

UTILIZACION DE LA ANDROESTERILIDAD EN EL MANTENIMIENTO DE LA VARIABILIDAD GENETICA EN PLANTAS AUTOGAMAS

Por Fidel Márquez Sánchez ¹

Rama de Genética. Colegio de Postgraduados. Chapingo. Méx.

Sinopsis

Como la variabilidad genotípica en las plantas depende de dos factores principales: variabilidad gamética que depende de la frecuencia de recombinación (r), entre dos loci; y heterocigosis que depende de la cantidad de intercrucamiento, (c), entre los individuos, es importante cuantificar su influencia. En este trabajo se estudia el segundo factor para el caso de un solo locus y se establece una fórmula que permite calcular el grado de heterocigosis en cualquier generación, para un tamaño constante de c a partir de la heterocigosis de la primera generación. Se señala la importancia que tiene el inducir una cantidad dada de intercrucamiento en poblaciones de plantas autógamas por medio de androesterilidad, con objeto de mantener variabilidad genética dentro de ellas, así como el valor límite que se obtendrá del grado de heterocigosis con dicho intercrucamiento en generaciones avanzadas.

Summary

As genotypic variability in plants depends on two main factors: gametic variability that depends on the recombination frequency between two loci (r), and heterozygosis that depends on the amount of intercrossing (c) among the individuals, it is important to quantify their influence. In this paper the second factor (c) for the case of a single locus is studied and a formula is obtained that allows to calculate the degree of heterozygosis in any generation for a given c using that of the first generation. The importance of inducing a given amount of intercrossing in autogamous populations using male sterility is stressed, as well as the limiting value of the degree of heterozygosis that will be obtained in advanced generations.

Introducción

El éxito de la selección artificial depende, fundamentalmente, de la variabilidad genética presente en la población por mejorar. Por otra parte, el número de genotipos posibles en caracteres poligénicos es tan grande que es imposible trabajar con poblaciones que los contengan a todos. Ante esta situación el genotecnista está obligado a trabajar con una muestra de la población teórica, cuyo tamaño depende más que nada de las facilidades materiales y humanas disponibles.

Bajo la acción de la selección artificial y ante el hecho real de que sólo un número limitado de individuos de la población se somete a pruebas para efectuar la selección, la variabilidad genética irá reduciéndose después de cada ciclo de selección. Naturalmente que si después de cada uno de éstos se ha logrado seleccionar a los mejores genotipos importaría poco que dicha variación se conservase.

La variabilidad genética o genotípica depende de dos factores fundamentales en el caso de selección artificial a corto plazo:

- a) Variabilidad gamética, determinada por la cantidad de recombinación, r , existente entre dos loci.
- b) Heterocigosis, determinada por el sistema de reproducción de plantas.

¹ Presidente de la Rama de Genética. Colegio de Postgraduados, E.N.A., Chapingo, Méx.,

Variabilidad gamética. Si consideramos el genotipo AB/ab los gametos posibles son AB, Ab, aB y ab, cuyas frecuencias dependen de la frecuencia de recombinación, r , siendo iguales entre sí cuando $r = \frac{1}{2}$. En otras palabras, r es un factor que tiende a incrementar la variabilidad gamética en razón directa a su tamaño, puesto que su acción da lugar a la aparición de las combinaciones gaméticas no paternas Ab y aB. Con el avance generacional, sin embargo, se incrementan progresivamente las frecuencias gaméticas que contienen combinaciones no paternas, y en el caso del apareamiento aleatorio la población tiende a comportarse como si los loci fueran independientes, las frecuencias gaméticas dependiendo exclusivamente de las frecuencias génicas de ambos loci.

Heterocigosis. Para valores fijos de r el segundo factor que interviene en la variabilidad genética de una muestra de la población teórica es la heterocigosis. Es indudable que para sistemas extremos de endogamia, como la autofecundación, la rápida homocigosis o fijación que traen aparejada conduce rápidamente también a una pérdida de variabilidad, no con respecto a cada locus considerado aisladamente, sino a la determinada por las combinaciones entre loci que dependen de los alelos existentes en cada locus. El número posible de genotipos homocigotes para n pares de factores independientes es 2^n , siempre y cuando todos los loci estén en condición heterocigótica. Tan pronto como algunos de ellos sean fijados por la acción de la endogamia, el número original es reducido inmediatamente, o lo que es lo mismo, se reduce la variabilidad potencial. Por supuesto que esta consideración es válida considerando que la selección se practica sobre una muestra limitada de individuos y que por lo tanto se espera que su efectividad sea progresiva; es decir, no se espera que con un solo ciclo de selección se obtenga el mejor genotipo homocigote, sino por el contrario, que se obtengan genotipos parcialmente homocigotes en cada ciclo y que de los loci heterocigotes restantes, se obtengan nuevas recombinaciones para mayor número de loci homocigotes favorables.

