

COMPONENTES DE VARIANZA EN VARIEDADES SINTETICAS. II. COMPONENTES PARENTALES ENDOGAMICOS NO EMPARENTADOS

Sahagún Castellanos, J.

Departamento. Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo.
Chapingo, México. C.P. 56230.

RESUMEN. Una de las formas que prevalecen para construir una variedad sintética involucran componentes parentales con altos niveles endogámicos pero sin relación de parentesco. Cuando un sintético ha sido formado por componentes parentales de esta naturaleza y se pretende utilizarlo en un programa de mejoramiento poblacional, resulta de importancia tener una base objetiva en la que se fundamente la conveniencia de emprender, o no dicho programa y, en su caso, de qué estrategia seguir. Con el fin de proveer de información con base en la cual el fitomejorador derive sus decisiones a este respecto, en este estudio se deriva la varianza genética de un sintético formado de acuerdo con las características descritas, considerando el modelo de un locus con alelos múltiples. Los resultados de este estudio indican que la magnitud del coeficiente de la varianza aditiva guarda una relación inversa con n y una relación directa con F_0 (el coeficiente de endogamia de los componentes parentales). Por otra parte, para la varianza de dominancia estas relaciones se dan en forma inversa a la anterior. Adicionalmente, se presenta la varianza para el caso particular en que los componentes parentales son líneas con x autofecundaciones.

PALABRAS CLAVE: Variedades sintéticas, endogamia, varianza aditiva, varianza de dominancia.

VARIANCE COMPONENTS OF SYNTHETIC VARIETIES. II. INBRED AND UNRELATED PARENTAL COMPONENTS.

SUMMARY. One of the manners of assembling a synthetic variety is based on n inbred and unrelated parental components. When a synthetic variety which is formed by parental components of this nature and is intended to be used in a program of population improvement, it becomes important to have objective information on which the decision making process can be based as to the convenience of undertaking such a program and, if so, the strategy to be used. To provide information on which the plant breeder may make his/her decisions in these matters, in this study the genetic variance of a synthetic variety of the type under discussion is derived. The results obtained indicate that the magnitude of the coefficient of the additive variance components is directly and inversely related to the inbreeding coefficient of the parents and to n , respectively, whereas for the dominance variance these relationships occur in the opposite direction. The variance of the case in which the parental components are lines resulting from x generations of selfing is derived as well.

KEY WORDS: Synthetic variety, inbreeding, additive variance, dominance variance.

INTRODUCCION

Las variedades sintéticas son cultivares que representan un gran interés puesto que además de poseer las enormes ventajas de mostrar una estabilidad de comportamiento (debida a su heterogeneidad genética), y de no demandar de una industria de producción de semilla sofisticada (debido a que se trata de una variedad genéticamente estable a través de las generaciones), presentan un potencial de rendimiento que en determinadas combinaciones de localidades, tipos de temporal, y situaciones sociales, económicas y culturales los hace ser la mejor alternativa para el productor.

Especies como el maíz (*Zea mays* L.), alfalfa (*Medicago sativa* L.) y varias especies de pastos con propósitos forrajeros han sido en las que tradicionalmente se han desarrollado cultivares de acuerdo con el concepto de variedad sintética. El concepto como tal puede extenderse a muchas otras especies vegetales para constituir alternativas, con las ventajas arriba mencionadas para diversos sectores de la agricultura. En particular, entre el grupo de especies olerícolas, especies como el tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.), cebolla (*Allium cepa*), etc., presentan características que hacen que el desarrollo de variedades sintéticas resulte en una alternativa de cultivar muy promisorio.

Las variedades sintéticas como tales, sin embargo, no son el único objetivo que se puede

alcanzar con su formación. Una variedad sintética adicionalmente puede ser la materia prima para, por la vía de la selección, derivar poblaciones cuyas frecuencias de genes deseables sean más elevadas. Estas nuevas poblaciones, a su vez, pueden ser utilizadas directamente como variedades superiores y/o como fuentes de genes que permitan con mayor probabilidad de éxito la derivación de líneas para la formación de híbridos.

