

Influencia de la endogamia sobre la respuesta teórica a largo plazo en la selección masal en el maíz*

Influence of inbreeding on the theoretical answer to long term mass selection in maize

Fidel Márquez-Sánchez[§]

Universidad Autónoma Chapingo-Centro Regional Universitario Occidente, Guadalajara, Jalisco. [§]Autor para correspondencia: fidelmqz@hotmail.com.

In memoriam:
**La Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas,
rinde un homenaje póstumo al
doctor Fidel Márquez-Sánchez
gran amigo**

Resumen

Se presenta la influencia teórica de la endogamia en la selección masal en el maíz. Con el conocimiento previo del valor de la endogamia, la influencia de la endogamia se calculó a partir de una fórmula que permite separar los efectos aditivos de los efectos no aditivos, en esta investigación la dominancia. La reducción del rendimiento por la endogamia al cabo de cien ciclos de selección fue de 11.76%.

Palabras clave: *Zea mays* L., influencia de la endogamia, selección masal.

La selección masal en el maíz se usa con dos propósitos principales: purificar a las variedades criollas e incrementar su rendimiento por unos cuantos ciclos de selección, para posteriormente hacer el mejoramiento por otro método más eficiente como la selección modificada mazorca por surco. La razón práctica del cambio de la selección masal por otro método es su baja respuesta de 2%, encontrada en el capítulo 7 de Hallauer y Miranda (1981) en el que sólo se consideraron los datos con más de cinco ciclos de selección.

Abstract

The theoretical influence of inbreeding occurs in mass selection in maize. With prior knowledge of the value of inbreeding, the influence of inbreeding is calculated from a formula that allows to separate the additive effects of non-additive effects in this research dominance. The yield reduction by inbreeding after a hundred rounds of selection was 11.76%.

Keywords: *Zea mays* L., inbreeding influence, mass selection.

The mass selection in maize is used for two main purposes: to purify landraces and increase yield for a few rounds of selection, to be subsequently improved by a more efficient method and the modified ear-to-row selection. The practical reason for the change of mass selection by another method is its low response 2%, found in Chapter 7 of Hallauer and Miranda (1981) in which only the data were considered more than five cycles of selection.

* Recibido: enero de 2015
Aceptado: abril de 2015

Igual que en cualquier método de mejoramiento por selección, como en cada ciclo se escogen a las mejores plantas, a la larga se genera endogamia ya que después de cada ciclo las plantas seleccionadas están cada vez más emparentadas.

Por lo tanto, el propósito de este escrito fue mostrar cuánta es la reducción causada por la endogamia a través de los ciclos, para estar en condiciones de suspender a la selección cuando la respuesta esperada no justifique ciclos adicionales.

Antecedentes

Busbice (1970) mostró que el valor genotípico es:

$$G = A + (1 - F)B$$

Donde: F= coeficiente de endogamia; A= componente aditiva; y B= componente heterocigótica. Cuando B= 1 sólo hay aditividad en el genotipo. De esta forma la aditividad total se manifiesta, por ejemplo, en las líneas obtenidas a lo largo de muchas autofecundaciones. En la práctica de la selección la aditividad se incrementa por la respuesta (R) a la selección, pues como se ha dicho, después de cada ciclo las plantas están cada vez más emparentadas.

La aditividad (A) en el ciclo t de selección es igual a la suma de la aditividad y de la respuesta (R) a la selección en el ciclo inmediatamente anterior:

$$A_t = A_{t-1} + R_{t-1} \quad 1)$$

En el lado derecho la Ecuación [1] al término (1 - F) B se le denomina heterocigocidad y varía desde cero hasta B. La heterocigocidad fue definida por Falconer (1964) como "la frecuencia de los heterocigotes en cualquier momento, en relación a la frecuencia en la población base". Por lo tanto, conforme avanza la selección la endogamia se incrementa mientras que la heterocigocidad se reduce.

En Hallauer *et al.* (2010), la reducción en el rendimiento en la población BSSS varió desde 0 hasta 100% de homocigosis, lo que causó la reducción del rendimiento de 70 quintales por hectárea igual a $20/70 = 28\%$, lo que significó una heterocigocidad de 72%. En este manuscrito se tomaron como base las respectivas aproximaciones de 30 y 70%.

