

COMPONENTES DE VARIANZA EN VARIEDADES SINTÉTICAS. I. COMPONENTES PARENTALES NO ENDOGÁMICOS NI EMPARENTADOS.

Sahagún Castellanos, J¹

RESUMEN. Los sintéticos además del atractivo de ser de comportamiento estable y de no demandar una compleja infraestructura semillera, pueden constituir la materia prima de un programa de mejoramiento genético. Sin embargo, las decisiones de si un sintético debe ser objeto de un programa de mejoramiento genético y de la estrategia que debe seguir éste, deben considerar su estructura de variabilidad genética. En este estudio se deriva la varianza genética de un sintético formado por n componentes no endogámicos ni emparentados considerando el modelo de un locus con alelos múltiples, encontrando que la magnitud de los componentes de varianza aditiva y de dominancia, dependen de la magnitud de n y que la varianza genética total es impactada adicionalmente por los efectos de dominancia de los genotipos homocigóticos y de la covarianza de estos efectos con los de los efectos promedios de sus alelos.

PALABRAS CLAVE: Variedades compuestas, varianza aditiva, varianza de dominancia, varianza genética.

VARIANCE COMPONENTS OF SYNTHETIC VARIETIES. I. UNRELATED AND NONINBRED PARENTAL COMPONENTS

SUMMARY. Besides being of more stable performance and requiring no sophisticated seed-industry facilities, synthetic varieties can constitute the raw material of a breeding program. The decisions as to whether a synthetic variety should be selected as the basis of a plant breeding program and the strategy to be applied must include considerations on the structure of its genetic variability. In this study the genetic variance of a synthetic variety formed by n unrelated and noninbred parental components is derived considering one locus model with multiple alleles. The magnitude of the additive and dominant components resulted dependent of n and the total genetic variance is impacted by the dominance effects of the homozygous genotypes and by the covariance of these effects and the average effects of the involved alleles.

KEY WORDS: Composite varieties, additive variance, dominance variance, genetic variance.

INTRODUCCION

Entre los atractivos que presentan las variedades sintéticas se encuentra su mayor estabilidad de comportamiento, tanto en los diferentes ambientes como en sus sucesivas generaciones de multiplicación. También ha sido de consideración la comodidad, inherente a su naturaleza, que representa para los agricultores el poder sembrar una variedad sintética, sin que haya pérdida de calidad genética, con semilla cosechada de tal variedad por el propio agricultor (Márquez-Sánchez, 1992a; Márquez-Sánchez, 1992b). El concepto de variedad sintética también se ha utilizado para realizar la síntesis de poblaciones que contengan caracteres deseables para su posterior explotación vía la selección. Tal ha sido el célebre caso del "Iowa Stiff Stalk Synthetic", un sintético de maíz que ha sido sometido a selección recurrente con magníficos resultados (Sch-nicker y Lamkey, 1993).

En el proceso de desarrollo de variedades sintéticas el éxito depende enormemente de la habilidad que

se tenga para predecir el rendimiento de cada uno de los sintéticos que se pueden formar con n de t componentes originales ($2 \leq n \leq t$) ya que el número de sintéticos posibles suele ser muy elevado. Sin embargo, cuando el fin que se persigue en la formación de una variedad sintética es la constitución de una población base, que constituya el punto de partida, de un programa de selección recurrente, además de la media del rendimiento, son de enorme importancia las componentes de varianza genéticas de cada una de las posibles variedades sintéticas que se pueden formar. Estos son dos elementos de gran valor que pueden constituir la base de una toma de decisión objetivamente fundamentada. La predicción del rendimiento de variedades sintéticas ya ha sido abordada en diversos trabajos (Wright, 1922; Busbice, 1970; Márquez-Sánchez, 1992c), en tanto que el tema de la investigación de las varianzas genéticas, al parecer, ha permanecido inédito.

El presente estudio fue desarrollado con el fin fundamental de determinar los componentes de varianza genéticas de una clase de variedades sintéticas; carac-

¹ Profesor-Investigador, Depto. de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México, C.P. 56230.

terizada ésta por estar constituida por componentes no endogámicos ni emparentados.

CONSIDERACIONES TEORICAS Y DERIVACIONES

El presente estudio se basará en los conceptos de arreglo gamético y arreglo genotípico y en la teoría que para su estudio presenta Kempthorne (1973).

