Rev. Fitotec. Mex. 17:126-137. 1994

PROBLEMAS CON LINEAS ENDOGAMICAS. V. VARIANZAS GENETICAS Y RESPUESTA A LA SELECCION BAJO AUTOFECUNDACION

PROBLEMS WITH INBRED LINES. V. GENETIC VARIANCES AND SELECTION RESPONSE UNDER SELFING

Fidel Márquez Sánchez[1]

RESUMEN

Para el genotecnista de plantas alógamas que usa líneas autofecundadas como unidades de selección es importante conocer la naturaleza de la variación genética entre y dentro de líneas. Así mismo cuál es la respuesta esperada a la selección en relación a otros métodos en que se usan familias no endogámicas como las de medios hermanos y hermanos completos. En la literatura sobre este tema aparecen fórmulas que dan la variación entre individuos, es decir, la variación total de la población autofecundada, obtenidas por el método de poblaciones que no se aparean aleatoriamente. También se presentan fórmulas para la variación genética aditiva y dominante entre líneas autofecundadas cuando las frecuencias génicas son iguales ($p = q = 1/2$), sin hacer referencia al efecto medio de substitución de un gen, parámetro determinante en la variación aditiva. En el presente estudio se derivan las fórmulas de la variación genética aditiva y dominante total, entre y dentro de líneas, mediante el método de regresión de los valores genotípicos sobre el número de genes favorables; en detalle se presentan los casos de líneas S_1 y S_2 de cierto uso en la selección recurrente en maíz, aunque las fórmulas obtenidas son para cualquier generación autofecundada, así como las fórmulas de la respuesta a la selección, discutiéndose sus ventajas sobre otros métodos de selección. Se concluye que a pesar de que se requiere más tiempo por ciclo de selección con estas líneas, se necesitan dos años por ciclo de selección con líneas S_1 y S_2, si se cuenta con la época de cultivo de otoño-invierno para hacer polinización manual, de manera que la evaluación-selección del material genético se haga sólo en la época regular de cultivo, de primavera-verano en nuestro país, lo que supera en forma amplia la respuesta por año usando familias no endogámicas como unidades de selección.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Varianza genética aditiva, varianza genética dominante, líneas autofecundadas S_1 y S_2, *Zea mays* L.

SUMMARY

It is important for the breeder of alogamous plants who uses selfed lines as selection units, to know the mathematical expression of the genetic variation between and within lines. It also is of importance to know the selection response relative to other recurrent selection methods that use non-inbred families as units of selection such as half-sibs and full-sibs families. In the literature on the matter formulae are presented that give the genetic variation among individual plants, that is, the total genetic variation of the selfed population, obtained through the method for non random mating populations. It also have been presented formulae for the genetic variances between selfed lines for equal gene frequencies ($p = q = 1/2$) without showing the average effect of a gene substitution, a parameter determinant of the additive genetic variance. In this research general formulae of the genetic variation, additive and dominance, between and within selfed lines are derived through the general method of regression of genotypic values on the number of favorable genes. The particular case of the use of S_1 and S_2 lines are presented in some detail. These lines are used in maize breeding for recurrent selection at a certain degree. Formulae for the response to selection also are presented. It is concluded that, in spite of the S_1 and S_2 selection methods take longer than the other known methods, it is required only two years per selection cycle if a

[1] Universidad Autónoma Chapingo, Centro Regional Universitario de Occidente. Apdo. Postal 2-858, CP 44281, Guadalajara, Jal.

Fecha de recepción: 8 de marzo de 1994

winter nursery is available for hand pollination work, the selection-evaluation phase being carried out in the regular sowing season, in our country the spring-summer season. As methods that use non inbred families as selection units require one year per selection cycle, in that situation S_1 and S_2 selection methods become better than the non inbred families selection methods.

ADDITIONAL KEY WORDS

Additive genetic variance; dominant genetic variance; selfed lines S_1 and S_2, *Zea mays* L.

INTRODUCCION

En los sistemas y métodos de selección recurrente en maíz es frecuente el uso de unidades de selección (familias o plantas) derivadas de una población bajo apareamiento aleatorio. Si ésta es grande se supone que no se genera endogamia por lo menos en el primer ciclo de selección. Las familias comúnmente usadas son de medios hermanos (MH) y de hermanos completos (HC).

