

ESTIMACIÓN DE LOS COMPONENTES DE VARIANZA GENÉTICA DE UN SINTÉTICO DE PROGENITORES NO ENDOGÁMICOS NI EMPARENTADOS

ESTIMATION OF THE COMPONENTS OF THE GENETIC VARIANCE OF A SYNTHETIC FROM NON-INBRED AND UNRELATED PARENTS

Jaime Sahagún Castellanos¹

RESUMEN

Las variedades sintéticas (VS's) son estables, de bajo requerimiento de insumos y permiten la producción de su semilla de una manera eficiente y barata. Además, cualquier VS puede ser sometida a mejoramiento genético con la pretensión de desarrollar una variedad superior. Sin embargo, para potenciar la obtención de tal variedad es conveniente aplicar la estrategia que mejor explote la estructura de la varianza genética (VG) de la VS. Así, cada componente de la VG de la VS debería ser estimada previamente. En este trabajo se determinó la composición de la VG de una VS y se derivó estimadores para los cinco componentes. Para la varianza aditiva y de dominancia los estimadores se generaron en un diseño II de Carolina del Norte que resulta de cruzas entre los progenitores, aquí considerados no endogámicos ni emparentados y representados por sendos individuos. El estimador del cuadrado de la media de las desviaciones de dominancia (δ_{ii}) de los genotipos portadores de alelos idénticos por descendencia fue $4[R - CME/nr]$. Aquí R es la media experimental de las familias formadas por la autofecundación de cada progenitor, r es el número de repeticiones y CME es el cuadrado medio del error. Los estimadores de la varianza de las δ_{ii} y de la covarianza entre éstas y los efectos de los genes de los mismos genotipos fueron derivados de dos ecuaciones: la de la varianza de las medias de las familias que se genera por la autofecundación de las cruzas entre los progenitores y la de la covarianza entre estas medias y las medias de las familias obtenidas por la autofecundación de los dos progenitores.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Varianza aditiva, varianza de dominancia, diseño II, identidad por descendencia.

SUMMARY

Synthetics (VS) are stable and low-input cultivars which allow the production of their seed in a low-cost and efficient way. Besides, a VS may also be subjected to genetic improvement to develop a superior variety. To achieve this, a strategy according to the structure of genetic variability of the VS should be used. Thus the components of the genetic variance (GV) of the VS must be estimated in advance. This is why the components of the GV of the VS have to be identified. In this study the composition of the GV of a VS was determined and for each of its components an estimator was derived. For the additive and dominance variances the estimators were those corresponding to a design II of North Carolina which is formed by crosses among the parents, in this case considered as noninbred, unrelated, and each represented by a single plant. For the square of the mean of the homozygous dominance deviations of the genotypes with alleles which are identical by descent (δ_{ii}) the estimator was $4[R - CME/nr]$, where R is the experimental mean of the n families formed by selfing each parent; CME is the error mean square and r is the number of replicates. Estimators of the variance of the δ_{ii} and of the covariance between δ_{ii} and the effects of the corresponding alleles (α_i) were derived from two equations: one for the variance of the means of the families generated by selfing each cross between two parents and the second for the covariance between these means and the mean of the progenies obtained by selfing the parents.

¹ Departamento de Fitotecnia. Universidad Autónoma Chapingo. Tel. y Fax: 01(595) 4-0957

ADDITIONAL INDEX WORDS

Additive variance, dominance variance, design II, identity by descent.

INTRODUCCIÓN

Como cualquier población genéticamente heterogénea, una variedad sintética (VS) puede ser objeto de un programa de mejoramiento genético orientado a la formación de una variedad superior o bien de una población que sirva como fuente de líneas para construir híbridos más avanzados, como en el caso del "Iowa Stiff Stalk Synthetic" (Schnicker y Lamkey, 1993). También como en cualquier otra población genéticamente heterogénea, la decisión de emprender un programa de mejoramiento genético de una VS debe tener una base objetiva en términos del potencial que para ese efecto tenga la población.

Dos piezas de información fundamentales a considerar para determinar las posibilidades de éxito en el mejoramiento genético de una población, son su media y la composición de su varianza genética. Ésta, además de los componentes de varianza aditiva y de dominancia, debe incluir los relacionados con la variabilidad asociada a los individuos que son portadores de alelos idénticos por descendencia, que se genera por el proceso endogámico que se desarrolla en toda VS. Este proceso se debe, al menos, al número finito de progenitores de la VS. Factores que pueden elevar el coeficiente de endogamia de la variedad sintética son los coeficientes de coancestría entre los progenitores y entre los individuos que representan cada progenitor (Wright, 1985; Márquez-Sánchez, 1992; Sahagún, 1994).