Considerando que los progenitores del sintético son n plantas y que el genotipo de la planta i es $A_{i1}A_{i2}$ ($i = 1, 2, 3, \dots, n$) el "sintético cero" (Sin-0) resulta ser una población cuyo arreglo genotípico (AGE Sin-0) es

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

Siguiendo a Busbice (1970), el "sintético uno" (Sin-1) es la población que resulta de las cruza posibles entre los componentes del Sin-0. El arreglo genotípico del Sin-1 (AGE Sin-1) resulta ser de la forma

$$\text{AGE Sin-1} = \frac{1}{4n(n-1)} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \sum_{k=1}^2 \sum_{l=1}^2 A_{ik} A_{jl}. \quad (2)$$

Finalmente, el "sintético dos" (Sin-2), obtenido por apareamiento aleatorio entre los individuos, del Sin-1, resulta en una población con un arreglo genotípico de la forma

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

Así, si Y_{ikjl} representa el valor genotípico asociado al genotipo $A_{ik} A_{jl}$, el valor genotípico esperado del Sin-2 (Y_2) debe ser

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

Ahora bien, con relación a la varianza genética de la población que constituye el Sin-2, si bien es cierto que ésta es una población bajo apareamiento aleatorio habrá que considerar que una fracción de ella, cuya magnitud es inversamente proporcional a n , es producto de la autofecundación. Con esto en mente, si el valor genotípico codificado asociado al genotipo $A_{ik} A_{jl}$ se explica en la forma

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

en donde α_{ik} y α_{jl} son, respectivamente, los efectos de los alelos A_{ik} y A_{jl} y d_{ikjl} es la desviación de dominancia asociada al genotipo en cuestión, la varianza del Sin-2 ($V(Y_{ikjl})$) resulta ser

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

$$\begin{aligned} &+ 2E(\alpha_{jl} d_{ikjl}) - 2E(\alpha_{ik}) E(d_{ikjl}) \\ &- 2E(\alpha_{jl}) E(d_{ikjl}) \end{aligned} \quad (5)$$

Ahora, considerando que en el Sin-2 la probabilidad de que los alelos A_{ik} y A_{jl} sean idénticos por descendencia [$P(A_{ik} = A_{jl})$] es $1/2n$, a continuación se derivan resultados necesarios para simplificar la expresión anterior.

Con apareamiento aleatorio.

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

Por otra parte:

$$\begin{aligned} E(d_{ikjl}^2) &= P(A_{ik} = A_{jl}) \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l \left(\frac{1}{2n} \right) d_{ikik}^2 \\ &+ P(A_{ik} \neq A_{jl}) \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l \left(\frac{1}{2n} \right)^2 d_{ikjl}^2 \\ &= \sum_i \sum_k \left(\frac{1}{2n} \right)^2 d_{ikik}^2 + \\ &(1 - 1/2n) \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l \left(\frac{1}{2n} \right)^2 d_{ikjl}^2 \end{aligned} \quad (7)$$

$$\begin{aligned} E(d_{ikjl}) &= P(A_{ik} = A_{jl}) \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l \left(\frac{1}{2n} \right) d_{ikik} \\ &+ P(A_{ik} \neq A_{jl}) \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l \left(\frac{1}{2n} \right)^2 d_{ikjl} \\ &= \sum_i \sum_k \left(\frac{1}{2n} \right)^2 d_{ikik} \end{aligned} \quad (8)$$

$$\begin{aligned} E(\alpha_{ik} \alpha_{jl}) &= P(A_{ik} = A_{jl}) \sum_i \sum_k \left(\frac{1}{2n} \right) \alpha_{ik}^2 \\ &+ P(A_{ik} \neq A_{jl}) \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l \left(\frac{1}{2n} \right)^2 \alpha_{ik} \alpha_{jl} \\ &= \sum_i \sum_k \left(\frac{1}{2n} \right)^2 \alpha_{ik}^2 \end{aligned} \quad (9)$$

$$\begin{aligned} E(\alpha_{ik} d_{ikjl}) &= P(A_{ik} = A_{jl}) \sum_i \sum_k \left(\frac{1}{2n} \right) \alpha_{ik} d_{ikik} \\ &+ P(A_{ik} \neq A_{jl}) \sum_i \sum_j \sum_k \sum_l \left(\frac{1}{2n} \right)^2 \alpha_{ik} d_{ikjl} \\ &= \sum_i \sum_k \left(\frac{1}{2n} \right)^2 \alpha_{ik} d_{ikik} \end{aligned} \quad (10)$$

