

TAMAÑO DE FAMILIAS DE MEDIOS HERMANOS EN LA ESTIMACION DE VARIANZAS GENETICAS Y EN LA SELECCION EN MAIZ

Fidel Márquez Sánchez*

El objetivo primordial de la Genotecnia es llevar a cabo la selección para caracteres de importancia económica en su mayoría determinados por muchos genes (poligénicos) y áltamente influenciados por el medio ambiente. Al hacer la partición de la varianza genética, la porción aditiva es la que importa al mejorador y se llama heredabilidad (o índice de herencia) a la proporción de la varianza aditiva de la varianza fenotípica, o dicho en otra forma, a la fracción de la variación fenotípica que es heredable.

De acuerdo con la fórmula de la respuesta a la selección individual,

$$R = h^2 \sigma_f$$

en donde

i = intensidad de selección

h^2 = heredabilidad, y

σ_f = desviación estándar fenotípica,

dicha respuesta es función de la heredabilidad. Este parámetro, en contraste a i que se puede determinar conociendo simplemente la proporción de individuos seleccionados y a σ_f que se puede estimar directamente, si no existe alguna referencia al carácter en cuestión dentro de la literatura, deberá estimarse mediante diseños genéticos. El más usual dentro de éstos es el llamado Diseño I de Carolina del Norte (1).

Todos sabemos que el fenotipo expresado como:

$$F_{ij} = U + g_i + e_j + (ge)_{ij}$$

en donde

F = valor fenotípico del genotipo i en el ambiente j ,

U = media general de la población,

g_i = efecto genotípico i ,

e_j = efecto ambiental j ,

* Profesor e Investigador de la Rama de Genética del Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.

$(ge)_{ij}$ = efecto de interacción genotipo-ambiental,

no es un dato de mucha confianza para ser usado en un esquema de selección. Si bien al usar directamente los datos fenotípicos, o lo que es lo mismo al hacer pruebas de comportamiento o pruebas fenotípicas, se tienen varias ventajas como una mayor rapidez en los ciclos de selección e intensidades de selección más grandes, lo cierto es que el verdadero valor genotípico de los individuos puede medirse solamente a través de los genes que transmite, es decir, a través de su valor reproductivo o aditivo. Por otra parte, en casos en donde no es posible medir en los machos el carácter del caso (como producción de leche en el ganado vacuno, por ejemplo) es indispensable estimar su potencial genético en los individuos hembra de su progenie.

El Diseño I consiste en cruzar cada uno de una serie de machos con diferentes hembras, los datos para los análisis se obtienen del comportamiento de las progenies de dichas hembras (1). Cuando este esquema se usa con finalidades de selección, los machos cuyas progenies (familias de medios hermanos) obtengan la media más alta para el carácter de interés, serán los que se usarán para el mejoramiento de una población haciendo un sintético con su semilla remanente.

Cuando, por otra parte, el diseño se utiliza para la estimación de parámetros genéticos, necesidad que surgiría en las primeras etapas de un programa de mejoramiento, entonces el problema es de tamaño de muestra, es decir, cuántos machos, cuántas hembras por macho, y cuántos individuos por progenie, deberán usarse para tener confianza en las estimaciones. Desde luego que una manera fácil, pero escapista, de contestar a esto es decir que tantos como sea posible; pero en la realidad dadas las condiciones de tiempo, facilidades, etc, es necesario definir números, que de acuerdo a lo anteriormente citado, nos produzcan estimas de precisión satisfactoria. Antes de pasar a la revisión del tamaño de familias de medios hermanos es conveniente echar un vistazo a la forma general del análisis de varianza para m machos, que se cruzan cada uno con h hembras, obteniéndose n individuos por progenie.

ADV para una prueba de progenie

Fuente	G.L.	C.M.	C.M.E.
Machos	m-1	M ₁	$\sigma_e^2 + n\sigma_H^2 + nh\sigma_M^2$
Hembras / machos	m(h-1)	M ₂	$\sigma_e^2 + n\sigma_H^2$
Error	mh(n-1)	M ₃	σ_e^2
Total	mhn-1		

Bajo estas condiciones el modelo genético es:

$$G_{ijk} = U + M_i + H_{ij} + P_{ijk}$$

en donde:

$$\underline{i} = 1, 2, \dots, \underline{m}; \underline{j} = 1, 2, \dots, \underline{h}; \text{ y } \underline{k} = 1, 2, \dots, \underline{n}.$$

Y

G_{ijk} = el valor genotípico del individuo \underline{k} perteneciente a la progenie obtenida de aparear la hembra \underline{j} con el macho \underline{i} ,

U = la media general,

M_i = efecto del macho \underline{i} ,

H_{ij} = efecto de la hembra \underline{j} apareada al macho \underline{i} , y

P_{ijk} = efecto de desviación del individuo \underline{k} proveniente del apareamiento \underline{ij} .

