

# SISTEMAS DE SELECCION COMBINADA, FAMILIAL E INDIVIDUAL EN EL MEJORAMIENTO GENETICO DEL MAIZ (*Zea mays* L.)

Fidel Márquez Sánchez\*

## R E S U M E N

Se describen nueve métodos posibles de selección combinada en maíz partiendo de tres tipos de familias: medios hermanos (MH), hermanos completos (HC) y líneas  $S_1$  o auto hermanos (AH) y tres tipos de polinización: libre con un compuesto balanceado de las familias como polinizador (PL), cruzas del tipo apropiado entre plantas seleccionadas para generar el mismo tipo de familias, y autofecundación en las plantas seleccionadas. Mediante la fórmula general de la respuesta a la selección, se obtienen las respuestas esperadas para los métodos excepto para uno en que ya ha sido obtenida previamente; dichos métodos se compararon con los de los sistemas de selección familiar e individual en una población de maíz que tiene una heredabilidad del 20% y grado de dominancia 1.3, bajo el supuesto que la frecuencia génica es 0.5. Se hacen algunas consideraciones de orden teórico-práctico en cuanto a ganancia por ciclo y por año y a facilidades disponibles para elegir sistema y método de selección.

---

\* Profesor-Investigador de la Rama de Genética del Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.

# COMBINED, FAMILY AND INDIVIDUAL SELECTION SYSTEMS IN THE BREEDING OF MAIZE (*Zea mays* L.)

## S U M M A R Y

Nine methods of combined selection in maize derived from three types of families and three types of pollination are described. Families are of half sibs (MH), full sibs (HC) and  $S_1$  lines or self sibs (AH), while pollination procedures are crosses of the appropriate kind among selected plants in order to generate the same type of family, pollination with a balanced composite of the families under test, and self pollination of selected plants. Expected responses to selection of the methods are obtained through the general response to selection formula and are compared with those of the individual and family selection systems. The maize population to which selection is applied is supposed to have heredability of 0.20, degree of dominance of 1.3 and gene frequency of 0.5. Some theoretical and practical considerations on gain per cycle and gain per year are made in relation to the choice of the most adequate system and method of selection.

## I N T R O D U C C I O N

En los métodos de selección masal se aprovecha la mitad de la variación genética aditiva ( $\sigma_A^2$ ) entre los individuos; sin embargo, los valores fenotípicos son tan afectados por el medio ambiente que la respuesta por ciclo es sumamente baja, realizándose un año por ciclo.

En los métodos de selección familiar, al tomarse como unidad de selección a la familia, los valores fenotípicos son los promedios de sus valores individuales; por lo tanto, los efectos ambientales tienden a anularse y los valores fenotípicos se acercan a los valores genéticos si las pruebas de las familias se llevan a cabo en un número adecuado de años y localidades. Dependiendo del tipo de familia se aprovecharán porciones variables de  $\sigma_A^2$ : 1/4 para familias de medios hermanos (MH), 1/2 para familias de hermanos completos (HC) y 1 para las familias de auto hermanos (AH)\* si en este último caso la frecuencia génica tiene valor de 1/2. Para familias de MH y HC se requieren dos años por ciclo y para familias de AH, tres.

La selección combinada pretende conjuntar las respuestas a la selección familiar y a la selección masal (o individual en algunos casos) seleccionando primero a las mejores familias (selección interfamiliar) y enseguida a los mejores individuos dentro de cada familia (selección intrafamiliar). A fin de conferir adaptabilidad a las poblaciones así mejoradas, la selección interfamiliar se practica por medio de la información que proporcionan varios lotes foráneos de experimentación, mientras que la selección intrafamiliar se practica en el campo experimental en una repetición de las familias bajo prueba. Como se verá adelante, según el método se requerirán desde 1 hasta 3 años por ciclo.

---

\* A lo largo de este escrito las familias serán el material básico de selección en cada generación; en este contexto las familias de auto hermanos (AH) son el equivalente de líneas  $S_1$

Por ser el maíz una planta monoica y por la morfología de sus órganos sexuales, es sumamente fácil la polinización manual, lo que permite practicar varios sistemas de apareamiento incluyendo los de especies animales y vegetales.

Los sistemas de polinización básicos son: a) Polinización libre que genera familias de MH; b) Cruzas fraternales con mezcla de polen (#) entre familias seleccionadas que también generan familias de MH; c) Cruzas planta a planta (PaP) entre familias seleccionadas que generan familias de HC y d) Autofecundaciones dentro de familias seleccionadas que generan familias de AH.

Si se consideran a los tres tipos de familias (MH, HC y AH) y los cuatro tipos de polinización, se pueden hacer, al menos en teoría, doce métodos de selección combinada cuyas respuestas dependerán tanto del tipo de familia usado como del sistema de polinización.

En la práctica, sin embargo, sólo tienen sentido nueve de estos métodos de selección de los cuales se escogerá aquel que de, en lugar de la mayor respuesta por ciclo, la mayor respuesta por año puesto que algunos de ellos involucran más de un año por ciclo.

En este escrito se describirán los nueve métodos y se derivarán sus respuestas teóricas a la selección en ocho<sup>1</sup> de ellos mediante la fórmula general de la respuesta a la selección. Finalmente se discutirán sus características metodológicas a fin de coadyuvar en la elección del sistema más adecuado y se compararán los métodos de selección combinada con los de selección familiar e individual mediante las predicciones respectivas usando los parámetros genéticos y fenotípicos de una población de maíz.

## REVISION DE LITERATURA

Lonnquist (1964) adelantó la descripción de un método de selección combinada llamado por él Selección Modificada de Mazorca por Surco

---

<sup>1</sup> En un método (SCIV, ver Tabla 2) la respuesta ya ha sido obtenida. En el método SCVII, se obtuvo la respuesta por Molina (1979) en una forma directa; en el Apéndice se obtiene también esta respuesta mediante la fórmula general

(modified ear-to-row selection). Consiste básicamente en seleccionar primero las mejores familias de medios hermanos en experimentos foráneos de selección interfamiliar; enseguida, en un campo de desespigamiento sembrado en el mismo año, en el que los surcos hembra son una repetición de las mismas familias bajo prueba y los surcos macho un compuesto balanceado de éstas, en las familias seleccionadas se practica selección masal; de esta suerte, como las mazorkas de las plantas seleccionadas son de polinización libre (PL) darán lugar a familias de MH para el siguiente ciclo de selección. Como puede apreciarse, un ciclo de selección requiere de solo un año. A este método lo llamaremos Lonnquist-Paterniani (L-P) y como veremos adelante corresponde a SCIV de la Tabla 2.

Posteriormente Webel y Lonnquist (1967) presentaron resultados sobre este sistema así como la respuesta esperada la cual es:

$$R_{L-P} = \frac{i_B \frac{1}{8} \sigma_A^2}{\sigma_{B(MH)}} + \frac{i_W \frac{3}{8} \sigma_A^2}{\sigma_{W(MH)}}$$

siendo  $\sigma_{B(MH)}^2$  y  $\sigma_{W(MH)}^2$  las varianzas fenotípicas de las medias de familias y de los individuos dentro de las familias (en este caso, de medios hermanos), respectivamente, e  $i_B$  e  $i_W$  las respectivas intensidades de selección (a lo largo de este escrito se usará el mismo tipo de notación: B para designar interfamiliar y W para intrafamiliar, cambiando solamente los símbolos entre paréntesis según el tipo de familia).

Un poco antes de este último trabajo, Paterniani (1967) presentó también resultados sobre este método. Nueve años más tarde Compton y Comstock (1976) sugieren hacer este sistema en dos años: en el primero hacer la selección interfamiliar y en el segundo, exclusivamente con las familias seleccionadas, hacer la selección intrafamiliar en un lote de desespigamiento similar al del método original. La respuesta esperada que ellos presentan es:

$$R_{C-C} = \frac{i_B \frac{1}{4} \sigma_A^2}{\sigma_{B(MH)}} + \frac{i_W \frac{3}{8} \sigma_A^2}{\sigma_{W(MH)}} \quad \frac{1}{/}$$

---

$\frac{1}{/} \sigma_B^2$  se refiere a la componente de varianza fenotípica entre familias y  $\sigma_W^2$  a la componente de varianza fenotípica dentro de familias. Cuando haya necesidad de precisar componentes genético o ambiental seguirán a B o W, las letras G y E, respectivamente.

Como puede apreciarse la diferencia en este esquema es la respuesta entre familias que es el doble de la del esquema original; esto se debe a que la polinización solo se lleva a cabo entre familias seleccionadas en la segunda fase del ciclo, es decir, la primera fase constituye la selección familiar propiamente dicha cuando se usa semilla remanente.

Compton y Comstock (1976), basándose en los resultados previos de Webel y Lonquist (1967) y en ciclos posteriores de selección de este último estudio en el que la selección inter y la intra aportan aproximadamente lo mismo, calculan una ventaja de 75% de sus métodos sobre el original en términos de respuesta por año.

Otros investigadores que han realizado con éxito este método de selección son Compton y Bahadur (1977), Darrah et al. (1972) y Sevilla (1975).

En 1971 aparece un folleto que compila o deriva la respuesta esperada a los sistemas de selección masal, familiar y combinada usados entre los genotecnistas de maíz. En la versión revisada, Empig et al. (1972), aparece la discusión de la respuesta a la Selección Modificada Mazorca por Surco o de Lonquist-Paterniani (L-P) tal y como fue presentada por Webel y Lonquist (1967).

Como podemos ver en estos trabajos, en esencia se usan familias de medios hermanos que se generan en cada ciclo de selección como resultado de la polinización libre en los lotes de desespigamiento.

El uso de otros tipos de familia y polinización se reduce a los dos trabajos que enseguida informaremos.

Villena y Johnson (1972), con el propósito de reducir la altura de planta en maíces del trópico húmedo, han usado el método de "Selección entre y dentro de familias de hermanos completos". Como el carácter bajo selección se manifiesta prácticamente antes de la floración, es posible, una vez que se ha realizado la selección entre familias, hacer cruzaientos planta a planta (PaP) entre individuos seleccionados de las familias seleccionadas; en estas condiciones se generan familias de hermanos completos con las cuales se inicia el siguiente ciclo de selección.

Al cabo de 7 ciclos de este tipo de selección para Tuxpeño Crema I, 6 para Eto Blanco y 4 para (Mix. 1 x Col. Gpo. 1) X Eto Blanco, obtuvieron disminuciones de altura de planta de 62, 33 y 47 cm, respectivamente. A este método lo llamaremos Villena-Johnson (V-J) y corresponde a SCII de la Tabla 2.

Molina (1979) presenta la derivación de la respuesta esperada al sistema llamado por él "Selección familiar de progenies autofecundadas". La primera fase es la selección interfamiliar de MH en experimentos foráneos, y la segunda consiste en hacer en una repetición de las mismas familias la selección intrafamiliar habiéndose autofecundado previamente todas las plantas de las familias. Con semilla de las plantas seleccionadas de las familias seleccionadas se hace un compuesto balanceado (CB) que se lleva a recombinación genética por medio de cruas # para generar familias de MH para el siguiente ciclo; el sistema por lo tanto requiere de dos años por ciclo y la respuesta esperada es (Molina, 1977):

$$R_M = \frac{i_B \frac{1}{4} \sigma_A^2}{\sigma_{B(MH)}} + \frac{i_W \frac{3}{4} \sigma_A^2}{\sigma_{W(MH)}}$$

pudiéndose apreciar que la respuesta es el doble de la selección L-P. La derivación que hace Molina (1977) es en base a la covarianza de medios hermanos para el numerador de  $R_B$  que es  $\frac{1}{4} \sigma_A^2$ , siendo la diferencia ( $\frac{3}{4} \sigma_A^2$ ) el numerador de  $R_W$ . El autor del presente escrito ha derivado esta misma fórmula siguiendo el método general de Empig *et al.*, 1976; (ver Apéndice). A este método le llamaremos Molina (M) y corresponde a SCVII de la Tabla 2.

## METODO GENERAL DE LA RESPUESTA A LA SELECCION

La fórmula general de la respuesta a la selección, Empig et al. (1972) es:

$$R = \Delta p \frac{\bar{s}_g}{\bar{s}_p} \quad . . (1)$$

en donde  $\Delta p$  es el cambio de la frecuencia génica efectiva ( $p$ ) de la unidad de selección al escoger los progenitores de la siguiente generación en base a sus valores fenotípicos ( $f$ ); por lo tanto, la regresión de las frecuencias génicas efectivas sobre los valores fenotípicos tomados como diferencias ( $D$ ) con respecto a su media es:

$$\beta_{p.f} = \frac{\Delta p}{D}$$

Si  $D$  es la media de dichas diferencias de los individuos seleccionados se le llama diferencial de selección.

Se tiene así:

$$\Delta p = D \beta_{p.f} \quad . . . (2)$$

Por su parte,

$$\beta_{p.f} = \frac{\text{COV } (p, f)}{\sigma_f^2}$$

pero como,

$$\begin{aligned} \text{COV } (p, f) &= \text{COV } (p, g + e) \\ &= \text{COV } (p, g) + \text{COV } (p, e) \\ &= \text{COV } (p, g) \end{aligned}$$

puesto que las frecuencias génicas no están correlacionadas con las desviaciones ambientales; entonces

$$\beta_{p.f} = \frac{\text{COV } (p, g)}{\sigma_f^2} \quad . . . (3)$$

Queda entonces por determinar las frecuencias génicas de la unidad de selección y sus respectivos valores genotípicos para poder estimar  $\text{COV } (p, g)$  tomando en cuenta también las frecuencias a las cuales ocurran dichas unidades de selección.



Por otra parte, una vez conocido el cambio de la frecuencia génica  $\Delta p$  se investiga en cuánto altera este cambio la media de la población; como aquél es muy pequeño se expresa como diferencial de la media genética sobre el diferencial de la frecuencia génica, o sea:

$$\frac{\delta [(p - q) \mu + 2pqh]}{\delta p} = 2 [\mu + (q - p) h] \quad . . . (4)$$

en donde  $\mu + (q - p) h = \alpha$  es el efecto de substitución de un gene en la población.

De este modo, substituyendo Ec. 3 en Ec. 2, y Ec. 2 y Ec. 4 en Ec. 1, queda

$$R = \frac{D \text{ COV } (p, g)}{\sigma_f^2} (2 \alpha) = \frac{i \text{ COV } (p, g)}{\sigma_f} (2 \alpha) \quad . . . (5)$$

en donde  $i = \frac{D}{\sigma_f}$  es la intensidad de selección.

## TIPOS DE POLINIZACION

### SELECCION INDIVIDUAL

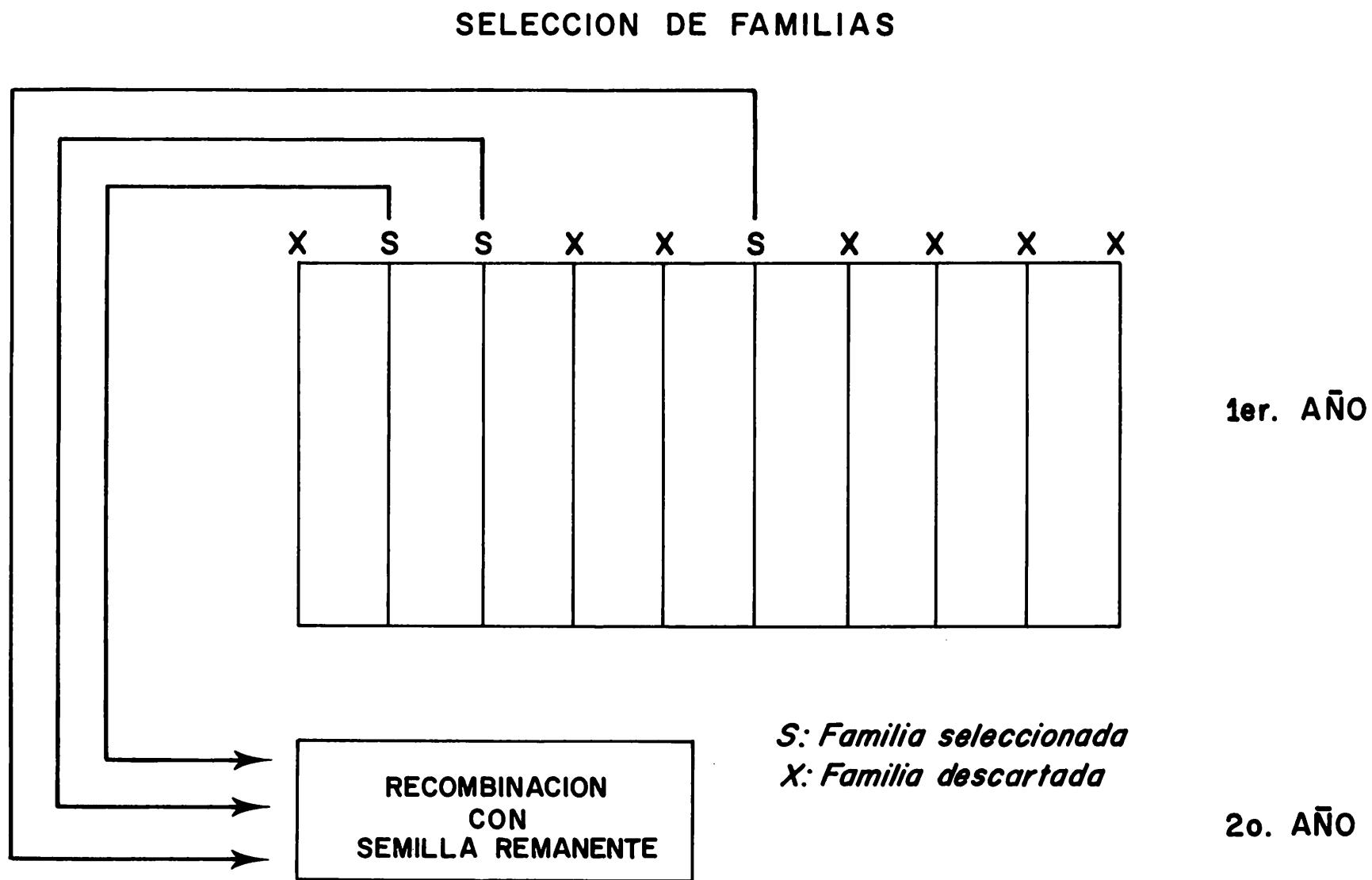
En la selección individual la polinización puede hacerse entre individuos seleccionados (Selección Individual), o bien entre éstos y otros no seleccionados (Selección Masal).

