



Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo
Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia

APLICACIÓN DE LAS LEYES DE MENDEL EN LOS ANIMALES

SERVICIO PROFESIONAL
QUE PRESENTA

ALEJANDRINA LINARES VALDÉS

PARA OBTENER EL TÍTULO DE MÉDICO VETERINARIO
ZOOTECNISTA

ASESOR

Dr. Rogelio Garcidueñas Piña

Morelia, Michoacán, Junio del 2006.



Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo
Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia

APLICACIÓN DE LAS LEYES DE MENDEL EN LOS ANIMALES

SERVICIO PROFESIONAL QUE PRESENTA

ALEJANDRINA LINARES VALDÉS

PARA OBTENER EL TÍTULO DE MÉDICO VETERINARIO
ZOOTECNISTA

Morelia, Michoacán, Junio del 2006.

Agradecimientos

A Dios

Por ser mi esperanza y darme la fuerza para lograr mis metas, y por darme mi tesoro más grande y hermoso, mi familia.

A Mis Padres

Por darme la libertad y confianza para elegir mi camino, por toda su ayuda, apoyo y consejos, por darme los valores necesarios para ser la mujer que soy y lo mas importante, por darme la vida y su amor incondicional, los amo con todo mi corazón.

A Mis Hermanos y Primos

Por estar siempre a mi lado no solo como familia sino como amigos brindándome amor, respeto, apoyo y llenar mi vida de maravillosos recuerdos.

A Mi Asesor

Por su gran ayuda y consejos, por ser mi guía y el pilar fundamental para realizar este trabajo.

A Mis Amigos

Por hacer más ameno mi paso por las diferentes etapas de mi vida, por su amistad, respeto y apoyo en todo momento, y por su cariño que dejo una parte de ustedes guardada para siempre en mi mente y mi corazón.

INDICE

	Pág.
INTRODUCCIÓN.....	1
2. CONCEPTOS BÁSICOS.....	3
3. LEYES DE MENDEL.....	7
3.1 Primera Ley de Mendel.....	8
3.2 Segunda Ley de Mendel.....	9
3.3 Tercera Ley de Mendel.....	11
4. MATEMÁTICAS IMPLÍCITAS EN LA GENÉTICA MENDELIANA.....	15
5. APLICACIÓN DE LAS LEYES DE MENDEL EN LOS ANIMALES.....	20
5.1 Dominancia Completa.....	20
5.1.1 Ejemplos de Dominancia y Recesividad.....	20
5.1.2 Ejercicios de Dominancia y Recesividad.....	23
5.1.3 Respuestas de los Ejercicios de Dominancia y Recesividad.....	31
5.2 Manifestación de Caracteres Mezclados en los Heterocigóticos.....	35
5.2.1 Ejemplo de Manifestación de Caracteres Mezclados en el Heterocigótico:.....	36
5.2.2 Ejercicios de Manifestación de Caracteres Mezclados en el Heterocigótico.....	37
5.2.2 Respuestas a los Ejercicios de Manifestación Mezclada en el Heterocigótico.....	39
5.3 Alelos Letales.....	40
5.3.1 Ejemplo de Alelos Letales.....	41
5.3.2 Ejercicios de Alelos Letales.....	42
5.3.3 Respuesta a los Ejercicios de Alelos Letales.....	44

5.4 Alelos Múltiples	45
5.4.1 Ejemplos de Alelos Múltiples	46
5.4.2 Ejercicios de Alelos Múltiples.....	48
5.4.3 Respuestas a los Ejercicios de Alelos Múltiples	50
5.5 Interacción de Genes No Alélicos	51
5.5.1 Ejemplos de Interacciones de Genes No Alélicos	53
5.5.2 Ejercicios e Interacción entre Genes No Alélicos.	54
5.5.3 Respuesta a los Ejercicios de Interacción entre Genes No Alélicos.....	56
5.6 Herencia Ligada Al Sexo	57
5.6.1 Ejemplos de Herencia Ligada al Sexo:	58
5.6.2 Ejercicios de Herencia Ligada al Sexo.....	60
5.6.3 Respuesta a los Ejercicios de Herencia Ligada al Sexo	62
5.7 Caracteres Influidos por el Sexo	63
5.7.1 Ejemplo de Caracteres Influenciados por el Sexo.	63
5.7.2 Ejercicios de Caracteres Influenciados por el Sexo.....	64
5.7.3 Respuesta a los Ejercicios de Caracteres Influenciados por el Sexo.	65
5.8 Caracteres Limitados por el Sexo	66
5.8.1 Ejemplo de Caracteres Limitados por el Sexo	66
5.8.2 Ejercicios de Caracteres Limitados por el Sexo.....	66
5.8.3 Respuesta a los Ejercicios de Caracteres Limitados por el Sexo	67
5.9 Pleiotropía	68
5.9.1 Ejemplo de Pleiotropía	68
5.9.2 Ejercicios de Pleiotropía.....	69

5.9.3	Respuesta a los Ejercicios de Pleiotropía.....	69
5.10	Efectos Maternos	70
5.10.1	Ejemplo de Efectos Maternos	70
5.10.2	Ejercicios de Efectos Maternos.....	71
5.10.3	Respuesta a los Ejercicios de Efectos Maternos.....	72
6.	EJEMPLOS DE ENFERMEDADES GENÉTICAS EN LOS ANIMALES.....	73
6.1	Bovinos.....	73
6.2	Caballo.....	78
6.3	Ovinos.....	79
6.4	Cerdos.....	79
7.	CONCLUSIONES.....	82
8.	BIBLIOGRAFÍA CITADA	83
9.	BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA	83
10.	ENLACES (LINKS) A LA WEB	84

INDICE DE CUADROS..... Pág

Cuadro 1. Resultados obtenidos por Mendel (1866) en los experimentos de autofecundación de las plantas de chícharo de la F_1 para obtener la segunda generación filial (F_2)..... 10

Cuadro 2. Cuadrado de Punnett del cruzamiento entre conejos de color agutí y genotipo CC^{ch} con hembras de color himalaya y genotipo C^hc 47

Cuadro 3. Cuadrado de Punnett donde se representa la fecundación aleatoria entre la F_1 .. 48

INDICE DE FIGURAS..... Pág.

Figura 1. Esquema del cruzamiento entre plantas de semilla amarilla (AA) con plantas de semilla verde (aa), homocigóticas, para producir una F_1 9

Figura 2. Esquema del cruzamiento entre plantas de semilla amarilla de la F_1 , heterocigóticas, para obtener la segunda generación filial F_2 11

Figura 3. Esquema de un cruzamiento dihíbrido entre plantas de chícharo de semilla amarilla y lisa con plantas de semilla verde y rugosa, homocigóticas, para obtener la F_1 12

Figura 4. Esquema que muestra el tipo de gametos que puede formar una planta dihíbrida. 13

Figura 5. Cuadro de Punnett mostrando las proporciones fenotípicas esperadas en la F_2 del cruzamiento entre plantas dihíbridas. 13

Figura 6. Ejemplo de dominancia y recesividad en un cruzamiento trihíbrido entre ganado Angus (Negro, Sin cuernos y cara pigmentada) por Hereford (rojo, con cuernos y de cara Blanca);..... 21

Figura 7. Ejemplo de manifestación de caracteres mezclados en el heterocigótico. Esquema del cruzamiento entre aves Blancas y Negras para dar una F_1 Azul..... 36

Figura 8. Ejemplo de alelos letales:..... 41

Figura 9. Ejemplo de una mutación 46

Figura 10. Ejemplo de Alelos Múltiples:.....	47
Figura 11. Ejemplo de interacción entre dos pares de genes. Sin cambio en la proporción fenotípica de la F ₂	51
Figura 12. Ejemplo de Interacción epistática por genes duplicados recesivos, mostrado por el cruzamiento de las razas blancas de gallinas Wyandotte (ccDD) x Silkie (CCdd).	53
Figura 13. Ejemplo de epistasis recesiva en el color de la capa del perro labrador, los genotipos son, de izquierda a derecha, B-E- (negro), bbE- (chocolate) y –ee (amarillo	53
Figura 14. Ejemplo de epistasis dominante. La cruce de un cerdo duroc (iinn) de color rojo con una cerda York (IINN) de color blanco.....	54
Figura 15. Ejemplo de interacción dominante y recesiva. En la cruce de una gallina Wyandotte Blanca (iicc) con un gallo Leghorn Blanco (IICC),.....	54
Figura 16. Displasia ectodermal anhidrótica, uno de los pocos caracteres ligados al sexo que se conocen en el ganado bovino.	58
Figura 17. Ejemplo de herencia ligada al sexo.....	59
Figura 18. Ejemplo de herencia Influida por el sexo en ejemplares de las razas ovinas Dorset (con cuernos) y Suffolk (sin cuernos)..	63
Figura 19. Ejemplo de efectos Pleiotrópicos.	68
<i>Figura 20. Ejemplo de efectos maternos sobre la expresión del patrón de helicoidización de la concha del caracol Limnea</i>	72

INTRODUCCIÓN.

El estudio de la Genética dentro de la carrera de medicina veterinaria es un aspecto de suma importancia, desde un punto de vista cultural, científico y aplicado. En cuanto al aspecto cultural, el lenguaje técnico empleado por esta ciencia permite la adecuada comunicación, no sólo entre veterinarios, sino entre todos los profesionistas del área biológica; en el aspecto científico, el conocimiento de la genética es fundamental para poder explicar muchos de los fenómenos relacionados con la herencia, y en el aspecto aplicado, nos permite diseñar planes y programas de mejoramiento para la producción y la salud animal, así como la comprensión y aplicación de la Biotecnología.

La **genética** se define como la ciencia que estudia los fenómenos relativos a la **herencia y a la variación** en los seres vivos. Su finalidad es, pues, el descubrimiento y aplicación de las leyes que rigen la transmisión de los caracteres que presentan los individuos a su descendencia y la determinación de las causas a que obedecen las diferencias que se observan entre los seres que pertenecen a esa descendencia (De la Loma, 1979).

Todos los organismos están sometidos a estas dos tendencias opuestas, y de la resultante de sus acciones mutuas depende el conjunto de caracteres que cada uno posee. La sistematización de los conocimientos existentes sobre ambas tendencias para formar un cuerpo de doctrina, eslabonado y ordenado, constituye la ciencia de la genética (De la Loma, 1979).

Puede afirmarse que la Genética como ciencia nace a finales del siglo XIX y principios del XX, gracias a las contribuciones de las teorías evolucionistas, el desarrollo de la citología y el esclarecimiento de muchos de los procesos embriológicos, fisiológicos y bioquímicos. Pero de manera sobresaliente, debe destacarse la aportación del trabajo de Johan Gregor Mendel con la publicación de *Vesuche über Pflanzenhybriden* en 1866, fecha que puede considerarse como el año del nacimiento de la Genética.

En la época en que Gregor Mendel desarrolló sus experimentos de hibridación en plantas de chícharo no se conocía nada acerca de los detalles de la mitosis y meiosis, los cromosomas

o el DNA, pero él fue lo suficientemente perceptivo para inferir las reglas básicas de la herencia simplemente observando los resultados de sus apareamientos (Bourdon, 2000).

El trabajo de Mendel, publicado en una revista local, pasó completamente inadvertido entre sus contemporáneos hasta que en 1900 tres científicos: Hugo De Vries, Carl Correns y Eric von Tzchermak, trabajando en forma independiente, redescubrieron el trabajo de Mendel e hicieron ver su importancia al mundo científico; las Leyes de Mendel fueron precisadas en multitud de experimentos y ampliadas al reino animal por Bateson, Cuénot y otros naturalistas (Moore, 1968).

En muchas ocasiones el estudio de la herencia mendeliana ha sido menospreciado por estudiantes y profesores, a pesar de que su conocimiento es de suma importancia para entender el patrón de herencia de muchas enfermedades hereditarias y para diseñar programas de apareamientos tendientes a fijar o eliminar genes en las poblaciones o para obtener o no una característica determinada.

Por otra parte, es necesario que los estudiantes practiquen y analicen más ejemplos de los que normalmente se pueden dar en el salón de clases y su indagación resulta muchas veces una labor ardua porque los textos de genética se refieren muchas veces a ejemplos de plantas o de humanos. Por tal motivo, se elaboró el presente trabajo con la intención de dar una explicación más precisa de los términos empleados en la Genética mendeliana y hacer una recopilación de los problemas relacionados con los animales, principalmente domésticos, que han sido planteados en los diferentes textos con el objeto de que tanto los estudiantes como los docentes del área tengan a la mano el material necesario que sirva de apoyo en la realización de sus diferentes actividades académicas, como exámenes, clases, exposiciones y estudio.

Gran parte del material que aquí se presenta es, por lo tanto, una recopilación de ejercicios de genética, sin embargo, nos dimos a la tarea de resolver cada uno de ellos y asentar el resultado para que pueda servir de guía en la resolución del problema, lo que sin duda facilitará el estudio de la genética mendeliana.

2. CONCEPTOS BÁSICOS.

Es necesario tener en mente que la genética utiliza una nomenclatura muy particular por lo que puede ser de gran ayuda, antes de iniciar el desarrollo del tema, explicar los siguientes conceptos, los cuales son una recopilación y reordenación de las definiciones encontradas en casi todos los libros de genética, con algunas observaciones importantes presentadas por Moore (1968), Strickberger (1985), Stansfield (1991), Nicholas (1996), Bourdon (2000) y Gardner *et al.* (2000), principalmente.

Gen. Unidad hereditaria que controla la morfología, fisiología y bioquímica básicas de los seres vivos. A nivel molecular corresponde a una sección de ADN que contiene información para la síntesis de una cadena polipeptídica.

- Los genes se localizan en los cromosomas y casi todos los genes se encuentran por pares en las células animales.
- Cada gen ocupa un lugar particular (locus) en un cromosoma.
- En cada ciclo mitótico los genes se duplican a partir de las sustancias químicas presentes en la célula.
- Los genes pueden ser intercambiados entre los cromosomas homólogos, y esto se da en la profase I de la Meiosis.
- Los genes ejercen sus efectos mediante el control en la síntesis de proteínas, las cuales a su vez controlan la morfología, la fisiología y la bioquímica básicas de los organismos.

Alelo. Cada una de las manifestaciones alternativas que puede tener un gen.

- Los alelos corresponden a diferentes secuencias de DNA que codifican para proteínas que afectan, o no, una característica específica

- Por ejemplo el gen que regula el color de la capa en el caballo, presenta *dos alelos*, uno que determina color negro y otro que determina color alazán.

Cromosoma. Molécula de ADN y proteínas que contiene a los genes y se encuentra en el núcleo de la célula.

- El número de cromosomas es específico de cada especie y cada individuo recibe un cromosoma del padre y otro de la madre.
- Todas las células de un animal, excepto aquellas implicadas en la formación de los gametos poseen los cromosomas en pares (Condición diploide).
- En las células somáticas de los animales todos los cromosomas están en pares homólogos, excepto el par que está implicado en la determinación del sexo (cromosomas sexuales). En el caso de los mamíferos los cromosomas sexuales se llaman X y Y; en las aves se denominan Z y W.
- En cuanto a los cromosomas sexuales los machos de los mamíferos son heterogaméticos (XY) y las hembras homogaméticas (XX). En el caso de las aves los machos son homogaméticos (ZZ) y las hembras heterogaméticas (ZW).
- En las células somáticas de las hembras de los mamíferos uno de los dos cromosomas X se inactiva condensándose en la membrana nuclear y formando el llamado corpúsculo de Barr.

Herencia. Transmisión de genes de padres a hijos.

- Los genes se heredan junto con sus efectos potenciales, es decir, con la capacidad para codificar para la síntesis de una determinada proteína.
- La capacidad de un individuo para llevar a cabo una función o poseer ciertas características depende de su herencia, pero también del medio ambiente en el cual se desarrolle.

Gameto. Células implicadas en la fecundación: óvulo y espermatozoide.

- Los gametos se forman a través de un proceso de división celular llamado Meiosis.
- Cada gameto recibe uno de cada par de cromosomas y uno de cada par de genes y la distribución de genes y de cromosomas a los gametos es al azar.
- Los gametos son células haploides, es decir, que poseen la mitad de la información genética propia de la especie.

Fecundación. Es la unión casual de un óvulo y un espermatozoide.

- Por unión casual debe entenderse que ni los genes ni los cromosomas presentes en los gametos influyen en su encuentro dentro del tracto reproductivo de la hembra.
- Cada progenitor contribuye con la mitad de los genes a los individuos de la siguiente generación.
- Inmediatamente después de la fecundación queda establecido el genotipo y, por ende, el potencial fenotipo del nuevo individuo que se va a formar.

Genotipo. Es el conjunto de **genes** que contiene un organismo, pero generalmente se hace referencia al conjunto de genes que expresan un carácter.

- Por ejemplo, las plantas altas de Mendel tienen genotipo **A-** (**AA** o **Aa**) y las plantas enanas tienen un genotipo **aa**. Un guión indicando el segundo alelo significa que éste puede ser dominante o recesivo; en cualquier caso darían un fenotipo dominante.

Homocigótico. Individuo que para un gen dado tiene en ambos cromosomas homólogos el mismo tipo de alelo, por ejemplo, **AA** o **aa**.

Heterocigótico. Individuo que para un gen dado tiene en cada cromosoma homólogo un alelo distinto, por ejemplo, **Aa**. En algunos textos también se les denomina híbridos, tal como les llamó Mendel (1866).

Fenotipo. Es la manifestación del genotipo en un ambiente determinado, es decir, el fenotipo es toda aquella característica que es susceptible de ser observada o medida en los individuos; color, sexo, tamaño, forma, estructura, función, etc.

- El ambiente lo constituyen todos los factores que no son los propios genes participantes en una característica determinada: **Temperatura, instalaciones, manejo**, etc.

Carácter cualitativo. Se refiere a las características que presentan categorías claras y muchas veces fáciles de observar.

- Por ejemplo, el color de la piel, la presencia de cuernos, el color de los ojos, el tipo sanguíneo, etc.
- Estos caracteres están regulados por uno o pocos genes y el ambiente tiene poca influencia en su expresión.
- El fenotipo (P) está en función del genotipo (G); **P = G**

Carácter cuantitativo. Es aquella característica que puede tomar diferentes graduaciones entre dos valores extremos:

- Por ejemplo, la estatura, la producción de leche, la producción de huevo, la concentración de progesterona, etc.
- Estos caracteres dependen de la acción acumulativa de muchos genes y de la interacción entre ellos (G), de la acción del medio ambiente (E) y de la interacción de ellos con el ambiente (GE); **P = G + E + GE**.

3. LEYES DE MENDEL

En un sentido estricto se llama herencia mendeliana a la transmisión de características hereditarias que ocurre en fundamental acuerdo con las leyes formuladas por el monje austriaco Gregor Mendel (1822-84), con base en sus investigaciones sobre el cruzamiento entre diversas variedades de chícharo; sin embargo, el término se ha ampliado para referirse al estudio genético de aquellos caracteres que están determinados por pocos pares de genes.

Si bien los trabajos de Mendel (1866) establecen el hecho de que existe una dominancia y una recesividad entre los factores determinantes de los caracteres, algunos autores consideran que la dominancia y la recesividad son más bien excepciones al mecanismo hereditario, dado que , como se verá más adelante, existen otras formas de control génico, tanto en animales como en plantas. Sin embargo, para entender esas otras formas de control génico es recomendable entender primeramente las implicaciones de los experimentos de Mendel realizados hace más de un siglo con plantas de chícharo.

Mendel (1866) escogió para sus experimentos a la especie *Pisum sativum* (chícharo, arveja o guisante), seleccionando veintidós variedades puras agrupadas de acuerdo a las siguientes características:

1. Textura de las semillas (lisas o rugosas).
2. Color de los cotiledones (amarilla o verde).
3. Color de las cubiertas de las semillas (blancas o grises).
4. Forma de las vainas (expandidas o con estrechamientos).
5. Color de las vainas no maduras (verdes o amarillo).
6. Posición de las flores (axiales o terminales)
7. Longitud del tallo (altas o enanas).

Aunque Mendel no hace una enumeración de las leyes que descubre en sus experimentos de hibridación, convencionalmente se asume el postulado de tres leyes que rigen la transmisión hereditaria de las características biológicas:

3.1 Primera Ley de Mendel.

A esta ley se le llama también **Ley de dominancia o Ley de la uniformidad de los híbridos de la primera generación**, y establece que cuando se cruzan dos variedades de raza pura (homocigóticos) para un determinado carácter, todos los híbridos de la primera generación filial (F_1) son iguales.

Durante sus experimentos, Mendel (1866) realizó la fecundación cruzada en varias plantas de chícharo tomando en cuenta cada par de caracteres diferenciales:

- 1° 60 fecundaciones sobre 15 plantas (lisa x rugosa)
- 2° 58 fecundaciones sobre 10 plantas (amarilla x verde)
- 3° 35 fecundaciones sobre 10 plantas (blanca x gris)
- 4° 40 fecundaciones sobre 10 plantas (expandida x con estrechamientos)
- 5° 23 fecundaciones sobre 5 plantas (verde x amarilla)
- 6° 34 fecundaciones sobre 10 plantas (axiales x terminales)
- 7° 37 fecundaciones sobre 10 plantas (altas x enanas).

Como resultado de las cruzas mencionadas observó los híbridos resultantes en número suficiente para comprobar que los caracteres de los progenitores no se mezclaban ni se manifestaban en forma intermedia, sino que la descendencia (F_1) expresaba sólo uno de ellos. Al carácter que se manifestaba sin cambio en la F_1 le denominó *dominante* y al que quedaba oculto le llamó *recesivo*.

De los caracteres diferenciales que empleó en sus experimentos encontró que la textura lisa era dominante sobre la rugosa; el color amarillo de los cotiledones era dominante sobre el verde; el color blanco de las cubiertas de la semillas, sobre el gris; la forma expandida de las vainas, sobre la forma con estrechamientos; el color verde de la vaina no madura, sobre el amarillo; la posición axial, sobre la terminal, y la mayor longitud del tallo lo es sobre la menor longitud.

Por ejemplo, al hacer un cruzamiento entre plantas puras de semilla amarilla con plantas puras de semilla verde, obtenía siempre plantas con semillas amarillas (Fig.1).

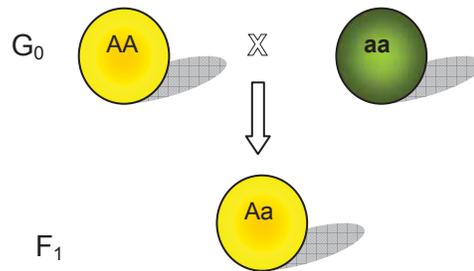


Figura 1. Esquema del cruzamiento entre plantas de semilla amarilla (AA) con plantas de semilla verde (aa), homocigóticas, para producir una F₁. Obsérvese que los individuos de la F₁ reciben un gen de cada uno de los progenitores.

La explicación es que cada individuo posee dos factores o alelos para cada característica, de los cuales uno es aportado por el progenitor masculino a través del polen o el espermatozoide (A) y el otro es aportado por el progenitor femenino a través del óvulo (a). Las plantas de la F₁ son, por lo tanto, híbridas que manifiestan el alelo *dominante* (A), mientras que el *recesivo* (a) permanece oculto.

