

EFFECTOS GENICOS DE ADITIVIDAD Y DOMINANCIA EN CARACTERES DE VARIACION CONTINUA

Tarsicio Cervantes Santana ¹

Rama de Genética, Colegio de Postgraduados, Chapingo, Méx.

Sinopsis

Se supone que la expresión fenotípica de un carácter depende de la suma de los efectos genéticos aditivos (d), de los efectos de la dominancia (h) y de los efectos del medio ambiente (e). Partiendo de esta suposición y tomando un solo par de genes alelomórficos se han obtenido las fórmulas matemáticas para el cálculo de las medias, así como para la varianza genética de 10 generaciones, y de aquí se ha hecho una extensión de las fórmulas a n pares de genes propios de un carácter de variación continua. Con base en lo anterior, se han establecido 2 modelos lineales aditivos que tratan de explicar las fuentes de variación que producen la expresión de un carácter en una población de organismos. El primer modelo es para el análisis de medias de generaciones y en él no interviene la componente ambiental, debido a que los efectos de éste se cancelan unos con otros; el segundo modelo es para el análisis de varianza de generaciones, en éste los efectos aditivos y de dominancia de los diferentes pares de genes de un carácter cuantitativo no se cancelan como ocurre con las medias y, además, los efectos ambientales tampoco se cancelan. Se expone también el método de mínimos cuadrados para la estimación de parámetros de los modelos y en el caso del modelo de medias, se muestra la ponderación que se hace por la cantidad de información para poder obtener la estimación de los parámetros.

Summary

It is supposed that the phenotypical expression of a character depends on the additive genetical effects (d), the dominance effects (h) and the effects of the environment (e). Formulæ to calculate both the genetical mean and the genetical variance have been obtained for ten generations, for a single pair of allelomorphic genes. From these formulæ others have been designed for n pairs of genes that determine a character of continuous variation.

Two linear additive models have been established, based on the above formulæ, that try to find the sources of variation that produce the expression of a character within a population. The first model has been designed for the analysis of the means of generations without considering the environmental effects, due to the fact that the effects of these cancel each other. The second model has been designed for analysis of variance of the generations. In this, the additive, the dominance, and the environmental effects do not cancel each other as it happens in the analysis of means.

The least squares method of estimating the parameters of the model is also described in this study. In the case of the model for the mean, according to the information available, weighting is made in order to obtain the estimation of parameters.

Introducción

La supervivencia de las especies depende en gran parte de los caracteres de variación continua o cuantitativos, ya que en ellos están involucradas las características fisiológicas y morfológicas de adaptabilidad de los organismos. Entre éstos se encuentran algunos caracteres que el hombre ha seleccionado para su beneficio directo o indirecto, tales como el rendimiento de grano en trigo, maíz, etc.

¹ Proyecto Puebla, Agencia General de la S.A.G. en Puebla, Pue., México.

Los caracteres que al hombre interesan deben tener cierta expresión fenotípica, la cual raramente se encuentra en las variedades criollas, y para lograr la expresión deseada en éstos, es necesario recurrir a los métodos de mejoramiento. Para que estos métodos sean lo más adecuados posible, deben conocerse las fuentes de variación que producen la expresión fenotípica del carácter.

Fisher (1918) (3) dio las bases para el estudio de los caracteres cuantitativos. A partir de éstas, Fisher, Immer y Tedin (1932) (4) desarrollaron fórmulas para estimar las contribuciones de un factor simple a varios estadísticos de primero, segundo y tercer grado, y presentaron un esquema para definir los efectos de aditividad (d) y dominancia (h). Mather (1949) (6) aplicó las fórmulas desarrolladas por Fisher *et al* (1932) (4), haciendo estimaciones de aditividad y dominancia en varios experimentos de estudio de caracteres cuantitativos. Posteriormente se han efectuado varias investigaciones en este campo de la ciencia.

En este trabajo se describe una metodología desarrollada en el estudio de la herencia de caracteres cuantitativos y se hacen estimaciones de los parámetros de los modelos supuestos para el carácter cuantitativo altura de planta, con un experimento establecido con ciertas generaciones provenientes de la cruce de dos líneas homocigóticas de *Nicotiana rustica*.