### SELECCION FAMILIAL

En la selección familiar, la polinización se lleva a cabo entre plantas provenientes de la semilla remanente de las familias seleccionadas; se realiza, por lo tanto, selección fraternal (sib selection) puesto que el apareamiento se hace entre parientes de la muestra de individuos que constituyeron a las familias que se probaron y seleccionaron (Figura 1).

### SELECCION COMBINADA

En la selección combinada, sin embargo, se pueden hacer varios tipos de polinización según sea el método por usar. A continuación se des-



**Fig. I. SELECCION FAMILIAL.**

criben varias formas de llevarlas a cabo.

## 1. Polinización Libre

1.1 Polinización libre con polinizador común (PL). En este método las familias son fecundadas por un polinizador común que es un compuesto balanceado (CB<sup>1</sup>) de las familias mismas. Esto, en la práctica, se lleva a cabo en un lote de desespigamiento en el cual los surcos macho son el CB<sup>1</sup> y los surcos hembra las familias (Figura 2).

1.2 Polinización libre sesgada (PLS). En este método, en una repetición que contiene a las familias se lleva a cabo polinización libre entre las familias mismas. El efecto sería similar al del tipo 1 si hubiera varias repeticiones, pero si es una sola tal efecto está sesgado por la polinización más dominante de las familias vecinas a la familia del caso.

## 2. Polinización Controlada entre familias

(Figura 3)

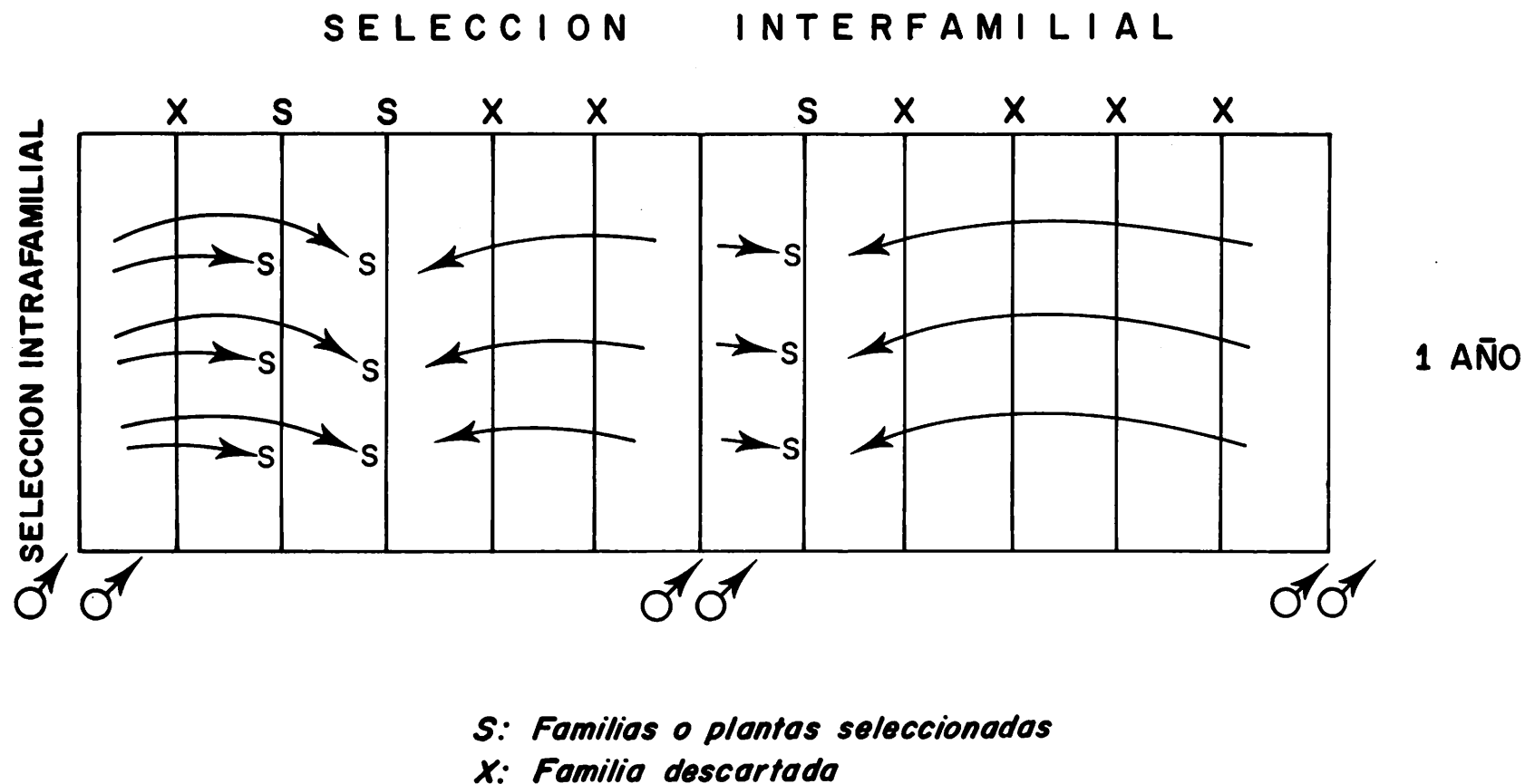
2.1 Cruzas fraternales con mezcla de polen (#). La polinización se lleva a cabo entre plantas selectas de las familias seleccionadas de MH mezclando el polen de varias familias para polinizar otras.

2.2 Cruzas fraternales planta a planta (PaP). La polinización se lleva a cabo entre plantas selectas de las familias seleccionadas de HC cruzando individualmente plantas de una familia con plantas de otras familias (y visceversa).

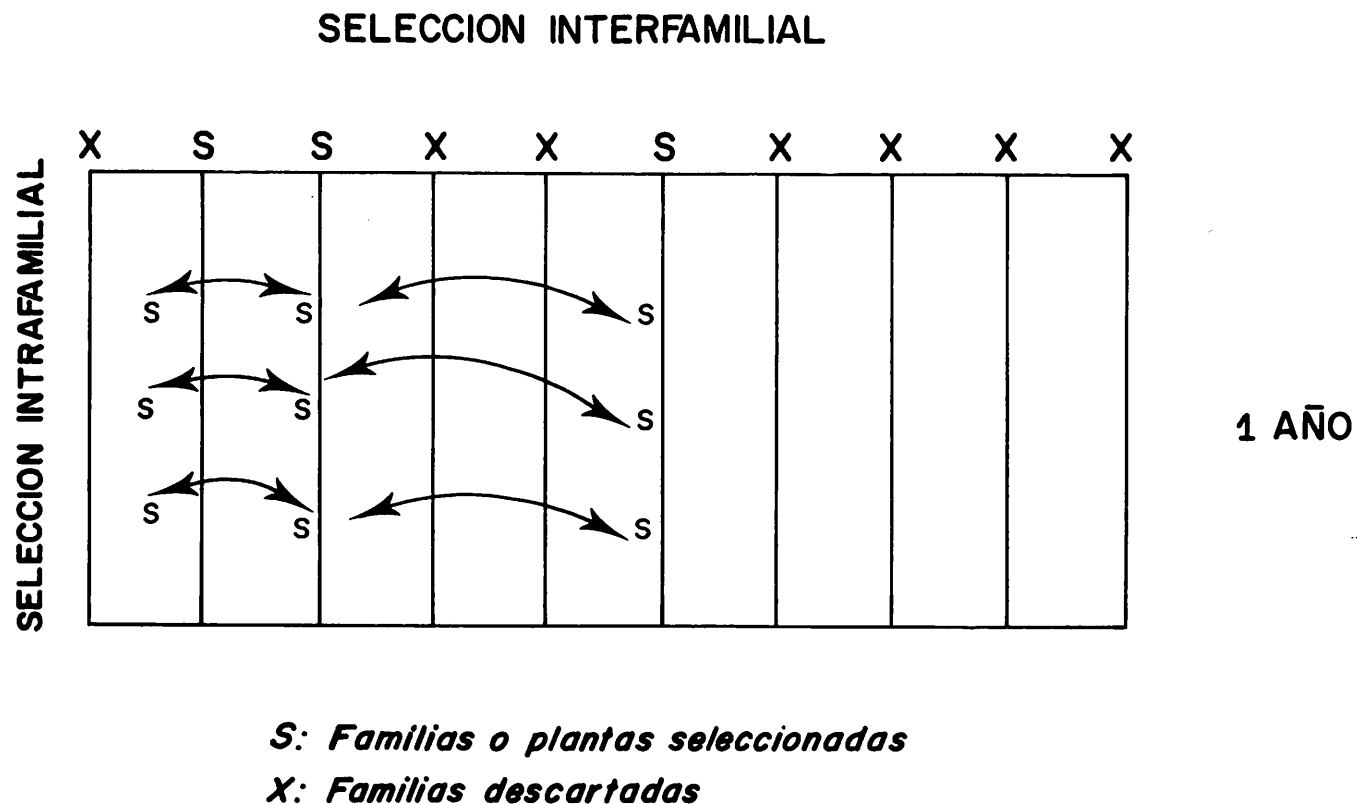
## 3. Polinización controlada dentro de familias

3.1 Cruzas fraternales con mezcla de polen (#). Dentro de cada familia de MH se hacen cruzas mezclando el polen de un grupo de plantas para polinizar otro. Si esta se hace en cada ciclo de selección se generan líneas endogámicas mesofraternales (LM).

3.2 Cruzas fraternales planta a planta (PaP). Dentro de cada familia de HC se hacen cruzas entre pares de plantas. Si se repite lo mismo en cada ciclo de selección se generan líneas endogámicas fraternales (LF).



**Fig. 2. SELECCION COMBINADA CON POLINIZACION LIBRE POR UN CB DE LAS FAMILIAS BAJO PRUEBA.**



**Fig. 3. SELECCION COMBINADA CON POLINIZACION CONTROLADA ENTRE PLANTAS SELECTAS DE FAMILIAS SELECCIONADAS.**

3.3 Autofecundaciones (⊗). En cada familia de AH se autofecundan las plantas generándose así, si se hace lo mismo en cada ciclo de selección, líneas autofecundadas  $S_2$  (Figura 4).

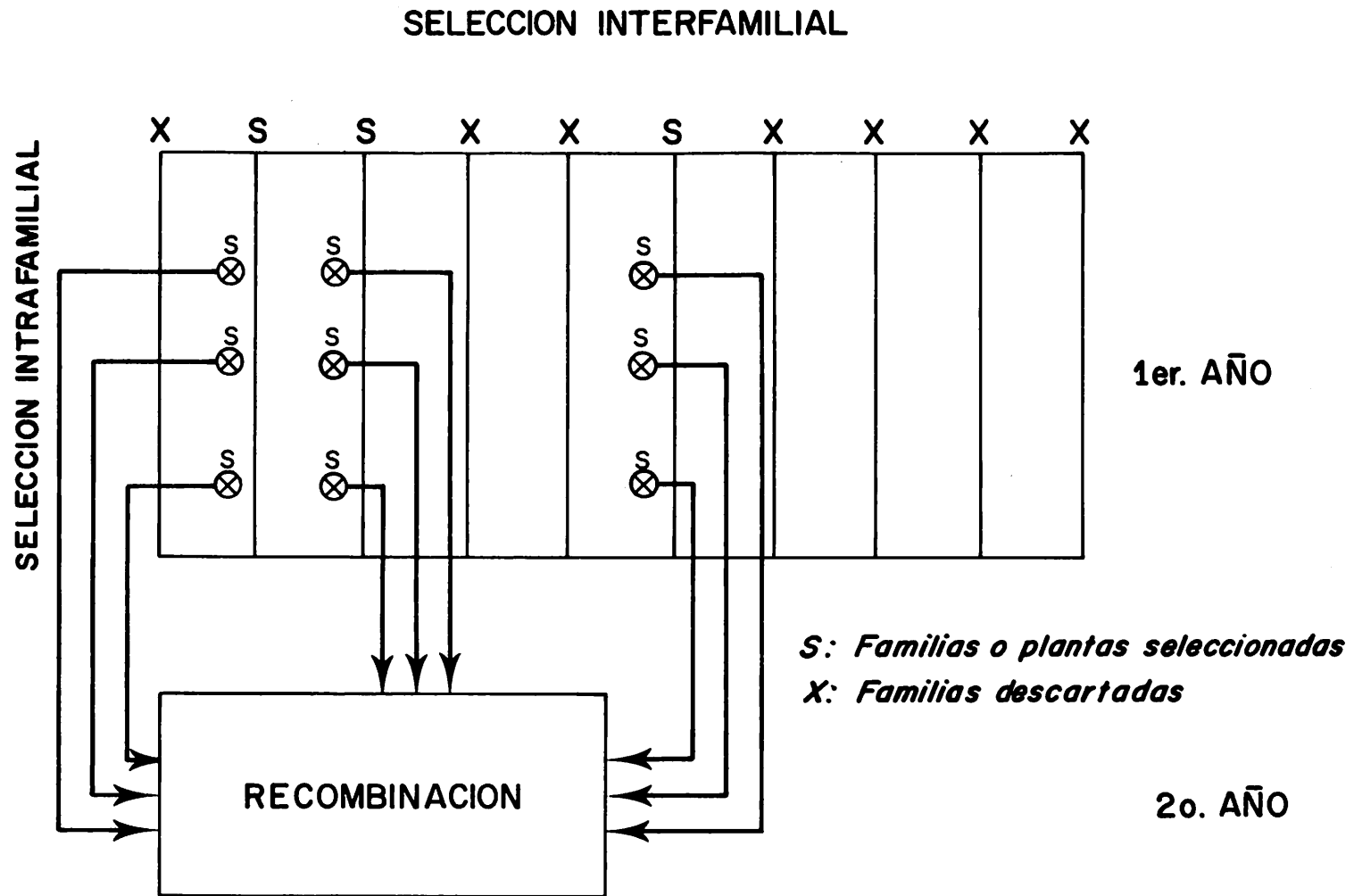
De los siete tipos de polinización, en la selección combinada y por razones que se verán adelante, se usan (o pueden usarse) solo cuatro: 1,1 PL; 2.1, #; 2.2, PaP y 3.3, ⊗. El tipo de polinización 1.2 (PLS) se aplicaría en plantas alógamas en las que no es posible la emasculación de las familias a fin de que fueran polinizadas exclusivamente por un CB $\hat{O}$ ; sin embargo, si se siembran alternadamente un surco de familias y un surco del CB $\hat{O}$  podría evitarse al máximo dicho sesgo. Los tipos de polinización dentro de familias seleccionadas (3.1 y 3.2) corresponderían a sistemas de selección de pedigrí que por el momento escapan al contexto de la selección combinada. El tipo 3.3, requiere de polinización adicional por medio de # a fin de evadir la endogamia y posteriormente ⊗ para generar nuevas familias de AH. Si no se hace esto se generan líneas endogámicas autofecundadas y el sistema de selección será también de pedigrí como en 3.1 y 3.2

#### RESPUESTA TEORICA A LOS METODOS DE SELECCION COMBINADA

Los métodos de selección combinada corresponden a los tipos de polinización que se hayan practicado. Por lo tanto los discutiremos en el mismo orden.

Si partiéramos de los tres tipos de familias y los cuatro tipos de polinización que hemos escogido se tendrían los 12 métodos de selección combinada de la Tabla 1. Sin embargo, para que la selección sea recurrente, debe de escogerse el tipo o tipos de polinización adecuados de manera que se genere en cada ciclo de selección el mismo tipo de familia.

En la Tabla 1 los métodos 2, 7, 10 y 11 son los métodos de selección combinada básicos que corresponden a los métodos I, II y III de la Tabla 2. La razón de ésto es que, una vez realizada la selección interfamilial y la intrafamiliar se llevarían a cabo polinizaciones exclusivamente entre plantas selectas de diferentes familias seleccionadas para generar el mismo tipo de familias. Como es obvio, estos métodos sólo se pueden practicar en caracteres que pueden medirse antes de la floración.



**Fig. 4. SELECCION COMBINADA CON AUTOFECUNDACION DE PLANTAS SELECTAS DE FAMILIAS SELECCIONADAS.**

En la Tabla 2 se consignan solamente 9 métodos de los 12 de la Tabla 1 que son realmente de selección combinada. A continuación se describen los métodos de la Tabla 2, indicándose entre paréntesis el número correspondiente en la Tabla 1.

Método I (2). Selección entre familias de MH con polinización por cru-  
zas # (para generar familias de MH) entre plantas selectas. Un año por  
ciclo.

Método II (7). (Método Villena-Johnson, V-J). Selección entre familias  
de HC con polinización por cruza PaP (para generar familias de HC) en-  
tre plantas selectas. Un año por ciclo.