3.2 Segunda Ley de Mendel.

A la segunda ley de Mendel también se le llama **Ley de la separación, segregación o disyunción de los alelos** y establece que aunque algunos caracteres permanecen ocultos en el híbrido, ellos no se mezclan ni desaparecen, sino que se manifiestan en la siguiente generación (F₂) en una proporción fija y determinada de 1:3, segregando de una generación a otra

Una vez que Mendel había obtenido los híbridos en la F₁, examinó el resultado de la autofecundación en 7 experimentos encaminados a observar el comportamiento de la descendencia (F₂) en cada uno de los caracteres bajo estudio, obteniendo los resultados que se resumen en el cuadro 1.

Así pues, Mendel encontró que aunque el alelo que determina la coloración verde de las semillas parecía haber desaparecido en la primera generación filial, vuelve a manifestarse en esta segunda generación (F_2).

Cuadro 1. Resultados obtenidos por Mendel (1866) en los experimentos de autofecundación de las plantas de chícharo de la F_1 para obtener la segunda generación filial (F_2).

Característica	Nº de Cruzas	Dominantes	Recesivos	Relación
<i>Forma de la semilla</i>	253	5474 semillas	1854 semillas	2.96:1
<i>Color de las semillas</i>	258	6002 semillas	2001 semillas	3.01:1
<i>Color de la cubierta</i>	929	705 plantas	224 plantas	3.15:1
<i>Forma de la cubierta</i>	1181	882 plantas	299 plantas	2.95:1
<i>Color de las vainas</i>	580	428 plantas	152 plantas	2.82:1
<i>Posición de la flor</i>	858	651 plantas	207 plantas	3.14:1
<i>Longitud del tallo</i>	1064	787 plantas	277 plantas	2.84:1

Estos experimentos se pueden interpretar de la siguiente manera: Los dos alelos distintos para el color de la semilla presentes en los individuos de la primera generación filial (F_1), no se han mezclado ni han desaparecido, simplemente ocurre que se manifestaba sólo uno de los dos. Cuando el individuo de fenotipo amarillo y genotipo Aa, forma los gametos, se separan los alelos (segregan), de tal forma que en cada gameto sólo habrá uno de los alelos y al juntarse en la fecundación se obtienen las siguientes proporciones: 25% AA, 25% Aa, 25% aA, 25% aa

Es decir, una proporción de 1:2:1, un homocigótico dominante, dos heterocigóticos y un homocigótico recesivo, dando como resultado 3 individuos que muestran el carácter dominante por uno que muestra el carácter recesivo, ya que los heterocigóticos y los homocigóticos dominantes mostrarían el mismo fenotipo, es decir, el carácter dominante (Fig.2).

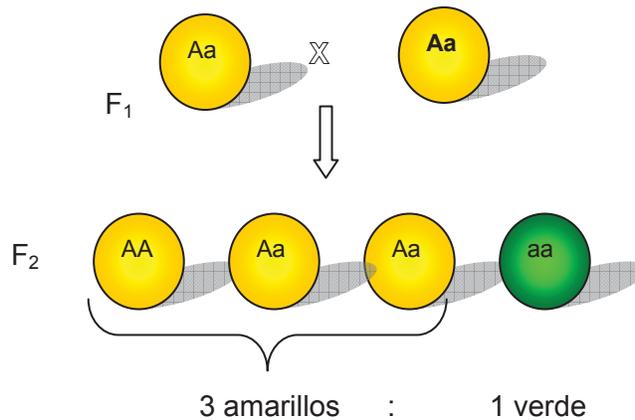


Figura 2. Esquema del cruzamiento entre plantas de semilla amarilla de la F_1 , heterocigóticas, para obtener la segunda generación filial F_2 .

3.3 Tercera Ley de Mendel

Se conoce a esta ley como la **Ley de la recombinación independiente de los caracteres**, y hace referencia al caso de que se contemplen dos o más caracteres distintos. Cada uno de ellos se transmite siguiendo las leyes anteriores con independencia de la presencia del otro carácter. Es decir, que los caracteres se heredan de manera independiente unos de otros.

Esta deducción la hizo Mendel cuando analizó en forma sistemática y concreta la segregación de varios caracteres a la vez; por ejemplo, en la cruce de plantas puras de semilla amarilla y liza con plantas puras de semilla verde y rugosa observó que toda la descendencia F_1 resultaba con semillas de color amarillo y lisas, cumpliéndose así la primera ley para cada uno de los caracteres por separado es decir, que los alelos dominantes para esos caracteres son los que determinan, el color amarillo y la forma lisa, por lo tanto las plantas obtenidas y que constituyen la F_1 son dihíbridas ($AaBb$) y muestran el tipo dominante en cada uno de los caracteres (Fig.3).

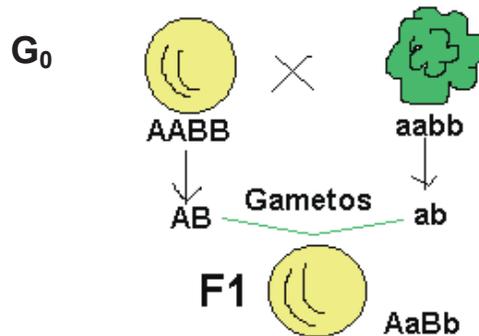


Figura 3. Esquema de un cruzamiento dihíbrido entre plantas de chícharo de semilla amarilla y lisa con plantas de semilla verde y rugosa, homocigóticas, para obtener la F₁.

Al analizar los resultados del cruzamiento dihíbrido entre las plantas de la F₁ entre sí, observó que la F₂ estaba conformada por cuatro fenotipos distintos en una proporción aproximada de 9:3:3:1. Mendel (1866) encontró los siguientes resultados en la F₂:

- 315 plantas de semilla amarilla y lisa (56% = 9/16)
- 108 plantas de semilla verde y lisa (19.42% = 3/16)
- 101 plantas de semilla amarilla y rugosa (18.16% = 3/16) y
- 32 plantas de semilla verde y rugosa (5.75% = 1/16)

Al hacer la observación sobre cada uno de los caracteres por separado Mendel observó las proporciones de 3:1 esperadas de acuerdo a los hallazgos anteriores; es decir, 423 plantas con semilla lisa (76.08%) y 133 plantas con semilla rugosa (23.92%); 416 plantas con semilla amarilla (74.82%) y 140 plantas con semilla verde (25.18%).

Ahora podemos saber que cuando estas plantas de la F₁ maduran, podrían formar cuatro tipos de gametos, por la segregación independiente de cada uno de ellos (Fig. 4).

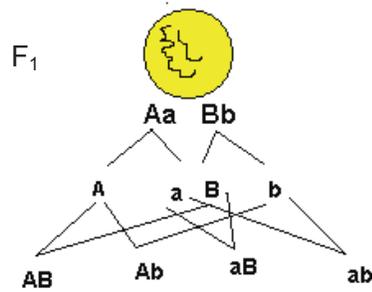


Figura 4. Esquema que muestra el tipo de gametos que puede formar una planta dihíbrida.

Cuando las plantas de la F₁ se cruzan entre sí, se obtendría una F₂ consistente en los 4 posibles fenotipos descritos por Mendel (1866), en la proporción de 9:3:3:1; como se muestra en la figura 5.

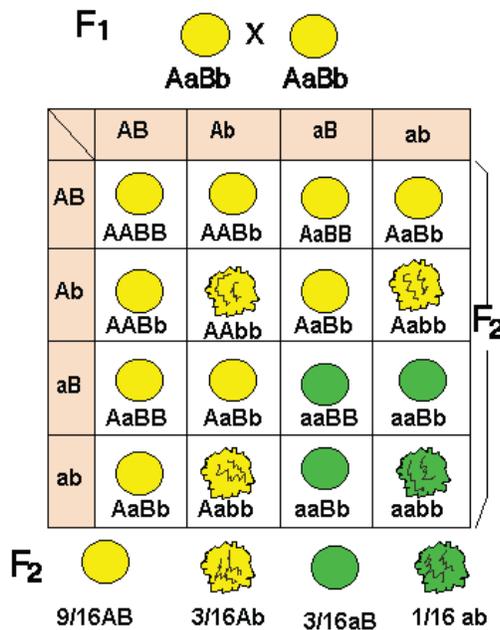


Figura 5. Cuadro de Punnett mostrando las proporciones fenotípicas esperadas en la F₂ del cruzamiento entre plantas dihíbridas.

En la figura 5 se presenta un cuadro de Punnett donde en la primera línea se colocan los gametos producidos por el progenitor femenino y en la primera columna, los gametos producidos por el progenitor masculino; luego, las celdas de la F₂ corresponden a la unión de

gametos femeninos con gametos masculinos. Se puede apreciar que los alelos de los distintos genes se transmiten con independencia unos de otros, ya que en la segunda generación filial aparecen semillas de chícharo amarillas y rugosas y otras que son verdes y lisas, combinaciones que no se habían dado ni en la generación parental (P), ni en la F₁. Así mismo, los resultados obtenidos para cada uno de los caracteres considerados por separado, responden a la segunda ley. Es decir, aparecen en una proporción de 3:1, 12 amarillos por cada 4 verdes y 12 lisos por cada 4 rugosos.

Los resultados de los experimentos con dihíbridos refuerzan el concepto de que los genes son independientes entre sí, que no se mezclan ni desaparecen generación tras generación y que se heredan de manera independiente. Aunque no todos los caracteres se heredan de acuerdo a las Leyes de Mendel, sus conceptos constituyen la base para entender la manera como se heredan todos los caracteres, no sólo en las plantas, sino en todos los organismos que tienen una reproducción sexual.

No obstante, es un hecho que la mayoría de los caracteres no se heredan siguiendo las Leyes de Mendel, sin embargo, los principios mendelianos nos ayudan a comprender cómo se dan los mecanismos hereditarios en situaciones de genes ligados, codominancia, dominancia incompleta, herencia intermedia, dominancia parcial, genes letales, genes ligados al sexo, herencia holándrica, herencia modificada por el sexo, herencia limitada al sexo, efectos maternos y otras situaciones genéticas y cromosómicas que determinan que las proporciones dadas por Mendel no se cumplan.

Además, si, por ejemplo, asumimos que un individuo es heterocigótico en 100 loci y suponemos una segregación independiente y al azar como lo que encontró Mendel, este individuo podría producir sobre $2^{100} = 1.27 \times 10^{30}$ diferentes tipos de gametos en cuanto a su contenido genético. Y si este individuo fuese apareado a otro de genotipo similar cada una de sus crías tendría la posibilidad de tener $1 / 3^{100} = 1 / 5.2 \times 10^{47}$ posibles genotipos. Al hacer estos cálculos de acuerdo con los principios mendelianos nos permite tener una mayor comprensión de la variabilidad genética que existe en las poblaciones (Bourdon, 2000).

4. MATEMÁTICAS IMPLÍCITAS EN LA GENÉTICA MENDELIANA

Existen varias formas de establecer los resultados probables de un determinado tipo de cruzamiento cuando se toman varios caracteres a la vez.

Una de la formas es mediante el Cuadro de Punnett, que consiste en hacer un cuadro de doble entrada colocando los genotipos de los gametos masculinos en la primer columna y los genotipo de los gametos femeninos en la primera fila y posteriormente ir llenado la cuadrícula generada con la unión de los genotipos de ambos gametos, como se indica en las figuras 4 y 5. Sin embargo este método se complica al trabajar con más de dos caracteres; por ejemplo, considerando tres caracteres se tendría un cuadro de 8 x 8, y con cuatro uno de 16 x 16.

Otras formas, descritas por Gardner *et al.* (2000) y por Stansfield (1991), son el método de la línea bifurcada y el método matemático que presentan ciertas ventajas, aunque la aplicación del método de la línea bifurcada es bastante laborioso. El método matemático es más sencillo y tiene sus bases en la teoría de conjuntos y la aplicación de ciertas reglas de la probabilidad:

- a) La probabilidad de que se den al mismo tiempo dos o más conjuntos o eventos independientes es igual al producto de las probabilidades de cada evento individual.

$$P(A \text{ y } B) = P(A) \times P(B)$$

Por ejemplo, la probabilidad de que las dos primeras crías de la cruce monohíbrida entre animales heterocigóticos sean de fenotipo recesivo sería igual a la probabilidad de que cada cría sea homocigótica recesiva (aa); es decir, $\frac{1}{4} \times \frac{1}{4} = 1/16$.

- b) La probabilidad de que se dé uno u otro de dos o más conjuntos o eventos mutuamente excluyentes es igual a la suma de las probabilidades individuales.

$$P(A \text{ o } B) = P(A) + P(B)$$

Por ejemplo, la probabilidad de que una cría de la cruce monohíbrida entre animales heterocigóticos sea homocigótica (AA o aa) es igual a $\frac{1}{4} + \frac{1}{4} = \frac{1}{2}$

No obstante, los cálculos en genética se pueden facilitar si se toman en cuenta los siguientes principios:

1. **Los genes se designan con letras, generalmente las mayúsculas representan a los alelos dominantes y las minúsculas, a los recesivos.** Aunque existen otras nomenclaturas, por ejemplo, $L^A L^B$ o $L^+ L^-$, representan dos alelos del mismo gen.
2. **Los genes son independientes entre sí, no se mezclan ni desaparecen generación tras generación y se heredan de manera independiente.**
3. **Cada gameto recibe un gen de cada par del padre y otro de cada par de la madre, en cualquier combinación.**
4. **Un individuo puede producir dos tipos de gametos por cada par heterocigótico de genes que posea. Es decir, un individuo producirá $2 \times 2 \times 2 \dots = 2^n$ tipos de gametos diferentes, dependiendo del número (n) de pares heterocigóticos que posea.**

EJEMPLOS

- ¿Cuántos diferentes tipos de gametos podría producir cada uno de los siguientes individuos?
 - aaBb respuesta $2^1 = 2$ (solo hay un par heterocigótico)
 - CCDdee respuesta $2^1 = 2$ (un par heterocigótico)
 - AABbCcDD respuesta $2^2 = 4$ (dos pares heterocigóticos)
 - MmNnOoPpQq respuesta $2^5 = 32$ (cinco pares heterocigóticos)
 - UUVVWWXXYYZz respuesta $2^1 = 2$ (un par heterocigótico)

5. **La fecundación es la unión casual de un gameto femenino con uno masculino.** Por “unión casual” debe entenderse que los gametos se pueden unir independientemente del tipo de genes que posea.

6. Los fenotipos resultantes de cualquier cruce comprenden todas las posibles combinaciones de los genotipos dados por cada par de genes independientes.
7. De acuerdo a los principios mendelianos, en la cruce de dos individuos heterocigóticos se esperaría obtener dos fenotipos por cada par de genes considerado. Es decir, el número de fenotipos que se podría formar en una F_2 sería de 2^n .

EJEMPLO

- En la cruce entre dos individuos heterocigóticos para tres caracteres que muestran dominancia completa en cada uno de ellos ($AaBbCc \times AaBbCc$) ¿Cuántos fenotipos posibles sería posible obtener entre su descendencia?

Respuesta: $2^3 = 8$ posibles fenotipos:

- dominante en las tres características (A- B- C-)
- dominante en la primera, dominante en la segunda, recesivo en la tercera (A- B- cc)
- dominante en la primera, recesiva en la segunda, dominante en la tercera (A- bb C-)
- recesivo en la primera, dominante en la segunda, dominante en la tercera (aa B- C-)
- dominante en la primera, recesivo en la segunda, recesivo en la tercera (A- bb cc)
- recesivo en la primera, dominante en la segunda, recesivo en la tercera (aa B- cc)
- recesivo en la primera, recesivo en la segunda, dominante en la tercera (aa bb C-)
- recesivo en las tres características (aa bb cc)

8. En la cruce de dos individuos heterocigóticos se espera que el genotipo de la progenie resulte en una proporción de 1:2:1, es decir, 1/4 homocigótico dominante, 2/4 heterocigóticos y 1/4 homocigótico recesivo. Es decir, que el número de genotipos resultante sería de 3^n , dependiendo del número de pares heterocigóticos considerados, y las proporciones genotípicas serían $(1/4:2/4:1/4)^n$

EJEMPLO

- En la cruce entre dos individuos heterocigóticos para dos pares de genes (AaBb x AaBb), donde las letras mayúsculas representan los caracteres dominantes:
 - a) ¿Cuántos posibles genotipos diferentes se podrían obtener entre sus descendientes?
 - b) ¿Cuáles serían las proporciones genotípicas esperadas de individuos heterocigóticos para ambos caracteres?

Respuesta a) $3^2 = 9$

Es decir, hay 9 posibles combinaciones entre los dos genotipos, tomando uno de cada uno de los genotipos en cada locus por separado:

AA		BB	
Aa		Bb	→ AABB, AABb, AAbb, AaBB, AaBb, AAbb, aaBB, aaBb y aabb.
aa		bb	

Respuesta b) $(1/2)^2 = 1/4$

$$2/4 \text{ Aa} \quad | \quad 2/4 \text{ Bb} = 4/16 = 1/4 \text{ AaBb}$$

- 9. Si existe dominancia completa, en la cruce de dos individuos heterocigóticos se espera que el fenotipo de la progenie resulte en una proporción de 3 a 1. Tres que muestren el carácter dominante por uno que muestre el carácter recesivo, para cada par de genes considerado. Por tanto, las proporciones esperadas se ajustarían al binomio (3/4 dominantes: 1/4 recesivo) elevado a la potencia dada por el número de pares heterocigóticos.**

EJEMPLO.

- Los Pavos color bronce tienen por lo menos un alelo dominante R. Los pavos rojos son homocigóticos para el alelo recesivo rr. Otro gen dominante H, produce plumas normales y el genotipo recesivo hh produce plumas sin membranas, condición

denominada "pilosas". En cruza entre aves homocigóticas color bronce y pilosas, y aves homocigóticas con plumaje rojo y plumas normales, ¿qué proporción de la progenie F₂ será:

- a) genotipo Rrhh?
- b) fenotipo color bronce y piloso?
- c) genotipo rrHH?
- d) fenotipo color rojo con plumas normales?
- e) genotipo RrHh?
- f) fenotipo color bronce con plumas normales?
- g) genotipo rrhh?
- h) genotipo RRHh?

Planteamiento:

Cruza	RRhh x rrHH
	↓
F ₁	RrHh x RrHh

La proporción fenotípica esperada en la F₂ sería de 3:1 y la genotípica de 1:2:1 para cada locus por separado, entonces:

- a) Rr (2/4), hh (1/4) = 2/4 x 1/4 = 2/16
- b) Bronce es dominante (3/4), piloso es recesivo (1/4) = 3/4 x 1/4 = 3/16
- c) rr (1/4), HH (1/4) = 1/16
- d) rojo es recesivo (1/4), plumas normales es dominante (3/4) = 3/16
- e) Rr (2/4), Hh (2/4) = 4/16 = 1/4
- f) Bronce es dominante (3/4), plumas normales es dominante (3/4) = 9/16
- g) rr (1/4), hh (1/4) = 1/16
- h) RR (1/4), Hh (2/4) = 2/16 = 1/8

5. APLICACIÓN DE LAS LEYES DE MENDEL EN LOS ANIMALES.

5.1 Dominancia Completa

En la dominancia simple o completa el heterocigoto, aunque genéticamente diferente, tiene el mismo fenotipo que uno de los homocigóticos (es decir, $Aa = AA$), y la presencia del gen recesivo queda funcionalmente oculta. La dominancia se considera por tanto como un efecto funcional o fisiológico y es un tipo de interacción alélica en donde uno de los genes se expresa y, a la vez, enmascara al gen que se encuentra en el mismo locus del otro cromosoma homólogo. El gen que enmascara se llama gen dominante y el enmascarado gen recesivo.

En los experimentos de Mendel, al cruzar dos líneas puras, los híbridos obtenidos expresaban uno de los rasgos de sus progenitores, que correspondía a la expresión del gen dominante. Por lo tanto el **Factor recesivo** sólo puede llegar a tener una expresión fenotípica bajo condiciones de genotipo homocigótico.

5.1.1 Ejemplos de Dominancia y Recesividad.

Analizando las características del ganado Angus y el ganado Hereford, podemos encontrar varios caracteres contrastantes que se deben a la presencia de genes con efectos dominantes o recesivos. El color negro del Angus es dominante sobre el rojo del Hereford; la presencia de cuernos en el Hereford es recesiva sobre la ausencia de cuernos del Angus, y el color blanco de la cara del Hereford es dominante sobre la cara pigmentada del Angus.

Entonces, si le llamamos **N** al gen del color negro y **n** al del color rojo, **P** al gen de la ausencia de cuernos y **p** al de la presencia de cuernos y **B** al gen de la cara blanca y **b** al gen de la cara pigmentada (negra) tendríamos que el ganado Angus tiene genotipo **NNPPbb**, y el ganado Hereford tendría genotipo **nnppBB** (Fig. 6).

Si se hace un cruzamiento entre ganado Angus puro con ganado Hereford puro y tomamos en cuenta sólo el color esperaríamos que la F_1 fuese toda de color negro; si tomamos en

cuenta solamente la cornamenta esperaríamos que toda la F_1 fuese sin cuernos y, si tomamos en cuenta solamente el tipo de cara esperaríamos que toda la F_1 tuviese la cara blanca, de acuerdo a la Ley de la dominancia (primera ley de Mendel).

NN x nn	PP x pp	bb x BB
Negro x rojo	Sin cuernos x con cuernos	cara pigmentada x cara Blanca
↓	↓	↓
Nn	Pp	Bb
Negros	Sin cuernos	Cara Blanca

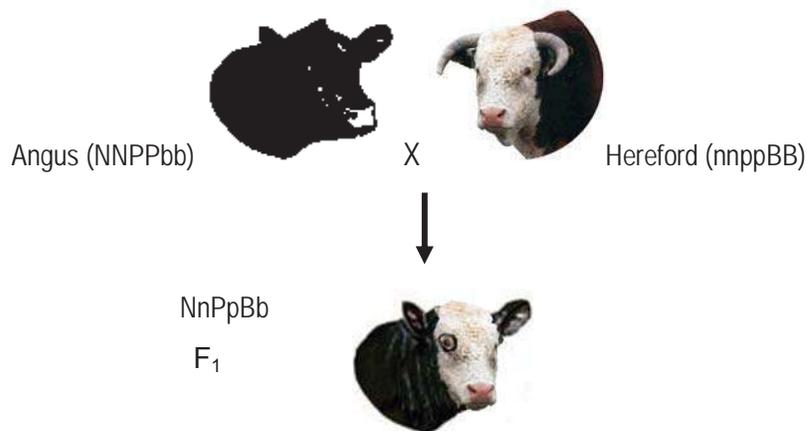


Figura 6. Ejemplo de dominancia y recesividad en un cruce trihíbrido entre ganado Angus (Negro, Sin cuernos y cara pigmentada) por Hereford (rojo, con cuernos y de cara Blanca); la F_1 muestra los tres caracteres dominantes: Negro, Sin cuernos y de cara Blanca

Y si se hacen los cruzamientos de la F_1 entre sí, obtendríamos una F_2 consistente en una proporción de 3:1 en cada una de las características; tres mostrando el carácter dominante por uno mostrando el carácter recesivo, de acuerdo a la Ley de la segregación de los caracteres (segunda ley de Mendel):

Nn x Nn = negro x negro	Pp x Pp	Bb x Bb
↓	↓	↓
3 N- : 1 nn	3 P- : 1 pp	3 B- : 1 bb
3 negros: 1 rojo	3 sin cuernos: 1 con cuernos	3 cara blanca: 1 cara negra

Ahora bien, si tomamos en cuenta sólo dos caracteres, por ejemplo el color y la cornamenta, en la cruce de Angus puro con Hereford puro, la F_1 serían todos de color negro y sin cuernos:

NN PP x nn pp

↓

Nn Pp

y en la F₂ encontraríamos la proporción de 9:3:3:1, de acuerdo a la Ley de la segregación independiente de los caracteres (tercera ley de Mendel):

3 Negros	3 sin cuernos	=	3 x 3 = 9 negros sin cuernos
1 rojo	1 con cuernos		3 x 1 = 3 negros con cuernos
			1 x 3 = 3 rojos sin cuernos
			1 x 1 = 1 rojo con cuernos

Si tomamos en cuenta los tres caracteres en conjunto, entonces esperaríamos que la F₁ fuese homogénea, negra, sin cuernos y de cara blanca (1ª Ley de Mendel); y en la F₂ una proporción de 27:9:9:9:3:3:3:1 (2ª y 3ª Ley de Mendel).

