

AVANCE GENÉTICO ESPERADO PARA APTITUD COMBINATORIA. MODELO CON ALELOS MÚLTIPLES Y PROBADORES HOMOCIGÓTICOS

EXPECTED GENETIC ADVANCE FOR COMBINING ABILITY. MULTIPLE-ALLEL MODEL AND HOMOZYGOUS TESTERS

Jaime Sahagún Castellanos

Programa Universitario de Investigación y Servicio en Olericultura, Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo, C.P. 56230 Chapingo, Edo. de Méx. Tel y Fax: (01-595) 952-1642. Correo electrónico: jsahagun@taurus1.chapingo.mx

RESUMEN

El modelo de dos alelos por *locus* puede resultar limitado para el estudio teórico de poblaciones formadas por los cruzamientos de tres o más progenitores o de poblaciones de polinización libre. Ignorar esta insuficiencia de este modelo en ocasiones puede conducir a resultados que, a su vez, pueden orientar deficientemente al fitomejorador en la conducción de un programa de mejoramiento genético. Por otra parte, la teoría clásica del mejoramiento de la aptitud combinatoria fue derivada con base en un modelo de sólo dos alelos. Este estudio se diseñó para derivar la respuesta a la selección para aptitud combinatoria (R) de una población de líneas con un coeficiente de endogamia F, alelos múltiples y probadores homocigóticos. Se encontró que la R tiene una relación directa con F y que depende de la varianza genética aditiva (σ_A^2) y de la covarianza entre los valores aditivos y las desviaciones de dominancia de los mestizos ($\sigma_{A,DMu}$). Además, el análisis efectuado mostró que $\sigma_{A,DMu}$ puede determinar la existencia de una R negativa y hacer que la varianza genética de los mestizos sea cero. El límite mínimo de $\sigma_{A,DMu}$ es $-(1/4)\sigma_A^2 - (1/2)\sigma_{DMu}^2$, donde σ_{DMu}^2 es la varianza de los mestizos. También se encontró que cuando los resultados obtenidos se expresaron en términos de sólo dos alelos, se produjo una coincidencia completa con los resultados que para este caso ya se habían derivado con un enfoque diferente. En particular, se encontró que la R es negativa si con sobredominancia positiva, $d = ka$ ($k > 1$), $[(k-1)/(2k)] < q < 1$ y si es con sobredominancia negativa, $d = ka$ ($k < -1$), $0 < q < [(k+1)/(2k)]$. Aquí, q, d, y a representan la frecuencia de A_2 y los valores genotípicos de A_1A_2 y A_1A_1 , respectivamente.

Palabras clave: Mejoramiento genético vegetal, covarianza entre valores aditivos y desviaciones de dominancia, varianza de mestizos, regresión de progenies de líneas sobre mestizos.

SUMMARY

The model for two alleles at a *locus* might be limited for the theoretical study of open pollinated populations and populations derived from the crosses among three or more parents. Ignoring this drawback in such model can mislead the plant breeders in their pro-

grams. On the other hand, the classical theory of breeding for combining ability was derived from the basis of models of two alleles per *locus*. This study was designed to derive the response to selection for combining ability of a population of lines with multiple alleles, an inbreeding coefficient F, and homozygous testers. It was found that the response to selection (R) and F are directly related and that R depends on the additive variance (σ_A^2) and the covariance between additive values and dominance deviations of the testcrosses ($\sigma_{A,DMu}$). In addition, it was determined that $\sigma_{A,DMu}$ can produce a negative response to selection and a zero value for the genetic variance of the testcrosses. The minimum value for $\sigma_{A,DMu}$ is $-(1/4)\sigma_A^2 - (1/2)\sigma_{DMu}^2$, where σ_{DMu}^2 is the genotypic variance of the testcrosses. It was also found that when the results derived in this study were expressed in terms of the model for two alleles, there was a complete agreement relative to those already obtained for the two-allele model with a different approach. Particularly, it was found that R is negative when, with positive overdominance, $d = ka$ ($k > 1$), $[(k-1)/(2k)] < q < 1$, and when with negative overdominance, $d = ka$ ($k < -1$), $0 < q < [(k+1)/(2k)]$. Here q, d, and a are the frequency of A_2 and the genotypic values of A_1A_2 and A_1A_1 , respectively.

Index words: Plant breeding, covariance between additive values and dominance deviations, variance of testcrosses, regression of progenies of lines on their testcrosses.

INTRODUCCIÓN

La selección recurrente para aptitud combinatoria ha sido de interés para el mejoramiento de cultivos tanto de especies alógamas (Rawlings y Thompson, 1962; Allison y Curnow, 1966; Márquez-Sánchez, 1981) como de especies autógamas (Escobar y Molina, 1972; Hernández y Molina, 1980; Benítez, 1998).

La evaluación de mestizos es una fase de la selección recurrente para aptitud combinatoria cuyo objetivo puede ser la identificación de líneas con potencial para la formación de híbridos superiores (Hallauer y Miranda, 1981) o

para la formación de variedades sintéticas (Allison y Curnow, 1966).

