

PROBLEMAS CON LINEAS ENDOGAMICAS. IV. COANCESTRIA DENTRO DE LINEAS Y ENTRE LINEAS HERMANAS

Fidel Márquez Sánchez¹

RESUMEN

Se derivan las fórmulas para encontrar la coancestría entre individuos de una misma línea endogámica y entre líneas hermanas (o sublíneas) de una línea, para tres tipos de líneas: autofecundadas, fraternales y mesofraternales. En uno y otro caso, la fórmula es $1/4 (1 + 2F_{t,x} + F_{t-1,x})$ para la generación endogámica t de las líneas y para el sistema regular de endogamia x . Se discute la relación entre la ancestría así calculada y la heterosis esperada entre líneas hermanas; conforme avanza el proceso endogámico de las líneas, la heterosis es incrementada por la reducción del valor genético de las sublíneas y no por un incremento del valor genético promedio de las cruza simples, el cual es constante para cualquier valor de endogamia de las líneas. Se menciona también el uso general de las coancestrías en el cálculo de la endogamia de variedades sintéticas.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Zea mays L., heterosis, líneas autofecundadas, líneas fraternales, líneas mesofraternales, variedades sintéticas.

SUMMARY

Formulae for the calculation of coancestry among individuals of an inbred line and among sib lines (or sublines) of a line are derived for three types of lines: selfed, full-sib, and half-sib lines. In the three cases the result is: $1/4 (1 + 2F_{t,x} + F_{t-1,x})$ for the inbreeding generation t , and for the regular system of inbreeding x . The relation between the calculated

coancestry and the heterosis of the sib lines is discussed; heterosis increases due to the reduction of the genetic value of the inbred lines, as inbreeding proceeds, rather than by an increase of the average genetic value of the single crosses, which remains constant through the generations of inbreeding of the lines. Possible uses of the coancestry coefficient of the inbred lines are mentioned.

ADDITIONAL INDEX WORDS

Zea mays L., heterosis between sublines, selfed lines, full-sib lines, half-sib lines, synthetic varieties.

INTRODUCCION

Son varios los casos en que se requiere calcular los coeficientes de endogamia y de coancestría al incrementar poblaciones finitas constituidas por varios individuos de una misma línea o por uno o varios individuos de diferentes líneas. Si en general n es el número de líneas y m el de individuos por línea, el tamaño de la población finita es nm ; si $m = 1$, entonces dicho tamaño es n (también cuando se trata de una sola línea se representa por n al número de sus individuos).

El incremento de la población finita puede hacerse en dos formas (Márquez-Sánchez, 1992): Método I: el compuesto balanceado de las líneas se somete a apareamiento aleatorio por dos generaciones, y Método II: el compuesto balanceado de las cruza posibles se somete a una generación de apareamiento aleatorio. Es obvio que para incrementos substanciales de semilla con

¹ Anteriormente, Experto de la Región Sur, Red de Maíz, INIFAP-SARH. Actualmente, Profesor del Centro Regional de Occidente de la Universidad Autónoma Chapingo.

finés comerciales se requieren generaciones de incremento adicionales.

Con fines genotécnicos, las generaciones adicionales de apareamiento aleatorio, que se harían más que nada para aproximar la población a equilibrio de ligamiento, alargarían el número de años por ciclo de selección y, por ende, reducirían la ganancia genética por año. Por otra parte, en la obtención de variedades sintéticas comerciales es conveniente saber en cuánto se va a reducir la heterosis que se obtiene al entrecruzar las líneas (sintético F1 o Sin-1) al pasar por apareamiento a la segunda generación (sintético F2 o Sin-2), como consecuencia de la endogamia que se genera en Sin-2, fenómeno que se conoce como depresión endogámica, y así predecir el rendimiento de la variedad sintética (Busbice, 1969, 1970; Márquez, 1992). Finalmente, otro caso de importancia práctica del conocimiento de la endogamia en Sin-2, es el tamaño que se requiere para representar con una muestra, con un mínimo de error, a una línea parcialmente endogámica con fines de multiplicación comercial; se parte de la premisa que si dicho tamaño no es el adecuado (generalmente menor que el mínimo) las frecuencias génicas de las líneas cambiarán por deriva genética (Falconer, 1986), pero como no es posible estimar ésta *a priori*, se recurre entonces a hacer una predicción de la endogamia adicional que se generará por tal motivo y, en base a ello, calcular la representatividad de dicha muestra. El objetivo del presente artículo es obtener las coancestrías entre plantas de una misma línea y entre sublíneas derivadas de una misma línea.

