

## **PARAMETROS GENÉTICOS [AC]**

### **Conocimientos previos requeridos**

álgebra elemental  
regresión, correlación  
análisis de varianza  
modelo lineal de tipo III

### **Conceptos previos requeridos**

modelos genéticos  
varianza genética, partición  
covarianza entre parientes

### **Aplicaciones:**

**AC** – mayormente de interés académico

**EP** – estaciones de prueba, pruebas diseñadas, pruebas con datos de campo

**GE** – cría y mejoramiento de poblaciones generales

**PL** – cría y mejoramiento de núcleos o plantales

Estimación de parámetros genéticos [**AC, EP, PL**]

Interpretación de parámetros genéticos [**EP, GE, PL**]

## PARAMETROS GENÉTICOS [AC]

Al describir la partición de la varianza genética se obvió la influencia del ambiente sobre la expresión de los caracteres. Sin embargo, para una mayoría de caracteres cuantitativos, el genotipo no es observable y debe utilizarse información fenotípica para derivar estimaciones de parámetros genéticos (e.g. varianzas, covarianzas) de interés. Se hace necesario postular un modelo simple que describa el *fenotipo* en función del *genotipo* y otras posibles influencias.

Sea el modelo:

$$P = G + \epsilon + (G\epsilon)$$

donde P indica un registro fenotípico, G es la contribución del genotipo a ese registro fenotípico,  $\epsilon$  es la contribución del ambiente y  $(G\epsilon)$  simboliza una posible interacción entre contribuciones genéticas y ambientales. Sin pérdida de generalidad, es posible agrupar los dos últimos términos del modelo en un componente que incluya todas las causas de variación no estrictamente genéticas (o 'ambientales' en un sentido laxo); sea E y entonces:

$$P = G + E$$

Si se asume que G y E son independientes, entonces:

$$\sigma_p^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2$$

Para especies de interés económico, el supuesto de independencia es generalmente razonable a excepción de caracteres que involucran efectos maternos.

Como se vio anteriormente, el componente de varianza genética puede particionarse en sub-componentes asociados a efectos aditivos (A), de dominancia (D) e interacciones epistáticas (I) de diversos tipos:

$$\sigma_p^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2 + \sigma_E^2$$

Estos componentes se corresponden, término a término con un modelo del tipo:

$$P = A + D + I + E$$

en el que se consideran efectos aditivos, de dominancia, de interacción y de origen no estrictamente genético, para los que se asume mutua independencia.

Como es necesario cuantificar *variación genotípica* (no directamente observable para caracteres de herencia cuantitativa) en función de *variación fenotípica* (observable), es conveniente utilizar una medida del cambio genotípico por unidad de cambio fenotípico. La regresión del genotipo sobre el fenotipo ( $b_{GP}$ ) cumple ese rol:

$$b_{GP} = \frac{\sigma_{GP}}{\sigma_P^2} = \frac{\text{cov}(G, G + E)}{\sigma_P^2} = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2} = H$$

A esta regresión (H) se la conoce como *heredabilidad en sentido amplio* y cuantifica la proporción de variabilidad fenotípica que es justificada por, o 'debida a' variabilidad genética. Sin embargo, sólo los efectos de alelos individuales y una parte de las interacciones epistáticas son transmitidas de padres a hijos por lo que una regresión que incluya sólo efectos aditivos resulta más relevante:

$$b_{AP} = \frac{\sigma_{AP}}{\sigma_P^2} = \frac{\text{cov}(A, A + D + I + E)}{\sigma_P^2} = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2} = \frac{\sigma_{10}^2}{\sigma_P^2} = h^2$$

Este otro coeficiente de regresión (tradicionalmente representado como  $h^2$ ) corresponde a la denominada *heredabilidad en sentido estricto* o simplemente *heredabilidad*. Cuantifica la proporción de variabilidad fenotípica que es justificada exclusivamente por variabilidad genética de tipo aditivo, es decir, por la componente de variabilidad genética que es 100 % transmisible de padres a hijos. Es un parámetro genético de importancia central para la predicción del mejoramiento por selección.