NN PP bb x nn pp BB

↓

Nn Pp Bb x Nn Pp Bb

↓

3 negros	3 sin cuernos	3 cara blanca	=	3 x 3 x 3 = 27 negros sin cuernos cara blanca
1 rojo	1 con cuernos	1 cara negra		3 x 3 x 1 = 9 negros sin cuernos cara negra
				3 x 1 x 3 = 9 negros con cuernos cara blanca
				1 x 3 x 3 = 9 rojos sin cuernos cara blanca
				3 x 1 x 1 = 3 negros con cuernos cara negra
				1 x 3 x 1 = 3 rojos sin cuernos cara negra
				1 x 1 x 3 = 3 rojos con cuernos cara blanca
				1 x 1 x 1 = 1 rojo con cuernos cara negra

5.1.2 Ejercicios de Dominancia y Recesividad.

- 1.1 En el ganado Holstein las manchas del pelaje son debidas a la presencia de un gen recesivo, mientras que el pelo de un solo color es dominante ¿Qué tipos de descendientes esperarías encontrar al cruzar dos animales manchados?
- 1.2 En las crías de ganado lechero Holstein-Friesian se sabe que un alelo recesivo n produce crías blancas con manchas rojas y; el alelo dominante N produce crías blancas con manchas negras. Si el toro portador se aparea con una vaca portadora, determínese la probabilidad:
 - a) De que la primera cría nazca con manchas rojas;
 - b) Que la primera cría sea blanca con manchas negras;
 - c) ¿Cuál es la proporción fenotípica esperada entre la descendencia del cruzamiento de vacas F₁ con manchas negras apareadas con el toro portador?;
 - d) Si el toro portador se aparea con vacas de manchas negras homocigóticas, ¿qué proporción fenotípica pudiera esperarse entre la progenie?
- 1.3 Si en el ganado bovino la ausencia de cuernos es dominante sobre la presencia de cuernos ¿Cuáles serán las proporciones fenotípicas esperadas en la F₂ de la cruce un toro con cuernos (pp) con una vaca homocigótica sin cuernos (PP)?
- 1.4 En el ganado bovino, la ausencia de cuernos (P) es dominante sobre la presencia de ellos (p), el negro (N) es dominante sobre el rojo (n). ¿Qué proporciones pueden esperarse en las crías de un toro homocigótico negro y sin cuernos cruzado con vacas homocigóticas rojas con cuernos?
- 1.5 El color negro en el ganado vacuno Angus es dominante sobre el rojo. Un toro negro es cruzado con una vaca negra y se obtiene un ternero rojo ¿Cuáles son los genotipos de los dos progenitores?
- 1.6 Un hato de vacas negras sin cuernos tiene un toro también negro sin cuernos. En la primera generación nacen terneros rojos y terneros negros; algunos de los terneros rojos poseen cuernos. Si la falta de cuernos es dominante sobre la presencia de cuernos y si el negro es dominante sobre el rojo, ¿Cuál es el genotipo más probable de cada uno de los padres de los terneros rojos y con cuernos?
- 1.7 Con los animales del problema anterior diseñe un programa de selección y cruzamiento para formar una línea pura de ganado rojo con cuernos.

- 1.8 En los caballos el gen que determina el color negro (E) es dominante sobre el que determina el color alazán (e). Si se cruzan un caballo negro con una yegua de color alazán y tienen una cría de color alazán ¿Cuál es el genotipo más probable del caballo?
- 1.9 En los caballos el color negro depende de un gen dominante E, el alazán de sus alelo recesivo e; el andar al trote se debe a un gen dominante T, y el andar sobre el paso a su alelo t. Si un caballo negro homocigótico al paso, se cruza con una yegua alazán trotadora.
- ¿Cuál será el aspecto de F_1 ?
 - ¿Cuáles serían las probabilidades fenotípicas de F_2 ?
 - Si un macho F_1 es apareado con una hembra homocigótica negra trotadora, ¿Qué clase de descendencia resultaría?
- 1.10 La lana negra del borrego se debe a un alelo recesivo b y la lana blanca a su alelo dominante B. Un macho blanco se cruza con una hembra blanca, ambos portadores del alelo para lana negra. Producen un cordero blanco que posteriormente se somete a una cruce de prueba con su madre. ¿Cuál es la proporción fenotípica esperada de descendientes con lana negra?
- 1.11 El carácter normal de la pata hendida en el puerco es producido por el genotipo homocigótico recesivo mm. La condición de la pata de mula es generada por el genotipo dominante M. El pelaje negro es gobernado por un alelo dominante (N) en otro locus y el pelaje rojo por su alelo recesivo (n). Una hembra negra con pata de mula es apareada con un cerdo rojo con pata hendida y da lugar a varias camadas. Si los 26 lechoncitos nacidos de este apareamiento son negros y con pata de mula. ¿Cual es el genotipo más probable de los padres de los lechoncitos?
- 1.12 Un cerdo negro con pata de mula es apareado con una hembra del mismo fenotipo. Entre la descendencia F_1 se encontraron 6 lechones negros de pata hendida; 7 rojos de para de mula, 15 negros de pata de mula, 3 rojos de pata hendida.
- Si a todos los descendientes F_1 rojos con pata de mula se les hace la cruce de prueba (\times mmnn), ¿Qué proporción fenotípica podríamos esperar entre la descendencia resultante?
 - Si a la hembra se le hace cruce de prueba (\times mmnn), ¿Qué proporción fenotípica nos resultara en la descendencia?
- 1.13 Un criador de cerdos aparea a un cerdo de ojos de color rojo con una medio hermana (del cerdo) también de ojos rojos, y se obtienen 9 crías de las cuales 2 tienen los ojos rojos y 7 los tienen oscuros.
- Explique si el gen que determina el color de los ojos rojos es dominante o recesivo.
 - ¿Cuáles son los genotipos probables de los progenitores?

- c) ¿Cómo se produciría una línea de cerdos con ojos normales?
- 1.14 El color negro en la raza porcina Hampshire es dominante (M) sobre el color rojo del Duroc (n). Al cruzar un animal Hampshire homocigótico para el color negro con una hembra Duroc, homocigótico para el color rojo ¿qué proporciones genotípicas y fenotípicas se esperarían en la F_1 y en la F_2 ?
- 1.15 Considerando el color de los cerdos (N =negro; n =rojo) y la presencia de faja blanca (F =con faja; f =sin faja) que se presenta en forma dominante en la raza Hampshire y recesiva en el Duroc, al cruzar un cerdo homocigótico dominante negro con faja ($NNFF$) con un homocigótico recesivo rojo sin faja ($nnff$)
- a) ¿Cuáles serían las proporciones fenotípicas de la primera generación?
- b) ¿Cuáles serían las características fenotípicas y las proporciones de la F_2 ?
- 1.16 En el cerdo una forma de queratosis (una anomalía de la piel) se debe a la presencia de un gen dominante. Un cerdo con queratosis, cuyo padre era normal, se aparea con una cerda con queratosis, cuya madre era normal.
- a) ¿Cuáles son las probabilidades de que las 3 primeras crías tengan queratosis?
- b) ¿Cuál es la probabilidad de que las tres crías sean sanas?
- c) ¿Cuál es la probabilidad de que la cuarta cría sea una hembra normal?
- d) ¿Cuál es la probabilidad de que sólo una de las cuatro crías esté sana?
- 1.17 Entre las gallinas, la cabeza con cresta es producida por el gen dominante C , y la cabeza sin cresta por su alelo recesivo c . El gen de las plumas de color negro R es dominante al rojo r . Un ave homocigótica de plumaje negro y cabeza sin cresta es cruzada con un ave homocigótica de plumaje rojo y cabeza con cresta. ¿qué proporciones fenotípicas y genotípicas podemos esperar entre su descendencia?
- 1.18 La presencia de plumas en las patas de las gallinas se debe a la presencia de un alelo dominante (L) y el tipo de cresta de chícharo está dado por el alelo dominante (P) sobre la cresta sencilla. Suponga que de una cruce entre gallos puros de patas emplumadas y cresta sencilla con gallinas puras sin plumas en las patas y cresta de chícharo se selecciona a la progenie de la F_2 que tiene cresta simple y plumas en las patas y se cruzan entre sí ¿cómo sería su progenie?
- 1.19 Entre las gallinas, la cabeza con cresta es producida por el gen dominante C , y la cabeza sin cresta por su alelo recesivo c . El tipo de cresta de chícharo (P) es dominante sobre el tipo de cresta sencilla (p). Esquematice la cruce entre aves $CCPP \times ccpp$ y:
- a) Determine la proporción fenotípica esperada en la F_1
- b) Determine la proporción fenotípica esperada en la F_2

- 1.20 En las gallinas el color negro se debe a un gen dominante N, el rojizo a su alelo n las cabezas con crestas se deben al gen dominante C, la cabeza sin cresta a su alelo recesivo c.
- Un gallo rojizo con cresta se cruza con una gallina negra sin cresta. Producen muchos descendientes, la mitad de los cuales son negros con cresta y la otra mitad rojos con cresta ¿Cuáles son los genotipos de los progenitores?
 - Si se aparean un gallo y una gallina negros con cresta y producen pollos negros con cresta y sin cresta, rojizos con cresta y sin cresta ¿Cuáles son los genotipos más probables de los progenitores?
- 1.21 En las palomas el patrón "abigarrado" depende de un gen dominante C y el patrón "liso" al alelo recesivo c. Al color rojo lo controla un gen dominante B y al marrón el alelo recesivo b. Haga un esquema completo de la cruce entre individuos homocigóticos "abigarrados" y rojos con otros lisos y de color marrón y obtenga la F₂.
- 1.22 Se sabe que la uniformidad del color en una especie de aves es recesivo con respecto al tipo manchado (M) y el rojo (R) es dominante sobre el pardo. Expresar los genotipos probables de los progenitores de las cruces siguientes:
- Hembra parda manchada cruzada con macho rojo uniforme produjo dos crías rojas manchadas, dos rojos uniformes y una parda manchada
 - Parda manchada cruzada con una parda uniforme; produjo 13 pardas manchada y 15 pardas uniformes.
 - Parda manchada con roja uniforme; produjeron 19 rojas manchada.
 - Parda manchada con roja uniforme; produjeron 9 pardas manchada, 8 rojas manchadas, 7 pardas uniformes y 1 roja uniforme.
 - Roja manchada con roja uniforme; dieron lugar a 14 rojas manchada, 4 pardas manchada, 16 rojas uniforme y 5 pardas uniformes.
 - Roja uniforme con roja uniforme; produjeron 32 rojas uniformes y 12 pardas uniformes
- 1.23 El pelo negro de los cuyos o cobayos es un carácter dominante (N), la alternativa es el carácter recesivo del pelo blanco (n). Cuando un cobayo puro negro se cruza con uno blanco, ¿qué proporción de la F₂ negra se espera que sea heterocigótica?
- 1.24 Si un cobayo hembra negro se somete a un cruzamiento de prueba y produce dos crías negras en cada una de tres camadas ¿cuál es su genotipo más probable de la hembra?

- 1.25 Cuando se cruzan entre si dos cobayos heterocigóticos negros, siendo el color negro dominante:
- ¿De cuántas maneras pueden producirse tres crías negras y dos blancas?
 - ¿Cuál es la probabilidad de que las tres primeras crías sean alternadamente negro, blanco, negro;
 - ¿Cuál es la probabilidad de que las tres primeras crías sean alternadamente blanco, negro, blanco?
 - ¿Cuál es la probabilidad de que entre los tres descendientes se produzcan dos crías negras y una blanco en cualquier orden?
- 1.26 Varios cobayos negros del mismo genotipo se aparearon y produjeron una descendencia de 29 negros y 9 blancos. ¿qué genotipo pudiera predecirse que tuvieron los padres?
- 1.27 Si un cobayo hembra negro se cruza y produce cuando menos un descendiente blanco, determínese:
- El genotipo y fenotipo del macho que produjo el descendiente blanco;
 - El genotipo de la hembra
- 1.28 Cobayos negros heterocigóticos se aparearon con cobayos blancos recesivos homocigóticos. Predíganse las proporciones genotípicas y fenotípicas esperadas del cruzamiento retrógrado de un descendiente F_1 negro con:
- El precursor negro
 - El precursor blanco
- 1.29 Si en varios apareamientos entre dos cuyos negros se producen 29 crías negras y 9 blancas ¿cuál sería su predicción en cuanto a los genotipos de ambos padres?
- 1.30 Un cuyo negro cruzado con una cuya albina produjo 12 crías negras. Cuando la albina se cruzó con un segundo cuyo negro, se obtuvieron 7 crías negras y 5 albinas. ¿Cuál es la mejor explicación para esta situación genética?
- 1.31 En los cobayos el gen N determina el color negro y su alelo n el color blanco. Las uñas largas están determinadas por el gen U y las cortas por el gen u. Señale las proporciones fenotípicas y genotípicas de los cruzamientos que citan a continuación:
- Ambos padres homocigóticos, un doble dominante y el otro doble recesivo.
 - Uno de los padres de uñas cortas y heterocigótico negro, el otro heterocigótico para ambos caracteres.
 - Ambos padres heterocigóticos para ambos caracteres.

- d) Uno de los padres es heterocigótico para el color y homocigótico de uñas largas, el otro es homocigótico de color blanco y heterocigótico para el largo de las uñas.
- 1.32 En los conejos, el pelo corto se debe a un gen dominante L y el pelo largo a su alelo recesivo l. Una cruce entre una hembra de pelo corto y un macho de pelo largo produce una camada de un conejo de pelo largo y siete de pelo corto.
- ¿Cuáles son los genotipos de los padres?
 - ¿Qué proporción fenotípica era de esperarse en la generación F_1 ?
 - ¿Cuántos de los 8 conejitos hubiéramos esperado tuvieran el pelo largo?
- 1.33 En los conejos el pelo negro depende de un gen B, y el café del gen b. La longitud normal del pelo depende del gen R, y el pelo corto (rex), del alelo r.
- Resumir los resultados de un cruzamiento entre un conejo homocigótico negro de longitud normal de pelo y un conejo rex café.
 - ¿Qué proporción de los conejos normales negros F_2 del cruzamiento anterior puede esperarse que sea homocigótica para ambos genes?
 - Resumir un retrocruzamiento entre la F_1 y el progenitor homocigótico recesivo rex café.
- 1.34 Un conejo manchado se cruza con un conejo de color uniforme, produjeron toda la descendencia manchada. Cuando estos conejos F_1 se cruzan entre si, producen 32 conejos manchados y 10 conejos de color uniforme
- Determine los genotipos probables de estos conejos.
 - ¿Cuántos conejos manchados de F_2 , deberían ser homocigóticos?
 - ¿Cuánto conejos de color uniforme de F_2 , deberían ser homocigóticos?
- 1.35 Cuando se cruzaron ratones de color gris con ratones albinos, en la primera generación todos fueron grises y en la F_2 se obtuvieron 198 ratones grises y 72 blancos.
- Postule una hipótesis para explicar estos resultados
 - Con base en esa hipótesis esquematice el cruzamiento realizado
- 1.36 Los ratones gordos se pueden producir por dos genes independientemente distribuidos. El genotipo recesivo ob/ob genera un ratón gordo y estéril llamado "obeso". Su alelo dominante Ob da lugar a crecimiento normal. El genotipo recesivo ad/ad también produce un ratón gordo, estéril llamado "adiposo" y su alelo dominante Ad ocasiona crecimiento normal. ¿Qué proporciones fenotípicas podemos esperar en la descendencia de la cruce entre ratones de genotipo Ob/ob Ad/ad x Ob/ob Ad/ad?
-

- 1.37 En ratones, el color negro (B) es dominante a blanco (b). Un alelo dominante (U) produce una banda amarilla debajo de la punta de cada pelo en ratones con piel negra, esto da una apariencia escarchada conocida como agutí. La expresión del alelo recesivo (u) da como resultado un color sólido. ¿Si se cruzan ratones heterocigóticos para ambos alelos ¿cuál será la proporción esperada de su descendencia?
- 1.38 Se sabe que el color del pelaje de los ratones está determinado por varios genes. La presencia de una banda de pigmento amarillo cerca de la punta del pelo es llamado diseño agutí y es producida por el alelo dominante U. La condición recesiva para este mismo locus (uu) no tiene esta banda subapical y es denominado no-agutí. El alelo dominante para el otro locus N produce pelaje negro y el genotipo recesivo nn motiva el pelaje café. El genotipo homocigótico cc limita la producción de pigmento a las extremidades en un diseño llamado Himalaya, mientras que el genotipo C- permite que el pigmento se distribuya por todo el cuerpo.
- En las cruces entre ratones puros café, agutí, himalayos con ratones puros negros, ¿Cuáles serían las proporciones fenotípicas esperadas en la F_1 y en la F_2 ?
 - ¿Qué proporción negro-agutí, se esperaría en F_2 que fuera de genotipo $UuNNCc$?
 - ¿Qué porcentaje de todos los himalayos en F_2 podría esperarse que mostraran pigmento café?
 - ¿Qué porcentaje de todos los agutíes en F_2 exhibirían pigmento negro?
- 1.39 En los ratones el gen C que determina el pelaje pigmentado es dominante sobre su alelo c para color blanco. El gen V para comportamiento normal es dominante sobre el gen v para "danzarín". Dé los probables genotipos de los progenitores en los siguientes apareamientos:
- Pigmentado normal x blanco normal dio 29 crías pigmentadas normales y 10 pigmentadas danzarines
 - Pigmentado normal x pigmentado normal dio 38 pigmentados normales, 15 pigmentados danzarines, 11 blancos normales y 4 blancos danzarines.
 - Pigmentado normal x blanco danzarín dio 8 pigmentados normales, 7 pigmentados danzarines, 9 blancos normales y 6 blancos danzarines.
- 1.40 Un gen dominante W produce una textura de pelo "de alambre" en los perros; su alelo recesivo w produce el pelo liso. Un grupo de perros con pelo de alambre heterocigoto se cruzan y su progenie F_1 es después sujeta a cruce de prueba. Determine las proporciones genotípicas y fenotípicas esperadas entre la progenie en el cruzamiento de prueba.

- 1.41 En los perros el pelo duro se debe a un gen dominante y el pelo suave a su alelo recesivo. Dos perros de pelo duro producen toda la camada de cachorros de pelo duro. Para averiguar rápidamente si estos perritos llevan el gen recesivo, ¿con que tipo de perra deberían cruzarse?
- 1.42 En los gatos, el gen para pelo largo, como el que tienen los gatos persas, es recesivo respecto al gen para pelo corto. Un gato de pelo corto es apareado con una hembra persa. Esta da a luz ocho gatitos, seis con pelo corto y dos con pelo largo. Estos resultados, ¿están de acuerdo con los que se esperan matemáticamente? Si se desvían, ¿Cómo puede usted explicar esta desviación?
- 1.43 Supongamos que los gatos del problema anterior son apareados cuatro veces más y ahora tienen un total de 40 hijos, ¿esperaría usted que los resultados se aproximaran más a la esperanza matemática?
- 1.44 En los tigres la pigmentación normal de la piel se debe a un gen dominante C, mientras que el gen del albinismo es su alelo recesivo c. Un tigre normal se aparea con una tigresa albina, su primera cría es albina. ¿Cuáles son los genotipos de cada individuo?
- 1.45 Un tigre albino se aparea con una tigresa normal. Tienen 7 crías en distintos partos todos de pigmentación normal. ¿Cuáles son los genotipos más probables de los padres y de los hijos?
- 1.46 Un tigre normal, cuyo padre fue albino, se aparea con una tigresa albina cuyos padres eran de pigmentación normal. Tiene tres hijos, dos de pigmentación normal y uno albino. Determine los genotipos de cada uno de los individuos involucrados en este problema.
- 1.47 En las zorras, el color de piel negro plateado es codificado por un alelo recesivo b y el color rojo por su alelo dominante B. Determine las proporciones genotípicas y fenotípicas esperadas del siguiente apareamiento:
- a) Rojo puro x rojo portador
 - b) Rojo portador x negro plateado
 - c) Rojo puro x negro plateado
- 1.48 Un gen P dominante determina el color pardo del visón, mientras que su alelo recesivo determina el color platino. Esquematice la cruce entre visones puros pardos con visones platinos hasta obtener la F₂.

5.1.3 Respuestas de los Ejercicios de Dominancia y Recesividad.

- 1.1 Todos manchados, porque para poder presentar las manchas deben de ser homocigóticos recesivos.
- 1.2 a) $\frac{1}{4}$.
b) $\frac{3}{4}$.
c) 1 negra: 1 roja.
d) todas negras.
- 1.3 3 sin cuernos: 1 con cuernos.
- 1.4 Todos negros sin cuernos.
- 1.5 Nn x Nn.
- 1.6 NnPp x NnPp.
- 1.7 Seleccionar únicamente animales rojos con cuernos y aparearlos entre sí, dado que ambos caracteres son recesivos los animales deben ser homocigóticos y sólo pueden dar crías rojas con cuernos.
- 1.8 Ee.
- 1.9 a) Negros y Trotadores (EeTt).
b) 9 negros trotadores, 3 negros al paso, 3 alzán al trote y 1 alzán al paso.
c) Todos negros y al trote.
- 1.10 $\frac{1}{6}$.
- 1.11 NNMM x nmm.
- 1.12 a) $\frac{3}{4}$ rojos con pata de mula y 1 rojo con pata hendida.
b) $\frac{1}{4}$ negro pata de mula: $\frac{1}{4}$ negro pata hendida: $\frac{1}{4}$ rojo pata de mula: $\frac{1}{4}$ rojo pata hendida.
- 1.13 a) El gen causante de los ojos rojos es dominante porque los padres deben ser portadores de un gen recesivo que aparece en condición homocigótica y da crías con ojos de color normal. Ambos padres son heterocigóticos.
b) Cruzando animales que tuvieran los ojos de color normal.
- 1.14 En la F₁ todos serían negros heterocigóticos (Nn) y en la F₂ esperaríamos 1 negro homocigótico (NN), 2 negros heterocigóticos (Nn) y 1 rojo homocigótico (nn).
- 1.15 a) En la F₁ todos los animales serían negros con franja.