TABLA 1. Métodos de selección combinada según el tipo de familia y de  
polinización.

No.	Familia	Polinización	Método
1	M H	PL (1.1)	(IV) *
2	M H	# (2.1)	(I) *
3	M H	PaP (2.2)	_____
4	M H	⊗ (3.3)	(VII) *
5	H C	PL (1.1)	(V) *
6	H C	# (2.1)	_____
7	H C	PaP (2.2)	(II) *
8	H C	⊗ (3.3)	(VIII) *
9	A H	PL (1.1)	(VI) *
10	A H	# (2.1)	} (III) *
11	A H	PaP (2.2)	
12	A H	⊗ (3.3)	(IX) *

\* Métodos de la Tabla 2

Método III (10 u 11). Selección entre familias de AH con polinización  
por cruza # o cruza PaP entre plantas selectas; para reiniciar otro  
ciclo es necesario hacer autofecundaciones en la población recombinada  
a fin de generar nuevamente familias de AH. Dos años por ciclo.



TABLA 2. Métodos de selección combinada con tres tipos de familias, tres tipos de polinización y respuestas esperadas a la selección inter e intra familiar.

No.	Tipo de familia	Polinización			Respuesta		Polinización adicional	Años / Ciclo	
		Entre	CBO	Dentro	Entre*	Dentro**		Sin invierno	Con invierno
I	MH	#	—	—	1/4	3/4	No	1	—
II <sup>1</sup>	HC	PaP	—	—	1/2	1/2	No	1	—
III <sup>4</sup>	AH	# o PaP	—	—	1	1/2	Q	2	1
IV <sup>2</sup>	MH	—	P L	—	1/8	3/8	No	1	—
V	HC	—	P L	—	1/4	1/4	PaP	2	1
VI <sup>4</sup>	AH	—	P L	—	1/2	1/4	Q	2	1
VII <sup>3</sup>	MH	—	—	Q	1/4	3/4	#	2	1
VIII	HC	—	—	Q	1/2	1/2	PaP	2	1
IX <sup>4</sup>	AH	—	—	Q	1	1/2	# y Q	3	2

\*  $(X \ i_B \ \sigma_A^2/\sigma_B)$

\*\*  $(X \ i_W \ \sigma_A^2/\sigma_W)$

<sup>1</sup> Método Villena-Johnson (V-J)

<sup>2</sup> Método Lonnquist-Paterniani (L-P)

<sup>3</sup> Método Molina (M)

<sup>4</sup> Respuesta exacta si  $p = 1 = 1/2$

Los métodos 1, 5 y 9 de la Tabla 1 corresponden, respectivamente a los métodos IV, V y VI de la Tabla 2. En éstos el polinizador es un compuesto balanceado de las familias mismas (CBO<sup>↑</sup>). En los tres casos se generarán, por la PL, familias de MH por lo que en los métodos V y VI será necesario tener un año de polinización adicional para generar las familias correspondientes.

Método IV (1). (Método Lonnquist-Paterniani, L-P). Selección entre familias de MH; la PL genera familias de MH. Un año por ciclo.

Método V (5). Selección entre familias de HC; la PL genera familias de MH, por lo que debe hacerse una polinización adicional por cruza PaP para regenerar familias de HC. Dos años por ciclo.

Método VI (9). Selección entre familias de AH; la PL genera familias de MH; por lo que debe hacerse una polinización adicional por  $\otimes$  para regenerar familias de AH. Dos años por ciclo.

Los métodos 4, 8 y 12 de la Tabla 1 corresponden, respectivamente, a los métodos VII, VIII y IX de la Tabla 2. En éstos la  $\otimes$  genera familias de AH por lo que es necesario uno o dos años más de polinización para regenerar las familias correspondientes.

Método VII (4). (Método Molina, M). Selección entre familias de MH; la  $\otimes$  genera familias de AH por lo que es necesario un año más de polinización por cruza # para regenerar familias de MH. Dos años por ciclo.

Método VIII (8). Selección entre familias de HC; la  $\otimes$  genera familias de AH por lo que es necesario un año más de polinización por cruza PaP para regenerar familias de HC. Dos años por ciclo.

Método IX (12). Selección entre familias de AH (o líneas S<sub>1</sub>); la  $\otimes$  genera líneas S<sub>2</sub> por lo que es necesario: un año de polinización por cruza # (o cruza PaP) para evadir el efecto detrimental de la endogamia y otro más por  $\otimes$  para regenerar familias de AH. Tres años por ciclo.

Finalmente, en los métodos 3 y 6 de la Tabla 1 el tipo de polinización genera familias diferentes a las que se han probado y seleccionado, por lo que sería necesario un año más de polinización (con el tipo corres-

pondiente) para regenerar a las familias originales. Sin embargo, en estos casos el problema no radica en esto (que es común a varios de los métodos ya revisados), sino en que, a diferencia de los métodos con  $\Phi$  en que ésta "conserva" a los genes de las plantas (seleccionadas o no, puesto que la selección intrafamiliar se hace después de la  $\Phi$  y, por lo tanto, solo se conservarán los genes de las familias seleccionadas), las cruces # o Pap se realizarían a priori entre plantas que a posteriori van a ser selectas o descartadas; y puede suceder que las primeras hayan sido polinizadas por las segundas, de manera que en el germoplasma para el siguiente ciclo de selección vayan genes tanto de unas y otras plantas. Esto impide hacer una predicción de la respuesta; pero, indudablemente que será menor que la de los métodos de la Tabla IX que usan la  $\Phi$ , cuya finalidad no es otra sino la de conservar en el germoplasma los genes de las plantas seleccionadas a costa, desde luego, del trabajo de polinización adicional.

Un breve recordatorio nos dice que la respuesta a la selección combinada ( $R_C$ ) es la suma de la respuesta a la selección interfamiliar ( $R_B$ ) y la respuesta a la selección intrafamiliar, o sea  $R_C = R_B + R_W$  acostumbrándose que el primer término corresponda a la selección interfamiliar.

La respuesta para la selección familiar como tal para los tres tipos de familia que estamos analizando ha sido derivada en principio (sin detalles algebraicos) por Empig et al. (1972) así como el método IV de la Tabla 2. El detalle algebraico de estas derivaciones ha sido hecho por el autor y aparecerá en sus notas de Genotécnia Vegetal Aplicada. En el Apéndice se presenta la derivación detallada de los métodos básicos II y III de selección combinada de familias de HC y AH, respectivamente, de la Tabla 2, ya que como veremos, la respuesta de los métodos VII, VIII y IX es la misma que la de los métodos I, II, III; y la de los métodos IV, V y VI es la mitad de éstos. Para beneficio del lector se muestra también la derivación detallada del Método de Molina (VII) que en esencia equivale al Método I básico de selección combinada de familias de MH.

En la Tabla 2 aparecen los coeficientes por los cuales se multiplica cada término de  $R_B$  y  $R_W$ , y se refieren a la fracción de la varianza

aditiva ( $\sigma_A^2$ ) que es aprovechada por la selección.

# 1. Métodos con polinización combinada entre familias (Métodos I, II y III)

Si la magnitud del carácter bajo selección se puede detectar antes de la floración (como sería la altura de planta o de mazorca, el número de hojas o de hijos, el grueso del tallo, o la floración misma, por ejemplo) entonces se harían cruzamientos # (con familias de MH) o cruza PaP (con familias de HC) o fraternales o PaP con posterior autofecundación (con familias de AH) entre las plantas selectas de las familias previamente seleccionadas. En este caso no ha habido intervención de polen extraño en las unidades (familia y planta) seleccionadas; la respuesta en la selección interfamiliar es, por lo tanto, la correspondiente a la selección familiar como tal; a ésta hay que sumar la de la selección intrafamiliar como aparece para los métodos I, II y III en la Tabla 2.

Aquí es importante hacer notar que de hecho la diferencia entre la selección combinada y la selección familiar radica en que aunque en ambas se esté llevando a cabo recombinación por la polinización manual, en la primera se hace recombinación entre plantas selectas (de familias seleccionadas), mientras que en la segunda la polinización es entre familias seleccionadas que incluyen tanto a plantas selectas como a descartadas, ya que la recombinación se hace con plantas provenientes de semilla remanente de aquéllas.

La selección combinada requiere entonces un año por ciclo y la selección familiar dos: uno para la prueba y selección de las familias y otro para la recombinación (Figura 1). Si esta última se deseara hacer en un solo año entonces los cruzamientos se harían entre las familias seleccionadas incluyendo a plantas selectas o no.

Sin embargo, como dijimos, los métodos de selección I, II y III solo se pueden practicar en caracteres cuya magnitud puede evaluarse antes de la floración. Para el carácter rendimiento, que es resultante de ésta, solo se puede practicar la selección familiar indirectamente con otro carácter correlacionado.

## 2. Métodos con polinización libre

(Métodos IV, V y VI)

Por efecto de la PL, en el caso de que se use como polinizador el  $\text{CBO}^{\uparrow}$  de las familias bajo prueba (Tipo 2.1 de polinización) las frecuencias génicas efectivas codificadas de las familias y de los individuos se reducen a la mitad. Esto hace que en la selección combinada las respuestas sean la mitad de  $R_B$  y de  $R_W$ . En la Tabla 2 se dan las respuestas para los métodos IV, V y VI que corresponden a familias de MH, HC y AH, respectivamente. Sin embargo, para los métodos V y VI se requiere de un año adicional de polinización: para el método V es necesaria la recombinación por cruza PaP entre las plantas provenientes de las mazorcas de PL de las plantas selectas a fin de regenerar familias de HC y para el método VI es necesario hacer autofecundaciones a fin de regenerar familias de AH.

Cuando las familias bajo prueba se inter cruzan predominantemente con sus vecinas (Tipo 2.2 de polinización), entonces las frecuencias génicas efectivas codificadas cambian también pero en magnitud y sentido variable dependiendo de las frecuencias génicas de las familias vecinas; como éstos pueden ser mayores, iguales o menores que  $p$  (la frecuencia génica del  $\text{CB}^{\uparrow}$  de la población) no hay manera de codificarlas, razón por la cual no es posible obtener las respuestas esperadas.

## 3. Métodos con polinización controlada dentro de familias

(Métodos VII, VIII y IX)

Como dijimos, aquí incluimos el método IX que no obstante corresponder al método clásico de pedigrí en autógamias, es importante por lo que implica el hacer la autofecundación dentro de las familias seleccionadas. Según el Dr. J.D. Molina, al autofecundar se conservan los genes dentro de la familia, es decir, se mantienen las frecuencias génicas de las familias y de los individuos de éstas; por lo tanto, añadimos nosotros, la respuesta a la selección interfamilial será la misma que la de la selección familiar como tal, y la respuesta a la selección intrafamiliar no sufrirá la reducción por la mitad que cuando se usa PL. En la derivación algebraica que hemos hecho para el Método VII simplemente se duplican las frecuencias génicas efectivas de las fami-

lias y de los individuos y se obtiene una respuesta que es el doble de la del Método I (de Lonnquist-Paterniani) lo cual coincide con lo obtenido por Molina (1979). Similarmente, para los métodos VIII y IX su respuesta es el doble de la de los métodos II y III. Los métodos VII y VIII requieren de una generación adicional para hacer recombinación con cruza mesofraternales y fraternales a fin de regenerar familias de MH y de HC, respectivamente; sin embargo, el Método IX requiere de dos generaciones adicionales de polinización: una para evadir la endogamia generada por la autofecundación (ya sea por cruza # o por cruza PaP) y la otra para autofecundar y regenerar las familias de AH.

En estos tres últimos métodos, como no se sabe a priori cuáles son las familias superiores para solamente en ellas autofecundar, se tiene que hacer esta operación en todas las familias; se puede ahorrar cierto trabajo autofecundando solo a la mitad de las plantas de cada familia haciendo una preselección antes de la floración.

## SELECCION INDIVIDUAL

En este sistema la unidad de selección es la planta individual, o simplemente, la planta. Como ésta no puede replicarse (a menos que fuera de una especie de reproducción vegetativa o clonal), no hay manera de establecer repeticiones a fin de estimar la variedad ambiental y la de interacción genotipo-ambiente. La estratificación diseñada por Gardner (1961) tiene por propósito tender a eliminar la variación ambiental dentro del lote al hacer la selección dentro de cada sublote (es decir, considerando a cada sublote como un ambiente); se persigue lo mismo con la fórmula de Molina de acuerdo a la interpretación de Márquez (1971). Sin embargo, la interacción genético-ambiental, aunque no puede estimarse, sí está implícita en la variación fenotípica individual ( $\sigma_f^2$ ) de todo el lote. Esto es porque dentro de un sublote, si éste contiene una muestra representativa de la población, pueden existir genotipos, si no idénticos por lo menos similares; pero al estar afectados por la componente ambiental de cada sublote no es posible identificarlos y estimar su comportamiento diferencial de un sublote a otro. Márquez (1979) demuestra que esta interacción existe en un estudio en que se simuló una población con componentes genotípicos conocidos, y en la que fue posible, una vez sembrada, identificar a cada uno de ellos.

En la selección individual, como el carácter rendimiento de grano se expresa sólo después de que ha ocurrido la fecundación, hay dos posibilidades de hacerla, ya sea mediante la medición del carácter de un sólo progenitor (control de un sólo progenitor) o midiendo el carácter del caso en ambos progenitores (control de los dos progenitores). Al método que lleva a cabo el control de un solo progenitor se le llama Selección Masal o Selección en Masa, puesto que la selección se hace dentro de una masa de individuos sin consideración de sus progenitores, aunque esto es sólo aparente, pues a excepción de la primera generación

de selección, en las subsecuentes está implícita en cada planta la selección de su progenitor femenino, es decir, aquella planta que fue seleccionada en la generación inmediata anterior por su alta producción de granos o semillas, de una de las cuales se ha originado.

Cuando se seleccionan ambos progenitores, de acuerdo con Falconer (1964) se lleva a cabo la Selección Individual, y a excepción de los individuos de la primera generación en que no se llevó a cabo selección de sus progenitores, se debe realizar no sólo la selección de ambos progenitores, sino el cruzamiento entre ellos, de manera que una planta en cada generación provenga del apareamiento de dos que en la generación inmediata anterior fueron seleccionadas por su alta producción de granos, de uno de los cuales, precisamente, se ha originado.

Método de Selección Masal. Gardner (1961) propuso por primera vez este método en base a la estratificación del lote de selección en pequeños sublotos dentro de los cuales se hace la selección de plantas individuales. Como se ha dicho, al procederse así se pretende eliminar la varianza ambiental entre sublotos pero no la de interacción genético-ambiental entre sublotos y menos aún dentro de sublotos (puesto que éstos no son totalmente homogéneos desde el punto de vista de variación de humedad, profundidad del suelo, nivelación, etc.), es decir, la interacción genético intra-ambiental. Esto, más el hecho de tomar en cuenta sólo plantas con competencia completa, ha hecho posible que numerosos investigadores hayan tenido ganancias por ciclo del 3 al 5% sobre la media de la variedad original, como valores más frecuentes.

Debido al control de un solo progenitor la selección sólo aprovecha la mitad de la varianza aditiva, por lo que la respuesta a la selección es (Empig et al, 1972):

$$R_{SM} = \frac{i \frac{1}{2} \sigma_A^2}{\sigma_f} \quad . . . (6)$$

en donde  $\sigma_f$  es la desviación estándar fenotípica total en base a mediciones individuales.



Método de Selección Individual. En este método habrá medición del fenotipo de ambos progenitores (Falconer, 1964). Esto es posible hacerlo en animales cuando la característica del caso no depende de la reproducción, como sería peso al nacer, peso al destete, producción de lana, etc., o bien en plantas en las mismas condiciones, por ejemplo: altura de planta o mazorca, días a floración, número de hojas, vigor de la planta, o resistencia a enfermedades cuando su manifestación previa a la floración sea confiable como indicador del grado de daño causado para etapas posteriores del desarrollo. Si esto es posible, entonces se cruzarían entre sí parejas de progenitores seleccionados y se esperaría que sus progenies heredaran la manifestación fenotípica deseable presente en ambos.

Sin embargo, si la selección es de rendimiento de grano entonces quedan dos alternativas: 1) Que se seleccione en base a un carácter indicador del rendimiento (vigor de la planta, días a floración, número de jilotes potencialmente productivos, etc.) que se manifieste antes de la floración a fin de hacer la elección adecuada de los pares de progenitores, ó 2) hacer cruzamientos entre pares de plantas (PaP directa y recíproca) un tanto al azar, y en la cosecha escoger aquellos pares de mazorcas (provenientes de dichos cruzamientos directo y recíproco) que sean de rendimientos altos y sensiblemente iguales entre sí, puesto que eso indicaría que ambos padres habrían sido seleccionados por dicha característica. Por supuesto que estos cruzamientos deben hacerse en gran cantidad a fin de esperar que por azar ocurra en proporción aceptable al tipo de cruzamiento alto x alto. Al igual que en el método anterior la población mejorada se constituye con un compuesto balanceado de todas las parejas de mazorcas de plantas seleccionadas.

Hasta donde se conoce por información verbal, éste es el método de "Cruzas AB" diseñado por el Ing. Edmundo Taboada, cuando fue Director General del Instituto de Investigaciones Agrícolas, durante el final de la década de los cuarenta o principios de la de los cincuenta.