La heredabilidad está definida por un cociente de varianzas y, como todo parámetro no directamente observable, requiere ser estimado. Las estimaciones de heredabilidad variarán de acuerdo a la característica (i.e. existen caracteres de alta, media y baja heredabilidad), la población de referencia (i.e. el cociente de varianzas cambia de una población a otra porque cambian las constituciones genéticas, los efectos ambientales o ambos), el momento en que se realice la estimación (porque ambas varianzas en el cociente pueden cambiar en el tiempo

aunque se trate de la misma característica en la misma población) y el método de estimación empleado (como se verá a continuación).

*La heredabilidad es, entonces, un atributo asociado a una característica, en una población y en un momento en el tiempo. Su valor estimado variará, asimismo, dependiendo del método de estimación aplicado.*

En general, el orden de variabilidad de los factores que definen la heredabilidad es: carácter, población, momento en el tiempo. Ello implica que, a igualdad de otras condiciones, dos estimaciones de heredabilidad de una misma característica en una misma población, realizadas en dos momentos diferentes, tenderán a ser más parecidas entre sí que otras dos estimaciones de caracteres diferentes medidos en la misma población y al mismo tiempo. Como toda estimación,  $h^2$  estará sujeta a *error* y, como se verá, también estará sujeta a *sesgo* derivado de los métodos particulares de estimación utilizados.

## **Métodos de estimación de heredabilidad**

Existen dos tipos generales de métodos aplicables a la estimación de heredabilidades. El primero se basa en la medición del cambio fenotípico como consecuencia de la aplicación de selección por la característica de interés y produce estimaciones de lo que se denomina 'heredabilidad realizada'. Existen varios métodos específicos de estimación cuyos detalles pueden consultarse en cualquier texto. El segundo tipo de métodos se basa en la estimación de varianzas y componentes de varianzas.

Una estimación de la varianza fenotípica se obtiene fácilmente a partir de registros fenotípicos individuales. La estimación del componente de varianza aditiva requiere disponer de información que relacione registros fenotípicos con componentes de varianza genética. Los métodos convencionales de estimación de heredabilidad explotan las esperanzas teóricas de las covarianzas entre distintos tipos de parientes para obtener estimaciones de los componentes de varianza o estimar heredabilidad directamente.

Estadísticamente, esos métodos de estimación de heredabilidad se basan en modelos de regresión o de análisis de varianza de registros fenotípicos. Estos registros fenotípicos, a su vez, pueden generarse en contextos ambientales influenciados por efectos identificables del ambiente (e.g. año, tipo de

alimentación, grupo de manejo), superpuestos a los efectos genéticos de interés. Ello determina que, en la realidad, los modelos lineales a aplicar sean del tipo *mixto*, es decir, que contengan tanto efectos *aleatorios* (asociados a las varianzas y covarianzas genéticas de interés) como efectos *fijos* (asociados a influencias ambientales cuyo efecto en la expresión fenotípica se desea controlar estadísticamente).

Para resaltar aspectos conceptuales, las derivaciones que siguen se basan en una visión simplificada de esa realidad e incluyen únicamente modelos a efectos aleatorios. Existe abundante bibliografía sobre la utilización de modelos mixtos para la estimación de parámetros genéticos (REFS...)

### Regresión de registros fenotípicos de hijos sobre padres

El método de estimación más simple se basa en una aplicación verbatim de la definición de heredabilidad.

Sean los modelos genéticos de registros fenotípicos de padres e hijos, respectivamente:

$$X = G_X + E_X \quad y \quad Y = G_Y + E_Y$$

La regresión de los registros de hijos ( $Y_i$ ) sobre registros de padres ( $X_i$ ) será:

$$b_{YX} = \frac{\text{cov}(G_X + E_X, G_Y + E_Y)}{\sigma_X^2} = \frac{\text{cov}(G_X, G_Y)}{\sigma_X^2}$$

La varianza de la información de los padres es, en realidad, un estimador de la varianza fenotípica y la covarianza genética entre padres e hijos tiene una expresión conocida (ver 'Covarianza genética entre individuos') por lo que:

$$b_{YX} = \frac{\text{cov}(G_X, G_Y)}{\sigma_X^2} = \frac{\frac{\sigma_{10}^2}{2} + \frac{\sigma_{20}^2}{4} + \frac{\sigma_{30}^2}{8} + \frac{\sigma_{40}^2}{16} + \dots}{\sigma_P^2}$$