El coeficiente de endogamia (Márquez- Sánchez, 2008) en el ciclo t de selección, para n familias y m plantas por familia se calculó como:

As in any method of selective breeding, in each cycle as the best plants are selected eventually as inbreeding is generated after each cycle the selected plants are increasingly related.

Therefore, the purpose of this paper was to show how much reduction is caused by inbreeding through cycles, to be able to suspend the selection when the expected response does not justify additional cycles.

Background

Busbice (1970) showed that the genotypic value is:

$$G = A + (1 - F)B$$

Where: F= coefficient of inbreeding; A= additive component; and B= heterozygous component. When B= 1 there is additivity only in the genotype. Thus the overall additivity is manifested, for example, in the lines obtained over many self-fecundations. In practice the selection of the additive increases the response (R) to the selection, since as stated, after each cycle plants are increasingly related.

Additivity (A) in the selection cycle t is equal to the sum of the additive and the response (R) to the selection in the immediately preceding cycle:

$$A_t = A_{t-1} + R_{t-1} \quad 1)$$

On the right side of Equation [1] to the term (1 - F) B is called heterozygosity and varies from zero to B. Heterozygosity was defined by Falconer (1964) as "the frequency of heterozygous at any time in relation frequency in the population base". Therefore, as the selection progresses inbreeding increases while heterozygosity is reduced.

In Hallauer *et al.* (2010), the reduction in yield in the BSSS population varied from 0-100% of homozygosity, which caused the reduction in the yield of 70 quintals per hectare equal to $20/70 = 28\%$, which meant a heterozygosity of 72%. In this manuscript were taken as a basis the respective approaches 30 and 70%.

The coefficient of inbreeding (Márquez- Sánchez, 2008) in cycle t selection for families n and m plants per family was calculated as:

$$F(SM)_t = (1/8nm)[(m + 3) + 8m(n - 1)F_{t-1} + (6m - 2)F_{t-2} + (m - 1)F_{t-3}] \quad 2)$$

$$F(SM)_t = (1/8nm)[(m+3) + 8m(n-1)F_{t-1} + (6m-2)F_{t-2} + (m-1)F_{t-3}] \quad 2)$$

La Ecuación [2] se basa en la constitución de una variedad de maíz, como una población de familias de medios hermanos.

Para el cálculo de la respuesta a la selección, los números n y m de la Ecuación [2] deben ajustarse por el número efectivo de varianzas de acuerdo a Crossa y Venkovsky (1997).

Sin la influencia de la endogamia la media genotípica en el ciclo de selección t es Y_t^s , que se calcula como la media del ciclo previo Y_{t-1}^s más la respuesta a la selección en el mismo ciclo (R_{t-1}), o sea:

$$Y_t^s = Y_{t-1}^s + R_{t-1} \quad 3)$$

Respuesta a la selección

La adaptación de Márquez-Sánchez (2008) de la ecuación de la respuesta a la selección masal para un locus génico es (Empig *et al.*, 1971):

$$R(SM) = 4iu^2p(1-p)^3/\sigma_p$$

Donde i es la intensidad de selección; u es la semidiferencia entre los valores genotípicos del homocigote dominante y el homocigote recesivo; p es la frecuencia génica y σ_p es la desviación estándar fenotípica. Si se consideran a k loci cada uno con frecuencia 0.5 (Goodrich *et al.*, 1975) determinando el carácter, entonces $ku = U$. Por lo tanto en el ciclo t de selección la respuesta es:

$$R(SM)_t = 4iU^2p_t(1-p_t)^3/\sigma_p \quad 4)$$

La media y la varianzas fenotípicas al nivel de planta se calcularon con los datos de la tesis doctoral de Márquez-Sánchez (1969), con media $Y = 150$ g, y $\sigma_p^2 = 228675.24$ g ($\sigma_p = 478.2$ g). La respuesta a la selección depende de la presión de selección que en este estudio es: $s = 5\%$, que corresponde a una intensidad de selección $i = 2.08$; también depende del valor porcentual de la respuesta en el ciclo 0, aproximadamente igual a 2, como ya se ha dicho. Con esta información se obtuvo el valor de U^2 , en la que se supuso también dominancia completa, ya que Gardner y Lonnquist (1959) encontraron que había dominancia completa aproximada, en una población derivada de varias generaciones de recombinación genética de una cruce original. Para el cálculo de U^2 , se usó la respuesta porcentual en el ciclo 0 de selección, esto es:

