Rev. Fitotec. Mex. Vol. 25 (1): 71-79, 2002

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

EXPECTED GENETIC ADVANCE FOR COMBINING ABILITY. MULTIPLE-ALLELES MODEL AND HETEROZYGOUS TESTERS

Jaime Sahagún Castellanos

[1] Universidad Autónoma Chapingo, Departamento de Fitotecnia. Km. 38.5 Carr. México-Texcoco, Chapingo, Estado de México. Tel. y Fax 01 (595) 952 1500 Ext. 6185.

RESUMEN

La teoría de la predicción de la respuesta a la selección para aptitud combinatoria (R) ha sido basada en un modelo de dos alelos por *locus*. Cuando por su origen, una población no sea compatible con este modelo, la predicción de la respuesta a la selección puede ser errónea y cancelar la oportunidad de estudiar el mecanismo de la acción génica asociada al multialelismo. En este trabajo se estudió la R derivada con base en un modelo de alelos múltiples para la población base (PB) y un individuo heterocigótico de genotipo $A_u A_v$ (H) como probador. Se encontró que: 1) Para PB la covarianza de la regresión de progenies obtenidas por la recombinación de líneas seleccionadas (PR) sobre los mestizos (M) y la varianza genética de los mestizos (σ^2_M) fueron iguales y sólo involucraron la varianza aditiva (σ^2_A) y R siempre fue positiva; 2) Para H, la covarianza de la regresión incluyó σ^2_A y dos covarianzas entre valores aditivos y desviaciones de dominancia de mestizos. Estas covarianzas pueden producir valores negativos de R. Además de los tres parámetros anteriores, σ^2_M incluyó dos varianzas de desviaciones de dominancia de mestizos $(\sigma^2_{DMu}$ y $\sigma^2_{DMv})$ y la covarianza $\sigma_{DMu,DMv}$; 3). Con sólo acción génica aditiva los dos probadores produjeron la misma R, y 4). Cuando los resultados del modelo con multialelismo se redujeron al caso de dos alelos, en general se produjo la misma información que ya se conocía para dos alelos. Además, se encontró que la R es negativa si con sobredominancia positiva, d = ka (k>1), [(1+k)/(2k)]<p<1 y si con sobredominancia negativa d = ka (k<-1), 0<p<[(1+k)/(2k)]. Aquí, p, d y a son la frecuencia de A_1 y los valores genotípicos de A_1A_2 y A_1A_1, respectivamente.

Palabras clave: Mejoramiento genético vegetal, covarianza entre desviaciones de dominancia, varianza fenotípica, regresión de progenies sobre progenitores.

SUMMARY

Theory of prediction of response to selection for combining ability (R) has been derived from a two-allele model. When there is no correspondence between the population under improvement and this model, prediction of R may be misleading and can cancel the opportunity to study the gene action mechanism associated to multiallelism. In this study R was derived according to a model with multiple alleles, the base population (BP) and a heterozygous genotype (H) as testers. It was found that: 1) For BP the covariance of the regression of progeny produced by the recombination of selected lines (PR) on the testcrosses (M) and the genetic variance of the testcrosses (σ^2_M) were equal, involving only additive variance (σ^2_A) and R was always positive; 2) For H the covariances of the regression included σ^2_A and two covariances between additive values and dominance deviations from testcrosses. These covariances may cause negative values of R. Besides the three previous parameters, σ^2_M was composed by two variances of testcross dominance deviations $(\sigma^2_{DMu}$ and $\sigma^2_{DMv})$ and the covariance of these deviations; 3) With only additive gene action R was the same for the two testers, and 4) When the results from multiallelism were reduced to the case of two alleles, in general the information already known for this case was obtained. In addition, it was found that R is negative if with positive overdominance, d = ka (k>1), [(1+k)/(2k)] <p<1 and if with negative overdominance, d = ka (k<-1), 0<p<[(1+k)/(2k)]. Here p, d, and a are the frequency of A_1, and the genotypic values of A_1A_2 and A_1A_1, respectively.

Index words: Plant breeding, covariance between dominance deviations, phenotypic variance, parent-offspring regression.

INTRODUCCIÓN

Una forma de predecir el avance genético para aptitud combinatoria ha sido basada en la determinación de la media de la población que resulta de la recombinación de las líneas cuyos mestizos fueron los superiores (Allison y Curnow, 1966; Márquez-Sánchez, 1981). De hecho, Allison y Curnow (1966) al referirse al mejoramiento genético del maíz (*Zea mays* L.) mediante un procedimiento basado en la evaluación de mestizos y la subsecuente recombinación de las líneas superiores lo denominaron como mejoramiento de variedades sintéticas de maíz. La derivación de la respuesta a esta forma de selección fue hecha por estos autores con base en un modelo de dos alelos por *locus* y correspondió a los probadores A_1A_1, A_1A_2 y S_0 (la población sujeta a mejoramiento).

Márquez-Sánchez (1981) también derivó la respuesta a la selección correspondiente a los probadores A_1A_1, A_1A_2 y S_0. Adicionalmente, este autor hizo la derivación para el caso del probador heterocigótico A_1A_2. En los cuatro

Recibido: 30 de Diciembre de 1999.
Aceptado: 31 de Agosto del 2000.

casos, la derivación se hizo según el procedimiento utilizado por Empig *et al.* (1972), basado en la covarianza entre los valores fenotípicos de los mestizos y las frecuencias génicas efectivas de las unidades de recombinación correspondientes. Este procedimiento, sin embargo, sólo ha sido descrito para el caso de dos alelos por *locus*.