El doble del coeficiente de regresión de Y sobre X será, entonces:

$$2b_{YX} = \frac{\sigma_{10}^2}{\sigma_p^2} + \frac{\frac{\sigma_{20}^2}{2} + \frac{\sigma_{30}^2}{4} + \frac{\sigma_{40}^2}{8} + \dots}{\sigma_p^2}$$

y constituirá un estimador sesgado de la heredabilidad:

$$\hat{h}^2 = 2\hat{b}_{YX} = \frac{\sigma_{10}^2}{\sigma_p^2} + \frac{\frac{\sigma_{20}^2}{2} + \frac{\sigma_{30}^2}{4} + \frac{\sigma_{40}^2}{8} + \dots}{\sigma_p^2} = h^2 + \text{sesgo}$$

La precisión de esta estimación puede cuantificarse calculando su error standard (ES) que corresponde al doble del error standard de un coeficiente de regresión lineal simple:

$$\hat{\sigma}_{b_{YX}}^2 = \frac{\sum_{i=1}^n Y_i^2 - \frac{\left(\sum_{i=1}^n Y_i X_i\right)^2}{\sum_{i=1}^n X_i^2}}{n-2} \quad \text{y} \quad ES(\hat{b}_{YX}) = \sqrt{\frac{\hat{\sigma}_{b_{YX}}^2}{\sum_{i=1}^n X_i^2}}$$

donde n es el número de pares de registros progenitor-progenie, por lo que:

$$ES(\hat{h}^2) = 2 \sqrt{\frac{\hat{\sigma}_{b_{YX}}^2}{\sum_{i=1}^n X_i^2}}$$

Algunos de los supuestos asumidos en esta estimación de heredabilidad incluyen:

- la población no es endocriada,
- los apareamientos son al azar,
- el modelo estadístico es adecuado (si existieran efectos fijos significativos su efecto debería removerse utilizando factores de corrección o un modelo mixto),
- el sesgo por efectos epistáticos es despreciable,
- los componentes ambientales de los registros fenotípicos de padres e hijos no están correlacionados,

- posibles efectos maternos (que podrían introducir sesgo en regresiones que utilicen registros de madres) son despreciables.

Dada la estructura de las poblaciones animales de interés económico, es común que existan registros de varios hijos por cada progenitor, particularmente por cada padre. Tres procedimientos alternativos para calcular la regresión consisten en 1) repetir el registro del progenitor para cada registro del descendiente, 2) utilizar el promedio de los registros de los hijos de cada progenitor y 3) ponderar cada grupo de progenie por un factor que depende de su número y de la correlación entre ellos (Kempthorne y Tandon, 1953). Bohren et al. (1961) comparan las propiedades de estas alternativas. El método ponderado es superior a la utilización de promedios (alternativa 2) pero no ofrece ventajas sobre la alternativa 1.

La selección de padres no introduce sesgo adicional en la estimación por regresión (Curnow 1961) pero sí lo introduciría si se utilizara una regresión de registros de progenitores sobre registros de descendientes.

La regresión progenie progenitor sobreestima la verdadera heredabilidad cuando los apareamientos se realizan por semejanza fenotípica y lo inverso ocurre cuando se realizan por desemejanza fenotípica (e.g. adjudicación de ovejas de lana 'fina' a padres de vellones 'gruesos' y viceversa).

Cuando ambos progenitores están identificados, su efecto puede ser incluido en el modelo y eliminado al calcular la regresión. Ello se logra, por ejemplo, calculando regresiones sobre madres, dentro de padres (Becker 1992).

### **Regresión de registros fenotípicos de hijos sobre el promedio de los padres**

Sean los modelos genéticos de registros fenotípicos de padres (X y Z) e hijos (Y):

$$X = G_X + E_X$$

$$Z = G_Z + E_Z$$

$$Y = G_Y + E_Y$$

Si  $P = (X + Z)/2$ , la regresión de los registros de hijos (Y) sobre el promedio de los registros de padres (P) será:

$$b_{YP} = \frac{\text{cov}\left(\frac{1}{2}(G_X + E_X + G_Z + E_Z), (G_Y + E_Y)\right)}{\text{var}\left(\frac{1}{2}(G_X + E_X + G_Z + E_Z)\right)} = \frac{\frac{1}{2}(\text{cov}(G_X, G_Y) + \text{cov}(G_Z, G_Y))}{\frac{1}{4}\text{var}(G_X + E_X + G_Z + E_Z)} =$$

