

# INTERACCIONES GENICAS NO ALELICAS EN CARACTERES DE VARIACION CONTINUA

Tarsicio Cervantes Santana<sup>1</sup> y Lauro Bucio Alanís<sup>2</sup>

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

## *Sinopsis*

En este trabajo se considera que la expresión fenotípica de un carácter en los individuos de una población, se debe a efectos genéticos y a efectos ambientales. En los genéticos se incluyen aditividad (d), dominancia (h) e interacciones entre dos pares de genes alelomórficos (i, j y l) y se toma como origen de medida para d, h, i, j y l, la media de los padres P<sub>1</sub> y P<sub>2</sub>, que es el sistema de medida de Van der Veen (F<sub>∞</sub>-metric).

En la primera parte se trata con las medidas de generaciones y se da el modelo lineal aditivo que incluye las componentes genéticas arriba citadas; en este caso los efectos de cada componente se localizan en diferentes términos de cada ecuación y fácilmente se puede hacer la estimación de los parámetros del modelo.

Para tener un conocimiento más claro del comportamiento de los efectos genéticos, se trabaja con las varianzas, y al obtener las ecuaciones para 18 generaciones con varianza genética en un sistema de 2 pares de genes alelomórficos, se encuentra que no existe una sola ecuación en la cual los efectos de las 5 componentes ya citadas no se confundan, es decir, dos efectos se encuentran en un solo término de la ecuación. Cuando se extiende la expresión de cada ecuación hacia un carácter cuantitativo, se tienen 5 términos con efectos no confundidos y 10 términos con efectos confundidos, y al suponer que estos diez términos últimos son de efectos iguales, éstos se reducen a uno solo (productos cruzados), el cual se elimina por manipulación algebraica entre dos ecuaciones de varianza de generaciones del mismo rango de ligamiento. Se usa el mismo rango de ligamiento con el fin de evitar perturbaciones por efectos de recombinación génica en el momento de hacer las estimaciones de los parámetros del modelo. En esta forma se tienen las 5 componentes genéticas en diferentes términos de la ecuación y se formula el modelo lineal aditivo para funciones de varianzas fenotípicas de generaciones, que incluye efectos genéticos de aditividad, dominancia y epistasis, y efectos ambientales.

## *Summary*

It is considered in this study that the phenotypical expression of a character in individuals of a population is due to genetical and environmental effects. Additivity (d), dominance (h), and interactions among two allelomorphous pairs of genes (i, j and l) are considered as genetical effects. The mean of parents P<sub>1</sub> and P<sub>2</sub> is the basis for the measurement of d, h, i, j, and l. This is the Van der Veen measurement system (F<sub>∞</sub>-metric).

The first part of this study refers to the means of generations and it presents the linear additive model which includes the above genetical factors. In this case, the effects produced by each equation are located in different terms of each equation, therefore the estimation of the parameters of the model might be easily made.

In order to have a more accurate knowledge of the effect produced by the behavior of the genetical factors, variances are considered. When equations for 18 generations are obtained, with genetical variance due to two allelomorphous pairs of genes it is found that there is no equation in which the effects of the above five components are differentiated. It means that effects due to different components are within the same term of the equation. When the expression of each equation covers a quantitative character there are five terms with differentiated effects,

<sup>1</sup> Proyecto Puebla, Agencia General de la S.A.G. en Puebla, Pue. México.

<sup>2</sup> Director del Colegio de Postgraduados, E.N.A., Chapingo, Méx., México.

and ten terms with undifferentiated effects. Supposing these last ten terms produce equal effects, these terms are reduced to one (cross products) which is eliminated algebraically using two equations of the same degree of linkage. It is used the same degree of linkage in order to avoid genic disturbance caused by the effects of genic recombination when making the parametric estimation of the model. In this way, we have the five genetic components in different terms of the equation and the linear additive model is formulated for the functions of phenotypic variances of generations. This model includes genetical effects of additivity, dominance and epistasis, and environmental effects.

### *Introducción*

La partición de la varianza fenotípica en sus partes componentes es problema de gran interés científico. Desde el punto de vista del genetista, la adecuada solución a este problema le permitiría inferir conclusiones más precisas respecto a los procesos y tendencias evolutivas por los que atraviesa una especie en un medio ambiente determinado, así como una mejor comprensión de los mecanismos hereditarios que hacen posible el proceso evolutivo. Por otra parte, desde el punto de vista del mejorador de plantas o animales, una correcta partición en las diferentes componentes de la varianza fenotípica, le permitiría diseñar programas de selección más eficientes.

Desafortunadamente, para la interpretación del mecanismo hereditario, la arquitectura genética está compuesta de efectos que no actúan en forma aditiva; dos alelos de un mismo locus interaccionan y producen dominancia; genes en diferentes loci interaccionan y producen epistasis; hay genes que segregan en el mismo cromosoma, sin embargo, éstos no siempre se transmiten juntos como consecuencia del sobrecruzamiento; el genotipo interacciona con el citoplasma y todos los factores hereditarios con el medio ambiente en el que el organismo se desarrolla.

Las fuentes de evidencia que muestran que todas estas interacciones ocurren en la naturaleza, hacen de la partición de la varianza fenotípica en sus partes componentes, un problema sumamente difícil. Resulta obvio el hacer la especificación de un modelo matemático que incluya los efectos de todas las componentes aquí planteadas, y de otras que pudieran descubrirse en el futuro; igualmente obvio es el problema de estimación de dichos efectos, éste se reduce a tener un número de generaciones de las cuales se obtengan ecuaciones de medias que sean suficientes, para poder hacer la estimación de los diferentes parámetros involucrados; éste es un problema fácil de resolver, debido a que la segregación diferencial producida por efectos de ligamiento, no produce cambios en el efecto promedio de una generación cualquiera y, por otra parte, los parámetros que especifican los diferentes efectos, en este caso siempre aparecen en términos diferentes de cada ecuación.

Desafortunadamente al tratar de encontrar las varianzas, el problema se complica demasiado, debido a que en esas ecuaciones aparecen una serie de términos con efectos confundidos (términos que involucran más de un efecto). Aunado a lo anterior existe el problema de que las varianzas de las diferentes generaciones están afectadas por el número de veces que ha habido oportunidad de recombinación génica.

En el presente estudio se hace la especificación de un modelo genético que incluye aditividad, dominancia y epistasis. Se desarrolla la metodología para estimar los parámetros de ecuaciones de varianza de generaciones y para esto se hacen las restricciones siguientes:

- a) Se trata de un organismo diploide en óptimo con el medio ambiente en el que se desarrolla.
- b) No hay mutaciones.
- c) Las generaciones que se tratan deben formarse previniendo cualquier tipo de selección.
- d) No existe interacción entre los genes y el citoplasma.
- e) No hay interacción genético-ambiental.