En la práctica genotécnica es frecuente que la población objeto de mejoramiento genético no sea satisfactoriamente descrita en términos de sólo dos alelos por *locus* (Sahagún, 2000). Con alelos múltiples se genera la posibilidad del estudio de parámetros genéticos adicionales a la varianza aditiva y a la varianza de dominancia como componentes de la covarianza entre los valores fenotípicos de los mestizos (M) y los de las progenies que se genera cuando se recombina las líneas seleccionadas (PR) [Hallauer y Miranda, 1981; Cowen, 1986; Sahagún, 2000]. Esta covarianza, por ser parte de la regresión de PR sobre M, puede ser base para la predicción de la respuesta a la selección. Entre los parámetros adicionales a la varianza aditiva y a la varianza de dominancia se puede incluir la varianza de las desviaciones de dominancia de los genotipos de los mestizos y la covarianza entre las desviaciones de dominancia de los genotipos de los mestizos y las de las progenies que se genera por la recombinación de las líneas seleccionadas. Cockerham (1983) y Cockerham y Matzinger (1985) y Sahagún (2000) también se han referido a la covarianza entre los efectos aditivos y los de las desviaciones de dominancia de los genotipos involucrados en la respuesta a la selección.

Con el fin de generar información teórica respecto a la respuesta a la selección para el mejoramiento genético de la aptitud combinatoria de poblaciones cuyo origen no es acorde con el modelo de sólo dos alelos por *locus*, este estudio fue diseñado para derivar la respuesta a la selección para aptitud combinatoria de una población de líneas con cualquier coeficiente de endogamia y número de alelos. Sólo se considerará los casos en que el probador o es heterocigótico o es la propia población. Con base en estas derivaciones se pretende determinar qué parámetros genéticos constituyen la respuesta esperada a la selección y la forma en que contribuyen a ella.

MÉTODOS Y MARCO TEÓRICO

Respecto a la población objeto de mejoramiento genético se supondrá que está formada por individuos diploides y que no hay efectos maternos, mutación, migración, epistasis y desequilibrio de ligamiento. Con equilibrio de ligamiento y sin interacciones entre factores asociados a genes de diferentes *loci*, las derivaciones relacionadas con caracteres cuantitativos pueden ser hechas con base en un solo *locus*, toda vez que el resultado de la acción de todos los *loci* que afectan tal carácter será la suma de los resultados correspondientes a cada *locus* por separado.

Generalizando, a los genotipos de la población que sean sometidos a evaluación se les llamará líneas. Además, la respuesta a la selección para aptitud combinatoria (R) será derivada con base en la fórmula (Hallauer y Miranda, 1981):

$$R = (X_S - X_p)\frac{Cov(M, PR)}{Var(M)_F} \qquad (1)$$

en donde X_s y $\overline{X}_p$, respectivamente, son la media de las líneas seleccionadas (seleccionadas con base en la evaluación de sus mestizos) y la de la población de líneas objeto de mejoramiento; $Cov(M,PR)$ es la covarianza entre las medias fenotípicas de los mestizos (M) y las medias genotípicas de las progenies de las líneas correspondientes que se genera por la recombinación de los materiales seleccionados. De hecho, considerando que los efectos ambientales y los genéticos no están correlacionados, esta covarianza es equivalente a la que involucra sólo valores genotípicos. Por esta razón sólo valores genotípicos serán utilizados en las derivaciones de estas covarianzas. Finalmente, $Var(M)_F$ es la varianza fenotípica de los mestizos.

El arreglo genotípico de la población sujeta a mejoramiento genético será el de la que resulta de someter a la población base a un sistema regular de endogamia hasta alcanzar un coeficiente F. Así, si p_i es la frecuencia del alelo A_i (i = 1, 2, ..., m) el arreglo genotípico de la población sujeta a mejoramiento es

$$F\sum_i p_i A_i A_i + (1-F)\sum_i \sum_j p_i p_j A_i A_j \qquad (2)$$

Los resultados de las derivaciones, cuando corresponda, serán expresados en términos de parámetros de la población base (la que tiene el arreglo genotípico que resulta cuando en la Ecuación 2 se hace $F = 0$). Esta población ha sido muy estudiada (Kempthorne, 1957) y sus parámetros son ampliamente conocidos.

La descripción de los valores genotípicos de los individuos será expresada sólo en términos de los efectos de sus genotipos; es decir, se trata de valores genotípicos codificados por no incluir en su descripción a la media. Así, el valor genotípico del individuo A_iA_j (denotado por Y_{ij}) será explicado como

$$Y_{ij} = \alpha_i + \alpha_j + \delta_{ij}$$

en donde $\alpha_i(\alpha_j)$ es el efecto aditivo del alelo $A_i(A_j)$ y δ_{ij} es la desviación de dominancia asociada al genotipo A_iA_j. En términos de la población base, la varianza de los valores aditivos y la de las desviaciones de dominancia, respectivamente, son (Kempthorne, 1957)

$$\sigma_A^2 = 2\sum_i p_i\alpha_i^2 \quad (3)$$

y

$$\sigma_D^2 = \sum_i\sum_j p_i p_j \delta_{ij}^2 \quad (4)$$

Para la población base también se sabe que (Kempthorne, 1957):

$$\sum_u p_u\alpha_u = \sum_i p_i\alpha_i = \sum_j p_j\alpha_j = \sum_i p_i\delta_{ij}$$
$$= \sum_j p_j\delta_{ij} = \sum_i\sum_j p_i p_j\delta_{ij} = 0 \quad (5)$$