- b) En la F_2 esperaríamos una proporción de 9 negros con franja, 3 negros sin franja, 3 rojos con franja y 1 rojo sin franja.
- 1.16 a) $9/64$.
- b) $1/64$.
- c) $1/4$.
- d) $27/64$.
- 1.17 Todos negros con cresta y heterocigóticas ($RrCc$).
- 1.18 $8/9$ de cresta sencilla y patas emplumadas: $1/9$ de cresta sencilla y patas sin plumas.
- 1.19 a) La F_1 sería toda con cresta de chícharo.
- b) En la F_2 esperaríamos una proporción de 9 con cresta de chícharo, 3 con cresta sencilla y 4 sin cresta.
- 1.20 a) $nnCc \times Nncc$
- b) $NnCc \times NnCc$
- 1.21 $CCBB \times ccbb$ (Padres)
- ↓
- $CcBb \times CcBb$ ($F_1 \times F_1$)
- ↓
- | | | | |
|------|------|---|---|
| 3 C- | 3 B- | } | 9 rojos abigarrados: 3 rojos lisos, 3 marrón abigarrados: 1 marrón liso |
| 1 cc | 1 bb | | |
- 1.22 a) $rrMm \times Rrmm$
- b) $rrMm \times rmmm$
- c) $rrMM \times Rrmm$
- d) $rrMm \times Rrmm$
- e) $RrMm \times Rrmm$
- f) $Rrmm \times Rrmm$
- 1.23 $2/3$.

- 1.24 NN.
- 1.25 a) 10
b) 3/64
c) 9/64
d) 27/64
- 1.26 Nn x Nn.
- 1.27 a) Puede haber sido blanco (nn) o negro heterocigótico (Nn).
b) Nn.
- 1.28 a) $\frac{1}{4}$ NN = negro: $\frac{1}{2}$ Nn = negro: $\frac{1}{4}$ nn = blanco; $\frac{3}{4}$ negro: $\frac{1}{4}$ blanco;
b) $\frac{1}{2}$ Nn = negro: $\frac{1}{2}$ nn = blanco.
- 1.29 Nn x Nn.
- 1.30 La hembra es heterocigótica (Nn), en el primer apareamiento el macho probablemente era homocigótico (NN) y el segundo parto el macho debió haber sido heterocigótico.
- 1.31 a) Todos negros de uñas largas.
b) $\frac{3}{8}$ negros uñas largas, $\frac{3}{8}$ negros uñas cortas, $\frac{1}{8}$ blanco uñas largas, $\frac{1}{8}$ blanco uñas cortas.
c) 9: 3: 3: 1
d) 1: 1: 1: 1
- 1.32 a) hembra LI X macho II.
b) 1 corto: 1 largo.
c) 4.
- 1.33 a) RRBB x rrrb \rightarrow RrBb, Toda la F₁ será negra con pelo de longitud normal.
b) 2/16.
c) RrBb x rrrb \rightarrow 1 negro largo: 1 negro corto: 1 café largo: 1 café corto
- 1.34 a) MM x mm.
b) 21.
c) La cuarta parte, es decir 10.5 (matemáticamente).

- 1.35 a) La proporción de 3:1 sugiere un solo par de genes, dominando el gen para el color sobre el gen para el blanco.
b) $GG \times gg \rightarrow Gg$
c) $Gg \times Gg \rightarrow$ 3 grises: 1 albino; de los 270 ratones de la F_2 esperaríamos $\frac{3}{4}$ partes (202.5) mostrando el carácter dominante y $\frac{1}{4}$ parte, el recesivo (67.5), las desviaciones entre los valores observados y los esperados pueden ser por casualidad.
- 1.36 9 normales: 3 gordos obesos: 3 gordos adiposos: 1 gordo obeso y adiposo.
- 1.37 9 negros agutí: 3 negros sólido: 4 blancos.
- 1.38 a) En la F_1 esperaríamos que todas las crías fueran negras y agutí; en la F_2 esperaríamos una proporción de 27/64 negros agutí, 9/64 negros agutí e himalaya, 9/64 café agutí, 9/64 negros, 3/64 café agutí himalaya, 3/64 negro himalaya, 3 cafés y 1 café himalaya.
b) 4
c) $1/16 = 6.25\%$
d) $9/16 = 56.25\%$
- 1.39 a) $CCVv \times ccVv$
b) $CcVv \times CcVv$
c) $CcVv \times ccv$
- 1.40 $\frac{1}{2} Ww =$ pelo de alambre: $\frac{1}{2} ww =$ liso.
- 1.41 Con una perra de pelo suave.
- 1.42 No porque esperaríamos una proporción de 1:1 si el macho es heterocigótico. Pero como cada fecundación es un evento al azar y el número de eventos es limitado es poco probable que se cumplan las leyes mendelianas "al pie de la letra".
- 1.43 Si porque las probabilidades de obtener una proporción 1:1 son más altas.
- 1.44 El tigre es heterocigótico y la hembra es homocigótica recesiva.
- 1.45 Con toda seguridad el tigre es homocigótico recesivo y la hembra es homocigótica dominante; las crías son heterocigóticas.
- 1.46 El tigre es heterocigótico, su padre homocigótico recesivo; la tigresa es homocigótica recesiva; las crías de pigmentación normal son heterocigóticas y la cría albina es homocigótica recesiva.
- 1.47 a) Todos rojos
b) $\frac{1}{2}$ rojos: $\frac{1}{2}$ negro plateado
c) Todos rojos.
- 1.48 $P \times pp \rightarrow Pp$; $Pp \times Pp \rightarrow 1 PP, 2Pp, 1pp$.
-

5.2 Manifestación de Caracteres Mezclados en los Heterocigóticos

Ocasionalmente, se encuentran modificaciones al modo de herencia simple descrita por Mendel (1866) en que el heterocigótico se expresa fenotípicamente en forma diferente de cualquiera de los homocigóticos y las relaciones fenotípica y genotípica son iguales, 1:2:1. Este tipo de acción genética se denomina casi indistintamente ausencia de dominancia, aditividad, dominancia parcial, dominancia incompleta herencia intermedia o codominancia (Gardner *et al.*, 2000; Lasley, 1991; Legates y Warwick, 1992; Moore, 1968; Stansfield, 1991; Strickberger, 1985), dependiendo del autor consultado, aunque es más generalizado el término codominancia.

En este modo de acción génica, los diferentes autores refieren, en términos generales, que si el fenotipo heterocigótico coincide con el fenotipo de cualquiera de los homocigóticos, la dominancia será completa para uno de estos alelos, pero si el fenotipo del heterocigótico se diferencia de cualquiera de los dos homocigóticos se debe a una contribución individual de cada alelo y por lo tanto su efecto se consideraría aritméticamente equivalente o aditivo, o que la dominancia falta o está ausente o, que hay una codominancia entre los dos alelos.

Las diferencias en la concepción de los distintos modos de manifestación mezclada en el heterocigótico por los autores consultados es tan sutil que presentan, por ejemplo, el mismo caso de las gallinas azules andaluzas para referirse a aditividad (De la Loma, 1979), dominancia incompleta (Johansson y Rendel, 1972) o codominancia (Gardner *et al.*, 2000).

Si suponemos que cada uno de los alelos de un par génico está asociado con la producción de sustancias diferentes, la manifestación mezclada ocurre cuando ambos tipos de sustancias aparecen conjuntamente en el heterocigótico. Por ejemplo, si las sustancias fenotípicas X e Y están asociadas con los homocigóticos A^1A^1 y A^2A^2 respectivamente, el heterocigoto A^1A^2 produciría ambas sustancias, X e Y al mismo tiempo (Strickberger, 1985).

5.2.1 Ejemplo de Manifestación de Caracteres Mezclados en el Heterocigótico:

La herencia del color de la pluma en las gallinas de raza menorca, en las que el cruzamiento de un gallo blanco ($P^B P^B$) con una gallina negra ($P^N P^N$) da una generación F_1 , formada por crías de color azul ($P^B P^N$) llamadas azules andaluzas (De La Loma, 1979). En estos casos, en la generación F_2 esperaríamos encontrar una proporción fenotípica igual a la genotípica dado que cada homocigótico es diferente y diferente al heterocigótico (Fig. 7):

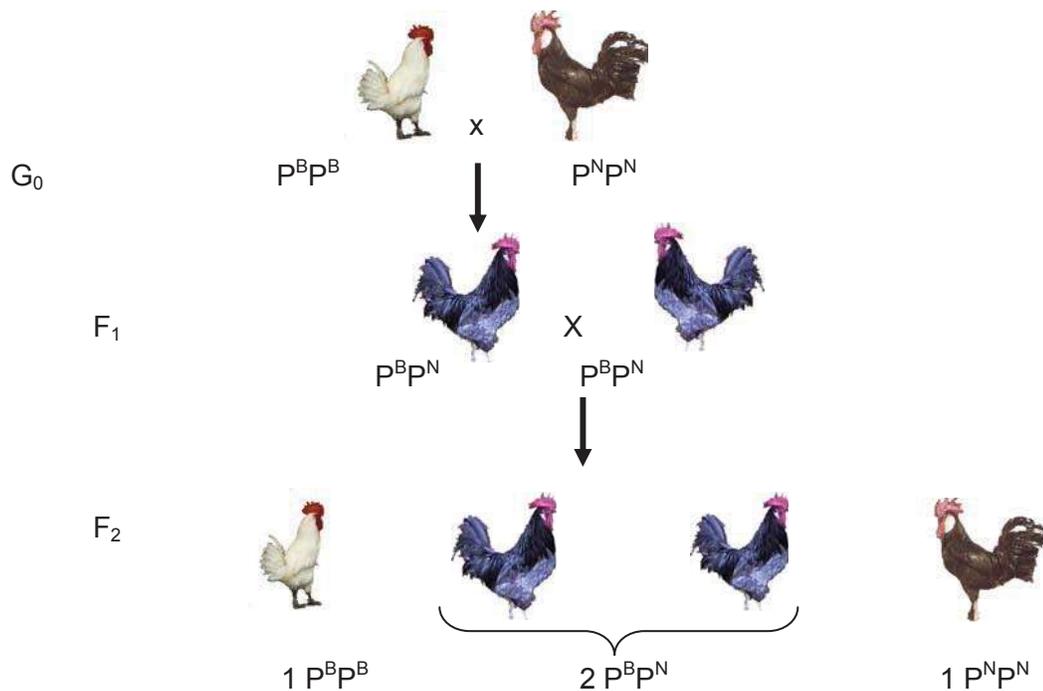


Figura 7. Ejemplo de manifestación de caracteres mezclados en el heterocigótico. Esquema del cruzamiento entre aves Blancas y Negras para dar una F₁ Azul.

5.2.2 Ejercicios de Manifestación de Caracteres Mezclados en el Heterocigótico

- 2.1 En el ganado de raza Shorthorn el color rojo es codificado por un genotipo $C^R C^R$, el color ruano (una mezcla de rojo y blanco) por un genotipo $C^R C^W$, y el color blanco por un genotipo $C^W C^W$.
- Cuando dos animales ruanos se aparean entre sí ¿Qué proporciones genotípicas y fenotípicas se esperan entre su descendencia?
 - Si los individuos rojos se aparean con animales ruanos, y la generación F_1 se aparean entre si para producir la generación F_2 . ¿Qué porcentaje de la generación F_2 será probablemente ruana?
- 2.2 En el ganado Hereford, el gen compacto C es incompletamente dominante sobre el gen c para tamaño normal, y los individuos compactos son del genotipo Cc .
- ¿Cómo se podría formar una línea pura de ganado compacto?
 - ¿Cómo se podría eliminar el gen compacto del rebaño reproductor?
- 2.3 El caballo palomino es un híbrido que presenta un color dorado con melena y cola brillantes. Se sabe que un par de alelos codominantes ($D^1 D^2$) intervienen en la herencia de estos colores de la capa. Los genotipos homocigóticos para el alelo D^1 son para el color castaño (rojizo). Los genotipos heterocigóticos son para el color palomino y los genotipos homocigóticos para el alelo D^2 son casi blancos, denominado color cremello.
- A partir del apareamiento entre palominos determine la proporción esperada de palominos: no palominos entre los descendientes.
 - ¿Qué porcentaje de la descendencia de color rojizo se producirá en la cruce entre animales de color palomino?
 - ¿Qué tipo de apareamiento producirá sólo palominos?
- 2.4 El gen N en la raza Romney Marsh de los borregos causa que la lana de los homocigóticos sea "peluda", es decir, que contenga fibras que carecen del rizado normal, la lana normal es producida por el genotipo homocigótico $N'N'$. Los heterocigotos NN' pueden ser identificados al nacimiento por la presencia de fibras largas meduladas llamadas "halos" repartidas por todo el cuerpo ¿Cuál será la proporción fenotípica esperada en la F_1 y en la F_2 de la cruce entre borregos de lana peluda con borregas de lana normal?
- 2.5 Un gallo con plumas grises se aparean con una gallina del mismo fenotipo. Entre su descendencia, 15 polluelos son grises, 6 son negros, y 8 son blancos.
- ¿Cuál es la explicación más simple para la herencia de estos colores en pollos?

- b) ¿Qué descendencia predeciría de la unión de un gallo gris y una gallina negra?
- 2.6 Cuando los pollos con plumaje blanco se cruzan con aves de plumaje negro, toda su descendencia será azul pizarra (azul andaluz). Cuando los pollos azul andaluz se cruzan entre sí producen descendencia con plumaje negro, azul y blanco en la proporción 1:2:1, respectivamente;
- a) ¿Cómo se heredan estos caracteres del plumaje?
- b) Utilizando cualquier símbolo apropiado exprese los genotipos para cada fenotipo.
- 2.7 El locus de un gen con alelos codominantes determina el color del plumaje en las gallinas de tal modo que el genotipo $P^N P^N$ = negro; $P^B P^B$ = blanco manchado y $P^N P^B$ = azul. Otro locus con alelos codominantes determina la morfología de las plumas de modo que MM = morfología normal de las plumas; MM^* = plumas ligeramente anormales llamadas "ligeramente rizadas", y $M^* M^*$ = plumas patentemente anormales llamadas "extremadamente rizadas". Si aves azules, con plumas ligeramente rizadas son cruzadas entre si ¿Qué proporciones fenotípicas pueden esperarse en su descendencia?
- 2.8 En el problema anterior, si toda la descendencia azul con plumas normales y toda la descendencia blanca manchada con plumas extremadamente rizadas son separadas y se permite que se apareen al azar, ¿que proporción fenotípica podemos esperar entre su descendencia?
- 2.9 El color de la piel amarilla de los cobayos lo produce un genotipo homocigótico $C^Y C^Y$, el color crema el genotipo heterocigótico $C^Y C^W$ y el color blanco un genotipo homocigótico $C^W C^W$. ¿Qué proporciones genotípicas y fenotípicas se esperarían en la cruce de cobayos de color crema entre sí?
- 2.10 Al cruzar un conejo de la variedad de orejas colgantes con otro de orejas largas y derechas; el híbrido presenta una oreja casi por completo colgante y la otra casi totalmente derecha ¿Cómo es el tipo de control génico para este carácter?

5.2.2 Respuestas a los Ejercicios de Manifestación Mezclada en el Heterocigótico

- 2.1 a) $\frac{1}{4} C^R C^R$ rojo; $\frac{1}{2} C^R C^W$ ruano; $\frac{1}{4} C^W C^W$ blanco.
b) $\frac{3}{8} = 37.5\%$ serán ruanos.
- 2.2 a) No se podría porque los compactos son heterocigóticos y siempre van a segregar hacia los homocigóticos.
b) Cruzando animales normales y eliminando a los compactos y a los homocigóticos CC.
- 2.3 a) 1:1; dos palominos ($D^1 D^2$) y dos no palominos [1 $D^1 D^1$ (castaño) y 1 $D^2 D^2$ (crema)].
b) 25%
c) $D^1 D^1$ (castaño) x $D^2 D^2$ (crema).
- 2.4 La F_1 será toda con halos; en la F_2 esperaríamos una proporción de $\frac{1}{4}$ de lana normal, $\frac{1}{2}$ con halos y $\frac{1}{4}$ con lana peluda.
- 2.5 a) Un solo par de alelos codominantes.
b) La mitad grises y la mitad negras.
- 2.6 a) Por un solo par de alelos codominantes.
b) $P^M P^M$ = blanco moteado; $P^M P^B$ = azul andaluz; $P^B P^B$ = negro.
- 2.7 $\frac{1}{16}$ negra de plumas normales, $\frac{2}{16}$ negras ligeramente rizadas, $\frac{1}{16}$ negras extremadamente rizadas, $\frac{2}{16}$ azules plumas normales, $\frac{4}{16}$ azules ligeramente rizadas, $\frac{2}{16}$ azules extremadamente rizadas, $\frac{1}{16}$ blanco con plumas normales, $\frac{2}{16}$ blanco ligeramente rizadas y $\frac{1}{16}$ blanco extremadamente rizada.
- 2.8 $\frac{4}{16}$ blancas ligeramente rizadas, $\frac{2}{16}$ azules normales, $\frac{1}{16}$ blanca normales, $\frac{4}{16}$ azules ligeramente rizadas, $\frac{1}{16}$ negra normal y $\frac{4}{16}$ azules extremadamente rizadas.
- 2.9 $\frac{1}{4} C^Y C^Y$ = amarillo; $\frac{1}{2} C^Y C^W$ = crema; $\frac{1}{4} C^W C^W$ = blanco.
- 2.10 Una herencia mezclada en el heterocigótico.

5.3 Alelos Letales

La manifestación fenotípica de algunos genes significa la muerte para el individuo que los posee; tales genes se califican como letales si matan al organismo en el estado embrionario o antes del nacimiento, subletales o semiletals, cuando causan la muerte en el recién nacido o algún tiempo después del nacimiento. Otros genes se denominan subvital, nocivos o deletéreos porque, aunque no causan la muerte, reducen la viabilidad o el vigor del individuo (Lasley, 1991; Strickberger, 1985).

La penetrancia de los genes letales, puede variar, de tal modo que no todos los individuos genotípicamente afectados sean fenotípicamente letales. Algunos genes letales tienen un alto grado de penetración y expresividad, de modo que permiten una supervivencia pequeña o nula entre los genotipos afectados más allá de la fase embrionaria o infantil (Strickberger, 1985).

Originalmente, cuando se redescubrió el mendelismo, resultaba difícil concebir la presencia de estos genes letales en una población. En 1905, sin embargo, el genetista francés Cuénot, presentó los resultados sobre la herencia de un gen para el color del cuerpo del ratón, amarillo, que no parecía ajustarse al modelo de segregación mendeliana normalmente esperado (Moore, 1968; Strickberger, 1985).

Desde ese descubrimiento, se han encontrado muchos otros factores que son letales en homocigosis. Estos genes pueden producir efectos fenotípicos visibles cuando se presentan en heterocigosis, o bien pueden no tener ningún efecto fenotípico fácilmente observable en los heterocigóticos. En ambos casos, tanto si el gen letal tiene un efecto fenotípico dominante o recesivo, se le considera como letal recesivo puesto que su letalidad depende de su presencia en condición de homocigosis (Stansfield, 1991; Strickberger, 1985).

Es claro que no podrán existir genes dominantes para la letalidad, puesto que morirían con el individuo que los poseyera, a menos que tuvieran una baja penetrancia o una baja expresividad; es decir, que no se manifestaran como letales en todos los individuos que los tuviesen.

5.3.1 Ejemplo de Alelos Letales.

En 1905 Cuénot cruzó ratones de color agutí x agutí y obtenía siempre crías de color agutí (Fig. 8 A). Cuando cruzaba ratones agutí x amarillo obtenía crías amarillas y agutí en una proporción de 1:1 (Fig. 8 B), y cuando cruzaba amarillos x amarillos producían en cantidad aproximada dos amarillos por uno agutí (Fig. 8 C), en lugar de la relación que había sido esperada de 3:1, y a pesar de hacer una selección rigurosa, Cuénot nunca pudo generar una línea de ratones amarillos puros (Fig. 8).

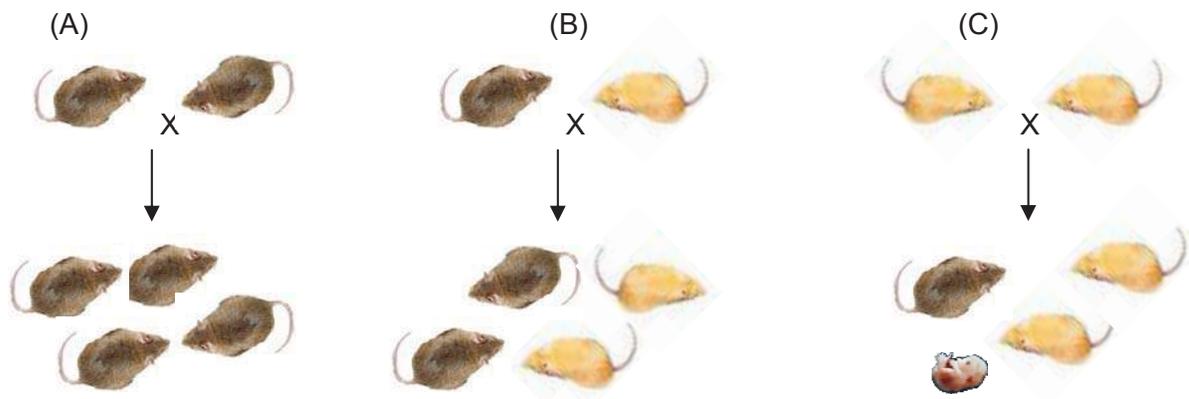


Figura 8. Ejemplo de alelos letales: Esquema que muestra el cruzamiento entre ratones agutí por agutí (A), agutí por amarillo (B) y amarillo por amarillo (C). Nótese que en (C) la proporción fenotípica es de 2 amarillos: 1 agutí y no de 3:1 como cabría esperar de acuerdo a las leyes de Mendel.

La explicación a los resultados obtenidos por Cuénot es que el alelo para el color amarillo es dominante sobre el de color agutí, pero todos los ratones amarillos son heterocigóticos, porque los individuos homocigóticos amarillos mueren en fase temprana de gestación; es decir, el alelo para el color amarillo es letal en condición homocigótica. Esta situación puede ser debida a que al alelo para el color agutí es necesario para producir una enzima que pueda llevar a cabo un paso metabólico esencial, y los animales que debieran ser amarillos homocigóticos no son capaces de realizar dicha función.

5.3.2 Ejercicios de Alelos Letales

- 3.1 En el ganado Hereford los individuos "compactos" son heterocigóticos para el gen de compacto. Cuando se aparean los compactos entre sí, producen crías en la relación de uno normal (cc) a dos compactos (Cc) y uno enano (CC). Puesto que no es posible aparear a los individuos normales con los enanos, debido a que el índice de mortalidad de los enanos es tan alto, que generalmente no llegan a la madurez ¿Cómo pueden generarse entonces los individuos compactos?
- 3.2 El tamaño normal de las patas característico del ganado bovino Kerry, se produce por el genotipo homocigótico DD. El ganado Dexter de patas cortas tienen el genotipo heterocigótico Dd. El genotipo homocigótico dd es letal y produce becerros bulldog. Por otra parte. La presencia de cuernos en el ganado está gobernado por el alelo recesivo (p); la ausencia de cuernos la produce el alelo dominante P. ¿Qué proporción fenotípica se espera en la progenie adulta de cruza entre ganado Dexter sin cuernos (DdPp)?
- 3.3 La ausencia de patas en las reses llamadas amélicas o "amputadas" se ha atribuido a un gen letal completamente recesivo. Suponga que un toro normal se aparee con una vaca normal y producen un becerro amputado (que por lo general nace muerto). Los mismos padres se aparean una vez más:
- ¿Cuál es la posibilidad de que el siguiente becerro nazca amélico también?
 - ¿Cuál es la probabilidad de que estos padres tengan dos becerros de los cuales ambos sean amélicos?
 - ¿Cuál de los dos progenitores es portador del gen amélico?
- 3.4 Si se cruza un toro compacto (Cc) y portador del gen "amputado" (Aa) con una vaca del mismo genotipo ¿cuál será la proporción fenotípica esperada en sus crías adultas?
- 3.5 En los caballos el albino verdadero de genotipo homocigótico (WW) muere antes del nacimiento. ¿Cuál será la proporción genotípica esperada en las crías de la cruza entre dos animales portadores del gen del albinismo?
- 3.6 En los carneros de ciertas razas grises, el apareamiento de gris con gris produce hijos en relación de uno negro por cada tres grises, sin embargo, uno de cada tres grises presenta defectos del abomaso y del aparato digestivo en general y muere a los pocos meses después de nacer.
- Esto indica que el negro es ¿dominante o recesivo?
 - ¿Cuál de los dos alelos es el alelo letal?

