

Apunts de Genètica Quantitativa

J. Ignacio Lucas Lledó

27/9/2022

Introducció

El desenvolupament de la genètica quantitativa en la primera meitat del segle XX va contribuir a l'èxit de les campanyes de millora genètica, les quals, junt amb la mecanització i l'ús d'agroquímics, van possibilitar el major increment de la productivitat agropecuària de la història de la humanitat: la *revolució verda*. Actualment, l'aparell estadístic de la genètica quantitativa es combina amb l'abundància de dades genòmiques per continuar augmentant la productivitat agropecuària. El desenvolupament de mètodes com la selecció genòmica i els estudis d'associació genòmica fan que els conceptes bàsics de genètica quantitativa siguin fonamentals per entendre i participar en el progrés de la biomedicina, la biologia evolutiva i la biotecnologia.

L'esquema a seguir per introduir aquests conceptes és el següent:

1. Un gen. Amb el cas més simple possible es pretén explicar en què consisteix la descomposició del valor genotípic, abans fins i tot de saber per a què serveix esta descomposició.
2. La població. Només un incís per observar que la descomposició del valor genotípic només té sentit en referència a una població concreta. El valor reproductiu d'un individu, així com l'efecte de la dominància no són propietats inherents del gen, ni de l'individu en sí, sinó del gen o l'individu *i de la població*.
3. Anàlisi de la variància genètica. Una primera motivació per haver descomposat el valor genotípic és la partició de la variància genètica en variància additiva i variància de dominància.
4. Més d'un gen. Sense epístasi podem explicar casos d'efectes additius entre gens, com en l'experiment de Herman Nilsson-Ehle amb el color dels grans de blat. Amb epístasi, la cosa es complica. Amb dades reals es calculen els components de la variància genètica d'una mesura al·lomètrica en una població experimental de dacsa.
5. Variància ambiental
6. Heretabilitat
7. Resposta a la selecció

Un gen

Normalment la genètica quantitativa és la genètica dels caràcters **poligènics**, tant si el fenotip es pot mesurar en una escala contínua com si és binari (e.g., malalt o sa). Però imaginem ara que el caràcter determinat per aquest únic locus bial·lèlic es mesura en una escala contínua. Si cap altre gen ni l'ambient influeixen en el caràcter, hi hauria dos (amb dominància completa) o tres fenotips possibles.

El valor del fenotip determinat pel genotip es representa amb el símbol G , i a se l'anomena *valor genotípic*, però es mesura en unitats de **fenotip**. L'escala en què es mesura el fenotip és arbitrària. Per exemple, dues escales útils per als càlculs teòrics són les següents (reproducció de la figura 4.4 de Lynch and Walsh (1998), p. 62):

Genotip	B_1B_1	B_1B_2	B_2B_2
Valor genotípic	$-a$	d	$+a$

Genotip	B_1B_1	B_1B_2	B_2B_2
Valor genotípic	0	$(1+k)a$	$2a$

En presència de dominància, la relació entre el valor genotípic i el nombre d'al·lels d'un cert tipus no és lineal. Però a Fisher (1918) se li va ocórrer la bona idea de considerar una aproximació lineal a la relació entre el contingut gènic (nombre d'al·lels B_2 , per exemple) i el valor genotípic, G . Aquesta *regressió* permet descomposar conceptualment el valor genotípic en una part atribuïble a l'efecte *additiu* o heretable dels al·lels (el valor genotípic *estimat*, \hat{G}) i una desviació causada per la dominància, δ_{ij} :

$$G_{ij} = \hat{G}_{ij} + \delta_{ij} \quad (1)$$

Una forma d'expressar la regressió és esta:

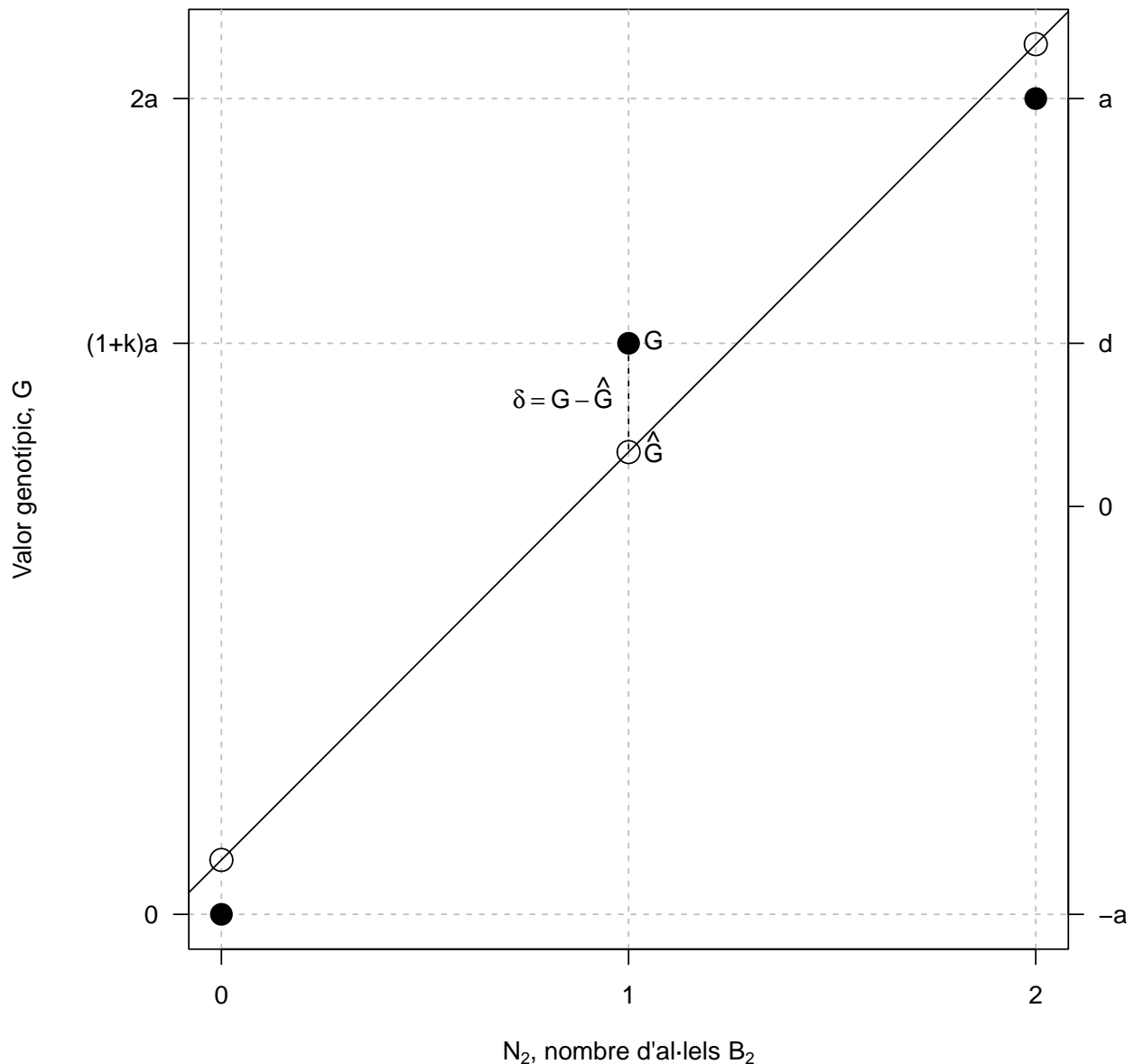
$$G_{ij} = \mu_G + \alpha_1 N_1 + \alpha_2 N_2 + \delta_{ij} \quad (2)$$

On μ_G seria el valor genotípic mig en la població, α_1 i α_2 són els coeficients de regressió parcials, corresponents als efectes dels al·lels d'un tipus (B_1) i de l'altre (B_2). I N_1 i N_2 són el nombre d'al·lels B_1 o B_2 presents al genotip; aquestes són les variables predictores. Els coeficients α_1 i α_2 es coneixen com els **efectes additius**. Si el genotip és diploide, $N_1 = 2 - N_2$, perquè només poden haver dos al·lels. Aprofitant aquesta relació, podem transformar la regressió múltiple en una regressió simple:

$$\begin{aligned} G_{ij} &= \mu_G + \alpha_1(2 - N_2) + \alpha_2 N_2 + \delta_{ij} \\ G_{ij} &= \mu_G + 2\alpha_1 + (\alpha_2 - \alpha_1)N_2 + \delta_{ij} \end{aligned}$$

$$G_{ij} = (\mu_G + 2\alpha_1) + \alpha N_2 + \delta_{ij} \quad (3)$$

Així, el pendent de la regressió és ara $\alpha = \alpha_2 - \alpha_1$, i la intersecció amb l'eix d'ordenades, $\mu_G + 2\alpha_1$, que equival al valor genotípic predit per al genotip B_1B_1 .



(Modificat la figura 4.6 de Lynch i Walsh (1998), pàgina 66.)