De acuerdo con este modelo las covarianzas entre medios hermanos, $COV(MH)$, y entre hermanos, $COV(HC)$, que son iguales respectivamente con $1/4 \sigma_A^2$ y con $1/2 \sigma_A^2 + 1/4 \sigma_D^2$, se pueden estimar a partir de las siguientes relaciones:

$$\begin{aligned} COV(MH) &= COV(G_{ijk}, G_{ij'k'}) \\ &= E \left[(M_i + H_{ij} + P_{ijk}) \cdot (M_i + H_{ij'} + P_{ij'k'}) \right] \\ &= E (M_i^2) \\ &= \sigma_M^2 \end{aligned} \dots (1)$$

Y

$$\begin{aligned}
 \text{COV}(\text{HC}) &= \text{COV}(G_{ijk}, G_{ijk'}) \\
 &= E (M_i + H_{ij} + P_{ijk}) (M_i + H_{ij} + P_{ijk'}) \\
 &= E (M_i^2) + E (H_{ij}^2) \\
 &= \sigma_M^2 + \sigma_H^2 \quad \dots (2)
 \end{aligned}$$

bajo el supuesto de que los diferentes efectos no están correlacionados.

Relacionando las Ecuaciones 1 y 2, con las componentes genéticas de varianza dadas arriba se obtienen estimas de σ_A^2 y de σ_D^2 , como sigue:

$$\sigma_M^2 = 1/4 \sigma_A^2, \text{ de donde}$$

$$\hat{\sigma}_A^2 = 4 \hat{\sigma}_M^2;$$

por otra parte, de la Ecuación 2,

$$\begin{aligned}
 \sigma_H^2 &= \text{COV}(\text{HC}) - \sigma_M^2 = 1/2 \sigma_A^2 + 1/4 \sigma_D^2 - 1/4 \sigma_A^2 \\
 &= 1/4 \sigma_A^2 + 1/4 \sigma_D^2 \\
 &= \sigma_M^2 + 1/4 \sigma_D^2, \text{ de donde}
 \end{aligned}$$

$$\hat{\sigma}_D^2 = 4(\hat{\sigma}_H^2 - \hat{\sigma}_M^2)$$

Las estimas de σ_H^2 y de σ_M^2 , se obtienen del análisis de varianza, como sigue:

$$\hat{\sigma}_M^2 = \frac{M_1 - M_2}{nh} \quad \text{y} \quad \hat{\sigma}_H^2 = \frac{M_2 - M_3}{n}$$

Robertson (2), bajo condiciones de facilidades limitadas para la medición de un número fijo de individuos, consideró el problema como uno de clasificación jerárquica para determinar los tamaños más eficientes de los grupos para la estimación de correlaciones intra-grupo.

Cuando considera que hay solo m familias de medios hermanos conteniendo cada uno h de éstos, es decir, hay un solo individuo por progenie ($n = 1$), entonces el número total de individuos por me

dir será una cantidad constante, $N = mh$. Si t es el valor del coeficiente de correlación intraclase¹, la varianza de t , $V(t)$, es un mínimo cuando $ht=1$; por lo tanto el número de hembras necesario es igual al recíproco del coeficiente de correlación intra-clase, $h=1/t$; por ejemplo, para un carácter con heredabilidad igual a 20%, t es igual a 0.05, por lo tanto el número de hembras por macho será igual con 20.

Al considerar Robertson (2) varios individuos por progenie, entonces existen coeficientes de correlación intra-clase tanto para machos, t_1 , como para hembras, t_2 . Sin embargo, en este caso no es posible diseñar una estructura óptima para $V(t_1)$ y $V(t_2)$; por lo tanto se siguió la solución para el caso en que ambos coeficientes tengan la misma varianza. Bajo estas circunstancias dicho autor encontró que si se sugiere un óptimo de h entre 4 y 10, entonces

$$n = \frac{1}{t\sqrt{h+1}} \quad \dots (3)$$

lo que resulta en un tamaño óptimo familiar de entre $2/t$ y $3/t$.

