ECUACIÓN BÁSICA PARA EL CÁLCULO DE LA ENDOGAMIA DE LA PROGENIE ALEATORIA SIN AUTOFECUNDACIÓN, DE UNA LÍNEA PARCIALMENTE AUTOFECUNDADA DE MAÍZ

BASIC EQUATION FOR THE CALCULATION OF INBREEDING OF A RANDOM PROGENY WITHOUT SELFING, IN A PARTIALLY SELFED MAIZE LINE

Fidel **Márquez-Sánchez**

Centro Nacional de Rescate y Mejoramiento de Maíces Criollos. Centro Regional Universitario de Occidente. Universidad Autónoma Chapingo. Rosario Castellanos 2332, Colonia Residencial la Cruz, Guadalajara, Jalisco. (fidelmqz@hotmail.com)

Resumen

En la reproducción de líneas parcialmente autofecundadas con pocas autofecundaciones, no es raro que se diga que las plantas resultantes tendrán un incremento en su endogamia, pero no se menciona la magnitud del incremento. En este escrito se muestra cómo la endogamia de una línea con cualquier nivel de autofecundación no cambia si el método de reproducción no incluye la autofecundación. En efecto, existe una ecuación básica para la endogamia de una población, en la que cualquiera sea el número de plantas bajo reproducción, inclusive con números fraccionarios o negativos, se cumple tal postulado.

Palabras clave: *Zea mays* L., autofecundación, coancestría, endogamia.

Introducción

El cambio del sistema regular de endogamia de una línea parcialmente endogámica causa un cambio en la tasa de endogamia que se va generando (Márquez, 1989); es interesante entonces conocer si éste es siempre el caso, por ejemplo en la reproducción de líneas parcialmente autofecundadas, por lo que el objetivo del presente estudio fue conocer qué sucede con respecto a la endogamia de una línea parcialmente autofecundada cuando se incrementa su semilla.

Sobre el cambio de la endogamia en una línea autofecundada (*a*) usando las diferentes ecuaciones endogámicas para el incremento de su germoplasma, se tienen diversos antecedentes. Falconer (1961) asienta que la coancestría (*r*), es la probabilidad de que un gen en un progenitor sea idéntico a un gen del otro progenitor. Cuando se trata de una línea bajo autofecundación, la coancestría en la generación *t* es $r_{a,t}$.

La coancestría en la generación *t*, dentro de líneas bajo autofecundación, es Márquez (1994, 2005):

Recibido: Abril, 2006. Aprobado: Mayo, 2007.
Publicado como ENSAYO en Agrociencia 41: 521-525. 2007.

Abstract

In the reproduction of partially selfed lines, with few selfings, it is not rare to hear that the resulting plants will have an increase in their inbreeding, but the magnitude of the increment is not mentioned. In this paper, it is shown how inbreeding of a line with any level of selfing does not change if the method of reproduction does not include selfing. In fact, there is a basic equation for inbreeding of a population of any number of plants under reproduction; even with fractional or negative numbers the postulate is valid.

Key words: *Zea mays* L., selfing, coancestry, inbreeding.

Introduction

The change in the regular system of inbreeding of a partially inbred line causes a change in the inbreeding rate (Márquez, 1989). It is interesting, then, to determine whether this is always the case, for example, in the reproduction of partially selfed lines. The objective of this study was to determine what happens with inbreeding in a partially selfed line when seed is increased.

Regarding the change in inbreeding of a selfed line (*a*) using different inbreeding equations to increase germplasm, there are several earlier studies. Falconer (1961) established that coancenstry (*r*) is the probability that one gene of one parent is identical to one gene of the other parent. When the line is selfed, coancestry in generation *t* is $r_{a,t}$.

