

COMPARACION TEORICA ENTRE LOS METODOS DE SELECCION DE PEDIGRI Y FAMILIAS MASIVAS F₃ EN PLANTAS AUTOGAMAS

Fidel Márquez Sánchez¹

RESUMEN

Se hace una comparación entre las respuestas a la selección inter e intrafamiliar en los métodos de mejoramiento de pedigrí y de familias masivas F₃ en plantas autógamas sin selección previa. Para la selección interfamiliar, el método de pedigrí es superior al de familias masivas F₃ debido a la mayor cantidad de varianza genética aditiva entre familias en aquél, mientras que en éste tal varianza permanece constante hasta la generación de derivación de líneas. Por otra parte, en la selección intrafamiliar, el método de familias masivas F₃ es superior al de pedigrí debido a que la varianza genotípica es mayor en el primero puesto que no hay selección hasta la derivación de líneas. Se discuten también las implicaciones prácticas de ambos métodos, especialmente en cuanto a la prueba de rendimiento de las familias se refiere.

SUMMARY

A comparison is made between the responses to inter and intrafamily selection in the pedigree and bulk F₃ families (F₂ derived lines) methods of breeding in autogamous plants without previous selection. For the inter-family case the pedigree method is superior to the bulk F₃ families method due to the greater additive genetic variance among the families in the former, while in the latter such variance remains constant until the generation of derivation of lines. On the other hand, in the intra-family case the bulk F₃ family method is superior to pedigree method because the genotypic variance is greater in the former method since there is no selection until the derivation of lines. Practical implications are discussed specifically on yield trials of derived families.

INTRODUCCION

La selección de pedigrí es el método más ampliamente usado en el mejoramiento de plantas autógamas. Sin embargo, tiene las desventajas de ser laborioso y de que se practica selección visual desde la generación F₂ hasta la F₅ o F₆. En el otro extremo se tiene el método de familias masivas ("bulk method") que aunque es el más sencillo de todos puede tener problemas con el muestreo de genotipos de una generación a la siguiente, y con la eliminación de genotipos potencialmente deseables debido a competencia y/o selección natural.

Frey (1954) propuso una opción intermedia entre ambos métodos: la selección de

¹ Durante la investigación Profesor-investigador del Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo; actualmente, investigador del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP).

familias masivas F_3 (en el original " F_2 derived lines") en la cual cada una de las familias se cosecha masivamente desde la generación F_3 hasta que se llega a la homocigocidad. La selección entre las familias masivas se lleva a cabo hasta la generación homocigótica; en ésta se practica selección individual para derivar líneas homocigóticas que participarán en los ensayos de rendimiento rutinarios en varias localidades durante las generaciones F_7 a F_9 .

La fórmula general de la respuesta a la selección dada por Empig *et al.* (1972) puede usarse para predecir la respuesta esperada en cada generación de selección si no ha habido selección previa. Aunque esto no sucede en la realidad (excepto en la selección de cruza masivas) sirve para comparar las respuestas en cualquier generación. El propósito de este estudio es comparar la respuesta esperada entre la selección de pedigrí y la selección de cruza masivas F_3 .

DERIVACIONES TEORICAS Selección de pedigrí (P)

La fórmula que proporciona la respuesta en un ciclo de selección es

$$R = \left[i \text{COV}(p, g) / \sigma \right] (d\bar{g}/dp) \quad (1)$$

en donde i es la intensidad de selección, p la frecuencia génica de la unidad de selección, g su valor genotípico y σ su desviación estándar fenotípica, mientras que $d\bar{g}/dp$ es la derivada de la media genotípica con respecto a la frecuencia génica.

Selección interfamilial (B). El arreglo genotípico de las familias para el caso de dos alelos en un locus en la generación n -ésima de autofecundación después de la generación F_2 es $p^2K(AA) + (1-p^2K-q^2K) (1/4 AA + 1/2 Aa + 1/4 aa) + q^2K(aa)$.