#### *Revisión de Literatura*

De acuerdo con Hayman y Mather (1955) (4), en el estudio de los caracteres de variación continua debe suponerse la presencia de interacciones genéticas alélicas en forma de dominancia; no alélicas en forma de epistasis y de interacción genético-ambiental. En un sistema genético de dos pares de genes alelomórficos, los nueve genotipos de la  $F_2$  tienen efectos de aditividad  $d$ , de dominancia  $h$  y de interacciones no alélicas  $i$ ,  $j$  y  $l$ . Supónganse la presencia de los pares alelomórficos  $A-a$  y  $B-b$ , entonces, los autores citados definen en la  $F_2$ , las interacciones no alélicas siguientes:  $i_{a/b}$  = efecto aditivo  $d_a \times$  efecto aditivo  $d_b$ ;  $j_{a/b}$  = efecto aditivo  $d_a \times$  efecto de dominancia  $h_b$ ;  $j_{b/a}$  = efecto aditivo  $d_b \times$  efecto de dominancia  $h_a$ ; y  $l_{a/b}$  = efecto de dominancia  $h_a \times$  efecto de dominancia  $h_b$ , y toman como origen de medida de los efectos de estas interacciones la media de la  $F_2$  y como origen de medida de los efectos  $d$  y  $h$ , la media de los padres. Estos autores explican en el trabajo citado, que en las ecuaciones de medias de generaciones existen 4 relaciones en las cuales se despejan las interacciones  $i$ ,  $j$  y  $l$ , y que con estas relaciones es posible hacer estimaciones de los efectos genéticos respectivos; además, trabajan con los estadísticos genéticos de segundo grado, y encuentran que en las ecuaciones  $v_{F_2}$ ,  $v_{F_2\#}^-$ ,  $v_{F_2\#}^-$  y  $cov_{F_2/F_2\#}$ , los efectos  $d$ ,  $h$ ,  $i$ ,  $j$  y  $l$  se localizan en términos separados, en cambio en  $v_{RC_1}$ ,  $v_{RC_2}$ ,  $v_{F_3}$  y  $cov_{F_2/F_3}$ , los efectos  $d$  y  $h$  están confundidos\* con  $i$ ,  $j$  y  $l$ , de tal manera que las cuatro ecuaciones de estadísticos de segundo grado en los cuales estos efectos están en distintos términos, no son suficientes para poder estimarlos.

Hill (1966) (6) incluye las interacciones de segundo orden o trigénicas:  $w$  = aditivo  $\times$  aditivo  $\times$  aditivo,  $x$  = aditivo  $\times$  aditivo  $\times$  dominante,  $y$  = aditivo  $\times$  dominante  $\times$  dominante y  $z$  = dominante  $\times$  dominante  $\times$  dominante. En un análisis del carácter altura de planta y tiempo a la floración en experimentos con *Nicotiana rustica*, este autor presenta en análisis de medias, 9 pruebas de escala o relaciones para estimar las interacciones trigénicas; estas relaciones incluyen las primeras retrocruzas, segundas retrocruzas y primeras retrocruzas autofecundadas, y son similares a tres de las 4 relaciones de Hayman y Mather (1955) (4).

Opsahl (1956) (11) incluye las generaciones  $F_2 \times F_1$ ,  $F_2 \times P_1$  y  $F_2 \times P_2$  e indica

\* Se dice que los efectos están confundidos, cuando en un término de la ecuación se mezclan dos o más efectos, ejemplo:  $dj$ ,  $hl$ , etc.

una forma de separar las interacciones no alélicas del ligamento; para esto hace nuevas definiciones de aditividad, dominancia y de los diferentes tipos de epistasis.

Van der Veen (1959) (12) considera que es preferible medir el efecto de las interacciones no alélicas a partir de la media de los padres o sea el origen cero ( $F$ -metric), puesto que estos parámetros aparecen con coeficientes distintos de cero según la presencia de homocigosis o heterocigosis entre loci; ejemplo, el genotipo  $AABB$  tendrá un efecto  $d_a + d_b + i_{ab}$ , y en él no aparecen  $j$  y  $l$ , como ocurre en el sistema de Hayman (1958) (5). resultando en esta forma una expresión más simple.

Con esta última definición de  $i$ ,  $j$  y  $l$ , Mather (1967) (10), analizando la varianza genética de la generación  $F_2$ , explica la epistasis recesiva 9:3:4 y la epistasis dominante 12:3:1 e indica que la epistasis complementaria aumenta la varianza de las poblaciones segregantes y la epistasis duplicada la disminuye, y que la selección hacia un fenotipo óptimo favorece a la segunda pero no a la primera. En la ecuación de varianza de esta generación, los efectos  $d$  y  $h$  se confunden con los efectos de las interacciones no alélicas entre dos loci  $i$ ,  $j$  y  $l$ , repitiéndose en esta forma el problema de confusión de los trabajos de Hayman y Mather (1955) (4), y Hayman (1958) (5).

*Modelo que incluye aditividad, dominancia e interacciones  
génicas no alélicas*

La expresión fenotípica ( $f$ ) de un carácter en los individuos de una población, puede explicarse en una forma simple como la suma de un efecto genético ( $g$ ) y un efecto ambiental ( $e$ ), Falconer (1964) (3), i.e.

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

El efecto genético puede considerarse como la suma de los efectos de aditividad ( $d$ ), dominancia ( $h$ ) e interacciones génicas no alélicas o epistasis ( $\Phi$ ), i.e.

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

En esta investigación se trabajó con un sistema genético que incluye aditividad, dominancia e interacciones no alélicas de primer orden o interacciones entre dos pares de genes alelomórficos  $i$ ,  $j$  y  $l$  (definidas anteriormente). La razón de no considerar las interacciones no alélicas de orden mayor, se debe a que, con las interacciones de primer orden aún no se ha llegado a obtener un número suficiente de ecuaciones de varianza de generaciones utilizando este modelo, en las cuales no existan términos confundidos, para lograr la estimación de los parámetros  $d$ ,  $h$ ,  $i$ ,  $j$  y  $l$  libres de toda confusión. Si se involucran interacciones más complejas, el problema aumenta, y por ahora no se está en condiciones de resolverlo.

Sustituyendo a la componente  $\Phi$  de (2) por  $i$ ,  $j$  y  $l$ , entonces se supone que la expresión fenotípica de un carácter es producida por efectos genéticos de aditividad, de dominancia e interacciones no alélicas entre dos pares de genes alelomórficos, y un efecto ambiental, i.e.

$$f = d + h + i + j + l + e. \quad (3)$$

Las componentes  $i$ ,  $j$  y  $l$  tienen el mismo significado de Hayman y Mather (1955) (4), pero la diferencia con este trabajo estriba en que aquí, los efectos de estas

interacciones se miden a partir del mismo origen que se usa para medir a los efectos  $d$  y  $h$ , siendo este origen el promedio de los padres  $P_1$  y  $P_2$ , de cuya cruce se originan todas las generaciones que se mencionan en este trabajo, en tanto que en el trabajo citado, los efectos de las interacciones se miden a partir de la media de la  $F_2$  y los efectos  $d$  y  $h$  se miden a partir del promedio de los padres ( $P_1$  y  $P_2$ ). Se ha adoptado a  $\mu$  como origen de definición de todas las componentes genéticas ( $d, h, i, j$  y  $l$ ), con el fin de que los efectos de éstas tengan un significado de fácil entendimiento biológico.

Los efectos  $i, j$  y  $l$  se obtienen considerando pares de genes alelomórficos; por ejemplo, para un sistema con  $A-a$  y  $B-b$ , los efectos y frecuencias de los 9 genotipos de una  $F_2$  se muestran en el cuadro 1, en donde se incluyen además las frecuencias de los genotipos de otras 3 generaciones.

