Rev. Fitotec. Mex. 12: 20-26. 1989

PROBLEMAS CON LINEAS ENDOGAMICAS. I. INCREMENTO DE SEMILLA CON DOS Y CUATRO PLANTAS PROGENITORAS

Fidel Márquez Sánchez[1]

RESUMEN

Se discuten tres formas de calcular la endogamia (fórmula de endogamia en un sistema regular de apareamiento, coeficiente de homocigosis y fórmula de endogamia en variedades sintéticas) que se genera por un primer incremento de semilla con 2 o 4 plantas de la línea original para producir la semilla básica, y por un segundo incremento en esta última para producir la semilla registrada, en cuatro tipos de líneas endogámicas en maíz (Zea mays L.): autofecundadas, fraternales, mesofraternales y retrocruzadas. Se demuestra que sólo con líneas autofecundadas y retrocruzadas los tres métodos arrojan los mismos resultados de endogamia para dos incrementos, aunque en el del coeficiente de homocigosis esto es circunstancial, y con la fórmula de endogamia en un sistema regular de apareamiento se tiene que hacer un razonamiento a posteriori para que sea válida. Con líneas fraternales y mesofraternales sólo la fórmula de endogamia en variedades sintéticas produce el resultado correcto, con base en el tipo de cruza usado para hacer el incremento.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Zea mays L.; Coeficiente de endogamia; Coeficiente de coascendencia; Líneas autofecundadas; Líneas fraternales; Líneas mesofraternales; Líneas retrocruzadas; Linea original; Línea básica; Línea registrada.

SUMMARY

Three methods for calculating the inbreeding generated with one seed increase using 2 or 4 plants from the original line to produce the basic line, and with a second seed increase from the basic line to produce the registered line, are discussed in four types of inbred lines of maize (Zea mays L.). Such methods are the inbreeding formula for a regular mating system, the homozygosis coefficient, and the inbreeding formula for a synthetic variety. The types of lines are self, full-sib, half-sib, and backcross lines. It is shown that only with the self and backcross lines the three methods give the same result with two seed increases, although this is only a circumstantial coincidence for the homozygosis coefficient method, and that the inbreeding formula in a regular mating system requires an a posteriori reasoning in order to be valid. With full-sib and half-sib lines, only the inbreeding formula for a synthetic variety produces the correct results.

ADDITIONAL INDEX WORDS

Zea mays, L.; inbreeding coefficient; Coancestry coefficient; Selfed lines; Full-sib lines; Half-sib lines; Backcrossed lines; Original line; Basic line; Registered line.

INTRODUCCION

Existen varias formas de calcular coeficientes de endogamia en los diferentes sistemas regulares de apareamiento endogámico, todos ellos conducentes a los mismos resultados. Es de esperarse que tales métodos también produzcan resultados iguales cuando se quiere calcular la endogamia al cambiar de un sistema a otro; por ejemplo, al cambiar de autofecundación a fraternización o mesofraternización, o viceversa; un caso común es cuando se desea incrementar la semilla de la línea autofecundada, en el primer ejemplo. En este escrito se analizan tres formas de hacer esto último en cuatro tipos de líneas endogámicas en maíz, cuando se realiza con 2 o 4 plantas progenitoras.

REVISION DE LITERATURA

En genotecnia vegetal pueden usarse cuatro sistemas regulares de apareamiento para generar líneas endogámicas; éstos son autofecundación, fraternización, mesofraternización, y retrocruzamiento. Las respectivas fórmulas de sus coeficientes de endogamia (F), son:

1 Experto Región Sur, Red Nacional de Maíz, INIFAP-SARH. Apdo. Postal 10, 56230 Chapingo, México.

Autofecundación:

$$F_{t,a} = 1/2\ (1 + F_{t-1,a}) \quad (1)$$

Fraternización:

$$F_{t,b} = 1/4\ (1 + 2F_{t-1,b} + F_{t-2,b}) \quad (2)$$

Mesofraternización:

$$F_{t,d} = 1/8\ (1 + 6F_{t-1,d} + F_{t-2,d}) \quad (3)$$

Retrocruzamiento:

$$F_{t,r} = 1/4\ (1 + 2F_{t-1,r} + F_R) \quad (4)$$

$$= 1/2\ (1 + F_R)\ F_{t,a} \quad (5)$$

Las fórmulas de las Ecs. 1, 2 y 3 pueden encontrarse en Falconer (1983) y en Wright (1921); La Ec. 5, alterna de la Ec. 4, ha sido recientemente derivada por el autor[1].