Ejemplo. Márquez (3). Se cruzaron 64 plantas macho cada una con 10 plantas hembra y se registró el promedio de 10 individuos por progenie; es decir, para este caso $n=10$, fué fijo. Los análisis de varianza se hicieron combinando 4 tamaños de muestra para machos, 8, 16, 32 y 48, con 5 tamaños de muestra para hembras por macho, 2, 4, 6, 8 y 10, para el carácter rendimiento de grano unitario. Para cada combinación se obtuvieron estimas para la varianza aditiva y dominante y sus errores estándar, así como la heredabilidad. El valor estimado de t_1 fué de 0.05 y el de t_2 de 0.10, es decir, la estima de la heredabilidad fué de 20%. Estas estimas se lograron para el tamaño más grande tanto para machos como para hembras. Al graficar los errores estándar de ambas varianzas genéticas sobre el número de hembras por macho hubo un descenso muy marcado en sus tamaños al cambiar de 2 a 4 hembras para los 4 tamaños de muestra para machos, particularmente para el caso de 8 machos (Figuras 1 y 2); en estas gráficas puede verse, que para este ca-

¹ El valor de t es la componente de la varianza entre machos dividida por la varianza fenotípica, es decir σ_M^2/σ_f^2 .

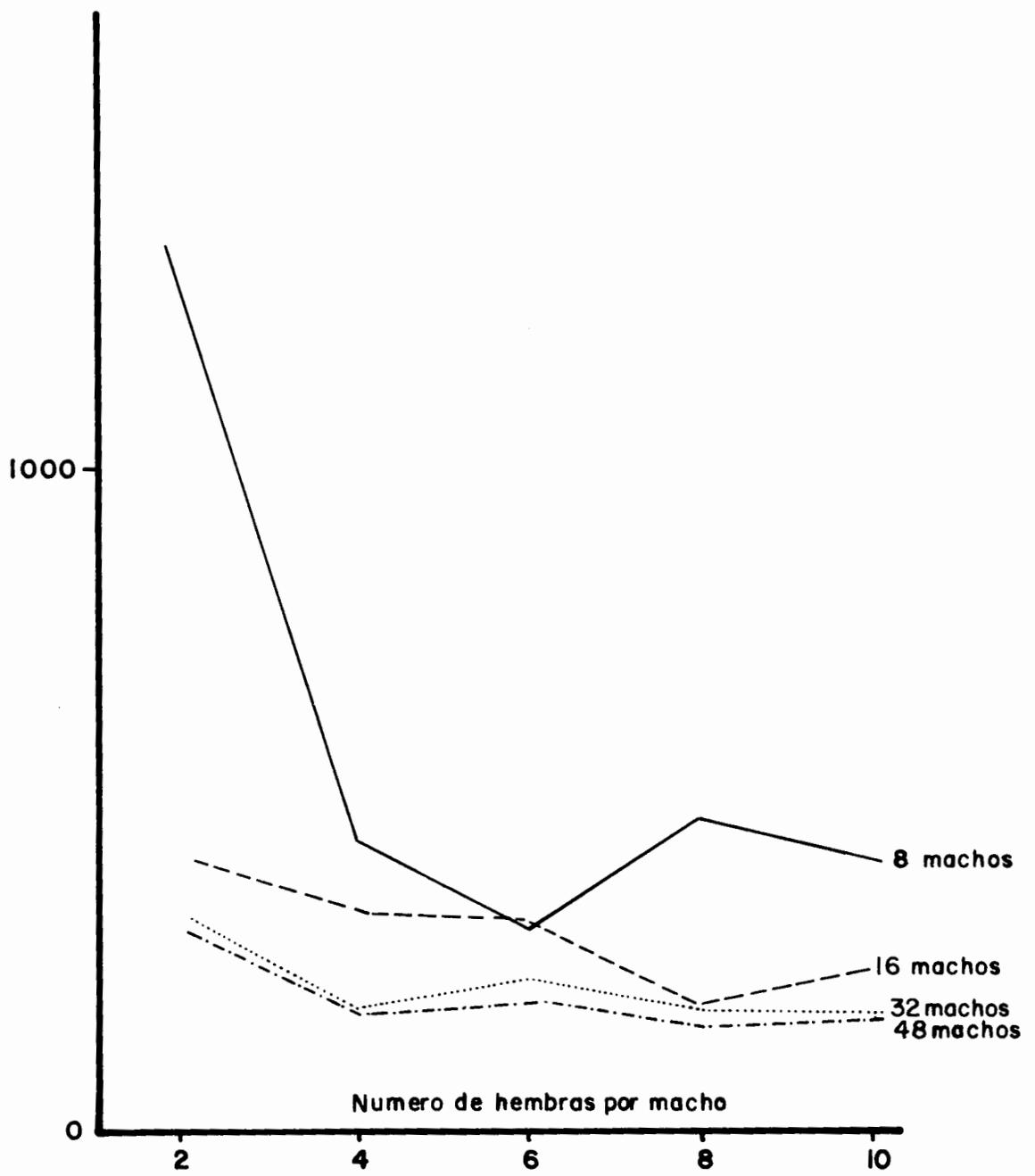


FIG. 1.- Errores estándar para la componente de varianza aditiva para numeros variables de machos y de hembras por macho.