Equation [2] is based on the constitution of a maize variety, as a population of sib families.

For the calculation of the response to the selection, the numbers n and m of Equation [2] must be adjusted for the actual number of variance according to Crossa and Venkovsky (1997).

Without the influence of genotypic mean inbreeding in the selection t cycle is Y_t^s , calculated as the average of the previous cycle Y_{t-1}^s plus the response to the selection in the same cycle (R_{t-1}), i.e.:

$$Y_t^s = Y_{t-1}^s + R_{t-1} \quad 3)$$

Response to selection

Márquez- Sánchez (2008) adaptation of the response equation for mass selection is a gene locus (Empig *et al.*, 1971):

$$R(SM) = 4iu^2p(1-p)^3/\sigma_p$$

Where i is the selection intensity; u = the semidifference between the genotypic values of homozygous dominant and the recessive homozygote; p = is the gene frequency and σ is the standard deviation P phenotype. Considering each a k loci, everyone with a frequency of 0.5 (Goodrich *et al.*, 1975) determining the character, then $ku = U$. Therefore, in cycle t of selection the answer is:

$$R(SM)_t = 4iU^2p_t(1-p_t)^3/\sigma_p \quad 4)$$

The mean and phenotypic variance at the plant level were calculated with data from the doctoral thesis of Márquez-Sánchez (1969), with mean $Y = 150$ g, and $\sigma_p^2 = 228675.24$ g ($\sigma_p = 478.2$ g). The response to selection depends on the selection pressure in this study is: $s = 5\%$, which corresponds to a selection intensity $i = 2.08$; also depends on the percentage value of the response in the cycle 0, approximately equal to 2, as already mentioned. With this information the value of U^2 , which also assumed complete dominance obtained as Gardner and Lonnquist (1959) found that there were approximately complete dominance, in a population derived from several generations of genetic recombination of the original cross. To calculate U^2 , the percentage response selection cycle 0 was used, that is:

$$\begin{aligned} R(SM\%)_0 &= 4iU^2p_0(1-p_0)^3/\sigma_p/Y = 0.02 \\ &= (4 \times 2.08 \times 0.0625)U^2/478.2/150 = 0.02 \\ &= (0.00007249)U^2 = 0.02 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} R(SM\%)_0 &= 4iU^2p_0(1 - p_0)^3 / \sigma_p / Y = 0.02 \\ &= (4 \times 2.08 \times 0.0625)U^2 / 478.2 / 150 = 0.02 \\ &= (0.000007249) U^2 = 0.02 \end{aligned}$$

Donde: $U^2 = 2759.0012$; conociendo a i , U^2 , σ_p y $Y =$ la respuesta absoluta en el ciclo t depende sólo de p_t , y es:

$$R(SM)_t = (48)p_t(1 - p_t)^3 \quad 5)$$

Influencia de la endogamia

La endogamia se calcula con la Ecuación [2], y como se ha dicho, los valores de n y m se tienen que ajustar por el número efectivo de varianza por medio de:

$$N_{e(v)} = nm[4s/(1 + 2s)]$$

Como generalmente en la selección masal se usan $n = 200$ y $m = 20$, $nm = 4\,000$, se obtendrá:

$$N_{e(v)} = 727.27$$

Los números ajustados son $n^* = 85.280$ y $m^* = 8.528$ de acuerdo a Márquez-Sánchez (2010), por lo que la ecuación de trabajo de la Ecuación [2] es:

$$F(SM)_t = (1/5818.142)(11.528 + 5749.918F_{t-1} + 49.168F_{t-2} + 7,528F_{t-3}) \quad 6)$$