Desde luego que para un mejor control del ambiente sería necesario tomar en cuenta las innovaciones de Gardner (1961) en cuanto a considerar sólo plantas con competencia completa y establecer sublotes den-

tro del lote general de selección. Sin embargo, aquí es conveniente hacer hincapié en cuanto al tamaño de la población y la selección de los pares de progenitores (o parejas). Si se desea comparar este método con la selección masal, entonces, indudablemente, el tamaño de la población debe ser de la magnitud del usado en aquel caso, es decir, de por lo menos unas 4000 plantas, lo que significaría hacer unas 2000 cruza PaP. Por otra parte, a fin de aprovechar la ventaja de la sublotificación deberá procurarse hacer las cruza PaP entre plantas que pertenezcan al mismo sublote; de no hacerlo así, al existir diferencias ambientales entre los sublotes (sobre todo cuando están distantes), entonces habría necesidad de hacer un ajuste usando la fórmula de Molina (Márquez, 1971), lo cual implicaría medir absolutamente todas las plantas del lote general de selección a fin de poder aplicarla.

Como los dos progenitores son considerados la selección aprovecha la totalidad de la varianza aditiva, siendo la fórmula de la respuesta:

$$R_{SI} = \frac{i \sigma_A^2}{\sigma_f} \quad . . . (7)$$

teniendo  $\sigma_f$ , la misma connotación que en la Ecuación 6, ya que también la unidad de selección es la planta individual.

La fórmula de la Ecuación 7 se puede obtener mediante la fórmula general de la respuesta (Ecuación 1), tal y como Empig et al. (1972) lo hicieron para obtener la fórmula de la Ecuación 6. Sin embargo, no es necesario hacerlo si nos atenemos al razonamiento mediante el cual llegamos a la Ecuación 7, o bien si en el método detallado de Empig et al. (1972) se substituyen las frecuencias génicas efectivas para los genotipos AA, Aa y aa ( que en ese caso son de 1/2, 1/4 y 0, respectivamente) por los valores respectivos de 1, 1/2 y 0, lo que automáticamente implicará doblar la covarianza entre los valores genotípicos y las frecuencias génicas, por consiguiente el coeficiente de regresión  $\beta_{p.f}$  de la Ecuación 3, y finalmente el valor de la respuesta esperada.

## SELECCION FAMILIAL

En estos métodos la unidad de selección es la familia constituida por varias plantas emparentadas entre sí. Como ya hemos dicho, tendremos familias de medios hermanos (MH), de hermanos completos (HC) y de auto hermanos (AH) o líneas  $S_1$ .

La ventaja de este sistema es que es posible establecer repeticiones en cada localidad usada para prueba, de manera que la media fenotípica se acerca a la media genotípica real si el número de localidades y repeticiones es el adecuado.

El procedimiento para los tres tipos de familias consiste en probarlas a fin de identificar a las mejores, acudir a la semilla remanente de las familias seleccionadas para hacer un compuesto balanceado con ella, y hacer la polinización pertinente para generar el tipo de familia de que se trate: Cruzas # para familias de MH; cruzas PaP para familias de MH y cruzas # o Pap y  $\otimes$  adicional para generar las familias de AH. En estas circunstancias, si no se cuenta con campo de invernada para hacer la polinización requerida, se necesitan 2 años por ciclo para las familias de MH y HC, y 3 para las de AH; si se cuenta con dicha facilidad entonces se requiere de 1 año para las familias MH y HC, y 2 para las de AH, ya que en este último caso la prueba de comparación de las familias sólo se puede hacer en la estación regular de cultivo de primavera-verano.

En relación a la prueba de comparación entre las familias en varias localidades a fin de conferir adaptabilidad a la región en donde éstas están enclavadas, se ha hecho en base a 2 repeticiones por localidad, es decir, se prueban todas las familias (generalmente 200) en todas las localidades con 2 repeticiones por localidad, Eberhart (1972); en esas condiciones la población mejorada se constituye con un compuesto balanceado de las mejores familias en base a su media de todas las

localidades. Alternativamente a ésto, Márquez <sup>1/</sup> sugiere la selección familiar convergente-divergente en forma similar a la selección masal; para ésto el número total de familias se dividiría en tantas partes como localidades de prueba (50 por localidad si fueran 4 localidades); a fin de aumentar la precisión se usarían 4 repeticiones por localidad (mientras que en el caso de 2 repeticiones por localidad en la primera forma, si fueran 4 localidades, se necesitarían 8 repeticiones en total por familia lo cual podría tener limitaciones serias en cuanto al número de semillas disponibles por familia); y una vez probadas las familias en cada localidad con las mejores de cada una se haría el compuesto balanceado y la polinización artificial pertinente.

Método de selección familiar de MH. La respuesta a la selección según Empig et al. (1972) y que es la misma que obtuvimos para la selección interfamiliar del Método VIII de la selección combinada, Ecuación 2 del Apéndice, es:

$$R_{\text{SFMH}} = \frac{i_B \frac{1}{4} \sigma_A^2}{\sigma_{B(MH)}} \quad . . . (8)$$

Método de selección familiar de HC. La respuesta a la selección según Empig et al. (1972) es la dada en la Ecuación 5 del Apéndice:

$$R_{\text{HC}} = \frac{i_B \frac{1}{2} \sigma_A^2}{\sigma_{B(HC)}} \quad . . . (9)$$

Método de selección familiar de AH. La respuesta a la selección según Empig et al. (1972) es la dada en la Ecuación 10 del Apéndice:

$$R_{\text{SFHC}} = \frac{i (\sigma_A^2 + Q)}{\sigma_{B(AH)}} \quad . . . (10)$$

---

<sup>1/</sup> "Alternativas para la selección familiar en maíz" (En revisión para la Revista CHAPINGO).

en donde  $Q = 2pq (p - \frac{1}{2}) h\alpha$ , por lo que si  $p = \frac{1}{2}$ ,  $Q = 0$ . Una forma alternativa obtenida por Márquez <sup>1/</sup> es:

$$R_{SFHC} = \frac{i \sigma_A^{2*}}{\sigma_{B(AH)}} \quad . . . (11)$$

en donde  $\sigma_A^{2*}$  es la varianza aditiva obtenida por regresión de los valores aditivos de las familias de AH sobre el número de genes favorables, y es igual a  $2pq \alpha^*$ , siendo  $\alpha^* = u + \frac{1}{2} (q-p) h$ , por lo que  $\sigma_A^{2*} = \sigma_A^2$  si  $p = q = \frac{1}{2}$ .

---

<sup>1/</sup> Información no publicada.

## COMPARACION ENTRE LAS RESPUESTAS ESPERADAS DE LOS SISTEMAS DE SELECCION

Para hacer ésto sobre bases reales necesitaríamos estimas de las varianzas genéticas y fenotípicas obtenidas de experimentos de familias de MH, HC y AH provenientes de la misma variedad con el objeto de que fueran comparables y así poder predecir las respuestas de los diferentes métodos descritos. En nuestro país no parece haber este tipo de información y la obtenida en otros lugares, para nuestros propósitos, es incompleta.

A fin de tener un punto de referencia, pero más bien para ilustrar la aplicación de las fórmulas de las respuestas a los sistemas de selección, trabajaremos con una población de la cual obtendremos algunos de los parámetros requeridos en base a ciertos supuestos. El primero es que no habrá epistasis y el segundo que los resultados sólo se aplicarán a una localidad y a un año, es decir, que la selección y el resultado de éstas se llevarán a cabo en ambientes semejantes; supondremos también que la frecuencia génica es  $p = q = 1/2$  y que el grado de dominancia es 1.3.

Si suponemos una heredabilidad para rendimiento de grano de maíz del 20%, que es un valor frecuentemente informado, eso significa que de acuerdo a la fórmula de la varianza aditiva,

$$2pq \left[ \underline{u} + (q-p) \underline{au} \right]^2 = \sigma_A^2$$

en donde  $\underline{a}$  es el grado de dominancia y  $\underline{u}$  la semidiferencia entre los homocigotes, tendremos:

$$2 \frac{1}{2} \frac{1}{2} \left[ \underline{u} + \left( \frac{1}{2} - \frac{1}{2} \right) 1.3 \underline{u} \right]^2 = 0.20$$

ecuación de donde obtenemos  $\underline{u} = 0.6324$ , y con éste el valor genotípico del heterocigote que es  $\underline{au} = 1.3 \times 0.6324 = 0.8222$ . Con estos valores

calculamos la varianza dominante, que es  $\sigma_D^2 = (2pqau)^2 = \left[2 \left(\frac{1}{2}\right) \left(\frac{1}{2}\right) (0.8222)\right]^2 = 0.1690$ , y partiendo del hecho que por ser la heredabilidad 20%, el total, 100%, es varianza fenotípica, la diferencia entre ambos debe ser varianza ambiental, o sea que poniendo todo en tanto por uno, se tendrá:

$$\sigma_f^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_E^2$$

en donde,

$$\begin{aligned}\sigma_E^2 &= \sigma_f^2 - \sigma_A^2 - \sigma_D^2 \\ &= 1 - 0.20 - 0.1690 \\ &= 0.6310\end{aligned}$$

Siendo  $\sigma_E^2$  la varianza ambiental total, pero como la población está estructurada en familias, entonces  $\sigma_E^2$  es igual a la suma de la varianza ambiental entre familias ( $\sigma_{BE}^2 = \sigma_e^2$ ) más la varianza ambiental dentro de familias ( $\sigma_{WE}^2$ ), o sea:

$$\sigma_E^2 = \sigma_{WE}^2 + \sigma_e^2 = 0.6310 \quad . . . (12)$$

En un análisis de varianza con muestreo de plantas  $\sigma_e^2$  es parte del error experimental entre parcelas, que es  $\sigma^2 = \sigma_W^2 + n \sigma_e^2$ ; cuando no hay muestreo entonces  $\sigma^2 = \sigma_W^2/n + \sigma_e^2$ .

Por otra parte, puede conocerse la relación entre la varianza fenotípica dentro de familias ( $\sigma_W^2$ ) y  $\sigma_e^2$ ; en algunos trabajos como el de Compton y Bahadur (1977) se ha supuesto un valor de 10, es decir

$$\sigma_W^2/\sigma_e^2 = 10$$

Además, como la varianza fenotípica dentro de familias es igual a la varianza genotípica dentro de familias ( $\sigma_{WG}^2$ ) más la variación ambiental interna ( $\sigma_{WE}^2$ ),  $\sigma_W^2$  se calculará para cada familia de acuerdo a su respectiva  $\sigma_{WG}^2$ . En familias generadas por apareamiento aleatorio (las de MH y HC) la varianza genética interna es igual a la varianza genética total menos la varianza genética entre familias, estas varianzas son,

$$\begin{aligned}\sigma_{BG(MH)}^2 &= \text{COV}(MH) = 1/4 \sigma_A^2 \\ \sigma_{BG(HC)}^2 &= \text{COV}(HC) = 1/2 \sigma_A^2 + 1/4 \sigma_D^2\end{aligned}$$

por lo tanto:

$$\sigma_{WG(MH)}^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 - 1/4 \sigma_A^2 = 3/4 \sigma_A^2 + \sigma_D^2$$

$$\sigma_{WG(HC)}^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 - 1/2 \sigma_A^2 - 1/4 \sigma_D^2 = 1/2 \sigma_A^2 + 3/4 \sigma_D^2$$

Para familias de MH se tendrá entonces:

$$\begin{aligned}\sigma_W^2 &= \sigma_{WG(MH)}^2 + \sigma_{WE}^2 \\ &= \left(\frac{3}{4} \sigma_A^2 + \sigma_D^2\right) + \sigma_{WE}^2 \\ &= \frac{3}{4} (0.20) + 0.1690 + \sigma_{WE}^2 \\ &= 0.3190 + \sigma_{WE}^2\end{aligned}$$

Al substituir este valor en la relación  $\sigma_W^2/\sigma_e^2$ , se tiene

$$\frac{0.3190 + \sigma_{WE}^2}{\sigma_e^2} = 10 \quad . . . (13)$$

de manera que con las ecuaciones 12 y 13 se integra un sistema que tiene dos incógnitas, obteniéndose de éste:

$$\begin{aligned}\sigma_e^2 &= \underline{0.0864} \\ \sigma_{WE}^2 &= \underline{0.5446} \\ \sigma_W^2 &= \underline{0.8636}\end{aligned}$$

Si se prueban las familias para ser seleccionadas con r repeticiones y n plantas por familia, la varianza fenotípica entre medias de familia es:

$$\sigma_{B(FAM)}^2 = \frac{\sigma_{W(FAM)}^2}{nr} + \frac{\sigma_e^2}{r} + \sigma_{G(FAM)}^2 \quad . . . (14)$$

Antes es necesario, sin embargo, calcular  $\sigma_W^2$  de la Ecuación 14 para cada tipo de familia, la cual se obtendrá sumando  $\sigma_{WE}^2$  a la varianza genética interna de cada familia para los tres tipos de familias.

En la Ecuación 14 la variación fenotípica interfamiliar se calcula en base a medias. En esencia consiste de dos partes: la correspondiente a variación fenotípica interparcelar y la de la variación fenotípica intraparcular. A su vez, la primera parte tiene una componente genética que es la variación entre familias,  $\sigma_{G(FAM)}^2$ , y una componente ambiental que es el error interparcelar o  $\sigma_e^2$  dividido por el número de



repeticiones; en un análisis de varianza sin muestreo de plantas, como hemos dicho, este efecto es parte del error experimental  $\sigma^2 = \sigma_W^2/n + \sigma_e^2$ . La variación fenotípica intraparcelar  $\sigma_W^2$  (que va dividida por nr) consiste también de un efecto genético y uno ambiental. El primero es igual a la variación genética total menos la variación genética interfamiliar; de manera que se tendrá:

$$\sigma_{W(FAM)}^2 = \left[ \sigma_G^2 - \sigma_{G(FAM)}^2 \right] + \sigma_{WE}^2 \quad . . . (15)$$

en donde  $\sigma_{WE}^2$  es la variación ambiental intraparcelar que Cockerham, citado por Sprague (1966), llama  $\sigma^2$  y Empig et al. (1972)  $\sigma_W^2$ .

Cuando se usa el Diseño I de Carolina del Norte, por su carácter jerarquizado se tienen familias de medios hermanos paternos, por lo tanto las varianzas fenotípicas entre medias son:

$$\sigma_{B(MH)}^2 = \frac{\sigma_{WE}^2 + \sigma_G^2 - \sigma_M^2}{nrh} + \frac{\sigma_e^2}{rh} + \sigma_M^2$$

$$\sigma_{B(HC)}^2 = \frac{\sigma_{WE}^2 + \sigma_G^2 - \sigma_H^2}{nr} + \frac{\sigma_e^2}{r} + \sigma_H^2$$

siendo  $\sigma_M^2$  y  $\sigma_H^2$  las componentes de varianza entre machos y entre hembras dentro de machos, respectivamente, y h el número de hembras por macho.

Si se prueban familias de medios hermanos maternos (como será la generalidad en este escrito) con los mismos números de plantas por familia, entonces, en la ecuación de  $\sigma_{B(MH)}^2$  desaparece h en el denominador de los dos primeros términos.

Si las familias en general, se prueban con 2 repeticiones, por localidad y con 10 plantas por familia, la ecuación general de la varianza fenotípica de las medias de familias será de acuerdo a la Ecuación 14:

$$\sigma_{B(FAM)}^2 = \frac{\sigma_{WE}^2 + \sigma_G^2 - \sigma_{G(FAM)}^2}{20} + \frac{\sigma_e^2}{2} + \sigma_{G(FAM)}^2 \quad . . . (16)$$

Por su parte, si se trata de familias de auto hermanos (AH), como no se han obtenido por apareamiento aleatorio, entonces la varianza genética ( $\sigma_G^2$ ) es diferente de  $\sigma_G^2$ ; sólo en el caso en que la frecuencia génica

ca sea 0.5,  $\sigma_G^2 = \sigma_G^2$ ; como en el ejemplo con que se ilustrará el cálculo de las respuestas a los métodos de selección se partirá de este supuesto, tendremos:

$$\sigma_{B(AH)}^2 = \frac{\sigma_{WE}^2 + \sigma_G^2 - \sigma_{AH}^2}{nr} + \frac{\sigma_e^2}{r} + \sigma_{AH}^2$$

En las familias de AH las varianzas genéticas entre y dentro de familias se pueden calcular directamente con la información que proporciona la Tabla A3 del Apéndice como sigue (suponiendo que  $p = q = 1/2$ , como se ha dicho):

$$\begin{aligned}\sigma_{B(AH)}^2 &= \frac{1}{4} u^2 + 2 \frac{1}{2} \frac{1}{2} \left(\frac{1}{2} h\right)^2 + \frac{1}{4} (-u)^2 - \left(\frac{1}{4} h\right)^2 \\ &= \frac{1}{2} u^2 + \frac{1}{16} h^2\end{aligned}$$

La varianza dentro de familias sólo se tiene en la familia heterogénea derivada de la autofecundación del heterocigote; por lo tanto:

$$\begin{aligned}\sigma_{W(AH)}^2 &= 2 \frac{1}{2} \frac{1}{2} \left[ \frac{1}{4} u^2 + \frac{1}{2} h^2 + \frac{1}{4} (-u)^2 - \left(\frac{1}{2} h\right)^2 \right] \\ &= \frac{1}{4} u^2 + \frac{1}{8} h^2\end{aligned}$$