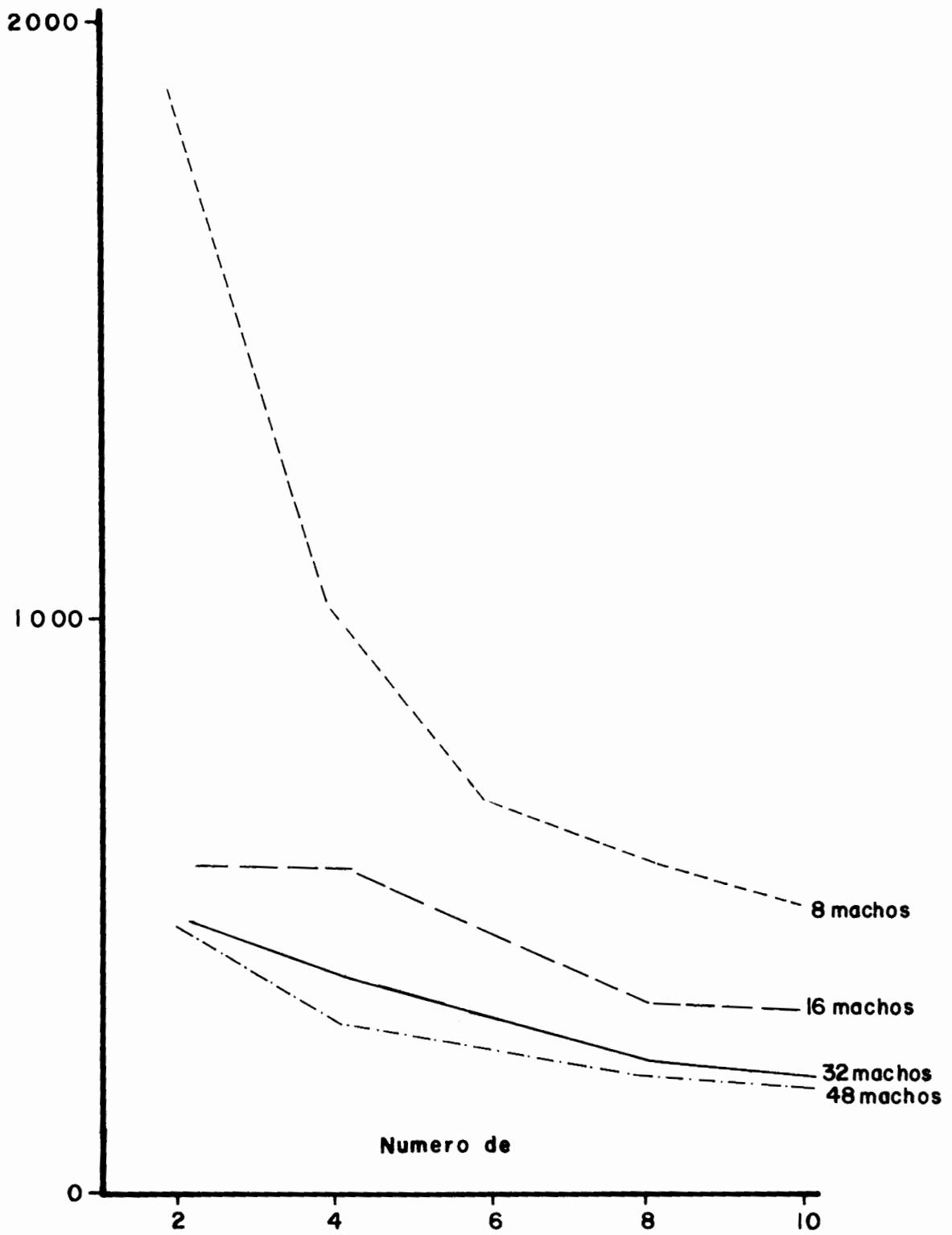


FIG. 2.- Errores estándar para la componente de varianza dominante para números variables de machos y de hembras por macho.

rácter no hay diferencia entre usar 16 a 48 machos, y particularmente no existe prácticamente, al usar entre 32 y 48. Cuando se graficó la varianza de t_1 y de t_2 contra números variables de hembra por macho, se encontró que ambas tenían el mismo valor cuando el número de hembras era igual con 8 (Figura 3). Si comparamos estos resultados con las deducciones hechas por Robertson (2), éste concluyó que el número óptimo de hembras por macho para valores iguales de los errores estándar de t_1 y t_2 se encontraría entre 4 y 10, y en el presente trabajo se encontró en 8. Por otra parte usando este número en la Ecuación 3, puede verse que \underline{n} tendrá entonces un valor que para caracteres con heredabilidades de alrededor del 20% la prueba de progenie puede usarse con 16 a 32 machos, 4 a 8 hembras por macho y 7 a 10 individuos en cada progenie, si la prueba es para estimar parámetros genéticos. Esto sin embargo no es práctico sobre todo en especies mayores como en bovinos, caso en el cual no es posible dentro de los límites de tiempo prácticos tener progenies de tal magnitud, y, por lo tanto, lo más común es que solo se cuente con datos de uno o dos individuos por progenie. En este caso, de acuerdo con lo visto cuando $\underline{n} = 1$ y para la misma heredabilidad se necesitarían 20 hembras por macho, es decir se compensa el menor número de crías por apareamiento con un número mayor de hembras por cada macho.

La discusión anterior ha sido alrededor de tamaños de muestra para la estimación de parámetros genéticos. La situación es algo diferente cuando la prueba de progenie se utiliza con fines de selección. Robertson (4), para esta situación, ataca el problema para el caso de un individuo por progenie, es decir, cuando el total de individuos por medir es $\underline{N} = \underline{m}h$, considerando una presión de selección $p = s/m$, en donde \underline{s} es el número de machos seleccionados, y un cociente de prueba $K = N/s$, o sea el número de individuos que se miden por cada macho seleccionado. Este autor determinó empíricamente tanto el valor óptimo de la presión de selección como la ganancia genética máxima. Para encontrar la primera se grafica ésta en contra de la expresión