Teoría del análisis de los caracteres de variación continua. Modelo que incluye aditividad y dominancia

La expresión fenotípica (f) de un carácter puede explicarse como la suma de un efecto genético (g) y un efecto ambiental (e), Falconer (1964) (2), i.e.

$$f = g + e, \quad (1)$$

el efecto genético, a su vez, puede considerarse en su forma más simple, como la suma de los efectos de aditividad (d) y de dominancia (h), i.e.

$$f = d + h + e. \quad (2)$$

Ecuaciones de medias de generaciones.

Se considera que la expresión media fenotípica de un carácter en los individuos de una población, se debe al efecto genético, y que el efecto ambiental produce desviaciones en la expresión con respecto a la media, de tal modo que $\sum e = 0$; entonces, el efecto genotípico es igual a la media fenotípica, i.e.

$$\bar{f} = d + h. \quad (3)$$

Fisher y *et al* (1932) (4) definieron los valores d y h en dos líneas homocigóticas de caracteres contrastados, representando la diferencia de los efectos genotípicos de estas líneas por $2d$ y al punto medio de esta diferencia por cero, de tal manera que el valor promedio fenotípico de un homocigote es $-d$, el valor promedio fenotípico del otro homocigote es $+d$, y el valor promedio fenotípico del heterocigote representado por h , se toma como una desviación del cero. Esto se muestra esquemáticamente en la Figura 1.

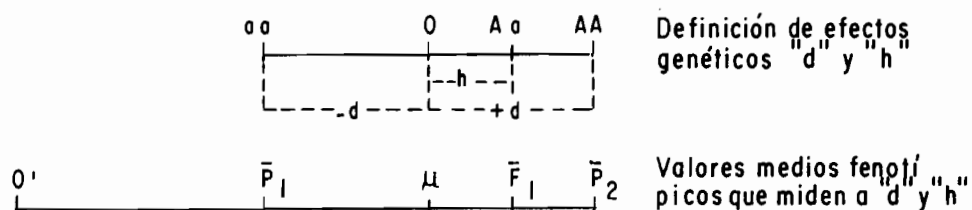


Figura 1. Escala de definición de efectos genéticos d y h , en donde:

$-d$ = efecto aditivo del homocigote de menor expresión del carácter (aa), medido por \bar{P}_1 ,

d = efecto aditivo del homocigote de mayor expresión (AA), medido por \bar{P}_2 ,

h = efecto de dominancia del heterocigote (Aa), medido por \bar{F}_1 ,

$$y \ 0 \leq |h| \leq |d|,$$

$$\mu = \frac{\bar{P}_1 + \bar{P}_2}{2} = 0,$$

O' = origen de medida de la expresión fenotípica de un carácter en los individuos de una población.

Sean:

g_{ij} , los efectos genéticos d y h (según se han definido en la figura 1) de los j -ésimos genotipos de la i -ésima generación.

\bar{g}_i , la media de los efectos genéticos d y h de la i -ésima generación, tal que:

$$\bar{g}_i = E_j (g_{ij}) = \sum_{j=1}^r t_j g_{ij}.$$

$i = 1, 2, \dots, m$ generaciones,

$j = 1, 2, \dots, r$ genotipos en la generación,

t_j = frecuencias de los j -ésimos genotipos, tales que $\sum_{j=1}^r t_j = 1$.

Y_i , la medida de los valores fenotípicos de un carácter en los individuos de la i -ésima generación, tal que:

$$Y_i = \mu + \bar{g}_i, \dots \dots \dots (4)$$

$i = 1, 2, \dots, m$ generaciones.

Para ilustrar el procedimiento de cálculo de \bar{g}_i a continuación se obtiene este valor en 3 generaciones, en las cuales se supone la existencia de un sistema genético formado por el par de genes alelomórficos $A-a$; para ello se recurre a los datos del cuadro 1.