CUADRO 1

Genotipos, efectos y frecuencias genotípicas de 4 generaciones, suponiendo aditividad, dominancia e interacciones entre dos pares de genes alelomórficos ( $A-a$  y  $B-b$ )

GENOTIPOS	EFECTOS	FRECUENCIAS GENOTÍPICAS			
		$F_2$	$RC_1$	$RC_{12}$	$RC_{2\#}$
$AABB$	$d_a + d_b + i_{ab}$	$\frac{1}{16}$	0	$\frac{1}{16}$	$\frac{81}{256}$
$AABb$	$d_a + h_b + j_{ab}$	$\frac{2}{16}$	0	$\frac{3}{16}$	$\frac{54}{256}$
$AAbb$	$d_a - d_b - i_{ab}$	$\frac{1}{16}$	0	0	$\frac{9}{256}$
$AaBB$	$h_a + d_b + j_{ba}$	$\frac{2}{16}$	0	$\frac{3}{16}$	$\frac{54}{256}$
$AaBb$	$h_a + h_b + l_{ab}$	$\frac{4}{16}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{9}{16}$	$\frac{36}{256}$
$Aabb$	$h_a - d_b - j_{ba}$	$\frac{2}{16}$	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{9}{256}$
$aaBB$	$-d_a + d_b - i_{ab}$	$\frac{1}{16}$	0	0	$\frac{9}{256}$
$aaBb$	$-d_a + h_b - j_{ab}$	$\frac{2}{16}$	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{9}{256}$
$aabb$	$-d_a - d_b + i_{ab}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{1}{256}$

NOTA: Se ha suprimido la línea diagonal entre subíndices de  $i, j$  y  $l$  que normalmente se ha usado en la literatura, debido a que con dos loci no puede haber confusión, ejemplo:  $i_{a/b} = i_{ab}$ .

1. Ecuaciones de medias de generaciones.

En la suposición de un sistema genético con efectos aditivos, de dominancia y epistasis, las medias de los efectos genéticos ( $\bar{g}$ ) de una generación, se obtienen como sigue:

$$\bar{g}_i = \sum_{j=1}^r t_j g_{ij};$$

$i = 1, 2, \dots, m$  generaciones.  
 $j = 1, 2, \dots, r$  genotipos en la  $i$ -ésima generación,  
 $g_{ij}$  = efecto del  $j$ -ésimo genotipo de la  $i$ -ésima generación,  
 $t_j$  = frecuencias de los  $j$ -ésimos genotipos, tales que  $\sum_{j=1}^r t_j = 1$ .

Para ilustrar el procedimiento, a continuación se calculan las  $\bar{g}$  de  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$  y  $F_2$ ; para ello, se recurre a los efectos y frecuencias genotípicas del Cuadro 1:

$$\begin{aligned} \bar{g}_{P_1} &= 1(-d_a - d_b + i_{ab}) = -d_a - d_b + i_{ab}, \\ \bar{g}_{P_2} &= 1(d_a + d_b + i_{ab}) = d_a + d_b + i_{ab}, \\ \bar{g}_{F_1} &= 1(h_a + h_b + l_{ab}) = h_a + h_b + l_{ab}, \\ \bar{g}_{F_2} &= \frac{1}{16}(d_a + d_b + i_{ab}) + \frac{2}{16}(d_a + h_b + j_{ab}) + \frac{1}{16}(d_a - d_b - i_{ab}) \\ &\quad + \frac{2}{16}(h_a + d_b + j_{ba}) + \frac{4}{16}(h_a + h_b + l_{ab}) + \frac{2}{16}(h_a - d_b - j_{ba}) \\ &\quad + \frac{1}{13}(-d_a + d_b - i_{ab}) + \frac{2}{16}(-d_a + h_b - j_{ab}) + \frac{1}{16}(-d_a - d_b + i_{ab}) = \\ &= \frac{1}{2}h_a + \frac{1}{2}h_b + \frac{1}{4}l_{ab} = \frac{1}{2}(h_a + h_b) + \frac{1}{4}(l_{ab}). \end{aligned}$$

Sea  $n$  el número de pares de genes alelomórficos de que depende un carácter de variación continua, entonces, los efectos  $[d]$  y  $[h]$  de los  $n$  pares de genes e  $[i]$ ,  $[j]$  y  $[l]$  de todos los pares de loci que se puedan formar en el genotipo, se obtienen en la siguiente forma:

$$\begin{aligned} d_a + d_b + \dots + d_n &= [d] \\ &\vdots \\ l_{ab} + l_{ac} + \dots + l_{tn} &= [l]. \end{aligned}$$

De tal manera que para un carácter de variación continua, las medias  $\bar{g}$  de las 4 generaciones anteriores son:

$$\begin{aligned} \bar{g}_{P_1} &= -[d] + [i], \\ \bar{g}_{P_2} &= [d] + [i], \\ \bar{g}_{F_1} &= [h] + [l], \\ \bar{g}_{F_2} &= \frac{1}{2}[h] + \frac{1}{4}[l]. \end{aligned}$$

Las medias fenotípicas ( $Y_i$ ) de estas 4 generaciones se presentan a continuación, y en el Cuadro 2 se muestran los coeficientes de los parámetros  $\mu$ ,  $[d]$ ,  $[h]$ ,  $[i]$ ,  $[j]$  y  $[l]$  de las medias fenotípicas de 21 generaciones. Siendo:

$$\begin{aligned} Y_i &= \mu + \bar{g}_i, \\ i &= 1, 2, \dots, m \text{ generaciones.} \end{aligned}$$

Entonces:

$$\begin{aligned} Y_{P_1} &= \mu - [d] + [i] . \\ Y_{P_2} &= \mu + [d] + [i] , \\ Y_{F_1} &= \mu + [h] + [l] , \\ Y_{F_2} &= \mu + \frac{1}{2} [h] + \frac{1}{4} [l] . \end{aligned}$$

Para un carácter cuantitativo que depende de los efectos genéticos de aditividad, dominancia y epistasis, el modelo general que representa la expresión media fenotípica de ese carácter en una población o generación, en base a los valores fenotípicos observados en los individuos de esta población, es el siguiente:

$$Y_i = \beta_0 X_{i0} + \beta_1 X_{i1} + \beta_2 X_{i2} + \beta_3 X_{i3} + \beta_4 X_{i4} + \beta_5 X_{i5} + \epsilon_i , \quad (4)$$

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

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,

$\beta_3 = [i]$  = efectos de interacciones de efectos aditivos de 2 pares de genes alelomórficos,

$\beta_4 = [j]$  = efectos de interacciones del efecto aditivo de un par de alelos por el efecto de dominancia de un segundo par,

$\beta_5 = [l]$  = efectos de interacciones entre efectos de dominancia de dos pares de alelos,

$\epsilon_i$  = error aleatorio de la media de la  $i$ -ésima generación,

$X_{i0} = 1$  o variable falsa, coeficiente de  $\beta_0$ ,

$X_{i1}, \dots, X_{i5}$  = coeficientes de los parámetros  $\beta_1, \dots, \beta_5$  respectivamente.

La estimación de los parámetros  $\beta_0, \beta_1, \dots, \beta_5$  de este modelo, se obtiene por el método de mínimos cuadrados, ponderando por la cantidad de información I, Cavalli (1952) (1).