En virtud de que, según (5), $\sum_i p_{iu} = 0$, la varianza de las desviaciones de dominancia δ_{iu} (i = 1, 2, ... , m) se define como

$$\sigma_{DMu}^2 = \sum_i p_i\delta_{iu}^2 \quad (6)$$

Por otra parte, la covarianza entre los valores aditivos de los alelos $A_i(\alpha_i)$ y las desviaciones de dominancia de la forma δ_{iu} (i = 1, 2, ..., m) es definible en la forma

$$\sigma_{A,DMu} = \sum_i p_i\alpha_i\delta_{iu} \quad (7)$$

Respecto a la covarianza entre las desviaciones de dominancia δ_{iu} y δ_{iv} ($u \neq v$), ésta debe ser expresable como

$$\sigma_{DMu,DMv} = \sum_i p_i\delta_{iu}\delta_{iv} \quad (8)$$

RESULTADOS

El probador es la población

Si el probador es la población, su arreglo gamético es igual al de la población de líneas que se forma de la población base (Ecuación 2), independientemente del nivel de endogamia de éstas. De acuerdo con esto, el mestizo de cada línea tipo A_iA_i (A_iA_j) tiene un arreglo y un valor genotípico igual al correspondiente a la progenie que cada línea A_iA_i (A_iA_j) produce por la recombinación de líneas seleccionadas que se hace después de la evaluación de mestizos. Por esta razón, la covarianza entre los valores genotípicos de los mestizos (MP) y los de las familias que genera la recombinación (PR) es en realidad una varianza: La varianza de los valores genotípicos de las familias que producen las líneas tipo A_iA_i y las líneas tipo A_iA_j al recombinarse con la población. Es claro que la línea A_iA_i al recombinarse con la población, cuyo arreglo gamético es $\sum_u p_u A_u$, produce el arreglo y valor genotípico

$$(AGR)_R^{ii} = \sum_u p_u A_i A_u$$

y

$$(VGR)_R^{ii} = \alpha_i$$

Por una extensión de estos resultados para A_iA_i, las líneas tipo A_iA_j al recombinarse con la población deberán producir como arreglo y como valor genotípico, respectivamente, lo siguiente:

$$(AGR)_R^{ij} = (1/2)\sum_u p_u A_i A_u + (1/2)\sum_u p_u A_j A_u$$

y

$$(VGR)_R^{ij} = (1/2)(\alpha_i + \alpha_j).$$

Así, considerando también (2) y (5), la media genotípica de las progenies producidas por la recombinación debe ser

$$\mu_{PR} = F\sum_i p_i(\alpha_i) + (1-F)\sum_i\sum_j p_i p_j[(1/2)(\alpha_i + \alpha_j)] = 0$$

Por lo tanto, la covarianza (o varianza) en cuestión es:

$$Cov[MP, PR] = F\sum_i p_i\alpha_i^2 + (1-F)\sum_i\sum_j p_i p_j\left[\frac{1}{2}(\alpha_i + \alpha_j)\right]^2$$
$$= F\sum_i p_i\alpha_i^2 + (1-F)\sum_i\sum_j p_i p_j\left[\frac{1}{4}\alpha_i^2 + \frac{1}{4}\alpha_j^2\right]$$
$$= \left[F/2 + (1-F)/4\right] 2\sum_i p_i\alpha_i^2$$
$$= \frac{1+F}{4}\, 2\sum_i p_i\alpha_i^2$$
$$= \frac{1+F}{4}\,\sigma_A^2 \quad (9)$$

Consecuentemente, la varianza de los valores genotípicos del mestizo también es

$$Var[MP] = \frac{1+F}{4}\,\sigma_A^2 \quad (10)$$

Así, la varianza fenotípica requerida para efectos de predicción, de acuerdo con (10), es

$$Var[MP]_F = \frac{1}{2}\left\{\sigma^2/r + [(1+F)]/4\right\}\sigma_A^2$$

en donde σ^2 y r son la varianza fenotípica de los mestizos y el número de repeticiones del experimento en que se evalúa los mestizos.

De acuerdo con las Ecuaciones (1), (9) y (10). la respuesta esperada a la selección para aptitud combinatoria correspondiente al uso de la población como probador es

$$R_{MP} = (X_s - X_p)\frac{[(1+F)/4]\sigma_A^2}{\frac{1}{2}\left[\sigma^2/r + [(1+F)/4]\sigma_A^2\right]} \qquad (11)$$

En la varianza de la valores fenotípicos de los mestizos en (11) el coeficiente es ½ debido a que se ha considerado que sólo se recombinan líneas seleccionadas, lo que hace que la variable independiente de la regresión sea el promedio de dos progenitores, lo que duplica la respuesta a la selección (Falconer, 1989).

El probador es un genotipo heterocigótico

Si el genotipo del probador es A_uA_v (u≠v), el arreglo y el valor genotípico del mestizo de la línea A_iA_i son, respectivamente,

$$(AG)^{ii}_{Mh} = (1/2)A_iA_u + (1/2)A_iA_v$$

y

$$(VG)^{ii}_{Mh} = (1/2)[2\alpha_i + \alpha_u + \alpha_v + \delta_{iu} + \delta_{iv}] \qquad (12)$$

Similarmente, al mestizo que forma la línea A_iA_j le corresponde el arreglo genotípico

$$(AG)^{ij}_{Mh} = (1/4)A_iA_u + (1/4)A_jA_u + (1/4)A_iA_v + (1/4)A_jA_v.$$

Y, en congruencia con (12), el valor genotípico, es

$$\begin{aligned}(VG)^{ij}_{Mh} &= (1/2)\left[(VG)^{ii}_{Mh} + (VG)^{jj}_{Mh}\right] \\ &= (1/4)[2\alpha_i + \alpha_u + \alpha_v + \delta_{iu} + \delta_{iv}] \\ &\quad + (1/4)[2\alpha_j + \alpha_u + \alpha_v + \delta_{ju} + \delta_{jv}]\end{aligned} \qquad (13)$$

