

ENDOGAMIA=CONSANGUINIDAD

Una población se dice endogámica cuando existen en ellas cruzamientos entre individuos emparentados.

La obtención de líneas consanguíneas ó endogámicas en vegetales significa obligatoriamente la autofecundación de plantas hermafroditas o forzar cruzamientos entre hermanos en animales durante varias generaciones. Esta situación conduce a:

- a) Las líneas endogámicas muestran reducido vigor y fertilidad.
- b) Las líneas endogámicas llegan a ser líneas puras.

Como consecuencia de autofecundaciones sucesivas o cruzamientos emparentados irán surgiendo homocigotos recesivos para muchos genes deletéreos (aquellos que tienen reducida su “fitness” o eficacia biológica. Tienen disminuida la capacidad de supervivencia y también la de reproducirse) ó también letales; por lo que los individuos serán cada vez más débiles, menos fértiles y las líneas más difíciles de mantener. Las líneas donde aparezcan letales en homocigosis se perderán y tras varias generaciones de autofecundaciones forzosas no habrá letales pero podrán tener alelos deletéreos.

Consecuencia de la consanguinidad (“Inbreeding”)

En especies **autógamas** como trigo y avena la depresión por consanguinidad es mínima y los genotipos homocigotos se usan como cultivares para producción comercial.

En especie **alógamas** como el maíz los genotipos homocigotos se pueden producir rápidamente pero su rendimiento es menor que el de los cultivares híbridos que se usan para producción comercial.

La depresión por consanguinidad es severa en algunas especies poliploides (alfalfa) ya que los genotipos homocigotos no sobreviven.

Fines de la consanguinidad

Un propósito del “inbreeding” es el desarrollo de genotipos que se puedan mantener a través de múltiples generaciones para la producción de semilla.

Las variedades **autógamas** se reproducen en sucesivas generaciones sin cambios en su composición genética.

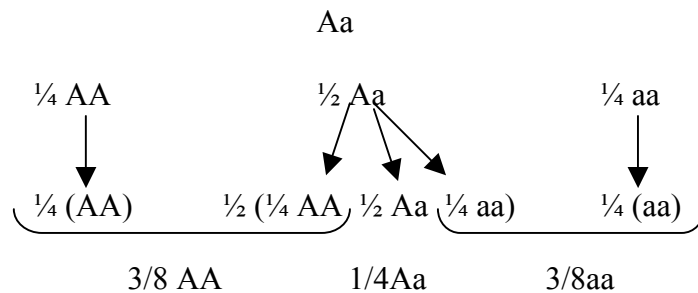
En plantas **alógamas**, la producción de semilla híbrida en una especie depende de la disponibilidad de líneas parentales consanguíneas que puedan mantenerse como tales.

La consanguinidad también se ha utilizado para reducir la frecuencia de genes deletéreos en genotipos que servirán de parentales en cultivares que se propagarán vegetativamente. Una generación de autofecundación permite la expresión y eliminación de genes deletéreos sin que se produzca una marcada depresión por consanguinidad sobretodo en aquellas que habrán de seleccionarse como parentales para el desarrollo de una población.

Si en una población alógama se fuerza la autofecundación a partir de una generación dada, la población tiende a dispersarse en una serie de diferentes homocigotos.

Si consideramos un locus con 2 alelos “A” y “a” y, si en la población las frecuencias de los 3 genotipos son: D=AA; H=Aa y R=aa y la autofecundamos veremos que:

PROPORCIÓN DE HETEROCIGOTOS PARA UN LOCUS TRAS UNA GENERACIÓN DE AUTOFECONDACIÓN:



PROPORCIÓN DE HOMOCIGOTOS Y HETEROCIGOTOS PARA “n” LOCI TRAS “t” GENERACIONES DE AUTOFECONDACIÓN:

Generación “0”	D	H	R
Generación “1”	D + H/4	H/2	R + H/4
Generación “2”	D+H/4+H/8	H/4	R+H/4+H/8
Generación “t”	$D+H/2[1-(1/2)^t]$	$H(1/2)^t$	$R+H/2[1-(1/2)^t]$
Generación “∞”	D+H/2	0	R+H/2

Se observa una tendencia a la acumulación de homocigotos tras sucesivas generaciones de autofecundación.