La selección recurrente en poblaciones endogámicas se ha llevado a cabo usando como unidades de selección a líneas S_1, llamadas también de autohermanos (AH). En éstas la varianza genética aditiva es mayor que en familias no endogámicas y se aduce que es más fácil la selección en contra de caracteres indeseables causados por genes recesivos, como sería, en general, la resistencia a factores adversos como plagas y enfermedades. Se propone inclusive usar líneas más avanzadas, como las líneas S_2, con tal fin, aun cuando ésto alargue el ciclo de selección. En contra se argumenta la mayor aportación a la varianza fenotípica total de la interacción genético-ambiental con este tipo de líneas, en comparación a familias no endogámicas, lo cual reduciría la heredabilidad y, consecuentemente, la respuesta a la selección.

En la literatura sólo se ha presentado la respuesta a la selección de líneas S_1. En cuanto al cálculo de las varianzas genéticas, suponiendo no epistasis, se tienen fórmulas para la variación genética de plantas individuales, es decir, la variación genética total, mas no para líneas endogámicas. En el presente estudio se derivan las fórmulas de las varianzas genéticas aditiva y dominante, suponiendo no epistasis, para el modelo de dos alelos por locus, para líneas autofecundadas, mediante la regresión de los valores genotípicos sobre el número de genes favorables para el caso de la varianza aditiva. Se derivan también las fórmulas para la respuesta a la selección, comparándose la selección de líneas S_1 y S_2 con otros métodos de selección.

REVISION DE LITERATURA

Kempthorne (1957) deriva las varianzas genéticas en poblaciones bajo autofecundación tomando como unidad de muestreo poblacional a la planta individual, es decir, la variación genética total (T) no separada en sus componentes entre (B) familias y dentro (W) de familias, mediante el método aplicado a poblaciones que no se aparean aleatoriamente. También obtiene fórmulas para las varianzas genéticas aditiva y dominante para líneas endogámicas en el caso de que las frecuencias génicas de la población de la cual se derivan sean iguales a un medio ($p = q = 1/2$). Kempthorne (1957) no presenta las fórmulas generales para cualquier frecuencia génica en los loci mediante la regresión de los valores genotípicos sobre el número de genes favorables en los genotipos, para así formular el efecto medio de substitución de un gen, parámetro esencial en la variación genética aditiva y, consecuentemente, en la respuesta a la selección.

Márquez (1985) obtiene las varianzas genética aditiva y dominante total ($\sigma^2_{AT,t}$ y

$\sigma^2_{DT,t}$, respectivamente), es decir, para plantas individuales autofecundadas, para la generación t de autofecundación, mediante la regresión de los valores genotípicos sobre el número de genes favorables.

$$\sigma^2_{AT,t} = 2pq\,(1 + F_t)\,[u + (q-p)\,(1-F_t)\,h/(1 + F_t)]^2$$

$$= 2pq\,(1 + F_t)\,\alpha^2_{T,t}$$

que es el mismo resultado encontrado por Kempthorne (1957), y

$$\sigma^2_{DT,t} = 4pqh^2\,[(1-F_t) / (1+F_t)]\,[Ft + pq\,(1-F_t)^2],$$

en donde F_t es el coeficiente de endogamia por autofecundación en la generación t; $\alpha_{T,t}$ es el efecto medio de substitución de un gen en la generación t; p es la frecuencia del gen dominante, q es la frecuencia del gen recesivo, u el valor genotípico codificado del homocigote dominante (-u el del recesivo) y h el del heterocigote. Con $F_0 = 0$ las anteriores fórmulas revierten a las de la población original bajo apareamiento aleatorio, mientras que con $t = \infty$, toda la varianza genética es aditiva. En el caso de que las frecuencias génicas en cada locus fueran de 1/2, entonces la varianza aditiva en la generación infinito es el doble de la de la población original. Si tales fueran las frecuencias génicas entonces $\sigma^2_{AT,t} = (1/2)(1 + F_t)u^2$ y $\sigma^2_{DT,t} = (1/4)(1 - F_t^2)h^2$, que son equivalentes a las fórmulas de Kempthorne (1957): $\sigma^2_{AT,t} = (1/8)(1 + F_t)y^2$, y $\sigma^2_{DT,t} = (1/16)(1 - F^2_t)x^2$, en donde $y = 2u$ y $x = -2h$.