En este trabajo discutiremos la influencia que la cantidad de intercrucamiento entre individuos, c , tiene sobre la heterocigosis en un locus, como medida de variabilidad genética.

Revisión de literatura

Allard (1964) (1) para el caso de un solo locus da las formas recursivas para hallar las frecuencias genotípicas de una generación cualquiera si se conocen las de la generación precedente, para valores arbitrarios selectivos de los tres genotipos y de intercrucamiento.

Probablemente, para propósitos de genotecnia, pueden atribuirse valores selectivos iguales para los tres genotipos de cada locus, ya que en realidad no pueden estimarse independientemente para el caso de caracteres determinados por muchos loci. Por lo tanto, ésta puede considerarse la situación real.

Sawson y Wiebe (1962) (2) usan el gen *ms* que causa esterilidad masculina en cebada para hacer un compuesto gigantesco con 6200 colecciones de cebada de primavera procedentes de la Colección Mundial de los Estados Unidos. Las colecciones se cruzaron naturalmente con un grupo androestéril (*ms ms*) plantando

surcos machos ($M_s M_s$) y hembras ($m_s m_s$) alternadamente. La segregación potencial de las plantas F_1 , a decir de los autores, es "astronómica", pues se espera que el gen m_s persista en la población permitiendo intercrucamiento entre los individuos.

Frey * por medio de irradiaciones aplicadas cada año, mantiene androesterilidad en un compuesto de avena formado con 500 variedades. Bajo estas circunstancias el intercrucamiento natural es de 5%.

Derivación teórica

La discusión que haremos en el presente trabajo se refiere al esquema de Frey, puesto que en el caso de Sawson (1962) (2) el gen m_s puede desaparecer de la población al cabo del tiempo.

Suposiciones:

1. Las variantes del compuesto son líneas puras y por lo tanto la frecuencia del gen en el compuesto es la frecuencia de las líneas hemocigóticas para dicho gen.
2. Todas las variedades entran en el compuesto con el mismo número de individuos y con las mismas características de competitividad (suposición bastante irreal).
3. La esterilidad causada por la irradiación debe producirse en las variedades aleatoriamente; es decir, cada variedad tiene la misma probabilidad de contener un 5% de individuos estériles después de la irradiación.
4. El cruzamiento entre plantas macho (androfértiles) y plantas hembra (androestériles) debe ser aleatorio también con respecto a variedades y a genotipos de un locus.
5. Se cosechará semilla aleatoriamente también, es decir, independientemente de que provenga de plantas fértiles o estériles.

Sean:

p = frecuencia del gen A en el compuesto, o la frecuencia de variedades homocigóticas (AA).

q = frecuencia del gen a en el compuesto, o la frecuencia de variedades homocigóticas (aa).

c = % de intercrucamiento.

H_n = % de individuos heterocigóticos (heterocigotes) en la generación n después de la primera irradiación.

En la generación previa a la irradiación (generación 0) los genotipos son AA o aa con frecuencias p y q respectivamente.

Por lo tanto $H_0 = 0$.

* Comunicación personal (1968).

Una vez que la generación 0 es irradiada, en la generación 1, una porción c de individuos AA y aa serán estériles, y una porción de $(1-c)$ de ellos serán fértiles. Los cruzamientos que pueden tener lugar para producir heterocigotes son los (1) y (2) del diagrama 1; los cruzamientos (3) y (4) sólo producen homocigotes.

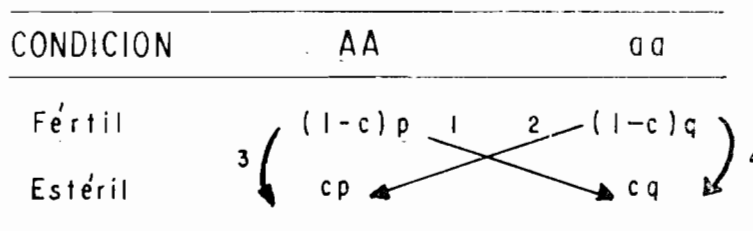


DIAGRAMA 1. Cruzamientos posibles entre plantas fértiles y estériles de los genotipos AA y aa , en la generación 1.

$$\therefore H_1 = 2cpq$$

Las frecuencias de homocigotes se alterarán, por consiguiente, en la forma que sigue:

Contribución de la crusa (3) y autofecundación (5):

$$\text{fr. } (AA) = p(1-c) + p^2c = p-cpq$$

Contribución de la crusa (4) y autofecundación (6):

$$\text{fr. } (aa) = q(1-c) + q^2c = q-cpq$$

En general la frecuencia de cada homocigote en cualquier generación será disminuida en la mitad de frecuencia de heterocigotes presentes en dicha generación.