Ahora, de acuerdo con (5) y (12), la contribución de las líneas A_iA_i a la media genotípica de los mestizos es

$$\begin{aligned}(CMh)_{ii} &= F\sum_i p_i\left[(VG)^{ii}_{Mh}\right] \\ &= F\sum_i p_i(1/2)[2\alpha_i + \alpha_u + \alpha_v + \delta_{iu} + \delta_{iv}] \\ &= F(\alpha_u + \alpha_v)/2\end{aligned}$$

Similarmente, de acuerdo con (13), la contribución de los mestizos de las líneas A_iA_j a la media genotípica de todos los mestizos es

$$\begin{aligned}[CMh]_{ij} &= (1-F)\sum_i\sum_j p_ip_j\left[(VG)^{ij}_{Mh}\right] \\ &= (1-F)[(\alpha_u + \alpha_v)/2]\end{aligned}$$

Por tanto, la media de los valores genotípicos de los mestizos asociados al progenitor heterocigótico A_uA_v es

$$\mu_{Mh} = (\alpha_u + \alpha_v)/2 \qquad (14)$$

Respecto a la covarianza entre los valores genotípicos de los mestizos y los de las progenies de las líneas correspondientes que se genera por el proceso de recombinación, la contribución de las líneas A_iA_i, de acuerdo con (3), (5), (7), (12) y considerando que en la recombinación A_iA_i produce una progenie cuyo valor genotípico es α_i, es

$$\begin{aligned}CC(Mh)_{ii} &= F\sum_i p_i\left[(VG)^{ii}_{Mh}(VGR)^{ii}\right] \\ &= F\sum_i p_i\left\{\frac{1}{2}[2\alpha_i + \alpha_u + \alpha_v + \delta_{iu} + \delta_{iv}]\alpha_i\right\} \\ &= F\sum_i p_i\alpha_i^2 + (F/2)\left[\sum_i p_i\alpha_i\delta_{iu} + \sum_i p_i\alpha_i\delta_{iv}\right] \\ &= (F/2)\left[2\sum_i p_i\alpha_i^2 + \sum_i p_i\alpha_i\delta_{iu} + \sum_i p_i\alpha_i\delta_{iv}\right] \\ &= (F/2)\left[\sigma_A^2 + \sigma_{A,DMu} + \sigma_{A,DMv}\right]\end{aligned}$$

Además, de acuerdo con (3), (13) y considerando que en la recombinación A_iA_j produce una progenie cuyo

valor genotípico es $(\alpha_i + \alpha_j)/2$, la contribución de las líneas A_iA_j a la covarianza es

$$CC(Mh)_{ij} = (1-F)\sum_i\sum_j p_i p_j \left\{ \left[\frac{1}{2}(\alpha_u + \alpha_v + \alpha\alpha_i + \alpha_j) + \frac{1}{4}(\delta_{iu} + \delta_{iv} + \delta_{ju} + \delta_{jv}) \right] (\alpha\alpha_i + \alpha_j)/2 \right\}$$

$$= (1-F)\sum_i\sum_j p_i p_j \left[\frac{1}{4}\alpha_i^2 + \frac{1}{4}\alpha_j^2 + \frac{1}{8}(\alpha_i\delta_{iu} + \alpha_i\delta_{iv} + \alpha_j\delta_{ju} + \alpha_j\delta_{jv}) \right]$$

$$= (1-F)\left[\frac{1}{4}\sigma_A^2 + \frac{1}{4}\left(\sum_i p_i\alpha_i\delta_{iu} + \sum_i p_i\alpha_i\delta_{iv} \right) \right]$$

$$= (1-F)\left[\frac{1}{4}\sigma\sigma_A^2 + \frac{1}{4}(\sigma_{A,DMu} + \sigma_{A,DMv}) \right].$$

Finalmente, con base en estos dos últimos resultados y considerando que la media de las progenies que produce la recombinación es cero, la covarianza entre los valores genotípicos de los mestizos y los de las progenies que resultan de la recombinación es, de acuerdo con (7),

$$Cov[(VG)_{Mh}, (VGR)] = \frac{1+F}{4}\left[\sigma_A^2 + \sum_i p_i\alpha_i\delta_{iu} + \sum_i p_i\alpha_i\delta_{iv} \right]$$

$$= \frac{1+F}{4}\left[\sigma_A^2 + \sigma_{A,DMu} + \sigma_{A,DMv} \right] \qquad (15)$$

Respecto a la varianza de los valores genotípicos de los mestizos, la contribución de los mestizos de las líneas A_iA_i es, de acuerdo con (12) y tomando en consideración las definiciones descritas en (6), (7) y (8),

$$CV(Mh)^{ii} = F\sum_i p_i \left[(VG)_{Mh}^{ii} \right]^2$$

$$= F\sum_i p_i \left[\frac{1}{2}(2\alpha_i + \alpha_u + \alpha_v + \delta_{iu} + \delta_{iv}) \right]^2$$

$$= F\sum_i p_i \left[\alpha_i^2 + \frac{1}{4}\alpha_u^2 + \frac{1}{4}\alpha_v^2 + \frac{1}{4}\delta_{iu}^2 + \frac{1}{4}\delta_{iv}^2 + \alpha_i\delta_{iu} + \alpha_i\delta_{iv} + \frac{1}{2}\alpha_u\alpha_v + \frac{1}{2}\delta_{iu}\delta_{iv} \right]$$

$$= F\left[\frac{\sigma_A^2}{2} + \frac{1}{4}\alpha_u^2 + \frac{1}{4}\alpha_v^2 + \frac{1}{2}\alpha_u\alpha_v \right.$$