Para las poblaciones que se reproducen por apareamiento aleatorio y que tienen un coefi-

ciente de endogamia igual a cero, se han generado métodos de estimación de componentes de varianza genética (v. g., Comstock y Robinson, 1948; Márquez-Sánchez y Sahagún Castellanos, 1994) que no son aplicables a poblaciones cuyo coeficiente de endogamia es mayor que cero.

Para especies multiflorales, como el tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.), por ejemplo, los progenitores de una VS pueden estar representados por una sola planta. Para estas VS's se ha desarrollado una fórmula de predicción de la media genotípica basada en el promedio de todas las cruzas entre los progenitores y en el promedio de las familias que se obtiene al autofecundar a cada progenitor (Wright, 1985). Interesantemente, estos materiales para la predicción también tienen una estructura que permite suponer que pueden ser la base para generar estimadores de los componentes de la varianza genética de la variedad sintética.

La observación anterior tiene relevancia puesto que plantea la posibilidad de que la fase de predicción de una VS sea también la base de la estimación de los componentes de su varianza genética. Si esto fuera posible, la generación de estimadores de los componentes de varianza no implicaría el costo total asociado a la formación y evaluación de todos los tipos de familias y, además, potenciaría el desarrollo de mejores variedades.

El objetivo de esta investigación fue determinar la utilidad de la información de los materiales utilizados para la predicción de la media genotípica de una VS (cruzas entre los progenitores y de las familias que se generan por la autofecundación de éstos) para producir información que permita estimar los componentes de varianza genética de la VS. Específicamente, el estudio se centrará en las VS's de progenitores no endogámicos ni emparentados que se representan por una sola planta cada uno.

MARCO TEÓRICO Y METODOLÓGICO

Los conceptos en que se basará el enfoque metodológico para este estudio fueron descritos originalmente por Kempthorne (1957). A continuación se hará una breve descripción de ellos en el contexto del modelo de población en que se basará este trabajo: El de las especies diploides de individuos hermafroditas y multiflorales que se reproducen por apareamiento aleatorio. Se supondrá ausencia de efectos maternos, mutación, migración, epistasis, selección y desequilibrio de ligamiento. El estudio se basará en un *locus* con alelos múltiples.

Si en una población las frecuencias de los gametos que portan los alelos B_1, B_2, \dots, B_s son p_1, p_2, \dots, p_s ($\sum_h p_h = 1$), respectivamente, el arreglo gamético de esa población se expresa como $\sum_h p_h B_h$. Similarmente, como la frecuencia de $B_h B_l$ es $p_h p_l$, a la expresión $\sum_h \sum_l p_h p_l B_h B_l$ se le conoce como el arreglo genotípico de la población.

Busbice (1970) denominó sintético cero (Sin-0) a la población que constituyen los progenitores de una VS; el sintético uno (Sin-1) fue la población formada por las cruza entre los progenitores, y a la población que resulta del apareamiento aleatorio del Sin-1 le asignó el nombre de sintético dos (Sin-2). Para el sintético que se investiga, si el genotipo del progenitor i se representa por $B_{i1} B_{i2}$ los arreglos genotípicos del Sin-0, Sin-1 y Sin-2 son, respectivamente:

$$AGS-0 = \frac{1}{n} \sum_i B_{i1} B_{i2}, \tag{1}$$

$$AGS-1 = \frac{1}{4n(n-1)} \sum_{i \neq j} \sum_k \sum_l B_{ik} B_{jl} \tag{2}$$

y

$$AGS-2 = \frac{1}{4n^2} \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l B_{ik} B_{jl}. \tag{3}$$

Así, si Y_{ijkl} es el valor genotípico de $B_{ik} B_{jl}$, las medias de los valores genotípicos del Sin-0, Sin-1 y Sin-2 se representarán, de acuerdo con (1), (2) y (3), respectivamente, como

$$Y_0 = \frac{1}{n} \sum_i Y_{i1i2}, \tag{4}$$

$$Y_1 = \frac{1}{4n(n-1)} \sum_{i \neq j} \sum_k \sum_l Y_{ikjl} \tag{5}$$

y

$$Y_2 = \frac{1}{4n^2} \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l Y_{ikjl} \tag{6}$$