En este contexto, para un probador, su sintético es la población que se forma mediante la recombinación de las líneas seleccionadas con base en la evaluación de todos sus mestizos. Se considera que un buen probador debe permitir la selección de las líneas de mayor aptitud combinatoria que, en consecuencia, al recombinarse deben producir los sintéticos superiores. Allison y Curnow (1966) desarrollaron esta forma de evaluar la calidad de un probador para contribuir a la identificación de las líneas de mayor aptitud combinatoria, y Márquez-Sánchez (1981) demostró que este enfoque es equivalente al de la respuesta a la selección que habían descrito Empig *et al.* (1972), basada en la regresión de los valores genotípicos de los mestizos sobre las frecuencias génicas de las líneas. Allison y Curnow (1966) derivaron la teoría para tres probadores: A_1A_1 , A_2A_2 y la población, y Márquez-Sánchez (1981) lo hizo para el probador heterocigótico A_1A_2 . Estos trabajos teóricos, sin embargo, se basaron en un modelo de dos alelos por *locus*.

En la determinación de la respuesta a la selección deben ser frecuentes los casos en que el modelo de dos alelos sea insuficiente. Por ejemplo, cuando la población se forma por el apareamiento de más de dos progenitores, o bien cuando se trata de una población de polinización libre (Sahagún, 2002). Ignorar esta posibilidad puede conducir a la generación de falsas expectativas, por abajo o por encima del auténtico avance genético esperado, y puede significar la cancelación de la posibilidad del conocimiento de la mecánica de la acción génica asociada al multialelismo de la población objeto de estudio (Cockerham, 1983; Cockerham y Matzinger, 1985; Sahagún, 2002). En un modelo de dos alelos por *locus*, la acción génica comúnmente se describe en términos de sólo las varianzas aditiva y de dominancia. Sahagún (2002), con base en la regresión de los valores genotípicos de las progenies que las líneas producen al recombinarse sobre los valores genotípicos de los mestizos, y en un modelo de alelos múltiples por *locus*, encontró que la respuesta a la selección involucra, además de la varianza aditiva, a covarianzas entre valores aditivos y desviaciones de dominancia, y entre desviaciones de dominancia de un tipo y desviaciones de dominancia de otro tipo, y varianzas de desviaciones de dominancia de los mestizos. Este autor, sin embargo, no incluyó probadores homocigóticos. El objetivo de este trabajo fue la determinación y el estudio de la respuesta esperada a la selección para aptitud combinatoria de una población de líneas de cualquier nivel endogámico y número de alelos, y un probador homocigótico.

MÉTODOS Y TEORÍA

La población sujeta a mejoramiento genético y el procedimiento para determinar el avance genético en aptitud combinatoria serán los mismos que consideró Sahagún (2002). Para el caso específico en estudio, éstos se describen brevemente a continuación.

Modelo de población

Con relación a un *locus* se considerará que en la población que es objeto de mejoramiento genético la frecuencia del alelo A_i es p_i ($i=1,2,\dots, s$; $\sum_i p_i = 1$) y que el arreglo genotípico es (Kempthorne, 1957)

$$F \sum_i p_i A_i A_i + (1-F) \sum_i \sum_j p_i p_j A_i A_j \quad (\text{Ec. 1})$$

Este arreglo genotípico es el de una población en que originalmente el coeficiente de endogamia era $F=0$ y que después de haber sido sometida a un proceso endogámico en forma recurrente alcanzó un coeficiente de endogamia F ($0 \leq F \leq 1$). Se supondrá que el avance generacional transcurre en ausencia de los factores que pueden alterar la frecuencia génica (migración, mutación, selección y deriva genética). La epistasis y los efectos maternos también se considerarán ausentes.

Con base en la notación de Kempthorne (1957), el valor genotípico de $A_i A_j (Y_{ij})$ será representado en términos de sólo los efectos aditivos de A_i y A_j (α_i y α_j) y de su desviación de dominancia (δ_{ij}); es decir, $Y_{ij} = \alpha_i + \alpha_j + \delta_{ij}$. Por la naturaleza de estos efectos y desviaciones de dominancia, su media siempre es igual a cero (Kempthorne, 1957). De interés en este trabajo son:

$$\sum_i p_i \alpha_i = \sum_i p_i \delta_{ij} = \sum_i \sum_j p_i p_j \delta_{ij} = 0 \quad (\text{Ec. 2})$$

Por estas características de los efectos, la varianza de los valores aditivos (Kempthorne, 1957), la varianza de las desviaciones de dominancia δ_{iu} y la covarianza entre los efectos aditivos α_i y las desviaciones de dominancia δ_{iu} , son expresables en la notación utilizada por Sahagún (2002), respectivamente, como

$$\sigma_A^2 = 2 \sum_i p_i \alpha_i^2 \quad (\text{Ec. 3})$$

$$\sigma_{DMu}^2 = \sum_i p_i \delta_{iu}^2 \quad (\text{Ec. 4})$$

$$\sigma_{ADMu}^2 = \sum_i p_i \alpha_i \delta_{iu} \quad (\text{Ec. 5})$$

En las Ecuaciones 4 y 5 se ha considerado que el probador es de genotipo $A_u A_u$. Así, por ejemplo, σ_{ADMu}^2 es la varianza de las desviaciones de dominancia de los genotipos que generaría las cruzas del probador con una muestra aleatoria de genotipos de la población.