$$\left. + \frac{1}{4}\sigma_{DMu}^2 + \frac{1}{4}\sigma_{DMv}^2 + \sigma_{A,DMu} + \sigma_{A,DMv} \right.$$

$$\left. + \frac{1}{2}\sigma_{DMu,DMv} \right]$$

De manera similar, por (13), la contribución de los mestizos de las líneas A_iA_j a la varianza genética entre los mestizos, abreviando, es

$$CV(Mh)^{ij} = (1-F)\sum_i\sum_j p_i p_j \left[(VG)_{Mh}^{ij} \right]^2$$

$$= (1-F)\sum_i\sum_j p_i p_j \left[\frac{1}{2}\alpha_u + \frac{1}{2}\alpha_v + \frac{1}{2}\alpha_i + \frac{1}{2}\alpha_j + \frac{1}{4}\delta_{iu} \right.$$

$$\left. + \frac{1}{4}\delta_{iv} + \frac{1}{4}\delta_{ju} + \frac{1}{4}\delta_{jv} \right]^2$$

$$= \left(\frac{1-F}{2} \right)\left[\frac{1}{2}\sigma_A^2 + \frac{1}{4}\left(\sigma_{DMu}^2 + \sigma_{DMv}^2 \right) + \sigma_{A,DMu} \right.$$

$$\left. + \sigma_{A,DMv} + \frac{1}{2}\sigma_{DMu,DMv} \right.$$

$$\left. + \frac{1}{2}\alpha_u^2 + \frac{1}{2}\alpha_v^2 + \alpha_u\alpha_v \right]$$

Finalmente, considerando que la media de los valores genotípicos de los mestizos es $(\alpha_u + \alpha_v)/2$ (Ecuación 14), la varianza de estos valores genotípicos es

$$Var[(VG)_{Mh}] = \left(\frac{1+F}{2} \right)\left[\frac{1}{2}\sigma_A^2 + \frac{1}{4}\left(\sigma_{DMu}^2 + \sigma_{DMv}^2 \right) + (\sigma_{A,DMu} + \sigma_{A,DMv}) + \sigma_{DMu,DMv} \right] \qquad (16)$$

Así, con base en las Ecuaciones (15) y (16) y de acuerdo con la (1), la respuesta a la selección basada en los mestizos cuyo probador es un genotipo heterocigótico es

$$R_{Mh} = (\bar{X}_s - \bar{X}_p) \times \frac{\left[\sigma_A^2 + \sigma_{A,DMu} + \sigma_{A,DMv} \right]}{\frac{2\sigma^2}{r(1+F)} + \frac{1}{2}\left[\sigma_A^2 + \frac{1}{2}\left(\sigma_{DMu}^2 + \sigma_{DMv}^2 \right) + 2\sigma_{A,DMu} + 2\sigma_{A,DMv} + 2\sigma_{DMu,DMv} \right]} \qquad (17)$$

Como en el caso anterior en que el probador fue la población, se utilizó el coeficiente 1/2 en la varianza de los mestizos por considerar que la regresión fue sobre el promedio de dos progenitores.

DISCUSIÓN

Según la Ecuación (1), si el diferencial de selección es positivo, para el caso en que el probador es la población (Ecuación 11) debe haber una relación lineal positiva entre la respuesta a la selección y la covarianza entre los valores genotípicos de los mestizos y los de las progenies que generan las líneas seleccionadas por la recombinación que se hace con los materiales superiores.

Según la Ecuación (11), el coeficiente de endogamia de las líneas y la magnitud de la respuesta a la selección tienen una relación lineal negativa; es decir, a mayor nivel endogámico de las líneas se espera una menor respuesta a la selección para aptitud combinatoria general (ACG).

En el caso en que el probador fue la población, la covarianza entre mestizo y familia sujeta a predicción fue $[(1+F)/4]\sigma_A^2$. Es decir, la magnitud de la covarianza guarda una relación lineal positiva con el coeficiente de endogamia. Además, de acuerdo con la fórmula de la ganancia genética [Ecuación (1)] significa que con este probador y para cualquier nivel de endogamia y número de alelos la respuesta esperada a la selección nunca será negativa. En los estudios de Allison y Curnow (1966) y Márquez-Sánchez (1981), basados ambos en el modelo de dos alelos por *locus* (y basados en procedimientos diferentes de los aquí utilizados), ya se había concluido que con la población como probador siempre habrá que esperar un avance genético de naturaleza positiva. Sin embargo, estos autores derivaron sus respuestas esperadas a la selección sólo para el caso de un coeficiente de endogamia igual a cero. Este probador es adecuado para ACG.

Respecto al probador heterocigótico $A_u A_v$, el modelo de alelos múltiples produce una covarianza que es una combinación lineal de tres componentes: La varianza aditiva y las covarianzas $\sum_i p_i\alpha_i\delta_{iu}$ y $\sum_i p_i\alpha_i\delta_{iv}$ (Ecuación 15). En general, dependiendo de las frecuencias génicas, las magnitudes de los efectos aditivos y de las interacciones intra alélicas que afectan la variable sujeta a estudio, estas covarianzas pueden tomar valores negativos, el cero y valores positivos; por supuesto, la varianza aditiva siempre es positiva. Debido a estas características de sus componentes, la covarianza de la función de regresión también puede tomar valores negativos, el cero o positivos. Respecto al caso de dos alelos, Márquez-Sánchez (1981) afirmó que la respuesta a la selección (R) con el probador heterocigótico A_1A_2 es igual al promedio de las respuestas que se obtiene con los probadores homocigóticos A_1A_1 y A_2A_2, lo cual parece razonable toda vez que el arreglo gamético de A_1A_2 es igual al promedio de arreglos gaméticos de A_1A_1 y A_2A_2. Por otro lado, A_uA_v puede tener más aplicación para evaluar para aptitud combinatoria específica en cuyo caso la R no es el mejor criterio de evaluación. El probador podría ser un híbrido, como un progenitor potencial en una cruza doble o trilineal (Márquez-Sánchez, 1981).

