14.4. VARIACIONES DEL MODELO MENDELIANO

Existen excepciones a las leyes de Mendel denominadas mendelismo complejo. Las más importantes son: relaciones de dominancia, ligamento y recombinación, epistasia, alelismo múltiple, genes letales, herencia poligénica y herencia ligada al sexo. De esta última ampliamos la información propuesta en el libro de texto.

Herencia ligada al sexo

El sexo en las diferentes especies de seres vivos viene determinado por causas genéticas o ambientales. Es lo que se denomina determinación genética o determinación ambiental.

Determinación genética

El tipo de determinación puede ser génica o cromosómica. En general, el sexo viene determinado genéticamente.

Algunas plantas y hongos poseen genes determinantes del sexo: macho, hembra o plantas monoicas.

En las abejas y avispas, la heterocigosis en el locus sexual determina el sexo femenino. Al existir numerosos alelos que pueden ocupar este *locus* (alelismo múltiple), si se fecunda el óvulo, este será con toda probabilidad heterocigótico para el locus sexual. Entonces, se desarrollará un embrión diploide y dará lugar a una hembra. El tipo de alimentación durante el desarrollo determinará si son obreras o reinas.

La abeja reina puede cerrar un esfínter que da paso al esperma y emitir óvulos sin fecundar que se desarrollarán haploides, dando lugar a machos. Así se forman los zánganos, que poseen solo un alelo en el *locus* sexual, y, por tanto, son hemicigóticos.

Como los machos son haploides y las hembras diploides, este tipo de determinación sexual se suele definir como génica/cromosómica, aunque son genes concretos los realmente determinantes.

La determinación cromosómica es la forma más común. En la mayoría de las especies, los genes de determinación sexual se localizan en unos cromosomas especiales, llamados cromosomas sexuales o heterocromosomas. Al resto de los cromosomas se les denomina autosomas o cromosomas autosómicos.

Una pareja de cromosomas sexuales determinará el sexo. Si uno de ellos se encuentra en doble dosis (XX, por ejemplo), uno de los sexos, que en unas especies será el macho y en otras la hembra, será el sexo homogamético, ya que producirá todos sus gametos con este cromosoma. El otro sexo (XY) será el heterogamético y producirá unos gametos con un tipo de cromosoma (X) y otros con el otro tipo (Y).

En algunos insectos, como los saltamontes, la hembra es la que presenta dos cromosomas sexuales iguales (XX) y el macho un solo cromosoma. En otros insectos, como la mosca Drosophila, el sexo viene determinado por la proporción entre el número de cromosomas sexuales y el número de juegos autosómicos (X/A). En el macho, esta relación es 0,5; y en la hembra, 1. Es un supermacho cuando es inferior a 0,5 y una superhembra cuando es superior a 1. Ambos presentan los caracteres sexuales

más acentuados que los machos y las hembras normales.

En las aves y reptiles, el macho es el sexo homogamético (ZZ) y la hembra el heterogamético (ZW).

DETERMINACIÓN GENÉTICA DE LOS SEXOS			
Organismos	Sexos	Genes/Cromosomas	Tipo de determinación
Cucurbitáceas y hongos	o q	A_1A_1 , A_1A_2 , A_1A_3 A_2A_2 , A_2A_3 A_3A_3 ($A_1>A_2>A_3$)	Génica El caso expuesto es de una cucurbitácea (Ecbalium)
Algunos insectos: Himenópteros (hormiga, abejas)	♂ ♀	Haploide (n) Diploide (2n)	Génica/Cromosómica Heterocigosis del <i>locus</i> sexual = hembra
Algunos insectos: Ortópteros (saltamontes)	♀ ♂	XX XO	Cromosómica La presencia de un solo cr. X determina el macho
Algunos insectos: Dípteros (moscas)	♂ ♀	XY (X/A=0,5) XX (X/A=1) y otros varios	Cromosómica Relación entre el nº de crs. X y el nº de juegos autosómicos A
Lepidópteros, reptiles y aves	♂ ♀	ZZ ZW	Cromosómica Sexo homogamético = macho Sexo heterogamético = hembra
Moluscos, equinodermos y mamíferos (incluida la humana)	♂ ♀	XY XX	Cromosómica Sexo homogamético = mujer Sexo heterogamético = varón

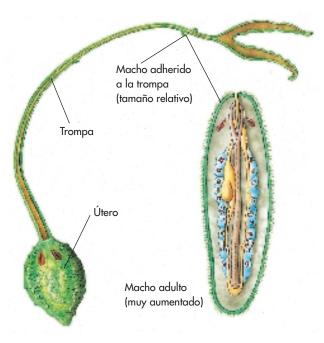
Determinación ambiental

Es menos frecuente que la determinación genética.

Un caso muy peculiar es el del gusano marino *Bonellia viridis*. La larva de este animal es indiferenciada sexualmente. La hembra, de mayor tamaño, posee una trompa o probóscide y el macho es microscópico. Si la larva alcanza y se adhiere a la trompa de una hembra, la influencia hormonal hará que se desarrolle como macho. Si cae al fondo se diferenciará como hembra.

El anélido marino *Ophryotrocha puerilis* es macho en su juventud y hembra cuando llega a adulto.

En los cocodrilos y algunos anfibios el sexo dependerá de la temperatura de incubación de los huevos.



Hembra (izquierda) y macho (derecha) de Bonellia viridis.

Enfermedades humanas genéticas ligadas al sexo

En los cromosomas sexuales existen genes que no solo afectan al sexo del individuo, sino también a caracteres que no son sexuales. A estos genes se les denomina genes ligados al sexo, y la herencia, herencia ligada al sexo.