Como

$$\begin{aligned}\sigma_A^2 &= 2 \frac{1}{2} \frac{1}{2} \left[ u + \left(\frac{1}{2} - \frac{1}{2}\right) h \right]^2 \\ &= \frac{1}{2} u^2\end{aligned}$$

y

$$\begin{aligned}\sigma_D^2 &= \left(2 \frac{1}{2} \frac{1}{2} h\right)^2 \\ &= \frac{1}{4} h^2\end{aligned}$$

entonces:

$$\sigma_{B(AH)}^2 = \sigma_A^2 + \frac{1}{4} \sigma_D^2$$

$$\sigma_{W(AH)}^2 = \frac{1}{2} \sigma_A^2 + \frac{1}{2} \sigma_D^2$$

De acuerdo a las ecuaciones 15 y 16 y a los cálculos de la página 34 tendremos:

$$\begin{aligned} \sigma_{W(MH)}^2 &= \left[ \frac{3}{4} \sigma_A^2 + \sigma_D^2 \right] + \sigma_{WE}^2 = \left[ \frac{3}{4} (0.20) + 0.1690 \right] + 0.5446 \\ &= \underline{0.8636} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \sigma_{W(HC)}^2 &= \left[ \frac{1}{2} \sigma_A^2 + \frac{3}{4} \sigma_D^2 \right] + \sigma_{WE}^2 = \left[ \frac{1}{2} (0.20) + \frac{3}{4} (0.1690) \right] + 0.5446 \\ &= \underline{0.7714} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \sigma_{W(AH)}^2 &= \left[ \frac{1}{2} \sigma_A^2 + \frac{1}{2} \sigma_D^2 \right] + \sigma_{WE}^2 = \left[ \frac{1}{2} (0.20) + \frac{1}{2} (0.1690) \right] + 0.5446 \\ &= \underline{0.7291} \end{aligned}$$

y tomando estos resultados tendremos lo siguiente para las varianzas fenotípicas de las medias de familias, de acuerdo a la Ecuación 16:

$$\begin{aligned} \sigma_{B(MH)}^2 &= \frac{0.8636}{20} + \frac{0.0864}{2} + \left[ \frac{1}{4} (0.20) \right] \\ &= \underline{0.1364} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \sigma_{B(HC)}^2 &= \frac{0.7714}{20} + \frac{0.0864}{2} + \left[ \frac{1}{2} (0.20) + \frac{1}{4} (0.1690) \right] \\ &= \underline{0.2240} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \sigma_{B(AH)}^2 &= \frac{0.7291}{20} + \frac{0.0864}{2} + \left[ (0.20) + \frac{1}{4} (0.1690) \right] \\ &= \underline{0.3219} \end{aligned}$$

Las respectivas desviaciones estándar de estas varianzas son:

$$\sigma_{B(MH)} = \underline{0.3692} ; \sigma_{W(MH)} = \underline{0.9293}$$

$$\sigma_{B(HC)} = \underline{0.4733} ; \sigma_{W(HC)} = \underline{0.8782}$$

$$\sigma_{B(AH)} = \underline{0.5673} ; \sigma_{W(AH)} = \underline{0.8538}$$

Como puede apreciarse, para las varianzas fenotípicas de las medias de familias se cumple la esperanza de

$$\sigma_{B(MH)}^2 < \sigma_{B(HC)}^2 < \sigma_{B(AH)}^2$$

así como para las correspondientes a la variación intrafamiliar es de

$$\sigma_{W(MH)}^2 > \sigma_{W(HC)}^2 > \sigma_{W(AH)}^2$$

Finalmente para el sistema de selección individual, la varianza fenotípica se obtiene sumando a la varianza genética total las varianzas ambientales entre ( $\sigma_e^2$ ) y dentro ( $\sigma_{WE}^2$ ) de familias, o sea:

$$\begin{aligned} \sigma_f^2 &= \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_e^2 + \sigma_{WE}^2 \\ &= 0.20 + 0.1690 + 0.0864 + 0.5446 \\ &= 1 \end{aligned}$$

lo cual no es sino la comprobación del supuesto que hicimos al iniciar estos cálculos.

# CALCULOS DE LAS RESPUESTAS DE LOS SISTEMAS DE SELECCION

## SELECCION COMBINADA

De acuerdo a los coeficientes de  $\sigma_A^2$  para los métodos de selección combinada de la Tabla 2, se presenta a continuación el cálculo de la respuesta de cada uno de ellos. La presión de selección total será  $P_C = 5\%$ , resultante de una presión de selección interfamilial  $P_B = 20\%$  ( $i_B = 1.4$ ) y de una presión de selección intrafamiliar  $P_W = 25\%$  ( $i_W = 1.271$ ). Se han escogido estas presiones, usadas por Lonnquist (1967) para el método L-P que prueba 200 familias y 20 plantas útiles por familia, de manera que se seleccionan 40 familias y en cada una de éstas 5 plantas, lo que arroja un total de 200 plantas seleccionadas de la población de 4000 plantas, lo que significa el 5% de la población total ( $P_C = 200/4000 = 0.05$ ).

### Método SCI (MH; #)

$$\begin{aligned} R_{SCI} &= \frac{1.4 (1/4) 0.20}{0.3692} + \frac{1.271 (3/4) 0.20}{0.9293} \\ &= 0.1896 + 0.2051 \\ &= \underline{0.3947} \end{aligned}$$

### Método SCII (HC; PaP)

$$\begin{aligned} R_{SCII} &= \frac{1.4 (1/2) 0.20}{0.4733} + \frac{1.271 (1/2) 0.20}{0.8782} \\ &= 0.2960 + 0.1447 \\ &= \underline{0.4407} \end{aligned}$$

Método SCIII (AH; # y @)

$$\begin{aligned}R_{SCIII} &= \frac{1.4 (1) 0.20}{0.5673} + \frac{1.271 (1/2) 0.20}{0.8538} \\&= 0.4935 + 0.1488 \\&= \underline{0.6423}\end{aligned}$$

Método SCIV (MH; PL)

$$\begin{aligned}R_{SCIV} &= \frac{1.4 (1/8) 0.20}{0.3692} + \frac{1.271 (3/8) 0.20}{0.9293} \\&= 0.0948 + 0.1025 \\&= \underline{0.1973}\end{aligned}$$

Método SCV (HC; PL y PaP)

$$\begin{aligned}R_{SCV} &= \frac{1.4 (1/4) 0.20}{0.4733} + \frac{1.271 (1/4) 0.20}{0.8782} \\&= 0.1480 + 0.0723 \\&= \underline{0.2203}\end{aligned}$$

Método SCVI (AH; PL y @)

$$\begin{aligned}R_{SCVI} &= \frac{1.4 (1/2) 0.20}{0.5673} + \frac{1.271 (1/4) 0.20}{0.8538} \\&= 0.2467 + 0.0744 \\&= \underline{0.3211}\end{aligned}$$

Método SCVII (MH;  $\sigma$  y #)

$$R_{SCVII} = \frac{1.4 (1/4) 0.20}{0.3692} + \frac{1.271 (3/4) 0.20}{0.9293}$$

$$= 0.1896 + 0.2051$$

$$= \underline{0.3947}$$

Método SCVIII (HC;  $\sigma$  y PaP)

$$R_{SCVIII} = \frac{1.4 (1/2) 0.20}{0.4733} + \frac{1.271 (1/2) 0.20}{0.8782}$$

$$= 0.2960 + 0.1447$$

$$= \underline{0.4407}$$

Método SCIX (AH;  $\sigma$ , # y  $\sigma$ )

$$R_{SCIX} = \frac{1.4 (1) 0.20}{0.5673} + \frac{1.271 (1/2) 0.20}{0.8538}$$

$$= 0.4935 + 0.1488$$

$$= \underline{0.6423}$$

SELECCION INDIVIDUAL

Con el propósito de comparar los métodos de selección individual con los de la combinada usaremos la presión de selección total de ésta, o sea  $P_f = 5\%$  ( $i_f = 2.063$ ).

Selección individual (SI)

$$R_{SI} = \frac{2.063 (1) 0.20}{1}$$

$$= \underline{0.4126}$$

### Selección masal (SM)

$$R_{SM} = \frac{2.063 (1/2) 0.20}{1}$$
$$= \underline{0.2063}$$

### SELECCION FAMILIAL

A fin de poder comparar los métodos de selección familiar con los de la selección combinada e individual usaremos también la presión de selección  $P_F = 5\%$  ( $i_F = 2.063$ ).

### Selección familiar de medios hermanos (SFMH)

$$R_{SFMH} = \frac{2.063 (1/4) 0.20}{0.3692}$$
$$= \underline{0.2794}$$

### Selección familiar de hermanos completos (SFHC)

$$R_{SFHC} = \frac{2.063 (1/2) 0.20}{0.4733}$$
$$= \underline{0.4358}$$

### Selección familiar de auto hermanos (SFAH)

$$R_{SFAH} = \frac{2.063 (1) 0.20}{0.5673}$$
$$= \underline{0.7273}$$

Comentaremos ahora algo en relación a un método que no hemos discutido aquí: el de selección familiar de medios hermanos paternos (SFMHP).

El método de familias de MH que ya hemos discutido usa familias de origen maternal: la planta que produce la mazorca de polinización



libre es la madre común, mientras que el polen proviene de varios padres. Cuando la familia es de medios hermanos paternos (lo que en Estados Unidos llaman prueba de progenie de medios hermanos o half sibs progeny test), el padre común poliniza una serie de hembras, generándose así de cada apareamiento una progenie de HC, siendo el conjunto de estas familias de HC una "gran" familia de MH; la diferencia entre los métodos radica en que es este método (SFMHP) el macho se autofecunda simultáneamente al polinizar las hembras. La familia que se obtiene de esta autofecundación se guarda en reserva, y una vez que se han probado los machos (a través de sus respectivas familias de MH), se identifican aquéllos que dieron lugar a las familias superiores y se hace un compuesto balanceado con su semilla de reserva el cual se lleva a recombinación genética; después se vuelve a repetir el ciclo partiendo de la autofecundación de cada macho y su cruzamiento simultáneo con varias hembras. El método requiere, por lo tanto, 3 años por ciclo: el primero para hacer la autofecundación, el segundo para hacer la prueba y selección de las familias y el tercero para la recombinación entre las familias seleccionadas. En cuanto a la respuesta, ésta es del doble que la de la SFMH, puesto que al autofecundar cada macho se conservan todos sus genes, lo cual duplica las frecuencias génicas efectivas de cada unidad de selección; sin embargo, como se requieren 3 años por ciclo la respuesta por año sin campo de invernada es del 83% de la SM, y usando campo de invernada, requiriéndose 2 años por ciclo, la respuesta resulta ser la misma que la SFMH.

## D I S C U S I O N

Estrictamente sólo los métodos SCI y SCII de la Tabla 3 pueden considerarse como de selección combinada, puesto que el apareamiento se llevaría a cabo exclusivamente entre plantas selectas de familias previamente seleccionadas.

Ya hemos señalado repetidamente, sin embargo, que ciertas dificultades de orden práctico no permitirán aplicar los métodos SCI y SCII, sobre todo para el carácter rendimiento de grano, puesto que es difícil identificar familias y plantas sobresalientes antes de la floración. Por su parte, para aplicar el modelo SCIII es necesario polinizar aleatoriamente entre plantas seleccionadas y después autofecundar para generar nuevamente familias AH; por lo tanto, aún cuando los genes de aquellas se mantengan en el conglomerado (pool) genético, el "apareamiento" por autofecundación no se lleva a cabo entre dichas plantas. Desde luego que este método también adolece de la dificultad de poder identificar las plantas sobresalientes antes de la floración.

Los tres métodos anteriores, sin embargo, los podemos considerar como básicos en la selección combinada.

Los métodos que usan al polinizador común (compuesto balanceado de las familias), SCIV, SCV y SCVI, significan una forma de ahorrarse trabajo de polinización manual, aunque el ahorro es a expensas de la respuesta a la selección tanto inter como intrafamiliar. Finalmente los métodos con autofecundación de hecho representan una modificación a los tres métodos básicos, puesto que mantienen los genes favorables por la autofecundación, aunque después haya necesidad de polinización adicional para arrestar el efecto de la endogamia generada. Desde luego que también es necesario identificar a las plantas sobresalientes antes de la floración para autofecundar exclusivamente a las sobresalientes, o bien

autofecundar a todas, seleccionadas y descartadas, aunque por la selección posterior la polinización hecha en estas últimas resulte inútil. Desde este punto de vista estos métodos resultan más eficaces, desde el ángulo práctico, que los tres métodos básicos; pues aunque también se haga polinización manual no es necesario identificar a las plantas sobresalientes antes de la floración; simplemente se autofecundan y después se verá cuáles resultan ser tales; en los métodos básicos, sin embargo, sí es necesario hacer tal identificación so pena de cruzar entre sí plantas sobresalientes con descartables.

Hasta aquí nos hemos referido a la selección combinada, en cada uno de sus métodos, partiendo del supuesto planteado al inicio de hacerse dentro de un año y en una sola localidad, es decir, que el hecho de seleccionar tanto a familias como plantas dentro de éstas y hacer la polinización pertinente (excluyendo a la adicional) se lleva a cabo dentro de un año, o mejor dicho, dentro de un ciclo agrícola.

En estas condiciones, la selección combinada en sus nueve métodos sí sería estrictamente tal y no selección fraternal (sib selection); sin embargo, si se desea probar a las familias en varias localidades regionales a fin de conferir adaptabilidad a la población por mejorar, entonces el resultado sí es selección fraternal, pues la prueba de las familias se hace con una muestra de los individuos que las integran y la selección dentro de familias con otros. Por otra parte, desde el punto de vista práctico, si lo anterior es posible hacerlo con los métodos IV al IX, no lo es con los métodos I, II y III, puesto que resultaría sumamente difícil recabar la información del comportamiento de las familias en las localidades antes de la floración en la repetición del campo experimental a fin de acudir a ésta, localizar las familias seleccionadas y con ellas hacer la polinización pertinente. Esto se podría obviar haciendo la selección interfamilial en un año y la intrafamiliar (exclusivamente con las familias seleccionadas), y la correspondiente polinización con un compuesto balanceado de dichas familias, en el siguiente tal y como Compton y Comstock (1976) lo han planteado para el método Lonnquist-Paterniani (SCIV). La respuesta a este método, que llamaremos de Compton y Comstock (C-C), es el doble para la selección interfamilial puesto que en el lote de desespigamiento del segundo año sólo participan

familias seleccionadas; no es así para la selección intrafamiliar ya que la polinización se lleva a cabo entre plantas seleccionadas o no de dichas familias. Se tiene, por lo tanto, para nuestro ejemplo:

$$\begin{aligned}
 R_{SIV} &= \frac{i (1/4) \sigma_A^2}{\sigma_{B(MH)}} + \frac{i (3/8) \sigma_A^2}{\sigma_{W(MH)}} \\
 &= \frac{1.4 (1/4) 0.20}{0.3692} + \frac{1.271 (3/8) 0.20}{0.9293} \\
 &= 0.1895 + 0.1025 \\
 &= \underline{0.2920}
 \end{aligned}$$

Como se requieren 2 años regulares de prueba por ciclo, la respuesta se reduce a la mitad, y la respuesta por año de C-C representa sólo un 75.6% de la SCIV (0.1460/0.1930).

Compton y Comstock (1976), llegan a esa conclusión (aunque la expresan en términos aproximados del 75%) en base a que en SCIV la respuesta es aproximadamente igual entre  $R_B$  y  $R_W$  (recordar que en nuestro ejemplo, Tabla 3 se tiene 48% y 52%), por lo tanto, como la respuesta entre C-C es el doble que la  $R_B$  de SCIV, se tendrá:

$$\begin{aligned}
 R_{SCIV(2)} &\doteq 2 R_B + R_W \\
 &\doteq 3 R_B \text{ (por ciclo)} \\
 &\doteq 1.5 R_B \text{ (por año)}
 \end{aligned}$$

Por otra parte

$$\begin{aligned}
 R_{IV} &= R_B + R_W \\
 &\doteq 2 R_B \text{ (por año)}
 \end{aligned}$$

Por lo tanto

$$\begin{aligned} R_{\text{SCIV}(2)} / R_{\text{SCIV}} &\doteq 1.5 R_B / 2R_B \\ &\doteq \underline{0.75} \end{aligned}$$

Si en el campo de invernada las condiciones ambientales son similares a las de la estación regular de prueba y selección, el método C-C se puede llevar a cabo en un año por ciclo y entonces es superior en 48% (ver Tabla 4: 0.2920/0.1973) al método SCIV; o en 50% de acuerdo a:

$$\begin{aligned} R_{\text{SCIV}(2)} / R_{\text{SCIV}} &\doteq 3R_B / 2R_B \\ &\doteq \underline{1.5} \end{aligned}$$

Veámos ahora cómo podrá aplicarse el principio de Compton y Comstock (1976) a los otros Métodos y qué ventaja adicional se podría tener.

Desde luego que para los métodos que llevan autofecundación (SCVII, SCVIII y SCIX), no se tiene ventaja alguna: se hace la prueba para la selección interfamiliar en las localidades, se acude a la repetición del campo experimental y se procede a autofecundar; todo en el mismo año.

Con respecto a los otros dos métodos que usan PL (SCV y SCVI), si se sembraran exclusivamente las familias seleccionadas al siguiente año, ocurriría algo similar que en el método SCIV: la respuesta a la selección interfamiliar sería el doble, pero se mantendría la misma para la selección intrfamiliar; es decir

$$\begin{aligned} R_{\text{SV}(2)} &= \frac{i_{B(1/2)} \sigma_A^2}{\sigma_{B(HC)}} + \frac{i_{W(1/4)} \sigma_A^2}{\sigma_{W(HC)}} \\ &= \frac{1.4 (1/2) 0.20}{0.4733} + \frac{1.271 (1/4) \sigma_A^2}{0.8450} \\ &= 0.2960 + 0.0723 \\ &= \underline{0.3683} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
R_{\text{SCVI}(2)} &= \frac{i_B (1) \sigma_A^2}{\sigma_{B(AH)}} + \frac{i_W (1/4) \sigma_A^2}{\sigma_{W(AH)}} \\
&= \frac{1.4 (1) 0.20}{0.5673} + \frac{1.271 (1/4) 0.20}{0.8538} \\
&= 0.4934 + 0.0744 \\
&= \underline{0.5678}
\end{aligned}$$

Hay que considerar que en estos casos se necesita un año más para completar el ciclo; además de que es necesario para que por medio de cruza PaP se regeneren familias de HC en SCV y la  $\phi$  para regenerar familias de AH en SCVI.