En las Ecs. 4 y 5, FR es la endogamia del progenitor recurrente, de manera que cuando éste es un individuo no endogámico (FR = 0), la endogamia es la mitad de la generada por autofecundación, mientras que si es una línea homocigótica la endogamia generada es la misma que por autofecundación.

METODOS

Las formas de incrementar la semilla de líneas endogámicas puede ser por cruzas fraternales mediante cruzas planta-a-planta (cruzas "b") o por cruzas mesofraternales por cruzamientos masivos conjuntando polen de varias plantas y aplicándolo a otras (cruzas "d"). Si estas polinizaciones sólo tienen el objetivo señalado, su efecto es el mismo sobre la endogamia que se genera al hacer tal incremento, siempre y cuando en las líneas en que se hace el incremento y en sus progenies la polinización sea al azar, tanto entre como dentro de progenies; es decir, que se suspenda el sistema regular de apareamiento endogámico por fraternización o mesofraternización.

Se denomina <u>línea original</u> a la progenie obtenida en la última generación de apareamiento endogámico proveniente de una o dos mazorcas (en las cruzas b) y <u>línea básica</u> a la que se obtiene por incremento de la línea original; así, la <u>semilla original</u> y la <u>semilla básica</u> son las semillas de las que provienen dichas líneas. Un sólo incremento de la línea original produce semilla básica (que dará origen a la línea básica); mientras que dos incrementos, el primero de la línea original y el segundo de la línea básica, dan origen a un tercer tipo de semilla, la <u>semilla registrada</u>, que a su vez produce la <u>línea registrada</u>.

Para el incremento con cruzas fraternales, la endogamia se calcula con la Ec. 2. El cálculo puede hacerse también con la fórmula del coeficiente de homocigosis, que es igual a la suma de la endogamia previa de la línea, más la heterocigosis residual (1-F) multiplicada por el coeficiente del sistema endogámico usado para el incremento de la línea. Además, puede calcularse dicha endogamia con la fórmula general de Busbice (1969) para variedades sintéticas, adaptándola a líneas emparentadas mediante el uso del coeficiente de coascendencia (r) de la generación previa, que es igual al coeficiente de endogamia de la generación actual (Falconer, 1983). Estos tres métodos se denominarán I, II y III, respectivamente.

La fórmula general de Busbice (1969) es:

$$F_{2,b} = (1/2n)(1 + F_{o,x}) + (n-1/n)(r_{o,x}) \quad (6)$$

en donde n es el número de plantas progenitoras, y los subíndices 0 y 2

---

[1] La endogamia en el incremento de semilla y calificación de cuatro tipos de líneas en maíz. Artículo en revisión, SOMEFI.

corresponden a las generaciones t y t+2 en la nomenclatura anterior.

Como puede apreciarse en la Ec. 6, la endogamia es inversamente proporcional al número de plantas progenitoras, y el autor[1] ha demostrado que para cualquier tipo de línea, la endogamia adicional que se genera con el incremento tiende a cero conforme la endogamia de la línea aumenta. En cuanto a la denominación de las generaciones, la generación t es la de la línea original, y corresponde a la generación endogámica a la que se llegó para obtener la línea; t+1 es la que se obtiene por el primer incremento, correspondiente así a la de la línea básica; y t+2 es la correspondiente al segundo incremento, siendo entonces la de la línea registrada. La razón de que se usen sólo dos incrementos es práctica y teórica; desde el primer punto de vista, son necesarios dos incrementos para tener una cantidad sustancial de semilla registrada (unos 2 kg); y desde el segundo, Busbice (1969) ha demostrado que las generaciones de incremento posteriores no generan endogamia adicional.

Por otra parte, Márquez[1] también ha demostrado que cuando n=2, la fórmula de Busbice corresponde cuali- y cuantitativamente a la del sistema endogámico de hermanos completos (Ec. 2). En este caso, en las fórmulas que aquí se usan para comparar los tres métodos, el subíndice del coeficiente de endogamia que se produzca por el incremento de la línea llevará la letra "b", mientras que la letra "x" se usará para denotar el sistema endogámico mediante el cual se hayan derivado las líneas.