Con respecto a la respuesta a la selección, Jan-Orn *et al.* (1976) dan la siguiente ecuación para líneas S_1 como unidades de selección.

$$R_{AH} = i[\sigma^2_A + 2pq(p - 1/2\,h)]\,\sigma_{\bar{f}AH} \quad (1)$$

en donde i es la intensidad de selección, σ^2_A es la varianza genética aditiva de la población original ($\sigma^2_{AT,0}$ en la simbología que venimos usando) y $\sigma_{\bar{f}AH}$ es la desviación estándar fenotípica de las medias de familias de AH. La ecuación 1 es la respuesta a la selección para la población original; es equivalente a la que combina los efectos medios de substitución de un gen de la población original y de la población endogámica de líneas S_1, Márquez (1985).

$$R_{AH} = i\,2pq\,\alpha_0\,\alpha_1 */\,\sigma_{\bar{f}AH}.$$

Márquez (1981) obtuvo la fórmula de la varianza genética aditiva entre líneas S_1 igual a $2pq[u + (1/2)(q - p)h]^2$, siendo el factor dentro de los corchetes el efecto de substitución de un gen. Comparó también la respuesta a la selección de líneas S_1 con la selección por cruzas probadoras, obteniendo que la respuesta a la selección de líneas S_1 es superior a la de cruzas probadoras para frecuencias génicas del gen dominante en la población original de bajas a intermedias, con dominancia completa.

RESULTADOS

Cálculo de las varianzas genéticas

La población consiste de líneas autofecundadas derivadas uniseminalmente de la población original. Bajo endogamia en general, las frecuencias genotípicas a nivel de planta individual, de acuerdo con la ley de Wright, son las mostradas en el Cuadro 1, junto con los respectivos valores genotípicos y las frecuencias genotípicas bajo apareamiento endogámico.

Las frecuencias genotípicas del Cuadro 1 se refieren a valores genotípicos de plantas individuales. Si nos referimos a las líneas autofecundadas, entonces sus frecuencias en la generación t son las de la generación

inmediatamente anterior (t-1). En el Cuadro 2 se da la información para el cálculo de los parámetros genéticos para líneas autofecundadas en la generación t.

Cuadro 1. Genotipos, frecuencias genotípicas y valores genotípicos individuales para una población bajo endogamia.

Genotipos	Frecuencias genotípicas	Valores genotípicos
AA	$p^2 + pqF_t$	u
Aa	$2pq(1 - F_t)$	h
aa	$q^2 + pqF_t$	-u

Los cálculos y resultados de los diferentes parámetros genéticos de las líneas autofecundadas en la generación t son los siguientes:

Media genotípica

$$\overline{G}_t = (p^2 + pqF_{t-1})u + 2pq(1 - F_{t-1})(1/2)h + (q^2 + pqF_{t-1})(-u)$$
$$= (p - q)u + pq(1 - F_{t-1})h \quad (2)$$

Media de genes favorables:

$$\overline{X}_t = 2(p^2 + pqF_{t-1}) + 2pq(1 - F_{t-1})$$
$$= 2p \quad (3)$$

Varianza genética entre líneas:

$$\sigma^2_{GB,t} = (p^2 + pqF_{t-1})u^2 + 2pq(1 - F_{t-1})(1/2)^2h^2 + (q^2 + pqF_{t-1})(-u)^2 - [(p - q)u + pq(1 - F_{t-1})h]^2$$

$$= 2pq(1 + F_{t-1})u^2 + [2pq(p - q)(1 - F_{t-1})uh + (1/2)pq(1 - F_{t-1})[1 - 2pq(1 - F_{t-1})]h^2 \quad (4)$$