REVISION DE LITERATURA

El antecedente escrito más remoto que se tiene para predecir el rendimiento de

variedades sintéticas es la ampliamente usada fórmula de Wright (1922): $Y_2 = Y_1 - [(Y_1 - Y_0)/n]$, en donde Y_2 , Y_1 y Y_0 son, respectivamente, los rendimientos de Sin-2, Sin-1 y de las líneas como tales, y n en el número de líneas; posteriormente, Gilmore (1969) obtiene la misma fórmula, aunque cabe aclarar que Wright (1922) no presentó derivación alguna sino sólo el enunciado de dicha fórmula. Fue Busbice (1970) quien predijo el rendimiento de sintéticos en Sin-2, en base a la endogamia de esta generación, de la Sin-1, de las líneas (Sin-0) y del número de éstas; sin embargo, la fórmula de la endogamia en Sin-2 estaba limitada al uso de un individuo por línea. Dicha fórmula es (Busbice, 1969):

$$F_{2,P} = \frac{1 + F_0}{2n} + \frac{n-1}{n} r_0 \quad (1)$$

en donde F_0 es la endogamia de los progenitores individuales (plantas individuales, subíndice P), n el número de líneas y r_0 la coancestría entre ellas.

Si se cuenta con varios individuos por línea se tiene entonces una fuente adicional de endogamia, la que se produce al aparearse entre sí individuos que en alguna forma provienen ancestralmente de una misma línea; de esta suerte, además de la coancestría que puede existir entre las líneas progenitoras se tiene la que existe entre individuos pertenecientes a una misma línea, es decir, de su grado de parentesco. Considerando esto, Márquez (1992) obtuvo la fórmula siguiente para la endogamia de sintéticos hechos con líneas (subíndice L) progenitoras:

$$F_{2,L} = \frac{1 + F_0}{2nm} + \frac{m-1}{nm} r_{0w} + \frac{n-1}{n} r_{0B} \quad (2)$$

en donde m es el número de individuos por línea, r_{OW} la coancestría entre individuos de la misma línea y r_{OB} la coancestría entre líneas; si $m = 1$ la Ec. 2 se transforma en la Ec. 1 (con r_{OB} cambiando a r_0).

En las Ecs. 1 y 2, para el cálculo de F_0 se cuenta con fórmulas recurrentes para cualquier generación t de sistema regular de apareamiento endogámico, para los tipos de familias o líneas comúnmente usadas en la genotecnia del maíz (*Zea mays* L.). Sin embargo, para r_0 (Ec. 1) y para r_{OW} y r_{OB} (Ec. 2) no se cuenta con dicha información, la cual es necesaria sobre todo cuando se trabaja con líneas tempranas (de baja endogamia) las que, por un lado, tienen mayores rendimientos *per se*, pero por otro muestran menor heterosis en $Sin-1$ y, por lo tanto, mostrarían también menor depresión endogámica.

Obviamente, r_{OB} sólo tiene sentido cuando se trata de líneas emparentadas, es decir, de sublíneas o líneas hermanas provenientes de una misma línea. Por su parte, r_{OW} tiene sentido aun cuando se trate de líneas no endogámicas, por ejemplo, familias de primera generación de hermanos completos o de medios hermanos, derivadas de una variedad de polinización libre no endogámica.

Por lo tanto, el problema a resolver es obtener las coancestrías entre plantas de una misma línea (r_{OW}) y entre sublíneas derivadas de una misma línea (r_{OB}).

