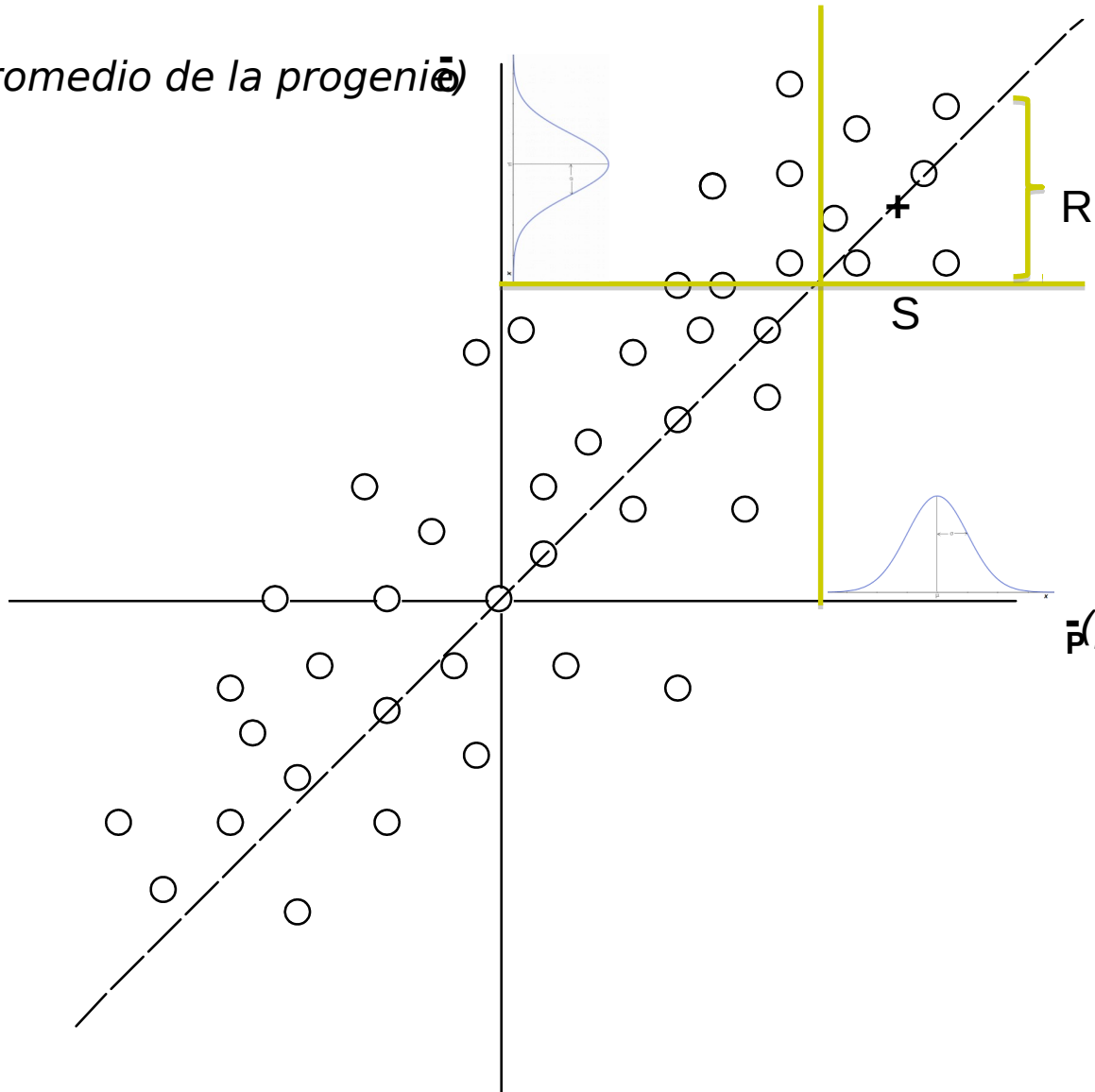
Cambio poblacional en el tamaño del pico en *Geospiza*



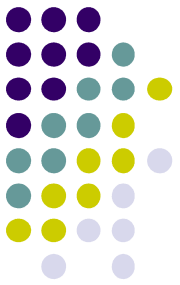
Genética cuantitativa y ecológica



(promedio de la progenie)



\bar{p} (progenitor promedio)



Sea ***S*** el **diferencial de selección**: $S = \bar{X}_{P_{sel}} - \bar{X}_{\bar{P}}$

y ***R*** la respuesta a la **selección**: $R = \bar{X}_{O_{P_{sel}}} - \bar{X}_{\bar{P}}$

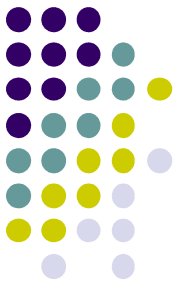
Ya que la ec. de regresión es $y = a + bx$

$$y = bx, a \rightarrow 0 \quad R = b_{\bar{O}, \bar{P}} S$$

$$\text{Donde } b_{\bar{O}, \bar{P}} = \frac{\text{Cov}_{\bar{O}, \bar{P}}}{\sigma_{\bar{P}}^2} \cong h_R^2$$

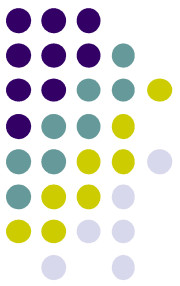
Entonces $R = h_R^2 S$ **Heredabilidad observada** (*Realized heritability*)

Respuesta a la selección



- Si se selecciona a progenitores como los reproductores de la generación siguiente, ¿ocurre un cambio por selección en el valor del rasgo?
- Ratones de Falconer:

Genética cuantitativa y ecológica: Respuesta a la selección en *Mus musculus*



Selección sobre la masa corporal a las 6 semanas. Forward and downward

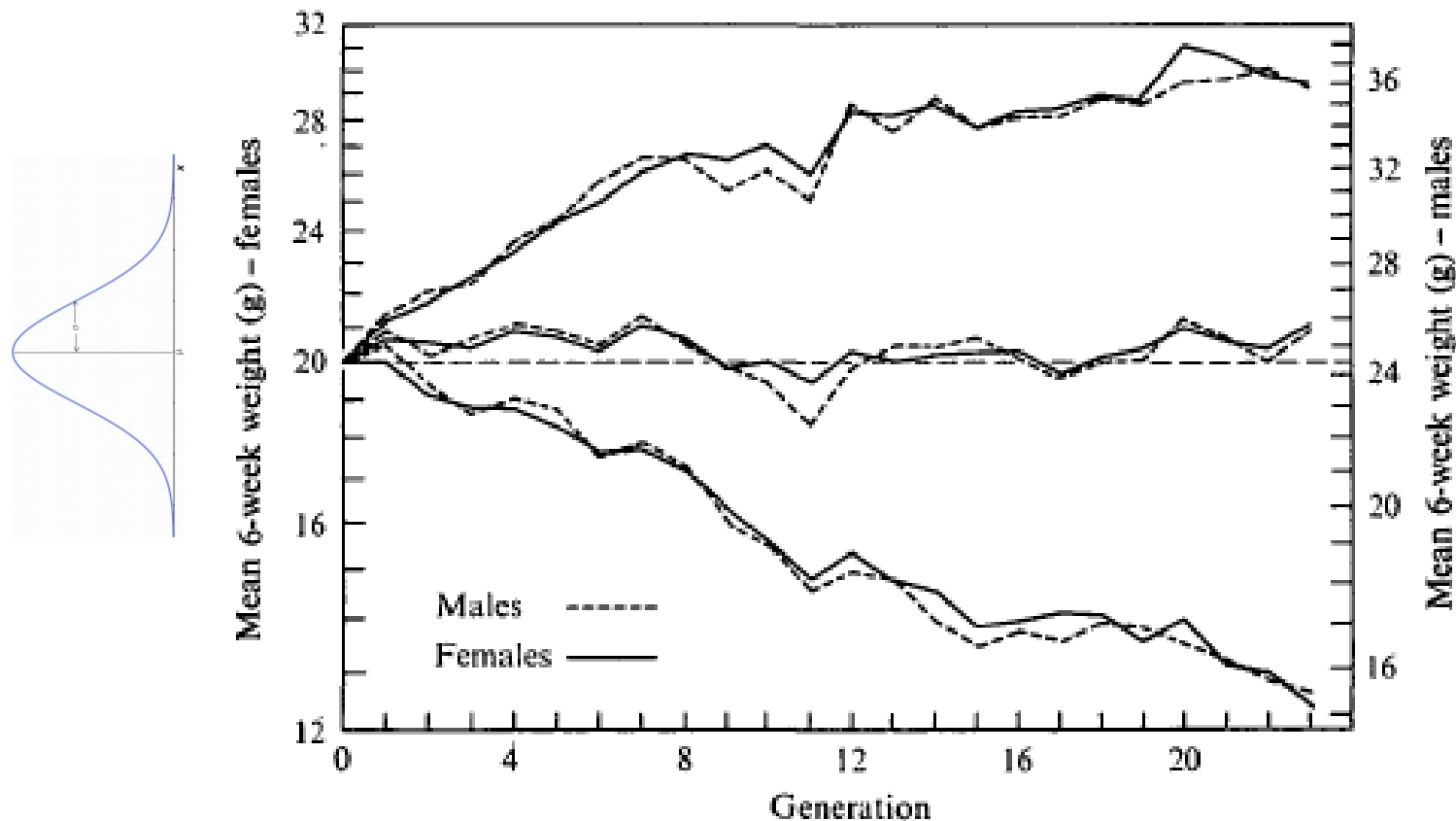


Fig. 4. Mean 6-week weights of the six replicates in each group, Large, Control and Small. The weights are plotted on a logarithmic scale, with the weights of males and females superimposed at generation 0.

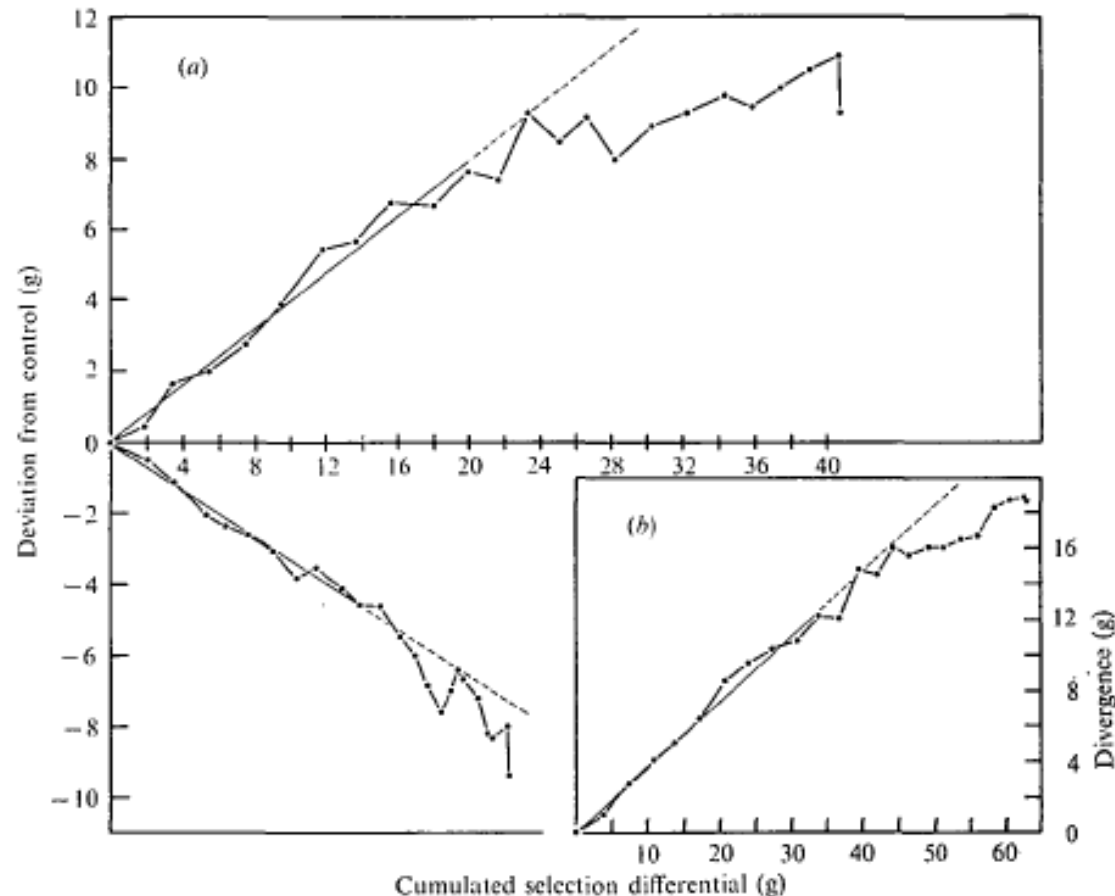
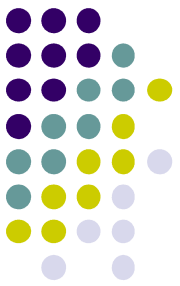
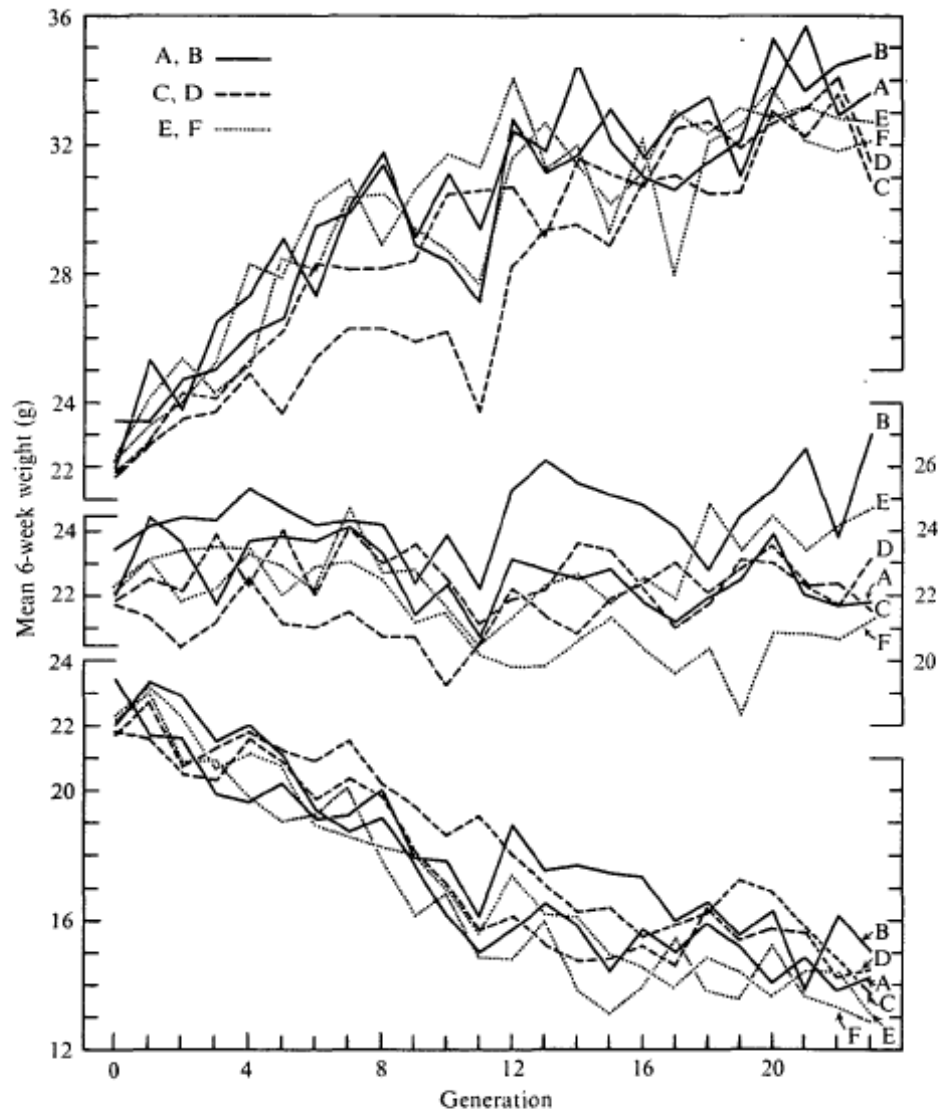
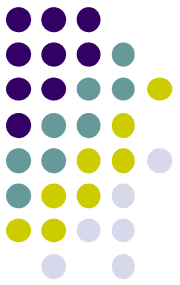


Fig. 5. Responses (sexes averaged) plotted against cumulated selection differentials. The straight lines are the regressions fitted up to generation 10, and not forced through the origin. (a) Means of all Large and of all Small lines, as deviations from the mean of all Control lines (the selection differentials in the Control lines are disregarded). (b) Divergence between the means of all Large and of all Small lines, plotted against the sum of the mean selection differentials.