- 3.7 El color de las plumas en las gallinas está determinado por un par de alelos codominantes de tal modo que P^oP^o produce plumas negras, PP plumas blancas manchadas y PP^o plumas azules. Un locus que segrega independientemente determina la longitud de la pata; el genotipo RR tiene longitud normal de la pata; el genotipo Rr produce patas cortas y regordetas llamadas "rastreras", el genotipo rr es letal. Determine los fenotipos de la progenie y las proporciones esperadas que se producirían de la cruce entre rastreros azules.
- 3.8 En los conejos la anomalía de Pelger implica la segmentación nuclear anormal de los leucocitos. Los que padecen esta anomalía son heterocigóticos (Pp). Los conejos normales son homocigóticos (PP). Los genotipos homocigóticos recesivos (pp) tienen grandes deformaciones esqueléticas y suelen morir antes o al momento de su nacimiento. Si se aparean conejos con la anomalía de Pelger, ¿qué proporción fenotípica se espera en la generación F_2 de adultos?
- 3.9 El gen que determina el color amarillo del pelaje en el ratón A es dominante sobre el gen de tipo silvestre (Agutí). El gen que se transmite independiente y que determina la cola corta T es también dominante con respecto al gen silvestre, de cola normal. Los embriones homocigóticos para cualquiera de estos dos genes dominantes mueren antes del nacimiento. ¿Qué proporciones fenotípicas se esperarían en un cruce entre dos ratones amarillos de cola corta?
- 3.10 En los ratones, el gen dominante E produce cola enortijada; los genotipos recesivos ee en este locus ocasionan colas normales. La condición homocigótica AA en otro locus produce el color gris agutí; la condición heterocigótica A^oA da lugar al color amarillo; el genotipo homocigótico A^oA^o es letal.
- a) Si ratones amarillos heterocigóticos para la cola enortijada son cruzados, ¿Qué proporciones fenotípicas se esperan en su descendencia?
- b) ¿Qué proporciones de descendencia se supondría de genotipo A^oAEe ?
- 3.11 En las crías de perros pelón mexicano, (*tzolozcuintles*) la ausencia de pelo la produce un genotipo heterocigoto (Hh). Los perros normales son homocigóticos recesivos (hh). Los cachorros homocigóticos para el alelo H suelen nacer muertos con anomalías en la boca y ausencia de orejas. Si el promedio de la cantidad de la camada es aproximadamente de seis entre cruzamientos de perros sin pelo, ¿qué promedio puede esperarse en el número de descendientes sin pelo y normales que provinieran del apareamiento entre perros sin pelo con normales?
- 3.12 Los zorros platinados son heterocigóticos porque producen dos hijos platinados por cada uno plateado cuando se aparean macho y hembra de la misma raza. Los individuos homocigóticos platinados mueren

antes del nacimiento. ¿Cuál sería la proporción fenotípica esperada en las crías de la cruce entre un zorro platinado con una zorra plateada?

5.3.3 Respuesta a los Ejercicios de Alelos Letales

- 3.1 Cruzando individuos compactos entre sí o compactos con normales.
- 3.2 $3/16$ Kerry sin cuernos, $1/16$ Kerry con cuernos, $3/8$ Dexter sin cuernos, $1/8$ Dexter con cuernos y $1/4$ Bulldog.
- 3.3 a) $1/4 = 25\%$
b) $1/16$
c) $9/16$ AA, $3/8$ Aa y $1/16$ aa
d) $7/12$ AA, $5/12$ Aa
- 3.4 $3/16$ normal y $3/8$ compactos
- 3.5 $2/3$ albinos (Ww) y $1/3$ pigmentados
- 3.6 a) Esto indica que en el color negro es recesivo.
b) El alelo de color gris dado que el que debe morir es el homocigótico dominante.
- 3.7 $1/16$ negras de patas normales; $1/16$ blancas manchadas de patas normales; $1/8$ azules de patas normales; $1/8$ negras rastreras; $1/8$ blancas manchadas rastreras; $1/4$ azules rastreras; $1/4$ muertas.
- 3.8 $2/3$ Pelger : $1/3$ normal
- 3.9 a) $4/9$ amarillos cola corta, $2/9$ amarillos cola normal, $2/9$ agutí cola corta, $1/9$ agutí cola normal.
- 3.10 a) $1/2$ amarillo ensortijada, $1/6$ amarillo normal, $1/4$ agutí ensortijada, $1/12$ agutí normal
b) $1/3$
- 3.11 4 normales: 4 sin pelo.
- 3.12 $1/2$ platinado: $1/2$ plateado.

5.4 Alelos Múltiples

A causa de que la estructura de los ácidos nucleicos consta de muchos nucleótidos y pueden surgir variaciones en cada posición nucleotídica a lo largo de su longitud, en un gen habrá más de dos únicos posibles alelos; existen cientos o quizá miles de posibilidades. La agrupación de todos los alelos posibles diferentes que pueden estar presentes en un par de genes se define como un sistema de alelos múltiples (Strickberger, 1985). Cada vez que se identifican más de dos alelos en un locus, tendremos una serie alélica múltiple (Lasley, 1991; Stansfield, 1991). Sin embargo, el número máximo de alelos que cualquier individuo posee en un locus dado es de dos, uno en cada uno de los cromosomas homólogos (Legates y Warwick, 1992; Strickberger, 1985).

Esta concepción tiene una gran importancia, desde el punto de vista de la explicación del fenómeno de la herencia, ya que por modificaciones o mutaciones de los genes se obtienen nuevas modalidades, y, en consecuencia, se adquiere la capacidad o mayor variación de las especies y, en definitiva, las mutaciones contribuyen a su evolución (De La Loma, 1979).

La mutación es un cambio en el proceso de duplicación de un gen con producción de un nuevo alelo, el cual difiere del gen original en su efecto sobre la expresión de un carácter particular. La mutación puede también deberse a un cambio en los cromosomas (aberraciones cromosómicas que hace cambiar el fenotipo. En la mutación de un gen, el nuevo se duplica exactamente en las siguientes generaciones o hasta que otra mutación ocurra. Esta es la explicación de la presentación de varios alelos en una serie de alelos múltiples (Lasley, 1991).

A menos que se introduzca nuevo material genético en la poza de genes por una mutación, la evolución queda limitada al grado de tolerancia de los genotipos preexistentes en la población. A menudo se presentan mutaciones espontáneas que no guardan aparente relación con necesidades o beneficios inmediatos; incluso, la mayor parte de las mutaciones son inútiles o perjudiciales bajo las condiciones ambientales que prevalecen en ese momento. Las mutaciones negativas tienden a ser eliminadas de una población o pueden conservarse en baja frecuencia mediante la selección natural. En ocasiones, cuando se manifiesta una mutación benéfica, las fuerzas selectivas actúan para aumentar su frecuencia

en una población a expensas de su alelo o alelos menos favorecidos. Así, las mutaciones pueden ser consideradas como la materia prima y la selección natural como la fuerza conductora de la evolución (Stansfield, 1991).

Las mutaciones son causa de variaciones genéticas en nuestros animales de granja (Figura 9). Si los genes se duplicaran perfectamente, de generación a generación, en un periodo de miles de años, sin ningún error, los individuos de una especie determinada tendrían el mismo color, sería iguales en sus caracteres cualitativos y no estarían divididos en razas distintas. Todas las variaciones que existen serían efectos superficiales del ambiente y no serían transmitidas de padres a hijos (Lasley, 1991).



Figura 9. Ejemplo de una mutación; gato de la raza Rex-selkirk que procede de una mutación aparecida en 1987, la cual da pelaje y bigotes rizados y es dominante sobre el pelaje liso.

5.4.1 Ejemplos de Alelos Múltiples

Un ejemplo del sistema alélico múltiple se encuentra en el color de piel de los conejos; C permite que se produzca un color agutí típico; C^{ch} produce un color gris plata conocido como chinchilla; C^h produce conejos blancos con extremidades negras denominados himalayos y c no puede producir pigmentos, por lo que resultan albinos (Fig 10). La jerarquía de dominancia puede describirse como sigue: $C > C^{ch} > C^h > c$.

- Determine las proporciones fenotípicas esperadas del apareamiento de machos agutí de genotipo CC^{ch} con hembras himalaya de genotipo C^hc
- Determine las proporciones fenotípicas de la siguiente generación si la población resultante se deja reproducir aleatoriamente.



Figura 10. Ejemplo de Alelos Múltiples: Fenotipos y genotipos de los colores básicos del conejo debido a la presencia de 4 posibles alelos en un locus.

En este ejemplo no se pueden aplicar los procedimientos matemáticos básicos de la herencia mendeliana, pero la solución a) se encuentra en los posibles tipos de gametos que se pueden formar por cada genotipo. Los machos de genotipo CC^{ch} pueden formar dos tipos de gametos, C y C^{ch} , puesto que cada gameto recibe uno de cada par de genes. Las hembras $C^h c$ también pueden producir dos tipos de gametos, C^h y c, por lo que las posibles fecundaciones nos darían como resultado 50% agutí y 50% chinchilla, de acuerdo al siguiente esquema (cuadro 2):

Cuadro 2. Cuadrado de Punnett mostrando el cruzamiento entre conejos de color agutí y genotipo CC^{ch} con hembras de color himalaya y genotipo $C^h c$

♂ \ ♀	C^h	c
C	CC^h agutí	Cc agutí
C^{ch}	$C^{ch} C^h$ chinchilla	$C^{ch} c$ chinchilla

- b) Ahora bien, si esta población se deja reproducir aleatoriamente, la siguiente generación será el resultado de la unión casual de gametos femeninos con gametos masculinos de los genotipos presentes en esta población, y dado que hay cuatro genotipos y cada genotipo puede producir dos tipos de gametos: C y C^h , C y c, C^{ch} y C^h , C^{ch} y c, entonces habrá una población de gametos masculinos y femeninos en proporción de 1 C, 1 C^h , 1 C^{ch} y 1 c. Por lo tanto, el apareamiento aleatorio se podría esquematizar de la siguiente manera (cuadro 3):

Cuadro 3. Cuadrado de Punnett donde se representa la fecundación aleatoria entre la F₁ de los apareamientos descritos en el cuadro 2.

♂ \ ♀	<i>C</i>	<i>C^h</i>	<i>C^{ch}</i>	<i>c</i>
<i>C</i>	<i>CC</i>	<i>CC^h</i>	<i>CC^{ch}</i>	<i>Cc</i>
<i>C^h</i>	<i>CC^h</i>	<i>C^hC^h</i>	<i>C^{ch}C^h</i>	<i>C^hc</i>
<i>C^{ch}</i>	<i>CC^{ch}</i>	<i>C^{ch}C^h</i>	<i>C^{ch}C^{ch}</i>	<i>C^{ch}c</i>
<i>c</i>	<i>Cc</i>	<i>C^hc</i>	<i>C^{ch}c</i>	<i>cc</i>

Dando como resultado	7 agutí	C-
	5 chinchilla	<i>C^{ch}</i> -
	3 himalaya	<i>C^h</i> -
	1 albino	cc

5.4.2 Ejercicios de Alelos Múltiples

4.1 La herencia del color de la piel en el ganado implica una serie de alelos múltiples con una jerarquía de dominancia $S > s^h > s^c > s$. El alelo S codifica para producir una banda de color blanco alrededor de la línea media del animal y se le conoce como cinturón holandés. El alelo *s^h* produce un moteado tipo Hereford; el color liso es el resultado del alelo *s^c*, y el tipo moteado Holstein se debe al alelo *s*. Si machos con cinturón holandés homocigóticos se cruzan con hembras de tipo Holstein y si las hembras F₁ se cruzan con machos tipo Hereford de genotipo *s^hs^c*, indique las posibles frecuencias genotípicas y fenotípicas de la progenie.

4.2 El color del plumaje del pato silvestre depende del conjunto de tres alelos: M^R para el patrón silvestre limitado, M para el silvestre y m para el silvestre oscuro. La jerarquía de dominancia es M^R > M > m. Determinense las proporciones genotípicas y fenotípicas esperadas en la generación F₁ a partir de las siguientes combinaciones:

- a) $M^R M^R \times M^R M$
b) $M^R M^R \times M^R m$
c) $M^R M \times M^R m$
d) $M^R M \times M m$
e) $M m \times m m$.
- 4.3 El color de la piel de los ratones es codificado por una serie alélica múltiple en la cual el alelo A^y , cuando es homocigótico, es letal al principio del desarrollo embrionario, pero produce color amarillo cuando se encuentra en estado heterocigótico con otros alelos. El color del agutí es codificado por el alelo A , y el blanco por el recesivo a . La jerarquía de dominancia es la siguiente: $A^y > A > a$. ¿Qué proporciones genotípicas y fenotípicas se esperan de la generación F_1 viable a partir del apareamiento entre ratones amarillos $A^y A \times A^y a$?
- 4.4 La coloración del pelaje en el ratón tiene cuatro alelos diferentes: el color amarillo A^a , la capa gris con vientre blanco A^b , la coloración chocolate a y el pelaje negro A . La jerarquía de dominancia es $A^a > A^b > A > a$.
- a) ¿Cuál sería la proporción fenotípica esperada en la cruce de ratones de genotipo $A^a A^b \times A a$?
b) ¿Cuál sería la proporción fenotípica esperada en la siguiente generación si se aparean al azar estos descendientes?
- 4.5 Se conoce una serie alélica múltiple que codifica para la intensidad de pigmentación de los ratones, de modo que D es color liso o "parejo", d corresponde a color diluido y d^l designa un alelo letal. El orden de dominancia es $D > d > d^l$. Un ratón de color liso portador de un alelo letal se aparea con una ratona de color diluido que también porta el alelo letal.
- a) ¿Qué fracción de la progenie de color diluido porta el alelo letal?
b) ¿Qué proporción fenotípica se espera en la progenie viable del apareamiento de un descendiente diluido de la F_1 con su madre?
c) ¿Qué porcentaje de la progenie del apareamiento entre una hembra diluida de la F_1 con el padre porta el alelo letal?
- 4.6 El color de la piel de muchos animales presenta el patrón agutí que se caracteriza por una banda de pigmento amarillo cerca de la punta del pelo. En los conejos se conoce una serie alélica múltiple cuando los genotipos $E^D E^D$ y $E^D e$ solo producen descendencia negra (no agutí). Los genotipos EE o Ee producen un color completo y el genotipo recesivo ee produce un color amarillo rojizo. ¿Qué

proporciones genotípicas y fenotípicas pudieran esperarse en las generaciones F_1 , F_2 a partir de las combinaciones

- a) $E^D E^D \times Ee$
- b) $E^D e \times ee$.

5.4.3 Respuestas a los ejercicios de alelos múltiples

- 4.1 $\frac{1}{4} Ss^h : \frac{1}{4} Ss^c : \frac{1}{4} s^h s : \frac{1}{4} s^c s$; $\frac{1}{2}$ con cinturón holandés : $\frac{1}{4}$ moteado tipo Hereford : $\frac{1}{4}$ color sólido.
- 4.2
 - a) $\frac{1}{2} M^R M^R : \frac{1}{2} M^R m$; todos limitados
 - b) $\frac{1}{2} M^R M^R : \frac{1}{2} M^R m$; todos limitados
 - c) $\frac{1}{4} M^R M^R : \frac{1}{4} M^R m : \frac{1}{4} M^R M : \frac{1}{4} M m$; $\frac{3}{4}$ limitados: $\frac{1}{4}$ pato silvestre
 - d) $\frac{1}{4} M^R M : \frac{1}{4} M^R m : \frac{1}{4} M M : \frac{1}{4} M m$; 50% limitado: 50% pato silvestre
 - e) $\frac{1}{2} M m =$ silvestre: $\frac{1}{2} m m =$ oscuro.
- 4.3 Puesto que $\frac{1}{4}$ de la camada muere antes de nacer, debemos observar dos descendientes amarillos por cada agutí (proporción genotípica de 2:1). Sin embargo la proporción genotípica es una relación 1:1:1. Esto es, $\frac{1}{3}$ de los genotipos viables deben ser $A^y a$, $\frac{1}{3} A^y A$ $\frac{1}{3} A a$.
- 4.4
 - a) $\frac{1}{2}$ amarillos: $\frac{1}{2}$ grises con el vientre blanco.
 - b) $\frac{7}{16}$ amarillos; $\frac{5}{16}$ grises con vientre blanco: $\frac{3}{16}$ negros; $\frac{1}{16}$ chocolate.
- 4.5
 - a) todos
 - b) todos diluidos
 - c) 75%.
- 4.6
 - a) $F_1 = \frac{1}{2} E^D E$ (negro don vestigios de agutí): $\frac{1}{2} E^D e$ (negro no agutí)
 $F_2 = \frac{1}{4} E^D E^D : \frac{1}{4} E^D e : \frac{1}{4} E^D E : \frac{1}{16} EE : \frac{1}{8} Ee : \frac{1}{16} ee$; $\frac{1}{2}$ negro no agutí: $\frac{1}{4}$ negro con vestigios de agutí: $\frac{3}{16}$ color completo: $\frac{1}{16}$ rojizo amarillento
 - b) $F_1 = \frac{1}{2} E^D e$ (negro no agutí): $\frac{1}{2} ee$ (rojizo-amarillento)
 $F_2 = \frac{1}{16} E^D E^D : \frac{3}{8} E^D e : \frac{9}{16} ee$; $\frac{7}{16}$ negro no agutí: $\frac{9}{16}$ rojizo-amarillento.

5.5 Interacción de Genes No Alélicos

La interacción entre genes no alélicos (Epistasis) es otro tipo de variación en la expresión de los genes que es importante en el estudio de la herencia de los caracteres. Se dice que la epistasis es probablemente un fenómeno muy común ya que en realidad, en un sentido amplio, la expresión de cualquier gen en la herencia depende de interacciones e interrelaciones con otros genes (Legates y Warwick, 1992). Para De La Loma (1979) y Strickberger (1985) se le llama epistático a un factor que impide la expresión de otro que no es su alelo, llamado hipostático; otros autores emplean de una manera más general el término Epistasis, para referirse al hecho de que dos o más pares de genes afecten a un solo carácter (Lasley, 1991). El término epistasis fue acuñado por Bateson en 1909 al estudiar la herencia del tipo de cresta en las gallinas (Fig 11), aunque para algunos autores este ejemplo no es típico de epistasis sino de genes con efectos independientes.

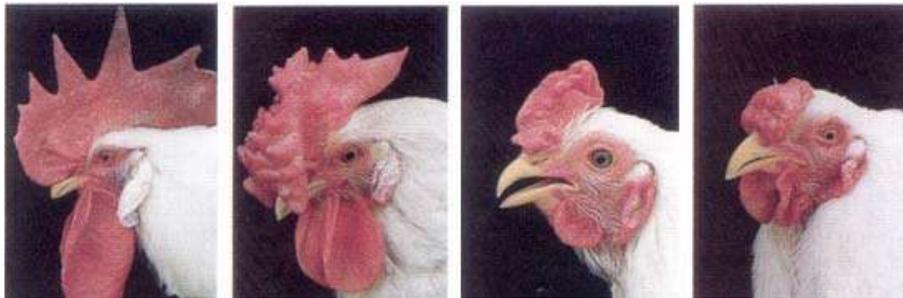


Figura 11. Ejemplo de interacción entre dos pares de genes sin cambio en la proporción fenotípica de la F₂. Los genotipos son: de izquierda a derecha, pprr (sencilla), ppR- (rosa), P-rr (chícharo) y P-R- (nuez), respectivamente.

La cruce entre aves de cresta de chícharo (PPrr) con aves de cresta de rosa (ppRR) da una F₁ donde todas las crías tendrán cresta de nuez (PpRr). La F₂ estará conformada por 9 de cresta de nuez, 3 cresta de chícharo, 3 cresta de rosa y 1 cresta sencilla de acuerdo al siguiente diagrama

$$\begin{array}{l|l} \frac{3}{4} P- & \frac{3}{4} R- \\ \frac{1}{4} pp & \frac{1}{4} rr \end{array} \Bigg| = 9/16 P-R- \text{ (nuez), } 3/16 P-rr \text{ (chícharo), } 3/16 ppR- \text{ (rosa), } 1/16 pprr \text{ (sencilla)}$$

Para Stansfield (1991), Gardner *et al.* (2000) y Strickberger (1985) la epistasis se refiere a la interacción de genes en una ruta metabólica, por lo tanto, cuando opera la epistasis entre dos loci genéticos, el número de fenotipos que aparecen en la descendencia a partir de precursores dihíbridos será menor de 4. Existen 6 tipos de proporciones epistáticas comúnmente reconocidas, tres de las cuales tienen tres fenotipos y las otras tres sólo tienen dos.

- a) **Epistasis Dominante (12:3:1)** cuando el alelo dominante en un locus produce un cierto fenotipo que prescinde de la condición alélica del otro locus, se dice que el locus A es epistático del locus B. Mas aun, puesto que el alelo dominante A puede expresarse a si mismo en presencia de B o b. Los genotipos A-B- y A-bb producen el mismo fenotipo, mientras que aaB- y aabb producen dos diferentes, así que la proporción clásica de 9:3:3:1 se modifica a 12:3:1.

- b) **Epistasis Recesiva (9:3:4)** si el genotipo recesivo de un locus suprime la expresión de los alelos en el locus B, el locus A representa epistasis recesiva sobre el locus B. solo si se presenta el alelo dominante en el locus A pueden expresarse los alelos hipostáticos del locus B. Los genotipos A-B- y A-bb producen dos fenotipos diferentes, por lo que la proporción 9:3:3:1 se vuelve de 9:3:4.

- c) **Genes Duplicados con Efecto Acumulativo (9:6:1)** si la condición dominante en cualquier locus produce el mismo fenotipo, la proporción de F₂ resulta ser de 9:6:1. Por ejemplo, cuando los genes epistáticos intervienen en la producción de varias cantidades de una sustancia como el pigmento, los genotipos dominantes de cada locus pueden llegar a producir independientemente una unidad de pigmento.

- d) **Genes Duplicados Dominantes (15:1)** la proporción de 9:3:3:1 es modificada a una proporción de 15:1 si los alelos dominantes de ambos loci producen, cada uno, el mismo fenotipo sin efecto acumulativo.

- e) **Genes Duplicados Recesivos (9:7)** en el caso en que los fenotipos idénticos son producidos por ambos genotipos homocigóticos recesivos, la proporción de F₂ resulta ser de 9:7. Los genotipos aaB-, A-bb y aabb producen un fenotipo. Ambos alelos

dominantes, cuando se presentan juntos, se complementan y producen un fenotipo diferente.

- f) **Interacción Dominante y Recesiva (13:3)** sólo se obtienen dos fenotipos F₂ cuando un genotipo dominante en un locus (por ejemplo, A-) y el genotipo recesivo en el otro (bb) producen el mismo efecto fenotípico. Así, A-B-, A-bb y aabb producen un fenotipo y aaB- produce otro en la proporción de 13:3.