En consecuencia:

Método I:

$$F^{I}_{t+1,b} = 1/4\ (1 + 2F_{t,x} + F_{t-1,x}) \qquad (7)$$

Método II:

$$F^{II}_{t+1,b} = F_{t,x} + 1/4\ (1-F_{t,x}) \qquad (8)$$

Método III:

$$F^{III}_{t+2,b} = 1/4\ (1 + F_{t,x}) + 1/2\ (r_{t,x})$$

$$= 1/4\ (1 + 2\ F_{t+1,x} + F_{t,x}) \qquad (9)$$

Puede apreciarse de inmediato que las Ecs. 7, 8 y 9 no son comparables, puesto que las dos primeras sólo consideran un incremento mientras que la tercera a dos. Sin embargo, como en el caso de líneas autofecundadas se dan algunas coincidencias en la aplicación de los tres métodos, se continuará esto como ejercicio académico para ver las causas de dicho fenómeno.

Cuando n=4, las fórmulas de los métodos I, II y III son similares a las de las Ecs. 7, 8 y 9. Por razones de análisis, su presentación se incluirá en la discusión de resultados. Además, con n=4, la fórmula de Busbice (1969) equivale a la del sistema endogámico de medios hermanos (Márquez[1]) si bien la forma de apareamiento simbolizada por x dentro del paréntesis de la Ec. 7 no corresponde necesariamente a la de dicho sistema, y se puede llevar a cabo por cruzas fraternales o mesofraternales.

La fórmula de Busbice contempla la limitación en el tamaño de muestra (n) sólo para la primera generación (primer incremento); si en los incrementos posteriores se mantuviera constante a n=2 o n=4, para el primer caso se generaría el sistema endogámico de hermanos completos, y en el segundo el equivalente al de medios hermanos.

---

[1] Ver nota anterior.

---

[1] Ver nota anterior

RESULTADOS Y DISCUSION

Líneas autofecundadas

Método I. Con la aplicación de la Ec. (7) se tiene,

$$F^{I}_{t+1,b} = 1/4\ (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a}) \quad (10)$$

y de acuerdo a la Ec. 1,

$$F_{t,a} = 1/2\ (1 + F_{t-1,a})$$

de donde,

$$F_{t-1,a} = 2F_{t,a} - 1$$

por lo que,

$$F^{I}_{t+1,b} = 1/4\ (1 + 2F_{t,a} + 2F_{t,a} - 1) = F_{t,a}$$

Es decir, un incremento de la semilla original de una línea autofecundada no cambia su endogamia, lo que se corroborará en el método III.

Método II. La aplicación de la Ec. 8 conduce a,

$$F^{II}_{t+1,b} = F_{t,a} + 1/4\ (1 - F_{t,a}) = 1/4\ (1 + 3F_{t,a}) \quad (11)$$

Método III. La aplicación del paso previo a la Ec. 9,

$$F^{III}_{t+2,b} = 1/4\ (1 + F_{t,a}) + 1/2\ (r_{t,a})$$

De acuerdo con Kempthorne (1957), $r_{t,a} = F_{t,a}$; de manera que,

$$F^{III}_{t+2,b} = 1/4\ (1 + F_{t,a}) + 1/2\ F_{t,a} = 1/4\ (1 + 3F_{t,a}) \quad (12)$$

Se sabe que en general $r_{t,x} = F_{t+1,x}$ pero como para la autofecundación $r_{t,a} = F_{t,a}$ entonces el incremento de las plantas de la generación t producirá plantas en la generación t+1 con la misma endogamia que en t, que fue lo que se obtuvo como resultado a partir de la Ec. 11.

De acuerdo con estos resultados, los métodos II y III producirían la misma endogamia, mas no así el I. Al respecto, puede verse (Ec. 8), que el método II sólo considera un incremento, de manera que el primer término del paso inmediato anterior a la Ec. 11 correspondería a la endogamia producida por un "primer incremento" (conforme a lo expuesto en el párrafo anterior), mientras que el segundo término representaría el "segundo incremento". Ello significa que la coincidencia de resultados con los métodos II y III es sólo circunstancial.

Aplicando un razonamiento similar al método I, y transformando la Ec. 10, se tiene,

$$F^{I}_{t+1,b} = 1/4\ (1 + 2F_{t,a} + F_{t,a}) = 1/4\ (1 + 3F_{t,a}) \quad (13)$$

Es decir, los tres métodos darían el mismo resultado (Ecs. 11, 12 y 13), aunque esto es sólo aparente para los métodos I y II, por la naturaleza de la relación entre la coascendencia y la endogamia en las líneas autofecundadas. Es de esperarse que tal coincidencia no ocurra en otros tipos de líneas, excepto en las retrocruzadas cuando $F_R = 1$.