CUADRO 1

Genotipos, efectos y frecuencias genotípicas de 2 generaciones, en un sistema genético de un par alelomórfico (A-a)

GENOTIPOS	EFECTOS	FRECUENCIAS GENOTÍPICAS		
		F ₂	RC ₁	F ₃
aa	-d _a	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{3}{8}$
Aa	h _a	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$
AA	+d _a	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{3}{8}$

Las medidas genéticas son:

$$\bar{g}_{F_2} = \frac{1}{4} (-d_a) + \frac{1}{2} (h_a) + \frac{1}{4} (d_a) = \frac{1}{2} h_a,$$

$$\bar{g}_{RC_1} = \frac{1}{2} (-d_a) + \frac{1}{2} (h_a) + 0 (d_a) = -\frac{1}{2} d_a + \frac{1}{2} h_a,$$

$$\bar{g}_{F_3} = \frac{3}{8} (-d_a) + \frac{1}{4} (h_a) + \frac{3}{8} (d_a) = \frac{1}{4} h_a$$

En la constitución de los genotipos de los caracteres de variación continua intervienen más de un par de genes alelomórficos. Entonces, el efecto de un genotipo es:

$$g_{ij} = [d]_{ij}^* + [h]_{ij},$$

considerándose los efectos aditivos $[d]$ y de dominancia $[h]$ sobre todo el genotipo, ya que es imposible mostrar el comportamiento de cada gene, y lo que al investigador interesa es la magnitud de la suma total de estos efectos en cada individuo.

En esta forma las medias Y_i para un carácter cuantitativo en F_2 , RC_1 y F_3 son:

$$Y_{F_2} = \mu + \frac{1}{2} [h],$$

$$Y_{RC_1} = \mu - \frac{1}{2} [d] + \frac{1}{2} [h],$$

$$Y_{F_3} = \mu + \frac{1}{4} [h].$$

*[] = Signo que indica sumatoria.

En el cuadro 2 se muestran los coeficientes de los parámetros μ , $[d]$ y $[h]$ de las medias de 10 generaciones.

CUADRO 2
Coeficientes de los parámetros μ , aditividad $[d]$, y dominancia $[h]$, de medias de las generaciones que se indican

ESTADISTICO	μ	D	h
Y_{P_1}	1	-1	0
Y_{P_2}	1	1	0
Y_{F_1}	1	0	1
Y_{F_2}	1	0	$\frac{1}{2}$
Y_{RC_1}	1	$-\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
Y_{RC_2}	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
$Y_{F_2 \times P_1}$	1	$-\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
$Y_{F_2 \times P_2}$	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
$Y_{F_2 \times F_1}$	1	0	$\frac{1}{2}$
Y_{F_2}	1	0	$\frac{1}{4}$

Se puede suponer un modelo general que represente la expresión media fenotípica de un carácter en una población o generación, en base a los valores fenotípicos observados en los individuos de esa población.

$$Y_i = \beta_0 X_{i0} + \beta_1 X_{i1} + \beta_2 X_{i2} + \epsilon_i, \dots \dots \dots (5)$$

$$i = 1, 2, \dots, m \text{ generaciones;}$$

en donde:

Y_i = valor promedio de la expresión fenotípica de un carácter en la i -ésima generación.

- $\beta_0 = \mu =$ promedio de los padres (\bar{P}_1 y \bar{P}_2),
 $\beta_1 = [d] =$ efectos aditivos,
 $\beta_2 = [h] =$ efectos de dominancia,
 $\varepsilon_i =$ error aleatorio de la media de la i -ésima generación,
 $X_{i0} = 1$ o variable falsa,
 $X_{i1}, X_{i2} =$ coeficientes de los parámetros β_1 y β_2 respectivamente.

La estimación de los parámetros β_j se obtiene por el método de mínimos cuadrados, Cavalli (1952) (1).

Con frecuencia este tipo de modelos tiene un número de parámetros mayor del expuesto arriba y para tener una solución única en la estimación de tales parámetros, se requiere que se disponga por lo menos de tantas ecuaciones (o generaciones) como parámetros contenga el modelo.

Generalmente se usan más ecuaciones que parámetros (por razones que se dan más adelante) y como el número de parámetros puede ser grande, es conveniente obtener los estimadores de mínimos cuadrados mediante el uso de matrices, de manera que (6) es la expresión matricial del modelo (5).

$$Y = A\beta + \varepsilon. \quad (6)$$

en donde:

$Y =$ vector ($m \times 1$) de valores medios fenotípicos de las generaciones,

$\beta =$ vector ($n \times 1$) de parámetros,

$A = (a_{ij})_{m \times n} =$ matriz de coeficientes;

$i = 1, 2, \dots, m$ generaciones,

$j = 1, 2, \dots, n$ parámetros,

$\varepsilon =$ vector ($m \times 1$) de errores aleatorios.