$$b_{YP} = \frac{\frac{1}{2}\left(\frac{\sigma_{10}^2}{2} + \frac{\sigma_{20}^2}{4} + \frac{\sigma_{30}^2}{8} + \frac{\sigma_{40}^2}{16} + \dots\right) + \left(\frac{\sigma_{10}^2}{2} + \frac{\sigma_{20}^2}{4} + \frac{\sigma_{30}^2}{8} + \frac{\sigma_{40}^2}{16} + \dots\right)}{\frac{1}{4}(\sigma_P^2 + \sigma_P^2)} = \frac{(\dots)}{\sigma_P^2} =$$

$$b_{YP} = \frac{\sigma_{10}^2}{\sigma_P^2} + \frac{\left(\frac{\sigma_{20}^2}{2} + \frac{\sigma_{30}^2}{4} + \frac{\sigma_{40}^2}{8} + \dots\right)}{\sigma_P^2} = h^2 + \text{sesgo}$$

El sesgo teórico de esta estimación es idéntico al caso anterior pero el error standard se reduce a la mitad.

### Covarianza entre medio hermanos

El modelo estadístico más simple que puede plantearse para representar registros de medio hermanos (por lo general, familias de medio hermanos hijos de un mismo padre) es:

$$X_{ij} = \mu + S_i + \varepsilon_{ij}$$

$X_{ij}$  indica el registro fenotípico del  $j$ ésimo hijo del  $i$ ésimo padre,  $\mu$  representa la media general de todos los registros,  $s_i$  representa el efecto aleatorio 'padre' y  $\varepsilon_{ij}$  indica un término residual. La covarianza entre registros de dos hijos de un mismo padre será:

$$\text{cov}(X_{ij}, X_{ik}) = \text{cov}((\mu + S_i + \varepsilon_{ij}) + (\mu + S_i + \varepsilon_{ik})) = \sigma_S^2$$

ya que la media general es un efecto fijo y se asume, como es habitual, independencia de efectos genéticos ( $s$ ) y ambientales ( $\epsilon$ ).

Igualando la esperanza estadística de la covarianza entre medio hermanos paternos ( $\sigma_s^2$ ) con la expectativa genética teórica para esa covarianza (ver XX), puede obtenerse una estimación de la varianza aditiva:

$$\text{cov}(X_{ij}, X_{ik}) = \sigma_s^2 = \frac{\sigma_{10}^2}{4} + \frac{\sigma_{20}^2}{16} + \frac{\sigma_{30}^2}{64} + \dots$$

$$4 \sigma_s^2 = \sigma_{10}^2 + \frac{\sigma_{20}^2}{4} + \frac{\sigma_{30}^2}{16} + \dots$$

La varianza fenotípica se estima usualmente como la suma de la varianzas estimadas para padres y término residual en un análisis de varianza:

Fuente de variación	gl <sup>1</sup>	Cuadrados medios <sup>2</sup>	Esperanza de los cuadrados medios <sup>3</sup>
Padres	s - 1	CMS	$\sigma_\epsilon^2 + k \sigma_s^2$
Residual <sup>4</sup>	n - s	CMR	$\sigma_\epsilon^2$
Total	n - 1		

<sup>1</sup>Grados de libertad, s es número de padres y n es número total de hijos.

<sup>2</sup>CMS es cuadrado medio entre padres, CMR es cuadrado medio residual.

<sup>3</sup>k es el número promedio de hijos por padre.

<sup>4</sup>Variabilidad entre hijos, dentro de grupos de padres.

CMS y CMR son estimaciones numéricas, de modo que igualando cuadrados medios a sus esperanzas teóricas:

$$\hat{\sigma}_\epsilon^2 = \text{CMR} \quad \text{y} \quad \hat{\sigma}_s^2 = \frac{\text{CMS} - \text{CMR}}{k}$$

y una estimación de heredabilidad podrá obtenerse como:

$$\hat{h}^2 = \frac{4 \hat{\sigma}_s^2}{\hat{\sigma}_s^2 + \hat{\sigma}_\epsilon^2} = \frac{\hat{\sigma}_{10}^2 + \frac{\hat{\sigma}_{20}^2}{4} + \frac{\hat{\sigma}_{30}^2}{16} + \dots}{\hat{\sigma}_p^2} = \frac{\hat{\sigma}_{10}^2}{\hat{\sigma}_p^2} + \frac{\hat{\sigma}_{20}^2}{4 \hat{\sigma}_p^2} + \frac{\hat{\sigma}_{30}^2}{16 \hat{\sigma}_p^2} + \dots = h^2 + \text{sesgo}$$

Como en el caso de regresión, la estimación es sesgada aunque el sesgo es menor en este último caso.