5.5.1 Ejemplos de Interacciones de Genes No Alélicos



Figura 12. Ejemplo de Interacción epistática por genes duplicados recesivos, mostrado por el cruzamiento de las razas blancas de gallinas Wyandotte (ccDD) x Silkie (CCdd). La F₁ es toda de color porque solo con la presencia de los genes C y D se permite la expresión del color. La F₂ sería de 9 de color por 7 blancas, de acuerdo al esquema de la segregación independiente de los genes

$$\begin{array}{l|l} \frac{3}{4} C- & \frac{3}{4} D- \\ \hline \frac{1}{4} cc & \frac{1}{4} dd \end{array} \left| \begin{array}{l} \\ \\ \\ \end{array} \right. = 9/16 C-D- (\text{color}), 3/16 C-dd (\text{blanca}), 3/16 ccD- (\text{blanca}), 1/16 ccdd (\text{blanca})$$



Figura 13. Ejemplo de epistasis recesiva en el color de la capa del perro labrador, los genotipos son, de izquierda a derecha, B-E- (negro), bbE- (chocolate) y -ee (amarillo), donde el genotipo ee enmascara la expresión de los genes de color negro y chocolate. Si se cruza un individuo negro (BBEE) con uno amarillo (bb ee), toda la F₁ será de color negro (BbEe) y en la F₂ habrá una proporción de 9:3:4.

$$\begin{array}{l|l} \frac{3}{4} B- & \frac{3}{4} E- \\ \frac{1}{4} bb & \frac{1}{4} ee \end{array} \left| \right. = 9/16 B-E- \text{ (negro)}, 3/16 bbE- \text{ (chocolate)}, 3/16 B-ee + 1/16 bbee \text{ (amarillos)}$$

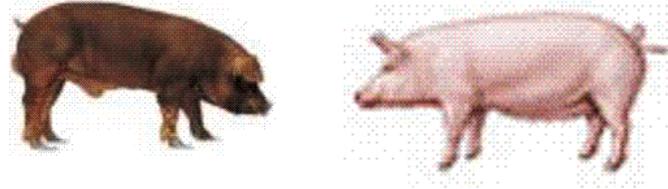


Figura 14. Ejemplo de epistasis dominante. La cruce de un cerdo duroc (iinn) de color rojo con una cerda York (IINN) de color blanco. La cerda de raza York posee los genes para el color negro, pero no se expresan porque posee el gen I que inhibe la expresión de los genes de color. La F₁ es toda blanca por tener el genotipo IiNn donde el gen I inhibe el color. La F₂, se presentaría de la siguiente manera, considerando una segregación independiente de los genes

$$\begin{array}{l|l} \frac{3}{4} I- & \frac{3}{4} N- \\ \frac{1}{4} ii & \frac{1}{4} nn \end{array} \left| \right. = 9/16 I-N- \text{ (blancos)}, 3/16 I-nn \text{ (blancos)}, 3/16 iiN- \text{ (negros)}, 1/16 iinn \text{ (rojos)}$$

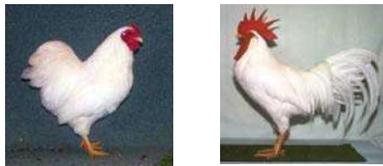


Figura 15. Ejemplo de interacción dominante y recesiva. En la cruce de una gallina Wyandotte Blanca (iicc) con un gallo Leghorn Blanco (IICC), en donde el gen I inhibe la expresión del color. Las aves de la F₁ serán todas blancas (IiCc) por poseer el gen I que inhibe al gen C que da color. En la F₂ se esperaría una proporción de 13 blancas por 4 de color, de acuerdo al siguiente esquema

$$\begin{array}{l|l} \frac{3}{4} I- & \frac{3}{4} C- \\ \frac{1}{4} ii & \frac{1}{4} cc \end{array} \left| \right. = 9/16 I-C- \text{ (blanco)}, 3/16 I-cc \text{ (blanco)}, 3/16 iiC- \text{ (color)}, 1/16 iicc \text{ (blanco)}$$

5.5.2 Ejercicios e Interacción entre Genes No Alélicos.

- 5.1 El color uniforme S en el ganado es dominante sobre las manchas blancas s; el gen L_w que hace a los animales manchados tener menos blanco, es dominante sobre su alelo l_w, el cual permite que los animales manchados tengan cantidades mayores de blanco. Un toro de color uniforme, cuya madre fue

- de manchas blancas con gran cantidad de blanco, fue cruzado con una vaca de manchas blancas, pero la mayor parte blanca. Si la descendencia producida fuera de manchas blancas, pero con poco blanco, ¿Cuál era el genotipo del toro?
- 5.2 En los caballos el gen para color negro (E) es dominante sobre el gen para color alazán y el gen del albinismo (W) es epistático sobre los genes de color, además de ser letal en condición homocigótica. Si un caballo heterocigótico blanco (EeWw) es cruzado con una yegua blanca del mismo genotipo ¿Cuál sería el genotipo y el fenotipo esperado en la descendencia?
- 5.3 En los caballos, el alelo A enmascara el color negro (E-) dando el color castaño (colorado), pero no enmascara al color alazán (ee), ¿Cuál sería el fenotipo esperado en la descendencia de la cruce entre dos animales colorados (AaEe X AaEe)?
- 5.4 Los cerdos de raza Yorkshire son de color blanco debido a la presencia del gen I que evita que los genes de color (N= negro o n= rojo) se manifiesten. Si se cruza un cerdo Yorkshire (IINN) con uno Duroc (iinn) ¿Cuál sería la proporción fenotípica esperada en la F₁ y en la F₂?
- 5.5 El tipo de cresta en las gallinas esta determinado por dos pares de alelos donde el genotipo P-R- tiene cresta de nuez, el genotipo P-rr cresta de chícharo, ppR- cresta de rosa y pppr cresta sencilla. ¿Cuál será la proporción fenotípica esperada en la cruce de un gallo con cresta de nuez (PpRr) con una gallina con cresta de rosa (ppRr)?
- 5.6 En los ratones, el color manchado de la piel se debe a un gen recesivo m y el color liso a su alelo dominante M. Los ratones con color tienen un alelo dominante C mientras que los albinos son homocigóticos recesivos cc. El color negro es producido por un alelo dominante N, y el café por su alelo recesivo n. El genotipo cc es epistático para ambos loci N y M. ¿Qué proporciones fenotípicas podemos esperar entre la descendencia de progenitores trihíbridos?
- 5.7 Dos locus no ligados afectan el color del pelo en el ratón. Los CC o Cc son agutí. Los ratones con el genotipo cc son albinos porque toda la producción y deposición de pigmento en el pelo esta bloqueada. En el segundo locus, el alelo B (capa negra) es dominante sobre el alelo b (capa marrón).
- a) Un ratón con capa negra se aparea con un ratón albino de genotipo bbcc. La mitad de la descendencia son albinos, un cuarto son negros y un cuarto son marrón. ¿Cuál es el genotipo del padre agutí negro?
- b) ¿Cuál sería el resultado de una cruce entre dos ratones agutí de genotipo BbCc?

- 5.8 Suponga que el gen N determina el color negro; el gen n el color crema; el B la expresión de cualquier color, y los genes bb enmascaran todos los colores, es decir, son epistáticos sobre N. Si se aparean una rata negra NNBB con una rata albina nnbb, toda la F₁ es de color _____; NnBb; pero la F₂ aparecerá una proporción de ____negras, ____color crema y ____ albinas.
- 5.9 Se ha encontrado cierto tipo de perros blancos, NnBB (N determina el color negro), al aparearse con perros cafés, nnbb, producen una descendencia totalmente blanca, ¿Cuál será la proporción fenotípica esperada en la F₂ cuando estos perros de la F₁ se aparean entre si?
- 5.10 El color de la capa en los perros Labrador se debe a la interacción entre dos locus y puede ser negra (N-E-) chocolate (nnE-) o amarilla (--ee). Exprese los genotipos probables de los progenitores en las siguientes cruza, de acuerdo al fenotipo de las crías.
- Negro cruzada con chocolate; produjeron 3 crías negras y 1 amarilla.
 - Negro con amarilla; produjeron 5 crías negras y 1 chocolate.
 - Chocolate con chocolate; produjeron 5 crías amarillas y 1 chocolate.
 - Chocolate con amarilla; produjeron 3 crías negras y 2 amarillas.

5.5.3 Respuesta a los Ejercicios de Interacción entre Genes No Alélicos.

- 5.1 SsL_wl_w.
- 5.2 2/3 blancos (--Ww); 1/4 negros (E-ww) y 1/12 alazán (eeww)
- 5.3 3/16 negros; ¼ alazanes; 9/16 colorados.
- 5.4 En la F₁ = 100% blancos; en la F₂ = 12:3:1 Blancos, Negros y rojos respectivamente.
- 5.5 ¾ con cresta de nuez; ¾ con cresta de rosa; ¼ con cresta sencilla; ¼ con cresta de chicharo.
- 5.6 27/64 Negros; 16/64 Albinos; 9/64 Café; 9/64 Negros manchados; 3/64 café manchados.
- 5.7
- BbCc
 - 9/16 negros, 3/16 café, 4/16 albinos
- 5.8 Si se aparean una rata negra AABB con una rata albina aabb, toda la F₁ es de color negro y genotipo AaBb; pero la F₂ aparecerá una proporción de 9 negras, 3 color crema y 4 albinas.
- 5.9 3/4 Blancos; 7/64 Negro; 9/64 Café.
- 5.10
- NNEe x nnEe
 - NnEE x Nnee
 - nnEe x nnEe
 - nnEe x nnee.

5.6 Herencia Ligada Al Sexo

Cualquier gen localizado en el cromosoma sexual X de los mamíferos o en el Z análogo de las aves se dice que está ligado al sexo. El primer gen ligado al sexo que se encontró fue en la *Drosophila melanogaster* y fue una mutación recesiva que determinaba la presencia de ojos blancos. Cuando se cruzan hembras de ojos blancos con machos de tipo silvestre (ojos rojos), toda la descendencia masculina tiene ojos blancos al igual que su precursora femenina y toda la descendencia femenina tendrá los ojos rojos al igual que su precursor masculino (Gardner, *et al.*, 2000; Bourdon, 2000; Lasley, 1991; Moore, 1968; Stansfield, 1991).

Este tipo peculiar de herencia se debe a que los cromosomas Y no portan ningún alelo homólogo a aquellos en el locus para el color blanco que portan los cromosomas X. Los machos sólo portan un alelo para los caracteres ligados al sexo. Esta condición mono-alélica se denomina hemigigótico, en comparación con las posibilidades homocigóticas y heterocigóticas de las hembras (Legates y Warwick, 1992; Stansfield, 1991).

Si bien los machos poseen sólo una copia de cada gen ligado al cromosoma X, en tanto que las hembras tienen dos, la cantidad de producto formado por un solo alelo en el macho o por un par de alelos en la hembra era equivalente. Estas observaciones fueron finalmente explicadas con la formulación del principio de inactivación del cromosoma X, conocido también como la hipótesis de *Mary Lyon*. De manera breve, el principio tiene tres puntos:

1. En las células somáticas de las hembras de mamíferos sólo un cromosoma X es activo. El otro permanece condensado e inactivo, y aparece en las células en interfase como cromatina sexual, llamado Corpúsculo de Barr.
2. La inactivación ocurre a principio de la vida embrionaria.
3. En cada una de las células somáticas femeninas, el cromosoma X inactivo puede ser de origen materno o paterno de manera aleatoria pero, una vez realizada, la decisión es permanente en toda esa línea celular.

Se han encontrado relativamente pocos genes ligados al sexo en los mamíferos a excepción del hombre mismo. Se han identificado varios en el ratón, y unos cuantos en el perro y el

gato, pero se conocen muy pocos en el ganado (Fig. 16), en las ovejas, en el cerdo y en el caballo (Legates y Warwick, 1992).



Figura 16. Displasia ectodermal anhidrótica, uno de los pocos caracteres ligados al sexo que se conocen en el ganado bovino.

En el hombre los rasgos ligados al sexo incluyen ceguera para los colores, albinismo ocular y tipo sanguíneo Xg. Curiosamente alguno de estos mismos caracteres también se presentan ligados al sexo en otros mamíferos. Por ejemplo, la producción de ciertas formas de glucosa-6-fosfato deshidrogenasa está ligada al sexo en el hombre, caballo, burro, liebre europea, hámster, ratón, chimpancé, gorila y canguro (Strickberger, 1985).

Una variante de la herencia ligada al sexo lo constituyen aquellos caracteres determinados por genes localizados en la región no homóloga del cromosoma Y de los mamíferos. Los cromosomas sexuales a menudo son de diferente tamaño, forma y/o cualidades para captar los colorantes, además de que una porción del cromosoma Y no es homóloga del cromosoma X. Los genes de los segmentos homólogos se dice que no están completamente ligados al sexo o que están parcialmente ligados al sexo y se pueden recombinar por entrecruzamiento en ambos sexos, igual que lo hacen los loci genéticos en los autosomas homólogos. En tales casos, el carácter se manifiesta solo en los machos y es probable que siempre se transmita de padres a hijos. Estos genes completamente ligados al sexo se denominan genes holándricos (Lasley, 1991; Stansfield, 1991; Gardner *et al.*, 2000)

5.6.1 Ejemplos de Herencia Ligada al Sexo:

El ejemplo más clásico en mamíferos es el del gen que da el color naranja en los gatos. Este gen se encuentra localizado en el cromosoma X y presenta un alelo que da el color negro. Puesto que los machos sólo poseen un cromosoma X, no pueden ser homocigóticos ni

heterocigóticos, se denominan hemicigóticos, y sólo pueden tener el gen para color naranja o el gen para color negro, entonces sólo pueden ser de color negro o de color naranja. Sin embargo las hembras, al poseer dos cromosomas X pueden ser homocigóticas para cualquiera de los dos genes o heterocigóticas. Las homocigóticas pueden ser para el gen naranja o para el gen negro, en cuyo caso serían de color naranja o de color negro. Sin embargo, las heterocigóticas manifiestan los colores negro y naranja en un patrón peculiar llamado carey, cálico o atigrado, debido a la presencia de líneas celulares que tienen activo el cromosoma X donde se localiza el gen para el color naranja y otras líneas celulares donde se expresa el gen de color negro (Fig.17).

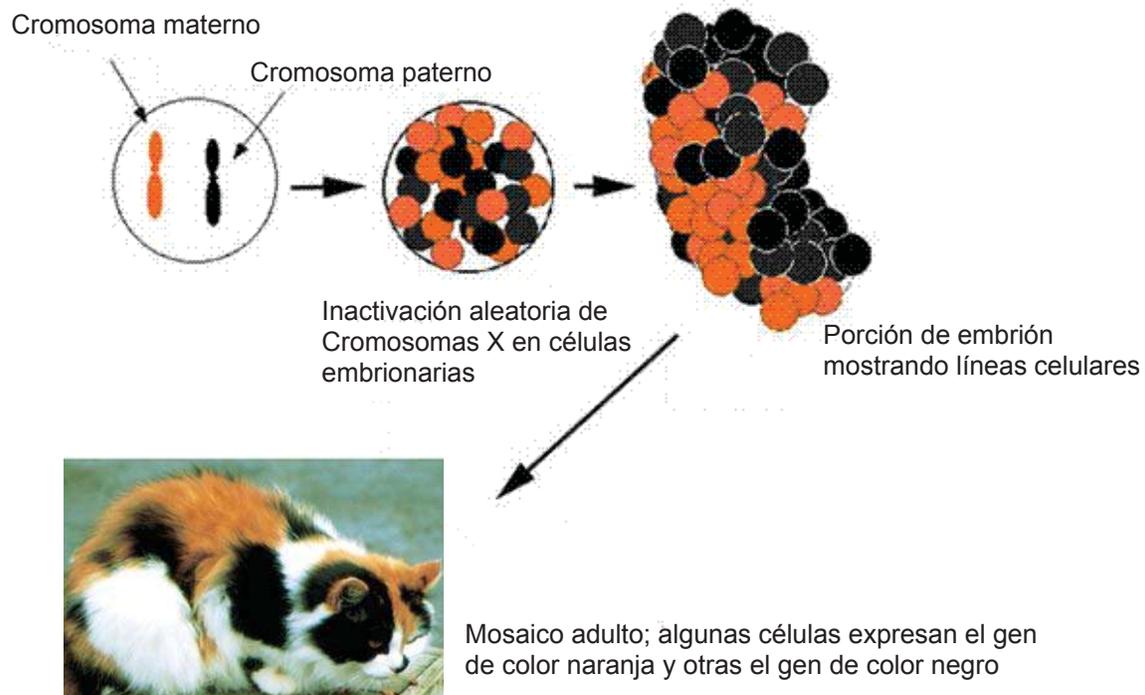


Figura 17. Ejemplo de herencia ligada al sexo. Las gatas pueden poseer dos tipos de líneas celulares unas en las que se exprese el gen para el color negro y otras donde se exprese el gen para el color naranja. Los machos, en cambio, sólo pueden poseer una línea celular porque sólo tienen un cromosoma X.

En una línea de caballos se ha encontrado un gen letal recesivo ligado al sexo que mata aproximadamente la mitad de los hijos machos de las hembras portadoras, de modo que hay aproximadamente el doble de hembras que de machos en el nacimiento. Es posible que tal defecto genético exista en otras especies de animales de granja (Lasley, 1991).

5.6.2 Ejercicios de Herencia Ligada al Sexo

- 6.1 Un gen recesivo ligado al sexo (k) demora el crecimiento de las plumas primarias de los pollos, contrariamente a su alelo dominante (k^+) para el crecimiento rápido.
- Si las hembras de emplume rápido se aparean con machos de emplume lento, ¿qué proporción fenotípica se espera entre las generaciones F_1 y F_2 ?
 - ¿Cuáles son las proporciones fenotípicas esperadas en F_1 y F_2 a partir de la cruce de machos de emplume rápido (k^+/k^+) con hembras de emplume lento?
 - ¿Cuáles son las proporciones fenotípicas esperadas en las generaciones F_1 y F_2 a partir de la cruce de machos de emplume rápido (k^+/k) con hembras de emplume lento?
- 6.2 El plumaje color plateado de las aves de corral se debe a un gen dominante ligado al sexo (P) y el plumaje dorado a su alelo recesivo (p). Enumere las proporciones fenotípicas y genotípicas esperadas en la progenie, a partir de las siguientes cruces:
- $p/W \times P/P$
 - $p/W \times P/p$
 - $P/W \times P/p$
 - $P/W \times p/p$
- 6.3 En la variedad de palomas mensajeras Rosy Gier se llevó a cabo una cruce entre hembras de cabeza gris y machos de cabeza color crema. La proporción F_1 fue 100% hembras de cabeza gris: 50% machos de cabeza gris: 50% machos de cabeza color crema.
- ¿Cómo pueden explicarse estos resultados?
 - Esquematice esta cruce utilizando símbolos apropiados
- 6.4 Los pollos tienen un gen dominante autosómico (C) que produce un genotipo de patas cortas denominados "trepadores" en heterocigóticos. Las patas normales son producidas por un genotipo recesivo (cc). El genotipo dominante homocigoto (CC) es letal. Un gen dominante ligado al sexo (B) produce un plumaje con franjas, el alelo recesivo (b) produce plumaje sin franjas.
- Determine las proporciones fenotípicas entre la progenie (de ambos sexos) a partir de la cruce de una hembra trepadora con franjas y un macho trepador sin franjas.
 - Determine las proporciones fenotípicas en cada sexo para la parte (a).

- c) Dos pollos fueron apareados y produjeron una descendencia en las proporciones siguientes: 1/12 machos sin franjas, 1/6 hembras trepadoras sin franjas, 1/12 machos con franjas, 1/12 hembras sin franjas, 1/6 machos trepadores sin franjas, 1/6 machos trepadores con franjas, 1/12 hembras con franjas y 1/6 hembras trepadoras con franjas. ¿Cuáles son los genotipos y fenotipos de los padres?
- 6.5 Un inhibidor autosómico dominante (I-) así como un inhibidor autosómico recesivo (cc) eclipsan cualquier color que se este produciendo en los pollos. Los genotipos I-C-, I-cc y iicc producen todos pollos blancos; solo el genotipo iiC- produce aves de color. Un gen recesivo ligado al sexo produce un crecimiento lento de las plumas primarias en las alas. Su alelo dominante k+ produce un emplumado rápido. Un macho blanco de emplume lento (IICC) se aparea con una hembra blanca (iicc) de emplume rápido. ¿Cuáles son las proporciones fenotípicas esperadas para las generaciones F₁ y F₂?
- 6.6 La presencia de plumas en las patas de los pollos de la raza Black Langshan se debe a alelos dominantes, ya sea en uno o ambos de los dos loci autosómicos. Las patas sin plumas son el resultado del genotipo doble recesivo. Un gen dominante ligado al sexo (B) codifica para franjas blancas en un ave negra. Su alelo recesivo (b) produce aves sin franjas (negras). Los machos con franjas trihíbridos con patas emplumadas se aparean con hembras sin franjas dihíbridas con patas emplumadas. Determine las proporciones fenotípicas de la generación F₁.
- 6.7 En los canarios la variedad verde con ojos negros depende de un gen dominante ligado al sexo B, y la variedad canela con ojos rojos se debe a su alelo recesivo b. un macho canela se cruza con una hembra verde. ¿Cuáles serán los fenotipos esperados en la F₁ y la F₂?
- 6.8 Los gatos caseros machos pueden ser negros o amarillos. Las hembras pueden ser negras, carey (o atigradas) o amarillas.
- ¿Cómo pueden explicarse estos resultados?
 - Determine los fenotipos esperados en la descendencia de la cruce de una hembra amarilla con un macho negro.
 - Hágase lo mismo para la cruce recíproca de la parte b).
 - Cierto tipo de cruce produce hembras, 50% carey y 50% negras; en los machos el 50% son amarillos y el otro 50% son negros. ¿cuáles son los colores de los padres?
 - Otro tipo de cruce produce ¼ machos amarillos, ¼ machos negros, ¼ hembras amarillas y ¼ de hembras carey. ¿cuáles son los colores de los padres de esta camada?