Debido a que con apareamiento aleatorio el arreglo genotípico esperado es el mismo generación tras generación, la media genotípica del sintético será la descrita en (6). Con relación a ésta, usando R para denotar la media de las familias que se generan por autofecundar cada progenitor, se puede obtener una expresión alternativa de mayor valor aplicado. En efecto, de (6) y (5) se obtiene que

$$\begin{aligned} Y_2 &= \frac{1}{4n^2} \left[\sum_i \sum_k \sum_l Y_{ikil} + \sum_{i \neq j} \sum_k \sum_l Y_{ikjl} \right] \\ &= \frac{1}{4n^2} \left[\sum_i \sum_k \sum_l R + 4n(n-1) Y_1 \right] \\ &= \frac{R}{n} + \frac{n-1}{n} Y_1 \\ &= Y_1 - \frac{1}{n} (Y_1 - R). \end{aligned} \tag{7}$$

Ésta es la fórmula de predicción de la media del sintético en estudio que, con otro enfoque, ya había sido derivada por Wright (1985). Según esta fórmula, para predecir la media genotípica de una VS formada por cualquier subconjunto de n progenitores tomados de N progenitores potenciales ($n \leq N$), sería suficiente evaluar las n familias autofecundadas y las $n(n-1)/2$ cruza entre los n progenitores.

Para una población con apareamiento aleatorio y un coeficiente de endogamia F, en donde la frecuencia del alelo A_u es p_u, Kempthorne (1957) encontró que el arreglo genotípico es de la forma

$$F \sum_u p_u A_u A_u + (1-F) \sum_u \sum_v p_u p_v A_u A_v \tag{8}$$

En éste, $F \sum_u p_u A_u A_u$ corresponde a los individuos que portan alelos idénticos por descendencia. Obviamente, la parte restante corresponde a los individuos que no tienen esta propiedad. Así, la parte $\sum_u \sum_v p_u p_v A_u A_v$ puede ser considerada como el arreglo genotípico de una población en apareamiento aleatorio cuyo coeficiente de endogamia es cero, la cual ha sido estudiada muy ampliamente (v. g., Kempthorne, 1957). Por esta razón, el arreglo genotípico del sintético estudiado puede ser representado en detalle según (8). Para ser más específicos habrá que determinar el coeficiente de endogamia y las frecuencias genotípicas de la población. Para esto se retomará la expresión (3) en que se describe el arreglo de una VS.

Respecto a las frecuencias génicas del sintético cuyo arreglo genotípico se describe en (3) donde el genotipo del progenitor i (i = 1, 2, ... , n) es B_{i1}B_{i2}, la frecuencia del B_{i1} y de B_{i2} debe ser 1/2n. Así, como el arreglo genotípico del sintético dos, con relación a un *locus*, ya está en equilibrio, el coeficiente de endogamia de la VS se puede calcular con base en el arreglo genotípico del sintético descrito en (3). La ventaja de hacerlo así radica en que en éste la identidad por descendencia de los dos alelos de un genotipo se satisface simplemente cuando los dos alelos tienen el mismo subíndice. Así, el coeficiente de endogamia del sintético en estudio, con base en (3), es

$$F_2 = \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l \left[\frac{1}{(2n)^2} \right] P(B_{ik} = B_{jl})$$

$$= \sum_i \sum_k \left[\frac{1}{(2n)^2} \right] P(B_{ik} = B_{ik}) + 0$$

$$= \frac{1}{2n} \tag{9}$$

Por lo tanto, aplicando (9) en (8) se genera una forma de arreglo genotípico del sintético dos que ofrece facilidades para el estudio de la VS objeto de este trabajo. Este arreglo es

$$\left(\frac{1}{2n} \right) \sum_u \left(\frac{1}{2n} \right) A_u A_u + \left(1 - \frac{1}{2n} \right) \sum_u \sum_v \left(\frac{1}{2n} \right)^2 A_u A_v \tag{10}$$