La serie geométrica $1 + (2pq) + (2pq)^2 + (2pq)^3 + \dots + (2pq)^{n-3}$ cuya razón es $2qp$, indica la forma en que se van generando las familias homocigóticas (AA y aa) en cada generación; siendo la suma de sus términos:

$K = \left[1 - (2pq)^{n-2} \right] / (1 - 2pq) = 2F_t$ cuando $p = q = 1/2$, $t = n-2$, y F_t el coeficiente de endogamia en la generación t ; de esta forma el arreglo genotípico también puede escribirse como

$$1/2F_t(AA) + (1-F_t) (1/4 AA + 1/2 Aa + 1/4 aa) + 1/2F_t(aa).$$

Las frecuencias génicas de los tres tipos de familias son respectivamente: 1, $1/2$, y 0, y las medias genotípicas respectivas u , $1/2 h$ y $-u$; siendo u la semidiferencia entre los valores genotípicos de los dos homocigotes y h la diferencia entre el valor genotípico del heterocigote y el promedio de los valores genotípicos de los

homocigotes.

Las medias genotípicas y de las frecuencias génicas de las familias son:

$$\begin{aligned} \bar{p}_{n,B}^g &= 1/2 F_t u + (1-F_t) (1/2 h) - 1/2 F_t u \\ &= 1/2 (1-F_t) h \\ \bar{p}_{n,B}^p &= 1/2 F_t + 1/2 (1-F_t) \\ &= 1/2 \end{aligned}$$

Por lo tanto, la covarianza entre las medias genotípicas de las familias y sus frecuencias génicas es

$$\begin{aligned} p_{n,B}^{COV(p,g)} &= 1/2 F_t u + (1-F_t) (1/2 h) (1/2) - 1/2 [1/2 (1-F_t) h] \\ &= 1/2 F_t u \end{aligned} \quad (2)$$

Para poder calcular la derivada $d\bar{g}/dp$ se emplea el arreglo genotípico que contiene a p y q sólo como función de p, o sea

$$\begin{aligned} p_{n,B}^{d\bar{g}/dp} &= d \{2p^2 F_t u + [1-2p^2 F_t - 2(1-p)^2 F_t] (1/2) h - 2(1-p)^2 F_t u\} / dp \\ &= 4 F_t u \end{aligned} \quad (3)$$

Cuando $p=q=1/2$.

Substituyendo las Ecuaciones 2 y 3 en la Ecuación 1, tenemos

$$P_{n,B}^R = i_B \frac{2F_t^2 \sigma_A^2}{p \sigma_{n,B}} \quad (4)$$

en donde, $\sigma_A^2 = u^2$ y $P_{n,B}^\sigma$ es la desviación estándar fenotípica entre las familias.

Selección intrafamiliar (W). Se trabajará sólo con la familia heterogénea cuya frecuencia es $(1-F_t)$. El arreglo genotípico de esta familia es

$$1/4 AA + 1/2 Aa + 1/4 aa$$

cuyos valores genotípicos de los individuos y frecuencias génicas respectivas son u, h y -u, y 1, 1/2 y 0. Las medias de ambas variables son

$$\begin{aligned} \bar{p}_{n,W}^g &= 1/4 u + 1/2 h - 1/4 u \\ &= 1/2 h \end{aligned}$$

y

$$\begin{aligned} \bar{p}_{n,W}^p &= 1/4(1) + 1/2(1/2) \\ &= 1/2 \end{aligned}$$

Por lo tanto, recordando que la frecuencia de esta familia es $(1-F_t)$

$$\begin{aligned} p_{n,W}^{COV(p,g)} &= (1-F_t) [1/4 u + 1/2 h (1/2) - 1/2 h (1/2)] \\ &= (1-F_t) 1/4 u \end{aligned} \quad (5)$$

Como en este caso sólo es la familia heterogénea cuya derivada es $2u$, se tiene

$$P_{n,W}^R = \lambda_W \frac{1}{2} (1-F_t) \sigma_A^2 / P_{n,W} \sigma_{n,W} \quad (6)$$

en donde $P_{n,W} \sigma_{n,W}$ es la desviación estándar fenotípica de plantas individuales dentro de familias.

La respuesta total estará dada por la suma de las Ecuaciones 4 y 6.