El tópico del desarrollo de las variedades sintéticas tanto en aspectos de la determinación de coeficientes de endogamia y de la predicción de su comportamiento ya han sido abordados en numerosos estudios (Wright, 1992; Busbice, 1969, 1970; Márquez-Sánchez, 1992a, 1992b, 1992c). Por el contrario, el estudio de las variedades sintéticas desde el punto de vista de la determinación de su potencial de mejoramiento por la vía de la selección, tiene vacíos de consideración. En particular, la estimación de las componentes de varianza genéticas, indispensables para estimar la respuesta que se esperaría si la población se sometiera a diferentes esquemas de mejoramiento, sólo recientemente ha sido abordado (Sahagún, en revisión).

Considerando que en la formación de variedades sintéticas prevalece la idea de utilizar componentes parentales endogámicos no emparentados, este estudio fue realizado teniendo como objetivo fundamental la derivación de la varianza genética de las variedades sintéticas formadas de acuerdo con estas especificaciones.

CONSIDERACIONES TEORICAS Y DERIVACIONES.

A continuación se establece, en forma resumida, el marco teórico de los sintéticos formados con especies diploides en la forma en que lo planteó Sahagún (en revisión), siguiendo los conceptos y resultados básicos que al respecto presenta Kempthorne (1957).

Considerando que los progenitores del sintético son n plantas y que el genotipo de la i -ésima planta es $A_{i1}A_{i2}$, el arreglo genotípico del sintético cero (AGE Sin-0) es

$$\text{AGE Sin-0} = (1/n) \sum_{i=1}^n A_{i1}A_{i2} \quad (1)$$

Busbice (1970) define al "sintético uno" como la población que resulta de todas las cruza posibles entre los componentes del Sin-0. Así definido, el arreglo genotípico del sintético uno (AGE Sin-1) se expresa como:

$$\text{AGE Sin-1} = \frac{1}{4n(n-1)} \sum_{i \neq j} \sum_k \sum_l A_{ik}A_{jl} \quad (2)$$

Considerando que el "sintético dos" es la población que resulta del apareamiento de los individuos del sintético 1, el arreglo genotípico que resultará (AGE Sin-2) es

$$\text{AGE Sin-2} = \frac{1}{(2n)^2} \sum_i^m \sum_j^n \sum_k^2 \sum_l^2 A_{ik}A_{jl} \quad (3)$$

Ahora, si Y_{ijkl} es el valor genotípico asociado al enotipo $A_{ik}A_{jl}$, la variedad sintética tendrá un rendimiento esperado (Y_2) de la forma:

$$Y_2 = \frac{1}{(2n)^2} \sum_i^n \sum_j^m \sum_k^2 \sum_l^2 Y_{ijkl} \quad (4)$$

Con respecto a la varianza genética de la población que constituye el sintético dos, habrá que considerar que aunque la población se reproduce por apareamientos aleatorio habrá endogamia por dos vías: (1) Por la fracción del apareamiento aleatorio que se da por autofecundación y (2) por los niveles endogámicos con que los componentes parentales entran al proceso de formación del sintético. Esto deberá ser considerado en la derivación de la varianza de la variedad sintética. Para este fin se tendrá como punto de partida el modelo que será utilizado para explicar el valor genotípico codificado (Y_{ijkl}) asociado al genotipo $A_{ik}A_{jl}$

$$Y_{ijkl} = \alpha_{ik} + \alpha_{jl} + d_{ikjl}$$

en donde α_{ik} y α_{jl} son, respectivamente, los efectos de los alelos A_{ik} y A_{jl} , mientras que d_{ikjl} es la desviación de dominancia. Con base en este modelo, y considerando que la población se reproduce por apareamiento aleatorio resulta que la varianza genética asociada a la variedad sintética [$V(Y_{ijkl})$] tiene una expresión base de la forma

$$\begin{aligned} V(Y_{ijkl}) = & E(\alpha_{ik}^2) + E(\alpha_{jl}^2) + E(d_{ikjl}^2) - [E(d_{ikjl})]^2 \\ & + 2E(\alpha_{ik}\alpha_{jl}) + 2E(\alpha_{ik}d_{ikjl}) \\ & - 2E(\alpha_{jl})E(d_{ikjl}) \end{aligned} \quad (5)$$