Entonces, los estimadores b (b_j estimador de β_j) obtenidos por mínimos cuadrados son:

$$b = (A'A)^{-1}A'Y$$

Las generaciones que se incluyen para obtener los estimadores b tienen varianzas no homogéneas. Por otra parte, cada una de estas generaciones está constituida por un número diferente de individuos, y considerando esta desigualdad, se hace una ponderación utilizando la cantidad de información I . Puesto que se ha supuesto una distribución normal en los datos de la expresión fenotípica del carácter en cada generación, la I_i^* en la i -ésima generación, es

$$I_i = \frac{P_i}{V_i}$$

* Anderson and Bancroft (1952). Statistical Theory in Research, pp. 97-98.

en donde:

p_i = número de individuos de la i -ésima generación.

V_i = varianza fenotípica de la i -ésima generación.

Sea a_i^o el vector de la i -ésima hilera, correspondiente a la i -ésima generación, de la matriz A , ponderada por la cantidad de información I_i correspondiente.

Entonces:

$$a_i^o = (a_{i0}, a_{i1}, \dots, a_{in}) I_i$$

$$A^o = (a_{ij}^o)_{m \times n}$$

En esta forma, el valor medio fenotípico ponderado es:

$$Y_i^o = \sum_{j=0}^n a_{ij}^o \beta_j$$

y el vector de estimadores de los parámetros β es:

$$b = (A^{o'}A)^{-1} A^{o'}Y.$$

La bondad de ajuste del modelo se prueba con una χ^2 , en donde el valor medio fenotípico esperado (Y_i^+) en la i -ésima generación es:

$$Y_i^+ = \sum_{j=0}^n a_{ij} b_j$$

Por lo tanto

$$X^2 = \sum_{i=1}^m (Y_i - Y_i^+)^2 I_i, \text{ con } m - n g l$$

Para contar con *g.l.* en la prueba de χ^2 , es necesario que el número m de ecuaciones sea mayor que el número n de parámetros.

La no significancia de χ^2 , indica un ajuste del modelo a la acción génica su-
puesta en la población.

La decisión sobre un estimador de β no está basada en su valor absoluto. En rigor debe depender de una prueba de hipótesis, pero al no haberla o no ser factible, depende de los posibles valores basados en el error estándar, que puedan tomar los estimadores b . Es decir, se establece un intervalo de variación de valores b ; si este intervalo incluye al cero, entonces se prevé la factibilidad de que β puede ser cero y se decide que este parámetro no existe, i.e.

$$|b_j \pm S_{bj}| \geq 0,$$

en donde

$$S_{bj} = \sqrt{C_{jj}} \text{ y } C_{jj} \text{ elemento de } (A^{o'}A)^{-1}$$

Cuando se encuentra una χ^2 significativa, el modelo no es suficiente para explicar la variación fenotípica del carácter considerado y es necesario incluir otras componentes que expliquen ciertas fuentes de variación genética presente. Una de estas componentes puede ser la inclusión en el modelo, de parámetros que representen epistasis.

Ecuaciones de varianzas de generaciones.

La variabilidad de la expresión fenotípica de un carácter cuantitativo en una población de organismos, se mide mediante la varianza. En ésta, los efectos d , h y e son independientes del signo que toman según su posición en la escala (figura 1), de tal manera que sus valores no se cancelan como ocurre en el caso de las medias.

La varianza se obtiene al introducir el operador varianza en la expresión (1), y que para la i -ésima generación es:

$$vf_i = vg_i + ve_i, \dots \dots \dots (7)$$

$$i = 1, 2, \dots, m \text{ generaciones,}$$

siendo:

- vf_i = varianza fenotípica de la i -ésima generación.
- vg_i = varianza genética de la i -ésima generación.
- ve_i = varianza ambiental de la i -ésima generación.