Avance genético en aptitud combinatoria

Para obtener información de la aptitud combinatoria de las líneas (así se denominará a los genotipos de la población) con base en el probador $A_u A_u$, se evalúan sus mestizos en experimentos de campo. La diferencia entre la media fenotípica de todos los mestizos (\bar{X}_p) y la media de los seleccionados (\bar{X}_s) constituye el diferencial de selección. Éste, multiplicado por el coeficiente de regresión de las medias genotípicas de las familias que genera la recombinación de las líneas (PR) sobre las medias fenotípicas de los mestizos (M), es la expresión correspondiente al avance genético (R) en aptitud combinatoria con el probador $A_u A_u$ (Hallauer y Miranda, 1981); Así, si sólo se recomienda líneas seleccionadas (Falconer, 1989),

$$R = \left(\bar{X}_s - \bar{X}_p \right) \frac{\text{Cov}(M, PR)}{(1/2) \text{Var}(M)} \quad (\text{Ec. 6})$$

en donde *Cov* y *Var* significan covarianza y varianza, respectivamente.

RESULTADOS

El probador homocigótico $A_u A_u$ y la línea $A_i A_i$ forman un mestizo que tiene como arreglo (AG) y valor genotípico (VG), respectivamente,

$$(AG)_M^{ii} = A_i A_u$$

y

$$(VG)_M^{ii} = \alpha_i + \alpha_u + \delta_{iu} \quad (\text{Ec. 7})$$

Similarmente, al mestizo entre la línea $A_i A_j$ y el probador $A_u A_u$ le corresponden, respectivamente, el arreglo y valor genotípico siguientes:

$$(AG)_M^{ij} = (1/2) A_i A_u + (1/2) A_j A_u$$

y

$$(VG)_M^{ij} = (1/2) (\alpha_i + \alpha_j + 2\alpha_u + \delta_{iu} + \delta_{ju}) \quad (\text{Ec. 8})$$

Así, de acuerdo con las Ecs. 1, 2, 7 y 8, la media de los valores genotípicos de los mestizos es

$$\begin{aligned} \mu_{ML} &= F \sum_i p_i (\alpha_i + \alpha_u + \delta_{iu}) + \\ & (1 - F) \sum_i \sum_j p_i p_j (1/2) [\alpha_i + \alpha_j + 2\alpha_u + \delta_{iu} + \delta_{ju}] \\ &= F \alpha_u + (1 - F) (\alpha_u) \\ &= \alpha_u \end{aligned} \quad (\text{Ec. 9})$$

Por su origen, este resultado coincide con el concepto de efecto aditivo del gene A_u (Falconer, 1989).

La recombinación de líneas que es antecedida por la evaluación de los mestizos puede visualizarse como el apareamiento de cada línea con la población, cuyo arreglo gamético es $\sum_v p_v A_v$. Así, la línea $A_i A_i$ produce un arreglo

y un valor genotípico, respectivamente, de la forma

$$(AGR)_R^{ii} = \sum_v p_v A_i A_v \quad (\text{Ec. 10})$$

y, con base en Ecs. 2 y 10,

$$(VGR)_R^{ii} = \alpha_i \quad (\text{Ec. 11})$$

Con un procedimiento similar al utilizado para obtener el resultado (Ec. 11), la línea $A_i A_j$ debe producir, por la recombinación, una progenie cuyo arreglo y valor genotípico son

$$(AGR)_R^{ij} = (1/2) \sum_v p_v A_i A_v + (1/2) \sum_v p_v A_j A_v \quad (\text{Ec. 12})$$

y, con base en Ecs. 2 y 12,

$$(VGR)_R^{ij} = (1/2) (\alpha_i + \alpha_j), \quad (\text{Ec. 13})$$

respectivamente.

De acuerdo con las Ecs. 1, 2, 11 y 13, la media genotípica de las progenies producidas por la recombinación debe ser

$$\begin{aligned} \mu_{PR} &= F \sum_i p_i (\alpha_i) \\ &+ (1 - F) \sum_i \sum_j p_i p_j \left[(1/2)(\alpha_i + \alpha_j) \right] \\ &= 0 \end{aligned} \quad (\text{Ec. 14})$$

Este resultado no es sorpresivo toda vez que la recombinación de las líneas de la población, en conjunto, resulta equivalente al apareamiento aleatorio de la población base que, por ello, reproduce a esta población cuya media genotípica codificada (sin la media) debe ser cero.