Finalmente la media genética afectada por la endogamia en el ciclo t se calcula a partir de la ecuación $G = A + (1 - F)B$, como:

$$Y^{SF}_t = A_t + (1 - F_t)B \quad 7)$$

En el Cuadro 1 se muestran los rendimientos en 100 ciclos de selección en cada décimo ciclo, se muestran también: la frecuencia génica (p_t), la respuesta a la selección (R_t) calculada con la Ecuación [5], la aditividad (A_t) calculada con la Ecuación [1], Y^S_t calculada con la Ecuación [3], F_t calculada con la Ecuación [6] y Y^{SF}_t calculada con la Ecuación [7].

Se aprecia que el valor de R_t se reduce hasta cero en el ciclo 100, que Y^S_t , A_t y F_t se incrementan con los ciclos de selección. En la Figura 1 se muestra cómo Y^{SF}_t comienza a reducirse en el ciclo 67. El efecto de la endogamia, reducir el rendimiento, se muestra claramente ya que Y^{SF}_t , excepto en el ciclo 0, siempre es menor que Y^S_t , mientras que 11.76% es el efecto total de la endogamia en el ciclo 100.

Where: $U^2 = 2759.0012$; knowing i , U^2 , σ_p and $Y =$ the absolute response in the cycle depends only on p_t , and it is:

$$R(SM)_t = (48)p_t(1 - p_t)^3 \quad 5)$$

Inbreeding influence

Inbreeding is calculated using Equation [2], and as mentioned, the values of n and m must be set by the effective number of variance by:

$$N_{e(v)} = nm[4s/(1 + 2s)]$$

As mass selection generally used $n = 200$ and $m = 20$, $nm = 4\,000$, is obtained:

$$N_{e(v)} = 727.27$$

Adjusted numbers are $n^* = 85\,280$ and $m^* = 8528$ according to Márquez-Sánchez (2010), so the working equation of Equation [2] is:

$$F(SM)_t = (1/5818.142)(11.528 + 5749.918F_{t-1} + 49.168F_{t-2} + 7,528F_{t-3}) \quad 6)$$

Finally, affected by genetic inbreeding half cycle t is calculated from the equation $G = A + (1 - F)B$, as:

$$Y^{SF}_t = A_t + (1 - F_t)B \quad 7)$$

The Table 1 shows yields at 100 cycles of selection in each tenth cycle, are also shown: the gene frequency (p_t), the response to selection (R_t) calculated with Equation [5], additivity (A_t) calculated with Equation [1], and S_t calculated with Equation [3], F_t calculated with Equation [6] and Y^{SF}_t calculated with Equation [7].

It is noted that, the value of R_t is reduced to zero in the cycle 100, Y^S_t , A_t and F_t increase with the selection cycles. The Figure 1 shows how Y^{SF}_t starts to decrease in the cycle 67. The effect of inbreeding, reduce yield, is clearly shown as Y^{SF}_t except in the cycle 0, is always lower than Y^S_t while 11.76% is the total effect of inbreeding in the cycle 100.

It is expected that, the effect of inbreeding also manifest in other characters that were not included in this research.

Cuadro 1. Parámetros usados para el cálculo de las medias genotípicas sin el efecto de la endogamia (Y^S_t) y con el efecto de la endogamia (Y^{SF}_t), en el ciclo t de selección durante 100 ciclos en cada décimo ciclo.

Table 1. Parameters used for calculating the genotypic means without the effect of inbreeding (Y^S_t) and with the effect of inbreeding (Y^{SF}_t), in the t cycle of selection during 100 cycles in each tenth cycle.