Para una descripción más útil de esta varianza, a continuación se establece una serie de resultados relacionados con los términos que en ella aparecen:

$$E(\alpha_{ik}^2) = \sum_i \sum_k (1/2n) \alpha_{ik}^2 \quad (6)$$

$$E(d_{ikjl}^2) = P(A_{ik} = A_{jl}) \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l (1/2n) d_{ikik}^2 + P(A_{ik} \neq A_{jl}) \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l (1/2n) d_{ikjl}^2, \quad (7)$$

$$E(d_{ikjl}) = P(A_{ik} = A_{jl}) \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l (1/2n) d_{ikik} + P(A_{ik} \neq A_{jl}) \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l (1/2n) d_{ikjl}, \quad (8)$$

$$E(\alpha_{ik} \alpha_{jl}) = P(A_{ik} = A_{jl}) \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l (1/2n) \alpha_{ik}^2 + P(A_{ik} \neq A_{jl}) \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l (1/2n) \alpha_{ik} \alpha_{jl}, \quad (9)$$

$$E(\alpha_{ik}^y d_{ikjl}) = P(A_{ik} = A_{jl}) \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l (1/2n) \alpha_{ik}^y d_{ikik} + P(A_{ik} \neq A_{jl}) \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l (1/2n) \alpha_{ik}^y d_{ikjl} \quad (10)$$

En estas expresiones $P(A_{ik} = A_{jl})$ y $P(A_{ik} \neq A_{jl})$ representan la probabilidad que los alelos A_{ik} y A_{jl} sean y no, respectivamente, idénticos por descendencia. La determinación de $P(A_{ik} = A_{jl})$ puede equiparse con la de un proceso de muestreo al azar de tamaño dos con reemplazo de una población constituida por $2n$ alelos de la forma A_{ik} ($i = 1, 2, \dots, n$; $k = 1, 2$) en donde $P(A_{i1} = A_{i2}) = F_o$ ($i = 1, 2, \dots, n$) y $P(A_{ik} = A_{ij}) = 0$ para $i \neq j$. Así como $P(A_{ik} = A_{jl})$ es la probabilidad de que los dos alelos muestreados sean idénticos por descendencia,

$$\begin{aligned} P(A_{ik} = A_{jl}) &= P[\text{extraer dos veces el mismo alelo}] + F_o P[\text{extraer los dos alelos de un mismo individuo}] \\ &= (1/2n) + F_o (1/2n) \end{aligned}$$

$$= (1/2n) (1 + F_o) \quad (11)$$

De esta expresión, resulta que

$$P(A_{ik} = A_{jl}) = 1 - (1/2n) (1 + F_o) \quad (12)$$

Adicionalmente, considerando que se tiene apareamiento aleatorio, para el caso del valor esperado del efecto de un gene y para el caso de dos alelos no idénticos por descendencia, en cuanto a valor esperado de las desviaciones de dominancia y la covarianza de éstas y los efectos de sus genes se tiene que

$$E(\alpha_{ik}) = \sum_i \sum_k (1/2n) \alpha_{ik} = 0, \quad (13)$$

$$\sum_i \sum_j \sum_k \sum_l (1/2n) d_{ikjl}^2 = 0 \quad (14)$$

$$\sum_i \sum_j \sum_k \sum_l (1/2n) \alpha_{ik} d_{ikjl} = 0 \quad (15)$$

Ahora bien, substituyendo los resultados (11) - (15) en las partes correspondientes de las expresiones (6) - (10), se generan los resultados

$$E(\alpha_{ik}^2) = \sum_i \sum_k (1/2n) \alpha_{ik}^2 \quad (16)$$

$$\begin{aligned} E(d_{ikjl}^2) &= [(1/2n) (1 + F_o)] \sum_i \sum_k (1/2n) d_{ikik}^2 + \\ &[1 - (1/2n) (1 + F_o)] \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l (1/2n) d_{ikjl}^2, \quad (17) \end{aligned}$$