Y

$$vg_i = E_j \left[g_{ij} - E_j(g_{ij}) \right]^2 = \sum_{j=1}^r t_j g_{ij}^2 - \bar{g}_i^2;$$

$$i = 1, 2, \dots, m \text{ generaciones,}$$

$$j = 1, 2, \dots, r \text{ genotipos en la } j\text{-ésima generación.}$$

Entonces

$$vf_i = \sum_{j=1}^r t_j g_{ij}^2 - \left(\sum_{j=1}^r t_j g_{ij} \right)^2 + ve_i.$$

Sean:

$$vf_i = V_i, \quad vg_i = v_i \text{ y } ve_i = E_i.$$

entonces

$$V_i = v_i + E_i.$$

A continuación se calculan las varianzas genéticas de 2 generaciones.

$$v_{P_1} = 0,$$

$$v_{F_2} = \frac{3}{8} (-d_a)^2 + \frac{1}{4} (h_a)^2 + \frac{3}{8} (d_a)^2 - \left(\frac{1}{4} h_a \right)^2 = \frac{3}{4} d_a^2 + \frac{3}{16} h_a^2$$

La generación F_3 está formada por individuos que se pueden agrupar en dos clases de familias, en donde es posible calcular la varianza genética entre medias de familias ($v_{\bar{F}_3}$) y el promedio de las varianzas genéticas de las familias (\bar{v}_{F_3}). Estas varianzas se calculan en la forma siguiente:

CLASE DE FAMILIAS	FRECUENCIA	GENOTIPOS F_3	MEDIAS DE FAMILIAS	v DENTRO DE FAMILIAS
1	$\frac{1}{4}$	aa	$-d_a$	0
2	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4} aa, \frac{1}{2} Aa, \frac{1}{4} AA$	$\frac{1}{2} h_a$	$\frac{1}{2} d_a^2 + \frac{1}{4} h_a^2$
3	$\frac{1}{4}$	AA	d_a	0

Y así

$$v_{\bar{F}_3} = \frac{1}{4} (-d_a)^2 + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} h_a \right)^2 + \frac{1}{4} (d_a)^2 - \left(\frac{1}{4} h_a \right)^2 = \frac{1}{2} d_a^2 + \frac{1}{16} h_a^2$$

$$\bar{v}_{F_3} = \frac{1}{4} (0) + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} d_a^2 + \frac{1}{4} h_a^2 \right) + \frac{1}{4} (0) = \frac{1}{4} d_a^2 + \frac{1}{8} h_a^2;$$

tales que

$$v_{\bar{F}_3} + \bar{v}_{F_3} = v_{F_3}.$$

Y cuando el genotipo está formado por n pares de alelos, las varianzas genéticas anteriores tienen los efectos $[d]^2$, $[h]^2$ y $[dh]$, los cuales se representan por D , H y F , según la nomenclatura de Mather (1949) (6).

De acuerdo con (7) las varianzas fenotípicas de un carácter cuantitativo en los individuos de las generaciones P_1 y F_3 , son:

$$V_{P_1} = E_1,$$

$$V_{F_3} = \frac{3}{4} D + \frac{3}{16} H + E_1,$$

$$V_{\bar{F}_3} = \frac{1}{2} D + \frac{1}{16} H + E_2,$$

$$\bar{V}_{F_3} = \frac{1}{4} D + \frac{1}{8} H + E_1.$$

En el cuadro 3 se presentan los coeficientes de los parámetros D , H , F , E_1 y E_2 de las varianzas fenotípicas de 10 generaciones.

La presencia de la componente F en las ecuaciones de varianza genética, indica la dirección de dominancia, Mather (1949) (6). Este autor cancela el término F al hacer las estimaciones de los parámetros de las varianzas fenotípicas; en cambio, Hill (1966) (5) y otros investigadores sí hacen la estimación de dicho parámetro.

La cancelación de F se obtiene sumando las varianzas de ciertas retrocruzas del mismo rango de ligamiento, por ejemplo: $v_{RC_1} + v_{RC_2}$, pero no $v_{RC_2} + v_{F_2 \times P_1}$. El estadístico resultante es una función lineal de varianzas. En el cuadro 4 se muestran los coeficientes de los parámetros de las funciones lineales de varianza fenotípica, correspondiente a 10 generaciones.

En lo que respecta a la varianza ambiental (ve o E), se ha supuesto que el medio ambiente actúa con la misma intensidad en los genotipos de todas las generaciones produciendo variación de la misma magnitud, de tal manera que E_i es la misma para toda i .