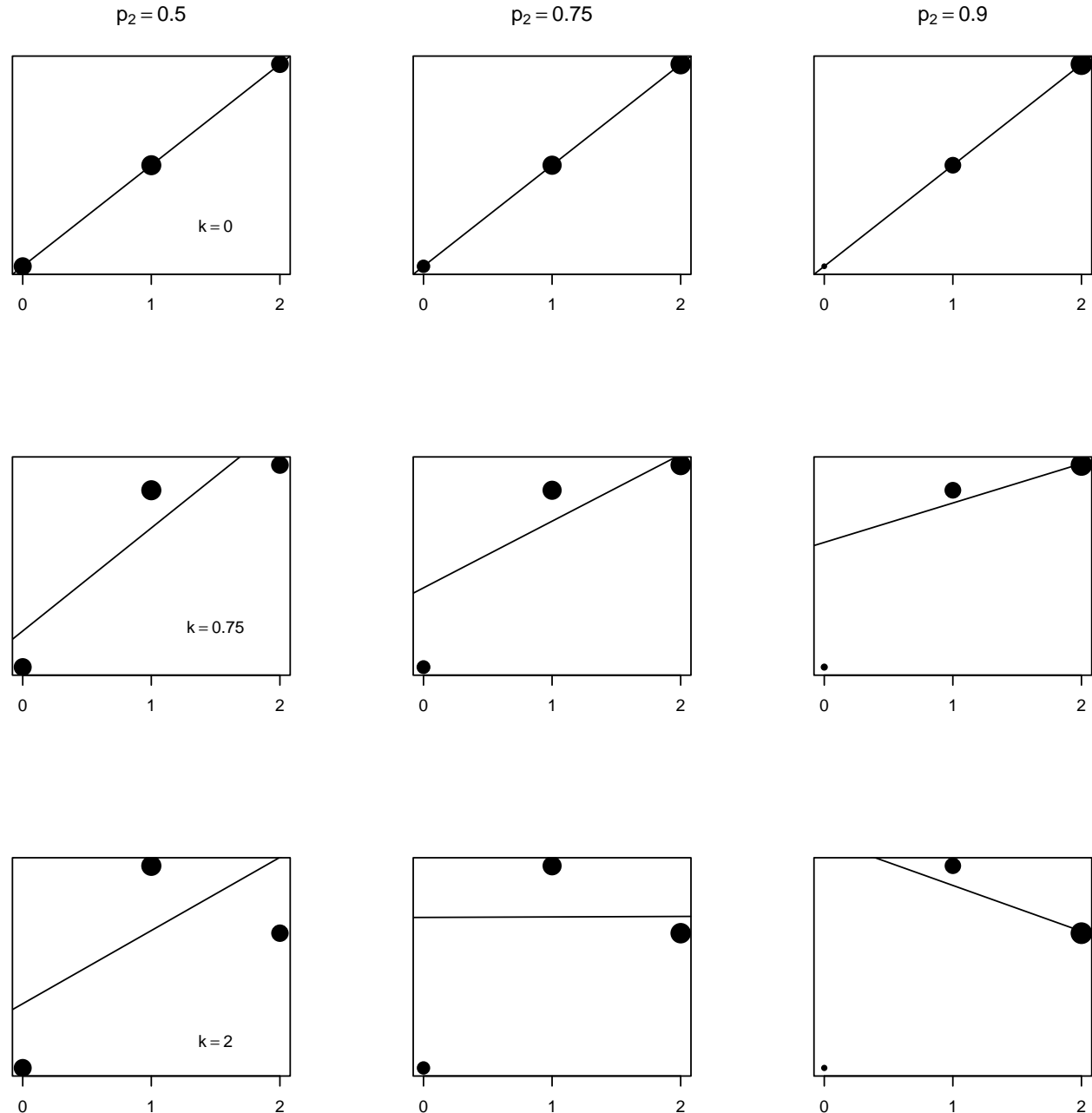
Cabria preguntar-se el per què de tot açò. Òbviament, si sabem el fenotip que correspon a cada genotip, no necessitem fer una regressió! El motiu és que en una població amb aparellament aleatori, cada progenitor transmet un únic al·lel per locus, el qual es combina a l'atzar amb qualsevol altre. En estes condicions, en la descendència es manifesten els efectes additius heretats dels progenitors. En definitiva, la regressió ens permet descomposar l'efecte genotípic en termes que ens ajuden a comprendre l'herència en el context d'una població concreta. Açò és molt important, per exemple, per a la selecció artificial on cal triar els individus que es reproduiran en cada generació i predir quina millora de la productivitat podem esperar.

La població

A la gràfica de l'apartat anterior, la regressió s'ha fet amb només tres punts, com si tinguérem només un individu de cada genotip. Però el valor genotípic mig i el pendent de la regressió, α , depenen del nombre d'individus de cada tipus. A efectes de mostrar com funciona la regressió lineal o la descomposició del valor genotípic, era suficient imaginar tres individus. Però aquesta anàlisi només pot tenir alguna utilitat pràctica si s'aplica a una població concreta. El fet que la composició genètica de la població afecte el resultat de

l'anàlisi ens indica que l'objectiu **no** és descriure una relació funcional general entre el genotip i el fenotip, aplicable a qualsevol individu o població, ni en qualsevol ambient. Una relació funcional d'aquest tipus seria descrita en tot cas per la **norma de reacció**, però no per la descomposició del valor genotípic. L'objectiu és caracteritzar l'efecte de la diversitat genètica d'una població concreta en algun fenotip.