En la especie humana, en la mujer los cromosomas X son homólogos, y en el hombre, un pequeño fragmento del Y es homólogo con una parte del X, y la otra parte del Y tiene genes que afectan a los caracteres sexuales del hombre. El cromosoma X es un cromosoma muy importante, con numerosos genes que determinan caracteres no sexuales, que en el caso de que sufran alguna alteración producirán diferentes enfermedades, como el daltonismo, la hemofilia o la distrofia muscular.

- *Daltonismo*. Es un tipo de ceguera cromática para los colores verde y rojo. Los individuos afectados no pueden distinguir estos colores por falta de conos (células de la retina del ojo) sensibles al rojo y al verde.

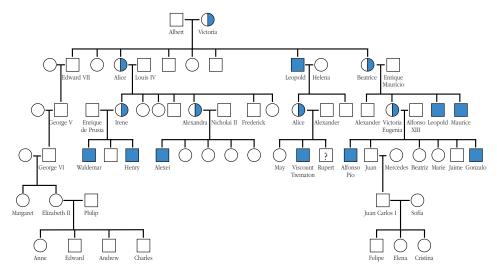
Este carácter está determinado por un gen recesivo situado en el segmento diferencial del cromosoma X. Las mujeres que tienen un cromosoma X normal, pero que son portadoras de un X daltónico, tienen visión cromática normal.

- Hemofilia. Es una enfermedad que se caracteriza por la dificultad que tienen los afectados para que su sangre coagule.

El gen, recesivo y ligado al cromosoma X, determina la ausencia de uno de los muchos factores que intervienen en la coagulación de la sangre. Se trata de un gen poco frecuente, por lo que afortunadamente provoca pocos fenotipos con este problema. Pero, aunque la enfermedad se conoce desde muy antiguo, desde el punto de vista genético el caso sorprendió porque solo se encontraban varones hemofílicos.

La explicación es simple. Como el gen es muy poco frecuente, para que una mujer padezca la enfermedad es necesario que su padre sea hemofilico y su madre portadora; una desafortunada casualidad.

Hay que tener en cuenta también que ninguno de los hijos de un varón afectado va a padecer la enfermedad, ya que el padre proporcionará siempre el cromosoma Y. En cambio, sus hijas serán portadoras y tendrán una probabilidad alta (50% de varones) de hijos hemofílicos, aunque su marido sea normal. Si el marido fuera hemofílico, entonces y solo entonces, podrán tener hijas enfermas.



La hemofilia es un mal conocido por las casas reales europeas. Desde que el gen surge, probablemente por mutación, en la reina Victoria del Reino Unido o en sus padres, muchos descendientes se han visto afectados, incluida la familia real española. Aunque algunos de sus parientes próximos sí lo padecieron, ni S. M. el rey Juan Carlos ni sus hijos se han visto afectados.

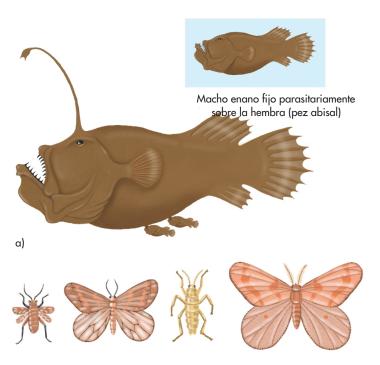
- *Distrofia muscular*. Es un conjunto de enfermedades que afectan al músculo cardíaco y a los músculos voluntarios. Produce debilidad muscular y progresiva pérdida de musculatura. Provocando, en ocasiones, la muerte.

Dimorfismo sexual

En los animales, cuando hay reproducción sexual, existen diferencias en las células sexuales del macho (espermatozoides) y la hembra (óvulos). Estas diferencias se conocen con el nombre de dimorfismo sexual primario.

Por otra parte, existen otras diferencias que afectan a órganos que no tienen que ver con el aparato reproductor; es el llamado dimorfismo sexual secundario, que hace posible distinguir a simple vista el macho de la hembra dentro de la misma especie. Dentro de estas diferencias podemos citar:

- El tamaño corporal. En algunos casos las hembras son de mayor tamaño que los machos, como ocurre en algunos moluscos y arácnidos. En otros, son mayores los machos, como algunos lagartos o gallináceas. Hay casos extremos, como algún pez abisal del genero Edriolychnus, que el macho llega a ser parásito de la hembra (ver ilustración inferior).
- La movilidad. Existen casos en que la movilidad de las hembras se ve reducida a causa del peso de los huevos o a una reducción del tamaño de las alas, como por ejemplo el caso de la mariposa Hibernias (ilustración inferior).
- Los órganos copuladores anexos. Estos órganos permiten al macho sujetar a la hembra, como el caso de algunos copépodos, que utilizan dos grandes anténulas como órganos prensiles.
- Los órganos de los sentidos. En los machos de especies que tienen que buscar pareja, los órganos de los sentidos están más desarrollados; un ejemplo son los grandes ojos compuestos de muchos insectos macho que se tocan en la parte superior de la cabeza, mientras que en el caso de las hembras existe una clara separación entre los dos ojos (ver ilustración inferior).
- Lucha entre rivales. En algunas especies existe disputa entre los machos, y estos disponen de apéndices (cuernos, astas, etc.) para luchar entre ellos.
- Órganos de despliegue. Se observa sobre todos en los insectos y en los vertebrados; a veces, en la época de apareamiento, se revisten de formas muy variadas.



b) Regresión de las alas en la hembra de las Hibernias



c) Ciervo volante (Lucanus cervus)



d) Diferencias de las marcas alares en la mariposa de la col (*Pieris brassicae*)



f) Ave del paraíso con su plumaje nupcial



e) Órganos sensoriales de distintos tamaños en los Tentredínidos