Replicaación

Fig. 6. Generation means (sexes averaged) of all replicates. The vertical scale is divided so as to avoid overlap of Large, Control and Small lines, which of course all started from the same points.

Genética cuantitativa y ecológica

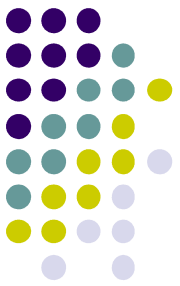


Table 6. *Total cumulated selection differentials (g), generations 1–23 (i.e. parents selected from generations 0–22)*

	Replicate						Mean
	A	B	C	D	E	F	
Large	39.3	42.4	42.6	42.7	41.0	35.9	40.6
Small	18.3	25.8	24.4	18.7	22.9	23.2	22.2
Control	+1.3	+1.2	+2.4	+1.5	–1.6	+0.4	+0.9

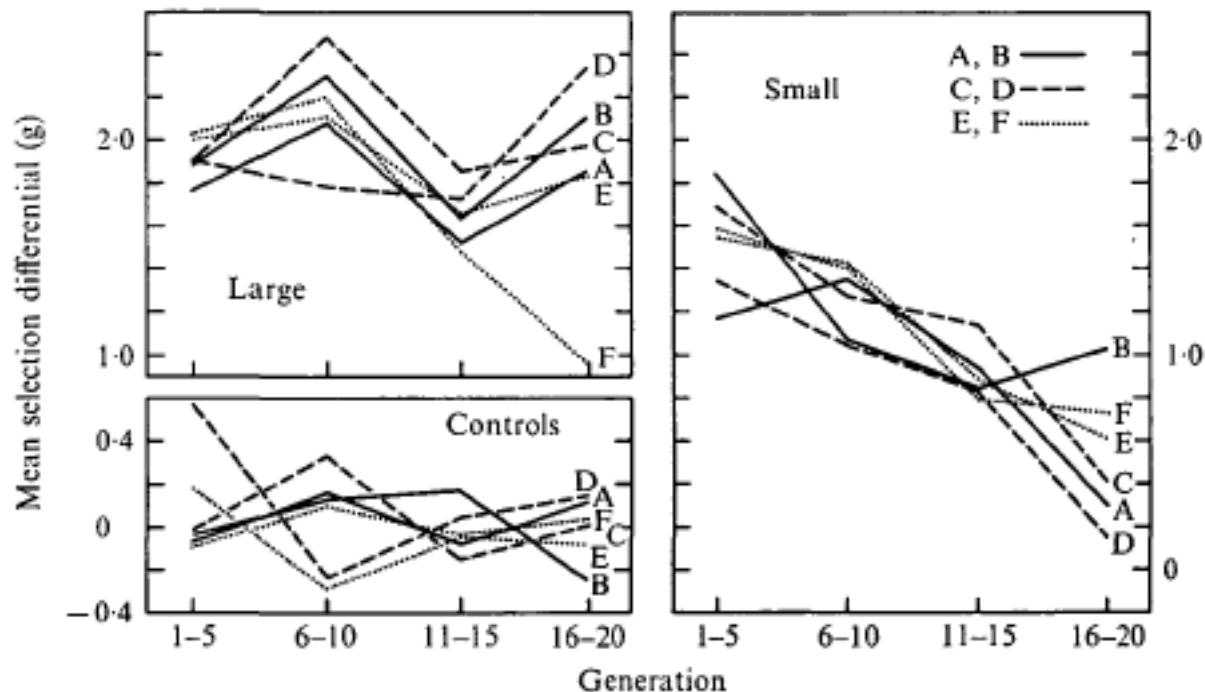
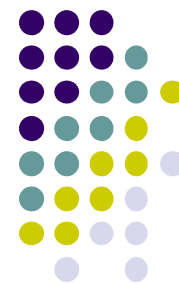
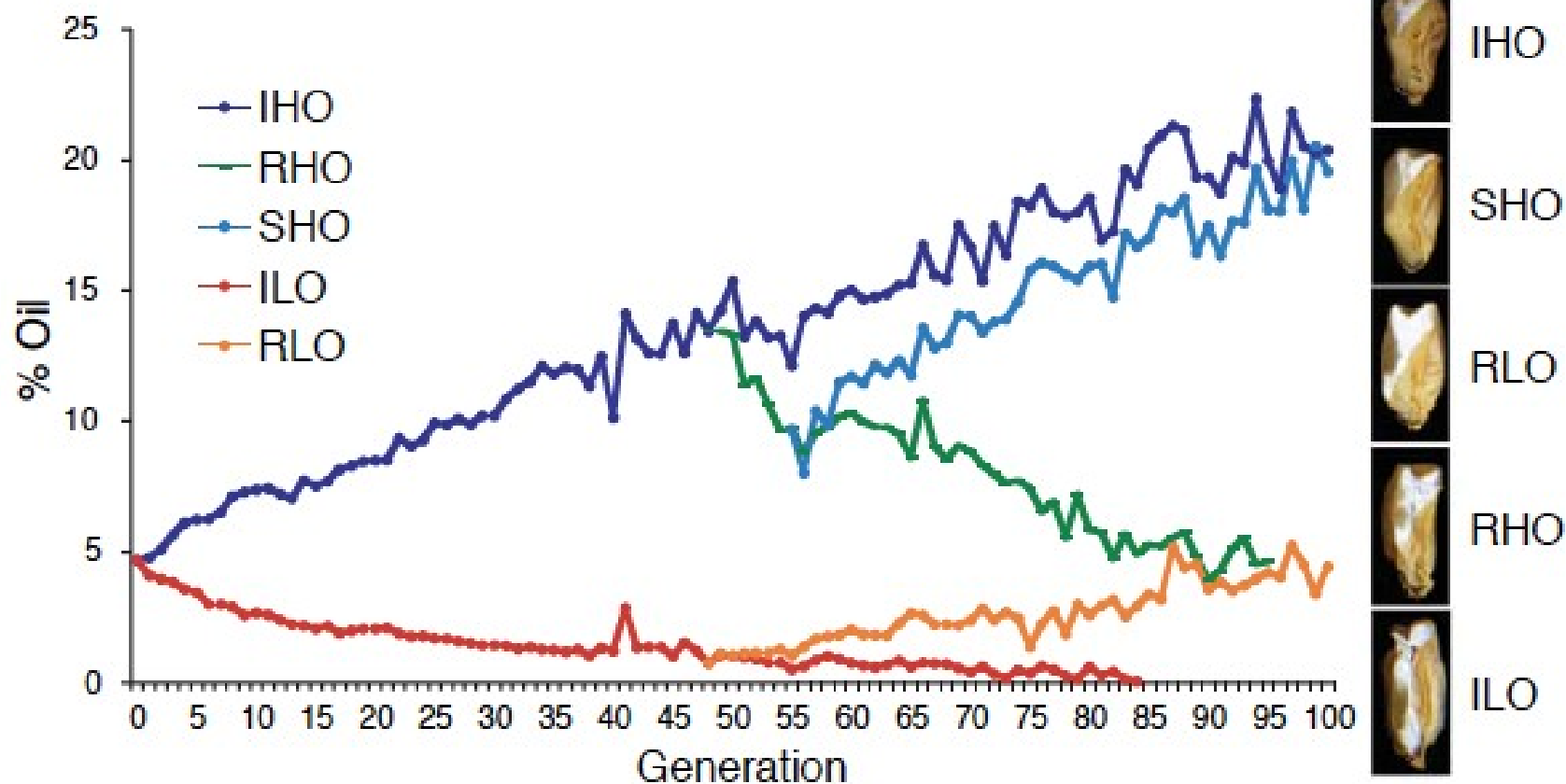


Fig. 8. Selection differentials, averaged over 5-generation periods.

