Rev. Fitotec. Mex. 16:57-62. 1993

SELECCION RECURRENTE DE LINEAS S_1 EN CONTRA DE CARACTERES RECESIVOS SIMPLES

RECURRENT SELECTION OF S_1 MAIZE LINES AGAINST RECESIVE SIMPLE CHARACTERS

Manuel Humberto Reyes Valdés[1]

RESUMEN

La selección recurrente es una estrategia que permite mejorar genéticamente una población sin disminuir drásticamente su variabilidad. Aunque concebida para manejar caracteres cuantitativos, puede ser de valor, bajo ciertas condiciones, para abatir la frecuencia de un carácter cualitativo indeseable. En este trabajo se analiza teóricamente el efecto de la selección recurrente de líneas S_1 sobre la disminución de la frecuencia de un gen recesivo a través de la selección en contra de los homocigotos para el mismo, asignándoles un valor adaptativo de cero. Se demuestra que la frecuencia del gen (q_1), después de una generación de selección es función de la frecuencia original (q) y del número de individuos evaluados por progenie (n), y que puede ser estimada como sigue: $q_1 = q\ (3/4)^n\ /\ \{q\,[2\,(3/4)^n\text{-}1]+1\}$. Mas allá de un cierto valor de n, la eficiencia de la selección no se incrementa en forma substancial. Puede verse también que la eficiencia de este método con respecto a la selección masal, se incrementa grandemente al disminuir la frecuencia inicial (q). Se desarrolló además una expresión para estimar el tamaño de la progenie a evaluar en función de la frecuencia génica original y de la frecuencia a la que se desea llegar por medio de selección recurrente de líneas S_1.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Zea mays L., selección recurrente, frecuencias génicas, tamaño de progenie, eficiencia.

SUMMARY

Recurrent selection is a strategy for population improvement without drastic loss of genetic variability. It is concerned mainly with quantitative traits, but, under some situations, it might be worthwhile against undesirable qualitative traits. In this study, the effect of S_1 progeny selection on the frequency of a recessive gene was analyzed from a mathematical approach. The selection was supposed to be against the recessive homozygote, with an artificial fitness of zero. It is proved in this research, that the frequency of the gene (q_1) after one generation of selection is a function of the initial frequency (q) and the size of the progeny per plant (n), and it can be estimated as follows: $q_1 = q\,(3/4)^n\ /\ \{q\,[2(3/4)^n\text{-}1]+1\}$. After certain value of n, the efficiency of the selection does not have an appreciable growth. It is also shown that the smaller initial frequency (q), the greater efficiency of this kind of selection compared to mass selection. It was developed a formula to estimate n as a function of the initial gene frequency and the desired frequency to be obtained by S_1 progeny selection.

ADDITIONAL INDEX WORDS

Zea mays L., recurrent selection, gene frequencies, progeny size, efficiency.

INTRODUCCION

La selección recurrente es una forma de mejoramiento poblacional que consiste en un proceso cíclico de selección y recombinación. Los diferentes métodos en que se lleva a cabo fueron ideados para incrementar la frecuencia de los genes favorables en las poblaciones de plantas cultivadas, alógamas principalmente. Aunque tradicionalmente ha sido usada para mejorar caracteres cuantitativos, puede ocurrir que, simultáneamente al mejoramiento de un carácter métrico, se desee eliminar, al menos parcialmente, una característica cualitativa de herencia simple.

[1] Maestro Investigador. Departamento de Fitomejoramiento. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. CP 25000 Buenavista, Saltillo, Coah.

Puede suceder también que se desee disminuir la frecuencia de un cierto gen sin que se incremente la endogamia de la población. En estos casos, la selección recurrente es una alternativa factible.

En particular es difícil disminuir la frecuencia de un gen recesivo en una población alógama sin recurrir a las pruebas de progenie, sobre todo cuando dicha frecuencia es pequeña. Por ello, en este trabajo se analiza un método que utiliza progenies endogámicas, llamado selección recurrente de líneas S_1. En particular, se estima el efecto que ésta tiene sobre la frecuencia de un gen recesivo asociado a un carácter de herencia simple y el papel que juegan los tamaños de muestra de las progenies.