T	p_t	R_t	Y^S_t	A_t	F_t	Y^{SF}_t
0	0.50	3.00	150.00	45	0	150.00
10	0.55	2.40	187.80	72.30	0.019435	175.26
20	0.60	1.84	209.88	93.78	0.038439	194.74
30	0.65	1.34	225.95	109.85	0.057045	208.96
40	0.70	0.90	237.32	121.20	0.075261	218.30
50	0.75	0.56	244.74	128.63	0.093095	223.85
60	0.80	0.31	249.12	133.01	0.110556	226.40
70	0.85	0.14	251.35	135.22	0.127650	226.81
80	0.90	0.04	252.23	136.09	0.144387	225.93
90	0.95	0.00	252.44	136.31	0.160772	224.43
100	1.00	0.00	252.44	136.31	0.176815	222.74

Números iguales son aproximaciones.

Es de esperarse que el efecto de la endogamia también se manifieste en otros caracteres que no fueron incluidos en esta investigación.

Conclusiones

La influencia de la endogamia se manifestó claramente, ya que a lo largo de los ciclos de selección siempre existió una diferencia positiva entre los rendimientos de las medias no afectadas por la endogamia y las medias afectadas por ésta. Dicha influencia en el ciclo de selección 100 fue de 11.76%.

Literatura citada

- Busbice, T. 1970. Predicting yield of synthetic varieties. *Crop Sci.* 10:265-269.
- Crossa, J. R. and Venkovsky, R. 1997. Variance effective population size for two-stage sampling of monoecious species. *Crop Sci.* 37:14-26.
- Empig, L. T.; Gardner, C. O. and Compton, W.A. 1971. Theoretical gains for different improvement procedures. University of Nebraska, College of Agriculture. 22 p.
- Falconer, D. S. 1961. Introduction to quantitative genetics. Edinburgh and London. 365 p.
- Gardner, C. O. and Lonnquist, J. H. 1959. Linkage and degree of dominance of genes controlling quantitative characters in maize. *Agron. J.* 51:524-528.
- Goodrich, C. L.; Stucker, R. E. and Compton, W. A. 1975. Average gene frequency estimates in two open-pollinated cultivars of corn. *Crop Sci.* 6:746-749.

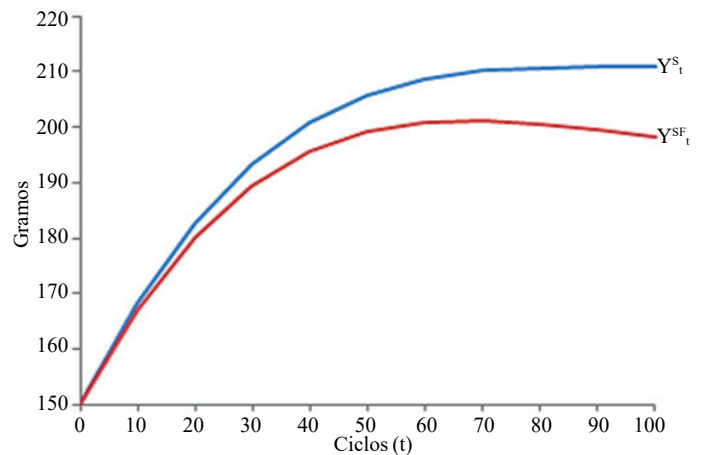


Figura 1. Rendimientos de Y^S_t y de Y^{SF}_t en 100 ciclos de selección masal.

Figure 1. Yields of Y^S_t and Y^{SF}_t in 100 cycles of mass selection.

Conclusions

The influence of inbreeding is clearly stated as over selection cycles always existed a positive difference between the income of the means unaffected by inbreeding and means affected by it. This influence on the selection cycle 100 was 11.76%.

End of the English version



- Hallauer, A. R. and Miranda, Fo. J. B. 1981. Quantitative genetics in maize breeding. 468 p.

Hallauer, A. R.; Carena, M. J. and Miranda, Fo. J. B. 2010. Quantitative genetics in maize breeding. Springer, New York. 663 p.

Márquez-Sánchez, F. 1969. Influence of half-sib family size on the estimation of genetic variances in maize. Ph. D. thesis, Iowa State University, Ames, Iowa. 205 p.

Márquez-Sánchez, F. 2008. A corrected calculation of inbreeding in mass selection. *Maydica*. 53:227-229.

Márquez-Sánchez, F. 2010. A proposal to long term response to maize selection. *Maydica*. 55:135-137.