Ahora, con relación a la respuesta esperada a la selección, para la covarianza entre los valores genotípicos de los mestizos del probador $A_u A_u$ (M) y los de las correspondientes progenies que se generan por la recombinación de líneas (PR), según las Ecs. 1, 2, 3, 5, 7 y 11, la participación de las líneas tipo $A_i A_i$ es

$$\begin{aligned} P(A_i A_i) &= F \sum_i p_i \left[(VG)_M^{ii} \right] \left[(VGR)_R^{ii} \right] \\ &= F \sum_i p_i (\alpha_i + \alpha_u + \delta_{iu})(\alpha_i) \\ &= F \sum_i p_i \alpha_i^2 + F \sum_i p_i \alpha_i \delta_{iu} \\ &= (F/2) \sigma_A^2 + F \sigma_{A,DMu} \end{aligned} \quad (\text{Ec. 15})$$

Similarmente, de acuerdo con las Ecs. 1, 2, 3, 5, 8 y 13, la contribución de las líneas $A_i A_j$ a la covarianza es

$$\begin{aligned} P(A_i A_j) &= (1 - F) \sum_i \sum_j p_i p_j \left[(VG)_M^{ij} \right] \left[(VGR)_R^{ij} \right] \\ &= (1 - F) \sum_i \sum_j p_i p_j (1/4) [\alpha_i + \alpha_j + 2\alpha_u + \delta_{iu} + \delta_{ju}] [\alpha_i + \alpha_j] \\ &= (1 - F) \sum_i \sum_j p_i p_j (1/4) [\alpha_i^2 + \alpha_j^2 + \alpha_i \delta_{iu} + \alpha_j \delta_{ju}] \\ &= (1 - F) \left[(1/4) \sigma_A^2 + (1/2) \sigma_{A,DMu} \right] \end{aligned} \quad (\text{Ec. 16})$$

En resumen, de acuerdo con los resultados de las Ecs. 14, 15 y 16, la covarianza entre los valores genotípicos de los mestizos cuyo probador es la línea $A_u A_u$ (M) y los de las progenies generadas por la recombinación que sigue de la evaluación de mestizos (PR) es

$$\begin{aligned} Cov[M, PR] &= (F/2) \sigma_A^2 + F \sigma_{A,DMu} \\ &+ (1 - F) \left[(1/4) \sigma_A^2 + (1/2) \sigma_{A,DMu} \right] \\ &= \frac{1+F}{4} \sigma_A^2 + \frac{1+F}{2} \sigma_{A,DMu} \\ &= (1+F) \left[\frac{1}{4} \sigma_A^2 + \frac{1}{2} \sigma_{A,DMu} \right] \end{aligned} \quad (\text{Ec. 17})$$

Por otra parte, la varianza de los valores genotípicos de los mestizos, de acuerdo con las Ecs. 1 y 9 es, en principio,

$$Var[ML] = F \sum_i p_i Y_{iu}^2 + (1 - F) \sum_i \sum_j p_i p_j \left[(1/2)(Y_{iu} + Y_{ju}) \right]^2 - \alpha_u^2$$

De acuerdo con las Ecs. 2, 3, 4, 5, 7 y 8,

$$\begin{aligned} F \sum_i p_i Y_{iu}^2 &= F \sum_i p_i (\alpha_i + \alpha_u + \delta_{iu})^2 \\ &= F \sum_i p_i (\alpha_i^2 + \alpha_u^2 + \delta_{iu}^2 + 2\alpha_i \delta_{iu}) \\ &= F \left[(1/2) \sigma_A^2 + \alpha_u^2 + \sigma_{DMu}^2 + 2\sigma_{A,DMu} \right] \end{aligned} \quad (\text{Ec. 18})$$

$$\begin{aligned}
 & y \\
 & (1-F) \sum \sum p_i p_j \frac{1}{4} [y_{iu} + y_{ju}]^2 \\
 & = (1-F) \sum \sum p_i p_j \frac{1}{4} [\alpha_i^2 + \alpha_j^2 + 4\alpha_u^2 + \delta_{iu}^2 \\
 & \quad + \delta_{ju}^2 + 2\alpha_i \delta_{iu} + 2\alpha_j \delta_{ju}] \\
 & = (1-F) \left[(1/4)\sigma_A^2 + \alpha_u^2 + (1/2) \sum_i p_i \delta_{iu}^2 \right. \\
 & \quad \left. + \sum_i p_i \alpha_i \delta_{iu} \right] \\
 & = (1-F) \left[(1/4)\sigma_A^2 + \alpha_u^2 + (1/2)\sigma_{DMu}^2 + \sigma_{A,DMu} \right] \quad (\text{Ec. 19})
 \end{aligned}$$

Ahora, con base en los resultados (Ecs. 9, 18 y 19), la varianza genotípica de los mestizos correspondientes al probador $A_u A_u$ es

$$Var[ML] = (1+F) \left[\frac{1}{4}\sigma_A^2 + \frac{1}{2}\sigma_{DMu}^2 + \sigma_{A,DMu} \right] \quad (\text{Ec. 20})$$

Para usar la fórmula de la respuesta a la selección (Ec. 6) se requiere la varianza fenotípica, que incluye a la genética de la Ec. 20. Si la evaluación de los mestizos se hace en un experimento con r bloques al azar, la varianza fenotípica es

$$Var[ML]_F = \frac{\sigma^2}{r} + (1+F) \left[\frac{1}{4}\sigma_A^2 + \frac{1}{2}\sigma_{DMu}^2 + \sigma_{A,DMu} \right] \quad (\text{Ec. 21})$$

en donde σ^2 es la varianza del error experimental.