Experimento Illinois (1896): Contenido de aceite en la semilla



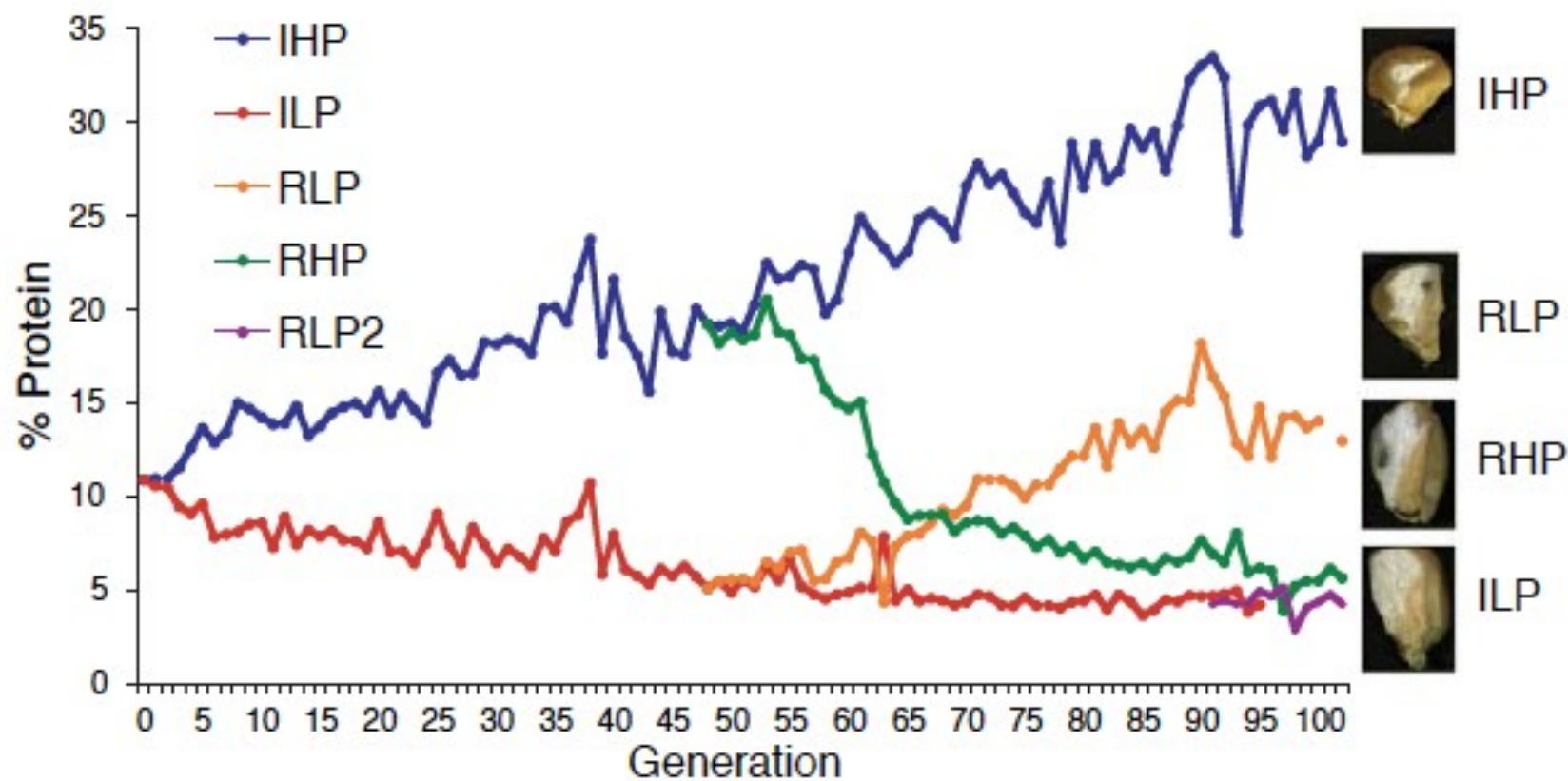
(b)



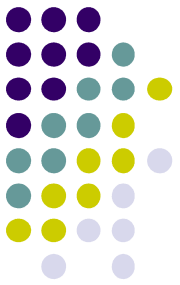
Experimento Illinois (1896): Contenido de aceite en la semilla



(a)



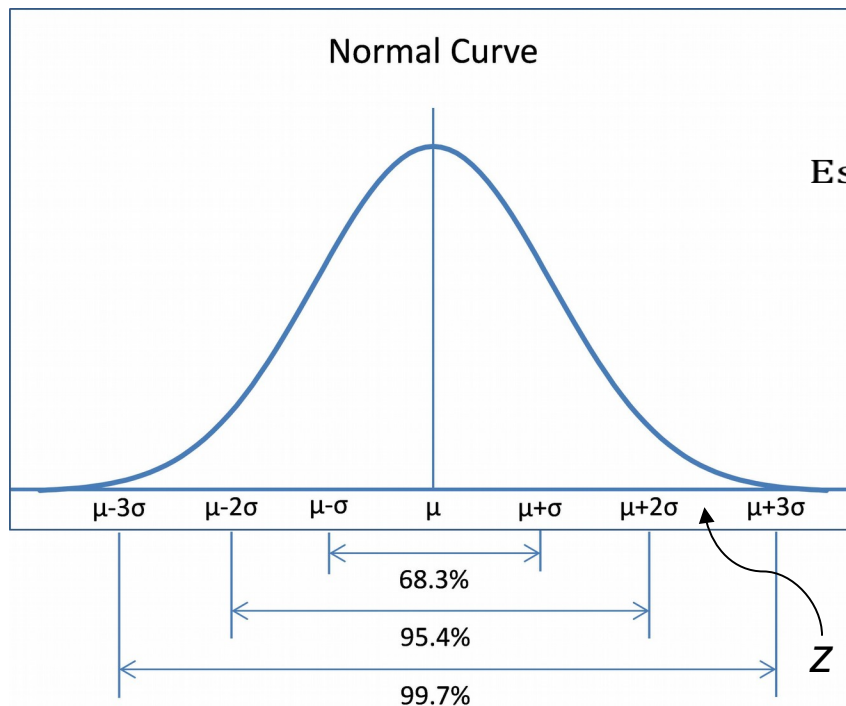
Genética cuantitativa y ecológica



Intensidad de selección (i): Expresión del diferencial de selección en unidades de *desviación estándar*

Suponga que
$$i = \frac{S}{\sigma_p}$$

Que el rasgo se distribuye normalmente en la población tal que



Escribe aquí la ecuación.

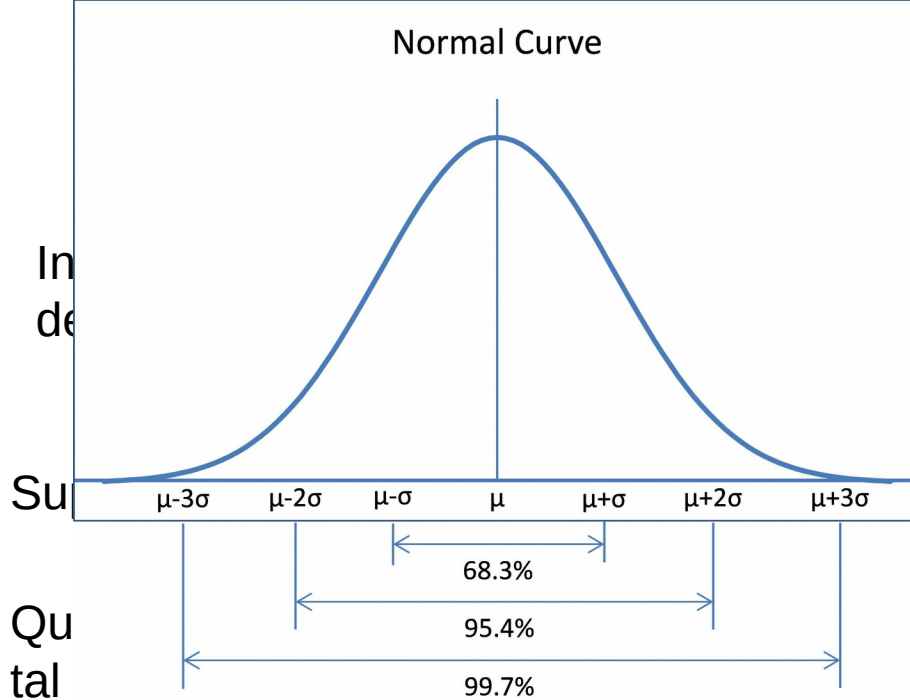
$$i = \frac{S}{\sigma_p} = \frac{Z}{p}$$