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Para hacer una descripción de la varianza genética de la VS en cada uno de sus componentes se usará la explicación del valor genotípico de un individuo de genotipo A_uA_v (Y_{uv}) en la forma en que lo hace Kempthorne (1957):

$$Y_{uv} = \mu + \alpha_u + \alpha_v + \delta_{uv}$$

en donde μ es la media general, α_u(α_v) es el efecto de A_u(A_v) y δ_{uv} es la desviación de dominancia de A_uA_v. En virtud de que se trata de efectos (Kempthorne, 1957),

$$\sum_v \frac{1}{2n} \alpha_v = \sum_u \frac{1}{2n} \alpha_u = \sum_u \frac{1}{2n} \delta_{uv} = \sum_v \frac{1}{2n} \delta_{uv} = \sum_u \sum_v \frac{1}{(2n)^2} \delta_{uv} = 0 \tag{11}$$

Denotando con A_u ≡ A_u y A_u ≠ A_v la identidad por descendencia y la falta de ella, respectivamente, de los alelos A_u y A_v, y usando valores genotípicos codificados (y_{uv} = Y_{uv} - μ), a continuación se derivará la varianza genética de la VS en estudio. De acuerdo con (10) y (11),

$$\begin{aligned}
 E^1(y_{uv}^2) &= \frac{1}{2n} E(y_{uv}^2 / A_u = A_v) + \left(1 - \frac{1}{2n}\right) E(y_{uv}^2 / A_u \neq A_v) \\
 &= \frac{1}{2n} \sum_u \frac{1}{2n} (2\alpha_u + \delta_{uu})^2 + \left(1 - \frac{1}{2n}\right) \sum_u \sum_v \frac{1}{4n^2} (y_{uv})^2 \\
 &= \frac{2}{2n} \left[2 \sum_u \frac{1}{2n} \alpha_u^2 \right] + \frac{1}{2n} \sum_u \frac{1}{2n} \delta_{uu}^2 + \frac{4}{2n} \sum_u \frac{1}{2n} \alpha_u \delta_{uu} \\
 &\quad + \left(1 - \frac{1}{2n}\right) \left[2 \sum_u \frac{1}{2n} \alpha_u^2 + \sum_u \sum_v \frac{1}{4n^2} \delta_{uv}^2 \right]
 \end{aligned}$$

y

$$\begin{aligned}
 E(y_{uv}) &= \frac{1}{2n} E(y_{uv} / A_u = A_v) + \left(1 - \frac{1}{2n}\right) E(y_{uv} / A_u \neq A_v) \\
 &= \frac{1}{2n} \sum_u \frac{1}{2n} \delta_{uu}
 \end{aligned}$$

Por lo tanto, como la varianza aditiva (σ_A^2) y la de dominancia (σ_D^2) son, respectivamente, $2\sum_u \frac{1}{2n} \alpha_u^2$ y $\sum_u \sum_v \frac{1}{4n^2} \delta_{uv}^2$ (Kempthorne, 1957), la varianza genética del sintético es

$$\begin{aligned}
 \sigma_G^2 &= E(y_{uv}^2) - [E(y_{uv})]^2 \\
 &= \left(1 + \frac{1}{2n}\right) \sigma_A^2 + \left(1 - \frac{1}{2n}\right) \sigma_D^2 + \frac{4}{2n} \sum_u \frac{1}{2n} \alpha_u \delta_{uu} \\
 &\quad + \frac{1}{2n} \left\{ \sum_u \frac{1}{2n} \delta_{uu}^2 - \left[\sum_u \frac{1}{2n} \delta_{uu} \right]^2 \right\} + \frac{2n-1}{(2n)^2} \left[\sum_u \frac{1}{2n} \delta_{uu} \right]^2 \quad (12)
 \end{aligned}$$

Usando la terminología de Cockerham (1983), σ_G^2 puede ser expresada, en el mismo orden que (12), en la forma

$$\begin{aligned}
 \sigma_G^2 &= \left(1 + \frac{1}{2n}\right) \sigma_A^2 + \left(1 - \frac{1}{2n}\right) \sigma_D^2 + \frac{4}{2n} D_1 \\
 &\quad + \frac{1}{2n} D_2 + \frac{2n-1}{4n^2} H. \quad (13)
 \end{aligned}$$

En (13), D_1 es la covarianza entre los efectos δ_{uu} y los α_u de los genotipos con alelos idénticos por descendencia y D_2 y H son la varianza y el cuadrado de la media de estos δ_{uu} . Como se puede observar, los parámetros D_1 , D_2 y H son producto del proceso endogámico que se desarrolla en la variedad sintética y que produce individuos portadores de alelos idénticos por descendencia.