5.6.3 Respuesta a los Ejercicios de Herencia Ligada al Sexo

- 6.1 a) F₁: machos rápidos, hembras lentas; F₂: machos y hembras: ½ rápido: ½ lento
b) F₁: todos rápidos; machos F₂ rápidos; hembras F₂: ½ rápido: ½ lento
c) Tanto machos como hembras F₁: ½ rápido: ½ lento; machos F₂: 5/8 rápido, 3/8 lento; hembras F₂: ¼ rápido: ¾ lento.
- 6.2 a) Hembras plateadas (P/W), machos plateados (P/p)
b) Machos: ½ plateados (P/p): ½ dorados (p/p); hembras: ½ plateadas (P/W): ½ doradas (p/W)
c) Machos: todos plateados (½ P/P: ½ P/p); hembras: ½ plateadas (P/W): ½ doradas (p/W)
d) Todos los machos plateados (P/p), todas las hembras doradas (P/W)
- 6.3 a) Un gen ligado al sexo con un alelo letal C que determina el color crema y es dominante para el color, y un alelo G que determina el color gris.
b) P: GW x GC; F₁: 1/3 CC macho gris; 1/3 CC¹ macho crema: 1/3 CW hembra gris (Las hembras CW mueren).
- 6.4 a) 1/6 hembras de plumaje liso, patas normales : 1/6 machos plumaje con barras, patas normales : 1/3 hembras plumaje liso, trepadoras : 1/3 machos con plumaje con barras, trepadores
b) Machos: 2/3 con barras, trepadores: 1/3 con barras, pata normal; hembras: 2/3 liso, trepadoras: 1/3 liso, pata normal
c) Macho con barras, trepador (CcBb) x hembra lisa, trepadora (CcbW).
- 6.5 F₁: machos: blanco, rápido; hembras: blanco, lento: machos y hembras F₂: 13/32 blanco, rápido: 13/32 blanco, lento: 3/32 con color, rápido: 3/32 con color, lento.
- 6.6 Machos y hembras: 15/32 con barras, patas emplumadas: 15/32 liso, patas emplumadas: 1/32 con barras, patas sin plumas: 1/32 liso, patas sin plumas.
- 6.7 En la F₁ los machos serán verdes con ojos negros y las hembras canela con ojos rojos. En la F₂, ambos sexos serán ½ verde con ojos negros: ½ canela de ojos rojos.
- 6.8 a) Un par de alelos ligados al sexo., donde los machos sólo pueden tener un gen para el color (negro o amarillo) y las hembras pueden ser homocigóticas para el color negro, homocigóticas para el color amarillo o heterocigóticas, en cuyo caso se expresan líneas celulares para cualquiera de los dos colores.
b) Todos los machos amarillos, todas las hembras carey
c) Todos los machos negros, todas las hembras carey
d) Hembra carey X macho negro
e) Hembra carey X macho amarillo.

5.7 Caracteres Influidos por el Sexo

Los genes que codifican los caracteres influidos por el sexo pueden localizarse en cualquiera de los autosomas o en las porciones homólogas de los cromosomas sexuales. La dominancia y recesividad de los alelos de los loci influidos por el sexo se manifiestan invertidas en los machos y en las hembras debido a las diferencias en el medio ambiente interno provisto por las hormonas sexuales. Dichos ejemplos de caracteres influidos por el sexo son más fáciles de encontrar en los animales superiores en donde existen sistemas endócrinos bien desarrollados. (Stansfield, 1991)

Este tipo de herencia suele confundirse con el tipo de herencia ligada al sexo. Sin embargo, en la herencia influida por el sexo los genes están localizados en autosomas, aunque su manifestación depende del sexo del individuo. Generalmente en el heterocigótico, los genes se manifiestan como dominantes en el macho y recesivos en la hembra (Lasley, 1991).

5.7.1 Ejemplo de Caracteres Influenciados por el Sexo.

El gen que codifica la presencia de cuernos en los carneros es un gen influido por el sexo, presenta dominancia en los machos, pero actúa recesivamente en las hembras, es decir, en este sexo sólo se manifestarán los cuernos si el gen de la presencia de cuernos está en condición homocigótica. Cuando un carnero u oveja de la raza Dorset, ambos sexos con cuernos por ser homocigóticos para el gen de la presencia de cuernos (hh) se cruza con una oveja o un carnero de la raza Suffolk, ambos sexos sin cuernos por ser homocigóticos para el gen de la ausencia de cuernos (h^*h^*) (Fig. 18) la F_1 será heterocigótica y los machos tendrán cuernos, pero las hembras no.



Figura 18. Ejemplo de herencia influida por el sexo en ejemplares de las razas ovinas Dorset (con cuernos) y Suffolk (sin cuernos). Los machos de genotipos hh o h^*h presentarán cuernos, pero las hembras sólo presentarán cuernos si su genotipo es hh.

5.7.2 Ejercicios de Caracteres Influenciados por el Sexo.

- 7.1 En el ganado lechero de raza Ayrshire, el color caoba y blanco depende de un gen C^c , dominante en los machos y recesivo en las hembras. Su alelo para el color rojo y blanco (C^R) actúa como dominante en las hembras, pero como recesivo en los machos.
- Si un macho rojo y blanco se aparea con una hembra caoba y blanco, ¿qué proporciones fenotípicas y genotípicas se esperan en las generaciones F_1 y F_2 ?
 - Si una vaca caoba y blanca tiene un becerro rojo y blanco, ¿qué sexo tiene el becerro?
 - ¿Qué genotipo no se presentara al engendrarse el becerro del inciso b)?
- 7.2 En las ovejas, el gen C para la condición con cuernos es dominante en el macho y recesivo en las hembras. Si una oveja macho sin cuernos se cruza con una oveja hembra con cuernos.
- ¿Cuál es la posibilidad de que una oveja macho F_2 tenga cuernos?
 - ¿Cuál es la probabilidad de que una oveja hembra F_2 tenga cuernos?
- 7.3 Las cabras de orejas largas que se aparean con cabras de orejas cortas producen crías con un tamaño mediano de orejas en la generación F_1 y en F_2 tendrán $\frac{1}{4}$ orejas largas, $\frac{1}{2}$ medianas y $\frac{1}{4}$ cortas, tanto en machos como en hembras. Las cabras machos imberbes apareadas con cabras hembras barbadas producen progenie masculina barbada y hembras imberbes. Los machos F_2 tienen una proporción $\frac{3}{4}$ barbados, $\frac{1}{4}$ imberbes, en tanto que las hembras F_2 tienen una proporción $\frac{3}{4}$ imberbes y $\frac{1}{4}$ barbadas. Un macho barbado con orejas de tamaño intermedio y cuyos padre y madre fueron imberbes, se aparea con una de sus hermanas imberbe, también de orejas de tamaño intermedio. Enumere las proporciones fenotípicas esperadas en la progenie.
- 7.4 La presencia de cuernos en los bovinos se debe a un gen autosómico recesivo (pp), pero, además, el ganado puede presentar otras estructuras parecidas a cuernos incompletamente desarrollados (scurs) móviles a través de la piel y no unidas al cráneo, cuya presencia se debe a un gen con efectos influenciados por el sexo (S dominante en los machos y recesivo en las hembras) y que sólo se puede manifestar en ausencia de verdaderos cuernos. Si se realiza un cruzamiento entre ganado puro, toros con cuernos (ppss) y vacas con scurs (PPSS) ¿Cuáles serán las proporciones fenotípicas esperadas para estos dos caracteres en la F_1 y en la F_2 ?

5.7.3 Respuesta a los Ejercicios de Caracteres Influenciados por el Sexo.

- 7.1 a) F₁: machos caoba C^CR, hembras rojas, C^CR; machos y hembras: F₂: ¼ C^CC: ½ C^CR: ¼ C^RR;
 machos F₂: ¾ caoba: ¼ rojo; hembras F₂: ¼ caoba: ¾ rojo
 b) Hembra
 c) C^CC

7.2 Machos: ¾ con cuernos: ¼ sin cuernos; Hembras: ¾ sin cuernos: ¼ con cuernos.

7.3

Fenotipo	Machos	Hembras
Con barbas, orejas largas	3/32	1/32
Con barbas, orejas intermedias	3/16	1/16
Con barbas, orejas cortas	3/32	1/32
Sin barbas, orejas largas	1/32	3/32
Sin barbas, orejas intermedias	1/16	3/16
Sin barbas, orejas cortas	1/32	3/32

7.4 En la F₁ esperaríamos que todos los individuos fueran de genotipo PpSs y su fenotipo sería sin cuernos para la totalidad de las hembras y con "scurs" para la totalidad de los machos. En la F₂ esperaríamos:

3 P-	1SS		3P-SS	9/32 machos con "scurs"	3/32 hembras con "scurs"
	2Ss	=	6P-Ss	3/32 machos sin cuernos	9/32 hembras sin cuernos
			3 P-ss	4/32 machos con cuernos	
			1ppSS		
1 pp	1ss		2ppSs		4/32 hembras con cuernos
			1ppss		

5.8 Caracteres Limitados por el Sexo

Algunos genes autosómicos sólo pueden manifestarse en uno de los sexos, ya sea debido a las diferencias anatómicas. Cuando la penetrancia de un gen en un sexo es de cero, el carácter será limitado por el sexo (Stansfield, 1991).

5.8.1 Ejemplo de Caracteres Limitados por el Sexo

Sabemos que los toros poseen muchos genes para la producción de leche, los cuales pueden transmitir a sus crías hembras, pero ni los toros ni sus crías machos pueden expresar este carácter. Por tanto la producción de leche es limitada a expresiones variables en el sexo femenino únicamente.

El caso de las hernias escrotales cuya presentación es sólo factible en el macho aunque la hembra pueda ser portadora.

5.8.2 Ejercicios de Caracteres Limitados por el Sexo

8.1 En las gallinas, el gen "H" que distingue el plumaje de la gallina del plumaje del gallo, está "Limitado al sexo". Los machos pueden tener plumaje de gallina o de gallo, pero las hembras llevan siempre plumaje de gallina. Si un macho con plumaje de gallo (hh) se cruza con una hembra con plumaje de gallina (Hh). ¿Qué plumaje se esperan entre los machos F₂, y en la progenie femenina F₂?

8.2 El plumón de las crías de gallos Bankiva de genotipo S- es rayado y oscuro, en tanto que el genotipo recesivo ss produce en ambos sexos un plumón blanco amarillento sin rayas. Sin embargo, independientemente del genotipo, los machos desarrollan plumaje de gallo salvaje normal. Las hembras de genotipo S- tienen el plumaje característico del gallo Bankiva, pero no así el genotipo recesivo que es de color amarillo crema. Un macho sin rayas al nacer se aparea siendo adulto con tres hembras, cada una de las cuales pone 16 huevos. Entre los 48 descendientes hay 32 polluelos sin rayas y 16 rayados. Estos polluelos, al llegar a la madurez, llegan a ser 16 de color amarillo crema y 32 con plumaje característica de gallo de Bankiva. ¿Cuáles son los genotipos más probables de las tres hembras

precursoras?

- 8.3 El patrón de plumaje con franjas en los pollos es codificado por un gen dominante ligado al sexo B. El gen para el plumaje de gallo h es recesivo en los machos; su alelo dominante H produce plumaje de gallina. Las hembras normales tienen plumaje de gallina sin considerar el genotipo. Las hembras sin franjas heterocigóticas en el locus para el plumaje de gallina se aparean con un macho con franjas, con plumaje de gallina cuyo padre tuvo plumaje de gallo sin franjas. ¿Qué proporciones fenotípicas se esperan entre la descendencia?
- 8.4 En las mariposas trébol, todos los machos son amarillos, pero las hembras pueden ser amarillas si son de genotipo recesivo homocigótico yy o blancas si poseen el alelo dominante (Y-). ¿Qué proporciones fenotípicas, exclusivas del sexo, se esperan en la generación F₁ de la cruce Yy x Yy?

5.8.3 Respuesta a los Ejercicios de Caracteres Limitados por el Sexo

- 8.1 En los machos 9/16 con plumaje de gallo y 7/16 con plumaje de gallina; todas las hembras tendrán plumaje de gallina.
- 8.2 Ss
- 8.3 Machos: 3/8 barrado, plumas de gallina: 1/8 barrado, plumas de gallo: 3/8 sin barras, plumas de gallina: 1/8 sin barras, plumas de gallo; Hembras: 1/2 barradas, plumas de gallina: 1/2 sin barras, plumas de gallina.
- 8.4 5/8 amarilla: 3/8 blanca

5.9 Pleiotropía

A las diversas manifestaciones fenotípicas de un solo gen se les da el nombre de efecto pleiotrópico. Pleiotropía es, por tanto, el tipo de herencia por medio del cual un solo gen afecta a varios caracteres a la vez. Puesto que quizá la mayor parte de los procesos bioquímicos de los organismos están interrelacionados y a menudo son interdependientes no es de sorprenderse que la expresión fenotípica de un solo gen suela llevar implícita más de un carácter. En ocasiones un carácter será muy evidente (efecto primario) y en otras, las consecuencias o ramificaciones aparentemente no relacionadas (efectos secundarios) serán menos evidentes para el observador casual. (De la Loma, 1979; Gardner *et al.*, 2000; Stansfield, 1991).

5.9.1 Ejemplo de Pleiotropía

Un ejemplo de pleiotropía lo constituye el tipo de plumas de las aves. Las aves que tienen el gen de las plumas pilosas, por el hecho de tener afectado el tipo de plumaje provoca una serie de efectos fenotípicos “en cascada”, como se muestra en la figura 19.



Figura 19. Ejemplo de efectos Pleiotrópicos. El gen de las plumas pilosas tiene efectos fenotípicos sobre el tipo de plumaje, requerimientos nutricionales, metabolismo, anatomía y fisiología del aparato circulatorio, producción, etc.

5.9.2 Ejercicios de Pleiotropía

- 9.1 Los gatos Manx son gatos sin cola (o colas muy cortas), patas traseras largas, y un andar muy particular. El apareamiento de dos gatos Manx produce dos gatitos Manx por cada gatito normal de cola larga. Explique como se da la herencia de estos caracteres.
- 9.2 En los canarios la variedad verde con ojos negros depende de un gen dominante ligado al sexo B, y la variedad canela con ojos rojos se debe a su alelo recesivo b. un macho canela se cruza con una hembra verde. ¿Cuáles serán los fenotipos esperados en la F₁ y la F₂ en cuanto al color de ojos y cuál en cuanto al color del plumaje?

5.9.3 Respuesta a los Ejercicios de Pleiotropía.

- 9.1 El gen que determina el carácter Manx es un gen de efectos pleiotrópicos que afecta tanto al tamaño de las patas y la cola como a la forma de caminar, pero además es un gen letal, de tal manera que los individuos homocigóticos dominantes probablemente mueran en estado embrionario y todos los individuos Manx son heterocigóticos.
- 9.2 Este ejemplo se trata de un gen ligado al sexo con efectos pleiotrópicos porque el mismo gen afecta tanto al color del plumaje como al color de los ojos. En la F₁ los machos serán verdes con ojos negros y las hembras canela con ojos rojos. En la F₂, ambos sexos serán ½ verde con ojos negros: ½ canela de ojos rojos.

5.10 Efectos Maternos

Los efectos genotípicos pueden ser considerablemente modificados por el ambiente. En la misma célula, una fuente importante de efecto ambiental es el citoplasma que rodea al núcleo. Los componentes del citoplasma pueden variar entre los individuos de manera que no es sorprendente encontrar un genotipo en un citoplasma que funcione de forma algo diferente al mismo genotipo situado directamente en otro citoplasma.

5.10.1 Ejemplo de Efectos Maternos

Una ilustración clara de efecto materno la se encuentra en la polilla de la harina, *Ephestia kuhniella*. Esta polilla tiene los ojos y varias partes pigmentadas en la larva de color marrón oscuro, debido a la presencia de un precursor pigmentario, la quinurenina, producida por el gen dominante A. Sin embargo, cuando el organismo es homocigótico para un alelo recesivo de este gen, a, la quinurenina esta ausente, produciendo un color de los ojos rojo y una falta de pigmentación larvaria.

Como cabe esperar normalmente, cuando un macho heterocigótico Aa fecunda a una hembra homocigótica recesiva aa, su descendencia aparecerá en las proporciones fenotípicas de 1Aa: 1aa. Fenotípicamente las larvas estarán en la proporción de 1 pigmentada: 1 no pigmentada, y por lo tanto darán lugar a individuos con los ojos marrón oscuro y rojos respectivamente. Los resultados son, sin embargo, bastante diferentes cuando se hace el cruce recíproco, hembra Aa x macho aa. En este caso todas las larvas jóvenes aparecen pigmentadas, como si la quinurenina estuviese presente en toda la descendencia. Sin embargo, cuando las larvas maduran, solo la mitad de ellas darán lugar a adultos con ojos marrones, la otra mitad serán de ojos rojos. La explicación de la pigmentación inesperada de estas larvas es simple, y se basa en el citoplasma del óvulo aportado por la madre heterocigótica. Es decir, todos los óvulos de la hembra de ojos marrón oscuro contienen quinurenina con independencia de su genotipo, y por lo tanto comienzan a desarrollarse como larvas pigmentadas. La mitad de las larvas, sin embargo, son aa y por lo tanto son incapaces de sintetizar más quinurenina. Estas larvas se desarrollaran por lo tanto

como adultos de ojos rojos a medida que el aporte inicial de quinurenina se agote (Strickberger, 1985).

En algunos casos el efecto materno no disminuye durante el desarrollo, sino que dura a lo largo de la vida adulta. Estos casos ocurren cuando el desarrollo comienza en una dirección determinada que no se puede invertir (Strickberger, 1985).

Los efectos maternos surgen, por lo tanto, del citoplasma del huevo que ha sido modificado por genes transmitidos por vía cromosómica. Su característica distintiva es la diferencia en los resultados de los cruces recíprocos, de modo que el citoplasma producido por un genotipo particular actúa de modo diferente sobre un cigoto en desarrollo que sobre un citoplasma producido por un genotipo diferente; es decir, hay una diferencia en los fenotipos de la descendencia ♀A x ♂a y ♀a x ♂A. En el efecto materno, los cambios fenotípicos aparecen a causa de diferencias en el citoplasma del óvulo más que por diferencias en los cromosomas sexuales y a menudo (aunque no siempre) afectan de igual manera tanto a la descendencia masculina como a la femenina (Strickberger, 1985).

En los mamíferos, los efectos maternos pueden definirse de una forma más amplia, puesto que las madres en los mamíferos pueden afectar al desarrollo de su descendencia no solo a través del citoplasma del óvulo sino también a través del ambiente uterino. Hemos visto que el genotipo del grupo sanguíneo materno puede ser la causa de graves defectos en el desarrollo fetal a causa de la incompatibilidad Rh. (Strickberger, 1985)

5.10.2 Ejercicios de Efectos Maternos.

- 10.1 En los caracoles del género *Limnaea* la helicoidización de la concha se transmite como un efecto materno.
- Indique los fenotipos que se podrían asociar con los siguientes genotipos en autofecundaciones y explique cada una de sus repuestas: DD, Dd y dd.
 - ¿Qué se podría decir acerca de los genotipos y fenotipos de los progenitores y los abuelos de los caracoles representados por cada uno de los tres genotipos?

10.2 Esquematice un cruzamiento entre un caracol hembra con helicoidización dextrógira y genotipo DD y un macho con helicoidización levógira (dd) y viceversa. Prosiga el cruzamiento hasta la generación F₂ y F₃ por autofecundación.

5.10.3 Respuesta a los Ejercicios de Efectos Maternos.

- 10.1 a) Como esta característica se transmite como efecto materno, los tres genotipos podrían tener un patrón dextrógira (derecha) o levógira (izquierda) de helicoidización, dependiendo del genotipo de la madre.
- b) Se podría esperar que la madre y la abuela determinasen la característica de helicoidización en su progenie inmediata. Una madre dd produciría descendientes con patrón levógira de helicoidización. Los progenitores masculinos no tienen influencia directa en esta característica. Tal como se observa en la figura 20.

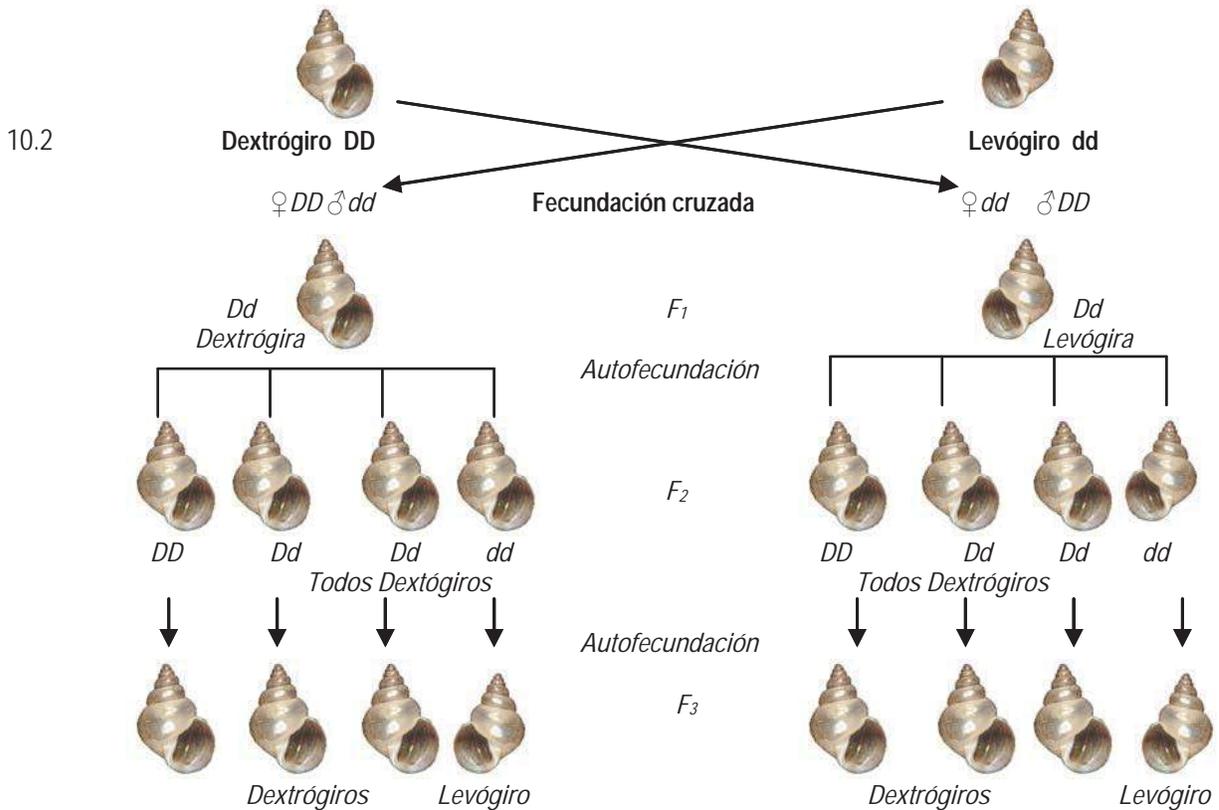


Figura 20. Ejemplo de efectos maternos sobre la expresión del patrón de helicoidización de la concha del caracol *Limnaea*

6 EJEMPLOS DE ENFERMEDADES GENÉTICAS EN LOS ANIMALES

6.1 Bovinos

Acondroplasia 1: Los terneros afectados tienen la columna vertebral corta, hernia inguinal, frente redonda y prominente, paladar hendido y patas muy cortas. Los homocigóticos dominantes son bulldog, los heterocigóticos son Dexters y los homocigóticos normales son Kerrys. Aproximadamente una cuarta parte de los terneros bulldog mueren del sexto al octavo mes de vida uterina después de una acumulación pronunciada de líquido amniótico en la madre. Se han observado genes similares en las razas Jersey, Hereford y Frisian Británica. El modo de herencia es particularmente dominante y se necesitan dos genes para tener efecto letal. (Lasley, 1991; Legates y Warwick, 1992)

Acondroplasia 2: Esta anomalía, observada en el ganado Telemark de Noruega, es similar a la de los terneros bulldog. Las crías llegan a término pero mueren a los pocos días por obstrucción de las vías respiratorias. Un estado semejante se ha visto en el ganado Jersey, Guernsey y Ayrshire. La forma de herencia parece ser recesiva.

Acondroplasia 3: Este defecto, observado en la raza Jersey, es muy variable en su expresión, y generalmente, aunque no siempre, es letal. Tanto el esqueleto axial como el apendicular pueden estar afectados. La cabeza es corta y ancha y las patas son algo cortas. En los casos extremos, el ternero nace muerto o muere poco después del nacimiento. Un becerro afectado tenía 14 meses cuando fue llevado al matadero. Un gen recesivo parece ser la causa del defecto.