Es posible obtener una estimación burda y rápida de las 5 componentes genéticas de medias fenotípicas de generaciones, mediante las siguientes relaciones:

$$\begin{aligned} [d] &= \frac{1}{2} Y_{P_2} - \frac{1}{2} Y_{P_1} . \\ [h] &= 4Y_{RC_{22}} - 4Y_{RC_{12}} + 10Y_{F_2} - 8Y_{F_3} - 2Y_{P_2} . \\ [i] &= 2Y_{RC_1} + 2Y_{RC_2} - 4Y_{F_2} , \quad \text{o bien:} \\ &\quad 2Y_{F_2 \times P_1} + 2Y_{F_2 \times P_2} - 4Y_{F_2 \times F_1} . \\ [j] &= Y_{P_1} - Y_{P_2} + 2Y_{RC_2} - 2Y_{RC_1} , \quad \text{o bien:} \\ &\quad 2Y_{P_1} - 2Y_{P_2} + 4Y_{RC_2(\times)} - 4Y_{RC_1(\times)} . \\ [l] &= Y_{P_1} + Y_{P_2} + 2Y_{F_1} + 4Y_{F_2} - 4Y_{RC_1} - 4Y_{RC_2} . \end{aligned}$$

CUADRO 2

*Coefficientes de los parámetros, media  $\mu$ , aditividad [d], dominancia [h] y epistasis [i], [j] y [l], de medidas fenotípicas de las generaciones que se indican.*

ESTADISTICO	$\mu$	[d]	[h]	[i]	[j]	[l]
$Y_{P_1}$	1	-1	0	1	0	0
$Y_{P_2}$	1	1	0	1	0	0
$Y_{F_1}$	1	0	1	0	0	1
$Y_{F_2}$	1	0	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{4}$
$Y_{RC_1}$	1	$-\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$-\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$
$Y_{RC_2}$	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$
$Y_{F_2 \times P_1}$	1	$-\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$-\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$
$Y_{F_2 \times P_2}$	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$
$Y_{F_2 \times F_1}$	1	0	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{4}$
$Y_{F_2 \#}$	1	0	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{4}$
$Y_{F_3}$	1	0	$\frac{1}{4}$	0	0	$\frac{1}{16}$
$Y_{RC_{11}}$	1	$-\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{9}{16}$	$-\frac{3}{16}$	$\frac{1}{16}$
$Y_{RC_{12}}$	1	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{9}{16}$
$Y_{RC_1 \times F_1}$	1	$-\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{16}$	$-\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$
$Y_{RC_1(\infty)}$	1	$-\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$-\frac{1}{8}$	$\frac{1}{16}$



Cuadro 2 (continuación)

ESTADISTICO	$\mu$	$[d]$	$[h]$	$[i]$	$[j]$	$[l]$
$Y_{RC_1\#}$	1	$-\frac{1}{2}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{1}{4}$	$-\frac{3}{16}$	$\frac{9}{16}$
$Y_{RC_2}$	1	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{9}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{1}{16}$
$Y_{RC_21}$	1	$-\frac{1}{4}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{9}{16}$
$Y_{RC_2 \times F_1}$	1	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$
$Y_{RC_2(x)}$	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{16}$
$Y_{RC_2\#}$	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{9}{16}$

2. Ecuaciones de varianzas de generaciones

La varianza fenotípica de una generación, en la cual se supone que el carácter en cuestión depende de efectos genéticos de aditividad, de dominancia y epistáticos, se obtiene al introducir el operador varianza en la ecuación (1), aplicándola en este caso a la *i*-ésima generación, i.e.

$$vf_i = vg_i + ve_i, \dots\dots\dots (5)$$

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

y

$$vg_i = \sum_{j=1}^r t_j g_{ij}^2 - \left( \sum_{j=1}^r t_j g_{ij} \right)^2,$$

$j = 1, 2, \dots, r$  genotipos en la *i*-ésima generación.

Sean:

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

entonces

$$V_i = v_i + E_i, \dots\dots\dots (5')$$

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

Sea:

$$v_i = \gamma_{i1} d_a^2 + \gamma_{i2} d_b^2 + \gamma_{i3} h_a^2 + \gamma_{i4} h_b^2 + \dots + \gamma_{i32} j_{ba} l_{ab}, \dots\dots\dots (6)$$

$i = 1, 2, \dots, m$  generaciones,  
 $j = 1, 2, \dots, 32$  coeficientes de parámetros.,

la ecuación general de varianzas genéticas de generaciones del Cuadro (3).

La ecuación (6) referida a un par de genes alelomórficos, es necesario extenderla a  $n$  pares de genes alélicos para que pueda ser aplicada a un carácter cuantitativo.

Sean  $\alpha_{ij}$  los coeficientes de los parámetros de la ecuación general de varianza genética de generaciones de un carácter cuantitativo, tales que:

$$\begin{aligned} \gamma_{i1} = \gamma_{i2} = \alpha_{i1} &\implies \gamma_{i1}d_a^2 + \gamma_{i2}d_b^2 = \alpha_{i1}(d_a^2 + d_b^2) \cong \alpha_{i1}[d]^2. \\ \gamma_{i3} = \gamma_{i4} = \alpha_{i2} &\implies \gamma_{i3}h_a^2 + \gamma_{i4}h_b^2 = \alpha_{i2}(h_a^2 + h_b^2) \cong \alpha_{i2}[h]^2. \\ \gamma_{i5} = \alpha_{i3} &\implies \gamma_{i5}i_{ab}^2 = \alpha_{i3}i_{ab}^2 \cong \alpha_{i3}[i]^2. \\ \gamma_{i6} = \gamma_{i7} = \alpha_{i4} &\implies \gamma_{i6}j_{ab}^2 + \gamma_{i7}j_{ba}^2 = \alpha_{i4}(j_{ab}^2 + j_{ba}^2) \cong \alpha_{i4}[j]^2. \\ \gamma_{i8} = \alpha_{i5} &\implies \gamma_{i8}l_{ab}^2 = \alpha_{i5}l_{ab}^2 \cong \alpha_{i5}[l]^2. \\ \gamma_{i9} = \gamma_{i10} = \alpha_{i6} &\implies \gamma_{i9}d_a h_a + \gamma_{i10}d_b h_b = \alpha_{i6}(d_a h_a + d_b h_b) \cong \alpha_{i6}[dh]. \\ \gamma_{i11} = \gamma_{i12} = \alpha_{i7} &\implies \gamma_{i11}d_a i_{ab} + \gamma_{i12}d_b i_{ab} = \alpha_{i7}(d_a i_{ab} + d_b i_{ab}) \cong \alpha_{i7}[di]. \\ \gamma_{i13}d_a j_{ab} + \gamma_{i14}d_b j_{ab} + \gamma_{i15}d_a j_{ba} + \gamma_{i16}d_b j_{ba} &= (\gamma_{i13}j_{ab} + \gamma_{i15}j_{ba})d_a + \\ &+ (\gamma_{i14}j_{ab} + \gamma_{i16}j_{ba})d_b, \end{aligned}$$

si se supone que  $j_{ab} = j_{ba} = j'$ , entonces

$$\begin{aligned} (\gamma_{i13}j_{ab} + \gamma_{i15}j_{ba})d_a + (\gamma_{i14}j_{ab} + \gamma_{i16}j_{ba})d_b &= (\gamma_{i13} + \gamma_{i15})d_a j' + \\ &+ (\gamma_{i14} + \gamma_{i16})d_b j' = \gamma'_{i13}d_a j' + \gamma'_{i14}d_b j', \end{aligned}$$

en donde:

$$\begin{aligned} \gamma'_{i13} = \gamma'_{i14} = \alpha_{i8} &\implies \gamma'_{i13}d_a j' + \gamma'_{i14}d_b j' = \alpha_{i8}(d_a j' + d_b j') \cong \alpha_{i8}[dj']. \\ \gamma_{i17} = \gamma_{i18} = \alpha_{i9} &\implies \gamma_{i17}d_a l_{ab} + \gamma_{i18}d_b l_{ab} = \alpha_{i9}(d_a l_{ab} + d_b l_{ab}) \cong \alpha_{i9}[dl]. \\ \gamma_{i19} = \gamma_{i20} = \alpha_{i10} &\implies \gamma_{i19}h_a i_{ab} + \gamma_{i20}h_b i_{ab} = \alpha_{i10}(h_a i_{ab} + h_b i_{ab}) \cong \alpha_{i10}[hi]. \\ \gamma_{i21}h_a j_{ab} + \gamma_{i22}h_b j_{ab} + \gamma_{i23}h_a j_{ba} + \gamma_{i24}h_b j_{ba} &= (\gamma_{i21}j_{ab} + \gamma_{i23}j_{ba})h_a + (\gamma_{i22}j_{ab} + \\ &+ \gamma_{i24}j_{ba})h_b = (\gamma'_{i21} + \gamma_{i23})h_a j' + (\gamma_{i22} + \gamma_{i24})h_b j' = \gamma'_{i21}h_a j' + \gamma'_{i22}h_b j'. \\ \gamma'_{i21} = \gamma'_{i22} = \alpha_{i11} &\implies \gamma'_{i21}h_a j' + \gamma'_{i22}h_b j' = \alpha_{i11}(h_a j' + h_b j') \cong \alpha_{i11}[hj']. \\ \gamma_{i25} = \gamma_{i26} = \alpha_{i12} &\implies \gamma_{i25}h_a l_{ab} + \gamma_{i26}h_b l_{ab} = \alpha_{i12}(h_a l_{ab} + h_b l_{ab}) \cong \alpha_{i12}[hl]. \\ \gamma_{i27} = \gamma_{i28} = \alpha_{i13} &\implies \gamma_{i27}i_{ab} j_{ab} + \gamma_{i28}i_{ab} j_{ba} = \alpha_{i13}(i_{ab} j_{ab} + i_{ab} j_{ba}) \cong \alpha_{i13}[ij]. \\ \gamma_{i29} = \gamma_{i30} = \alpha_{i14} &\implies \gamma_{i29}i_{ab} l_{ab} + \gamma_{i30}j_{ab} j_{ba} = \alpha_{i14}(i_{ab} l_{ab} + j_{ab} j_{ba}) \cong \alpha_{i14}[i'l]. \\ \gamma_{i31} = \gamma_{i32} = \alpha_{i15} &\implies \gamma_{i31}j_{ab} l_{ab} + \gamma_{i32}j_{ba} l_{ab} = \alpha_{i15}(j_{ab} l_{ab} + j_{ba} l_{ab}) \cong \alpha_{i15}[jl]. \end{aligned}$$

Finalmente se tiene la ecuación general de varianzas genéticas de generaciones para un carácter cuantitativo.

$$v_i = \alpha_{i1}[d]^2 + \alpha_{i2}[h]^2 + \alpha_{i3}[i]^2 + \alpha_{i4}[j]^2 + \alpha_{i5}[l]^2 + \alpha_{i6}[dh] + \alpha_{i7}[di] + \alpha_{i8}[dj'] + \alpha_{i9}[dl] + \alpha_{i10}[hi] + \alpha_{i11}[hj'] + \alpha_{i12}[hl] + \alpha_{i13}[ij] + \alpha_{i14}[i'l] + \alpha_{i15}[jl] \dots (7)$$

Esta ecuación consta de 15 términos, 2 de ellos corresponden a efectos genéticos intra-alélicos  $[d]$  y  $[h]$ , 3 a efectos genéticos de interacciones no alélicas  $[i]$ ,  $[j]$  y  $[l]$  y 10 términos que aparecen por manipulación algebraica  $[dh]$ ,  $[di]$ , ...,  $[jl]$ .

Cuando se trabaja con el modelo simple, se pueden estimar por el método de mínimos cuadrados los parámetros  $d$ ,  $h$  y  $dh$ , pero en el caso de considerar aditividad, dominancia y epistasia, la estimación de las 15 componentes de (7) no es posible, debido a que los coeficientes de las 10 últimas son dependientes de los coeficientes de las 5 primeras y se genera una matriz de coeficientes  $A'A$  singular.

Las componentes genéticas de interés principal son  $[d]^2$ ,  $[h]^2$ ,  $[i]^2$ ,  $[j]^2$ , y  $[l]^2$  o sean  $D$ ,  $H$ ,  $I$ ,  $J$  y  $L$  respectivamente, de acuerdo con la nomenclatura de Mather (1949) (8). Lo ideal es que en la ecuación general de varianzas estas 5 componentes se encuentren en términos separados y que además, dicha ecuación no contenga términos confundidos como ocurre en (7).

En vista de que los 10 últimos términos son dependientes de los 5 primeros y su presencia se debe a procedimiento algebraico, se ha considerado conveniente denominar a cada uno de estos términos como  $PC$  o sea productos cruzados, tales que:

$$[dh] = [di] = \dots = [jl] = PC,$$

entonces:

$$\alpha_{i6}[dh] + \alpha_{i7}[di] + \dots + \alpha_{i15}[jl] = (\alpha_{i6} + \alpha_{i7} + \dots + \alpha_{i15}) PC = \sum_{j=6}^{15} \alpha_{ij} PC \Rightarrow$$

$$v_i = \alpha_{i1}[d]^2 + \alpha_{i2}[h]^2 + \alpha_{i3}[i]^2 + \alpha_{i4}[j]^2 + \alpha_{i5}[l]^2 + \sum_{i=6}^{15} \alpha_{ij} PC, \dots \dots \dots (8)$$

Los coeficientes de los parámetros de la varianza genética de generaciones ( $v_i$ , para  $i = 1, 2, \dots, m$  generaciones) de la ecuación (8), se presentan en el cuadro 4.

Existe una forma más general y simple de llegar a la ecuación (8) partiendo de (6), i.e.

Sean  $\alpha_{ij}$  los coeficientes de los parámetros de la nueva ecuación de varianzas genéticas, tales que:

$$\gamma_{i1} = \gamma_{i2} = \alpha_{i1} \Rightarrow \gamma_{i1}(d_a^2 + \gamma_{i2}d_b^2 = \alpha_{i1}(d_a^2 + d_b^2),$$

$$\gamma_{i3} = \gamma_{i4} = \alpha_{i2} \Rightarrow \gamma_{i3}h_a^2 + \gamma_{i4}h_b^2 = \alpha_{i2}(h_a^2 + h_b^2),$$

$$\gamma_{i5} = \alpha_{i3} \Rightarrow \gamma_{i5}i_{ab}^2 = \alpha_{i3}i_{ab}^2,$$

$$\gamma_{i6} = \gamma_{i7} = \alpha_{i4} \Rightarrow \gamma_{i6}j_{ab}^2 + \gamma_{i7}j_{ba}^2 = \alpha_{i4}(j_{ab}^2 + j_{ba}^2)$$

$$\gamma_{i8} = \alpha_{i5} \Rightarrow \gamma_{i8}l_{ab}^2 = \alpha_{i5}l_{ab}^2.$$