La varianza ambiental de toda la generación se ha llamado E_1 . La varianza ambiental de las medias de familias de una generación, que normalmente sería E/n (n número de individuos por familia), se ha llamado E_2 , debido a que el agrupamiento de individuos en las familias de una generación no se efectúa en forma aleatoria; por ejemplo, las familias de una F_3 provienen de los distintos genotipos de la F_2 , nueve en un sistema de 2 pares de genes alelomórficos, y los individuos de esas familias se han agrupado de acuerdo con los distintos genotipos citados, en los cuales el efecto ambiental no es el mismo, es decir, $E/n \neq E_2$.

El modelo general que representa la variación fenotípica de un carácter en una población o generación, en base a los valores fenotípicos observados en los individuos de esa población, es el siguiente:

$$V_i = \beta_1 X_{i1} + \beta_2 X_{i2} + \beta_3 X_{i3} + \beta_4 X_{i4} + \beta_5 X_{i5} + \epsilon_i, \dots \dots \dots (8)$$

$$i = 1, 2, \dots, m \text{ generaciones.}$$

en donde:

V_i = varianza de la expresión fenotípica de un carácter en los individuos de la i -ésima generación.

$\beta_1 = D = [d]^2$ = varianza de aditividad,

$\beta_2 = H = [h]^2$ = varianza de dominancia,

$\beta_3 = F = [dh]$ = dirección de dominancia,

$\beta_4 = E_1$ = varianza ambiental de la generación,

$\beta_5 = E_2$ = varianza ambiental de las medias de familias de la generación.

ϵ_i = error aleatorio de la varianza de la i -ésima generación,

X_{i1}, \dots, X_{i5} = coeficientes de β_1, \dots, β_5 respectivamente, en la i -ésima generación.

Y en forma matricial:

$$V = A\beta + \epsilon \quad (9)$$

siendo:

V = vector ($m \times 1$) de varianzas fenotípicas de generaciones,

β = vector ($n \times 1$) de parámetros de varianza,

$A = (a_{ij})_{m \times n}$ (= matriz de coeficientes,

ϵ = vector ($m \times 1$) de errores de las varianzas.

La estimación de los parámetros β_j (para $j = 1, 2, \dots, n$ parámetros) se obtiene por el método de mínimos cuadrados, Mather (1949), tal que

$$b = (A'A)^{-1}A'V,$$

siendo

b = vector de estimadores de parámetros β .

Finalmente se obtienen las varianzas fenotípicas esperadas (V_i^+)

$$V_i^+ = \sum_{j=1}^n a_{ij} b_j.$$

CUADRO 3

Coefficientes de los parámetros, varianza aditiva D, varianza de dominancia H, dirección de dominancia F, y varianza ambiental E₁ y E₂, de la varianza fenotípica de las generaciones que se indican.

ESTADISTICO	D	H	F	E ₁	E ₂
V_{P_1}	0	0	0	1	0
V_{P_2}	0	0	0	1	0
V_{F_1}	0	0	0	1	0
V_{F_2}	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	0	1	0
V_{RC_1}	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	1	0
V_{RC_2}	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	1	0
$V_{F_2 \times P_1}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	1	0

(Continuación cuadro 3)

ESTADISTICO	D	H	F	E ₁	E ₂
$V_{F_2 \times P_1}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$	0	1
$V_{F_2 \times P_1}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$	1	0
$V_{F_2 \times P_2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$-\frac{1}{2}$	1	0
$V_{F_2 \times P_2}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$-\frac{1}{4}$	0	1
$\bar{V}_{F_2 \times P_2}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$-\frac{1}{4}$	1	0
$V_{F_2 \times F_1}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	0	1	0
$V_{F_2 \times F_1}$	$\frac{1}{8}$	0	0	0	1
$\bar{V}_{F_2 \times F_1}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{1}{4}$	0	1	0
V_{F_2}	$\frac{3}{4}$	$\frac{3}{16}$	0	1	0
V_{F_2}	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{16}$	0	0	1
\bar{V}_{F_2}	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$	0	1	0

CUADRO 4

Coefficientes de los parámetros, varianza aditiva D, varianza de dominancia H y varianza ambiental E₁ y E₂, de las funciones de varianza fenotípica de las generaciones que se indican.