En la generación 2 habrá una porción de heterocigotes $2pqc^2$ que serán estériles también; por lo tanto los heterocigotes serán ahora también fuente de heterocigosidad para la generación 3 ya sea al cruzarse ellos con otros genotipos o por medio de su autofecundación cuando son fértiles. El diagrama 2 ilustra las cruza posibles y autofecundaciones que tienen lugar en la generación 2.

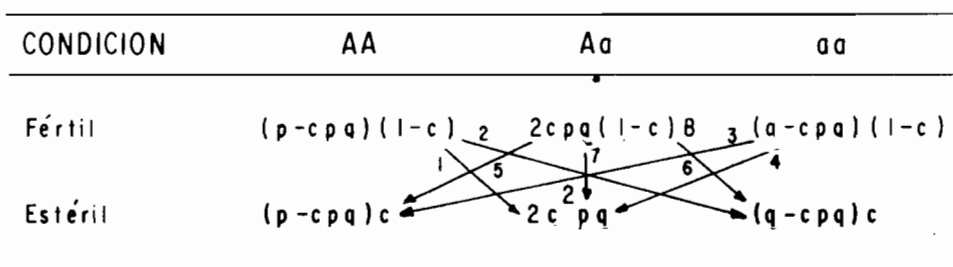


DIAGRAMA 2. Cruzamientos posibles entre plantas fértiles y estériles de los genotipos AA , Aa y aa así como autofecundación del heterocigote fértil, en la generación 2.

En las operaciones algebraicas que se siguen para obtener H_2 los términos que incluyen segundas o más altas potencias de c , p y q desaparecen. Únicamente quedan los dos términos cpq que resultan de las cruces (2) y (3) más la mitad de la frecuencia de los heterocigotes fértiles. Esta frecuencia es el resultado de la autofecundación de estos heterocigotes, por lo tanto,

$$\begin{aligned} H_2 &= 2cpq + cpq(1 - c) \\ &= 3cpq - c^2pq \end{aligned}$$

Procediendo en la misma forma para generaciones sucesivas se tiene lo siguiente:

$$H_3 = \frac{7}{2} cpq - 2c^2pq + \frac{1}{2} c^3pq$$

$$H_4 = \frac{15}{4} cpq - \frac{11}{4} c^2pq + \frac{5}{4} c^3pq - \frac{1}{4} c^4pq$$

Trataremos ahora de expresar las frecuencias para cada generación en función de la precedente:

$$H_1 = H_1$$

$$\begin{aligned} H_2 &= H_1 + cpq - c^2pq \\ &= H_1 + cpq(1 - c) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} H_3 &= H_2 + \frac{1}{2} cpq - c^2pq + \frac{1}{2} c^3pq \\ &= H_2 + \frac{1}{2} cpq(1 - c)^2 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} H_4 &= H_3 + \frac{1}{4} cpq - \frac{3}{4} c^2pq + \frac{3}{4} c^3pq - \frac{1}{4} c^4pq \\ &= H_3 + \frac{1}{4} cpq(1 - c)^3 \end{aligned}$$

o en general:

$$\begin{aligned} H_n &= H_{n-1} + \frac{1}{2^{n-2}} cpq(1 - c)^{n-1} \\ &= H_{n-1} + 2cpq \left(\frac{1 - c}{2} \right)^{n-1} \end{aligned}$$

y utilizando los valores de cada generación en función de los de la precedente nos queda

$$H_n = H_{n-(n-1)} + 2cpq \left[\left(\frac{1-c}{2}\right)^{n-(n-1)} + \left(\frac{1-c}{2}\right)^{n-(n-2)} + \dots + \left(\frac{1-c}{2}\right)^{n-2} + \left(\frac{1-c}{2}\right)^{n-1} \right]$$

Los términos dentro de paréntesis cuadrado forman una progresión geométrica cuya razón es $\left(\frac{1-c}{2}\right)$; si llamamos a esta razón A , la suma, S , de dicha progresión es

$$\begin{aligned} S &= \frac{A - A^n}{1 - A} \\ &= A \left(\frac{1 - A^{n-1}}{1 - A} \right) \\ &= \frac{1-c}{2} \left[\frac{1 - \left(\frac{1-c}{2}\right)^{n-1}}{1 - \frac{1-c}{2}} \right] \\ &= \frac{1-c}{1+c} \left[\frac{2^{n-1} - (1-c)^{n-1}}{2^{n-1}} \right] \end{aligned}$$