Weir y Cockerham (1977) derivaron la varianza genética de una población que se reproduce por apareamiento aleatorio y cuyo coeficiente de endogamia es F . Con $\frac{1}{2n}$ en lugar de F y de las frecuencias génicas, la fórmula de estos autores es la generalización de la expresada en (10); es decir, ésta es un caso particular de la de Weir y Cockerham (1977).

De los cinco componentes de la varianza genética, σ_A^2 y σ_D^2 pueden ser estimados del diseño II de Carolina del Norte que resulta de las cruzas necesarias para la predicción de esta VS. En efecto, sean m progenitores utilizados como machos y h utilizados como hembras, procurando que, de ser posible, $m = h$ y $m + h = n$ (Hallauer y Miranda, 1981). En virtud de que los progenitores no tienen relación de parentesco, las mh cruzas (cada macho se cruza con cada hembra) tienen la misma estructura que las de un diseño II de Carolina del Norte (Comstock y Robinson, 1948). Del análisis de varianza del experimento en que se hayan evaluado estas cruzas se genera estimadores insesgados para σ_A^2 y σ_D^2 . Más específicamente, si H , (MH) y E son el cuadrado medio debido a hembras, a machos x hembras y al error, respectivamente, los estimadores de la varianza aditiva y de dominancia son, de acuerdo con Wricke y Weber (1986),

$$\sigma_A^2 = 4[H - (MH)]/(rm) \quad (14)$$

y

¹ E denota esperanza matemática

$$\sigma_D^2 = [(MH) - E] / r. \tag{15}$$

En (14) y (15) r es el número de repeticiones del experimento de campo.

Con respecto a los parámetros D₁, D₂ y H, debido a que se expresan en términos de las δ_{ii}, la varianza de las n progenies que se obtiene cuando se autofecunda cada progenitor, debe proporcionar información para su estimación. Para derivar una ecuación que involucre H, el cuadrado de la media de los valores genotípicos de los individuos portadores de alelos idénticos por descendencia, a continuación se generará una con base en la media de los valores genotípicos de las familias generadas por la autofecundación de cada progenitor. Ésta es, por (11),

$$R = E \left[\alpha_u + \alpha_v + \frac{1}{4} (\delta_{uu} + \delta_{vv} + 2\delta_{uv}) \right] \\ = \left(\frac{1}{4} \right) \sum_u (1/2n) \delta_{uu} + \left(\frac{1}{4} \right) \sum_v (1/2n) \delta_{vv},$$

o bien, en virtud de que ambos términos del lado derecho son iguales,

$$R = (1/2) \sum_u \frac{1}{2n} \delta_{uu}.$$

Así, considerando que el valor fenotípico de un individuo es la suma de su valor genotípico y un término aleatorio de error con media cero, la media experimental de las n familias obtenidas por la autofecundación de los n progenitores (R) es un estimador insesgado de R; es decir E(R) = R. Además, si σ² es la varianza del cuadrado medio del error del experimento (CME) con r repeticiones, donde se evalúa los materiales, la varianza de R [v(R)] es v(R) = σ²/(nr). Así,

$$E(R)^2 = [E(R)]^2 + v(R) \\ = \frac{1}{4} \left(\sum_u \frac{1}{2n} \delta_{uu} \right)^2 + \sigma^2 / (nr).$$

Por lo tanto, un estimador insesgado de H es

$$H = 4 \left[(R)^2 - \frac{CME}{nr} \right]. \tag{16}$$

Para obtener información sobre D₁ y D₂ se considerará la varianza entre las progenies que se obtiene al autofecundar una planta de cada cruce del diseño II. Por la autofecundación de una planta no endogámica con genotipo A_uA_v se produce una progenie cuyo arreglo genotípico es $\frac{1}{4} A_u A_u + \frac{1}{2} A_u A_v + \frac{1}{4} A_v A_v$. El valor genotípico de esta progenie es $\alpha_u + \alpha_v + \frac{1}{4} [\delta_{uu} + \delta_{vv} + 2\delta_{uv}]$. Así, la varianza entre estas progenies no emparentadas, con base en (10), es