ESTADISTICO	D	H	E ₁	E ₂
V_{P_1}	0	0	1	0
V_{P_2}	0	0	1	0
V_{F_1}	0	0	1	0
V_{F_2}	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	1	0
$V_{RC_1} + V_{RC_2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	2	0
$V_{F_2 \times P_1} + V_{F_2 \times P_2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	2	0
$V_{\overline{F_2 \times P_1}} + V_{\overline{F_2 \times P_2}}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	0	2
$\overline{V}_{F_2 \times P_1} + \overline{V}_{F_2 \times P_2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	2	0
$V_{F_2 \times F_1}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	1	0
$V_{\overline{F_2 \times F_1}}$	$\frac{1}{8}$	0	0	1
$\overline{V}_{F_2 \times F_1}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{1}{4}$	1	0
V_{F_3}	$\frac{3}{4}$	$\frac{3}{16}$	1	0
$V_{\overline{F_3}}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{16}$	0	1
\overline{V}_{F_3}	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$	1	0

*Experimentos*1. *Métodos y materiales*i) *Material genético.*

El material genético utilizado para hacer estimaciones de las componentes de los modelos propuestos se obtuvo a partir de 2 líneas homocigóticas V_1 y V_5 de *Nicotiana rustica*. Estas líneas son diferentes en el carácter cuantitativo altura de planta, la primera identificada como P_1 es de menor expresión fenotípica que la segunda, identificada como P_2 .

A partir de la cruce de $P_1 \times P_2$ se formaron las generaciones F_1 , F_2 , RC_1 , RC_2 , $F_2 \times P_1$, $F_2 \times P_2$, $F_2 \times F_1$ y F_3 . Estas 10 generaciones (considerando a P_1 y P_2) se incluyeron en un experimento, cuadro 5.

CUADRO 5

Número de familias por generación, número de plantas por familia y número de plantas totales por generación, incluidas en un experimento de Nicotiana rustica

GENERACION	Núm. de familias por generación	Núm. de plantas por familia	Núm. de plantas totales por generación
P_1	1	408	408
P_2	1	433	433
F_1	1	446	446
F_2	1	455	455
RC_1	1	448	448
RC_2	1	456	456
$F_2 \times P_1$	50	10*	442
$F_2 \times P_2$	50	10*	455
$F_2 \times F_1$	50	10*	451
F_3	50	10*	442

* No todas las familias tienen el número de plantas indicado.

ii) *Diseño estadístico y prueba de modelos.*

El arreglo del material genético en el campo para la obtención de datos del carácter altura de planta, se hizo en un "diseño completamente al azar" con aleatorización a nivel de individuo.

Se estableció un experimento en Tepalcingo, Mor., en 1968. En este experimento se incluyó un mismo número de individuos en cada una de las generaciones indicadas. Esto se hizo con el fin de que las estimaciones de parámetros en todas las generaciones fueran hechas con igual precisión; además se consideró conveniente que interviniera un número grande de individuos de P_1 , P_2 y F_1 , debido a que son las generaciones básicas en la definición de d y h , y dan información para estimar la varianza producida por el efecto del medio ambiente.

El experimento se condujo en la siguiente forma: la siembra se hizo en macetitas de materia orgánica comprimida de 7×7 cm., agrupadas con arreglo de almácigo para efectuar riegos y aclareo, pero aleatorizadas. Se depositó un promedio de 3 semillas por maceta y después de la germinación se aclaró a un planta, dejando

siempre la situada más al centro para evitar selección. Cuando las plantas tenían 5 cm. de altura, sin separarse de la maceta, se trasplantaron al lugar definitivo del experimento, en donde se pusieron en surcos de 92 cm. de separación y sobre el lomo del surco separadas 30 cm. Se utilizaron 41 surcos con 120 plantas cada uno, más una hilera periférica de plantas bordo. Los datos de la altura de la planta en centímetros se tomaron al finalizar su crecimiento, determinado por la ausencia de nuevos brotes foliares y florales.

Para efectuar la prueba de modelos primeramente se calcularon las medias, las varianzas totales, las varianzas entre medias de familias ($V_{\overline{GN}}$), el promedio de las varianzas dentro de familias (\overline{V}_{GEN}) y la cantidad de información de cada generación, cuadro 6.

Siguiendo los métodos descritos en el Capítulo II, se obtuvieron los estimadores de las componentes de los modelos (5) y (8). En la estimación, se usó la matriz A de orden $m \times n$ formada por coeficientes de los cuadros 2 y 4 respectivamente.