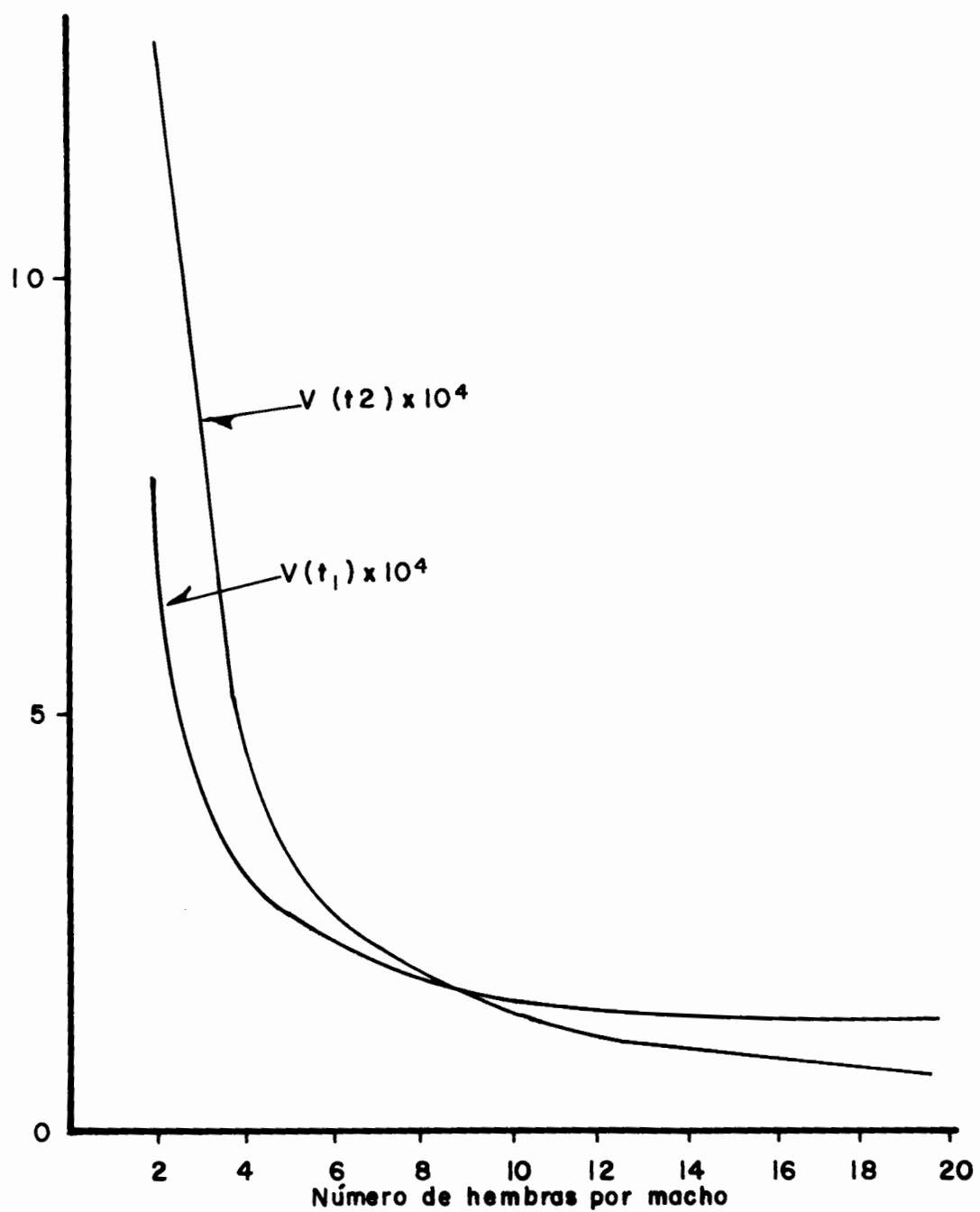


FIG. 3.- Varianzas de los coeficientes de correlación intra-clase para machos t_1 , y para hembras por macho t_2 .

$$K = \frac{h^2}{4 - h^2}$$

(ver Figura 4), y una vez encontrada p , se determina h , recordando que $N = mh$, como sigue:

$$h = N/m = \frac{N}{s/P} = \frac{N}{(N/K)/p} = pK$$

Ilustremos esta condición usando un tamaño total de los individuos medidos, N , igual a 450, que es aproximadamente el mismo que se usaría si se contara con 16 machos, 4 hembras por macho y 7 individuos por progenie, o sean los límites inferiores sugeridos para un carácter con heredabilidad del 20% en la estimación de parámetros genéticos.

Si usamos un cociente de prueba, K , de 50, y la misma heredabilidad, el valor óptimo de p es de alrededor de 0.20; obtendremos así, para el caso de hembras por macho