Finalmente, para los métodos básicos (SCI, SCII y SCIII), la principal ventaja que se tiene es que sí se permite hacer la selección interfamiliar haciendo la experimentación en varias localidades, y posponer la intrafamiliar para el siguiente año. En éste, nuevamente, se tendrá el problema de seleccionar antes de la floración para poder hacer las cruza pertinentes con las plantas selectas. Sin embargo, en estos métodos o se tiene que hacer así, o bien se hace la polinización más o menos aleatoriamente entre todas las plantas de las familias; en este punto tenemos dos opciones en relación a la forma en que se vaya a integrar el compuesto seleccionado con las plantas que han participado en la polinización: Una, que el compuesto se haga con todas ellas, con lo que inevitablemente se cae en el sistema de selección familiar (SFMH, SFHC o SFAH), o bien que, si se hace una polinización perfecta y se tiene cuidado en que solo hayan participado plantas con competencia completa, escoger solo las de mayores rendimientos para integrar el compuesto balanceado y así sí se esperaría tener las respuestas teóricas para dichos métodos de selección combinada (en este caso se tiene que contemplar un mayor tamaño de muestra de familia a fin de que los cruzamientos entre plantas de alto rendimiento tenga mayor probabilidad de ocurrencia). Al igual que para los métodos de PL se tendrá que usar un año más por ciclo si no se tiene campo de invernada, el

cual se puede ahorrar si se tiene tal facilidad.

En cuanto a las suposiciones sobre las cuales se basa el modelo cuantitativo para estimar las diferentes componentes de varianza y respuestas a los métodos de selección lo más seguro es que no sean válidas para una variedad particular. La primera objeción es en relación a la frecuencia génica supuesta de 0.5 para poder hacer los cálculos para familias de AH. Sólo cuando éstas se derivan de una generación avanzada de una cruce simple entre dos líneas homocigóticas se tiene tal situación. Si no es el caso y  $p > 1/2$  entonces  $Q$  de la Ecuación 10 es positiva y se esperaría una mayor respuesta al usar familias de AH; sucede lo contrario cuando  $p < 1/2$ . En relación al grado de dominancia de 1.3 y la heredabilidad de 20% que se usaron para los cálculos, ellos fueron tomados de Márquez (1969) como aproximaciones de 1.35 y 21.9%, respectivamente, en base a un estudio de Diseño I en que se usaron 48 machos, 10 hembras por macho, 2 repeticiones por localidad y 2 localidades. Como en tal estudio se demostró que la precisión de las varianzas de machos y hembras dependía del tamaño de muestra de éstas, siendo suficiente un número de 8, las estimas obtenidas de los diferentes parámetros se pueden tomar como confiables, así como por el hecho de haber sido obtenidas con datos de 2 localidades.

Los dos puntos anteriores nos indican que las respuestas predichas encontradas en el presente estudio para los métodos de selección analizados en relación a otros que se obtengan diferirán en grado mayor o menor dependiendo de la estructura genotípica de la población, es decir, de su frecuencia génica, del grado de dominancia y de la influencia ambiental tanto entre como dentro de las familias. También, por supuesto, de la cantidad de epistasis y de la interacción de los genotipos con años y localidades como veremos enseguida.

Cuando el mejoramiento se hace para una región general y durante varios ciclos deben de tomarse en cuenta la interacción de las familias con las localidades de prueba y años. Esto es importante porque en las respuestas esperadas las varianzas fenotípicas de las medias de familias incluirán a la componente de interacción ambiente x familia, y es de esperarse que según el tipo de familia sea el tamaño de dicha componente; se esperaría, por ejemplo, que las familias de AH interaccionaran más

que las de HC, y éstas más que las de MH.

Hechas estas consideraciones, pasaremos a analizar los diferentes métodos de selección combinada, para después compararlos con los de los otros dos sistemas.

Veámos primero la efectividad de la respuesta a la selección inter en relación a la selección intra. En la Tabla 3 se nos presenta esta información para los nueve métodos estudiados (aunque en realidad basta con la de los tres primeros), pudiendo apreciarse que conforme aumenta la variación entre las familias se incrementa el porcentaje de la respuesta total ( $R_C$ ) debida a la selección interfamiliar ( $R_B$ ), sucediendo lo contrario para la selección intrafamiliar ( $R_W$ ). Compton y Comstock (1976) informan que se esperarían respuestas similares para la selección inter y la intra en SCIV (L-P); en el presente ejemplo, se tienen, respectivamente, 48% y 52%, lo cual se aproxima a lo que dichos autores aseveran. En la Tabla 3 se presentan también los métodos SCIV(2), SCV(2) y SCVI(2) que corresponden a los métodos SCIV, SCV y SCVI, llevados a cabo en 2 años; en el primero se hace la selección interfamiliar y en el segundo, exclusivamente con las familias seleccionadas, la selección interfamiliar y la polinización pertinente. Nos referiremos a estos tres métodos al comparar las respuestas por año de todos los métodos en la Tabla 4.

Si consideramos solamente a las respuestas totales obtenidas en los nueve métodos, se ve que el primer lugar indiscutible lo ocupan aquellos que usan familias de AH; le siguen los métodos que usan familias de HC y finalmente los de familias de MH.

Si ahora comparamos la selección combinada con la familiar y la individual, para que dicha comparación sea válida se necesitan considerar sólo a los métodos SCI y SCII que implican apareamiento aleatorio entre los individuos sobresalientes de las familias seleccionadas.

Falconer (1964) señala que la selección combinada será superior a cualquier otro método pero que dicha superioridad nunca será muy grande, calculando que con familias grandes ( $n = \infty$ ) no será más del 10%, y 20% con familias chicas ( $n = 2$ ); ésto para familias de HC y correla-



TABLA 3. Respuesta a la selección interfamiliar ( $R_B$ ) y a la selección intrafamiliar ( $R_W$ ) en términos absolutos y como porcentajes de la selección total ( $R_C$ ), en 9 métodos de selección combinada.

Método	$R_B$		$R_W$		$R_C$	
	Absoluta	% de RC	Absoluta	% de RC	Absoluta	% de RC
SCI	0.1896	48	0.2051	52	0.3947	100
SCII <sup>1</sup>	0.2960	67	0.1447	33	0.4407	100
SCIII	0.4935	77	0.1488	23	0.6423	100
SCIV <sup>2</sup>	0.0948	48	0.1025	52	0.1973	100
SCV	0.1480	67	0.0723	33	0.2203	100
SCVI	0.2467	77	0.0744	23	0.3211	100
SCVII <sup>3</sup>	0.1896	48	0.2051	52	0.3947	100
SCVIII	0.2960	67	0.1447	33	0.4407	100
SCIX	0.4935	77	0.1488	23	0.6423	100
SCIV (2) <sup>4</sup>	0.1895	65	0.1025	35	0.2920	100
SCV (2)	0.2960	80	0.0753	20	0.3683	100
SCVI (2)	0.4934	87	0.0744	13	0.5678	100

<sup>1</sup> Método Villena-Johnson (V-J), <sup>2</sup> Método Lonnquist-Paterniani (L-P)

<sup>3</sup> Método Molina (M), <sup>4</sup> Método Compton-Comstock (C-C)

ciones intraclase cerca de 0.25 ó 0.75 para el primer caso, y 0.875 para el segundo. Como la correlación intraclase mide la variación fenotípica interfamiliar en relación a la total, en nuestro caso tenemos, para familias de HC:  $t_{HC} = 0.2240/0.9954 = 0.23$ , por lo que podemos decir que nos aproximamos a la relación que señala Falconer para familias grandes (o por lo menos intermedias). Sin embargo, si regresamos a la Tabla 3, podemos ver que la selección combinada es muy superior a cualquiera de las selecciones interfamiliar o intrafamiliar. La razón de ésto es aparente ya que para poder comparar los sistemas entre sí se requiere que se usen las mismas presiones de selección para cada método; como establecimos  $P_C = 5\%$ , si usamos la intensidad de selección correspondiente (2.063) para la selección inter e intra familiar en HC, tenemos que  $R_{B(HC)} = R_{SFHC} = 0.4358$ ,  $R_{W(HC)} = 0.2349$  y  $R_{SI} = 0.4126$ ; al comparar estos resultados como porcentajes de  $R_{SCII} = 0.4407$ , tenemos que la selección combinada los supera, respectivamente, en 1.1%, 87.6% y 6.8%; si se observa la Figura 13.2 (a) de Falconer (1964), se aprecia que la superioridad teórica para  $t = 0.23$  es en forma aproximada, respectivamente, 12%, 52% y 17%, lo cual podemos aceptar que cae razonablemente dentro de lo esperado si consideramos sobre todo la limitación por el tamaño de la familia.

Veamos ahora algunos aspectos prácticos involucrados al elegir al mejor método. En la Tabla 4 se presentan las respuestas para todos los métodos discutidos de selección combinada, familiar e individual. Como nos interesa situarnos en un contexto real, para comparar la selección combinada con la familiar e individual debemos considerar sólo los métodos de aquéllos en los que sí sea posible llevar a cabo la selección interfamiliar para adaptabilidad y enseguida la selección intrafamiliar. De acuerdo con esto los métodos básicos como tales, es decir, llevados a cabo en un solo año (SCI, SCII y SCIII) no entrarían en esta discusión.

En la Tabla 4 se puede apreciar que la mayor respuesta por ciclo, en todos los casos, corresponde a los métodos que usan familias de AH; sin embargo, al tomar más años por ciclo, la respuesta por año se ve disminuida substancialmente cuando no se dispone de un campo en el cual hacer la polinización en el invierno; cuando esto no es posible, como sólo se ahorra un año de los tres que requieren dichos métodos, en ocasiones su respues-



TABLA 4. Respuestas esperadas para los métodos de los sistemas de selección combinada, familiar e individual, para una heredabilidad del 20%, grado de dominancia 1.3 y frecuencia génica 0.5.

Método	Años por ciclo	Respuesta por ciclo		Respuesta por año			
				Sin invierno		Con invierno	
		Absoluta	% de SM	Absoluta	% de SM	Absoluta	% de SM
<u>SELECCION COMBINADA EN UN AÑO</u>							
SCI	1	0.3947	191	0.3947	191	0.3947	191
SCII <sup>1</sup>	1	0.4407	214	0.4407	213	0.4407	214
SCIII	2	0.6403	310	0.3201	155	0.6403	310
SCIV <sup>2</sup>	1	0.1973	96	0.1973	96	0.1973	96
SCV	2	0.2203	107	0.1101	53	0.2203	107
SCVI	2	0.3211	156	0.1605	78	0.3211	156
SCVII <sup>3</sup>	2	0.3947	191	0.1973	96	0.3947	191
SCVIII	2	0.4407	214	0.2203	107	0.4407	214
SCIX	3	0.6423	311	0.2141	104	0.3211	156
<u>SELECCION COMBINADA EN DOS AÑOS (2)</u>							
SCI (2)	2	0.3947	191	0.1973	96	0.3947	191
SCII (2)	2	0.4407	214	0.2203	107	0.4407	214
SCIII (2)	3	0.6423	310	0.2141	104	0.3211	156
SCIV (2) <sup>4</sup>	2	0.2920	141	0.1460	71	0.2920	141
SCV (2)	3	0.3683	178	0.1227	59	0.1841	89
SCVI (2)	3	0.5678	275	0.1892	92	0.2839	137
<u>SELECCION FAMILIAL</u>							
SFMH	2	0.2794	135	0.1397	68	0.2794	135
SFHC	2	0.4358	211	0.2179	106	0.4358	211
SFAH	3	0.7273	352	0.2424	117	0.3636	176
SFMHP	3	0.5588	271	0.1862	90	0.2794	135
<u>SELECCION INDIVIDUAL</u>							
SI <sup>5</sup>	1	0.4126	200	0.4126	200	0.4126	200
SM <sup>6</sup>	1	0.2063	100	0.2063	100	0.2063	100

<sup>1</sup> Método Villena-Johnson (V-J), <sup>2</sup> Método Lonnquist-Paterniani (L-P), <sup>3</sup> Método Molina (M), <sup>4</sup> Método Compton-Comstock (C-C), <sup>5</sup> Método Taboada (T), <sup>6</sup> Método Gardner (G).



ta por año no siempre sigue siendo la mayor, sino que es superada por los métodos que involucran familias de HC, como son los casos en que la polinización es por autofecundación (SCVIII), en la selección familiar (SFHC) y en la selección combinada de dos años, SCII(2). Estas tres opciones arrojan respuestas porcentuales por año (en relación a la SM) de 14, 11 y 14, respectivamente. Desde el punto de vista práctico, en relación a la facilidad de trabajo, lo es más en SFHC y entonces valdría la pena, por lo tanto, preguntarse si la menor respuesta que se tendría con este método en relación a los otros dos (211 *versus* 214) es compensada por dicha facilidad; por su parte, si comparamos a éstos entre sí, desde el punto de vista de eficiencia en la conservación de los genes favorables y también de la facilidad de la polinización resultaría mejor SCVIII que SCII(2). Como podemos ver en la Tabla 4, estos tres métodos requieren dos años por ciclo; desde este punto de vista, por lo tanto, son comparables. Sin embargo, como hemos observado, la diferencia entre hacer la selección familiar (SFHC) contra hacer la selección combinada, SCVIII y SCII(2), es sólo de 3 unidades porcentuales; lo que quiere decir que la superioridad de la SC contra la SF sería realmente pequeña.

Con respecto a los métodos que involucran polinización entre familias (selección familiar, SF), o entre plantas seleccionadas (selección combinada, SC), se supone que debe de haber después del primer ciclo algún plan en la polinización con el objeto de evitar alguna influencia de la endogamia que se genera cuando llegan a cruzarse entre sí o familias o plantas emparentadas en algún grado. Es en este aspecto cuando los métodos de selección individual son más apropiados, pues dado el gran número de plantas que participan en la polinización se mantiene por más tiempo la diversidad genética y, consecuentemente, la respuesta a la selección, al mismo tiempo que se previene más la influencia de la endogamia. Sin embargo, deben considerarse ambos aspectos, es decir, tanto la respuesta a la selección como el mantenimiento de la diversidad genética que garantizaría en mayor proporción la constancia de la respuesta. Se espera así, que mientras la respuesta sea mayor, la diversidad genética se agote más rápidamente que con un método que de una respuesta menor. Gardner (1976) encontró que en la SCIV se comenzó a presentar declinación de la respuesta a partir del 6º ciclo mientras que en la SM ésta

se observó hasta el 14<sup>o</sup> ciclo. La respuesta total hasta antes de la declinación, es decir, la mejora real, fue ligeramente superior en SCIV. Esto, desde el punto de vista práctico, es de gran importancia porque en circunstancias similares, es términos de tiempo, se llega más rápidamente a la mejora genética con la SCIV que con la SM.

En relación a las respuestas por año de los métodos de SC en los que se haría la selección en 2 años, SCIV(2), SCV(2) y SCVI(2), tenemos que considerar, de acuerdo a la Tabla 4, que se requieren 2 años para el primero y 3 años para los otros dos métodos, y que para SCIV no habría ahorro alguno de tiempo si hubiera campo de invierno; esto último es así porque la selección intrafamiliar se tiene que hacer en la estación agrícola en que se hizo la interfamiliar, por lo tanto, no puede ser en el invierno, a menos de que el campo experimental de invernada reuniera con condiciones ambientales semejantes a los de la selección interfamiliar. Como puede verse en la Tabla 4, al considerar que SCIV(2) requiere 2 años por ciclo (respuesta: 0.1460) no tendría superioridad alguna sobre SCIV (respuesta: 0.1973). Si fuera posible disponer del campo de invernada entonces la superioridad de SCIV(2) sobre SCIV sería del 48% (0.2920/0.1973). Con respecto a los métodos SCV y SCVI, tampoco hay ventaja si se hace la selección inter en un año y la intra en otro (89% *versus* 107%) y SCVI (137% *versus* 156%), respectivamente.

Como señalamos, para los métodos SCI, SCII y SCIII, no hay ventaja alguna al hacer la selección en 2 años; sin embargo, uno de estos, SCII(2) da la mayor respuesta por año de todos los métodos ya en un contexto real de prueba y selección interfamiliar para adaptabilidad.

Veámos otras cuestiones que tienen que tomarse en cuenta al elegir el sistema de selección.

En relación a la supuesta homogeneidad ambiental dentro del sublo-  
te de SM, en ocasiones, no sólo no hay tal homogeneidad sino que, inclu-  
sive, es imposible sembrar equidistantemente a las plantas en los sur-  
cos del sublote. Márquez (1979) informa sobre el problema de este tipo  
que se tiene en los lotes foráneos de la SM en la península de Yucatán,

cuyos suelos pedregosos interrumpen frecuentemente la siembra graneada equidistante y hacen a ésta, en términos generales, imposible. En estas circunstancias y en general para toda situación similar, es más recomendable usar métodos que involucren la prueba de familias puesto que éstas, en los experimentos de prueba de selección, se pueden sembrar tal y cual lo exijan las condiciones ambientales y que, en realidad, corresponden a los métodos de cultivo de los agricultores de la región.