### Covarianza entre hermanos completos

El modelo estadístico más simple que puede plantearse para representar registros de hermanos completos debe incluir efectos debidos a padre (S), madre (D):

$$X_{ijk} = \mu + S_i + D_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Note el modelo de tipo anidado: cada padre (i) es apareado con un grupo de madres (j) que producen descendencia (k). La estructura es jerárquica, a cada madre corresponde un único padre, pero no a la inversa. En poblaciones vegetales es común que todas las líneas paternas se crucen con todas las líneas maternas en lo que se conoce como *cruzamientos dialélicos*. Ello no ocurre habitualmente con poblaciones animales, dada la estructura reproductiva de éstas.

La covarianza entre registros de dos hijos de un mismo padre y madre será:

$$\text{cov}(X_{ijk}, X_{ijl}) = \text{cov}((\mu + S_i + D_{ij} + \varepsilon_{ijk}) + (\mu + S_i + D_{ij} + \varepsilon_{ijl})) = \sigma_S^2 + \sigma_D^2$$

ya que la media general es un efecto fijo y se asume, como es habitual, independencia de efectos genéticos (S y D) y ambientales ( $\varepsilon$ ) y de efectos genéticos entre sí.

Como en el caso anterior, la varianza entre padres puede estimarse en base a la covarianza entre medio hermanos paternos. En este caso:

$$\text{cov}(X_{ijl}, X_{ikm}) = \text{cov}((\mu + S_i + D_{ij} + \varepsilon_{ijl}) + (\mu + S_i + D_{ik} + \varepsilon_{ikm})) = \sigma_S^2$$

La diferencia entre covarianzas entre hermanos completos y medio hermanos es, entonces, un estimador de la varianza entre madres.

Partiendo de registros fenotípicos de la progenie y registros genealógicos completos (i.e. padre y madre) puede plantearse un análisis de varianza a efectos aleatorios:

Fuente de variación	gl <sup>1</sup>	Cuadrados medios <sup>2</sup>	Esperanza de los cuadrados medios <sup>3</sup>
---------------------	-----------------	-------------------------------	--

Padres	s - 1	CMS	$\sigma^2_{\epsilon} + k \sigma^2_D + k d \sigma^2_S$
Madres <sup>4</sup>	s (d - 1)	CMD	$\sigma^2_{\epsilon} + k \sigma^2_D$
Residual <sup>5</sup>	XXX	CMR	$\sigma^2_{\epsilon}$
Total	n - 1		

<sup>1</sup>Grados de libertad, s es número de padres, d es número de madres y n es número total de hijos.

<sup>2</sup>CMS es cuadrado medio entre padres, CMD es cuadrado medio entre madres y CMR es cuadrado medio residual.

<sup>3</sup>k es el número promedio de hijos por padre.

<sup>4</sup>Variabilidad entre madres, dentro de grupos de padres.

<sup>5</sup>Variabilidad entre hijos, dentro de grupos de madres.

Igualando los cuadrados medios a sus esperanzas se obtienen estimaciones de los efectos de padre, madre y residual:

$$\hat{\sigma}^2_{\epsilon} = \text{CMR}, \quad \hat{\sigma}^2_D = \frac{\text{CMD} - \text{CMR}}{k}, \quad \text{y} \quad \hat{\sigma}^2_S = \frac{\text{CMS} - \text{CMD}}{k \cdot d}$$

Una estimación de la varianza fenotípica se obtiene como la suma de esos 3 componentes de varianza. Disponiendo de estimaciones de esos 3 componentes, pueden plantearse 3 estimadores de heredabilidad: a partir de la varianza entre padres (como en el caso de medio hermanos), a partir de la varianza entre madres, o utilizando ambos componentes.