Esto nos dice que en cada generación de autofecundación la frecuencia de heterocigotos se reduce a la mitad, mientras que la de homocigotos aumenta cada una de ellas en una fracción equivalente a la mitad de la reducción de los heterocigotos.

La consanguinidad se origina en las poblaciones o bien como consecuencia de mecanismos que actúan sobre el sistema reproductivo o bien por reducción del tamaño de la población, lo que nos conduce a un proceso dispersivo. Al reducirse el tamaño de la población los apareamientos se producen entre parientes.

Cuando en una población existe endogamia es preciso seguir la pista de los alelos compartidos por los individuos y que se transmiten de generación en generación. Por tanto, definiremos “alelos idénticos por descendencia” a aquellos que son copias de un mismo alelo presente en un genitor ancestral de modo que dos alelos son idénticos

por descendencia si ambos descienden de un solo alelo presente en el genitor ancestral común. Cuanto más próximo sea el parentesco entre dos genitores, mayor será el número de genes idénticos por descendencia que llevará; por lo que definiremos el Coefficiente de Parentesco como la probabilidad de que dos genes tomados al azar de dos individuos en una población sean idénticos por descendencia.

El Coefficiente de Endogamia (F) de un individuo es la probabilidad de que dicho individuo reciba en un locus dado, dos alelos idénticos por descendencia. El coeficiente de endogamia de un individuo es igual al coeficiente de parentesco de sus padres porque en el cigoto que dio origen a dicho individuo hay dos alelos, uno por cada parental.

CAMBIOS DE LAS FRECUENCIAS DEBIDO A ENDOGAMIA

Supongamos que en una población en donde se comparten genes existen alelos "A" con frecuencia "p" y alelos "a" con frecuencia "q". Si se toma un alelo al azar, la probabilidad de que sea "A" es "p" y la probabilidad de que sea idéntico por descendencia a otro presente en la población es "F". Por tanto, la probabilidad de tener un alelo idéntico por descendencia al ancestral será "pF".

Si tomamos un primer alelo "A", también podemos coger otro "A" que sea idéntico por descendencia. La probabilidad en este caso será $p^2(1-F)$ en donde p^2 es la probabilidad de tomar dos alelos "A" simultáneamente y $1-F$ la probabilidad de que no sean idénticos por descendencia.

Por tanto habrá:

$$pF + p^2(1-F) \quad \text{genotipos "AA"} \quad [p^2 + pqF]$$

$$2pq(1-F) \quad \text{genotipos "Aa"}$$

$$qF + q^2(1-F) \quad \text{genotipos "aa"} \quad [q^2 + pqF]$$

Si $F=1$, $1-F=0$; por lo tanto $pF + p^2(1-F)$ y $qF + q^2(1-F)$ se convertirán en "p" y "q".

Ejemplo: Supongamos que "q" produce una anomalía y su frecuencia en la población es de 0.01. Los homocigotos producidos por cruces al azar serán $q^2=0.0001$. Si se produce un apareamiento entre hermanos $F=1/4$. Los homocigotos para ese alelo son:

$$\begin{aligned} & qF + q^2(1-F) \\ & 0.01 \times 0.25 + 0.0001 (1-0.25) \\ & 0.0025 + 0.000075 = 0.0026 \end{aligned}$$

La probabilidad (P) es 26 veces superior que en una población al azar.

Además del efecto genotípico de la homocigosis la consanguinidad forzada tiene otro efecto claramente visible en las poblaciones animales y en las especies alógamas. Este fenómeno llamado Depresión por consanguinidad se ha visto en maíz y conduce a la pérdida de vigor y fertilidad que es más notoria en las primeras generaciones. Al cabo de 5 ó 6 generaciones de autofecundación no se verifica depresión y las diferencias entre plantas de cada generación son prácticamente inexistentes. Por tanto, parecería que hubiese un paralelismo entre degeneración y homocigosis.