La figura següent reproduïx la figura 4.7 de Lynch and Walsh (1998), i demostra que la descomposició del valor genotípic és una **anàlisi local**, en el sentit de què només és vàlida en una població concreta. La mida dels punts en aquesta gràfica és proporcional al logaritme del nombre d'individus de cada tipus.



El pendent de la regressió, α , és l'efecte promig de la substitució al·lèlica. És a dir, representa el canvi promig en el valor genotípic que resultaria quan un al·lel B_1 triat a l'atzar fóra substituït per un al·lel B_2 . Sense dominància, $\alpha = a$ (a és la meitat de la diferència de valor genotípic entre els dos homozigots). Però amb dominància α depèn de la composició genètica de la població. Amb aparellament aleatori, es pot demostrar que podem expressar α en termes dels paràmetres a i k , amb què havíem definit l'escala del valor

genotípic, així:

$$\alpha = a(1 + k(p_1 - p_2)) \quad (4)$$

On p_1 és la freqüència dels al·lels B_1 , i p_2 , la dels B_2 .

Abans havíem definit α com a $\alpha_2 - \alpha_1$, i hem dit que α_1 i α_2 són els *efectes additius*. Amb reproducció aleatòria, es pot demostrar que

$$\alpha_2 = p_1 a(1 + k(p_1 - p_2)) = p_1 \alpha \quad (5)$$

$$\alpha_1 = -p_2 a(1 + k(p_1 - p_2)) = -p_2 \alpha \quad (6)$$

Per últim cal definir el **valor reproductiu** (*breeding value*) d'un individu com a la suma dels valors additius dels seus gens. Representem el valor reproductiu amb el símbol A . En relació amb un únic locus, el valor reproductiu d'un homozigot $B_1 B_1$ serà $2\alpha_1$; el d'un heterozigot, $(\alpha_1 + \alpha_2)$; i el d'un homozigot $B_2 B_2$, $2\alpha_2$. Amb reproducció aleatòria, una conseqüència important d'aquestes definicions és que *el valor reproductiu d'un individu en una població amb aparellament aleatori és el doble de la desviació esperada entre el fenotip promig de la seua descendència i el valor fenotípic mitjà de la població*.

Anàlisi de la variància genètica

L'abstracció matemàtica de descomposar el valor genotípic en una part additiva i un efecte de la dominància, $G = \hat{G} + \delta$, ens permet descomposar la variància genètica total de la manera següent:

$$\sigma_G^2 = \sigma^2(\hat{G} + \delta) \quad (7)$$

Que d'acord amb les propietats de la variància equival a:

$$\sigma_G^2 = \sigma^2(\hat{G}) + 2\sigma(\hat{G}, \delta) + \sigma^2(\delta) \quad (8)$$

La regressió per mínims quadrats té la propietat de que la predicció **no** està correlacionada amb l'error residual. És a dir, en este cas, $\sigma(\hat{G}, \delta) = 0$. Per tant, podem dir:

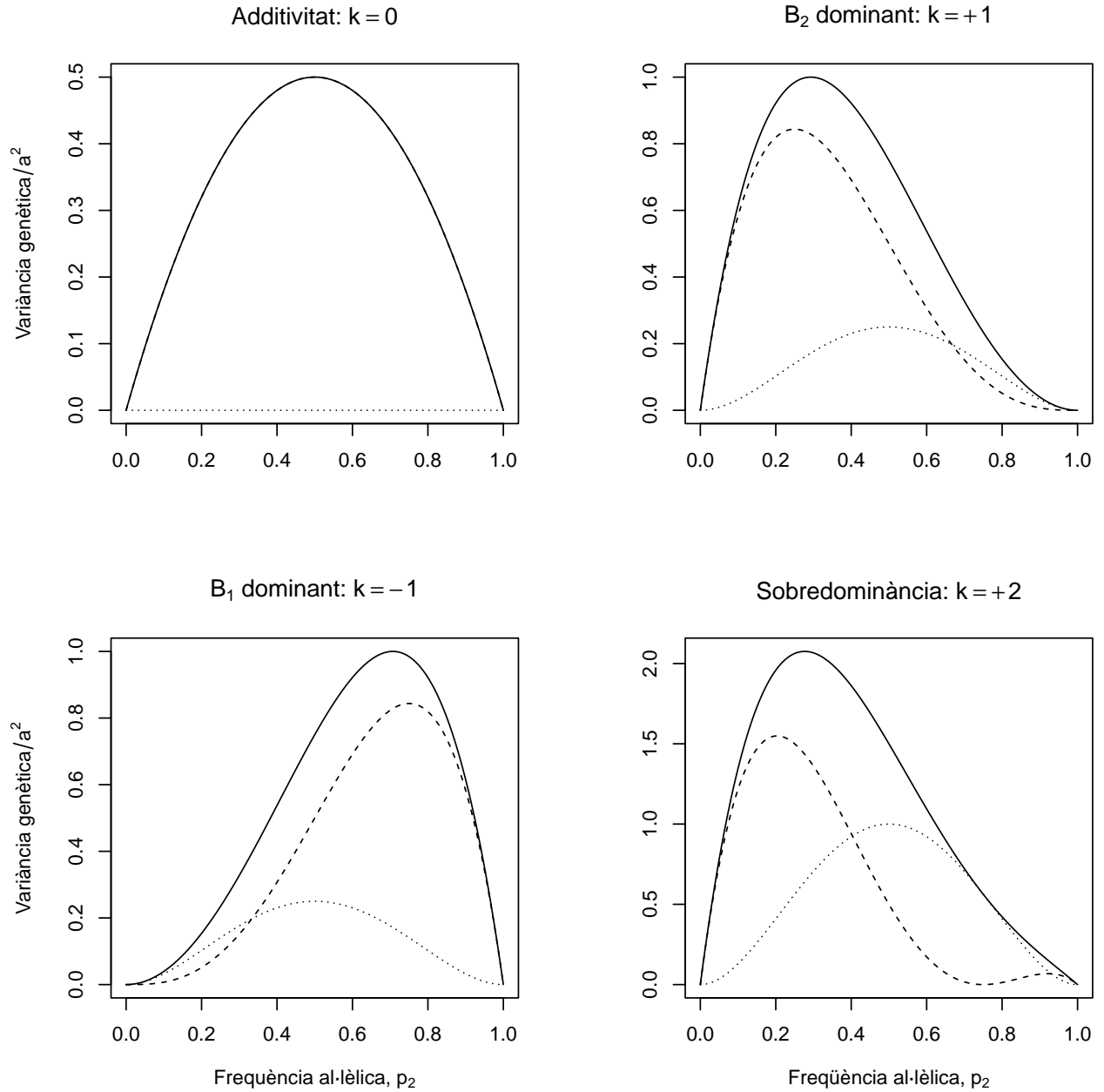
$$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 \quad (9)$$

On σ_A^2 és la variància genètica explicada per la regressió sobre N_2 (seria el mateix fer la regressió sobre N_1). Se l'anomena **variància genètica additiva**. Mentre que σ_D^2 és la variància residual de la regressió o la variància genètica atribuïble a la dominància. Si la població està en equilibri de Hardy-Weinberg:

$$\sigma_A^2 = 2p_1 p_2 a^2 \quad (10)$$

$$\sigma_D^2 = (2p_1 p_2 a k)^2 \quad (11)$$

A continuació reproduïsc la figura 4.8 de Lynch and Walsh (1998), que representa les variàncies genètiques total (línia contínua), additiva (línia discontinua) i de dominància (puntejada) en diferents situacions de dominància, i amb diferents freqüències al·lel·liques.



La partició de la variància va permetre a Fisher (1918) explicar per què en una regressió, l'alçada dels progenitors no podia explicar més del 50% de la variància d'alçada entre els descendents, a pesar d'haver evidències de què la variància no explicada per la regressió no podia ser tota d'origen ambiental.

Herència poligènica

Quan hi ha dos gens influint en un caràcter, podem utilitzar la regressió lineal per separar els efectes *additius* dels dos gens de l'efecte atribuïble a la interacció entre ells. L'efecte additiu de cada gen es podia descomposar alhora en els efectes additius dels al·lèls i el de la dominància.

$$G_{ijkl} = \mu_G + (\alpha_i + \alpha_j + \delta_{ij}) + (\alpha_k + \alpha_l + \delta_{kl}) + \epsilon_{ijkl} \quad (12)$$

Ací, G_{ijkl} és el valor genotípic del genotip compost pels al·lèls i i j en un locus i els al·lèls k i l en un altre locus. D'entrada sabem que modelar l'efecte conjunt de dos gens sobre un fenotip amb una regressió

lineal (com si els seus efectes foren additius) és una aproximació imperfecta, i en la major part dels casos esperem que el valor predit per la regressió serà diferent de l'observat. En l'equació anterior, el terme ϵ_{ijkl} (la diferència entre el valor observat i la predicció lineal) inclou els efectes possibles de totes les *interaccions* entre les variables explicatives. Per comprendre què i quines són eixes interaccions cal definir la *mitjana fenotípica condicional*. Per exemple, $G_{i...}$ seria la mitjana fenotípica condicional dels individus que porten almenys un al · lel i al primer locus, independentment de quin altre al · lel tinguen en eixe locus o de quin genotip tenen en l'altre locus. Així, podem definir tots els *efectes* inclosos en una regressió lineal. L'efecte additiu de l'al · lel i del primer locus és la diferència entre la mitjana condicional dels individus amb un al · lel i i la mitjana poblacional:

$$\alpha_i = G_{i...} - \mu_G \quad (13)$$

I de la mateixa manera, els efectes de dominància són el que queda per explicar després d'haver tingut en compte els efectes additius dels al · lels:

$$\delta_{ij} = G_{ij..} - \mu_G - \alpha_i - \alpha_j \quad (14)$$

$$\delta_{kl} = G_{..kl} - \mu_G - \alpha_k - \alpha_l \quad (15)$$

I a continuació vindrien totes les interaccions possibles, que són de tres tipus: interaccions entre els efectes additius ($\alpha\alpha$), entre efectes additius i de dominància ($\alpha\delta$), i entre efectes de dominància ($\delta\delta$):

$$\begin{aligned} (\alpha\alpha)_{ik} &= G_{i..k} - \mu_G - \alpha_i - \alpha_k \\ (\alpha\alpha)_{jk} &= G_{.jk.} - \mu_G - \alpha_j - \alpha_k \\ (\alpha\alpha)_{il} &= G_{i..l} - \mu_G - \alpha_i - \alpha_l \\ (\alpha\alpha)_{jl} &= G_{.jl.} - \mu_G - \alpha_j - \alpha_l \\ (\alpha\delta)_{ikl} &= G_{i..kl} - \mu_G - \alpha_i - \alpha_k - \alpha_l - \delta_{kl} - (\alpha\alpha)_{ik} - (\alpha\alpha)_{il} \\ (\alpha\delta)_{jkl} &= G_{.jkl.} - \mu_G - \alpha_j - \alpha_k - \alpha_l - \delta_{kl} - (\alpha\alpha)_{jk} - (\alpha\alpha)_{jl} \\ (\alpha\delta)_{ijk} &= G_{ijk.} - \mu_G - \alpha_i - \alpha_j - \alpha_k - \delta_{ij} - (\alpha\alpha)_{ik} - (\alpha\alpha)_{jk} \\ (\alpha\delta)_{ijl} &= G_{ijl.} - \mu_G - \alpha_i - \alpha_j - \alpha_l - \delta_{ij} - (\alpha\alpha)_{il} - (\alpha\alpha)_{jl} \\ (\delta\delta)_{ijkl} &= G_{ijkl} - \mu_G - \alpha_i - \alpha_j - \alpha_k - \alpha_l - \delta_{ij} - \delta_{kl} \\ &\quad - (\alpha\alpha)_{ik} - (\alpha\alpha)_{il} - (\alpha\alpha)_{jk} - (\alpha\alpha)_{jl} \\ &\quad - (\alpha\delta)_{ikl} - (\alpha\delta)_{jkl} - (\alpha\delta)_{ijk} - (\alpha\delta)_{ijl} \end{aligned}$$

Així doncs, el valor genotípic, determinat per dos (o més) gens es pot descomposar en una sèrie d'efectes additius, de dominància, additius \times additius, additius \times dominància, i de dominància \times dominància. La regressió atribueix primer la major part de la variància possible als efectes additius, i va repartint la variància que queda per explicar entre els efectes d'ordre major fins arribar a $(\delta\delta)_{ijkl}$. Si hi haguera més de dos gens influent el caràcter, es podria continuar descomposant el valor genotípic en cada vegada més efectes d'interaccions, la qual cosa es representa a continuació amb els punts suspensius:

$$\begin{aligned} G_{ijkl...} &= \mu_G + (\alpha_i + \alpha_j + \alpha_k + \alpha_l) + (\delta_{ij} + \delta_{kl}) \\ &\quad + ((\alpha\alpha)_{ik} + (\alpha\alpha)_{il} + (\alpha\alpha)_{jk} + (\alpha\alpha)_{jl}) \\ &\quad + ((\alpha\delta)_{ikl} + (\alpha\delta)_{jkl} + (\alpha\delta)_{ijk} + (\alpha\delta)_{ijl}) + (\delta\delta)_{ijkl} + \dots \end{aligned}$$

Com a conseqüència del repartiment que es fa de la variància entre els factors considerats en una regressió, tenim la garantia de què els factors o efectes, definits així a partir d'una regressió, contribueixen a la variància

fenotípica total de forma independent uns d'altres. Per tant, amb més d'un gen influent en un caràcter, també podem distingir diferents fonts de variació genètica:

$$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{AA}^2 + \sigma_{AD}^2 + \sigma_{DD}^2 + \dots \quad (16)$$

En genètica quantitativa s'anomena epístasi a totes aquestes interaccions entre els gens, ja siguin interaccions entre els components additius o entre els additius i els de dominància o entre els de dominància. Cal tenir en compte que amb tres gens pot haver interaccions entre els efectes additius de qualsevol parell de gens, així com la interacció triple entre els components additius dels tres gens. En general, com major és el nombre de gens implicats en un caràcter quantitatiu, major és el nombre de termes no additius de la regressió. En definitiva, és molt probable que les interaccions (l'epístasi) constituïsquen una part important de la variància genètica de qualsevol caràcter quantitatiu, i en general és incorrecte assumir que els efectes epistàtics (no additius) són menypreables.