Varianza del número de genes favorables entre líneas:

$$\sigma^2_{XB,t} = 4(p^2 + pqF_{t-1}) + 2pq(1 - F_{t-1}) - (2p)^2$$
$$= 2pq(1 + F_{t-1}) \quad (5)$$

Covarianza de valores genotípicos y números de genes favorables entre líneas:

$$COV(G,X)_{B,t} = 2(p^2 + pqF_{t-1})u + 2pq(1 - F_{t-1})(1/2)h - 2p[(p - q)u + pq(1 - F_{t-1})h]$$
$$= 2pq[(1 + F_{t-1})u + (1/2)(q-p)(1 - F_{t-1})h] \quad (6)$$

Cuadro 2. Información requerida para el cálculo de parámetros genéticos en una población de líneas autofecundadas.

Líneas autofecundadas	Frecuencia de las líneas	Valores genotípicos (G)	Número de genes (X)
(AA)	$p^2 + pqF_t$-1	u	2
(1/4 AA + 1/2 Aa + 1/4 aa)	$2pq(1 - F_{t-1})$	1/2 h	1
(aa)	$q^2 + pqF_{t-1}$	-u	0

Efecto medio de substitución de un gen entre líneas:

De las Ecs. 5 y 6,

$$\alpha_{B,t} = COV(G,X)_{B,t} / \sigma^2_{XB,t}$$
$$= 2pq[(1 + F_{t-1})u + (1/2)(q - p)(1 - F_{t-1})h]/[2pq(1 + F_{t-1})]$$
$$= u + (1/2)(q - p)(1 - F_{t-1})h/(1 + F_{t-1}) \quad (7)$$

Varianza genética aditiva entre líneas:

De las Ecs. 5 y 7,

$$\sigma^2_{XAB,t} = \{2pq[(1 + F_{t-1})u + (1/2)(q - p)(1 - F_{t-1})h]\}^2 / [2pq(1 + F_{t-1})]$$
$$= 2pq(1 + F_{t-1})[u + (1/2)(q - p)(1 - F_{t-1})h/(1 + F_{t-1})]^2$$
$$= 2pq(1 + F_{t-1})\,\alpha^2_{B,t} \quad (8)$$

Varianza genética dominante entre líneas:

De las Ecs. 4 y 8,

$$\sigma^2_{DB,t} = \sigma^2_{GB,t} - \sigma^2_{AB,t}$$
$$= pq[(1 - F_{t-1})/(1 + F_{t-1})][F_{t-1} + pq(1 - F_{t-1})h^2]. \quad (9)$$

Como puede apreciarse, las Ecs. 8 y 9 son similares a las ecuaciones dadas en la Revisión de la Literatura para el caso de las varianzas genéticas totales. Así mismo como t - 1 = O, t = 1, por lo que con este último valor todas las ecuaciones revierten a la población de líneas S_1.

Para el cálculo de las varianzas genéticas dentro (W) de familias se utiliza sólamente a la familia heterogénea del Cuadro 2.

Media genotípica de la familia heterogénea:

$$\overline{G}_{W,t} = 1/4\ u + 1/2\ h + 1/2\ (-u)$$
$$= 1/2\ h \quad (10)$$

Media del número de genes favorables en la familia heterogénea:

$$\overline{X}_{W,t} = 1/4(2) + 1/2\ (1) + 1/4\ (0)$$
$$= 1 \quad (11)$$

Varianza genética dentro de líneas:

$$\sigma^2_{GW,t} = 2pq(1 - F_{t-1})[1/4\ u^2 + 1/2\ h^2 + 1/4\ (-u)^2 - (1/2\ h)^2]$$
$$= 2pq(1 - F_{t-1})\ (1/2\ u^2 + 1/4\ h^2) \quad (12)$$

Varianza del número de genes favorables dentro de líneas:

$$\sigma^2_{XW,t} = 2pq(1 - F_{t-1})[1/4\ (2)^2 + 1/2\ (1)^2 + 1/2\ (0)^2 - 1]$$
$$= pq(1 - F_{t-1}) \quad (13)$$