Ahora, substituyendo en (5) los resultados (6) - (10),

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

$$+4 \sum_i^n \sum_k^2 (1/2n)^2 \alpha_{ik} d_{ikik} \quad (11)$$

En general, en una población grande bajo apareamiento aleatorio las varianzas aditiva (σ_A^2) y de dominancia (σ_D^2), tienen expresiones de la forma

$$\sigma_A^2 = 2 \sum_i^n \sum_k^2 P_{ik} \alpha_{ik}^2 \quad (12)$$

$$y \quad \sigma_D^2 = \sum_i^n \sum_j^n \sum_k^2 \sum_l^2 P_{ik} P_{jl} d_{ikjl}^2 \quad (13)$$

en donde P_{ik} es la frecuencia del alelo A_{ik} . Obviamente para el problema bajo estudio $P_{ik} = 1/2n$ ($i = 1, 2, \dots, n$; $K = 1, 2$). Así,

$$\begin{aligned} V(Y_{ijkl}) &= (1 + 1/2n) \sigma_A^2 + (1 - 1/2n) \sigma_D^2 \\ &+ 4 \sum_i^n \sum_k^2 (1/2n)^2 \alpha_{ik} d_{ikik} + \sum_i^n \sum_k^2 (1/2n)^2 d_{ikik}^2 \\ &- \left[\sum_i^n \sum_k^2 (1/2n)^2 d_{ikik} \right]^2 \end{aligned} \quad (14)$$

DISCUSION

El conocimiento de las componentes de varianza genéticas asociadas a cualquier población de interés es un elemento fundamental para decidir no solamente sobre la deseabilidad de que tal población pueda ser objeto de un programa de mejoramiento genético, sino también, sobre la estrategia que éste debe seguir a fin de que resulte más acorde con la estructura de variabilidad genética que muestre tal población.

Una variedad compuesta es una población bajo apareamiento aleatorio en donde, por tamaño de muestra, se genera una proporción de individuos por la vía de la autofecundación. En el caso específico bajo análisis, esta proporción es $1/2n$; evidentemente, si n es grande, la varianza genética, según (14) se aproxima a la descrita como:

$$(Y_{ijkl}) = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 \quad (15)$$

Sin embargo, si n no es grande y los efectos d_{ikik} y su covarianza con los efectos α_{ik} son de consideración, la varianza genética, según se describe en (14), puede diferir sustancialmente de la que se muestra en (15).

Ahora, si efectivamente n fuera lo suficientemente grande como para que la varianza genética de una variedad compuesta fuera satisfactoriamente descrita según la expresión (15), el procedimiento de estimación podría realizarse como si se tratara de una población bajo apareamiento aleatorio que satisface los requisitos

en que se fundamenta la ley de Hardy-Weinberg. Desde luego, si éste fuera el caso, durante el proceso de predicción, que se basa en la constitución del sintético 1 constituido por todas las cruza posibles entre las componentes del Sin-0, se genera información de naturaleza idéntica a la que resulta cuando se evalúan las cruza dialélicas de un conjunto de n materiales genéticos con el propósito de estimar efectos o varianzas de aptitud combinatoria general y aptitud combinatoria específica. Más específicamente, considerando, cómo debe ser más común en la práctica, que sólo se hacen las cruza directas se generaría una de las situaciones que, por ejemplo, describen Griffing (1956) y Martínez (1975).

Ahora bien, si el problema de estimar las componentes de varianza genéticas de una variedad compuesta se presenta cuando ésta ya fue constituida y se considera, o se sabe, que el número de componentes (n) fue grande, este problema también puede ser abordado como si se tratara de una población bajo apareamiento aleatorio en equilibrio Hardy-Weinberg usando, según la estructura reproductiva de la especie en cuestión, alguno de los Diseños de Carolina del Norte (Comstock y Robinson, 1948; Comstock y Robinson, 1952) por ejemplo.

LITERATURA CITADA

- BUSBICE, T.H. 1979. Inbreeding in synthetic varieties. *Crop Science* 10:265-269.
- COMSTOCK, R.E.; 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.
- ; -----, 1952. Estimation of average dominance of genes. *Heterosis* (J.W. Gowen, ed.) Iowa State Coll. press, 494-516.
- GRIFFING, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Austr. J. Biol. Sci.* 9:463-493.
- 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.

- MARTINEZ G., A. 1975. Diseño y análisis de los experimentos de cruas dialélicas. Colegio de Postgraduados, Chapingo, Méx.
- SCHNICKER, B. J.; K.R. LAMKEY. 1993. Interpopulation genetic variance after reciprocal recurrent selection in BSSS and BSCB1 Maize populations. *Crop Sci.* 33:90-95.
- WRIGHT, S.W. 1922. The effect of inbreeding and crossbreeding in guinea pigs. *USDA Bull.*