Finalmente, de acuerdo con las Ecs. 6, 17 y 21, la fórmula de la respuesta esperada a la selección con un probador que es una línea homocigótica $A_u A_u$ es

$$R_{ML} = \frac{(\bar{X}_s - \bar{X}_p) \left[(1+F) \left[\frac{1}{4}\sigma_A^2 + \frac{1}{2}\sigma_{A,DMu} \right] \right]}{\frac{1}{2} \left\{ \frac{\sigma^2}{r} + (1+F) \left[\frac{1}{4}\sigma_A^2 + \frac{1}{2}\sigma_{DMu}^2 + \sigma_{A,DMu} \right] \right\}} \quad (\text{Ec. 22})$$

Como el término $(1+F)$ no es coeficiente de σ^2/r y sí del resto de los términos de la varianza y de todos los de la covarianza [Ec. 22], si $\sigma_{A,DMu}$ es positiva R_{ML} es mayor cuando $0 < F \leq 1$ que cuando $F = 0$. Lo mismo sucede cuando $(1/4)\sigma_A^2 + (1/2)\sigma_{A,DMu}$ es positivo. Sin embargo, cuando $(1/4)\sigma_A^2 + (1/2)\sigma_{A,DMu}$ es negativo, R_{ML} decrece a medida que F es mayor, toda vez que el denominador de R_{ML} nunca es negativo.

DISCUSIÓN

Según la Ec. 17, con un probador homocigótico el coeficiente de endogamia de las líneas y los coeficientes de los componentes de la covarianza de la respuesta esperada a la selección tienen una relación lineal positiva. Esto no significa que esta covarianza tenga necesariamente una relación positiva con los coeficientes de endogamia. Esto es así porque tal covarianza tiene como componente a otra covarianza entre efectos genéticos ($\sigma_{A,DMu}$) que, dependiendo de los tipos de acción génica y de las frecuencias génicas, puede ser negativa, como también puede suceder con un probador heterocigótico $A_u A_v$, pero no cuando el probador es la población (Sahagún, 2002). Esto se debe a que con este probador (la población), la covarianza entre mestizos y las progenies que forman las líneas al recombinarse es en realidad una varianza (que nunca es negativa) ya que el mestizo que corresponda a una línea es lo mismo que la progenie que forma esta línea al recombinarse con todas las líneas (la población). Así, mientras que con los probadores $A_u A_u$ y $A_u A_v$ la respuesta a la selección puede ser negativa (debido a la presencia de covarianza entre valores aditivos y desviaciones de dominancia), el uso de la población como probador sólo permite esperar respuestas positivas. Es decir, la comparación de interés en este contexto, más que entre probadores homicigóticos y heterocigóticos es entre probadores genéticamente homogéneos ($A_u A_u$ o $A_u A_v$) y heterogéneos (la población).

En ausencia de variabilidad entre los efectos de dominancia, la covarianza (Ec. 17) es $[(1+F)/4]\sigma_A^2$. La falta de

variabilidad en estas desviaciones, sin embargo, también implica que la varianza genética de los mestizos (Ec. 20) tenga este valor $[(1+F)\sigma_A^2/4]$. Allison y Curnow (1966) y Márquez-Sánchez (1981) para los probadores A_1A_1 y A_2A_2 , con base en el modelo de dos alelos, y Sahagún (2002) con base en un modelo de alelos múltiples y los probadores A_uA_v y la población, llegaron a la misma conclusión.

Con alelos múltiples el análisis detallado se complica en virtud de que las posibilidades en términos de acción génica y frecuencias alélicas son numerosas. Un análisis de las peculiaridades de las covarianzas para la respuesta a la selección aquí requeridas y las que para el mismo propósito utilizó Márquez-Sánchez (1981), se hará con base en el modelo de dos alelos por *locus*. Para ello, se usará la escala de valores genotípicos que asigna los valores \mathbf{a} , \mathbf{d} y $-\mathbf{a}$ a los genotipos A_1A_1 , A_1A_2 y A_2A_2 (Allison y Curnow, 1966) cuyas frecuencias, según (Ec. 1), serán $p^2 + pqF$, $2pq(1-F)$ y $q^2 + pqF$, en donde p y q son las frecuencias de A_1 y A_2 , respectivamente. Para el caso de los probadores homocigóticos A_1A_1 y A_2A_2 , las covarianzas entre valores genotípicos de mestizos y de progenies que se pretende predecir se pueden derivar de la Ec. 17, que describe la covarianza para el caso de alelos múltiples. Considerando que α es el efecto promedio de la substitución de A_2 por A_1 , entonces para dos alelos $\sigma_A^2 = 2pq\alpha^2$ (Falconer, 1989). Además, para $u = 1$, al considerar que $\alpha_1(\alpha_2)$ es el efecto aditivo de $A_1(A_2)$, que es igual a $q\alpha(-p\alpha)$ y que $\delta_{11}(\delta_{21})$ es la desviación de dominancia de A_1A_1 (A_1A_2) que es igual a $-2q^2\mathbf{d}$ ($2pq\mathbf{d}$) (Falconer, 1989), resulta que el segundo término de la Ec. 17 es, según Sahagún (2002), $\sigma_{A,DM1} = -2pq^2\alpha\mathbf{d}$.