Debe tenerse presente que la covarianza aquí utilizada (entre valores genotípicos de mestizos y de progenies correspondientes que resultan de la recombinación de líneas seleccionadas, VGR) difiere de la de Empig *et al.* (1972). Además de las diferencias en el número de alelos en que se basan, en que en lugar de VGR, la covarianza utilizada por estos autores tiene la variable cuyos valores son las frecuencias génicas efectivas de las unidades que se recombina. No obstante esta diferencia, tienen similitudes en términos de sus resultados. Para poder tener una idea más precisa de éstas, la covarianza aquí derivada para alelos múltiples se expresará para el caso específico de sólo dos alelos. Para esto se asignará los valores genotípicos **a**, **d** y **-a** a los genotipos A_1A_1, A_1A_2 y A_2A_2 (Allison y Curnow, 1966). Éstos aparecen en la población, según la Ecuación (2), con el arreglo genotípico, muy conocido para el caso,

$$\left(p^2 + pqF\right)A_1A_1 + 2pq(1-F)A_1A_2 + \left(q^2 + pqF\right)A_2A_2$$

en el que p y q son las frecuencias de los alelos A_1 y A_2, respectivamente. Representando con α el efecto de sustituir al azar A_2 por A_1 (Falconer, 1989), a continuación se derivará, a partir de (15), la covarianza para el caso de dos alelos. Por ejemplo, como $\alpha_1 = q\alpha$ y $\alpha_2 = -p\alpha$, resulta que

$$\begin{aligned}\sigma_A^2 &= 2\sum_i p_i\alpha_i^2 \\ &= 2p(q\alpha)^2 + 2q(-p\alpha)^2 \\ &= 2pq(q+p)\alpha^2 \\ &= 2pq\alpha^2\end{aligned}$$

Similarmente, se puede encontrar que $\sigma_{A,DM1} = -2pq^2\alpha\,\mathbf{d}$ y, de la misma forma, que $\sigma_{A,DM2} = 2p^2q\alpha\,\mathbf{d}$. Con base en estos resultados para

dos alelos y la Ecuación (15), la covarianza de la regresión es

$$\begin{aligned} Cov[(VG)_{Mh},(\mathrm{VGR})]_2 &= \frac{1+F}{4}\left[2pq\alpha^2 - 2pq^2\alpha\,\mathbf{d}\right] \\ &\quad + 2\mathrm{p}^2 q\alpha\,\mathbf{d}] \\ &= \frac{1+F}{2}\,pq[\alpha+(p-q)\mathbf{d}]\alpha \\ &= \frac{1+F}{2}\left[pq\alpha^2 + p\alpha\,\mathbf{d} - \mathrm{q}\alpha\,\mathbf{d}\right] \\ &= \frac{1+F}{2}\,pq\mathbf{a}\alpha \end{aligned}$$

De esta expresión, sólo α puede ser negativa. Particularizando, α puede ser menor que cero sólo cuando hay sobredominancia positiva o negativa, lo que sucede si para $\mathbf{d} = \mathbf{ka}$ y $k>1$, $1>p>(1+k)/(2k)$, y para $\mathbf{d} = \mathbf{ka}$ y $k<-1$, $0<p<(1+k)/(2k)$, respectivamente. Por ejemplo, si existe sobredominancia negativa en la magnitud $\mathbf{d} = -2\mathbf{a}$, el valor de α es negativo para $0<p<0.25$. En cambio, cuando $\mathbf{d} = 2\mathbf{a}$ α es negativa cuando $0.75<p<1$. En estos casos, y en cualesquiera otros en que la covarianza sea negativa, el avance genético esperado también será negativo. Sin embargo, la sobredominancia y aún la dominancia completa o parcial negativas no parecen ser de ocurrencia importante en la práctica del mejoramiento genético (Allison y Curnow, 1966). La dominancia de parcial a completa parece, por su alta frecuencia de ocurrencia, la que tiene más importancia en la práctica genotécnica (Gardner y Lonquist, 1959; Paterson *et al.*, 1991).

Resumiendo, para la selección para aptitud combinatoria basada en los mestizos correspondientes a un probador heterocigótico se ha encontrado que la respuesta esperada puede ser negativa debido a que en la covarianza de la regresión hay dos componentes que son covarianzas entre valores aditivos y desviaciones de dominancia de mestizos las que, por tener la propiedad de tomar valores negativos, pueden producir predicciones de respuesta a la selección negativas.

Respecto a la varianza de los valores genotípicos de los mestizos que produce un probador heterocigótico A_uA_v (Ecuación 16), ésta incluye tres covarianzas, $\sigma_{A,DM1}$, $\sigma_{A,DM2}$ y $\sigma_{DM1,DM2}$. Según (16), el límite mínimo de la suma de estas tres covarianzas es $-(1/2)\sigma_A^2 - (1/4)\sigma_{DM1}^2 - (1/4)\sigma_{DM2}^2$. Las covarianzas $\sigma_{A,DM1}$ y $\sigma_{A,DM2}$, como se ha mencionado, pueden ser negativas, positivas o inclusive pueden tomar el valor cero. El valor que tomen debe depender tanto de las frecuencias génicas como de las magnitudes de los efectos de los genes tanto los aditivos como los correspondientes a las desviaciones de dominancia. Obviamente, en el caso en que sólo haya acción génica del tipo aditivo, la varianza genética de los mestizos se reduce a $[(1+F)/4]\sigma_A^2$. A este resultado se reduce también la covarianza de la regresión, que en realidad se expresaría (con $\mathbf{d} = 0$) como $[(1+F)/2]pq\mathbf{a}^2$.