$$\sigma_{CA}^2 = \sum_u \sum_v \frac{1}{4n^2} \left[\alpha_u + \alpha_v + \frac{1}{4} (\delta_{uu} + \delta_{vv} + 2\delta_{uv}) \right]^2 - \\ \left\{ \sum_u \sum_v \frac{1}{4n^2} \left[\alpha_u + \alpha_v + \frac{1}{4} (\delta_{uu} + \delta_{vv} + 2\delta_{uv}) \right] \right\}^2 \\ = \sum_u \sum_v \frac{1}{4n^2} \left[\alpha_u^2 + \alpha_v^2 + \frac{1}{16} \delta_{uu}^2 + \frac{1}{16} \delta_{vv}^2 + \frac{1}{4} \delta_{uv}^2 + \right. \\ \left. 2\alpha_u \alpha_v + \frac{1}{2} \alpha_u \delta_{uu} + \frac{1}{2} \alpha_v \delta_{vv} + \frac{1}{8} \delta_{uu} \delta_{vv} \right] - \frac{1}{4} \left[\sum_u \frac{1}{2n} \delta_{uu} \right]^2 \\ = \sigma_A^2 + \frac{1}{4} \sigma_D^2 + D_1 + \frac{1}{8} D_2. \tag{17}$$

Sin embargo, para generar estimadores para D₁ y D₂ no es suficiente una sola ecuación que los involucre. Se requiere una ecuación adicional que sea independiente de la anterior y que incluya a D₁ y a D₂.

Considérese la media de las familias de dos progenitores diferentes autofecundados (FD) y la de la familia generada por la autofecundación de los miembros de la cruce entre los dos progenitores autofecundados (PFCA). Un análisis de covarianza de estas dos variables permite la estimación de ésta y contribuye a la estimación

de los componentes de la varianza genética del sintético. Concretando, considérense los progenitores $A_u A_v$ y $A_i A_j$; su cruce produce el mismo arreglo genotípico que la cruce entre las progenies obtenidas por la autofecundación de los progenitores. Como el arreglo genotípico de $A_u A_v \times A_i A_j$ es $\frac{1}{4} A_u A_i + \frac{1}{4} A_u A_j + \frac{1}{4} A_v A_i + \frac{1}{4} A_v A_j$, el de la progenie obtenida por la autofecundación de esta población debe ser la suma de $\frac{1}{4}$ por el arreglo genotípico de la progenie de cada genotipo. Por ejemplo, la progenie de $\frac{1}{4} A_u A_i$ es $\frac{1}{4} \left(\frac{1}{4} A_u A_u + \frac{1}{2} A_i A_u + \frac{1}{4} A_i A_i \right)$. La media genotípica de toda la progenie (\overline{PFCA}) es $\frac{1}{2} (\alpha_u + \alpha_v + \alpha_i + \alpha_j) + \frac{1}{8} (\delta_{uu} + \delta_{vv} + \delta_{ii} + \delta_{jj}) + \frac{1}{8} (\delta_{ui} + \delta_{uj} + \delta_{vi} + \delta_{vj})$, mientras que la media de las progenies obtenidas por la autofecundación de los progenitores (\overline{PD}) es

$$\frac{1}{2} (\alpha_u + \alpha_v + \alpha_i + \alpha_j) + \frac{1}{8} (\delta_{uu} + \delta_{vv} + \delta_{ii} + \delta_{jj}) + \frac{1}{4} (\delta_{uv} + \delta_{ij}) .$$

Así, considerando sólo los términos que contribuyen a la covarianza, ésta es

$$\begin{aligned} \sigma_{\overline{PFCA}, \overline{PD}} &= \frac{1}{4} \text{COV}[\alpha_u + \alpha_v + \alpha_i + \alpha_j, \alpha_u + \alpha_v + \alpha_i + \alpha_j] + \\ &\frac{1}{16} \text{COV}[\alpha_u + \alpha_v + \alpha_i + \alpha_j, \delta_{uu} + \delta_{vv} + \delta_{ii} + \delta_{jj}] + \\ &\frac{1}{16} \text{COV}[\delta_{uu} + \delta_{vv} + \delta_{ii} + \delta_{jj}, \alpha_u + \alpha_j + \alpha_u + \alpha_i] + \\ &\frac{1}{64} \text{COV}[\delta_{uu} + \delta_{vv} + \delta_{ii} + \delta_{jj}, \delta_{uu} + \delta_{vv} + \delta_{ii} + \delta_{jj}] \\ &= \frac{1}{2} \sigma_A^2 + \frac{1}{2} D_1 + \frac{1}{8} D_2 . \end{aligned} \tag{18}$$