Agnatia: Este estado letal ha sido observado en el ganado Angus y Jersey. La mandíbula inferior es varios centímetros más corta que la superior ocurre solo en los becerros machos, de modo que puede estar ligado al sexo y es recesivo.

Amputado: Las patas anteriores terminan en el brazo o húmero, y las patas traseras a veces existen y algunas veces faltan desde el corvejón. Se han observado también paladar hendido

e hidrocefalo. Los terneros nacen muertos o mueren poco después del nacimiento. El defecto fue observado en el ganado Frisio sueco y es recesivo.

Cabeza Bulldog (prognatismo): Observado en un hato de Jersey mejorante. El cráneo es ancho, las cuencas de los ojos son grandes, los huesos nasales cortos y anchos y la frente mas ancha que lo normal. El defecto se acompaña de visión deficiente en luz del día parcial o total. Recesivo.

Hernia Cerebral: Descrita en el ganado Holstein-Frisio. Los terneros afectados tienen una abertura en el cráneo por falta de la osificación de los huesos frontales. El tejido cerebral esta saliente y visible. Los animales nacen muertos o mueren poco después del nacimiento. Recesivo probablemente.

Hereford Compacto: Una forma extrema de compactación en la conformación del cuerpo por un gen parcialmente dominante. Un gen produce un individuo compacto y dos un enano; el compacto o heterocigótica es mas o menos intermedio en fenotipo entre el enano y el normal. La condición homocigótica suele ser letal.

Espasmos Letales Congénitos: Los terneros afectados muestran un movimiento espasmódico intermitente continuo de la cabeza y la nuca, generalmente en el plano vertical. Letal recesivo.

Catarata Congénita: Los cristalinos de los terneros afectados muestran un cuerpo opaco debajo de la cornea. Generalmente, esta se agranda con la edad y se altera su forma. La visión esta algo reducida. Recesivo no letal.

Patas Curvas: Un carácter observado en el ganado Guernsey. Las patas traseras están deformadas, con las corvas cerca del cuerpo y poco flexionadas hacia delante. Probablemente recesivo.

Ganado Doddler: Los terneros afectados sufren espasmos musculares extremos, convulsiones, nistagmo y dilatación de los ojos. Los movimientos respiratorios son difíciles e incoordinados. Un gen letal recesivo.

Ganado Patas de Pato: Observado en Hereford mejorante. El cuerpo es de tamaño normal, pero las patas son muy cortas. Probablemente dominante y no letal.

Epilepsia: Los síntomas son: cabeza agachada, mordedura de la lengua, boca espumante y finalmente, colapso y estado de coma. A intervalos regulares se presentan ataques y estos generalmente por excitación desmedida. Dominante.

Articulación de la Cuartilla Flexionada: Estado semiletal en el ganado Jersey, con los dedos de las patas delanteras completamente flexionados. Los dedos de las posteriores no están afectados. Los terneros afectados son tan vigorosos como sus hermanos normales; pero si la alteración es grave, el animal no puede mamar sin ayuda. La anomalía existe en el nacimiento y por lo general persiste una semana, pero gradualmente desaparece. Recesivo.

Labio Leporino: Descrito en el ganado Shorthorn. Los terneros afectados tienen el labio leporino unilateralmente, y el cojinete dental en ese lado no existe, pero el paladar duro está formado. El animal tiene dificultad para alimentarse. Puede haber epistaxis.

Alopecia: Esta condición ha sido descrita en varias razas, pero no se sabe si es determinada por un gen recesivo en el mismo locus. Existe variación desde la pérdida parcial a la casi completa del pelo. La mayoría de los testimonios indican que es debida a un gen recesivo.

Hidrocefalia: Los terneros afectados tienen la frente prominente y la bóveda craneana agrandada. A veces hay anomalía en las patas y en otros huesos. Ha sido descrito en muchas razas y recientemente en la Hereford. El carácter es letal en la mayoría de los casos y es recesivo.

Hipoplasia del Ovario: Falta de desarrollo de las gónadas femeninas. Cuando los dos ovarios son deficientes, el animal es estéril; y cuando uno solo es afectado, el animal es menos fértil que lo normal. Un gen recesivo con penetración reducida parece ser la causa.

Molares Impactados: Descrito en los Shorthorn lecheros. La impactación de los dientes premolares en la mandíbula, la cual está muy reducida en largo y ancho, presentando un

aspecto de pico de loro. Los terneros mueren en el curso de la primera semana después de ocurrido el nacimiento. Recesivo.

Enano de Cabeza Larga: Las proporciones del cuerpo son semejantes a las del enano resoplante, pero con la edad la cabeza se vuelve más larga y más estrecha. No parece ser causado por el gen del enanismo resoplante. Recesivo.

Lipomatosis Múltiple: Una gran tumoración de tejido adiposo en el área perineal aparece aproximadamente a los 3.5 años de edad y se hace progresivamente mayor. En algunos casos, el depósito de grasa invade las ubres e impide que el tejido mamario funcione normalmente. La lipomatosis ocurre en los machos y en las hembras. La lipomatosis ocurre en los machos y en las hembras, y parece deberse a un gen dominante con penetración completa.

Contractura Muscular: Las patas están encorvadas y las articulaciones rígidas y anquilosadas. La cabeza está tiesa y encorvada hacia atrás. Letal recesivo.

Hipertrofia Muscular: Descrita en una línea de cruzamiento de las razas Afrikánder y Aberdeen Angus. Los muslos son extremadamente gruesos y llenos, con una profunda depresión entre los músculos vasto lateral y semimembranoso. Los animales afectados adoptan frecuentemente una postura poco usual, con las patas anteriores y posteriores fuertemente extendidas. Parece ser debida a un gen recesivo con manifestación variable. Los heterocigóticos son favorecidos en la selección.

Polidactilia: En varias razas se han encontrado individuos con dedos supernumerarios en una o en todas las pezuñas. En ocasiones, este carácter va acompañado de cojera y, por lo tanto, es indeseable. El modo de herencia todavía no está claro, pero probablemente interviene un gen dominante.

Gestación Prolongada: La gestación se prolonga hasta 310 a 315 días, con un peso de los terneros al nacimiento de 50 a 76 Kg. Se cree que los terneros son homocigóticos para un gen letal recesivo.

Semi-alopecia: Falta el pelo del borde de las orejas y en la línea media del vientre, desde el pecho hasta la ubre, en la cara interna de las patas, los lados del cuello, los hombros, los flancos y los muslos. Recesivo.

Cola en Espiral: Este carácter es causado por la fusión de uno o mas pares de las vértebras coccígeas en la porción terminal de la cola. Algunos becerros muestran una vuelta doble y otros una sencilla. Recesivo no letal.

Espina Corta: La columna vertebral se encuentra acortada aproximadamente a la mitad de lo normal. Los becerros nacen muertos o mueren poco después del nacimiento. Recesivo.

Enanismo Resoplante: Los terneros enanos son, por lo general, gruesos y anchos al nacimiento; las diferencias entre los enanos y los normales se vuelven mas notable con el aumento de la edad. Los enanos tienen dificultad para respirar; de aquí el nombre de "resoplante". El mismo gen existe en el Angus, en el Hereford y posiblemente en el Shorthorn. También puede estar en baja frecuencia en otras razas. Recesivo subletal.

Estrabismo: Los ojos de los animales afectados están cruzados y sobresalen anormalmente. El carácter no es evidente al nacimiento, pero se desarrolla entre los seis y los doce meses de edad. Recesivo.

Achaparrado: Los individuos afectados tienen la pelambre rizada, la borla de la cola es mas pequeña que lo normal en cantidad y longitud, y presentan acondroplasia mas manifiesta en las patas anteriores que en las posteriores. Recesivo no leta.

Sindactilia: Los individuos tienen un dedo en lugar de dos, en una o mas de sus pezuñas. Probablemente recesivo.

Hernia Umbilical: Descrita en el ganado Holstein-Frisio. La hernia aparece a la edad de ocho a veinte días y persiste hasta que los becerros tienen siete meses de edad. En ese tiempo, el saco herniario parece contraerse y el anillo herniario se cierra. El carácter esta limitado a los machos y es dominante.

Enfermedad de las Terneras Blancas: Observada en las terneras lecheras Shorthorn blancas. El himen esta cerrado; faltan la parte anterior de la vagina y el cerviz; el cuerpo uterino es rudimentario. El cuadro se debe probablemente a un gen recesivo limitado al sexo.

Cola Torcida: Malformación del maslo, cuya base forma ángulo con el espinazo en lugar de estar alineada con este. Se observa en varias razas. Recesivo.

6.2 Caballo

Abraquia: Ausencia de las patas anteriores, observada en una línea consanguínea. Probablemente, letal recesivo.

Aniridia:

Ausencia del iris, con cataratas secundarias. Observada en la raza Belga. Dominante .

Atresia Coli:

Oclusión completa o parcial del colon ascendente en la región de la flexura pélvica. Observado en percherones consanguíneos. Letal recesivo.

Hemorragia: Presencia de vasos sanguíneos frágiles en la mucosa nasal. Ha sido observada en caballos ingleses de sangre pura. Carácter semiletal y parece ser recesivo.

Epiteliogénesis Imperfecta: Los potros nacen vivos, pero carecen de pelo en algunas regiones del cuerpo. Algunas veces les falta un casco. Todos mueren a los pocos días del nacimiento. Recesivo.

Letal de Frederiksborg: Los intentos para propagar un pequeño grupo de raros caballos blancos de Dinamarca condujeron a la consanguinidad y a la desaparición de la raza. Se sugirió que un factor letal recesivo causaba la muerte de los fetos.

Ataxia Hereditaria de los Potros: Ha sido observada en la raza alemana Oldenburg. Los síntomas aparecen de las tres a las ocho semanas de edad. Los animales afectados muestran primero falta periódica de la coordinación muscular o acción muscular irregular y

después colapso. La muerte ocurre de ocho a catorce días después de que los síntomas se hacen evidentes. Recesivo.

Hernia Escrotal: Este carácter es debido a un gen no completamente dominante con baja penetración.

Hernia Umbilical: Referido como carácter recesivo simple.

Tortícolis: Contracción de los músculos cervicales, cuello torcido y posición no natural de la cabeza. Una forma puede no ser heredada, pero la anomalía congénita en los potrillos es heredada como recesiva letal.

6.3 Ovinos

Amputado: Carencia de patas desde la articulación del menudillo en los corderos recién nacidos. No se conoce el modo de herencia.

Enanismo: Se han observado enanos “pico de loro” en una cepa de carneros Southdown. Todos los corderos afectados mueren dentro de un mes del nacimiento. subletal recesivo.

Gris letal: Los individuos homocigóticos grises mueren durante la vida embrionaria o al principio de la vida postnatal. El color gris parece debido a un gen parcialmente dominante.

Contractura Muscular: Las patas están fijadas rígidamente en muchas posiciones anormales en el momento del nacimiento, con solo una pequeña cantidad de movimiento posible en las articulaciones. Esto hace que el parto sea difícil. Los corderos casi siempre están muertos al nacer. Recesivo letal.

6.4 Cerdos

Atresia del Ano: Carencia congénita del ano en las hembras y en los machos. Los machos mueren de dos a tres días después del nacimiento, mientras las hembras que las hembras algunas veces viven y se reproducen. La apertura del colon en la vagina en las hembras

hace posible la defecación por la vulva. La atresia del ano ha sido observada en varias razas. Se ha sugerido que en su aparición intervienen dos pares de genes dominantes (epítasis), pero puede haber en ello otros modos de manifestación de los genes y otros genes, así como el ambiente.

Remolinos de Pelo: Los remolinos de pelo aparecen en diferentes partes del cuerpo. Este es un carácter indeseable, pero no letal, quizá determinado por dos pares de genes dominantes (epístasis).

Hemofilia: En algunos animales de una línea consanguínea Poland se ha observado una falla en la coagulación de la sangre hacia los dos meses de edad. El defecto se agrava al aumentar la edad. Algunos machos que fueron castrados en la edad adulta sangraron hasta morir. Subletal recesivo.

Hidrocefalia: Los cerdos afectados nacen muertos o mueren al primero o segundo día. Letal recesivo.

Pata de Mula: Una condición de los cerdos que consiste en que la pezuña es sólida como en la mula. Dominante no letal.

Parálisis: Las patas posteriores están afectadas y los cerdos se arrastran solo por medio de las patas delanteras, las cuales están menos afectadas. Todos mueren a los pocos días. Recesivo.

Ojos rojos: Observado en cerdos Hampshire que tenían la capa de color café claro o sepia. No es letal, pero si indeseable, debido a que los Hampshire son negros y tienen un cinturón blanco. Probablemente es recesivo.

7. CONCLUSIONES

Este trabajo permitirá al estudiante de medicina veterinaria tener una idea más clara del proceso de la herencia de los caracteres en los animales; en él se describen los experimentos realizados por Gregor Mendel en plantas de chícharo y las leyes que de ellos se derivan, así como la aplicación que tienen en la explicación de los fenómenos de la herencia en los animales.

Muchos de los caracteres en animales no se heredan de acuerdo a las Leyes de Mendel, sin embargo el entendimiento de estos principios es necesario para comprender el mecanismo de la herencia de cualquier característica.

Aunque existen numerosos libros que abordan este tema, muy pocos tienen el enfoque hacia la herencia en los animales, y los pocos que así lo hacen manejan muy pocos ejemplos claros, por lo que se consideró necesario hacer una recopilación de ejemplos y ejercicios que ayuden a los estudiantes de medicina veterinaria a su comprensión.

Los ejercicios que se presentan en este trabajo fueron obtenidos de diferentes fuentes aunque muchos de ellos tuvieron que ser modificados para tratar de hacerlos más comprensibles y posteriormente fueron resueltos para mostrar los resultados: sin embargo, en el texto no se da el procedimiento completo que lleva a dichas respuestas, debido a que se pretende que el lector sea capaz de razonar y desarrolle sus habilidades aplicando los conocimientos necesarios para llegar a la respuesta dada en cada ejercicio.

Este trabajo será una herramienta útil para la búsqueda de ejercicios y para desarrollar la capacidad de entendimiento y razonamiento de este tema; además, pueden servir de guía a los docentes para la aplicación de ejercicios y exámenes de conocimientos.

8. BIBLIOGRAFÍA CITADA

Bourdon R.M. 2000. Understanding Animal Breeding. 2e. Prentice Hall.

De la Loma, J.L. 1979. Genética general y aplicada. Editorial UTEHA S.A. de C.V., México DF., 752 pp.

Gardner, J.E., Simmons, J.M., Snustad, P.D. 2000. Principios de genética. 4ª ed. Editorial Limusa S.A. de C.V.,

Johansson, I. y Rendel, J. 1972. Genética y mejora animal. Editorial Acribia, Zaragoza, España, 567 pp.

Lasley, F. J. 1991. Genética del mejoramiento del ganado. 2ª ed. Editorial Limusa S.A. de C.V., México DF., 378 pp.

Legates, E. J., Warwick, J. E. 1992. Cría y mejora del ganado. 8ª ed. Editorial McGraw-Hill Interamericana, México DF. 344 pp.

Mendel J.G. 1866. Versuche über Pflanzenhybriden. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn, Bd. IV für das Jahr 1865*, Abhandlungen, 3–47. Versión en Inglés
<http://www.esp.org/foundations/genetics/classical/gm-65.pdf> [en línea][consulta 16-04-04]

Moore J.A. 1968. Herencia y Desarrollo Embrionario. LIMUSA.

Nicholas, W. F. 1996. Introducción a la genética veterinaria. Editorial Acribia S. A., Zaragoza, España, 362 pp.

Stansfield, D. W. 1991. Teoría y problemas de genética. 2ª ed. Editorial McGraw-Hill, México DF., 405 pp.

Strickberger, W. M. 1985. Genética. 3ª ed. Ediciones Omega S. A., Barcelona, España, 869 pp.

9. BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA

- Balsega, I. M., Blasco, M. A. 1989. Mejora genética del conejo de producción de carne. Editorial Agroguías Mundi-prensa, Madrid, España, 110.
- Berruecos J.M. 1972. Mejoramiento Genético del Cerdo. 1ª ed. Editorial Arana S.C.L. México, DF. pp. 41-117.
- Bogart R. 1962. Crianza y Mejora del Ganado. Ed. Herrero. México, DF.
- Bowman, C. J. 1982. Introducción a la mejora animal. Ediciones Omega, Barcelona, España, 76 pp.
- Garber, D.E. 1975. Introducción a la genética. Editorial CECSA, México D.F., 248 pp.
- Goodenough, U. 1981. Genética. Ediciones Omega, Barcelona, España, 824 pp.
- Griffiths, F. A. J., Gelbart, M. W., Miller, H. J., Lewontin, C. R. 2000. Genética moderna. Editorial McGraw-Hill Interamericana. Madrid, España, 676 pp.
- Guzmán M. E. E. 1996. Genética agropecuaria. Editorial Trillas, México DF., 150 pp.
- Herskowitz, H. I. 1987. Principios de genética. Compañía Editorial Continental S.A. de C.V., México DF., 912 pp.
- Kormondoy, J. E. 1974. Introducción a la genética: autoenseñanza programada. Editorial Herrero Hermanos Sucesores S.A., México DF., 263 pp.
- Levine, P. R. 1982. Genética. Editorial Continental C.A. de C.V., México DF., 237 pp.
- Mann, E. G. 1963. Genética avícola. Editorial Acribia, Zaragoza, España, 267 pp.
- Orozco, F. 1991. Mejora genética avícola. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, España, 230 pp.
- Robles, S. R. 1982. Terminología genética y citogenética. 2ª ed. Editorial Trillas, México DF., 163 pp.
- Salcedo, V, M. 1983. Herencia. Editorial C.E.C.S.A. México DF., 56 pp.
- Sánchez-Monge, E., Juvé, N. 1982. Genética. Ediciones Omega S.A. de C.V., Barcelona, España, 243 pp.
- Sinnott, W. E., Duna, C. L., Dobzhansky, T. 1961. Principios de genética. Ediciones Omega S.A., Barcelona, España, 581 pp.
- Smith-Keary, F. S. 1982. Genética, estructura y función. Publicaciones Culturales S.A., México DF. 367 pp.
- Villalobos, R. 1988. Genética. 2ª ed. Editorial Trillas, México DF., 60 pp.
- Winchester, M. A. 1982. Genética. Editorial C.E.C.S.A., México DF., 576 pp.

10. ENLACES (LINKS) A LA WEB [consulta 04/06/2006]

1. <http://biologia.iztacala.unam.mx/directorio/genetica.html>
2. <http://biologia.uab.es/genetica/curso/Historia.html>
3. <http://biology.clc.uc.edu/courses/bio105/geneprob.htm>
4. <http://fai.unne.edu.ar/biologia/genetica/genet2.htm>
5. <http://fai.unne.edu.ar/biologia/genetica/index.htm>
6. <http://geteg.univalle.edu.co/divulgacion/modificacion%20herencia.pdf?PHPSESSID=dee967530acf b415ae131774a5ee0967>
7. http://html.rincondelvago.com/genetica-mendeliana_herencia.html
8. <http://krupp.wcc.hawaii.edu/BIOL100/genetics/genetics1/GenProbl.htm>
9. http://mx.geocities.com/avolaje2/apuntes/genetica_interacciones_b2.html
10. http://omega.ilce.edu.mx:3000/sites/ciencia/volumen3/ciencia3/125/htm/sec_3.htm
11. <http://omia.angis.org.au/>
12. <http://www.aicor.net/foa/art3.htm>
13. <http://www.arrakis.es/~lluengo/genemende.html>
14. <http://www.biologia.arizona.edu/mendel/mendel.html>
15. http://www.biology.arizona.edu/mendelian_genetics/mendelian_genetics.html
16. <http://www.biologycorner.com/worksheets/basicgenetics.htm>
17. <http://www.biotech.bioetica.org/clase1-16.htm>
18. http://www.cbasico.fmed.edu.uy/material_bajar/AlelMul_2%B0ley05.pdf
19. http://www.cbasico.fmed.edu.uy/material_bajar/T5gen.pdf
20. <http://www.conocimientosweb.net/portal/term1504.html>
21. http://www.educarchile.cl/ntg/sitios_educativos/1618/article-63885.html
22. http://www.educarchile.cl/ntg/sitios_educativos/1618/propertyvalue-23412.html
23. <http://www.es.embnet.org/~genus/recursos.html>
24. <http://www.esp.org/foundations/genetics/classical/gm-65.pdf> trabajo original de mendel
25. <http://www.genome.gov/sglossary.cfm?key=herencia+mendeliana>
26. http://www.gfmer.ch/Educacion_medica_Es/Pdf/Analisis_genetica_molecular.pdf
27. <http://www.ilustrados.com/publicaciones/EEFyFAVZpFzYKGQMLD.php>
28. <http://www.k-state.edu/biology/pob/genetics/dihy.htm>
29. <http://www.k-state.edu/biology/pob/genetics/intro.htm>
30. <http://www.maph49.galeon.com/mendel/intro.html>
31. <http://www.monografias.com/trabajos/geneticacym/geneticacym.shtml>
32. <http://www.monografias.com/trabajos13/heram/heram.shtml>
33. <http://www.mustangs4us.com/Horse%20Colors/genes1.htm>

34. <http://www.ndsu.nodak.edu/instruct/mcclean/plsc431/mendel/>
35. http://www.scielo.cl/scielo.php?pid=S0034-98872003000200014&script=sci_arttext&tlng=es
36. <http://www.ua.es/fqm/divgen/genetica/genetica.html#practicas>
37. http://www.uam.es/personal_pdi/ciencias/bolarios/BiologiaCCAA/resumenes/tema13a.htm
38. <http://www.ucm.es/info/genetica/grupod/mendelismo/Mendelismo%20complejo%202.htm>
39. <http://www.um.es/bbmbi/AyudasDocentes/Glosario/Glosario/37.htm>
40. <http://www.unav.es/genetica/genmed.html>
41. <http://www.unides.edu.mx/html/libros/CN3G/html/CN3GU6.htm>
42. <http://www.unlu.edu.ar/~biologia10903/tp06.htm>
43. http://www.virtual.unal.edu.co/cursos/ciencias/2000024/lecciones/cap03/03_05_01_02_03.htm
44. http://web.educastur.princast.es/proyectos/biogeo_ov/2BCH/PDFs/23Mendel.pdf
45. <http://www.google.com.mx/search?q=codominancia&hl=es&lr=&start=40&sa=N>
46. <http://www.google.com.mx/search?q=codominancia&hl=es&lr=&start=40&sa=N>
47. <http://fama2.us.es/fbi/genetica2/Apuntes01-10.pdf>
48. http://www.produccionbovina.com/informacion_tecnica/externo_pelaje_y_produccion/04-herencia_del_pelaje.pdf
49. <http://monografias.interbusca.com/biologia/las-leyes-de-mendel-37.html>
50. <http://uvigen.fcien.edu.uy/utem/genmen/Gen%E9ticaMendeliana.pdf>
51. http://www.argenbio.org/h/biblioteca/libropre.php?link=09_II_4.pdf
52. <http://www.ucm.es/info/genetica/grupod/Genenzima/Genenzima.htm>
53. <http://www.drscope.com>
54. <http://www.mc.maricopa.edu/dept/d10/asb/anthro2003/origins/genetics/mendel.html>
55. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/bv.fcgi?rid=iga>