Con dominancia parcial positiva ($0 < \mathbf{d} < \mathbf{a}$), $\alpha = \mathbf{a} + (q-p)\mathbf{d}$ siempre será positivo (para $0 < p < 1$) y, consecuentemente, $\sigma_{A,DM1}$ será negativa. En resumen, para el caso de dos alelos cuando el probador es A_1A_1 , la covarianza entre los valores genotípicos de los mestizos (MA_1A_1) y los de las progenies que se desea predecir (PR) es

$$\begin{aligned} Cov[MA_1A_1, PR] &= \left(\frac{1+F}{2} \right) \left[\frac{1}{2} \sigma_A^2 + \sigma_{A,DM1} \right] \\ &= \left(\frac{1+F}{2} \right) \left[pq\alpha^2 - 2pq^2\alpha\mathbf{d} \right] \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} &= \left(\frac{1+F}{2} \right) pq [\alpha - 2q\mathbf{d}] \alpha \\ &= (1+F) \left(\frac{1}{2} pq \right) [\mathbf{a} - \mathbf{d}] \alpha \end{aligned}$$

Con $\mathbf{d} = \mathbf{a}$ esta covarianza se hace cero. Sin embargo, la covarianza puede ser negativa para cualquier caso en que para un nivel de dominancia $k > 1$ ($\mathbf{d} = k\mathbf{a}$). En efecto, dado que en este caso $\mathbf{a} - \mathbf{d}$ es negativo, para que la covarianza sea negativa se requiere que $\alpha > 0$; es decir, que $\mathbf{a} + (q-p)\mathbf{d} > 0$ o sea que $\mathbf{a} + (q-p)k\mathbf{a} > 0$, lo cual, abreviando, sucede si $[(k-1)/2k] < q < 1$. Para el probador heterocigótico A_1A_2 , Sahagún (2002) encontró que la covarianza, y por tanto la respuesta, es negativa si para $k > 1$, $0 < q < (k-1)/2k$ (un intervalo de frecuencias totalmente ajeno al anterior). Estos dos resultados ponen de manifiesto la estrecha relación que hay entre tipo de población (frecuencias alélicas y nivel de dominancia) y tipo de probador. En el caso de sobredominancia negativa, $Cov[MA_1A_1, PR]$ es negativa si $0 < q < (k+1)/(2k)$.

Para el probador A_2A_2 y el modelo de dos alelos, la covarianza entre el valor genotípico de los mestizos y el de las progenies que se desea predecir, partiendo de la Ec. 17 y procediendo luego como en el caso anterior, es

$$\begin{aligned} Cov[MA_2A_2, PR] &= \frac{1+F}{2} \left[\frac{1}{2} \sigma_A^2 + \sigma_{A,DM2} \right] \\ &= \frac{1+F}{2} \left[pq\alpha^2 + 2p^2q\alpha\mathbf{d} \right] \\ &= (1+F) \left(\frac{1}{2} pq \right) [\mathbf{a} + \mathbf{d}] \alpha \end{aligned}$$

Esta covarianza será positiva y en consecuencia habrá ganancia genética cuando ambas $\mathbf{a} + \mathbf{d}$ y α sean negativas o positivas, lo cual sucede con cualquier grado de dominancia parcial ($0 < |\mathbf{d}| < \mathbf{a}$). Además, cuando $0 < \mathbf{d} < \mathbf{a}$ el valor de esta covarianza siempre será de mayor magnitud que la correspondiente al probador A_1A_1 . Al contrario, si hubiera dominancia parcial negativa, la covarianza siempre sería positiva para $0 < p < 1$, tanto para el probador A_1A_1 como para el probador A_2A_2 , pero siempre será mayor para A_1A_1 .

Márquez-Sánchez (1981) basado en el modelo de dos alelos, determinó la covarianza entre los valores genotípicos (en principio fenotípicos) y los de las correspondientes frecuencias génicas efectivas de las unidades de recombinación. Las conclusiones relativas a los probadores A_1A_1 y

A_2A_2 que obtuvo este autor coinciden completamente con las que ya habían obtenido Allison y Curnow (1966) con otro enfoque. Esto también sucede con lo que se ha encontrado en el presente estudio con base en un modelo de alelos múltiples y, particularizando resultados, para sólo dos alelos. Sin embargo, sólo con base en el modelo de alelos múltiples se ha evidenciado que, en términos de los componentes de la covarianza, el origen de la posibilidad de que las respuestas a la selección sean negativas sólo puede estar en las covarianzas $\sigma_{A,DM1}$ y $\sigma_{A,DM2}$, para el caso de los probadores A_1A_1 y A_2A_2 , respectivamente. Para el probador heterocigótico A_uA_v , Sahagún (2002) obtuvo una conclusión similar.

Respecto a las varianzas, las varianzas fenotípicas de los mestizos han sido utilizadas como base para evaluar la calidad de los probadores. De acuerdo con este criterio un probador es mejor que otro si la varianza de los mestizos de aquél es mayor que la de éste (Rawlings y Thompson, 1962). El argumento en que se basa este criterio es que con mayor varianza se facilita la discriminación entre los mestizos. Esto sugiere que el fitomejorador debe estar consciente de que un solo criterio puede no ser suficiente para determinar la calidad de los probadores.