METODO TEORICO

Con propósitos de generalización de nomenclatura y para indicar la generación endogámica (t) de los progenitores, se usarán $r_{1,t}$, $r_{2,t}$ y $r_{3,t}$ en lugar de r_0 , r_{OW} y r_{OB} , respectivamente, para tener oportunidad

de indicar la generación (t) endogámica del caso.

Coancestría entre plantas dentro de una línea ($r_{2,t}$)

Líneas autofecundadas

El arreglo individual (ignorando sublíneas) de una línea autofecundada (a) en la generación t , es:

$$1/2 F_{t,a} A_i A_i + (1-F_{t,a}) A_i A_j + 1/2 F_{t,a} A_j A_j$$

en donde A_i y A_j son genes no idénticos del locus A .

La coancestría en la línea autofecundada tiene que calcularse como promedio de las coancestrías posibles entre sus individuos o genotipos. En lo que sigue se presentan los pares posibles de genotipos y sus respectivas coancestrías.

$$\begin{aligned} 1. A_i A_i / A_i A_i &= 1/4 (A_i A_i + A_i A_i + \\ &A_i A_i + A_i A_i) \\ &= A_i A_i \\ &= 1/2 (1 + F_{t-1,a}) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} 2. A_i A_i / A_i A_j &= 1/4 (A_i A_i + 2A_i A_j + \\ &A_i A_i) \\ &= 1/4 [1/2 (1 + F_{t-1,a}) + \\ &2 F_{t,a} + 1/2 (1 + F_{t-1,a})] \\ &= 1/4 (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a}) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} 3. A_i A_i / A_j A_j &= A_i A_j \\ &= F_{t,a} \end{aligned}$$

$$4. A_i A_j / A_i A_i = 1/4 (1 + 2 F_{t,a} + F_{t-1,a})$$

$$5. A_i A_j / A_i A_j = 1/4 (A_i A_i + 2A_i A_j + A_j A_j)$$

$$= 1/4 (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a})$$

$$6. A_i A_j / A_j A_j = 1/4 (A_i A_j + A_i A_j + A_j A_j)$$

$$= 1/4 [2F_{t,a} + 1/2 (1 + F_{t-1,a}) + 1/2 (1 + F_{t-1,a})]$$

$$= 1/4 (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a})$$

$$7. A_j A_j / A_i A_i = A_j A_i$$

$$= F_{t,a}$$

$$8. A_j A_j / A_i A_j = 1/4 (A_j A_i + A_j A_j + A_j A_i + A_j A_j)$$

$$= 1/4 [(F_{t,a} + 1/2 (1 + F_{t-1,a}) + F_{t,a}) + 1/2 (1 + F_{t-1,a})]$$

$$= 1/4 (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a})$$

$$9. A_j A_j / A_j A_j = A_j A_j$$

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

Conociendo las coancestrías posibles entre los genotipos se calculan las frecuencias con que éstas ocurren, y multiplicando ambas entre sí se obtiene la coancestría promedio de la línea autofecundada en la generación

(t) del caso. La información pertinente se presenta en el Cuadro 1, y una vez hecho lo indicado, se tiene:

$${}_a r_{2,t} = 1/4 (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a})$$

en donde el subíndice 2 significa "dentro" de líneas, y la letra "a" al proceso de autofecundación.

Líneas fraternales

Por definición (Falconer, 1986), en un sistema regular de apareamiento endogámico, la endogamia en una generación dada es igual a la coancestría de la generación progenitora inmediatamente anterior. De esta suerte, para el caso de líneas fraternales (provenientes del apareamiento hermano-hermana, o cruza planta-a-planta) la coancestría dentro de líneas fraternales es:

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

en donde el subíndice 2 significa "dentro" de líneas y la letra "b" a las cruza planta-a-planta.

Líneas mesofraternales

Por un razonamiento similar al usado para las líneas fraternales, se tendrá:

$${}_d r_{2,t} = 1/8 (1 + 6F_{t-1,d} + F_{t-2,d})$$

en donde el subíndice 2 significa "dentro" de líneas y la letra "d" a las cruza de una planta macho con varias de sus medias hermanas, o bien, las cruza de mezcla de polen de varias plantas sobre los estigmas de otras tantas medias hermanas.