Por lo tanto

$$H_n = H_1 + \frac{2cpq(1-c)}{1+c} \left[\frac{2^{n-1} - (1-c)^{n-1}}{2^{n-1}} \right]$$

o en otra forma:

$$H_n = H_1 + \frac{2cpq(1-c)}{1+c} \left[1 - \left(\frac{1-c}{2}\right)^{n-1} \right] \dots\dots\dots (1)$$

Si por ejemplo $c = 0$, o sea cuando hay autofecundación únicamente

$$H_n = 0, \text{ en cualquier generación}$$

o cuando $c = 1$, caso de apareamiento aleatorio

$$H_n = 2pq, \text{ en cualquier generación.}$$

Ahora bien, es interesante conocer si en generaciones avanzadas la frecuencia de heterocigotes llega a algún límite. Para esto hacemos $n = \infty$ en la fórmula 1.

$$\begin{aligned}
 H_{\infty} &= H_1 + \frac{2cpq(1-c)}{1+c} \\
 &= 2cpq \left(\frac{2}{1+c} \right) \dots\dots\dots (2)
 \end{aligned}$$

que como en el caso general cuando $c = 0$, $H_{\infty} = 0$; y cuando $c = 1$, $H_{\infty} = 2cpq$, también.

En general, para cualquier valor de c y de acuerdo con la fórmula (2) la frecuencia de heterocigotes en la población es una función de c . Por otro lado, para una c constante, H tendrá un valor máximo cuando $p = q = 1/2$, de acuerdo con la siguiente consideración.

$$f(p) = \frac{4cpq}{1+c} = \frac{4c}{1+c} p(1-p) = \frac{4c(p-p^2)}{1+c}$$

$$f'(p) = \frac{4c}{1+c} (1-2p) = 0$$

$$1 - 2p = 0$$

$$p = \frac{1}{2}$$

en cuyo caso

$$H = \frac{c}{1+c}$$

que tiene un valor máximo de $1/2$, cuando $c = 1$; o sea cuando el apareamiento es aleatorio. Si para $p = q = 1/2$, graficamos utilizando diferentes valores de c , veremos que para valores bajos de c , el incremento es casi lineal, sin embargo, a medida que c aumenta, las ganancias en heterocigosidad son decrecientes, como puede verse en la figura 1.

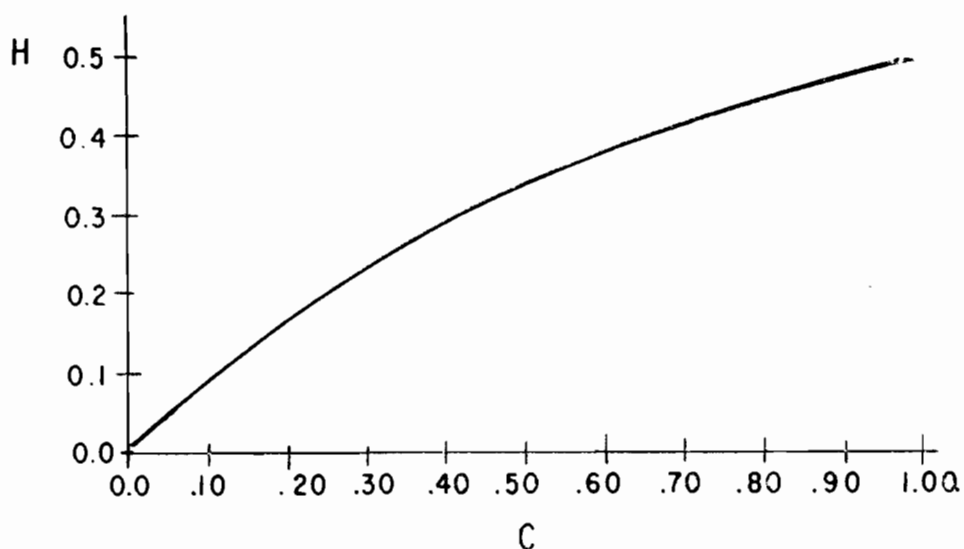


Fig. 1. Porcentaje de heterocigotes (H), para valores de inter cruzamiento (c), cuando $p = q = \frac{1}{2}$

La implicación práctica de esta discusión teórica es que el genotecnista de acuerdo con sus necesidades particulares y del conocimiento de los efectos de la irradiación sobre sus poblaciones, deberá aplicar éstas a las dosis máximas permisibles para obtener una esterilidad que le reporte inter cruzamiento máximo.

Bibliografía

1. ALLARD, R. W. y HANSCH, P. E. *Some parameters of population variability and their implications in plant breeding*. En: *Advances in Agronomy*. Vol. 16. pp. 285-286. 1964.
2. SAWSON, C. A. y WIEBE, G. H. *A Paul Bunyan plant breeding enterprise with barley*. *Crop Science* 2: 347-348. 1962.