Un caso más que de hecho puede aplicarse a la situación anterior es cuando las siembras se hacen en matas de 2 o más plantas (por ejemplo, en la agricultura de humedad, y en Yucatán, por la búsqueda de "suelo" en los tipos de suelo pedregoso que hemos mencionado). Torre-groza, citado por Márquez (1979) propone en este caso que la unidad de selección sea la mata. A este respecto nosotros proponemos que en adición a esto las matas seleccionables sean aquellas que, además de tener una alta producción conjunta, la producción de sus plantas sea similar. Esto con el objeto de ir definiendo a través de la selección plantas que den alto rendimiento con cualquiera otras con las que se agrupen para eliminar en lo posible los fenómenos de competencia, agresiva, principalmente.

Se debe considerar también para la elección de la unidad de selección (la planta o la familia), la naturaleza del trabajo que implique la medición del carácter o caracteres por seleccionar. Por ejemplo, si se trata del carácter relación grano/forraje en el que medir a cada planta individualmente para hacer SM, si no difícil sí resulta un proceso laborioso y probablemente más impreciso que hacerlo conjuntamente en una familia, es más adecuado hacer SF. Por el contrario, para la selección de días a floración es mucho más preciso, y probablemente más fácil, hacerla en plantas individuales que en familias.

Desde luego que lo anterior ya se encuentra dentro del contexto de la cantidad de heredabilidad existente, puesto que en buena parte la elección de la unidad de selección depende del tamaño de ésta; si es alto la elección va hacia la planta individual (selección masal); si es bajo, iría hacia la familia (selección familiar o combinada). Así, si



consideramos que la precisión de las mediciones es un factor que finalmente contribuye a la variación fenotípica, podemos consecuentemente relacionar la naturaleza de la precisión del trabajo de la medición y el tamaño de la heredabilidad para elegir la unidad de selección.

Finalmente, en relación a resultados reales de trabajos de selección, para que sean comparables los diferentes métodos es menester que, por lo menos, se hayan llevado a cabo en la misma variedad original y bajo condiciones ambientales similares (aunque no necesariamente durante los mismos años). El único caso informado por escrito es el de los métodos SM y SCIV (Lonnquist-Paterniani) en la variedad Hays Golden llevados a cabo en la Universidad de Nebraska, que tuvieron respuestas porcentuales por ciclo de 3.00 y 4.62, para 18 y 12 ciclos de selección, respectivamente, Gardner (1976); estos resultados implican una superioridad del 54% de la selección combinada L-P sobre la selección masal. De acuerdo a la Tabla 4, no habría tal superioridad; la diferencia puede deberse a que en la SM Gardner (1961) ha usado el 10% de presión de selección, mientras que para SCIV, como ya hemos dicho, se ha usado el 5%. Para hacer ésto comparable, en nuestros cálculos debemos aplicar una presión de selección del 10% a la SM ( $i_f = 1.755$ ); de este modo la respuesta a la SM es 0.1755, por lo que entonces la respuesta de SCIV es superior a la de SM en 12%, lo cual se acercaría más a lo obtenido con la variedad Hays Golden, aunque en realidad lo que debería hacerse es calcular la respuesta a la SM con  $p_f = 5\%$  en dicha variedad. Debe de tomarse muy en cuenta la ventaja principal de la selección interfamiliar en el método SCIV que permite la replicación por muestreo de la unidad de selección, y por otra parte que aún cuando en la SM la selección se llevara a cabo dentro de los sublotos éstos no son realmente tan homogéneas como para "eliminar" las diferencias no genéticas de los fenotipos de las plantas.

Como puede verse la proporción de estudios que involucran resultados teóricos (respuestas esperadas) y resultados prácticos (respuestas reales) que pueden someterse a comparación es sumamente pequeña; para cerrar esa brecha queda aún mucho trabajo de campo que hacer que involucra todavía mucho más tiempo. La única manera de poder afirmar con cer-

teza que existen tales o cuales diferencias entre los métodos tanto en sus ganancias como en el trabajo que en ellos se invierte, sería, precisamente, realizar ese trabajo.



## LITERATURA CITADA

- Compton, W.A. y Bahadur, K. 1977. Ten cycles of progress from modified ear-to-row selection. *Crop Sci.* 17:378-380.
- \_\_\_\_\_ y Comstock, R.E. 1976. More on modified ear-to-row selection in corn. *Crop Sci.* 16:122.
- Eberhart, S.A. 1972. Techniques and methods for more efficient population improvement in sorghum. In Rao, N.G.P. and L.R. House (eds.) *sorghum in the Seventies.* Oxford and IBH. New Delhi, India. pp:197-213.
- Empig, L.T., Gardner, C.O. y Compton, W.A. 1972. Theoretical gains for different population improvement procedures. *Miscellaneous Publication 26 (revised).* University of Nebraska, Lincoln, Nebraska.
- Falconer, D.A. 1964. *Introduction to Quantitative Genetics.* Oliver and Boyd. Edinburgh and London. p. 193.
- Gardner, C.O. 1961. An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. *Crop Sci.* 1:241-245.
- \_\_\_\_\_ 1977. Quantitative genetic studies and population improvement in maize and sorghum. In Pollack, E., Kempthorne, O. and Bailey, T.B. (eds.) *Proceedings of the International Conference on Quantitative Genetics.* Ames, Iowa. pp:475-489.
- Lonnquist, J.H. 1964. A modification of the ear-to-row procedure for the improvement of maize populations. *Crop Sci.* 4:227-228.
- Márquez S., F. 1969. Influence of half-sib family size on the estimation of genetic variances in maize. *Tesis de Ph.D.* Iowa State University, Ames, Iowa.
- \_\_\_\_\_ 1971. Interpretación a la fórmula de ajuste del rendimiento individual en la selección masal. *Fitotecnia* 2:1-2.
- \_\_\_\_\_ 1979. Respuesta esperada a la selección a largo plazo en maíz, en base a un estudio de una mezcla intervarietal. Rama de Genética, Colegio de Postgraduados, Chapingo, Méx. 85 pp.
- \_\_\_\_\_ 1979. Propositiones sobre metodologías de investigación en el mejoramiento genético del maíz en sistemas de producción en la Península de Yucatán. *Fitotecnia*:13-20.

- Molina G., J.D. 1979. Selección familiar de progenies autofecundadas. Agrociencia (en prensa).
- Paterniani, E. 1967. Selection among and within half-sib families in a Brazilian population of maize. Crop Sci. 7:212-216.
- Sevilla P., R. 1975. Selección mazorca-hilera modificada en una variedad de maíz de la Sierra Peruana. Informativo del Maíz, Número Extraordinario. Vol. I:22-26.
- Sprague, G.F. 1966. Quantitative genetics in plant improvement. In Frey, K.S. (ed.). Plant Breeding. The Iowa State University Press, Ames, Iowa. pp:322-323.
- Villena, W. y E.C. Johnson. 1972. Respuestas a selección para altura de plantas y sus efectos en rendimiento de grano y acame de raíz en 3 poblaciones tropicales de maíz. Mimeográfico. XVIII Reunión del PCCMCA, Managua, Nicaragua. 10 pp.
- Webel, O.D. y Lonquist, J.H. 1967. An evaluation of modified ear-to-row selection in a population of corn. Crop Sci. 7:651-655.

## A P E N D I C E

### Respuesta Teórica al Método Molina (SCVII)

#### ("Selección familiar de progenies autofecundadas")

La información que aparece en la Tabla A.1. se usa para obtener la respuesta al Método de Lonnquist-Paterniani (SCIV), y la aprovecharemos para el Método de Molina (SCVII).

La primera fase de la selección sería igual a la correspondiente al método de Lonnquist-Paterniani si no fuera por la autofecundación, que se hará en todas las plantas en el lote de selección intrafamiliar; por lo tanto, las frecuencias génicas efectivas de las familias serán el doble de las que aparecen en la Col. 5 de la Tabla A.1. Así mismo, para la selección intrafamiliar las frecuencias efectivas de los genotipos de cada familia serán el doble de las de la Col. 9 de la Tabla A.1. En estas circunstancias tendremos:

$$R_{VII} = R_{B(MH)} + R_{W(MH)} \quad . . . (1)$$

Para la selección interfamiliar:

(Cols. 2 y 5)

$$\begin{aligned} \bar{p}_B &= p^2 (1/2) + 2pq (1/4) + q^2 (0) \\ &= p/2 \end{aligned}$$

(Cols. 2, 6 y 7)

$$\begin{aligned} \bar{g}_{MH} &= p^2 (pu + qh) + 2pq \left[ (p - q)u + h \right] / 2 + q^2 (ph - qu) \\ &= (p - q)u + 2pqh \end{aligned}$$

(Cols. 2, 5, 6 y 7)

TABLA A.1. Información pertinente para calcular los parámetros de la población base a la respuesta a la selección combinada Lonnquist-Paterniani. Tomada de Empig et al. (1972).

Genotipo (Z)	Frec. de Z	Genotipos (Y)	Frec. génica $p_B$	Frec. codificada ( $p_B$ )	Frec. genot. de Y	Valores genots. de Y	Frecs. génicas efectivas de Y	Frecs. codificadas de Y ( $p_W$ )
B B	$p^2$	B B	$\frac{1 + 3p}{4}$	$\frac{1}{4}$ (1/2)	p	u	$\frac{1 + p}{2}$	$\frac{1}{2}$ (1)
		B b			q	h	$\frac{1 + 2p}{4}$	$\frac{1}{4}$ (1/2)
B B	2pq	B B	$\frac{1 + 6p}{8}$	$\frac{1}{8}$ (1/4)	$\frac{1}{2} p$	u	$\frac{1 + p}{2}$	$\frac{1}{2}$ (1)
		B b			$\frac{1}{2}$	h	$\frac{1 + 2p}{4}$	$\frac{1}{4}$
		b b			$\frac{1}{2} q$	-u	$\frac{p}{2}$	(1/2) 0
b b	$q^2$	B b	$\frac{3p}{4}$	0	p	h	$\frac{1 + 2p}{4}$	$\frac{1}{4}$ (1/2)
		b b			q	-u	$\frac{p}{2}$	0
(1) *	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)

\* Entre paréntesis número de las columnas.

$$\begin{aligned}
\text{COV } (p_B, g_{MH}) &= p^2 (pu + qh) (1/2) \\
&+ 2pq \left\{ \left[ (p - q) u + h \right] / 2 \right\} (1/4) \\
&+ q^2 (ph - qu) (0) - \bar{p}_B \bar{g}_{MH} \\
&= \frac{1}{2} p^3 u + \frac{1}{2} p^2 qh + \frac{1}{4} p^2 qu - \frac{1}{4} pq^2 u + \frac{1}{4} pqh \\
&- (p/2) \left[ (p - q) u + 2pqh \right] \\
&= \left( \frac{1}{2} p^3 + \frac{1}{4} p^2 q - \frac{1}{4} pq^2 - \frac{1}{2} p^2 + \frac{1}{2} pq \right) u \\
&+ \left( \frac{1}{2} p^2 q + \frac{1}{4} pq - p^2 q \right) h \\
&= \left[ \frac{1}{2} p^2 (p - 1) + \frac{1}{4} pq (p - q + 2) \right] u \\
&+ \left( \frac{1}{4} pq - \frac{1}{2} p^2 q \right) h \\
&= \frac{1}{2} pq \left[ -p + \frac{1}{2} p - \frac{1}{2} q + 1 \right] u \\
&+ \frac{1}{4} pq (p - q) h \\
&= \frac{1}{2} pq \left( \frac{1}{2} p + \frac{1}{2} p \right) u + \frac{1}{4} pq (p - q) h \\
&= \frac{1}{4} pqu + \frac{1}{4} pq (q - p) h \\
&= \frac{1}{4} pq \left[ u + (q - p) h \right] \\
&= \frac{1}{4} pq \alpha
\end{aligned}$$

Por lo tanto

$$\beta_B = \frac{1/4 pq \alpha}{\sigma_{B(MH)}^2}$$

y,

$$R_{B(MH)} = \frac{D \ 1/4 pq \alpha}{\sigma_{B(MH)}^2} (2\alpha)$$

$$\begin{aligned}
&= \frac{D \ 1/4 \ 2pq \ \alpha^2}{\sigma_{B(MH)}^2} \\
&= i_B \frac{\frac{1}{4} \sigma_A^2}{\sigma_{B(MH)}} \\
&= \frac{i_B \ 1/4 \ \sigma_A^2}{\sqrt{\frac{(\sigma_{WE}^2 + \sigma_G^2 - \sigma_M^2)}{r \ n} + \frac{\sigma_e^2}{r} + \sigma_M^2}} \quad \dots (2)
\end{aligned}$$

Para la selección intrafamiliar tendremos que calcular la covarianza dentro de cada tipo de familia (Cols. 2, 6, 7 y 9):

$$\begin{aligned}
\text{COV}(p_W, Y) &= p^2 \left[ pu \ (1) + qh \ (1/2) - \bar{p}_W \ \bar{Y} \right] \\
&\quad + 2pq \left[ (pu/2) \ (1) + (h/2) \ (1/2) \right. \\
&\quad \left. - (qu/2) \ (0) - \hat{p}_W \ \hat{Y} \right] \\
&\quad + q^2 \left[ ph \ (1/2) - (qu) \ (0) - \tilde{p} \ \tilde{Y} \right]
\end{aligned}$$

Siendo las medias genotípicas y de las frecuencias génicas respectivas:

(Cols. 6 y 9)

(Cols. 6 y 7)

$$\bar{p}_W = p \ (1) + q \ \left(\frac{1}{2}\right) ;$$

$$\bar{Y} = pu + qh$$

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

$$\hat{p}_W = \frac{1}{2} p \ (1) + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{2}\right) + \frac{1}{2} q \ (0)$$

$$\hat{Y} = (pu + h - qu) / 2$$

$$= \frac{1 + 2p}{4} ;$$

$$\tilde{p}_W = p \ \left(\frac{1}{2}\right) + q \ (0) ;$$

$$\tilde{Y} = ph - qu$$

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

Procediendo por partes:

$$\begin{aligned}
& p^2 \left[ pu + qh \left( \frac{1}{2} \right) - \left( \frac{1+p}{2} \right) (pu + qh) \right] \\
&= p^2 \left[ pu + \frac{1}{2} qh - \frac{1}{2} pu - \frac{1}{2} qh - \frac{1}{2} p^2 u - \frac{1}{2} pqh \right] \\
&= p^2 \left[ \left( p - \frac{1}{2} p - \frac{1}{2} p^2 \right) u + \left( \frac{1}{2} q - \frac{1}{2} q - \frac{1}{2} pq \right) h \right] \\
&= p^2 \left[ \left( \frac{1}{2} p - \frac{1}{2} p^2 \right) u + \left( -\frac{1}{2} pq \right) h \right] \\
&= p^2 \left[ \frac{1}{2} p (1 - p) u + \frac{1}{2} pqh \right] \\
&= p^2 \left[ \frac{1}{2} pqu - \frac{1}{2} pqh \right] \quad . . . (a)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& 2pq \left[ \left( \frac{1}{2} pu \right) + \left( \frac{1}{2} h \right) \left( \frac{1}{2} \right) + \frac{1}{2} q (-u) (0) - \left( \frac{1+2p}{4} \right) (pu + h - qu) / 2 \right] \\
&= 2pq \left[ \frac{1}{2} pu + \frac{1}{4} h - \frac{1}{8} (pu + h - qu) - \frac{1}{4} (p^2 u + ph - pqu) \right] \\
&= 2pq \left[ \frac{1}{2} pu + \frac{1}{4} h - \frac{1}{8} pu - \frac{1}{8} h + \frac{1}{8} qu - \frac{1}{4} p^2 u - \frac{1}{4} ph + \frac{1}{4} pqu \right] \\
&= 2pq \left[ \left( \frac{1}{2} p - \frac{1}{8} p + \frac{1}{8} q - \frac{1}{4} p^2 + \frac{1}{4} pq \right) u + \left( \frac{1}{4} - \frac{1}{8} - \frac{1}{4} p \right) h \right] \\
&= 2pq \left[ \left( \frac{3}{8} p - \frac{1}{4} p^2 + \frac{1}{8} q + \frac{1}{4} pq \right) u + \left( \frac{1}{8} - \frac{1}{4} p \right) h \right] \quad . . . (b)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& q^2 \left[ ph \left( \frac{1}{2} \right) - q (-u) (0) - (p/2) (ph - qu) \right] \\
&= q^2 \left[ \frac{1}{2} ph - \frac{1}{2} p^2 h + \frac{1}{2} pqu \right] \\
&= q^2 \left[ \frac{1}{2} pqu + \frac{1}{2} p (1 - p) h \right] \\
&= q^2 \left[ \frac{1}{2} pqu + \frac{1}{2} pqh \right] \quad . . . (c)
\end{aligned}$$