Sean ahora  $PC_a$  = productos cruzados correspondientes al par alelomórfico  $A - a$  y  $PC_b$  = productos cruzados correspondientes al par alelomórfico  $B - b$ , entonces,

$$\gamma_{i9}d_a h_a + \gamma_{i11}d_a i_{ab} + \gamma_{i13}d_a j_{ab} + \gamma_{i15}d_a j_{ba} + \gamma_{i17}d_a l_{ab} + \gamma_{i19}h_a i_{ab} + \gamma_{i21}h_a j_{ab} +$$

$$+ \gamma_{i23}h_a j_{ba} + \gamma_{i25}h_a l_{ab} + \gamma_{i27}i_{ab} j_{ab} + \gamma_{i29}i_{ab} l_{ab} + \gamma_{i31}j_{ab} l_{ab} = \sum_{j=2k-1} \gamma_{ij} PC_a,$$

$$k = 5, 6, \dots, 16.$$

en donde:

$$d_a h_a = d_a i_{ab} = \dots = j_{ab} l_{ab} = PC_a.$$

$$\gamma_{i10}d_b h_b + \gamma_{i12}d_b i_{ab} + \dots + \gamma_{i32}j_{ba} l_{ab} = \sum_{j=2k} \gamma_{ij} PC_b,$$

$$k = 5, 6, \dots, 16.$$

en donde:

$$d_b h_b = d_b i_{ab} = \dots = j_{ba} l_{ab} = PC_b.$$

CUADRO 4

*Coefficientes de los parámetros D, H, I, J, L y PC, de las varianzas genéticas de las generaciones que se indican.*

ESTADISTICO	D	H	I	J	L	PC
$v_{F_2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{4}$
$v_{RC_1}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{5}{8}$
$v_{RC_2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{7}{8}$
$v_{F_2 \times P_1}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{5}{8}$
$v_{\overline{F_2} \times P_1}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{5}{64}$	$\frac{5}{64}$	$\frac{5}{64}$	$\frac{7}{32}$
$v_{F_2 \times P_1}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{7}{64}$	$\frac{7}{64}$	$\frac{7}{64}$	$\frac{13}{32}$
$v_{F_2 \times P_2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{7}{8}$
$v_{\overline{F_2} \times P_2}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{5}{64}$	$\frac{5}{64}$	$\frac{5}{64}$	$\frac{13}{32}$
$v_{F_2 \times P_2}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{7}{64}$	$\frac{7}{64}$	$\frac{7}{64}$	$\frac{15}{32}$
$v_{F_2 \times F_1}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{4}$
$v_{\overline{F_2} \times F_1}$	$\frac{1}{8}$	0	$\frac{1}{64}$	$\frac{1}{32}$	0	$\frac{1}{8}$
$v_{F_2 \times F_1}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{15}{64}$	$\frac{7}{32}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{5}{8}$
$v_{F_2 f}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{4}$

(Continuación cuadro 4)

ESTADISTICO	D	H	I	J	L	PC
$v_{F_2^{\#}}$	$\frac{1}{8}$	0	$\frac{1}{64}$	$\frac{1}{32}$	0	$\frac{1}{8}$
$\bar{v}_{F_2^{\#}}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{15}{64}$	$\frac{7}{32}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{5}{8}$
$v_{F_3}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{9}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{15}{256}$	$\frac{15}{32}$
$\bar{v}_{F_3}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{3}{256}$	$\frac{9}{32}$
$v_{F_3}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{5}{16}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{3}{64}$	$\frac{3}{16}$
$v_{RC_{11}}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{63}{256}$	$\frac{39}{256}$	$\frac{15}{256}$	$\frac{27}{128}$
$\bar{v}_{RC_{11}}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{19}{256}$	$\frac{11}{256}$	$\frac{3}{258}$	$\frac{15}{128}$
$v_{RC_{11}}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{11}{64}$	$\frac{7}{64}$	$\frac{3}{64}$	$\frac{3}{32}$
$v_{RC_{12}}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{15}{256}$	$\frac{39}{256}$	$\frac{63}{256}$	$\frac{87}{128}$
$\bar{v}_{RC_{12}}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{3}{256}$	$\frac{11}{256}$	$\frac{19}{256}$	$\frac{27}{128}$
$v_{RC_{12}}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{3}{64}$	$\frac{7}{64}$	$\frac{11}{64}$	$\frac{15}{32}$
$v_{RC_1 \times F_1}$	$\frac{7}{16}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{63}{256}$	$\frac{15}{64}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{49}{64}$
$\bar{v}_{RC_1 \times F_1}$	$\frac{1}{16}$	0	$\frac{3}{256}$	$\frac{1}{64}$	0	$\frac{1}{64}$
$v_{RC_1 \times F_1}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{15}{64}$	$\frac{7}{32}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{4}$

(Continuación cuadro 4)

ESTADISTICO	D	H	I	J	L	PC
$v_{RC_1(\alpha)}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{11}{64}$	$\frac{15}{256}$	$\frac{11}{64}$
$v_{RC_1(\alpha)}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{64}$	$\frac{3}{256}$	$\frac{1}{64}$
$v_{RC_1 \times F_1}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{5}{16}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{3}{64}$	$\frac{3}{16}$
$v_{RC_1 \neq}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{15}{64}$	$\frac{21}{64}$	$\frac{51}{256}$	$\frac{495}{4096}$	$\frac{105}{512}$
$v_{RC_1 \neq}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{64}$	$\frac{9}{256}$	$\frac{7}{512}$	$\frac{19}{4096}$	$\frac{3}{512}$
$v_{RC_1 \neq}$	$\frac{5}{16}$	$\frac{7}{32}$	$\frac{75}{256}$	$\frac{95}{512}$	$\frac{119}{1024}$	$\frac{51}{256}$
$v_{RC_{22}}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{63}{256}$	$\frac{39}{256}$	$\frac{15}{256}$	$\frac{87}{128}$
$v_{RC_{22}}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{19}{256}$	$\frac{11}{256}$	$\frac{3}{256}$	$\frac{27}{128}$
$v_{RC_{22}}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{11}{64}$	$\frac{7}{64}$	$\frac{3}{64}$	$\frac{15}{32}$
$v_{RC_{21}}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{15}{256}$	$\frac{39}{256}$	$\frac{63}{256}$	$\frac{165}{128}$
$v_{RC_{21}}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{3}{256}$	$\frac{11}{256}$	$\frac{19}{256}$	$\frac{49}{128}$
$v_{RC_{21}}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{3}{64}$	$\frac{7}{64}$	$\frac{11}{64}$	$\frac{29}{32}$
$v_{RC_2 \times F_1}$	$\frac{7}{16}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{63}{256}$	$\frac{15}{64}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{19}{64}$
$v_{RC_2 \times F_1}$	$\frac{1}{16}$	0	$\frac{3}{256}$	$\frac{1}{64}$	0	$\frac{7}{64}$

AGROCIENCIA

(Continuación cuadro 4)

ESTADISTICO	D	H	I	J	L	PC
$\bar{v}_{RC_2 \times F_1}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{15}{64}$	$\frac{7}{32}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{16}$
$v_{RC_2(x)}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{11}{64}$	$\frac{15}{256}$	$\frac{19}{64}$
$\overline{v}_{RC_2(x)}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{3}{64}$	$\frac{3}{256}$	$\frac{17}{64}$
$\bar{v}_{RC_2(x)}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{5}{16}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{3}{64}$	$\frac{3}{16}$
$v_{RC_2\#}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{15}{64}$	$\frac{21}{64}$	$\frac{51}{256}$	$\frac{495}{4096}$	$\frac{93}{512}$
$\overline{v}_{RC_2\#}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{64}$	$\frac{9}{256}$	$\frac{7}{512}$	$\frac{19}{4096}$	$\frac{29}{512}$
$\bar{v}_{RC_2\#}$	$\frac{5}{16}$	$\frac{7}{32}$	$\frac{75}{256}$	$\frac{95}{512}$	$\frac{119}{1024}$	$\frac{1}{8}$