Donde **z** es el valor de “truncamiento” (selección) y **p** es el área bajo la curva (o proporción seleccionada)

$$R = h^2 S \quad \text{or} \quad R = h^2 i \sigma_p$$

$$\text{Sust. } h^2 = h \cdot h = h \cdot \frac{\sigma_A}{\sigma_p} \Rightarrow R = i \sigma_p h \frac{\sigma_A}{\sigma_p} \Rightarrow R = h i \sigma_A$$

$$R = i \sigma_p h \frac{\sigma_A}{\sigma_p} \Rightarrow R = h i \sigma_A$$



cuantitativa y ecológica

diferencial
stándar

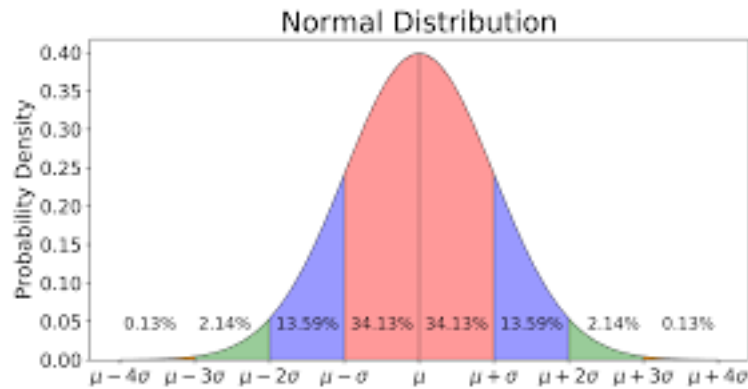
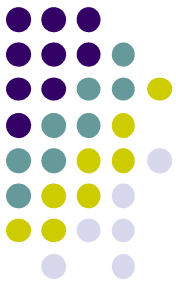


la población

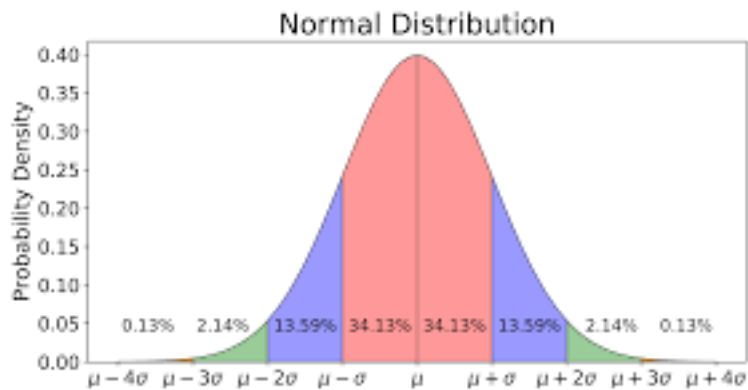
$$i = \frac{S}{\sigma_P} = \frac{Z}{p}$$

$$R = h^2 S \rightarrow R = h^2 i \sigma_p$$

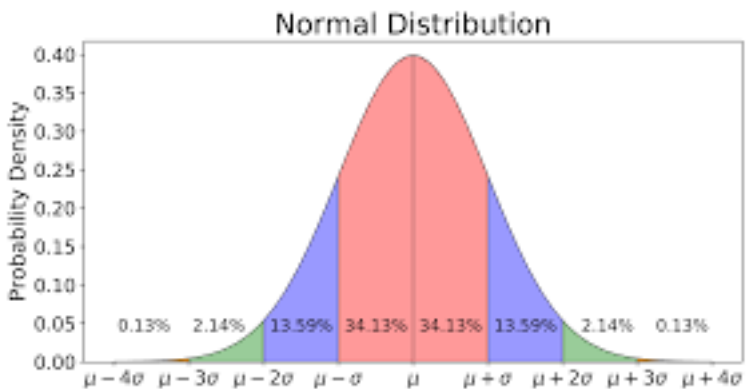
$$R = h\left(\frac{\sigma_A}{\sigma_p}\right) i \sigma_p \rightarrow R = h i \sigma_A$$



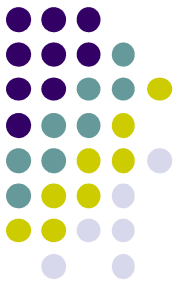
$$z_i \geq \mu \Rightarrow p = 0.5$$



$$z_i \geq \mu + \sigma \Rightarrow p = 0.1587$$



$$z_i \geq \mu + 2\sigma \Rightarrow p = 0.025$$



Covarianza (s): Variación lineal conjunta de dos variables aleatoria (x , y)

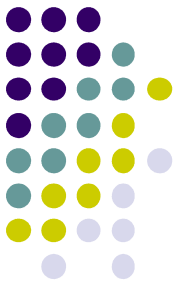
- Es el valor esperado (Esperanza) de los *productos* de las desviaciones respecto a su promedio, de dos variables aleatorias

$$\begin{aligned}\sigma(x, y) &= E[(x - E[x])(y - E[y])] \\ &= E[xy - xE[y] - E[x]y + E[x]E[y]] \\ &= E[xy] - E[x]E[y] - E[x]E[y] + E[x]E[y] \\ &= E[xy] - E[x]E[y].\end{aligned}$$

- La cantidad, puede ser negativa o positiva. Normalizada, se convierte en el *coeficiente de correlación (proporcionalidad)*
-
- Si **x, y** son dos características medidas en hijos y padres; dos características en el mismo individuo, la misma característica entre parientes, el mismo carácter en dos ambientes, etc.

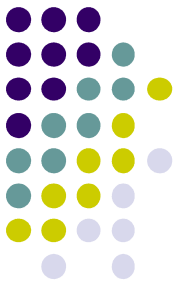
Caracteres correlacionados

Dos caracteres métricos pueden estar correlacionados en los individuos de una población.



Es relevante el conocimiento de ello, primero por:

1. *Las causas genéticas de la correlación (pleiotropía de los genes, “linkage”)
2. *Los cambios que produce la selección por un carácter en los demás caracteres
3. *La relación entre un carácter métrico y el valor reproductivo



Causas de la correlación entre dos caracteres:

Genética: *pleiotropía y ligamiento*, la magnitud de la correlación inducida por la pleiotropía expresa en **qué medida** los dos caracteres están influídos por los mismos genes.

Ambiental: es el efecto de todos los factores que varían, algunos de los cuales puede causar correlación *positiva* y otros *negativa*. Aquí se deben considerar la correlación entre las *desviaciones ambientales* junto con las desviaciones genéticas *no aditivas*

Correlación genética



Los resultados de la selección natural (o del mejorador) pueden afectar otros caracteres (o no tener el éxito deseado en la mejora)