- *A partir de la varianza entre padres:*

$$\hat{h}^2 = \frac{4 \hat{\sigma}^2_S}{\hat{\sigma}^2_S + \hat{\sigma}^2_{\epsilon}} = \frac{\hat{\sigma}^2_{10} + \frac{\hat{\sigma}^2_{20}}{4} + \frac{\hat{\sigma}^2_{30}}{16} + \dots}{\hat{\sigma}^2_P} = \frac{\hat{\sigma}^2_{10}}{\hat{\sigma}^2_P} + \frac{\hat{\sigma}^2_{20}}{4} + \frac{\hat{\sigma}^2_{30}}{16} + \dots = \hat{h}^2 + \text{sesgo}$$

Estimación, supuestos y sesgo son idénticos al caso de medio hermanos paternos.

- *A partir de la varianza entre madres:*

$$\hat{h}^2 = \frac{4 \hat{\sigma}^2_D}{\hat{\sigma}^2_S + \hat{\sigma}^2_D + \hat{\sigma}^2_{\epsilon}} = \frac{4(\text{cov}(X_{ijk}, X_{ijl}) - \text{cov}(X_{ijl}, X_{ikm}))}{\hat{\sigma}^2_P} =$$

El sesgo teórico resultante de estimar  $h^2$  a partir de la varianza entre madres es mayor que el que resulta de estimar a partir de la varianza entre padres. Contiene

$$\hat{h}^2 = \frac{4 \left( \frac{\hat{\sigma}_{10}^2}{2} + \frac{\hat{\sigma}_{01}^2}{4} + \frac{\hat{\sigma}_{11}^2}{8} + \frac{\hat{\sigma}_{20}^2}{4} + \dots \right) - \left( \frac{\hat{\sigma}_{10}^2}{2} + \frac{\hat{\sigma}_{20}^2}{16} + \frac{\hat{\sigma}_{30}^2}{64} + \dots \right)}{\hat{\sigma}_p^2} =$$

$$\hat{h}^2 = \frac{4 \left( \frac{\hat{\sigma}_{10}^2}{4} + \frac{\hat{\sigma}_{01}^2}{4} + \frac{\hat{\sigma}_{11}^2}{8} + \frac{3\hat{\sigma}_{20}^2}{16} + \dots \right)}{\hat{\sigma}_p^2} = \frac{\hat{\sigma}_{10}^2}{\hat{\sigma}_p^2} + \frac{\hat{\sigma}_{01}^2 + \frac{\hat{\sigma}_{11}^2}{2} + \frac{3\hat{\sigma}_{20}^2}{4} + \dots}{\hat{\sigma}_p^2} = \hat{h}^2 + \text{sesgo}$$

un 100 % de los efectos de dominancia y porciones considerables de componentes de interacción epistática.

- *A partir de ambas varianzas:*

El doble de la suma de los componentes de varianza entre padres y entre madres estima la varianza aditiva más cierto sesgo teórico.

Entonces:

$$\hat{h}^2 = \frac{2(\hat{\sigma}_S^2 + \hat{\sigma}_D^2)}{\hat{\sigma}_S^2 + \hat{\sigma}_e^2} = \frac{2 \text{cov}(X_i, X_i)}{\hat{\sigma}_p^2} = \frac{2 \left( \frac{\hat{\sigma}_{10}^2}{2} + \frac{\hat{\sigma}_{01}^2}{4} + \frac{\hat{\sigma}_{11}^2}{8} + \frac{\hat{\sigma}_{20}^2}{4} + \dots \right)}{\hat{\sigma}_p^2} =$$

$$\hat{h}^2 = \frac{\hat{\sigma}_{10}^2}{\hat{\sigma}_p^2} + \frac{\frac{\hat{\sigma}_{01}^2}{2} + \frac{\hat{\sigma}_{11}^2}{4} + \frac{\hat{\sigma}_{20}^2}{2} + \dots}{\hat{\sigma}_p^2} = \hat{h}^2 + \text{sesgo}$$

El sesgo teórico resulta intermedio con respecto a las dos formas de estimación anteriores.

## Bibliografía

- Becker, W.A. 1992. Manual of quantitative genetics. 5<sup>th</sup>. Edition. Academic Enterprises. Pullman, WA.
- Bohren, B.B., McKean, H.E. y Yamada, Y. 1961. Relative efficiencies of heritability estimates based on regression of offspring on parent. *Biometrics* 17: 481-491.
- Curnow, R.N. 1961. The estimation of repeatability and heritability from records subject to culling. *Biometrics* 17: 553-566.
- Kempthorne, O. y Tandon, O.B. 1953. The estimation of heritability by regression of offspring on parent. *Biometrics* 9: 90-100.