Coancestry in generation *t*, within selfed lines, is (Márquez, 1994, 2005):

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

But since

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

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

pero como:

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

entonces:

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

Es decir, la coancestría de una línea bajo autofecundación es igual al coeficiente de endogamia para una población formada por la autofecundación de la misma línea. Como la reproducción de una línea se lleva a cabo mediante cruzas mesofraternales o fraternales, las respectivas polinizaciones involucradas no son sino los incrementos de la línea. O, lo que es lo mismo, si de una línea autofecundada se incrementa su semilla por cualquier método de polinización, el coeficiente de endogamia de su progenie va a ser igual al de dicha línea.

Resultados

Veámos ejemplos de dos tipos de polinización manual de la segunda generación de autofecundación, con un coeficiente de ¾.

Polinización por medio de cruzas mesofraternales (*MH*').

La ecuación pertinente en la generación tres produce la endogamia:

$$\begin{aligned} F(a-MH')_3 &= (1/8)\left(1 + 6F_{a,2} + F_{a,1}\right) \\ &= (1/8)\left[1 + 6(3/4) + 1/2\right] \\ &= 3/4 \end{aligned} \tag{1}$$

Polinización por medio de cruzas fraternales (*HC*):

$$\begin{aligned} F(a-HC)_3 &= (1/4)\left(1 + 2F_{a,2} + F_{a,1}\right) \\ &= (1/4)\left[1 + 2(3/4) + 1/2\right] \\ &= 3/4 \end{aligned} \tag{2}$$

En el mejoramiento del maíz un compuesto balanceado (o simplemente un compuesto), es la progenie de una mezcla balanceada de semillas de varias líneas.

Si se hace la polinización con un compuesto de *n* líneas con *m* plantas por línea, en las ecuaciones que

Then

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

That is, coancestry of a selfed line is equal to the inbreeding coefficient for a population formed by selfing the same line. Since reproduction of a line is carried out through half or full sib crosses, the respective pollinations involved are nothing but increments of the line. Or, equally, if seed is incremented in a selfed line by any method of pollination, the inbreeding coefficient of its progeny will be equal to the inbreeding of said line.

Results

Let us examine examples of two types of manual pollination of the second selfed generation with a coefficient of ¾.

Pollination by half-sib crosses (*MH*').

The relevant equation in generation three produces the inbreeding:

$$\begin{aligned} F(a-MH')_3 &= (1/8)\left(1 + 6F_{a,2} + F_{a,1}\right) \\ &= (1/8)\left[1 + 6(3/4) + 1/2\right] \\ &= 3/4 \end{aligned} \tag{1}$$

Pollination by full-sib crosses (*HC*):

$$\begin{aligned} F(a-HC)_3 &= (1/4)\left(1 + 2F_{a,2} + F_{a,1}\right) \\ &= (1/4)\left[1 + 2(3/4) + 1/2\right] \\ &= 3/4 \end{aligned} \tag{2}$$

In maize breeding, a balanced composite (or simply, a composite) is the progeny of a balanced mix of seeds from several lines.

If pollination is done with a composite of *n* lines with *m* plants per line, in the equations that follow, if $n=1$, the inbreeding coefficient is equal to that of equations (1) or (2).

1) Reproduction of a composite by half-sib pollination crosses, for the case in which the male pollinates two females, which is also valid for any number of females (Márquez, 2005).

$$\begin{aligned} F(a-PMH')_3 = {} & \left[(m-1)m-2\right)/8(nm-1)(nm-2)\right] \\ & \left\{1 + 8\left[\left[(nm-1)(nm-2)/(m-1)(m-2)\right] - 1\right]\right. \\ & \left. F_{a,2} + 6F_{a,1} + F_{a,0}\right\} \end{aligned}$$

siguen, si $n=1$ el coeficiente de endogamia es igual al de las ecuaciones (1) o (2).