RELACIONES ENTRE EL COEFICIENTE DE CONSANGUINIDAD Y LA DEPRESIÓN POR CONSANGUINIDAD.

En maíz se ha observado:

1. Existe una relación lineal entre porcentaje de homocigosis y comportamiento de genes cuantitativos.
2. La disminución en rendimiento está asociada con la reducción en el nivel de heterocigosis que se pone de manifiesto en el efecto de aditividad mostrado por genes no ligados.
3. Parece que la epistasia no tiene prácticamente efecto en la depresión por consanguinidad.

Un $F=0$ significa ausencia de consanguinidad y $F=1$ individuo completamente consanguíneo. La consanguinidad produce también irregularidades meióticas (ejemplo en maíz, centeno y *Dactylis*) tales como: Reducción del número de quiasmas, asinapsis, etc... verificándose una correlación positiva entre: consanguinidad, alteraciones meióticas y esterilidad.

HETEROSIS

Si se cruzan dos líneas puras de maíz la F1 es uniforme y muchas veces no sólo recupera el vigor perdido sino que lo supera. Este fenómeno recibe el nombre de **Vigor Híbrido** o **Heterosis** ya que numerosos autores atribuyen este efecto a la heterocigosis misma. Este fenómeno puede ser explicado tanto por la Teoría de la Superdominancia como por la Teoría de la Dominancia.

a) Heterosis explicada por la teoría de la superdominancia

Algunos mejoradores son de la idea de que los heterocigóticos son mejores que los homocigóticos porque tienen 2 alelos diferentes para realizar funciones diferentes y que se adaptan mejor a las condiciones ambientales. Este concepto se haya reflejado en la Teoría de la Superdominancia ya que en cebada se vio que factores que son letales en homocigosis aumentan el vigor en heterocigosis. Así, por ejemplo se observó que la cebada aumentaba la longitud del tallo y de la espiga, producía mayor número de hijos, etc.... El aumento del vigor se vio que incluso era mayor en plantas con dos factores letales “albina 7 y xantha 3” que en homocigosis produce deficiencias clorofílicas.

Otro ejemplo de la teoría de la Superdominancia: En *Plectritis congesta* se ha observado heterosis monogénica para el locus Ww, siendo el alelo “W” el que controla “fruto alado” y “ww” controla “fruto sin alas”. En esta planta los heterocigotos “Ww” muestran mayor peso, mayor tallo y mayor grado de ramificación que los “WW” y los “ww”.

b) Heterosis explicada por la teoría de la dominancia:

Esta teoría supone que la depresión por consanguinidad y la heterosis son fenómenos mendelianos de interacción entre genes dominantes que aumentan el vigor y recesivos genes recesivos que los disminuyen.

Jones demostró que la depresión por consanguinidad se debe a factores deletéreos que en poblaciones alógamas permanecen en encubiertos y que por consanguinidad aparecen produciendo la consabida reducción de vigor.

Las autofecundaciones sucesivas permiten diferenciar líneas homocigóticas diferentes entre sí que presentan diferentes juegos de genes para vigor de tal suerte que cruzamientos entre ellas producirían heterocigosis y, por un efecto de la dominancia heterosis en la F1.

Ejemplo heterosis:

Dos líneas puras de maíz:

El rendimiento de un híbrido con respecto a sus padres puede expresarse de dos formas:

- a) Heterosis respecto a la media de los padres
- b) Heterosis respecto al parental de mayor rendimiento

$F_1=90$; $P_1=60$; $P_2=80$

F_1 = Rendimiento del híbrido

M^P = Rendimiento promedio de los parentales $(P_1 + P_2)/2$

H^P = Rendimiento del mejor parental

$$\text{Mid-Parental Heterosis (\%)} = \frac{F_1 - M^P}{M^P} \times 100 = \frac{90 - 70}{70} \times 100 = 28.6\%$$

$$\text{High-Parental Heterosis (\%)} = \frac{F_1 - H^P}{H^P} \times 100 = \frac{90 - 80}{80} \times 100 = 12.5\%$$

Bases genéticas de la heterosis:

La heterosis se expresa cuando los parentales de un híbrido tienen diferentes alelos en un locus y hay un cierto grado de dominancia entre ellos.