En los coeficientes del cuadro 3 ocurre que:

$$\sum_{j=2k-1} \gamma_{ij} = \sum_{j=2k} \gamma_{ij}; \quad k = 5, 6, \dots, 16,$$

$$i = 1, 2, \dots, 48 \text{ ecuaciones de los coeficientes del cuadro 3.}$$

tal que:

$$\sum_{j=2k-1} \gamma_{ij} = \sum_{j=2k} \gamma_{ij} = \alpha_{i6}.$$

Entonces:

$$v_i = \alpha_{i1}(d_a^2 + d_b^2) + \alpha_{i2}(h_a^2 + h_b^2) + \alpha_{i3}i_{ab}^2 + \alpha_{i4}(j_{ab}^2 + j_{ba}^2) + \alpha_{i5}l_{ab}^2 + \alpha_{i6}(PC_a + PC_b).$$

Extendiendo la expresión de esta ecuación a la varianza genética de un carácter de variación continua, se tiene la ecuación (8).

Ahora, por manipulación algebraica de las ecuaciones formadas con los elementos del cuadro 4, se puede cancelar el término *PC* sin significado genético obvio. El resultado es un grupo de funciones lineales de varianzas genéticas de generaciones ( $v_i'$ ), que se muestran en el cuadro 5. El criterio para seleccionar las generaciones y cancelar *PC*, es el rango de ligamiento (que sea el mismo).

Finalmente se llega a una ecuación que no contiene términos confundidos.

$$v'_i = \delta_{i1}[d]^2 + \delta_{i2}[h]^2 + \delta_{i3}[i]^2 + \delta_{i4}[j]^2 + \delta_{i5}[l]^2$$

o bien:

$$v'_i = \delta_{i1}D + \delta_{i2}H + \delta_{i3}I + \delta_{i4}J + \delta_{i5}L \quad \dots \dots \dots (9)$$

De acuerdo con (5'), se tiene un modelo general de funciones lineales de varianzas fenotípicas de generaciones, i.e.

$$V'_i = v'_i + E'_i, \quad i = 1, 2, \dots, m \text{ funciones de varianza de generaciones.}$$

Este modelo se puede expresar como un modelo de regresión, en donde  $E_i$  es la misma para toda  $i$ , y además se descompone en  $E_1$  y  $E_2$ , Cervantes (1968) (2).

$$V'_i = \beta_1 X_{i1} + \beta_2 X_{i2} + \beta_3 X_{i3} + \beta_4 X_{i4} + \beta_5 X_{i5} + \beta_6 X_{i6} + \beta_7 X_{i7} + \epsilon_i, \dots \dots \dots (6)$$

en donde:

$V'_i$  = función de varianza fenotípica de un carácter, de la  $i$ -ésima función,

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

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

$\beta_3 = I = [i]^2$  = varianza de interacción de efectos aditivos de dos pares de genes alelomórficos,

$\beta_4 = J = [j]^2$  = varianza de interacción de efecto aditivo de un par de alelos por el efecto de dominancia de un segundo par,

$\beta_5 = L = [l]^2$  = varianza de interacción de efectos de dominancia de dos pares de alelos,

$\beta_6 = E'_2$  = función de varianza ambiental en toda la generación de las generaciones involucradas en  $V'_i$ ,

$\beta_7 = E'_1$  = función de varianza ambiental de las medias de familias de las generaciones involucradas en  $V'_i$ ,

$\beta_i$  = error aleatorio de las varianzas involucradas en  $V'_i$ ,

$X_{i1}, \dots, X_{i7}$  = coeficientes de  $\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_7$  respectivamente.

La estimación de los parámetros  $\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_7$  se obtiene por el método de mínimos cuadrados dado por Mather (1949) (8).

En el cuadro 5 se presentan los coeficientes  $X_{i1}, X_{i2}, \dots, X_{i7}$  del modelo (9).



CUADRO 5

Coeficientes de los parámetros, varianza aditiva  $D$ , varianza de dominancia  $H$ , varianza de efectos epistáticos  $I, J$  y  $L$ , y varianza ambiental  $E_1$  y  $E_2$ , de las funciones de varianzas fenotípicas de las generaciones que se indican, y rango de ligamiento de estas generaciones.

ESTADISTICO	D	H	I	J	L	E <sub>1</sub>	E <sub>2</sub>	RANGO
$V_{P_1}$	0	0	0	0	0	1	0	
$V_{P_2}$	0	0	0	0	0	1	0	
$V_{F_1}$	0	0	0	0	0	1	0	
$\frac{3}{8}V_{F_2} - V_{F_3}$	$-\frac{5}{16}$	$\frac{1}{32}$	$-\frac{5}{32}$	$\frac{1}{32}$	$\frac{15}{256}$	$\frac{3}{8}$	-1	1
$7V_{RC_1} + 5V_{RC_2}$	3	3	$\frac{9}{4}$	$\frac{9}{4}$	$\frac{9}{4}$	12	0	1
$7V_{F_2 \times P_1} + 5V_{F_2 \times P_2}$	3	3	$\frac{9}{4}$	$\frac{9}{4}$	$\frac{9}{4}$	12	0	2
$V_{F_3} - \frac{5}{8}V_{F_2 \times F_1}$	$\frac{7}{16}$	$\frac{1}{32}$	$\frac{13}{32}$	$\frac{1}{32}$	$-\frac{15}{256}$	$\frac{3}{8}$	0	2
$V_{F_2 \times F_1} - \frac{7}{4}V_{F_2 \times F_1}$	$-\frac{3}{32}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{13}{256}$	$\frac{3}{128}$	$\frac{5}{64}$	0	$-\frac{3}{4}$	1
$V_{F_2 \times F_2} + \frac{13}{4}V_{F_2 \#}$	$\frac{17}{32}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{33}{256}$	$\frac{23}{128}$	$\frac{5}{64}$	0	$\frac{17}{4}$	1
$\frac{9}{32}V_{F_2 \#} + V_{RC_{11}}$	$\frac{21}{64}$	$\frac{33}{128}$	$\frac{81}{256}$	$\frac{57}{256}$	$\frac{57}{512}$	$\frac{41}{32}$	0	2
$V_{RC_{22}} - V_{RC_{12}}$	0	0	$\frac{3}{16}$	0	$-\frac{3}{16}$	0	0	2
$V_{RC_{22}} - V_{RC_{12}}$	0	0	$\frac{1}{16}$	0	$-\frac{1}{16}$	0	0	1
$\frac{15}{2}V_{RC_{10}} + V_{RC_{21}}$	$\frac{63}{16}$	$\frac{51}{32}$	$\frac{975}{256}$	$\frac{369}{256}$	$\frac{351}{512}$	$\frac{17}{2}$	0	2
$V_{RC_{20}} - V_{RC_2 \times F_1}$	$\frac{1}{16}$	$-\frac{1}{16}$	$\frac{65}{256}$	$-\frac{1}{64}$	$-\frac{33}{256}$	0	0	2
$7V_{RC_1 \times F_1} - V_{RC_2 \times F_1}$	$\frac{3}{8}$	0	$\frac{9}{128}$	$\frac{3}{32}$	0	0	6	1
$V_{RC_{11}} + 20V_{RC_{1\#}}$	$\frac{21}{16}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{199}{256}$	$\frac{81}{256}$	$\frac{107}{1024}$	0	21	1
$17V_{RC_{10}} + V_{RC_{20}}$	$\frac{9}{2}$	$\frac{9}{8}$	$\frac{27}{8}$	$\frac{27}{32}$	$\frac{27}{128}$	0	18	1
$\bar{V}_{RC_{1\#}} + \frac{51}{32}V_{RC_{2\#}}$	$\frac{415}{512}$	$\frac{581}{1024}$	$\frac{6225}{8192}$	$\frac{7885}{16384}$	$\frac{9877}{32768}$	$\frac{83}{32}$	0	2
$V_{F_2 \times P_2} + \frac{3}{4}V_{F_2 \times F_1}$	$\frac{13}{32}$	$\frac{5}{16}$	$\frac{73}{256}$	$\frac{35}{128}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{7}{4}$	0	2
$5\bar{V}_{F_3} - \frac{3}{2}V_{F_2 \#}$	$\frac{11}{16}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{155}{128}$	$\frac{19}{64}$	$-\frac{3}{64}$	$\frac{7}{2}$	0	2
$\bar{V}_{RC_{22}} - \bar{V}_{RC_{12}}$	0	0	$\frac{1}{8}$	0	$-\frac{1}{8}$	0	0	2
$4\bar{V}_{RC_2 \times F_1} - \bar{V}_{RC_1 \times F_1}$	$\frac{9}{8}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{45}{64}$	$\frac{21}{32}$	$\frac{9}{16}$	3	0	2
$3\bar{V}_{RC_{10}} + \bar{V}_{RC_{20}}$	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{5}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{3}{16}$	4	0	2