1) Reproducción de un compuesto por medio de polinización con cruzas mesofraternales, para el caso en que un macho poliniza dos hembras, lo cual es válido también para cualquier número de hembras (Márquez, 2005).

$$F(a-PMH')_3=[(m-1)m-2)/8(nm-1)(nm-2)]$$
$$\{1+8[[(nm-1)(nm-2)/(m-1)(m-2)]-1]$$
$$F_{a,2}+6F_{a,1}+F_{a,0}\}$$

Con $n=1$, puesto que las generaciones endogámicas no pueden saltarse, se tiene

$$F(a-PMH')_3=(1/8)(1+6F_{a,2}+F_{a,1})$$

2) Reproducción de un compuesto por medio de polinización con cruzas fraternales (Márquez, 2005).

$$F(a-PHC)_3=[(m-1)/4(nm-1)]\{1+4[m(n-1)$$
$$/(m-1)]F_{a,2}+2F_{a,1}+F_{a,0}\}$$

Con $n=1$, puesto que las generaciones endogámicas no pueden saltarse, se tiene

$$F(a-PHC)_3=(1/4)](1+2F_{a,2}+F_{a,1})$$

3) Reproducción del compuesto por medio de polinización con igual paternidad masiva, la cual se lleva a cabo con la mezcla de polen de cada uno de varios grupos de p plantas, polinizando a otro grupo con el mismo número de plantas.

$$F(a-IPM)_3=[(m-p)/8(nm-p)]\{1+[8m(n-1)$$
$$/(m-p)]F_{a,2}+6F_{a,1}+F_{a,0}\}$$

Con $n=1$, puesto que las generaciones endogámicas no pueden saltarse, se tiene

$$F(a-PHC)_3=(1/8)(1+6F_{a,2}+F_{a,1})$$

4) Reproducción del compuesto por polinización libre pero sin autofecundación (*SA*). La ecuación respectiva es (Márquez, s/f):

With $n=1$, since inbred generations cannot skip, we have

$$F(a-PMH')_3=(1/8)(1+6F_{a,2}+F_{a,1})$$

2) Reproduction of a composite with full-sib pollination crosses (Márquez, 2005).

$$F(a-PHC)_3=[(m-1)/4(nm-1)]\{1+4[m(n-1)$$
$$/(m-1)]F_{a,2}+2F_{a,1}+F_{a,0}\}$$

With $n=1$, since inbred generations cannot skip, we have

$$F(a-PHC)_3=(1/4)](1+2F_{a,2}+F_{a,1})$$

3) Reproduction of a composite by mass pollination with same male parent, which is performed with a mixture of pollen from each one of several groups of p plants, pollinating other group with the same number of plants.

$$F(a-IPM)_3=[(m-p)/8(nm-p)]\{1+[8m(n-1)$$
$$/(m-p)]F_{a,2}+6F_{a,1}+F_{a,0}\}$$

With $n=1$, since inbred generations cannot skip, we have

$$F(a-PHC)_3=(1/8)(1+6F_{a,2}+F_{a,1})$$

4) Reproduction of the composite by free pollination but without selfing (SA). The respective equation is (Márquez, w/d):

$$F(a-PL-SA)_3=[(m-1)/8(nm-1)]$$
$$\{1+[3m(n-1)/(m-1)]F_{a,2}+6F_{a,1}+F_{a,0}\}$$

With $n=1$, since inbred generations cannot skip, we have

$$F(a-PL-SA)_3=(1/8)(1+6F_{a,2}+F_{a,1})$$

Discussion

Equations (1) and (2) can be written generally as inbreeding of the increment of selfed lines carried out by method X, where, in this case, $K=6$ and 8:

$$F(a-PL-SA)_3 = [(m-1)/8(nm-1)]$$
$$\{1+[3m(n-1)/(m-1)]F_{a,2}+6F_{a,1}+F_{a,0}\}$$

Con $n=1$, puesto que las generaciones endogámicas no pueden saltarse, se tiene

$$F(a-PL-SA)_3 = (1/8)(1+6F_{a,2}+F_{a,1})$$

Discusión

Las ecuaciones (1) y (2) pueden escribirse en forma general como la endogamia del incremento de líneas autofecundadas llevado a cabo por el método X, donde, en este caso, K=6 y 8:

$$F(X)_t = (1/K)[1+(K-2)F_{t-1}+F_{t-2}] \quad (3)$$

Como el coeficiente de endogamia es igual a la unidad menos el coeficiente de panmixia (P), o sea, $F_t = 1 - P_t$,

$$F(X)_t = (1/K)[1+(K-2)(1-P_{t-1})+1-P_{t-2}]$$
$$= (1/K)(1+K-KP_{t-1}-2+2P_{t-1}+1-P_{t-2})$$