Selección de familias masivas $F_3(M)$

Como se dijo, las familias se cosechan masivamente a partir de la F_3 ; suponiendo que no hay selección previa sus frecuencias son $1/4$, $1/2$ y $1/4$ para las familias (AA), $(1/4 AA + 1/2 Aa + 1/4 aa)$ y (aa), respectivamente. Dentro de la familia heterogénea las frecuencias genotípicas individuales son las mismas que las de las frecuencias de las familias en la selección de pedigrí; por lo tanto, el arreglo genotípico de las familias masivas en la generación n -ésima es

$$\frac{1}{4} (AA) + \frac{1}{2} \left[\frac{1}{4} K AA + (1-\frac{1}{2} K) Aa + \frac{1}{4} K aa \right] + \frac{1}{4} (aa), \text{ o también}$$

$$\frac{1}{4} (AA) + \frac{1}{2} \left[\frac{1}{2} F_t AA + (1-F_t) Aa + \frac{1}{2} F_t aa \right] + \frac{1}{4} (aa).$$

Las frecuencias génicas y las medias genotípicas de las familias masivas son 1 , $1/2$ y 0 , y u , $(1-F_t)h$ y $-u$, respectivamente; por lo tanto, la covarianza entre ambas variables es

$$M_{n,B}^{COV(p,g)} = \frac{1}{4} u + \frac{1}{2} (1-F_t)h \left(\frac{1}{2} \right) - \frac{1}{2} \left[(1-F_t)h \frac{1}{2} \right]$$

$$= \frac{1}{4} u \quad (7)$$

Para poder calcular la derivada de $d\bar{g}/dp$, se emplea la media genotípica como función de p , o sea

$$M_{n,B}^{d\bar{g}/dp} = d \left[p^2 u + (2p - 2p^2) (1-F_t)h - (1-p)^2 u \right] / dp$$

$$= 2u \quad (8)$$

cuando $p = q = 1/2$

Usando las Ecuaciones 7 y 8 la respuesta es

$$M_{n,B}^R = \lambda_B \frac{1}{2} \sigma_A^2 / M_{n,B} \sigma_{n,B} \quad (9)$$

en donde $M_{n,B} \sigma_{n,B}$ es la desviación estándar fenotípica entre familias masivas

Selección intra-familial (W). Este tipo de selección sólo tiene valor académico en aquellas generaciones previas a la de derivación de líneas homocigóticas, ya que es hasta esta generación en que se derivan líneas para su prueba posterior en ensayos de rendimiento. De acuerdo al arreglo genotípico de las familias dado

anteriormente, las medias de los valores genotípicos y las frecuencias génicas son:

$$\begin{aligned} \bar{M}_{n,W}^g &= 1/2 F_t u + (1-F_t)h - 1/2 F_t u \\ &= (1-F_t)h \end{aligned}$$

y

$$\begin{aligned} \bar{M}_{n,W}^p &= 1/2 F_t + (1-F_t) (1/2) \\ &= 1/2 \end{aligned}$$

De esta forma

$$\begin{aligned} M_{n,W}^{COV(p,g)} &= 1/2 \{1/2 F_t u + (1-F_t)h (1/2)\} - 1/2 [(1-F_t)h] \\ &= 1/4 F_t u \end{aligned} \quad (10)$$

De nuevo, la derivada es sólo para la familia heterogénea la cual tiene la misma constitución genotípica que la población, se usa entonces la Ec. 3.1, obteniéndose

$$M_{n,W}^R = i_W F_t^2 \sigma_A^2 / M_{n,W}^{\sigma} \quad (11)$$

en donde $M_{n,W}^{\sigma}$ es la desviación estándar fenotípica de plantas individuales dentro de la familia masiva heterogénea.

Comparación entre métodos

Se comparará primero la selección interfamilial por medio de las Ecuaciones 4 y 9,

$$\begin{aligned} P_{n,B}^R / M_{n,B}^R &= [i_B 2F_t^2 \sigma_A^2 / P_{n,B}^{\sigma}] / [i_B 1/2 \sigma_A^2 / M_{n,B}^{\sigma}] \\ &= 4 F_t^2 (M_{n,B}^{\sigma} / P_{n,B}^{\sigma}) \end{aligned} \quad (12)$$

Para la selección intrafamiliar, se tiene (Ecuaciones 6 y 11):

$$\begin{aligned} P_{n,W}^R / M_{n,W}^R &= [i_W 1/2 (1-F_t) \sigma_A^2 / P_{n,W}^{\sigma}] / [i_W F_t^2 \sigma_A^2 / M_{n,W}^{\sigma}] \\ &= 1/2 (1-F_t) / F_t^2 (M_{n,W}^{\sigma} / P_{n,W}^{\sigma}) \end{aligned} \quad (13)$$

DISCUSION

La superioridad de la respuesta genética entre familias de la selección de pedigrí sobre la selección de familias masivas F_3 , se debe a la frecuencia ascendente de líneas homocigóticas en la primera durante el proceso de autofecundación que va desde 1/4 hasta 1/2. En la segunda, tal frecuencia permanece constante con valor de 1/4. En lo que se refiere a la respuesta dentro de familias, la superioridad de la selección de familias masivas F_3 sobre la selección de pedigrí se debe a su mayor cantidad de varianza genotípica dentro de la familia heterogénea.