Para presentar explícitamente los estimadores de D_1 y D_2 , a continuación se muestra un sistema de ecuaciones obtenidas a partir de (17) y (18), respectivamente,

$$D_1 + \frac{1}{8} D_2 = \sigma_{CA}^2 - \sigma_A^2 - \frac{1}{4} \sigma_D^2 \tag{19}$$

$$\frac{1}{2} D_1 + \frac{1}{8} D_2 = \sigma_{\overline{PFCA}, \overline{PD}} - \frac{1}{2} \sigma_A^2 . \tag{20}$$

Considerando que los estimadores de σ_{CA}^2 y $\sigma_{\overline{PFCA}, \overline{PD}}$ (σ_{CA}^2 y $\sigma_{\overline{PFCA}, \overline{PD}}$) pueden ser expresados en términos de información experimental, los lados derechos de (19) y (20) pueden escribirse, respectivamente, como $K_1 = \sigma_{CA}^2 - \sigma_A^2 - \frac{1}{4} \sigma_D^2$ y $K_2 = \sigma_{\overline{PFCA}, \overline{PD}} - \frac{1}{2} \sigma_A^2$. Así, el sistema se puede reexpresar como

$$D_1 + \frac{1}{8} D_2 = K_1$$

$$\frac{1}{2} D_1 + \frac{1}{8} D_2 = K_2 .$$

La solución produce los estimadores

$$\hat{D}_1 = K_1 - K_2 \tag{21}$$

$$\hat{D}_2 = 16K_1 - 8K_2 \tag{22}$$

Respecto a los cinco componentes de la varianza genética, tres son varianzas (σ_A^2, σ_D^2 y D_2), una es el cuadrado de una media (μ) y la quinta es una covarianza (D_1). Todas sólo toman valores positivos, excepto D_1 . Por ser ésta una covarianza su valor puede ser positivo o negativo, como lo había hecho notar Cockerham (1983). Así, si una variedad sintética fuera considerada como una población en apareamiento aleatorio con ausencia de endogamia y si se estimaran sólo σ_A^2 y σ_D^2 podría haber sesgos en la determinación de la respuesta a la selección para las diferentes estrategias de mejoramiento genético que se propusieran para esa VS. Este sesgo dependería de las magnitudes relativas y de los coeficientes de D_1, D_2 y μ .

Para el caso particular del modelo de sólo dos alelos por *locus*, Cockerham (1983) y Cockerham y Matzinger (1985) encontraron que en el caso muy especial en que las frecuen-

cias génicas fueran de 0.5, se tendría que $D_1 = 0$ y $D_2 = 0$. Sin embargo, estas condiciones tan particulares deben ocurrir con muy poca frecuencia y, en su caso, su detección debe ser muy difícil.

Para cultivos de especies autógamias, Cockerham (1983) estudió la covarianza entre un individuo en la generación g y el otro en la generación g' , considerando que el progenitor común más cercano a estos dos individuos fue de la generación t ($t \leq g \leq g'$). Con relación a la precisión de los estimadores de los componentes de varianza, este autor encontró que la de los estimadores de σ_B^2 y μ , tiende a decrecer cuando g y g' se incrementan. La baja precisión que se obtuvo en esos casos no se observó en este estudio de una VS.

Un tema que demanda investigación adicional es el relativo a la posibilidad de la obtención de estimadores diferentes a los aquí derivados. Por ejemplo, en lugar de la covarianza (18) se pudo haber utilizado la varianza dentro de las progenies obtenidas por la autofecundación de una planta de cada cruce del diseño II. Se puede demostrar que ésta es igual a $\frac{1}{2}\sigma_A^2 + \frac{1}{4}\sigma_B^2 + D_1 + \frac{3}{8}D_2 + \frac{1}{4}\mu$. La inclusión de esta ecuación al proceso de derivación de estimadores de D_1 y D_2 , en lugar de (18), hubiera producido estimadores diferentes de los descritos en (21) y (22). Sin embargo, esto hubiera demandado la toma de datos en plantas individuales, con el consecuente incremento de trabajo requerido. Otra fuente de información que se podría considerar para la estimación es la de la covarianza entre las medias de familias de medios hermanos y las medias de los progenitores comunes.

También deberá tenerse en cuenta que si en lugar de un solo individuo se tuviera m por cada progenitor, la adecuación de los resultados derivados en este trabajo para un individuo no

serían las extensiones directas de los resultados aquí obtenidos. Por ejemplo, la formación de familias por la autofecundación de los progenitores no sería procedente; lo que procedería, además de las cruces entre progenitores, sería la formación de n familias mediante el apareamiento aleatorio de los m individuos de cada progenitor en aislamiento.