Pero si P_{t-2} fuera igual a $2P_{t-1}$, entonces:

$$F(X)_t = (1/K)(K-KP_{t-1})$$
$$= (1-P_{t-1})$$
$$= F_{t-1}$$

lo que significaría que la endogamia de cualquier método de incremento de una línea autofecundada es igual a la endogamia de ésta en la generación anterior. Pero esto es así porque el único caso donde $P_{t-1} = 2P_t$ es cuando las líneas se derivan por autofecundación.

En la ecuación (3) ¿puede K ser diferente de 6 y 8? Si m es número de progenitores involucrados en el método de incremento Z, entonces $K = 2m$, y en las ecuaciones 1 y 2, $m = 2$ y 4 para hacer las respectivas cruzas fraternales (cruzas planta a planta) y la cruza de un macho con dos hembras. Pero si $m = 1$, entonces $K = 2$ y la ecuación (3) deviene en la ecuación por autofecundación (o de auto hermanos, AH) en la que $F(AH)_t = (1+F_{a,t-1})$; en este caso el cruzamiento será el de un individuo consigo mismo.

La ecuación (3) es la ecuación básica (teórica) para el incremento de líneas autofecundadas para cualquier número de progenitores participantes.

Antes se preguntó si K puede tener cualquier tamaño; ¿se aplicaría ésto a números no enteros? Parece

$$F(X)_t = (1/K)[1+(K-2)F_{t-1}+F_{t-2}] \quad (3)$$

As the inbreeding coefficient is equal to one minus the panmixia coefficient (P), that is, $F_t = 1 - P_t$.

$$F(X)_t = (1/K)[1+(K-2)(1-P_{t-1})+1-P_{t-2}]$$
$$= (1/K)(1+K-KP_{t-1}-2+2P_{t-1}+1-P_{t-2})$$

But if P_{t-2} were equal to $2P_{t-1}$, then

$$F(X)_t = (1/K)(K-KP_{t-1})$$
$$= (1-P_{t-1})$$
$$= F_{t-1}$$

Which would mean that inbreeding with any method of incrementing a selfed line is equal to the inbreeding of this line in the previous generation. But this is so because the only case in which $P_{t-1} = 2P_t$ is when the lines are derived by selfing.

In equation (3), can K be different from 6 and 8? If m is the number of parents involved in the increment method Z, then $K = 2m$, and in equations 1 and 2, $m = 2$ and 4 to make the respective full-sib crosses (plant to plant crosses) and the cross of one male with two females. But if $m = 1$, then $K = 2$, and equation (3) becomes the equation for selfing (or self-sibs, AH) in which $F(AH)_t = (1+F_{a,t-1})$; in this case crosses will be of one individual with itself.

Equation (3) is the basic (theoretical) equation for incrementing selfed lines for any number of participating parents.

Previously it was asked whether K could be of any size. Would this apply to fractions? It seems that it would. Let us assume that $K = 1.234$ in the increment of the selfed ¾ line.

$$F(X)t = (1/1.234)[1+(1.234-2)*3/4+1/2]$$
$$= (0.810)(1-0.766*3/4+1/2)$$
$$= (0.810)(1-0.574+0.50)$$
$$= 0.749$$

And for negative numbers, let us assume that $K = -1.234$:

$$F(x)t = (-1/1.234)[1+(-1.234-2)*3/4+1/2]$$
$$= (-0.810)(1-3.234*3/4+1/2)$$
$$= (-0.810)(1-2.425+0.50)$$
$$= 0.749$$

ser así. Supongamos que $K = 1.234$ en el incremento de la línea autofecundada ¾.