El tema de la efectividad de la selección cuando existe autofecundación fue abordado por Lush (1947), quien analizó el papel que juegan los tamaños de progenie. Sin embargo, utilizó el enfoque de componentes de varianza, ya que trató con caracteres cuantitativos. Con el mismo enfoque, Empig *et al.* (1972) resumieron las bases teóricas de las ganancias para diferentes métodos de mejoramiento poblacional, incluida la selección recurrente de líneas S_1.

Ya que en este trabajo se aborda el tema de selección en contra de una característica cualitativa de herencia simple, se utiliza un enfoque probabilístico.

SELECCION RECURRENTE DE LINEAS S_1

Se eligió este método porque el uso de progenies endogámicas permite incrementar la frequencia de homocigotos recesivos, lo que facilita la detección de genes recesivos, sobre todo cuando su frecuencia es baja.

El método consiste en autofecundar una muestra de plantas de la población y sembrar por separado la semilla cosechada de cada individuo, en un arreglo adecuado para su evaluación. Una muestra de la semilla cosechada de cada planta es guardada como remanente. Posteriormente se seleccionan las mejores progenies (líneas S_1) y su semilla remanente se siembra en un lote de recombinación. La semilla cosechada en este lote constituye la población con un ciclo de selección. El ciclo se repite con la siembra de dicha semilla y la nueva formación de líneas S_1.

MODELO MATEMATICO

Partiremos de una población en equilibrio de Hardy-Weinberg con los arreglos gamético y genotípico según se muestra en las expresiones (1) y (2), respectivamente:

$$pA + qa \qquad (1)$$

$$p^2AA + 2pqAa + q^2aa \qquad (2)$$

Supondremos que de una muestra de plantas tomadas de esta población base, se autofecundan aquellas que no tengan el carácter recesivo o que se elimina su semilla si dicho carácter se puede detectar únicamente hasta después de la floración. Así, el arreglo genotípico de las plantas autofecundadas, de las cuales se conservó semilla, será el siguiente:

$$\left(\frac{p^2}{1-q^2}\right)AA + \left(\frac{2pq}{1-q^2}\right)Aa \qquad (3)$$

para q diferente de uno.

El arreglo anterior puede expresarse en forma más sencilla como sigue:

$$\left(\frac{p}{1+q}\right)AA + \left(\frac{2q}{1+q}\right)Aa \qquad (4)$$

En la evaluación de líneas S_1 se buscará descartar a los progenitores *Aa*, cuya progenie tiene el siguiente arreglo:

$$\frac{1}{4}AA + \frac{1}{2}Aa + \frac{1}{4}aa \qquad (5)$$

Ya que la progenie de los homocigotos *AA* será homocigota dominante en su totalidad, se descartarán todas aquellas líneas que tengan cuando menos una planta con el carácter recesivo. Sin embargo, debido a que el tamaño de cada progenie es finito, existe la posibilidad de que, aunque una cierta línea proceda de un progenitor heterocigoto, ninguna de las plantas observadas sea homocigota recesiva. Para una línea dada, procedente de un progenitor heterocigoto, esta probabilidad de "fracaso" es:

$$\alpha = \left(\frac{3}{4}\right)^n \qquad (6)$$

donde n es el número de individuos evaluados por progenie.

La siguiente pregunta es ¿qué frecuencia de líneas evaluadas se espera que no sean desacartadas, y que además provengan de un progenitor heterocigoto? Sea δ dicha frecuencia; ésta puede ser estimada como el producto de α por la frecuencia de heterocigotos; es decir,

$$\delta = \alpha\left(\frac{2q}{1+q}\right) \qquad (7)$$

$$= \left(\frac{3}{4}\right)^n\left(\frac{2q}{1+q}\right) \qquad (8)$$

Así, el arreglo esperado de las frecuencias de las plantas cuya progenie fue seleccionada es:

$$\left(1-\frac{\delta}{\delta+\frac{p}{1+q}}\right)AA + \left(\frac{\delta}{\delta+\frac{p}{1+q}}\right)Aa \qquad (9)$$

y la frecuencia del gen a (q_1) resulta ser

$$q_1 = \frac{\delta}{2\left(\delta + \frac{p}{1+q}\right)} \qquad (10)$$

Entonces, si la recombinación de las progenies seleccionadas es al azar, la frecuencia de a después de una generación de selección puede ser estimada como q_1. Substituyendo δ de acuerdo con la expresión (8), tendremos:

$$q_1 = \frac{q\,(3/4)^n}{q\,[2\,(3/4)^n - 1] + 1} \qquad (11)$$

Así, el cambio esperado en la frecuencia de a, por medio de un ciclo de selección de líneas S_1 será:

$$\Delta q = q_1 - q \qquad (12)$$

$$= \frac{-q\,\{\,q[2(3/4)^n-1] + 1-(3/4)^n\}}{q\,[2(3/4)^n-1] + 1} \qquad (13)$$