Cuadro 1. Pares posibles de individuos endogámicos de una misma línea de la generación t, frecuencias con que aquéllos ocurren y sus respectivas coancestrías.

Caso No.	Pares	Frecuencias	Coancestrías
1	$A_i A_i / A_i A_i$	$1/4 F_{t,a}^2$	$1/2 (1 + F_{t-1,a})$
2	$A_i A_i / A_i A_j$	$1/2 F_{t,a} (1 - F_{t,a})$	$1/4 (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a})$
3	$A_i A_i / A_j A_j$	$1/4 F_{t,a}^2$	$F_{t,a}$
4	$A_i A_j / A_i A_i$	$1/2 F_{t,a} (1 - F_{t,a})$	$1/4 (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a})$
5	$A_i A_j / A_i A_j$	$(1 - F_{t,a})^2$	$1/4 (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a})$
6	$A_i A_j / A_j A_j$	$1/2 F_{t,a} (1 - F_{t,a})$	$1/4 (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a})$
7	$A_j A_j / A_i A_i$	$1/4 F_{t,a}^2$	$F_{t,a}$
8	$A_j A_j / A_i A_j$	$1/2 F_{t,a} (1 - F_{t,a})$	$1/4 (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a})$
9	$A_j A_j / A_j A_j$	$1/4 F_{t,a}^2$	$1/2 (1 + F_{t-1,a})$

Coancestría entre sublíneas dentro de líneas ($r_{3,}$)

Líneas autofecundadas

El arreglo sublineal para la generación t de las sublíneas provenientes de la generación t-1 es el siguiente:

$$1/2 F_{t-1,a} (A_i A_i) + (1 - F_{t-1,a}) (1/4 A_i A_i + 1/2 A_i A_j + 1/4 A_j A_j) + 1/2 F_{t-1,a} (A_j A_j)$$

Habrà que considerar los pares posibles entre las sublíneas como se procedió para el cálculo de la coancestría dentro de líneas. Sin embargo, las coancestrías posibles son las mismas que las del Cuadro 1, por ejemplo, la coancestría entre las sublíneas heterogéneas es igual a la de $A_i A_j / A_i A_j$ del Cuadro 1, o sea:

$$(1/4 A_i A_i + 1/2 A_i A_j + 1/4 A_j A_j) / (1/4 A_i A_i + 1/2 A_i A_j + 1/4 A_j A_j)$$

$$= 1/16 A_i A_i / A_i A_i + 1/8 A_i A_i / A_i A_j + 1/16 A_i A_i / A_j A_j + 1/8 A_i A_j / A_i A_i + 1/4 A_i A_j / A_i A_j + 1/8 A_i A_j / A_j A_j + 1/16 A_j A_j / A_i A_i + 1/8 A_j A_j / A_i A_j + 1/16 A_j A_j / A_j A_j$$

$$= 1/16 [1/2 (1 + F_{t-1,a})] + 1/8 [1/4 (1 + 2 F_{t,a} + F_{t-1,a})] + 1/16 [F_{t,a}] + 1/8 [1/4 (1 + 2 F_{t,a} + F_{t-1,a})] + 1/4 [1/4 (1 + 2 F_{t,a} + F_{t-1,a})] + 1/8 [1/4 (1 + 2 F_{t,a} + F_{t-1,a})] + 1/16 [F_{t,a}] + 1/8 [1/4 (1 + 2 F_{t,a} + F_{t-1,a})] + 1/16 [1/2 (1 + F_{t-1,a})]$$

$$= 4/16 + 4/16 F_{t-1,a} + 8/16 F_{t,a}$$

$$= 1/4 (1 + 2 F_{t,a} + F_{t-1,a})$$

Lo que es diferente en el caso de las sublíneas son las frecuencias de sus pares posibles; éstas y las coancestrías se muestran en el Cuadro 2. Después de hacer las operaciones algebraicas necesarias, la coancestría promedio entre las sublíneas resulta ser:

$${}_a r_{3,t} = 1/4 (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a})$$

en donde el subíndice 3 significa "entre" sublíneas y la letra "a" el proceso de autofecundación.