Con respecto a la variación fenotípica, son necesarias las estimas de la varianza

ambiental y la de interacción genético-ambiental para conocer los cocientes de las desviaciones estándar fenotípicas de las Ecuaciones 11 y 12. Para poder tener alguna idea de la comparación entre ambos métodos de selección se pueden usar varianzas genotípicas en lugar de varianzas fenotípicas. Esto introducirá un sesgo en la comparación cuyo signo y tamaño no pueden predecirse.

Las varianzas genotípicas son:

$$P^{\sigma^2}_{n,B} = 1/2 F_t u^2 + (1-F_t) (1/2h)^2 + 1/2 F_t u^2 - [1/2 (1-F_t)h]^2 \\ = F_t \sigma_A^2 + 1/4 F_t (1-F_t) \sigma_D^2; (h^2 = \sigma_D^2 \text{ o varianza dominante})$$

$$P^{\sigma^2}_{n,W} = (1-F_t) [1/4 u^2 + 1/2 h^2 + 1/4 (-u)^2 - (1/2 h)^2] \\ = 1/2 (1-F_t) \sigma_A^2 + 1/4 (1-F_t) \sigma_D^2$$

$$M^{\sigma^2}_{n,B} = 1/4 u^2 + 1/2 (1-F_t)^2 h^2 + 1/4 u^2 - [1/2 (1-F_t)^2 h]^2 \\ = 1/2 \sigma_A^2 + 1/4 (1-F_t)^2 \sigma_D^2$$

$$M^{\sigma^2}_{n,W} = 1/2 \{1/2 F_t u^2 + (1-F_t)h^2 + 1/2 F_t u^2 - [(1-F_t)h]^2\} \\ = 1/2 F_t \sigma_A^2 + 1/2 F_t (1-F_t) \sigma_D^2$$

Si se pone a σ_D^2 como una fracción f de σ_A^2 , o sea $\sigma_D^2 = f\sigma_A^2$, entonces los cocientes de las desviaciones estándar fenotípicas de las Ecuaciones 12 y 13 son:

$$P^{R}_{n,B}/M^{R}_{n,B} = \{[1 + 1/2 (1-F_t)^2 f]/F_t [2 + 1/2 F_t (1-F_t) f]\}^{1/2} \quad (14)$$

$$M^{\sigma}_{n,W}/P^{\sigma}_{n,W} = \{F_t [1 + (1-F_t) f]/(1-F_t) [1 + 1/2 f]\}^{1/2} \quad (15)$$

Substituyendo en las Ecuaciones 12 y 13 las Ecuaciones 14 y 15, respectivamente, se tiene

$$P^{R}_{n,B}/M^{R}_{n,B} = 4 F_t \{[1+1/2 (1-F_t)^2 f]/[2+1/2 F_t (1-F_t) f]\}^{1/2} \quad (16)$$

y

$$P^{R}_{n,W}/M^{R}_{n,W} = 1/2(1-F_t)/F_t^2 \{F_t [1+(1-F_t)f]/(1-F_t) [1+1/2f]\}^{1/2} \quad (17)$$

Al usar valores de f desde 1 hasta $(1/2)^4$ en las ecuaciones 16 y 17, los resultados numéricos mostraron solo pequeñas diferencias, indicando la pequeña participación de la varianza dominante bajo autofecundación continua. Bajo la suposición de que σ_D^2 es mucho más pequeña que σ_A^2 , se escogió $f = (1/2)^4$. La Figura 1 muestra las respuestas relativas de la selección de pedigrí con respecto a la selección de familias masivas para el caso interfamiliar (B, Ecuación 16) y para el intrafamiliar