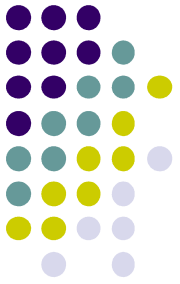
relación fenotípica, $r_{p, xy}$, entre dos caracteres cuantitativos está dada por:

$$r_{p12} = \frac{\text{Cov}(P_1, P_2)}{\sigma_{p1} \sigma_{p2}}$$

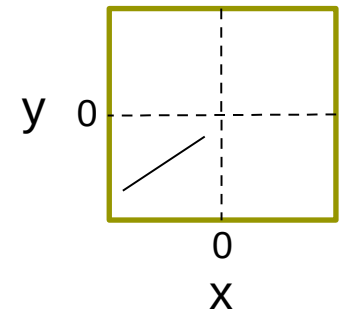
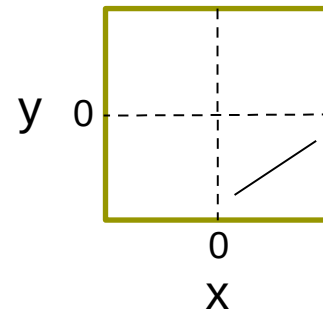
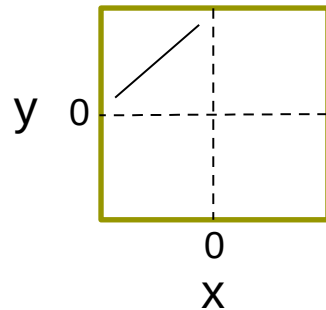
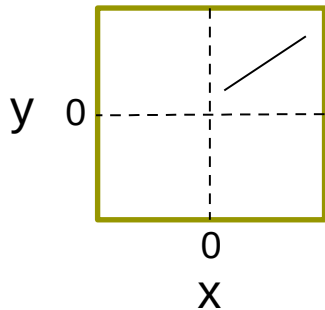
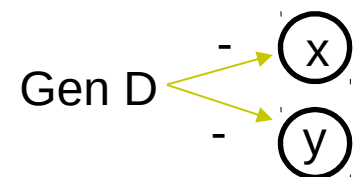
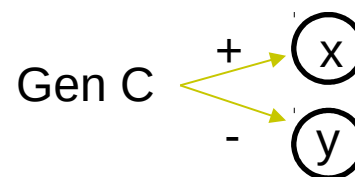
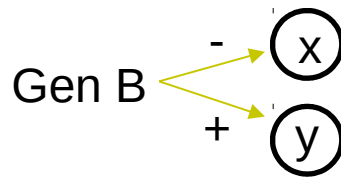
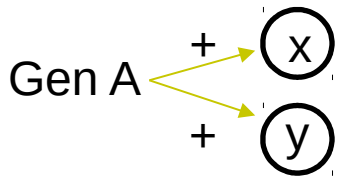
Los valores posibles de correlación varían entre -1 y +1

La causa de la *correlación fenotípica* observada entre dos caracteres **no es** necesariamente genética. O sea, aunque exista una correlación positiva entre ambos caracteres, la selección por uno de los caracteres no implica necesariamente una respuesta o ganancia por el otro. De la misma manera, una correlación fenotípica igual a 0, no implica total **independencia genética** entre los dos caracteres.

Las correlaciones fenotípicas dependen de las correlaciones **genéticas y ambientales**

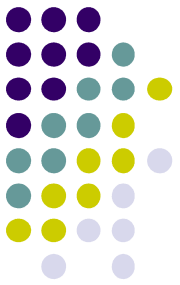


Pleiotropía. Propiedad de los genes para afectar más de un carácter. El grado de correlación producido por pleiotropía se expresa en la medida en que 2 caracteres están influenciados por los mismos genes.



Correlación fenotípica total?

Componentes de la correlación feotípica



$$r_p = \frac{Cov_p}{\sigma x_p \sigma y_p}$$

$$Cov_p = r_p \underbrace{\sigma p_x \sigma p_y}$$

$$Cov_p = Cov_A + Cov_E$$

$$\text{Cov}_P = \text{Cov}_A + \text{Cov}_E$$

$$r_P \sigma_{Px} \sigma_{Py} = r_A \sigma_{Ax} \sigma_{Ay} + r_E \sigma_{Ex} \sigma_{Ey}$$

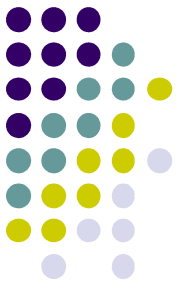
$$\sigma_A^2 / \sigma_P^2 = h^2 \therefore \sigma_A = h \sigma_P$$

$$\sigma_E = e \sigma_P$$

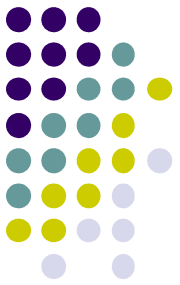
$$r_P \sigma_{Px} \sigma_{Py} = r_A h \sigma_{Px} h \sigma_{Py} + r_E e \sigma_{Px} e \sigma_{Py}$$

$$\sigma_{Px} \sigma_{Py}$$

$$r_P = r_A h_x h_y + r_E e_x e_y$$



Heredabilidad en sentido estricto



$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2} \rightarrow$$

$$h_{xy}^2 = \frac{\sigma_{A_{xy}}}{\sigma_{P_{xy}}} \rightarrow \text{co-heredabilidad}$$

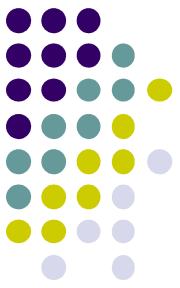
Donde:

$\text{Cov}(x,y)_A$: covariancia aditiva entre el carácter x e y

$\text{Cov}(x,y)_P$: Covariancia fenotípica entre el carácter x e y

h_{xy}^2 : co-heredabilidad genética aditiva en sentido estricto

Respuesta correlacionada a la selección



El cambio en el carácter “y” está dado por la regresión del valor reproductivo de “y” sobre “x”, siendo “x” el carácter directamente seleccionado

$$\bar{b}_{A_{xy}} = \frac{Cov_{A_{xy}}}{\sigma_{A_x}^2} = r_A \frac{\sigma_{A_y}}{\sigma_{A_x}}$$

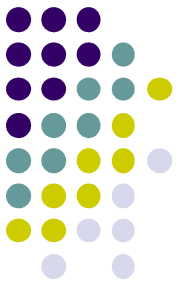
$$R \neq i \cdot h_x \cdot \sigma_{A_x} \rightarrow CR_y = i \cdot h_x \cdot \sigma_{A_x} \cdot r_A \cdot \frac{\sigma_{A_y}}{\sigma_{A_x}}$$

$$CR_y = b_{A_{xy}} \cdot R_x \quad CR_y = i \cdot h_x \cdot \sigma_{A_y} \cdot r_A \cdot$$

$$CR_y = i \cdot h_x \cdot h_y \cdot \sigma_{P_y} \cdot r_A \cdot$$

Conocer la respuesta correlativa a la selección en un carácter **y** cuando la selección afecta **x**, requiere conocer la correlación genética entre caracteres y su heredabilidades.

Selección antagonista: "unconscious selection" "the mysterious laws



Esta fórmula puede modificarse:

$$CR_y = i b_{(P)xy} \sigma_{Py} h_{xy}$$

$b_{(P)xy}$: coeficiente de regresión fenotípico de los valores de y sobre los valores fenotípicos de x

Sustituyendo i :

$$CR_y = \frac{S_x}{\sigma_{Px}} b_{(P)xy} \sigma_{Py} h_{xy}$$

$$CR_y = S_x b_{(P)xy} h_{xy}$$

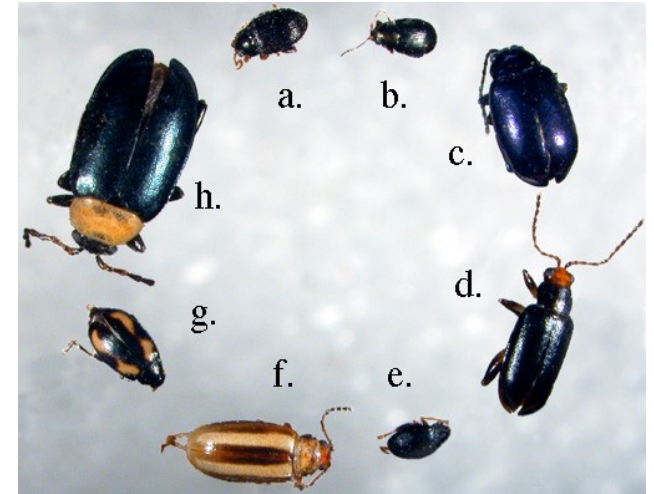
Como: $S_y = S_x b_{(P)xy}$ diferencial de selección en el carácter y cuando es practicada en el carácter x

$$CR_y = S_y h_{xy}$$

que es análoga a la fórmula de respuesta para un sólo carácter:

$$R = S h^2$$

Ipomoea batatas- insectos herbívoros



pomoea batatas- insectos herbívoros



*Experimento 22 líneas
derivadas a partir de esquejes.
19 líneas de (hijos)*

Diabrotica-Systema (WDS)

- *Promedio de Hoyos (cicatrices)*
- *Proporción de raíces dañadas*
- *Índice de daño: 0,1,2 (>10 cicatrices)*
- *1= no daño, o 5 mucho daño)*

Chaetocnema confinis

No. túneles promedio

% raíces dañadas

Daño global % raíces dañadas)



pomoea batatas- insectos herbívoros



Table 1. Means for insect damage caused by the wireworm-*Diabrotica-Systena* (WDS) complex, the sweet potato flea beetle, and all soil insects (WDS, flea beetle and white grub) in parental (P)², offspring (O)³, and control⁴ lines of sweet potatoes.