Cuadro 2. Pares posibles de sublíneas endogámicas de una misma línea de la generación t, frecuencia con que aquéllos ocurren y sus respectivas coancestrías.

Caso No.	Pares	Frecuencia	Coancestrías
1	$(A_i A_i) / (A_i A_i)$	$1/4 F_{t-1,a}^2$	$1/2 (1 + F_{t-1,a})$
2	$(A_i A_i) / (1/4 A_i A_i + 1/2 A_i A_j + 1/4 A_j A_j)$	$1/2 F_{t-1,a} (1-F_{t-1,a})$	$1/4 (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a})$
3	$(A_i A_i) / (A_j A_j)$	$1/4 F_{t-1,a}^2$	$F_{t,a}$
4	$(1/4 A_i A_i + 1/2 A_i A_j + 1/4 A_j A_j) / (A_i A_i)$	$1/2 F_{t-1,a} (1-F_{t-1,a})$	$1/4 (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a})$
5	$(1/4 A_i A_i + 1/2 A_i A_j + 1/4 A_j A_j) / (1/4 A_i A_i + 1/2 A_i A_j + 1/4 A_j A_j)$	$(1-F_{t-1,a})^2$	$1/4 (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a})$
6	$(1/4 A_i A_i + 1/2 A_i A_j + 1/4 A_j A_j) / (A_j A_j)$	$1/2 F_{t-1,a} (1-F_{t-1,a})$	$1/4 (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a})$
7	$(A_j A_j) / (A_i A_i)$	$1/4 F_{t-1,a}^2$	$F_{t,a}$
8	$(A_j A_j) / (1/4 A_i A_i + 1/2 A_i A_j + 1/4 A_j A_j)$	$1/2 F_{t-1,a} (1-F_{t-1,a})$	$1/4 (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a})$
9	$(A_j A_j) / (A_j A_j)$	$1/4 F_{t-1,a}^2$	$1/2 (1 + F_{t-1,a})$

Líneas fraternales

Por las argumentaciones dadas en el cálculo de la coancestría dentro de líneas, la coancestría entre sublíneas es:

$${}_b r_{3,t} = 1/4 (1 + 2F_{t-1,b} + F_{t-2,b})$$

en donde el subíndice 3 significa "entre" sublíneas y la letra "b" las cruza planta-a-planta o cruza fraternales.

Líneas mesofraternales

Coancestría entre sublíneas:

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

en donde el subíndice 3 significa "entre" sublíneas y la letra "d" a las cruza mesofraternales.

Finalmente, en cualquier fórmula para calcular la coancestría dentro de líneas referida a la generación t, no se puede aplicar a la coancestría entre sublíneas de esa misma generación, puesto que se derivan en la generación t pero tienen existencia en la t+1.

DISCUSION

El rendimiento de una variedad sintética depende de la heterosis que muestren las líneas progenitoras. A su vez, la heterosis depende del grado de parentesco entre éstas; mientras menos emparentadas sean, se espera más heterosis, al grado de que si se obtienen líneas no emparentadas (es decir, derivadas de plantas escogidas al azar) en una población no endogámica, se tendrá una heterosis máxima ya que la coancestría entre las líneas es cero. Desde luego que además del grado de parentesco y de la endogamia de las líneas debe considerarse la selección que se haya llevado a cabo por su aptitud combinatoria general.

Un caso interesante es cuando las líneas son emparentadas, es decir, que sean líneas hermanas o sublíneas derivadas de una misma línea. Se tienen, hasta donde se sabe, dos casos del uso de líneas hermanas: cuando en una cruce trilineal la cruce simple es entre tales líneas (Márquez, 1989), y los sintéticos de base genética estrecha, formados con líneas hermanas a fin de

incrementar el rendimiento de la línea de la cual derivan.