Como puede observarse, la respuesta esperada por selección en términos de cambio en la frecuencia génica, depende aquí de las frecuencias génicas originales y del número de plantas evaluadas por progenie. Esta última variable puede ser manipulada por el fitomejorador (el número de progenies, que también puede ser manejado, tendrá un efecto sobre la endogamia y sobre la preci-

sión con que la respuesta puede ser predicha).

Trabajando algebráicamente la ecuación (11) obtenemos:

$$q_1 q[2(3/4)^n - 1] + q_1 = q(3/4)^n \quad (14)$$

Agrupando los términos que contienen n, se tiene:

$$2q_1 q(3/4)^n - q(3/4)^n = q_1 q - q_1 \quad (15)$$

cuya simplificación conduce a la siguiente fórmula:

$$(3/4)^n = \frac{q_1(1-q)}{q(1-2q_1)} \quad (16)$$

Finalmente, n puede ser despejada con el uso de logaritmos:

$$n = \frac{\ln\left(\frac{(1-q)\,q_1}{(1-2q_1)\,q}\right)}{\ln(3/4)} \quad (17)$$

$$= \frac{\ln\left(\frac{(1-q)\,q_1}{(1-2q_1)\,q}\right)}{-0.28768} \quad (18)$$

Esta última fórmula puede ser utilizada en la estimación del valor de n requerido para obtener una cierta frecuencia q_1 después de un ciclo de selección de líneas S_1.

A manera de ejemplo, supongamos que se tiene una población con una frecuencia del alelo recesivo indeseable de 0.5 y que se utilizará el método de selección recurrente de líneas S_1 para disminuir dicha frecuencia; supongamos también que se examinarán un total de siete plantas por progenie. Por medio de la expresión (11) podemos estimar que, con la primera generación de selección, la frecuencia génica será disminuida a 0.105. Esta situación se presenta en la Figura 1 para diferentes tamaños de progenie y en comparación con una población inicial en la que se tiene una frecuencia génica inicial de 0.1. En la Figura 2 se representa el mismo caso en lo que respecta a q (aquí los cálculos fueron hechos con la expresión (13)).

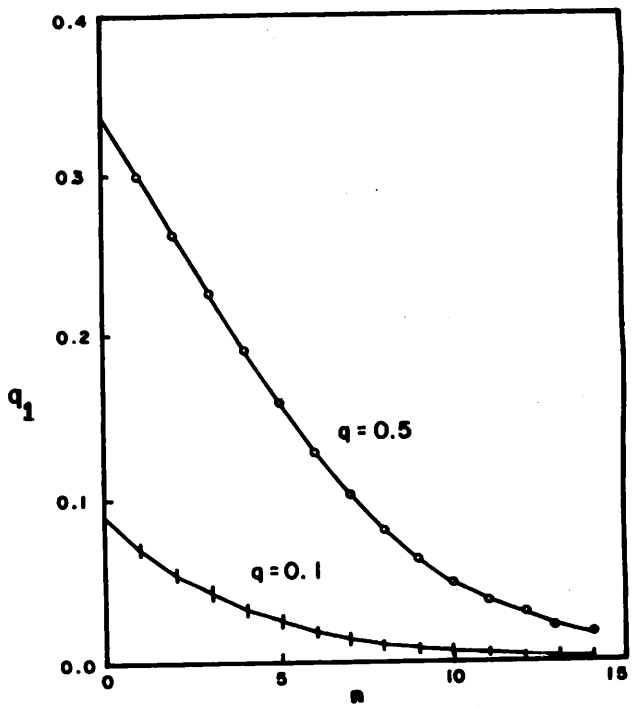

Figura 1. Efecto del tamaño de la muestra (n) sobre la frecuencia de un gen recesivo (q_1) en un ciclo de selección de líneas S_1.