CUADRO 6

Medias, varianza total (VAR. TOT.), varianza entre medias de familias ($V_{\overline{GN}}$), promedio de varianzas dentro de familias (\overline{V}_{GEN}) y cantidad de información (INF.), para el carácter altura de planta, en un experimento de Nicotiana rustica

GENERACION	MEDIA (cm.)	VAR. TOT.	$V_{\overline{GN}}$	\overline{V}_{GEN}	INF.
P_1	90.05	218.3997			1.86813
P_2	112.03	295.5342			1.46514
F_1	113.49	383.6800			1.16242
F_2	109.68	315.3528			1.44282
RC_1	103.07	291.2671			1.53810
RC_2	114.48	397.3756			1.14752
$F_2 \times P_1$	105.40	290.0310	26.0434	296.4439	1.56879
$F_2 \times P_2$	119.02	342.5508	48.5030	331.1611	1.31659
$F_2 \times F_1$	110.01	344.9183	43.4979	338.5711	1.31625
F_3	108.45	330.9793	63.7712	300.8582	1.33543

2. Resultados.

Los estimadores de los parámetros del modelo de medias (5) que incluye aditividad y dominancia, se reportan en el cuadro 7.

CUADRO 7

Valores estimados de los parámetros μ , [d] y [h] a partir de las medias de generaciones y sus errores estándar, para el carácter altura de planta, en un experimento de Nicotiana rustica

Parámetros	Valores estimados y error estándar
μ	102.6491 \pm 0.471 ⁺⁺⁺
[d]	11.5536 \pm 0.462 ⁺⁺
[h]	13.9279 \pm 0.970 ⁺⁺
χ^2	50.47 ^{**}

* Significativa al 0.01 de probabilidad.

La prueba de X^2 indica que el modelo no es suficiente para explicar la variación genética de la población y que es necesario extenderlo considerando otras componentes genéticas.

No obstante que el modelo de medias (5) no fue suficiente, se procedió a calcular los estimadores de los parámetros del modelo de varianzas (8), que incluye aditividad y dominancia. Los valores estimados de los parámetros se muestran en el Cuadro 8.

CUADRO 8

Valores estimados de los parámetros D, H y E_1 , a partir de las varianzas fenotípicas de generaciones, para el carácter altura de planta, en un experimento de *Nicotiana rustica*

Parámetros	Valores estimados
D	11.4104
H	110.2931
E_1	229.2934

Discusión y conclusiones

La prueba de ajuste del modelo de medias indica que las componentes del fenotipo considerado no son suficientes para explicar toda la variación observada en el carácter altura de planta en la población de *Nicotiana rustica* estudiada, por lo tanto, el modelo debe ser ampliado y se deben considerar otras causas de variación genética además de aditividad y dominancia, como por ejemplo epistasis; sin embargo, tal extensión no se hace, por no ser éste el propósito del presente trabajo.

Los valores estimados de los parámetros de segundo grado en el cuadro 8 muestran que de la variación fenotípica observada, aproximadamente dos terceras partes corresponden a efectos del medio ambiente ($E = 229$) y sólo una tercera parte corresponde a efectos genéticos, de éstos la varianza de dominancia es aproximadamente 10 veces mayor que la varianza aditiva; la relación $(\hat{H}/D)^{1/2} = 3.11$ indica sobredominancia aparente.

Resulta inadecuado derivar mayores conclusiones respecto a la partición de la varianza genotípica en un experimento como el aquí descrito, debido al tamaño tan grande que tiene la varianza ambiental o ecológica respecto a la de origen genético.

Bibliografía

1. CAVALLI, L. L. *An analysis of linkage in quantitative inheritance*. Quantitative Inheritance, H.M.S.O. 135-144. London. 1952.
2. FALCONER, D. S. *Introduction to quantitative genetics*. Oliver and Boyd. Edinburgh and London. 1964.
3. FISHER, R. A. *The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance*. Trans. Royal Soc., Edinburgh, 52: 399-433. 1918.
4. FISHER, R. A., F. R. IMMER y O. TEDIN. *The genetical interpretation of statistics of the third degree in the study of quantitative inheritance*. Genetics (17): 107-124. 1932.
5. HILL, J. *Recurrent backcrossing in the study of quantitative inheritance*. Heredity (21): 85-120. 1966.
6. MATHER, K. *Biometrical Genetics*. Methuen and Co. London. 1949.