$$E(d_{ikjl}) = (1/2n) (1 + F_o) \sum_i \sum_k (1/2n) d_{ikik}, \quad (18)$$

$$E(\alpha_{ik} \alpha_{jl}) = [(1/2n) (1 + F_o)] \sum_i \sum_k (1/2n) \alpha_{ik}^2 \quad (19)$$

$$E(\alpha_{ik}^y d_{ikjl}) = [(1/2n) (1 + F_o)] \sum_i \sum_k (1/2n) \alpha_{ik}^y d_{ikik} \quad (20)$$

Ahora bien, la varianza de los valores reproductivos o varianza aditiva (σ_A^2) y la varianza de las desviaciones de dominancia o varianza de dominancia (σ_A^2) son, por definición,

$$\sigma_A^2 = 2 \sum_i \sum_k \left(\frac{1}{2} n \right) \alpha_{ik}^2 \quad (21)$$

$$\sigma_D^2 = \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l \left(\frac{1}{2} n \right)^2 d_{ikjl}^2 \quad (22)$$

Al substituir estos resultados en donde corresponda en las expresiones (16) - (20) y substituyendo los nuevos resultados en (5), la varianza genética de un sintético formado con componentes parentales endogámicos no emparentados es:

$$\begin{aligned} V(Y_{ikjl}) = & \left[1 + \left(\frac{1}{2} n \right) (1 + F_o) \right] \sigma_A^2 + \\ & \left[1 - \frac{1}{2} n (1 + F_o) \right] \sigma_D^2 \\ & + 4 (1 + F_o) \sum_i \sum_k \left(\frac{1}{2} n \right)^2 \alpha_{ik} d_{ikik} \\ & + (1 + F_o) \sum_i \sum_k \left(\frac{1}{2} n \right)^2 d_{ikik}^2 \\ & - \left[(1 + F_o) \sum_i \sum_k \left(\frac{1}{2} n \right)^2 d_{ikik}^2 \right] \end{aligned} \quad (23)$$

DISCUSION

La descomposición de la varianza genética de un sintético en donde cada componente parental está representado por un individuo con un coeficiente de endogamia F_o y no hay relación de parentesco entre las componentes parentales, según se describe en la expresión (23), depende de n , el número de componentes parentales. Evidentemente, a medida que n es más grande la varianza del sintético se aproxima

más a la de la expresión $V(Y_{ikjl}) = \sigma_A^2 + \sigma_D^2$. Por el con-

trario, en la medida en que n sea más pequeña la magnitud de la varianza del sintético dependerá más de las magnitudes de los componentes de varianza aditiva y de dominancia, de las magnitudes de los efectos α_{ik} y d_{ikik} y de la covarianza entre éstos, así como de la magnitud del coeficiente de endogamia F_o .

Cuando el coeficiente de endogamia de los componentes parentales es máxima ($F_o = 1$), la expresión de la varianza del sintético [$f_1 V(Y_{ikjl})$] adquiere la forma

$$\begin{aligned} f_1 V(Y_{ikjl}) = & (1 + 1/n) \sigma_A^2 + (1 - 1/n) \sigma_D^2 \\ & + 8 \sum_i \sum_k \left(\frac{1}{2} n \right)^2 \alpha_{ik} d_{ikik} + 2 \sum_i \sum_k \left(\frac{1}{2} n \right)^2 d_{ikik}^2 \\ & - \left[2 \sum_i \sum_k \left(\frac{1}{2} n \right)^2 d_{ikik}^2 \right] \end{aligned} \quad (24)$$

Por el contrario, si $F_o = 0$, la varianza del sintético adquirirá la forma

$$\begin{aligned} V(Y_{ikjl}) = & (1 + 1/2n) \sigma_A^2 + (1 - 1/2n) \sigma_D^2 + \\ & 4 \sum_i \sum_k \left(\frac{1}{2} n \right)^2 \alpha_{ik} d_{ikik} + \sum_i \sum_k \left(\frac{1}{2} n \right)^2 d_{ikik}^2 \\ & - \left[\sum_i \sum_k \left(\frac{1}{2} n \right)^2 d_{ikik}^2 \right] \end{aligned} \quad (25)$$

Que es, no sorpresivamente, la derivada por Sahagún(en revisión) para el caso en que la variedad está construida con base en n componentes no endogámicos y sin relación de parentesco.