Hipótesis: Dominancia-Sobredominancia.

La diferencia entre las dos hipótesis se muestran con el siguiente cruzamiento:

$$AAbbCC \times AABBcc$$

Suponemos que el alelo "A" tiene un valor de 10 unidades

El alelo B=12 y el alelo b=6

El alelo C=8 y el alelo c=4

Sustituyendo por estos valores cada alelo, el promedio de los alelos AA=10; BB=12; bb=6; CC=8; cc=4. Por tanto el valor (rendimiento) de AAbbCC=10+6+8=24 y el valor de AABBcc=10+12+4=26

$$(P_1) AAbbCC \quad \times \quad AABBcc (P_2)$$

$$(F1) \quad AA \quad Bb \quad Cc$$

Si no hay dominancia.....(F1) 10 9 6 => F1= 25 unidades(No heterosis)

Dominancia Parcial

Bb=10; Cc=7.....(F1) 10 10 7 => F1=27 unidades (Si heterosis)

Dominancia total

BB=Bb=12; CC=Cc=8.....(F1) 10 12 8 => F1=30 unidades (Si heterosis)

Sobredominancia

Bb>BB y bb = 13

Cc>CC y cc = 9.(F1) 10 13 9 => F1=32 unidades (Si heterosis)

La heterosis es mayor en cultivos alógamos que en autógamos.

El uso comercial de los híbridos está restringido a aquellos cultivos en los que la heterosis es suficiente para justificar el costo extra requerido para producir semilla híbrida.

TEORIAS QUE EXPLICAN LA HETEROSIS

La Teoría de la Dominancia supone que la depresión por consanguinidad y la heterosis son fenómenos mendelianos de interacción entre genes dominantes que aumentan el vigor y genes recesivos que lo disminuyen.

Jones demostró que la depresión por consanguinidad se debe a factores deletéreos que en poblaciones alógamas están enmascarados. Al forzar en dichas poblaciones la consanguinidad dichos factores aparecen con reducción del vigor. Tras numerosas generaciones de autofecundación se diferencian líneas homocigóticas distintas que presentan diferentes juegos de genes para vigor de tal manera que cruzamientos entre ellas producirán heterocigosis y, por un efecto de dominancia, heterosis de la F1. De acuerdo con esta teoría, todas las poblaciones heterocigóticas donde se practica consanguinidad conducirán a la obtención de plantas homocigóticas con combinaciones de genes que proporcionarán igual o mayor vigor que la planta de la cual proviene. Pero esto no es así, y el caso mejor y más conocido es el maíz.

Los experimentos de Le Roy Powers parecen ser que fueron los que mejor demostraron que la heterosis es el producto final de la interacción de genes cuantitativos, por lo que genes para la producción de un carácter favorable cuantitativo no necesitan ser dominantes, sino que basta con que el producto de sus acciones individuales sea superior al producido por los productos de interacción de sus progenitores.

Número de frutos, peso por fruto y peso por planta en tres híbridos de tomate y en sus líneas consanguíneas parentales. (Según LE ROY POWERS, 1944).

Líneas o híbridos	Número de frutos por planta	Peso individual del fruto en granos	Producción en gramos por planta.
4109	118,3 ± 12,91	12 ± 0,50	1364 ± 151
F ₁	183,2 ± 13,32	16 ± 0,68	2876 ± 177
4110	109,1 ± 11,34	17 ± 0,58	1868 ± 149
4101	4,3 ± 0,32	119 ± 6,49	513 ± 39
F ₁	20,5 ± 2,27	89 ± 3,66	1827 ± 196
4103	19,5 ± 2,94	55 ± 2,74	1066 ± 159
4102	4,4 ± 0,69	138 ± 12,81	607 ± 86
F ₁	44,5 ± 2,52	55 ± 2,93	2428 ± 150
4110	109,1 ± 11,34	17 ± 0,58	1868 ± 149