Ahora bien, de acuerdo con Márquez (1989), la heterosis entre líneas hermanas es función directa del coeficiente de endogamia de las líneas del caso (x), o sea $H_{t,x} = 1/2 F_{t-1,x} h$, de manera que al avanzar el proceso de endogamia la heterosis se incrementa; por otra parte, el valor genético promedio de las cruza simples es constante, sin importar el nivel de endogamia de las líneas, pero para las líneas como tales su valor genético disminuye [$\bar{P}_{t,x} = 1/2 (1 - F_{t-1,x}) h$]. Esto mismo sucede con líneas no emparentadas, en las cuales su nivel de endogamia no influye en el rendimiento promedio de las cruza simples entre ellas, aunque en este caso la heterosis máxima que se logra es $F_{t-1,x} h$, (Márquez, 1988). De esta suerte, si bien por un lado no se esperarí a incremento de la heterosis al avanzar la endogamia, de acuerdo con los resultados del presente estudio, puesto que las sublíneas se irían pareciendo más entre sí, la heterosis si se incrementa, pero no debido sólo a la diferenciación de las líneas sino también a la reducción del valor genético de éstas y a la mayor frecuencia de las sublíneas homocigóticas que redundan en una mayor frecuencia de heterocigotes en las cruza simples, aunque de hecho, la mayor diferenciación entre sublíneas es consecuencia de la mayor frecuencia de las sublíneas homocigóticas.

El fenómeno entre sublíneas es similar al de individuos de una línea, pues éstos dan origen a aquéllas en cuanto a la heterosis, si bien en la práctica no tiene sentido en la formación de sintéticos o híbridos puesto que el individuo como tal "desaparece" al ser cruzado (desde luego que puede quedar su proge S₁ pero ésta ya no es una medida de su valor genético). En cuanto a la

coancestría entre los individuos, al igual que en las sublíneas, se incrementa al avanzar el proceso endogámico, es decir, los individuos se parecen cada vez más entre sí; pero debe considerarse que lo que se está calculando es la coancestría promedio, de manera que, por ejemplo, para el caso de sublíneas autofecundadas, la fórmula ${}_a r_{2,t} = 1/4 (1 + 2F_{t,a} + F_{t-1,a})$ se refiere al valor esperado de la coancestría entre un par de individuos obtenidos al azar de la línea.

Para el caso de la coancestría ${}_x r_{1,t}$, entre un solo individuo de una sublínea con otro de otra sublínea, su valor es el mismo que el de ${}_x r_{3,t}$, ya que si tales individuos se extraen al azar, uno de cada sublínea, la coancestría esperada es la que se tiene entre sublíneas.

Como se dijo, los valores de $r_{1,t}$, $r_{2,t}$ y $r_{3,t}$ se necesitan para calcular la endogamia de variedades sintéticas hechas con progenitores individuales (uno de cada línea o de cada sublínea) o bien con líneas o con sublíneas. Como los diferentes tipos de sintéticos tienen cualidades y usos muy específicos, la revisión sobre ellos y el cálculo de su endogamia y coancestrías pertinentes, se tratará en otra ocasión.

BIBLIOGRAFIA

- Busbice, T. H. 1969. Inbreeding in synthetic varieties. *Crop Sci.* 9: 601-604.
- _____. 1970. Predicting yield of synthetic varieties. *Crop Sci.* 10: 265-269.
- Falconer, D. S. 1986. Introducción a la Genética Cuantitativa. F. Márquez S. (trad.). CECSA, México. 383 p.
- Gilmore, E.C. 1969. Effect of inbreeding of parental lines on prediction yield of synthetics. *Crop Sci.* 9: 102-104.
- Márquez S., F. 1988. Genotecnia Vegetal. Tomo II. AGT Editor, S.A., México. 665 p.
- _____. 1989. Problemas con líneas endogámicas. III. Heterosis entre líneas hermanas. *Rev. Fitotec. Mex.* 12:120-128.
- _____. 1992. Inbreeding and yield prediction in synthetic varieties of maize made with parental lines. I. Basic methods. *Crop Sci.* 32: 345-349.
- Wright, S. 1922. The effects of inbreeding and cross-breeding on guinea pigs. *Bull. U.S. Dept. Agric.* 1121: 1-59.