Exemple

Mitjançant una sèrie de creuaments, Doebley, Stec, and Gustus (1995) van generar un llinatge de teosinte (una espècie del genere *Zea* semblant a l'ancestre de la dacsca cultivada, *Zea mays*) amb dos petits fragments cromosòmics (en cromosomes diferents) procedents de la dacsca. Les plantes d'aquest llinatge híbrid, per tant, tenien els al·lèls propis de la dacsca U_M i B_M en els loci U i B , respectivament. Mentre que el teosinte parental tenia en eixos loci només els al·lèls propis del teosinte: U_T i B_T . En una població experimental produïda pel creuament repetit dels dos llinatges, hi havia individus amb qualsevol combinació de genotips entre els dos loci, des del genotip propi del teosinte $U_{TT} B_{TT}$, fins el genotip propi de la dacsca, $U_{MM} B_{MM}$. En un nombre elevat d'individus d'aquesta població es van genotipar els dos loci i es van mesurar les longituds entre dos nusos de la canya. La taula 1 dona les longituds mitjanes, en mil·límetres, per a cada genotip (és a dir, els valors genotípics):

Taula 1:

Locus U	Locus B	Longitud (mm)	Freqüència
U_{MM}	B_{MM}	18.0	0.0625
U_{MM}	B_{MT}	54.6	0.1250
U_{MM}	B_{TT}	47.8	0.0625
U_{MT}	B_{MM}	40.9	0.1250
U_{MT}	B_{MT}	47.6	0.2500
U_{MT}	B_{TT}	83.6	0.1250
U_{TT}	B_{MM}	61.1	0.0625
U_{TT}	B_{MT}	66.5	0.1250
U_{TT}	B_{TT}	101.7	0.0625

A partir d'aquestes dades, per a cada genotip fix d'un locus podem transformar les dades de fenotip a una escala entre 0 i $2a$, on l'heterozigot té un valor genotípic de $(1+k)a$. Per exemple, entre tots els individus B_{MT} : els U_{MM} presenten un valor genotípic de 54.6 mm; els U_{MT} , de 47.6 mm; i els U_{TT} , de 66.5 mm. L'homozigot amb un valor menor marca el 0, i per tant hem de restar 54.6 als tres valors: $G_{U_{MM}} = 0$, $G_{U_{MT}} = -7 = (1+k)a$, i $G_{U_{TT}} = 11.9 = 2a$. D'on deduïm que $a = 5.95$ i $k = -2.176$. La taula 2 mostra els valors de a i k calculats de la mateixa manera per a cada locus, cada vegada que considerem un dels genotips de l'altre locus constant.

El fet que a i k varien en un mateix locus quan canvia el genotip en l'altre locus suggereix una forta epístasi: l'efecte d'un gen sobre el caràcter mesurat depèn del genotip en l'altre gen. Podríem continuar amb l'estratègia d'estudiar cada locus per separat, assumint un únic genotip fix en l'altre locus, i així calcularíem sis valors de α , sis valors d' α_1 , sis més d' α_2 , i sis valors de les variàncies genètiques additiva σ_A^2 i de dominància σ_D^2 . Però és més adequat utilitzar el model poligènic i calcular tots els termes de la regressió i les variàncies. A partir de

Taula 2:

Locus focal	Genotip a l'altre locus	a	k
B	U_{MM}	14.90	1.456
B	U_{MT}	21.35	-0.686
B	U_{TT}	20.30	-0.734
U	B_{MM}	21.55	0.063
U	B_{MT}	5.95	-2.176
U	B_{TT}	26.95	0.328

les freqüències genotípiques de la taula 1 podem deduir les freqüències al·lèliques, que són $p_{B_M} = p_{B_T} = 0.5$ en el locus T i $p_{U_M} = p_{U_T} = 0.5$ al locus U . Continuem amb el valor genotípic mitjà, μ_G :

$$\begin{aligned}
\mu_G &= \sum P_{ijkl} G_{ijkl} \\
&= 0.0625 \times 18.0 + 0.1250 \times 54.6 + 0.0625 \times 47.8 \\
&\quad + 0.1250 \times 40.9 + 0.25 \times 47.6 + 0.1250 \times 83.6 \\
&\quad + 0.0625 \times 61.1 + 0.1250 \times 66.5 + 0.0625 \times 101.7 \\
&= 56.8875
\end{aligned}$$