En virtud de que una varianza nunca es negativa, la relación de la magnitud de la varianza de los valores genotípicos de los mestizos y del coeficiente de endogamia de la población sujeta a mejoramiento es lineal y positiva (Ec. 20). Esto significa que con un coeficiente de endogamia de mayor magnitud es más fácil discriminar entre los mestizos sometidos a evaluación. Sin embargo, información de un sólo parámetro puede no ser suficiente. La respuesta esperada a la selección puede ser un complemento de igual o mayor valor. Por ejemplo, de la Ec. 22 se observa que los incrementos del coeficiente de endogamia se asocian con incrementos en la varianza fenotípica. Sin embargo, a los incrementos en F corresponden decrementos en la respuesta que se espera por la selección.

Como en el caso de las covarianzas, en ausencia de variabilidad de las desviaciones de dominancia, las varianzas para mestizos cuyos probadores son la población o un genotipo heterocigótico (Sahagún, 2002) u homocigótico, son iguales. Este caso de acción génica es sólo uno en prácticamente una infinidad de casos.

Si el probador es una línea de genotipo A_uA_u la varianza de los mestizos (Ec. 20) incluye como componentes dos varianzas (σ_A^2 y σ_{DMu}^2), que nunca son negativas, y una covarianza ($\sigma_{A,DMu}$) cuyo valor puede ser menor que cero. De hecho, el límite mínimo de ésta es

$-(1/4)\sigma_A^2 - (1/2)\sigma_{DMu}^2$. Cuando $\sigma_{A,DMu}$ alcanza este límite la varianza genética de los mestizos es cero y no se esperaría respuesta a la selección, pues las diferencias entre los Mestizos serían debidas sólo a variación ambiental.

Para el caso de dos alelos por *locus*, Rawlings y Thompson (1962) encontraron que la varianza de los mestizos es cero si el probador es A_1A_1 y la acción génica es de dominancia completa de A_1 sobre A_2 . Para analizar este resultado en términos de los componentes de la varianza derivada para alelos múltiples (Ec. 20), a partir de ésta se deducirá la varianza que corresponde al modelo de dos alelos y dominancia de parcial a completa. De acuerdo con la notación y efectos que se ha utilizado previamente (Allison y Curnow, 1966), la covarianza entre valores aditivos y desviaciones de dominancia de los mestizos asociados al probador A_1A_1 ($u = 1$) es, según se mostró previamente, $-2pq^2\alpha\mathbf{d}$. Evidentemente, como $\alpha = \mathbf{a} + (q-p)\mathbf{d}$, para $0 < \mathbf{d} < \mathbf{a}$, $\sigma_{A,DM1}$ será negativa siempre que $0 < p < 1$. En virtud de este resultado para $\sigma_{A,DM1}$, de que $\sigma_A^2 = 2pq\alpha^2$ y de que $\sigma_{DM1}^2 = 4pq^3\mathbf{d}^2$ (Sahagún, 2002), la varianza genética de los mestizos correspondientes al probador A_1A_1 , para el caso de dos alelos, de acuerdo con la Ec. 20, es

$$\begin{aligned} \sigma_{M11}^2 &= (1+F) \left[\frac{1}{4}\sigma_A^2 + \frac{1}{2}\sigma_{DM1}^2 + \sigma_{A,DM1} \right] \\ &= (1+F) \left\{ \frac{1}{2}pq \left[\alpha^2 + 4q^2\mathbf{d}^2 - 4q\alpha\mathbf{d} \right] \right\} \\ &= (1+F) \left\{ pq \left[\mathbf{a}^2 + 2(q-p)\mathbf{ad} + (q-p)^2\mathbf{d}^2 \right. \right. \\ &\quad \left. \left. - 4q(q-p)\mathbf{d}^2 - 4q\mathbf{ad} + 4q^2\mathbf{d}^2 \right] \right\} \\ &= \frac{1+F}{2} pq(\mathbf{a}-\mathbf{d})^2 \end{aligned}$$

Rawlings y Thompson (1962), al partir directamente del modelo de dos alelos también llegaron a este resultado, y Márquez-Sánchez (1981) con un enfoque diferente obtuvo el resultado correspondiente al caso de dos alelos y $F = 0$. Sin embargo, con sólo la varianza de los mestizos derivada con base en el modelo de alelos múltiples se ha identificado, en términos de los parámetros que la componen, la fuente potencial de valores negativos de $Cov[M, PR]$ (Ec. 17). Así, por ejemplo, en la covarianza $\sigma_{A,DM1} = p(q\alpha) - 2p^2\mathbf{d} + q(-p\alpha)(2pq\mathbf{d})$ se observa que para el caso en que, por ejemplo, $0 < \mathbf{d} \leq \mathbf{a}$ y $0 < p < 1$, al alelo A_1 de A_1A_1 le

corresponde un valor aditivo positivo ($q\alpha$) cuando la desviación de dominancia de A_1A_1 es negativa ($-2p^2d$), en tanto que el efecto de A_2 es negativo ($-p\alpha$) cuando la desviación de dominancia de A_2A_2 es positiva ($2pqd$), lo que genera una clara relación negativa entre valores aditivos y desviaciones de dominancia. Esta covarianza $\sigma_{A,DM1}$ es también la fuente de las reducciones de la magnitud de la varianza genética de los mestizos correspondientes al probador A_1A_1 .