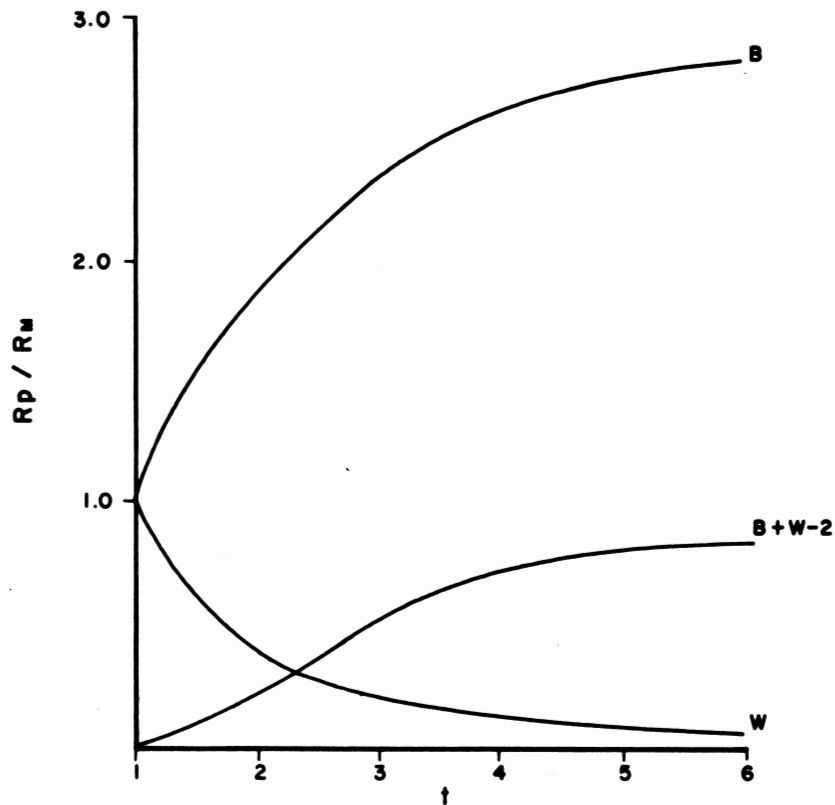


Figura.1 Comparación entre las respuestas a la selección de pedigrí y por selección de familias masivas F_3 , entre familias (B) y dentro de familias (W). La cantidad $B+W-2$ es la superioridad conjunta de pedigrí sobre familias masivas F_3 .

(W, Ecuación 17). La selección interfamiliar es más efectiva en el primer método que en el segundo debido, indudablemente, a la mayor varianza aditiva existente entre familias separadas que entre familias masivas. Sucede lo opuesto en la selección intrafamiliar: el método de cruza masiva tiene una mayor respuesta a la selección que el método de pedigrí; sin embargo, tal superioridad es menor que la mostrada por el método de pedigrí para el caso de la selección interfamiliar.

En la Figura 1 se muestra también $B+W-2$ que muestra la superioridad general, con respecto a la unidad, del método de pedigrí sobre el método de familias masivas. Si $B + W - 2$ fuera cero los dos métodos serían igualmente eficientes; pero, como puede verse, el de pedigrí es superior que el de familias masivas tendiendo a 0.82. Una ventaja del método de familias masivas es que permite probar a las familias en ensayos de rendimiento durante varias generaciones de autofecundación, mientras

que en el método de pedigrí sólo se hace selección visual hasta las generaciones F_5 o F_6 cuando se logra la homocigosidad con fines prácticos. Si en este método los ensayos de rendimiento se extendieran a varias localidades, entonces se tomaría en cuenta la varianza de interacción genotipo-ambiente lo cual no sucede con el método de pedigrí.

Finalmente, si se consideran iguales cantidades de recursos físicos, principalmente espacio para la prueba y selección, se esperaría que el método de familias masivas mantuviera por más tiempo la variabilidad genética, hasta la generación homocigótica, que el método de pedigrí, de esta forma en las etapas finales de selección (de la generación F_6 a la F_8), habría más oportunidad para hacer selección en el primer método que en el segundo.

BIBLIOGRAFIA

- Empig, L.T., C.O. Gardner, and W.A. Compton. 1972. Theoretical gains for different population improvement procedures. Misc. Pub. 26. University of Nebraska, Lincoln, Nebraska.
- Frey, K.J. 1954. The use of F_2 lines in predicting the performance of F_2 selection in two barley crosses. Agron. J. 46:541-544.