Per poder aplicar les fórmules de l'herència poligènica (equacions 12 i següents), necessitem calcular primer les *mitjanes condicionals*. Per exemple, la mitjana condicional per als individus que contenen l'al·lel B_M és:

$$G_{B_M \dots} = \sum_{j,k,l} P(ijkl|i = B_M) G_{B_M jkl}$$

On $P(ijkl|i = B_M)$ és la probabilitat d'observar el genotip $ijkl$ sabent que al locus B el cromosoma i porta l'al·lel B_M . En tant que diferenciem els dos cromosomes, aquesta probabilitat és igual al producte de la probabilitat de què l'altre cromosoma porte l'al·lel j en el mateix locus, i la probabilitat (independent, perquè es tracta d'un altre parell cromosòmic) del genotip kl en el locus U . A partir de les freqüències dels genotips (Taula 1), es pot calcular així:

$$P(ijkl|i = B_M) = \begin{cases} \frac{P(B_M M kl)}{P(B_M)} & \text{quan } j \text{ també és } B_M \\ \frac{0.5 \cdot P(B_M T kl)}{P(B_M)} & \text{quan } j \text{ és } B_T \end{cases}$$

On $P(B_M)$ és la freqüència al·lèlica de B_M , 0.5 en l'exemple. És a dir, en la ponderació, els heterozigots compten la meitat, perquè estem comptant només els que porten l'al·lel focal (B_M en este cas) en un cromosoma concret (patern o matern).

$$\begin{aligned}
G_{B_M...} &= \frac{0.0625}{0.5} \times 18.0 + \frac{0.125}{0.5} \times 40.9 + \frac{0.0625}{0.5} \times 61.1 \\
&\quad + \frac{0.5 \times 0.125}{0.5} \times 54.6 + \frac{0.5 \times 0.25}{0.5} \times 47.6 + \frac{0.5 \times 0.125}{0.5} \times 66.5 \\
&= 47.15 \\
G_{B_T...} &= 66.6250 \\
G_{..U_M.} &= 49.3375 \\
G_{..U_T.} &= 64.4375
\end{aligned}$$

D'on podem calcular els efectes additius:

$$\begin{aligned}
\alpha_{B_M} &= G_{B_M...} - \mu_G \\
&= 47.15 - 56.8875 = -9.7375 \\
\alpha_{B_T} &= 9.7375 \\
\alpha_{U_M} &= -7.5500 \\
\alpha_{U_T} &= 7.5500
\end{aligned}$$

Per calcular els efectes de la dominància, cal calcular primer les mitjanes condicionals $G_{B_{MM}..}$, $G_{B_{MT}..}$, $G_{B_{TT}..}$, $G_{..U_{MM}}$, $G_{..U_{MT}}$ i $G_{..U_{TT}}$.

$$\begin{aligned}
G_{B_{MM}..} &= \sum_{k,l} P(ijkl|i, j = B_{MM}) G_{B_{MM}kl} \\
&= \sum_{k,l} \frac{P(ijkl)}{P(B_{MM})} G_{B_{MM}kl} \\
&= \frac{0.0625}{0.25} \times 18.0 + \frac{0.125}{0.25} \times 40.9 + \frac{0.0625}{0.25} \times 61.1 \\
&= 40.225 \\
G_{B_{MT}..} &= 54.075 \\
G_{B_{TT}..} &= 79.175 \\
G_{..U_{MM}} &= 43.750 \\
G_{..U_{MT}} &= 54.925 \\
G_{..U_{TT}} &= 73.950
\end{aligned}$$

Els efectes de dominància, són doncs:

$$\begin{aligned}
\delta_{B_{MM}} &= G_{B_{MM}..} - \mu_G - \alpha_{B_M} - \alpha_{B_M} \\
&= 40.225 - 56.8875 - (-9.7375) - (-9.7375) \\
&= 2.8125 \\
\delta_{B_{MT}} &= -2.8125 \\
\delta_{B_{TT}} &= 2.8125 \\
\delta_{U_{MM}} &= 1.9625 \\
\delta_{U_{MT}} &= -1.9625 \\
\delta_{U_{TT}} &= 1.9625
\end{aligned}$$

Faltarien per calcular algunes mitjanes condicionals més per poder aleshores calcular els efectes additiu \times additiu, additiu \times dominància i de dominància \times dominància. I finalment, calcularíem els components de la variància genètica. Però és hora de canviar d'apartat.

Fonts de variació ambiental

References

- Doebley, J, A Stec, and C Gustus. 1995. “teosinte branched1 and the origin of maize: evidence for epistasis and the evolution of dominance.” *Genetics* 141 (1): 333–46. <https://doi.org/10.1093/genetics/141.1.333>.
- Fisher, R. A. 1918. “The Correlation Between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance.” *Trans. Royal Soc. Edinburgh* 52: 399–433.
- Lynch, M., and B. Walsh. 1998. *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sunderland, MA, U.S.A.: Sinauer Associates, Inc.