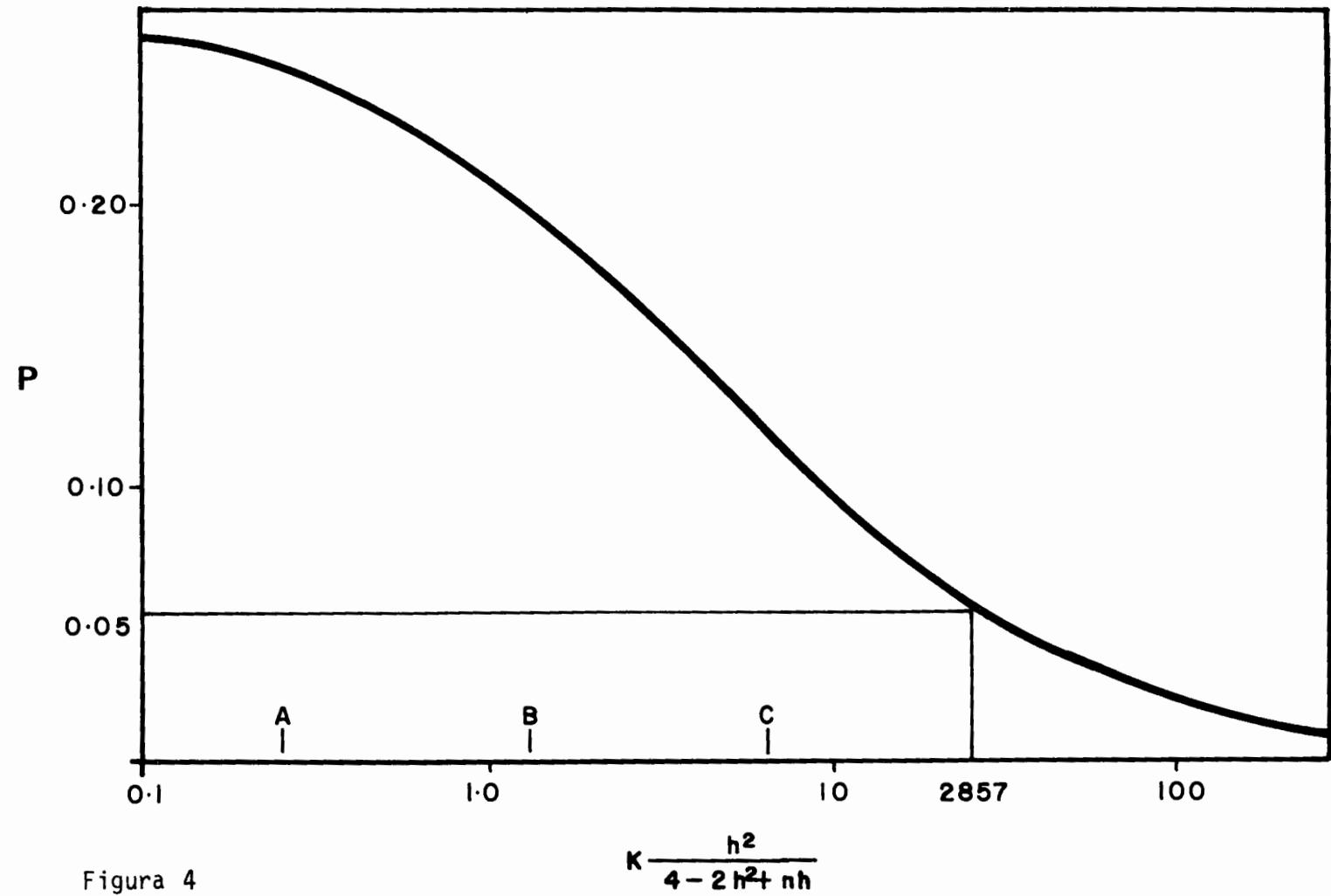
$$h = 0.20 \times 50 = 10,$$

y para machos

$$m = 450/10 = 45,$$

recordando que estamos considerando un sólo individuo por progenie. En este caso, s , el número de individuos seleccionados es igual con 9, por lo tanto el significado de K es que se miden 50 individuos por cada uno de los 9 machos seleccionados.

Este valor de $h = 10$, es la mitad del obtenido para el caso de la prueba de progenie cuando se usa ésta para estimar parámetros, Robertson (3), que como recordaremos, para la misma heredabilidad fué de 20 hembras por macho. El autor, a este respecto, señala que cuando queremos maximizar la ganancia genética el tamaño familiar depende en su mayor parte del tamaño total de la población y en menor grado de la heredabilidad. Por otra parte, cuando se desea obtener máxima información (estimación de los parámetros) el tamaño óptimo familiar es independiente del tamaño total de la población (al menos que ésta sea pequeña) pero inversamente proporcional a la heredabilidad.



BIBLIOGRAFIA

1. Comstock, R. E. and H. F. Robinson, 1948. The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics* 4:254-266.
2. Robertson, A. 1959. Experimental design in the evaluation of genetic parameters. *Biometrics* 15:219-226.
3. Márquez Sánchez, F. 1969. Influence of half-sib family size on the estimation of genetic variances in maize. Tesis doctoral inédita. Iowa State University, Ames, Iowa, EUA.
4. Robertson, A. 1957. Optimum group size in progeny testing and family selection. *Biometrics* 13:442-450.