Líneas fraternales

En las líneas fraternales $r_{t,b} = F_{t+1,b}$ de manera que las Ecs. 8, 9 y 10 no se modifican en absoluto.

Método I:

$$F^{I}_{t+1,b} = 1/4\ (1 + 2F_{t,b} + F_{t-1,b}) \quad (14)$$

Método II:

$$F^{II}_{t+1,b} = F_{t,b} + 1/4\ (1 - F_{t,b}) = 1/4\ (1 + 3F_{t,b}) \quad (15)$$

Método III:

$$F^{III}_{t+2,b} = 1/4\ (1+F_{t,b}) + 1/2\ (r_{t+1,b})$$

Sin embargo, conforme a lo antes citado,

$$F^{III}_{t+2,b} = 1/4\ (1+F_{t,b}) + 1/2\ (F_{t+1,b})$$
$$= 1/4\ (1 + 2F_{t+1,b} + F_{t,b}) \quad (16)$$

La Ec. 16 es consistente con lo esperado al mantener n=2 en cada incremento, ya que este método produce una endogamia equivalente a dos generaciones endogámicas más, correspondientes a los dos incrementos de semilla. Por otra parte, puede apreciarse que no hay manera de establecer relación alguna entre las Ecs. 14, 15 y 16, por lo que los métodos I y II no son válidos para dos incrementos.

Líneas mesofraternales

En este tipo de líneas sucede lo mismo que para las fraternales: $r_{t,d} = F_{t+1,d}$ de manera que la aplicación directa de las Ecs. 7, 8 y 9, produce las ecuaciones:

Método I:

$$F^{I}_{t+1,b} = 1/4\ (1 + 2F_{t,d} + F_{t-1,d}) \quad (17)$$

Método II:

$$F^{II}_{t+1,b} = 1/4\ (1 + 3F_{t,d}) \quad (18)$$

Método III:

$$F^{III}_{t+2,b} = 1/4\ (1 + 2F_{t+1,d} + F_{t,d}) \quad (19)$$

Nótese que estas ecuaciones no muestran similitud alguna entre sí.

Líneas retrocruzadas

Cuando $F_R = 1$, los resultados serán iguales que con autofecundación; de manera que se pueden aplicar directamente las Ecs. 11, 12 y 13, para los métodos II, III y I, respectivamente.

Cuando el incremento se hace con 4 plantas progenitoras, y por ende equivalente a mesofraternización, las fórmulas pertinentes a los tres métodos son:

$$F^{I}_{t+1,d} = 1/8\ (1 + 6F_{t,x} + F_{t-1,x}) \quad (20)$$

$$F^{II}_{t+1,d} = F_{t,x} + 1/8\ (1 - F_{t,x}) \quad (21)$$

$$F^{III}_{t+2,d} = 1/8\ (1 + F_{t,x} + 3/4\ r_{t,x})$$
$$= 1/8\ (1 + 6F_{t+1,x} + F_{t,x}) \quad (22)$$

Al igual que con n=2, la Ec. 22 no es comparable con las Ecs. 20 y 21; sólo en el caso de líneas autofecundadas habrá coincidencia en los resultados, por las mismas razones expuestas para dicha situación. Esto puede constatarse con la aplicación del siguiente desarrollo:

$$F^{I}_{t+1,d} = 1/8\ (1 + 6F_{t,a} + F_{t-1,a}) \quad (23)$$

como, $F_{t-1,a} = 2F_{t,a}-1$

entonces,

$$F^{I}_{t+1,d} = 1/8\ (1 + 6F_{t,a} + 2F_{t,a} - 1)$$
$$= F_{t,a}$$

Es decir, que al igual que con cruzas fraternales cuando n=2, el primer incremento de la línea original con n=4 (equivalente a cruzas mesofraternales) no cambia la endogamia de las líneas autofecundadas.

Como se ha demostrado que la aplicación del método II no es válida, se excluye en lo sucesivo.