Parental line	Injury by WDS complex								Injury by sweet potato flea beetle				Injury by all insects	
	% roots injured ^W		Holes per root ^W		Severity index ^V		Damage score ^U		% roots injured ^W		Tunnels per root ^W		% roots injured ^W	
	P	O	P	O	P	O	P	O	P	O	P	O	P	O
W-178	64.0	37.8	2.50	0.87	0.81	0.43	1.59	1.34	63.3	18.4	1.52	0.26	70.3	47.6
W-2	68.0	38.7	1.97	1.12	0.79	0.45	1.41	1.48	25.0	19.9	0.31	0.40	72.7	47.6
W-3	63.3	31.2	2.03	0.94	0.73	0.38	1.59	1.29	2.0	10.9	0.02	0.09	63.3	38.1
W-4	41.3	33.0	1.22	1.06	0.49	0.40	1.59	1.40	20.0	11.5	0.28	0.13	63.0	39.0
W-8	14.0	23.2	0.19	0.45	0.14	0.24	1.05	1.19	2.3	6.9	0.02	0.10	20.3	27.3
W-9	16.0	30.3	0.25	0.60	0.17	0.31	1.03	1.40	0.0	9.0	0.00	0.16	16.0	39.0
W-11	31.3	19.4	0.57	0.46	0.31	0.20	1.29	1.24	5.0	5.3	0.06	0.06	41.7	27.7
W-12	84.3	37.3	4.83	0.98	1.39	0.40	2.04	1.27	9.3	10.1	0.09	0.25	87.3	41.8
W-13	40.0	21.5	1.23	0.49	0.44	0.23	1.37	1.15	18.7	8.8	0.21	0.10	54.0	28.5
W-15	37.3	30.1	0.94	0.54	0.42	0.26	1.33	1.28	36.3	15.3	0.66	0.29	62.3	34.9
W-23	36.3	25.1	1.14	0.56	0.48	0.27	1.36	1.18	13.7	10.9	0.32	0.13	45.7	36.2
W-33	38.7	21.3	1.10	0.53	0.45	0.24	1.36	1.26	6.3	10.8	0.06	0.12	38.7	30.1
W-36	81.0	47.0	3.43	1.51	1.10	0.59	1.85	1.75	56.7	18.2	1.36	0.27	94.7	53.7
W-39	49.3	26.7	1.63	0.97	0.59	0.30	1.07	1.33	3.0	8.5	0.03	0.22	52.3	36.6
W-41	44.3	34.8	0.79	0.69	0.44	0.39	1.36	1.32	28.7	11.3	0.50	0.15	56.0	44.0
W-42	46.0	36.6	1.03	1.01	0.46	0.47	1.47	1.37	34.0	20.0	0.71	0.34	66.7	48.2
W-43	10.3	22.3	0.35	0.39	0.12	0.23	1.11	1.19	0.0	6.5	0.00	0.07	22.0	26.2
W-45	77.0	23.6	3.68	0.73	1.17	0.26	1.73	1.23	21.0	8.5	0.28	0.19	79.0	29.2
W-48	65.0	35.4	2.29	1.09	0.77	0.44	1.52	1.34	8.3	9.5	0.11	0.14	66.3	43.8
W-50	65.7	31.6	2.09	1.00	0.84	0.39	1.76	1.32	59.0	16.8	1.30	0.27	85.0	44.4
W-51	89.7	40.3	2.94	1.16	0.99	0.47	2.28	1.50	40.0	23.4	0.76	0.36	92.7	51.8
W-52	41.7	16.7	0.68	0.45	0.41	0.20	1.33	1.13	18.3	6.7	0.25	0.09	45.0	27.0
Mean	50.2	30.2	1.68	0.81	0.61	0.34	1.48	1.32	21.4	12.1	0.40	0.19	58.0	38.3
LSD 5%	25.7	—	1.40	—	0.38	—	0.60	—	24.6	—	0.75	—	25.4	—
Controls														
Centennial	87.7	63.9	4.29	2.77	1.32	0.84	2.31	1.79	11.7	2.3	0.19	0.02	90.0	65.2
Jewel	77.7	44.8	3.07	1.54	1.03	0.54	2.09	1.42	10.0	4.6	0.11	0.05	83.0	58.1
Cherokee	56.3	35.0	1.11	0.56	0.58	0.35	1.46	1.30	9.7	2.4	0.11	0.02	65.0	37.3
SC 1149-19	81.3	63.4	3.52	2.29	1.20	0.77	2.01	1.85	74.7	41.2	2.04	0.86	88.7	75.2

²Three replicates of 10-plant plots.

³Five-plant plots of 19 offspring.

⁴W-13 may be considered a resistant control.

^WOf all harvested roots.

^VSeverity index: 1 = 1-5 scars, 2 = 6-10 scars, 4 = more than 10 scars; averaged over all harvested roots.

^UDamage on each root scored subjectively as: 1 = no damage, or scars shallow and of little economic concern, to 5 = severe economic effect from large or deep holes, averaged over all harvested roots.

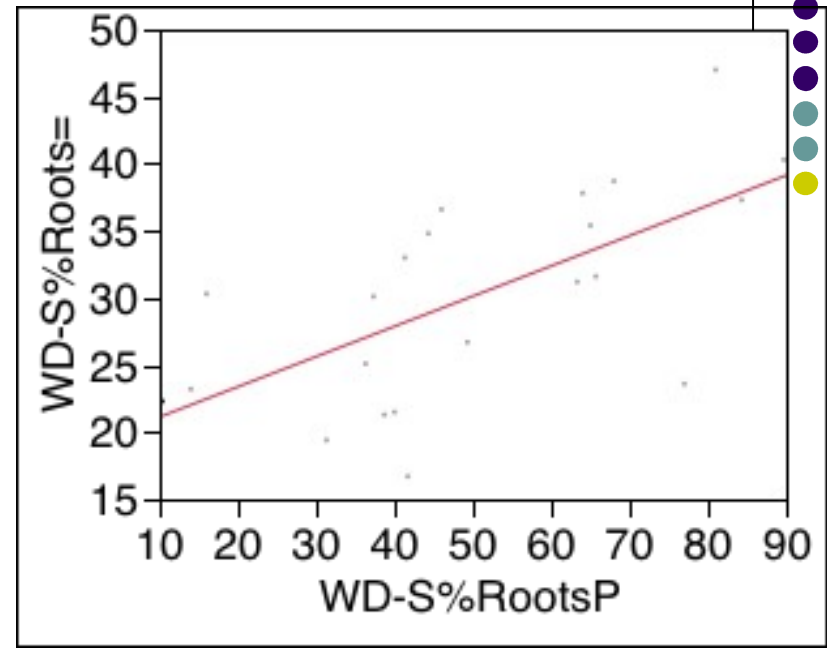
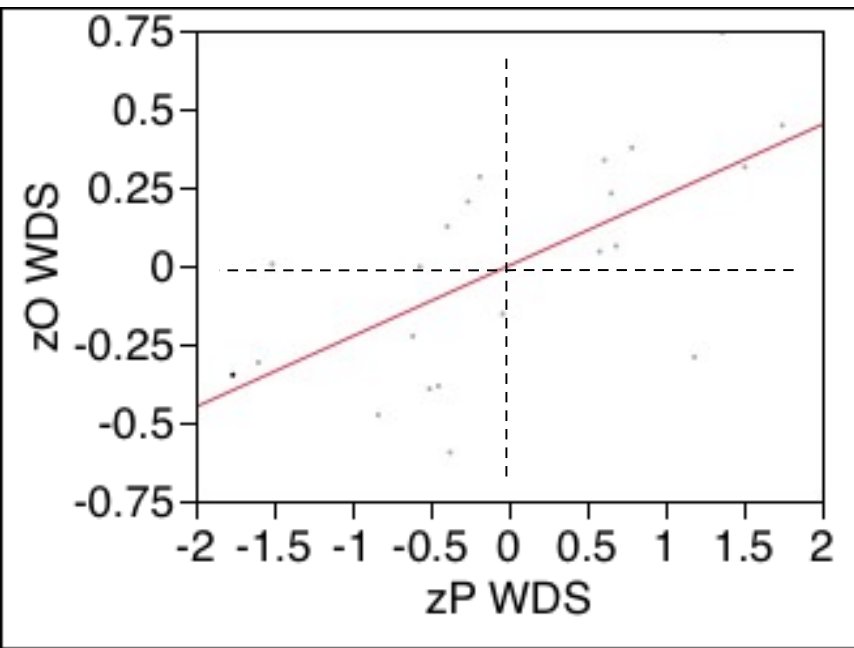
	WD-S		Chaetocne ma		
	% Raíces WD-S		%RaícesC C		
Línea	P	O	P	O	
0		10.3	22.3	0	6.5
1		16	30.3	0	9
2		63.3	31.2	2	10.9
3		14	23.2	2.3	6.9
4		49.3	26.7	3	8.5
5		31.3	19.4	5	5.3
6		38.7	21.3	6.3	10.8
7		65	35.4	8.3	9.5
8		84.3	37.3	9.3	10.1
9		36.3	25.1	13.7	10.9
10		41.7	16.7	18.3	6.7
11		40	21.5	18.7	8.8
12		41.3	33	20	11.5
13		77	23.6	21	8.5
15		68	38.7	25	19.9
16		44.3	34.8	28.7	11.3
17		46	36.6	34	20
18		37.3	30.1	36.3	15.3
19		89.7	40.3	40	23.4
20		81	47	56.7	18.2
21		65.7	31.6	59	16.8
22		64	37.8	63.3	18.4