La expresión (23) también indica que cuando el coeficiente de endogamia de las componentes parentales es grande (bajo) el coeficiente de la varianza aditiva se incrementa (disminuye) mientras que en la de dominancia se reduce (se incrementa). Por lo que se refiere a los tres términos adicionales de (23), resulta evidente que cuando F_o se incrementa (disminuye) los coeficientes de los términos involucrados crecen (decrecen). Desde el punto de vista de la eficiencia en la selección, el incremento de la proporción de la varianza aditiva en relación a la varianza total tendrá efectos positivos y viceversa. Sin embargo, el incremento del coeficiente de endogamia, si bien produce un crecimiento en el coeficiente de la varianza aditiva, causa reducción en el de la dominancia pudiendo causar un decremento de la varianza total puesto que, además, el último término de (23), siendo positivo, tiene signo negativo. Adicionalmente, el término que involucra la covarianza entre los efectos α_{ik} d_{ikik} puede ser positivo o negativo. El no poder precisar las magnitudes de los efectos α_{ik} y d_{ikik} hace difícil tener una idea clara de los efectos que

los cambios en F_0 tienen en la varianza genética total y, en consecuencia, en la heredabilidad, misma que guarda una relación directa con el éxito de la selección.

Cuando los componentes parentales son líneas formadas por x autofecundaciones, caso frecuente en la formación de sintéticos del tipo bajo discusión, se tiene que $F_0 = 1 - (1/2)^x$ y $(1/2n) (1+F_0) = (1/n) [1-(1/2)^{x+1}]$, de manera que para este caso particular de interés, de acuerdo con (23),

$$\begin{aligned}
 V(Y_{ikj}) = & [1+(1/2)^{x+1}]/n \sigma_A^2 + [1-(1/2)^{x+1}]/n \sigma_D^2 \\
 & + [(1-(1/2)^{x+1})/n] \sum_i \sum_k (1/2n) d_{ik}^2 \\
 & + 4[(1-(1/2)^{x+1})/n] \sum_i \sum_k (1/2n) \alpha_{ik}^2 \\
 & - [(1-(1/2)^{x+1})/n]^2 \left(\sum_i \sum_k (1/2n) d_{ik} \right)^2.
 \end{aligned}$$

Finalmente, en términos de la estimación de componentes de varianza genéticos, en general, se pueden utilizar los mismos lineamientos que para el caso de una variedad sintética con componentes no endogámicos ni emparentados, ya se describieron en

un trabajo previo (Sahagún, en revisión). Desde luego, en el sintético aquí estudiado la magnitud del coeficiente de endogamia deberá ser un elemento más a ser considerado. Sin embargo, su efecto será menos importante en la medida en que n sea más grande. En todo caso, el efecto de ignorar la presencia de procesos endogámicos en la estimación de los componentes de varianza de un sintético, bien podría ser el motivo de una investigación con ese objetivo particular.

LITERATURA CITADA

- BUSBICE, T.H. 1970. Inbreeding in synthetic varieties. *Crop. Science* 10:265-269.
- KEMPTHORNE, O. 1973. An introduction to genetic statistics. The Iowa State University Press. Ames, Ia. 545 p.
- MARQUEZ-SANCHEZ, F. 1992a. Inbreeding and yield prediction in synthetic maize cultivars made with parental lines. I. Basic methods. *Crop. Sci.* 32:345-349.
- 1992b. La obtención y la predicción del rendimiento de variedades sintéticas y compuestas de maíz. *Ciencia* 43:413-428.
- 1992c. On the yield prediction of composite varieties of maize. *Maydica* 37:271-274.
- ; J. SAHAGUN-CASTELLANOS. 1994. Estimation of genetic variances in maize with maternal half-sib families. *Maydica* (en revisión).