En el caso de dos alelos, se tiene que

$$\begin{aligned} \sigma_{A,DM1} + \sigma_{A,DM2} &= -2pq^2\alpha\,\mathbf{d} + 2p^2 q\alpha\,\mathbf{d} \\ &= 2\mathrm{pq(p-q)}\alpha\,\mathbf{d} \end{aligned}$$

Por supuesto, esta suma de covarianzas es igual a cero si $\mathrm{p} = 0.5 = \mathrm{q}$, como sucede en la población resultante de una cruza entre dos líneas homocigóticas contrastantes. Con $\mathrm{q}>\mathrm{p}$ ($\mathrm{q}<\mathrm{p}$), considerando que $\mathbf{a}$ es positiva y $0<\mathbf{d}<\mathbf{a}$, $\sigma_{\mathrm{A,DM1}} + \sigma_{\mathrm{A,DM2}}$ es negativa (positiva); es decir, en poblaciones cuyos genes deseables tienen frecuencias bajas la contribución de esta suma de covarianzas a la varianza de los mestizos es negativa mientras que en poblaciones mejoradas (con $\mathrm{p}>0.5$) $\sigma_{\mathrm{A,DM1}} + \sigma_{\mathrm{A,DM2}}$ es positiva y contribuirá a una más fácil discriminación entre mestizos y, en consecuencia, entre líneas.

Respecto a la covarianza de desviaciones de dominancia para el caso de dos alelos ($u = 1$ y $v = 2$), si la desviación de dominancia de A_iA_j se representa por δ_{ij}, resulta que $\delta_{11} = -2q^2\mathbf{d}$, $\delta_{22} = -2p^2\mathbf{d}$ y $\delta_{12} = 2pq\mathbf{d}$. Así,

$$\begin{aligned} \sigma_{DM1,DM2} &= \sum_i p_i\delta_{i1}\delta_{i2} \\ &= p\delta_{11}\,\delta_{12} + q\delta_{21}\delta_{22} \\ &= p(-2q^2\mathbf{d})(2pq\mathbf{d}) + q(2pq\mathbf{d})(-2p^2\mathbf{d}) \\ &= -4p^2q^3\mathbf{d}^2 - 4p^3q^2\mathbf{d}^2 \\ &= -4p^2q^2\mathbf{d}^2 \\ &= -(2pq\mathbf{d})^2 \end{aligned}$$

Es decir, esta covarianza siempre será negativa y es igual $a-\sigma_D^2$, el valor negativo de la varianza de dominancia asociada al modelo de dos alelos de la población no endogámica bajo apareamiento aleatorio (Falconer, 1989).

Finalmente, con respecto a la suma de las varianzas de los mestizos $\sigma_{DMu}^2 + \sigma_{DMv}^2$, con sólo dos alelos ésta es

$$\begin{aligned}\sigma^2_{DMu} + \sigma^2_{DMv} &= \sum_i p_i \delta^2_{i1} + \sum_i p_i \delta^2_{i2} \\ &= p\delta^2_{11} + q\delta^2_{21} + p\delta^2_{12} + q\delta^2_{22} \\ &= p(-2q^2\mathbf{d})^2 + q(2pq\mathbf{d})^2 + p(2pq\mathbf{d})^2 \\ &\quad + q(-2p^2\mathbf{d})^2 \\ &= 4pq^3\mathbf{d}^2 + 4p^3q\mathbf{d}^2 \\ &= 2pq\mathbf{d}^2\left(p^2 + q^2\right) \\ &= 2pq\mathbf{d}^2(1-2pq)\end{aligned}$$

Resumiendo, considerando estos últimos tres resultados, y además que $\sigma^2_A = 2pq\alpha^2$ y que $\mu_{Mh} = 0$, resulta que la varianza genética de los mestizos que corresponden al probador heterocigótico A_1A_2 es

$$\begin{aligned}\sigma^2_{Mh} &= [(1+F)/2] \\ &\quad \times\left[\frac{1}{2}\sigma^2_A + \frac{1}{4}\left(\sigma^2_{DM1} + \sigma^2_{DM2}\right) + \left(\sigma_{A,DM1} + \sigma_{A,DM2}\right)\right] \\ &\quad + \sigma_{DM1,DM2}\ ] \\ &= \frac{1+F}{2} pq\mathbf{a}^2\end{aligned}$$

Y si $F = 0$, entonces

$$\sigma^2_{Mh} = \frac{1}{2} pq\boldsymbol{a}^2$$

Partiendo directamente del modelo de dos alelos, Márquez-Sánchez (1981) obtuvo esta varianza usando el enfoque de Empig *et al.* (1972) para determinar la respuesta a la selección.

Finalmente, la varianza de los valores genotípicos de los mestizos correspondientes a la población como probador según se expresa en (10) es $[(1+F)/4]\sigma^2_A$, cuya magnitud tiene una relación lineal y positiva con el coeficiente de endogamia de la población; es decir, a mayor coeficiente de endogamia mayor magnitud de la varianza y, consecuentemente, mayor oportunidad para discriminar entre los mestizos en forma apropiada. Esto, sin embargo, no necesariamente está asociado a una mayor respuesta a la selección toda vez que de acuerdo con la fórmula de la respuesta esperada, una mayor varianza de los mestizos sugiere una menor respuesta. Esto a su vez sugiere que puede ser conveniente buscar otra forma de evaluar la ganancia genética en la aptitud combinatoria como tal.