$$\begin{aligned} F(X)t &= (1/1.234)[1+(1.234-2)*3/4+1/2] \\ &= (0.810)(1-0.766*3/4+1/2) \\ &= (0.810)(1-0.574+0.50) \\ &= 0.749 \end{aligned}$$

Y, para números negativos, supongamos $K = -1.234$:

$$\begin{aligned} F(x)t &= (-1/1.234)[1+(-1.234-2)*3/4+1/2] \\ &= (-0.810)(1-3.234*3/4+1/2) \\ &= (-0.810)(1-2.425+0.50) \\ &= 0.749 \end{aligned}$$

Por tanto, la ecuación (3) es una ecuación básica (teórica) que puede aplicarse a cualquier número de progenitores en el incremento de líneas autofecundadas, que siempre arrojará como resultado a la endogamia de la línea autofecundada del caso. Esto sin embargo, en la práctica de polinización en el campo, sólo es aplicable para las ecuaciones (1) y (2), ya que con números diferentes de progenitores no es posible hacer las cruzas adecuadas.

Finalmente, veámos el apareamiento por polinización libre con autofecundación (*CA*). La ecuación involucrada es (Márquez, 2005):

$$F(a-PL-CA)_3 = (1/2m)\left[1+(2m-1)F_{a,2}\right]$$

Con $m = 3$, por ejemplo:

$$\begin{aligned} F(a-PL-CA)_3 &= (1/6)[1+5(3/4)] \\ &= 0.7916 \end{aligned}$$

resultado mayor que ¾ debido, precisamente, a la autofecundación.

Conclusiones

Solamente cuando las líneas no son autofecundadas el cambio sistema endogámico de reproducción causa un incremento en la endogamia. No es así para líneas parcialmente autofecundadas como se demostró, pero esta conclusión sólo se aplica a la polinización manual que no incluye a la autofecundación; no es el caso de líneas *Z* y líneas *Z*' que sí la incluyen, pero ésto no ocurre en compuestos bajo polinización libre en donde siempre hay cierta proporción de autofecundación.

Therefore, equation (3) is a basic (theoretical) equation that can be applied to any number of parents in the increment of selfed lines and it will always result in the inbreeding of the selfed line in case. This, however, in field pollination, is only applicable for equations (1) and (2), since with different numbers of parents it is not possible to make suitable crosses.

Finally, let us examine free pollination with selfing (*CA*). The equation involved is Márquez, 2005):

$$F(a-PL-CA)_3 = (1/2m)\left[1+(2m-1)F_{a,2}\right]$$

When m=3, for example:

$$\begin{aligned} F(a-PL-CA)_3 &= (1/6)[1+5(3/4)] \\ &= 0.7916 \end{aligned}$$

The result is higher than ¾ precisely because of selfing.

Conclusions

Only when the lines are not selfed does the inbreeding system of reproduction cause an increment in inbreeding. This does not hold for partially selfed lines, as was shown, but this conclusion applies only to manual pollination that does not include selfing. This is not the case for *Z* and *Z*' lines that do include selfing, but does not occur in compounds under free pollination where there is always a certain proportion of selfing.

—End of the English version—

Literatura Citada

Falconer, D. S. 1961. Introduction to quantitative genetics. The Ronald Press Company. 365 p.

Márquez S., F. 1989. Problemas con líneas endogámicas. II. Cambio de sistema regular de apareamiento. Rev. Fitotec. Mex. 12: 27-31.

Márquez S., F. 2004. Endogamia de líneas *Z*' líneas PL' de polinización libre de maíz, a partir de líneas S1. Agrociencia 38: 635-641.

Márquez S., F. 2005. Nuevas Ecuaciones Endogámicas para el Mejoramiento Genético del Maíz. Universidad Autónoma Chapingo. México. 129 p.

Márquez S., F. s/f. An alternate equation for calculating inbreeding in Maize by equal massive pollination. (Aprobado para su publicación en la revista Maydica en agosto de 2006).