$$b_{O\bar{P}} = \frac{Cov_{O\bar{P}}}{\sigma_p^2} \approx h_N^2$$



	WD-S		Chaetocnema				
	% Raíces WD-S		%RaícesCC			1	2
Línea	P	O	P	O	(O-O)(P-P)	(O-O)(P-P)	
0	10.3	22.3	0	6.5	314.338916	120.83826	
1	16	30.3	0	9	-4.1978548	67.3269103	
2	63.3	31.2	2	10.9	13.3930936	24.1673843	
3	14	23.2	2.3	6.9	252.608923	100.211909	
4	49.3	26.7	3	8.5	3.14533161	67.0928303	
5	31.3	19.4	5	5.3	203.73937	112.296458	
6	38.7	21.3	6.3	10.8	102.128931	20.3224033	
7	65	35.4	8.3	9.5	77.2726632	34.6674053	
8	84.3	37.3	9.3	10.1	242.852688	24.7592313	
9	36.3	25.1	13.7	10.9	70.5971316	9.59561934	
10	41.7	16.7	18.3	6.7	114.617999	16.9056173	
11	40	21.5	18.7	8.8	88.5475692	9.04790334	
12	41.3	33	20	11.5	-25.135094	0.90656034	
13	77	23.6	21	8.5	-176.24103	1.47473034	
15	68	38.7	25	19.9	151.665865	27.8811743	
16	44.3	34.8	28.7	11.3	-27.295082	-6.1679467	
17	46	36.6	34	20	-27.004617	98.9316703	
18	37.3	30.1	36.3	15.3	0.99715961	46.9884733	
19	89.7	40.3	40	23.4	399.801799	209.283534	
20	81	47	56.7	18.2	518.063647	213.698127	
21	65.7	31.6	59	16.8	22.0458248	174.989948	
22	64	37.8	63.3	18.4	105.159039	262.037249	
	50.2045455	30.1772727	21.4045455	12.1454545	110.050103	74.4207025	
	22.6337817	7.90315982	19.6364452	5.14862231			
	512.288074	62.4599351	385.589978	26.5083117			
	B=	0.21482074					
	b2 =	0.19300476					

Ipomoea batatas W D-S

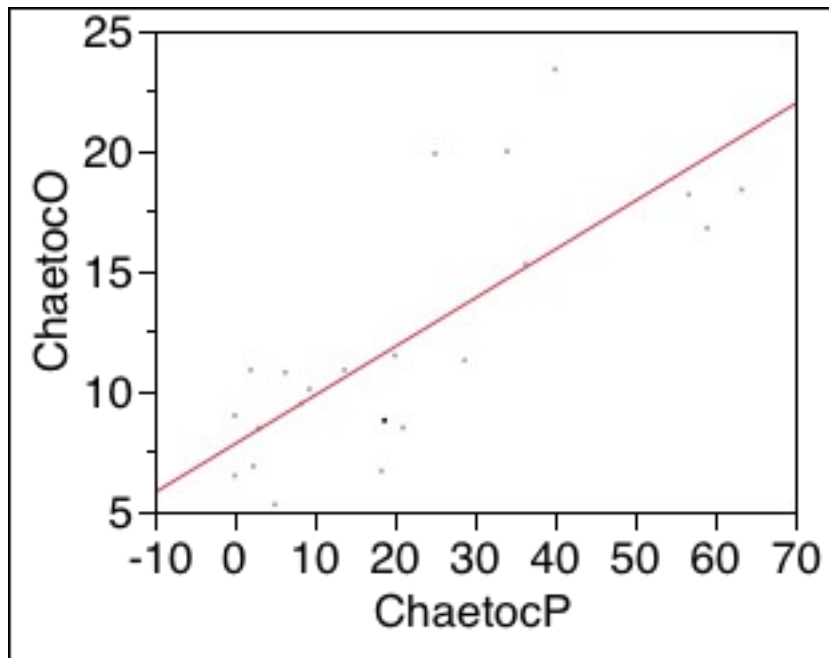


Linear Fit $z_o = 5.412e-17 + 0.2250503 * z_p$

$$h^2 = 0.45$$

Linear Fit $y_o = 18.878725$

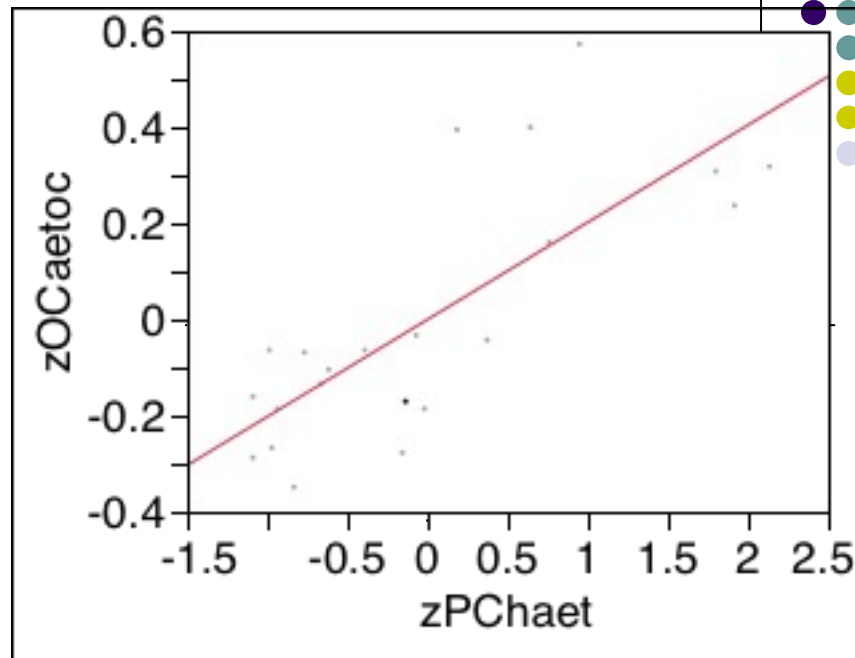
Chaetocnema-Ipomoea batatas



Linear Fit $y_o = 7.8175525 + 0.2021955 * x_p$

$$h^2 = 0.40$$

Ipomoea-Chaetoc



Linear Fit: $z_o = 4$