Puede apreciarse en la Figura 1 que $\lim_{n\to\infty} q_1 = 0$ (esto puede ser visto mas formalmente en la fórmula (11)). Sin embargo, el tamaño de muestra que puede ser usado en cada línea es finito. Puede verse también que después de un cierto valor de n, la efectividad de la selección no se aumenta substancialmente. Esto debe tenerse en cuenta para la elección del tamaño de la muestra a evaluar, sobre todo cuando el

costo involucrado se eleva marcadamente al aumentar los tamaños de progenie.

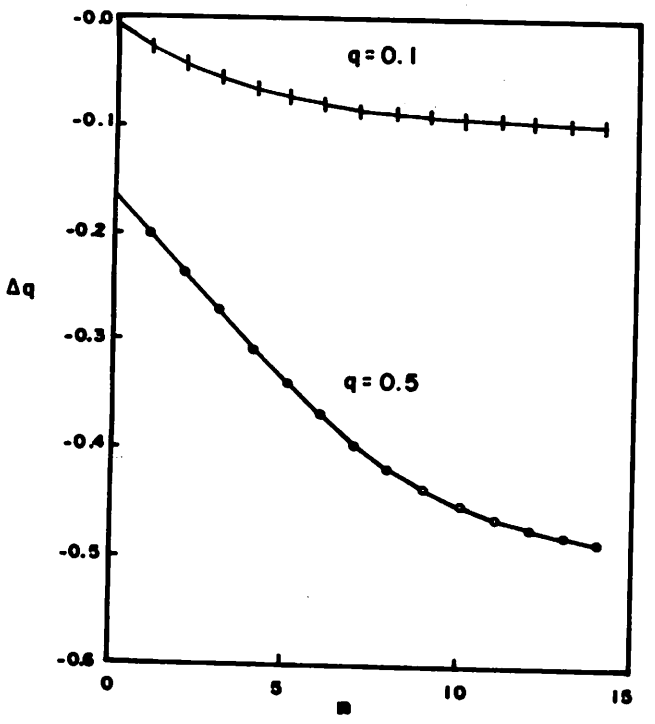

Figura 2. Efecto del tamaño de la muestra (n) sobre el incremento en la frecuencia de un gen recesivo (Δq) en un ciclo de selección de líneas S_1.

Puede verse en la Figura 1 que, cuando se tiene en número de progenie por planta igual a cero, q_1 no es igual a la frecuencia inicial. Nótese asimismo en la Figura 2 que q no es igual a cero. Esto es debido a que, como se puntualizó ya en las suposiciones inherentes a este análisis, únicamente se conservará la semilla procedente de la autofecundación de las plantas que exhiban el carácter dominante. Si esta semilla se siembra en un lote de recombinación sin haber evaluado las líneas, se tendrá de todas formas una cierta respuesta genética debido a que las plantas progenitoras fueron seleccionadas fenotípicamente.

Con el fin de establecer un criterio de eficiencia, compararemos la selección recurrente de líneas S_1 con la selección masal, llamada también selección fenotípica recurrente. Supondremos que dicha selección masal se realiza seleccionando fenotípicamente plantas de la población con el carácter dominante antes de la floración y que la semilla producida por apareamiento aleatorio de las plantas seleccionadas constituye el siguiente ciclo. Bajo estas consideraciones, el cambio en la frecuencia génica por medio de selección masal puede estimarse por medio de la fórmula para selección en contra de los recesivos en una población de apareamiento aleatorio, citada por Falconer (1989):

$$\Delta q_m = \frac{-sq^2(1-q)}{1-sq^2} \qquad (19)$$

donde s es el coeficiente de selección en contra de los homocigotos recesivos. Ya que se asume selección solamente de plantas con el carácter dominante, s será igual a la unidad, con lo que la fórmula reportada por Falconer (1989), se reduce a la siguiente expresión:

$$\Delta q_m = \frac{-q^2(1-q)}{1-q^2} \qquad (20)$$

Con esta información la eficiencia relativa de la selección recurrente de líneas S_1 es calculada como sigue:

$$ER = \frac{\Delta q}{\Delta q_m} x\ 100 \qquad (21)$$

donde q es la respuesta por medio de selección de líneas S_1, estimada con la ecuación (13), y q_m es la respuesta esperada por medio de selección masal, estimada con la ecuación (20).