Para estudiar la relación que en el caso del modelo de dos alelos existe entre el enfoque de Empig *et al.* (1972) y el que se usa en este estudio (Hallauer y Miranda, 1981), a continuación se hace una breve discusión a este respecto. En el contexto del modelo de dos alelos, las líneas A_1A_1, A_1A_2 y A_2A_2, mediante la recombinación que se hace después de la evaluación de mestizos, generan progenies cuyos arreglos genotípicos son, respectivamente,

$$pA_1A_1 + qA_1A_2,\ (1/2)pA_1A_1 + (1/2)A_1A_2 + (1/2)qA_2A_2$$

y

$$pA_1A_2 + qA_2A_2$$

Los valores genotípicos de estas progenies son $q\alpha$, $(1/2)(q-p)\alpha$ y $-p\alpha$. La covarianza entre la variable que toma estos valores genotípicos (PR) y la variable asociada a los valores genotípicos de los mestizos correspondientes (M) no cambia si a cada valor de PR, $q\alpha$, $(1/2)(q-p)\alpha$ y $-p\alpha$, se le suma $p\alpha$. Después de esta adición, los valores genotípicos son α, $(1/2)\alpha$ y 0, que pueden ser visualizados como p (frecuencia génica del alelo favorable: 1, ½ y 0, respectivamente, de las líneas A_1A_1, A_1A_2 y A_2A_2) multiplicado por α. Así, la covarianza entre M y PR puede expresarse en términos de p y α (una constante) en la forma

$$\begin{aligned}Cov(M, \mathrm{PR}) &= Cov[M, p\alpha] \\ &= \alpha Cov[M, p]\end{aligned}$$

Con base en este resultado, la fórmula que presentan Hallauer y Miranda (1981) para la respuesta a la selección en el caso de dos alelos se tiene que

$$\begin{aligned}R &= \left(X_S - X_p\right)\frac{Cov[M, PR]}{\frac{1}{2}Var(M)_F} \\ &= \frac{\left(X_S - X_p\right)Cov[M, p]\alpha\alpha}{[Var(M)_F]^{0.5}\ \frac{1}{2}\ [Var(M)_F]^{0.5}} \\ &= i\frac{Cov[M, p]\ 2\alpha\alpha}{[Var(M)_F]^{0.5}}\end{aligned}$$

En esta expresión i es la intensidad de selección o diferencial de selección estandarizado. Este resultado, como era de esperarse, significa que los dos enfoques para derivar R son en realidad el mismo en el caso de dos alelos por *locus*.

CONCLUSIONES

Usando como probadores un genotipo heterocigótico y la población base se determinó la respuesta esperada a la selección para aptitud combinatoria (R), con base en un modelo de alelos múltiples. De la información generada para este fin se encontró que cuando el probador fue la población, la covarianza de la regresión fue igual a la varianza genética de los mestizos e involucraron sólo la varianza aditiva, en una relación tal que hace que la respuesta esperada siempre sea positiva. Además, la covarianza y la varianza tuvieron una relación lineal positiva con el coeficiente de endogamia.

Respecto al probador heterocigótico $(A_u A_v)$, la covarianza de la regresión además de involucrar la varianza aditiva incluye dos covarianzas entre valores aditivos y desviaciones de dominancia de mestizos. Estas covarianzas pueden determinar una R negativa. Además de los tres parámetros anteriores, la varianza genotípica de los mestizos incluye dos varianzas de desviaciones de dominancia de mestizos $\left(\sigma^2_{\mathrm{DMu}} \text{ y } \sigma^2_{\mathrm{DMv}}\right)$ y la covarianza entre las desviaciones de dominancia de un tipo de mestizos (DMu) y las del otro tipo (DMv).

Con sólo acción génica aditiva tanto la varianza como la covarianza se reducen a las del caso que corresponde a la población base como probador. La expresión de las varianzas y covarianzas anteriormente referidas en términos de sólo dos alelos produjo los resultados que al respecto ya se conocía. Resultados adicionales con respecto al modelo de dos alelos permitieron concluir que la R es negativa cuando habiendo sobredominancia positiva, $\mathbf{d} = \mathbf{ka}$ $(k>1)$, $(1+k)/(2k)<p<1$ y cuando habiendo sobredominancia negativa, $\mathbf{d} = \mathbf{ka}$ $(k<-1)$, $0<p<(1+k)/(2k)$.

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.

Cockerham C C (1983) Covariances of relatives from self fertilization. Crop Sci. 23:1177-1180.

Cockerha C C, D F Matzinger (1985) Selection response based on selfed progenies. Crop Sci. 25:483-488.

Cowen N M (1986) Selection theory for selfed progenies. Theor Appl Genet 73:182-189.

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. 22 p.

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.

Gardner C O, J H Lonquist (1959) Linkage and the degree of dominance of genes controlling quantitative characters in maize. Agron. J. 51:524-528.

Kempthorne O (1957) An Introduction to Genetic Statistics. John Wiley and Sons, New York, 545p.

Márquez-Sánchez F (1981) Predicted responses to selection for testcrossing and S_1 testing. Egypt. J. Genet. Cytol. 10:187-198.

Paterson A H, D Damon, J D Hewitt, D Zamir, H D Rabinowitch, S E Lincoln, E S Lander, S D Thanksley (1991) Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: Comparison across species, generations and environments. Genetics 127:181-197.

Sahagún J (2000) Selección con mestizos en poblaciones con multialelismo. *In*: Memorias del XVIII Congreso Nacional de Fitogenética: Notas Científicas. F Zavala G, R Ortega P, J A Mejía C, I Benítez R y H Guillén A (eds.). SOMEFI. p. 18.