Por substitución de (a), (b) y (c) en la ecuación de COV ( $p_W$ , Y), nos quedará:

$$\begin{aligned}
 \text{COV}(p_W, Y) &= p^2 \left[ \frac{1}{2} pqu - \frac{1}{2} pqh \right] \\
 &\quad + 2pq \left[ \left( \frac{3}{8} p - \frac{1}{4} p^2 + \frac{1}{8} q + \frac{1}{4} pq \right) u + \left( \frac{1}{8} - \frac{1}{4} p \right) h \right] \\
 &\quad + q^2 \left( \frac{1}{2} pqu + \frac{1}{2} pqh \right) \\
 &= \frac{1}{2} p^3 qu - \frac{1}{2} p^3 qh + \frac{3}{4} p^2 qu - \frac{1}{2} p^3 qu + \frac{1}{4} pq^2 u \\
 &\quad + \frac{1}{2} p^2 q^2 u + \frac{1}{4} pqh - \frac{1}{2} p^2 qh + \frac{1}{2} pq^3 u + \frac{1}{2} pq^3 h \\
 &= \left( \frac{1}{2} p^3 q + \frac{3}{4} p^2 q - \frac{1}{2} p^3 q + \frac{1}{4} pq^2 + \frac{1}{2} p^2 q^2 + \frac{1}{2} pq^3 \right) u \\
 &\quad + \left( -\frac{1}{2} p^3 q + \frac{1}{4} pq - \frac{1}{2} p^2 q + \frac{1}{2} pq^3 \right) h \\
 &= \frac{1}{2} pq \left( p^2 + \frac{3}{2} p - p^2 + \frac{1}{2} q + pq + q^2 \right) u \\
 &\quad + \left[ \frac{1}{2} pq (q^2 - p^2) + \frac{1}{4} pq (1 - 2p) \right] h \\
 &= \frac{1}{2} pq \left[ \frac{3}{2} p + q \left( \frac{1}{2} + p + q \right) \right] u \\
 &\quad + \left[ \frac{1}{2} pq (q - p) + \frac{1}{4} pq (q - p) \right] h \\
 &= \frac{1}{2} pq \left[ \frac{3}{2} p + \frac{3}{2} q \right] u + \frac{3}{4} pq (q - p) h \\
 &= \frac{3}{4} pqu + \frac{3}{4} pq (q - p) h \\
 &= \frac{3}{4} pq \left[ u + (q - p)h \right] \\
 &= \frac{3}{4} pq \alpha
 \end{aligned}$$



Por lo tanto,

$$\beta_W = \frac{3/4 \text{ pq } \alpha}{\sigma_{W(MH)}^2}$$

y,

$$\begin{aligned} R_{W(MH)} &= \frac{D \text{ 3/4 pq } \alpha}{\sigma_{W(MH)}^2} (2 \alpha) \\ &= \frac{D \text{ 3/4 (2pq } \alpha^2)}{\sigma_{W(MH)}^2} \\ &= \frac{3}{4} i_W \frac{\sigma_A^2}{\sigma_{W(MH)}} \\ &= \frac{i_W \text{ 3/4 } \sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_{WE}^2 + \sigma_G^2 - \sigma_M^2}} \quad \dots (3) \end{aligned}$$

De manera que substituyendo las Ecs. 2 y 3 en la Ec. 1, nos quedará:

$$R_{VII} = \frac{i_B \text{ 1/4 } \sigma_A^2}{\sqrt{\frac{(\sigma_{WE}^2 + \sigma_G^2 - \sigma_M^2)}{rnh} + \frac{\sigma_e^2}{rn} + \sigma_M^2}} + \frac{i_W \text{ 3/4 } \sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_{WE}^2 + \sigma_G^2 - \sigma_M^2}} \quad \dots (4)$$

Comparando la Ec. 4 con la respuesta a SCIV, se puede ver que la selección combinada de Molina da una respuesta que es el doble de la selección combinada de Lonnquist-Paterniani. Sin embargo, como el método toma 2 años por ciclo dado que con las plantas autofecundadas tiene que hacerse un compuesto para recombinación y de ahí generar las familias de medios hermanos para el siguiente ciclo, la respuesta por año sería igual en ambos métodos. Ahora, si se cuenta con el campo de invernada en el cual se pueda hacer dicha recombinación entonces sí  $R_M$  será igual a  $2R_{L-P}$ .

(Selección Combinada en Familias de HC)

La respuesta a la selección interfamiliar, como la recombinación tiene lugar entre las familias mismas seleccionadas es la misma que para la selección familiar de hermanos completos, (Empig, et al., 1972), o sea:

$$R_{B(HC)} = \frac{i_B \frac{1}{2} \sigma_A^2}{\frac{\sqrt{\sigma_{WE}^2 + \sigma_G^2 - \sigma_H^2}}{rn} + \frac{\sigma_e^2}{r} + \sigma_H^2} \quad \dots (5)$$

Para la selección intrafamiliar, en la Tabla A.2 se muestran los apareamientos (Cols. 1 y 3) que generan familias de hermanos completos que tengan variación genotípica interna (el apareamiento BB x BB, por ejemplo, no tiene esta cualidad). Enseguida asignamos a los genotipos de cada familia su valor genotípico (Col. 7) y su frecuencia génica (Col. 8) y obtenemos la covarianza en forma similar a como lo hicimos para el Método de Molina (VII). Aunque existen 5 familias, de hecho solo hay tres tipos básicos originadas por los apareamientos (BB x Bb), (Bb x Bb) y (bb x Bb). Las medias de los genotipos y de las frecuencias génicas se obtendrán como sigue:

Para las medias genotípicas (Cols. 6 y 7):

$$\begin{aligned} \text{Cruza (BB x Bb):} \quad \bar{Y} &= u (1/2) + h (1/2) = (u + h)/2 \\ \text{Cruza (Bb x Bb):} \quad \hat{Y} &= u (1/4) + h (1/2) + (-u) (1/4) = h/2 \\ \text{Cruza (bb x Bb):} \quad \tilde{Y} &= h (1/2) + (-u) (1/2) = (h - u)/2 \end{aligned}$$

Para las medias de las frecuencias génicas (Cols. 6 y 8):

$$\begin{aligned} \text{Cruza (BB x Bb):} \quad \bar{p}_W &= 1 (1/2) + 1/2 (1/2) = 3/4 \\ \text{Cruza (Bb x Bb):} \quad \hat{p}_W &= 1 (1/4) + 1/2 (1/2) + 0 (1/4) = 1/2 \\ \text{Cruza (bb x Bb):} \quad \tilde{p}_W &= 1/2 (1/2) + 0 (1/2) = 1/4 \end{aligned}$$

TABLA A.2. Información pertinente para determinar los parámetros de la población original y calcular la respuesta de la selección intrafamiliar de hermanos completos (HC). Tomada parcialmente de Empig et al. (1972).

Genotipo (Z)	Frec. de Z	Familias de hermanos completos					
		Progenitor 2 (W)	Frec.de (W)	Genotipo (Y)	Frec. genot. de Y	Valores genot. de Y	Frecuencia génica de Y ( $p_W$ )
B B	$p^2$	B b	2pq	B B	$\frac{1}{2}$	u	1
				B b	$\frac{1}{2}$	h	1/2
B b	2pq	B B	$p^2$	B B	$\frac{1}{2}$	u	1
				B b	$\frac{1}{2}$	h	1/2
	2pq	B b	2pq	B B	$\frac{1}{4}$	u	1
				B b	$\frac{1}{2}$	h	1/2
				b b	$\frac{1}{4}$	-u	0
	2pq	b b	$q^2$	B b	$\frac{1}{2}$	h	1/2
				b b	$\frac{1}{2}$	-u	0
b b	$q^2$	B b	2pq	B b	$\frac{1}{2}$	h	1/2
				b b	$\frac{1}{2}$	-u	0
(1) *	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)

\* Entre paréntesis número de columna.

Con esta información procedemos a calcular la covarianza entre los genotipos de las familias y las frecuencias genotípicas de cada familia, de modo que la covarianza total será la suma de las covarianzas de las familias o sea (Cols. 2, 4, 6, 7 y 8):

$$\begin{aligned}
 \text{COV } (Y, p_W) &= 2p^2 \times 2pq \left[ u \left( \frac{1}{2} \right) (1) + h \frac{1}{2} \left( \frac{1}{2} \right) - \bar{p}_W \bar{Y} \right] \\
 &\quad + 2pq \times 2pq \left[ u \left( \frac{1}{4} \right) + h \frac{1}{2} \left( \frac{1}{2} \right) + (-u) (0) \left( \frac{1}{4} \right) - \hat{p}_W \hat{Y} \right] \\
 &\quad + 2q^2 \times 2pq \left[ h \frac{1}{2} \left( \frac{1}{2} \right) + (-u) (0) \left( \frac{1}{2} \right) - \tilde{p}_W \tilde{Y} \right] \\
 &= 2pq \left\{ 2p^2 \left[ \frac{1}{2} u + \frac{1}{4} h - \frac{3}{8} (u + h) \right] \right. \\
 &\quad + 2pq \left( \frac{1}{4} u + \frac{1}{4} h - \frac{1}{4} h \right) \\
 &\quad \left. + 2q^2 \left[ \frac{1}{4} h - \frac{1}{8} (h - u) \right] \right\} \\
 &= 2pq \left[ 2p^2 \left( \frac{1}{8} u - \frac{1}{8} h \right) + 2pq \left( \frac{1}{4} u \right) + 2q^2 \left( \frac{1}{8} u + \frac{1}{8} h \right) \right] \\
 &= pq \left[ \frac{1}{2} p^2 u - \frac{1}{2} p^2 h + pq u + \frac{1}{2} q^2 u + \frac{1}{2} q^2 h \right] \\
 &= pq \left[ \left( \frac{1}{2} p^2 + pq + \frac{1}{2} q^2 \right) u + \frac{1}{2} (q^2 - p^2) h \right] \\
 &= pq \left[ \frac{1}{2} (p^2 + 2pq + q^2) u + \frac{1}{2} (q - p) h \right] \\
 &= \frac{1}{2} pq \left[ u + (q - p) h \right] \\
 &= \frac{1}{2} p q \alpha
 \end{aligned}$$

De manera que la respuesta a la selección intrafamiliar, de acuerdo con:

$$R_{W(HC)} = \frac{D \text{ COV } (Y, p_W)}{\sigma_W^2} \quad (2 \alpha)$$

por substitución de COV ( $Y, p_w$ ) en la fórmula de  $R_w$ ,

$$\begin{aligned}
 R_{W(HC)} &= \frac{D \ 1/2 \ pq \ \alpha}{\sigma_{W(HC)}^2} \ (2 \ \alpha) \\
 &= \frac{i_w \ \frac{1}{2} \ (2pq \ \alpha^2)}{\sigma_{W(HC)}} \\
 &= \frac{i_w \ 1/2 \ \sigma_A^2}{\sigma_{W(HC)}} \\
 &= \frac{i_w \ 1/2 \ \sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_{WE}^2 + \sigma_G^2 - \sigma_H^2}} \quad . . . \ (6)
 \end{aligned}$$

y por suma de Ecs. 5 y 6, la respuesta a la selección combinada de hermanos completos es:

$$R_{II} = \frac{i_B \ 1/2 \ \sigma_A^2}{\frac{\sqrt{(\sigma_{WE}^2 + \sigma_G^2 - \sigma_H^2)}}{rn} + \frac{\sigma_e^2}{r} + \sigma_H^2} + \frac{i_w \ 1/2 \ \sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_{WE}^2 + \sigma_G^2 - \sigma_H^2}} \quad . . . \ (7)$$

#### Respuesta Teórica al Método SCV

(Selección combinada de familias de AH)

La respuesta  $R_{B(AH)}$  es la misma que para la selección de líneas  $S_1$  (Empig et al., 1972), o sea:

$$\begin{aligned}
 R_{B(AH)} &= \frac{Dpq \left[ \alpha + \left(p - \frac{1}{2}\right) h \right]}{\sigma_{B(AH)}^2} \ (2 \ \alpha) \\
 &= i_B \frac{2pq \left[ \alpha^2 + \left(p - \frac{1}{2}\right) h \ \alpha \right]}{\sigma_{B(AH)}} \quad . . . \ (8)
 \end{aligned}$$



El numerador del cociente de la Ec. 8 es:

$$2pq\alpha^2 + 2pq \left(p - \frac{1}{2}\right) h\alpha = \sigma_A^2 + 2pq \left(p - \frac{1}{2}\right) h\alpha \quad \dots (9)$$

Si en la Ec. 9 llamamos  $Q = 2pq \left(p - \frac{1}{2}\right) h\alpha$ , entonces, la Ec. 8 queda:

$$R_{B(AH)} = \frac{i_B (\sigma_A^2 + Q)}{\sigma_{B(AH)}} \quad \dots (10)$$

Es decir, (Ec. 10), que en la selección interfamiliar de AH se tiene a toda la varianza aditiva "más una componente que es función principalmente del grado de dominancia" (Empig et al., 1972). Cuando la frecuencia génica es  $p = q = 1/2$  o bien cuando el grado de dominancia es cero, entonces en dicho numerador se tiene exclusivamente a la varianza genética aditiva, y la respuesta es:

$$R_{B(AH)} = \frac{i_B \sigma_A^2}{\sigma_{B(AH)}}$$

La varianza fenotípica entre las familias es:

$$\sigma_{B(AH)}^2 = \frac{(\sigma_{WE}^2 + \sigma_G^2 - \sigma_{AH}^2)}{rn} + \frac{\sigma_e^2}{r} + \sigma_{AH}^2$$

en donde  $\sigma_{AH}^2$  es la componente de varianza genética entre las familias de AH, de manera que si  $p = q = \frac{1}{2}$ ,

$$R_{B(AH)} = \frac{i_B \sigma_A^2}{\sqrt{\frac{(\sigma_{WE}^2 + \sigma_G^2 - \sigma_{AH}^2)}{rn} + \frac{\sigma_e^2}{r} + \sigma_{AH}^2}} \quad \dots (11)$$

Para la respuesta  $R_{W(AH)}$  tendremos que considerar a las familias de AH que tienen variación genética interna. En la Tabla A.3 se muestran las frecuencias de las familias obtenidas por  $\Phi$  (Col. 2), la constitución genética de cada familia (Cols. 5 y 6) y las frecuencias génicas efecti-

TABLA A.3. Información pertinente para determinar los parámetros de población original y calcular la respuesta a la selección entre y dentro de familias de AH. Tomada parcialmente de Empig et al. (1972).

Genotipo (Z)	Frec. de Z	L í n e a s S <sub>1</sub>				
		Genotipo (Y)	Valores genotí- picos de Y	Frecs. genot. de Y	Medias genots. (g)	Frec. génicas (p <sub>w</sub> )
B B	p <sup>2</sup>	B B	u	1	u	1
B b	2pq	B B	u	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4} u$	1
		B b	h	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2} h$ } $\frac{1}{2} h$	1/2
		b b	-u	$\frac{1}{4}$	$-1/4 u$	0
b b	q <sup>2</sup>	b b	-u	1	-u	0
(1) *	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)

\* Entre paréntesis el número de la columna.

vas de los individuos dentro de las familias (Col. 7). La respuesta dentro de familias será la suma de las respuestas en cada familia; sin embargo solo la familia derivada de plantas heterocigóticas (Bb) tiene variación interna; por lo tanto:

$$R_{W(AH)} = 2pq \left[ \frac{D \text{ COV } (p_W, Y)}{\sigma_{W(AH)}^2} \right] (2 \alpha) \quad \dots (12)$$

Para calcular la covarianza usamos a las Cols. 4, 5 y 7.

$$\text{COV } (p_W, Y) = \frac{1}{4} u (1) + \frac{1}{2} h \left(\frac{1}{2}\right) + \frac{1}{4} (-u) (0) - \bar{p}_W \bar{Y}$$

Ahora (Cols. 5 y 7),

$$\begin{aligned} \bar{p}_W &= \frac{1}{4} (1) + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{2}\right) + \frac{1}{4} (0) \\ &= \frac{1}{2} \end{aligned}$$

y (Cols. 4 y 5),

$$\begin{aligned} \bar{Y} &= \frac{1}{4} u + \frac{1}{2} h + \frac{1}{4} (-u) \\ &= \frac{1}{2} h \end{aligned}$$

Por lo tanto

$$\begin{aligned} \text{COV } (p_W, Y) &= \frac{1}{4} u + \frac{1}{4} h - \frac{1}{2} \frac{1}{2} h \\ &= \frac{1}{4} u \quad \dots (13) \end{aligned}$$

Si la frecuencia génica de la población es  $p = q = 1/2$ , entonces

$$\begin{aligned} \alpha &= u + \left(\frac{1}{2} - \frac{1}{2}\right) h \\ &= u \end{aligned}$$



y,

$$\begin{aligned}\sigma_A^2 &= 2 \frac{1}{2} \frac{1}{2} u^2 \\ &= \frac{1}{2} u^2\end{aligned}\quad . . . (14)$$

Por lo anterior, substituyendo Ec. 13 en Ec. 12,

$$\begin{aligned}R_{W(AH)} &= 2 \frac{1}{2} \frac{1}{2} \left[ \frac{D \frac{1}{4} u}{\sigma_{W(AH)}^2} (2 u) \right] \\ &= \frac{i_W \frac{1}{2} (\frac{1}{2} u^2)}{\sigma_{W(AH)}}\end{aligned}\quad . . . (15)$$

y, finalmente, substituyendo Ec. 14 en Ec. 15

$$R_{W(AH)} = \frac{i_W \frac{1}{2} \sigma_A^2}{\sigma_{W(AH)}}\quad . . . (16)$$

De manera que la respuesta a la selección combinada de AH, cuando  $p = q = \frac{1}{2}$ , se obtiene sumando las Ecs. 11 y 16 o sea:

$$R_{III} = \frac{i_B \sigma_A^2}{\sqrt{\frac{(\sigma_{WE}^2 + \sigma_G^2 - \sigma_{AH}^2)}{rn} + \frac{\sigma_e^2}{r} + \sigma_{AM}^2}} + \frac{i_W \frac{1}{2} \sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_{WE}^2 + \sigma_G^2 - \sigma_{AH}^2}}\quad . . . (17)$$

IMPRESO EN TALLERES GRAFICOS  
DEL COLEGIO DE POSTGRADUADOS  
CHAPINGO, MEXICO