*Discusión y conclusiones*

En el modelo de varianzas genéticas de generaciones, para un carácter de variación continua, en el cual se supone la presencia de efectos de aditividad ( $d$ ), dominancia ( $h$ ) e interacciones no alélicas entre dos pares de genes alelomórficos ( $i, j$  y  $l$ ), y que es:

$$v_i' = \delta_{i1}[d]^2 + \delta_{i2}[h]^2 + \delta_{i3}[i]^2 + \delta_{i4}[j]^2 + \delta_{i5}[l]^2, \text{ ó}$$

$$v_i' = \delta_{i1}D + \delta_{i2}H + \delta_{i3}I + \delta_{i4}J + \delta_{i5}L,$$

la varianza aditiva  $D$ , la varianza de dominancia  $H$  y las varianzas de epistasis  $I, J$  y  $L$ , que miden la variación de los efectos  $d, h, i, j$  y  $l$ , respectivamente, en los distintos genotipos de una población, han sido identificados separadamente.

En este modelo, los términos con efectos mezclados o confundidos, tales como  $dh, di, hl$ , etc., han sido eliminados, debido a las siguientes razones: a) no se pueden estimar por mínimos cuadrados, porque al trabajar con los coeficientes de los parámetros de las ecuaciones que incluyen a estos términos, se genera una matriz  $A'A$  singular; b) existe dificultad para encontrarles una interpretación genética y cuando ésta se logra, no siempre es clara, como ocurre con  $dh$ , cuyo signo indica la dirección de dominancia y no se sabe qué es lo que representa el valor numérico. Por otra parte, estos términos no pueden considerarse como interacciones debido a que cada uno de los efectos se localiza en genotipos diferentes en los cuales no puede haber interacción. Por lo tanto, se consideró conveniente involucrar estos elementos en un sólo término denominado  $PC$  (productos cruzados), para que por manipulación algebraica, fuera posible la obtención de la ecuación general de varianza genética libre de dichos términos. Para lograr esto, se ha hecho la restricción de que los diferentes productos cruzados que se generan, son iguales en magnitud, *i.e.*  $dh = di = \dots = jl$ . Es probable que esta restricción no sea del todo inadecuada cuando las líneas que se han utilizado para generar las diferentes generaciones hayan sido extraídas al azar de una población sujeta a selección estabilizadora o sea cuando la dominancia sea ambidireccional y  $[dh] = 0$ , en cuyo caso los otros productos cruzados que tienen significado análogo a  $[dh]$  también serán iguales a cero. Queda planteada la posibilidad de extender el procedimiento a un sistema genético que incluya además de aditividad, dominancia o interacciones entre dos pares de alelos; interacciones entre tres o más pares para obtener ecuaciones de varianza y poder lograr las estimaciones de las varianzas de estos efectos; esto requiere de un mayor número de parámetros para especificar el genotipo. En el método propuesto, son necesarias por lo menos dos generaciones que tengan varianza genética para obtener una ecuación sin efectos confundidos, por lo que tiene que aumentarse el número de generaciones que deben ser incluidas en los experimentos destinados a hacer estimaciones de los parámetros genéticos del modelo de varianzas. Debe tomarse en cuenta, además, que las generaciones elegidas para formar cada ecuación sean del mismo rango de ligamiento y si es posible, que todas las ecuaciones que intervengan en la estimación de parámetros provengan de generaciones de un solo rango, esto es con el fin de evitar perturbaciones al incluir generaciones que estén en diferente fase de recombinación génica. Aunque en el presente trabajo se han resuelto

los problemas planteados por Hayman y Mather (1955) (4); Hayman (1958) (5) y Mather (1967) (10), la solución aquí presentada no es definitiva, debido a las restricciones que se han establecido y es necesario buscar la posibilidad de llegar a una solución más general.

*Bibliografía*

1. CAVALLI, L. L. *An analysis of linkage in quantitative inheritance*. Quantitative Inheritance, H.M.S.O. London. 135-144. 1952.
2. CERVANTES SANTANA, T. *Interacciones genéticas no alélicas en caracteres de variación continua*. Tesis M.C. Colegio de Postgraduados, E.N.A. Chapingo, Méx. 1968.
3. FALCONER, D. S. *Introduction to Quantitative Genetics*. Oliver and Boyd. Edinburg and London. 1964.
4. HAYMAN, B. I. y K. MATHER. *The description of genetic interactions in continuous variation*. Biometrics, (11): 69-82. 1955.
5. HAYMAN, B. I. *The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means*. Heredity (12): 371-390. 1958.
6. HILL, J. *Recurrent backcrossing in the study of quantitative inheritance*. Heredity (21): 85-120. 1966.
7. JINKS, J. L. y R. MORLEY JONES. *Estimation of components heterosis*. Genetics, (43) 223-234. 1958.
8. MATHER, K. *Biometrical Genetics*. Methuen and Co. London. 1949.
9. MATHER, K. y A. VINES. *The inheritance of height and flowering time in a cross of Nicotiana rustica*. Quantitative Inheritance, H.M.S.O. 49-80. London. 1952.
10. MATHER, K. *Complementary and duplicate gene interactions in biometrical genetics*. Heredity (22): 97-103. 1967.
11. OPSAHL, B. *The discrimination of interaction and linkage in continuous variation*. Biometrics (12): 415-432. 1956.
12. VAN DER VEEN, J. H. *Tests of non-allelic interaction and linkage for quantitative characters in generations derived from two diploid pure line*. Genetics (30): 201-323. 1959.