Si, en cambio, se tuvieran progenitores emparentados, la aplicación del diseño II de Carolina del Norte (Comstock Robinson, 1948) no sería adecuada ya que tal diseño implica el uso de progenitores no emparentados. Por otra parte, para el uso de progenitores completamente endogámicos no sería necesaria la formación de familias por autofecundación de los progenitores ni por el apareamiento aleatorio en aislamiento de los individuos que representan cada progenitor; esto es así porque estas dos formas de proceder sólo reproducirían a los progenitores, etc. Todo esto hace suponer que con progenitores completamente endogámicos el proceso de estimación sería menos demandante que el aquí estudiado. Al parecer, con progenitores completamente endogámicos y sólo con la información experimental requerida para la predicción, se podría generar sendos estimadores de los componentes de la varianza genética.

CONCLUSIONES

La varianza genética de una variedad sintética formada por n progenitores no endogámicos y representados por m individuos cada uno está formada por tres componentes de varianza [varianza aditiva (σ_A^2), varianza de dominancia (σ_B^2) y la varianza (D_2) de las desviaciones de dominancia (δ_{ii}) de los individuos portadores de alelos idénticos por descendencia], la covarianza (D_1) entre las δ_{ii} y los efectos de los genes (α_i) de los mismos genotipos portadores de alelos idénticos por descendencia, y el cuadrado de la media de las δ_{ii} (μ). Los estimadores de σ_A^2 y σ_B^2 fueron los correspondientes a un diseño II que

se puede formar entre las cruzas de los progenitores; el estimador H fue $4[R - CME/nr]$ en donde \hat{R} es la media experimental de las n familias que se forma por el apareamiento al azar en aislamiento de los m individuos que representan cada progenitor, r es el número de repeticiones del experimento de evaluación y CME es su cuadrado medio del error. Finalmente, los estimadores de D_1 y D_2 se generan a partir de dos ecuaciones; la de la varianza de las medias (\overline{PFCA}) de las familias que se generan por la autofecundación de las cruzas entre los progenitores y la de la covarianza entre \overline{PFCA} y la media de las progenies obtenidas por la autofecundación de los progenitores.

BIBLIOGRAFÍA

- Busbice, T.H. 1970. Inbreeding in synthetic varieties. *Crop Sci.* 10:265-269.
- Cockerham, C.C. 1983. Covariances of relatives from self-fertilization. *Crop Sci.* 23:1177-1180.
- Cockerham, C.C. and D.F. Matzinger. 1985. Selection response based on selfed progenies. *Crop Sci.* 25:483-488.
- Comstock, R.E. and H.F. Robinson. 1948. The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the degree of dominance. *Biometrics* 4:254-266.
- Hallauer, A.R. and J.B. Miranda Fo. 1981. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Iowa State University Press. Ames. Ia. 468 p.
- Kempthorne, O. 1957. *An Introduction to Genetic Statistics*. John Wiley and Sons, New York. 545 p.
- Márquez-Sánchez, F. 1992. Inbreeding and yield prediction in synthetic maize cultivars made with parental lines. I. Basic methods. *Crop Sci.* 32:345-349.
- Márquez-Sánchez, F. and J. Sahagún-Castellanos. 1994. Estimation of genetic variances with maternal half-sib families. *Maydica* 39:197-201.
- Sahagún C., J. 1994. Sobre el cálculo de coeficiente de endogamia de variedades sintéticas. *Agrociencia serie Fitociencia* 5:67-78.
- Sahagún C., J. 1997. Efecto de la endogamia de la estimación de varianzas genéticas en un diseño II de Carolina del Norte. *Revista Fitotecnia Mexicana* 20:97-110.
- Schnicker, B.J. and K.R. Lamkey. 1993. Interpopulation genetic variance after reciprocal recurrent selection in BSSS and BB1 maize populations. *Crop Sci.* 33:90-95.
- Weir, B.S. and C.C. Cockerham. 1977. Two-locus theory in quantitative genetics. *In: Proc. Int. Conf. In Quantitative Genetics*. E. Pollak and O. Kempthorne (eds.). Ames, Iowa State University Press, Ames, Ia. pp: 247-269.
- Wricke G. and W.E. Weber. 1986. *Quantitative Genetics and Selection in Plant Breeding*. W. de G. Berlin, 406 p.
- Wright, A.J. 1985. Diallel designs, analysis and reference populations. *Heredity* 54:307-311.