En la Figura 3 se representa la eficiencia relativa de la selección de líneas S_1 para valores iniciales de $q = 0.5$ y $q = 0.1$, con diferentes tamaños de muestra. Se ilustra que con una frecuencia inicial pequeña de a, la eficiencia de la selección de líneas S_1 es comparativamente mayor. Aquí también puede verse que más allá de un cierto valor de n, la eficiencia no se incrementa substancialmente.

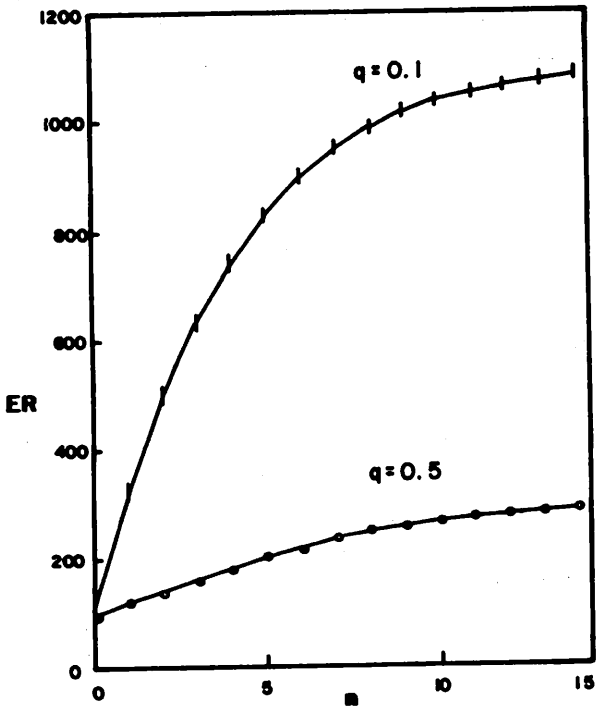

Figura 3. Eficiencia relativa (ER) de la selección de líneas S_1 con respecto a la selección masal para diferentes tamaños de muestra (n).

En todos los casos con tamaños de progenie mayores o iguales a uno, la selección recurrente de líneas S_1 supera a la selección masal. Sin embargo debe tenerse en cuenta que la selección masal requiere de solamente una generación por ciclo, mientras que la selección recurrente de líneas S_1 requiere de tres (formación de líneas, evaluación de progenies y recombinación de las progenies seleccionadas). A pesar de este hecho, la selección masal tiene la desventaja de volverse bastante ineficiente cuando la frecuencia del gen recesivo es relativamente baja, lo cual se ilustra en el siguiente ejemplo.

Supóngase que partimos de una población con una frecuencia del alelo recesivo indeseable de 0.5 y que deseamos disminuirla a 0.03 (con esta frecuencia la incidencia de plantas afectadas en la población en equilibrio será aproximadamente una de cada 1000). De acuerdo con la expresión (18), un ciclo de selección recurrente con evaluación de 12 plantas por progenie sería suficiente. Sin embargo, usando iterativamente la ecuación (20), puede estimarse que se requieren aproximadamente 31 ciclos de selección masal para lograr la misma meta.

CONCLUSIONES

Del análisis del efecto de la selección recurrente de líneas S_1 en contra de un carácter homocigoto recesivo simple, se desprende que dicho método resulta eficiente en la disminución de la frecuencia del gen indeseable. Dicha eficiencia depende del estado original de la población en cuanto a su arreglo de frecuencias génicas y del número de individuos evaluados por progenie. Las fórmulas de estimación propuestas en este trabajo pueden ser útiles para elegir tamaños de muestra adecuados.

BIBLIOGRAFIA

Empig, L.T., C.O. Gardner, and W.A. Compton. 1972. Theoretical gains for different population improvement procedures. Nebraska Agric. Exp. Stn. Bull.

Falconer, D. S. 1989. Introduction to Quantitative Genetics. 3rd ed. Longman Scientific & Technical. 438 pp.

Lush, J. L. 1947. Family merit and individual merit as basis for selection. Part I. Am. at. 81:241-261.