Adaptando la Ec. 22 para los cuatro tipos de líneas endogámicas se tiene:

Líneas autofecundadas ($r_{t,a} = F_{t,a}$) o retrocruzadas (con $F_R = 1$):

$$F^{III}_{t+2,d} = 1/8\ (1 + 7F_{t,a}) \quad (24)$$

Líneas fraternales ($r_{t,b} = F_{t+1,b}$):

$$F^{III}_{t+2,d} = 1/8\ (1 + 6F_{t+1,b} + F_{t,b}) \quad (25)$$

Líneas mesofraternales ($r_{t,d} = F_{t+1,d}$):

$$F^{III}_{t+2,d} = 1/8\ (1 + 6F_{t+1,d} + F_{t,d}) \quad (26)$$

Ilustración con algunos ejemplos:

1. Supóngase una línea S_2 ($F_{2,a} = 3/4$) que va a sufrir un solo incremento, con n=2 y n=4 (Ecs. 7 y 23).

$$F^{I}_{t+1,b} = 1/4\ (1 + 2 * 3/4 + 1/2) = 1/4\ (6/2) = 3/4$$

$$F^{I}_{t+1,d} = 1/8\ (1 + 6 * 3/4 + 1/2) = 1/8\ (24/4) = 3/4$$

En ambos casos se mantendría la endogamia de la línea S_2.

2. Sea una línea S_1 ($F_{1,a} = 1/2$) a la que se harán dos incrementos, con n=2 (Ec. 12) y n=4 (Ec. 24).

$$F^{III}_{t+2,b} = 1/4\ (1 + 3 * 1/2) = 1/4\ (5/2) = 10/16$$

$$F^{III}_{t+2,d} = 1/8\ (1 + 7 * 1/2) = 1/8\ (9/2) = 9/16$$

Se generaría menos endogamia con n=4, como es de esperarse.

3. Para una línea C_1 ($F_{1,b} = 1/4$) con dos incrementos, con n=2 (Ec. 15) y n=4 (Ec. 25)[1]:

$$F^{III}_{t+2,b} = 1/4\ (1 + 2 * 3/8 + 1/4) = 1/4\ (8/4) = 8/16$$

$$F^{III}_{t+2,d} = 1/8\ (1 + 6 * 3/8 + 1/4) = 1/8\ (28/8) = 7/16$$

Con cruzas fraternales (n=2) se genera la endogamia esperada aplicando directamente la fórmula de apareamiento endogámico de hermanos completos (Ec. 2); mientras que con n=4 equivalente a cruzas mesofraternales, se genera menos endogamia, como es de esperarse.

4. Para una línea D_1 ($F_{1,d} = 1/8$) con dos incrementos, con n=2 (Ec. 20) y con n=4 (Ec. 30).

$$F^{III}_{t+2,b} = 1/4\ (1 + 2 * 7/32 + 1/8) = 1/4\ (25/16) = 50/128$$

$$F^{III}_{t+2,d} = 1/8\ (1 + 6 * 7/32 + 1/8) = 1/8\ (78/32) = 39/128$$

Con cruzas fraternales (n=2) se genera más endogamia que con el equivalente a cruzas mesofraternales (n=4), como es de esperarse; con dicho equivalente, se genera la endogamia esperada con el sistema de apareamiento endogámico entre medios hermanos.

CONCLUSIONES

Se puede concluir entonces, que tratándose de un solo incremento de líneas endogámicas, sólo cuando éstas fueron derivadas por autofecundación o retrocruzamiento, los tres métodos arrojan el mismo resultado, aunque con el método del coeficiente de homocigosis esta coincidencia es circunstancial, y con el método I (aplicación directa de la fórmula) se necesita hacer un razonamiento *a pos-*

---

[1] Erróneamente (en literatura anterior) a las líneas derivadas de cruzas "b", el autor las denominó C.

mesofraternales, un solo incremento de semilla aumentará la endogamia; para las primeras, de acuerdo a la fórmula directa de apareamiento de hermanos completos, al usar cruzas fraternales (n=2); para las segundas, de acuerdo a la fórmula directa de apareamiento de medios hermanos, al usar cruzas mesofraternales (n=4). Para dos incrementos únicamente es válida la fórmula de Busbice (1969), basada en la formación de variedades sintéticas con plantas progenitoras emparentadas.

BIBLIOGRAFIA

Busbice, T.H. 1969. Inbreeding in synthetic varieties. Crop Sci. 9:601-604.

Falconer, D.S. 1983. Introducción a la Genética Cuantitativa. 2a. Ed. Trad. F. Márquez S. CECSA, México.

Kempthorne, O. 1957. An Introduction to Genetics Statistics. John Wiley and Sons, Inc. New York.

Wright, S. 1921. Systems of mating. Genetics 6:111-178.