Ahora, si el probador fuera A_2A_2 , con dos alelos en cada *locus*, la varianza de las desviaciones de dominancia (σ_{DM2}^2) y la covarianza entre los valores aditivos y las desviaciones de dominancia ($\sigma_{A,DM2}$) serían (Sahagún, 2002)

$$\sigma_{DM2}^2 = 4p^3qd^2$$

$$\sigma_{A,DM2} = 2p^2q\alpha d$$

De acuerdo con estos resultados, para el modelo de dos alelos la varianza genética de los mestizos correspondientes al probador A_2A_2 , derivada a partir de la obtenida para el modelo de alelos múltiples (Ec. 20), es

$$\begin{aligned}\sigma_{M22}^2 &= (1+F) \left[\frac{1}{4}\sigma_A^2 + \frac{1}{2}\sigma_{DM2}^2 + \sigma_{A,DM2} \right] \\ &= (1+F) \left[\frac{1}{2}pq\alpha^2 + 2p^3qd^2 + 2p^2q\alpha d \right] \\ &= \frac{1+F}{2}pq(a+d)^2\end{aligned}$$

En el modelo de alelos múltiples, los componentes de esta varianza (Ec. 17) indican que sólo $\sigma_{A,DM2}$ puede ser negativa y su límite mínimo es $-(1/4)\sigma_A^2 - (1/2)\sigma_{DM2}^2$. En el caso de dos alelos este límite se alcanza en el caso de dominancia completa negativa.

CONCLUSIONES

Se determinó la respuesta a la selección para incrementar la aptitud combinatoria de una población de líneas con

un coeficiente de endogamia F y alelos múltiples, basada en la regresión de los valores genotípicos de las progenies generadas por la recombinación de las líneas seleccionadas sobre los valores genotípicos de los mestizos formados con un probador homocigótico. Se encontró que, como en el caso de dos alelos, la respuesta a la selección (R), cuando la covarianza de la fórmula de R es positiva, tiene una relación positiva con F. Así mismo, el modelo de alelos múltiples permitió determinar que la magnitud de R está determinada tanto por la varianza aditiva como por la covarianza entre los valores aditivos y las desviaciones de dominancia de los mestizos ($\sigma_{A,DMu}$). Además, debido a que $\sigma_{A,DMu}$ es una covarianza que puede tomar valores negativos, se encontró que R puede tomar el valor cero o inclusive un valor negativo. También, se encontró que cuando los resultados obtenidos coinciden con los resultados que para el modelo de dos alelos ya se conocía. Resultados adicionales respecto al modelo de dos alelos permitieron concluir que la R es negativa cuando habiendo sobredominancia positiva, $d = ka$ ($k > 1$), $[(k-1)/(2k)] < q < 1$ y cuando habiendo sobredominancia negativa, $d = ka$ ($k < -1$), $0 < q < [(k+1)/(2k)]$. Aquí, q, d y a son la frecuencia de A_2 y los valores genotípicos de A_1A_2 y A_1A_1 , respectivamente.

BIBLIOGRAFÍA

- Allison J C S, R N Curnow (1966) On the choice of tester for the breeding of synthetic varieties of maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 6:541-544.
- Benítez R I (1998) Comparación de métodos de selección recurrente en trigo. II. Respuesta a la selección en poblaciones sin endogamia. *Agrociencia* 32:139-147.
- Cockerham C C (1983) Covariances of relatives from self fertilization. *Crop Sci.* 23:1177-1180.
- Cockerham C C, D F Matzinger (1985) Selection response based on selfed progenies. *Crop Sci.* 25:483-488.
- Empig L T, C O Gardner, W A Compton (1972) Theoretical gains for different population improvement procedures. University of Nebraska. Agric. Exp. Stn Bull. Misc. Pub. 26. 22p.
- Escobar P R, J D Molina G, E Casas D (1972) Una extensión del diseño dialélico incluyendo n-1 veces cada progenitor y su aplicación en trigo. *Agrociencia* 8:179-185.
- Falconer D S (1989) Introduction to Quantitative Genetics. Third Edition. Longman 438 p.
- Hallauer A R, J B Miranda F (1981) Quantitative Genetics in Maize Breeding. Iowa State University Press. Ames, IA. 468 p.
- Hernández S A, J D Molina G (1980) Selección de progenitores de trigo según su aptitud combinatoria general para rendimiento de grano y longitud de espiga. *Agrociencia* 42:77-88.
- Kempthorne O (1957) An Introduction to Genetic Statistics. John Wiley and Sons, New York. 545 p.
- Márquez-Sánchez F (1981) Predicted responses to selection for test-crossing and S_1 testing. *Egyptian J. Genet. Cytol.* 10:187-198.
- Rawlings J O, D L Thompson (1962) Performance level as criterion for the choice of maize testers. *Crop Sci.* 2:217-220.
- Sahagún C J (2002) Avance genético esperado para aptitud combinatoria. Modelo con alelos múltiples y probadores heterocigóticos. *Rev. Fitotec. Mex.* 25:71-80.