Covarianza de valores genotípicos y número de genes favorables dentro de líneas:

$$COV(G,X)_{W,t} = 2pq(1 - F_{t-1})[1/4\ u(2) + 1/2\ (h) - 1/2\ h]$$
$$= 2pq(1 - F_{t-1})\ 1/2\ u$$
$$= pq(1 - F_{t-1})u \quad (14)$$

Varianza genética aditiva dentro de líneas:

De las Ecs. 13 y 14,

$$\sigma^2_{AW,t} = [pq(1 - F_{t-1})u]^2 / pq(1 - F_{t-1})$$
$$= pq(1 - F_{t-1})u^2 \quad (15)$$

Varianza genética dominante dentro de líneas:

De las Ecs. 12 y 15,

$$\sigma^2_{DW,t} = \sigma^2_{GW,t} - \sigma^2_{AW,t}$$
$$= 2pq(1 - F_{t-1})\,(1/2\,u^2 + 1/4\,h^2) - pq(1 - F_{t-1})u^2$$
$$= 1/2\,\,(1 - F_{t-1})h^2 \qquad (16)$$

En la Figura 1 se muestran las curvas de la varianza genética aditiva total, esto es, a nivel de plantas individuales, para las generaciones 0, 1 y 2 de autofecundación, como función de las frecuencias génicas. En la Figura 2 se muestran las curvas de la varianza genética aditiva entre (B) líneas de 1 y 2 autofecundaciones; como comparación se muestra la curva para la varianza genética aditiva entre familias no endogámicas de hermanos completos (HC).

Respuesta a la selección

La fórmula general de la respuesta a la selección es

$$R = [i\,COV(G,p)/\,\sigma_f](d\bar{G}/dp) \qquad (17)$$

en donde i es la intensidad de selección, COV(G,p) es la covarianza de los valores genotípicos (G) y las frecuencias génicas efectivas (p) de los genotipos (unidades de seleción), σ_f es la desviación estándar fenotípica de las unidades de selección, y $d\bar{G}/dp$ la derivada de la media genotípica con respecto a la frecuencia génica.

Cuando se usan como unidades de selección a líneas autofecundadas debe de considerarse que el mejoramiento es para la población original; en tal caso

$$COV(\bar{G},p)_{B,t} = (p^2 + pqF_{t-1})u + 2pq(1-F_{t-1})\,h(1/2)(1/2) - p[(p - q)u + pq(1 - F_{t-1})h]$$
$$= (p^2 + pqF_{t-1} - p^2 + pq)u + (1/2)pq(1 - F_{t-1})h\,(1 - 2p)$$
$$= pq(1 + F_{t-1})[u + (1/2)(q - p)(1 - F_{t-1})h/(1 + F_{t-1})]$$
$$= pq(1 - F_{t-1})\,\alpha_{B,t} \qquad (17)$$

De manera que, de acuerdo con la Ec. 10

$$R_{B,t} = ipq(1 + F_{t-1})\,\alpha_{B,t}\,(2\,\alpha_0)/\,\sigma_{\bar{f}\text{-}t}$$
$$= i2pq(1 - F_{t-1})\,\alpha_{B,t}\,\alpha_0/\,\sigma_{\bar{f},t} \qquad (18)$$

resultado que es el mismo para líneas S_1, Márquez (1985), mostrado en la Revisión de Literatura.

En la Figura 3 se muestra la respuesta a la selección para líneas S_1 y S_2 en comparación a la selección interfamilial de HC que sólo aprovecha la mitad de la varianza genética aditiva.

La respuesta a la selección dentro de líneas autofecundadas, de acuerdo a la fórmula general de la Ec. 17, es como sigue.

$$R_{W,t} = [i\,COV(G,p)_{W,t}/\,\sigma_f][d\bar{G}/dp]$$

en donde σ_f es la desviación estándar fenotípica de plantas individuales. Ahora,

$$\bar{p} = 1/4\,(1) + 1/2\,(1/2) + 1/4\,(0) = 1/2, \qquad (19)$$

$$\bar{G} = 1/4\,(u) + 1/2\,(h) + 1/2\,(-u) = 1/2\,h, \qquad (20)$$

de manera que usando las Ecs. 19 y 20,

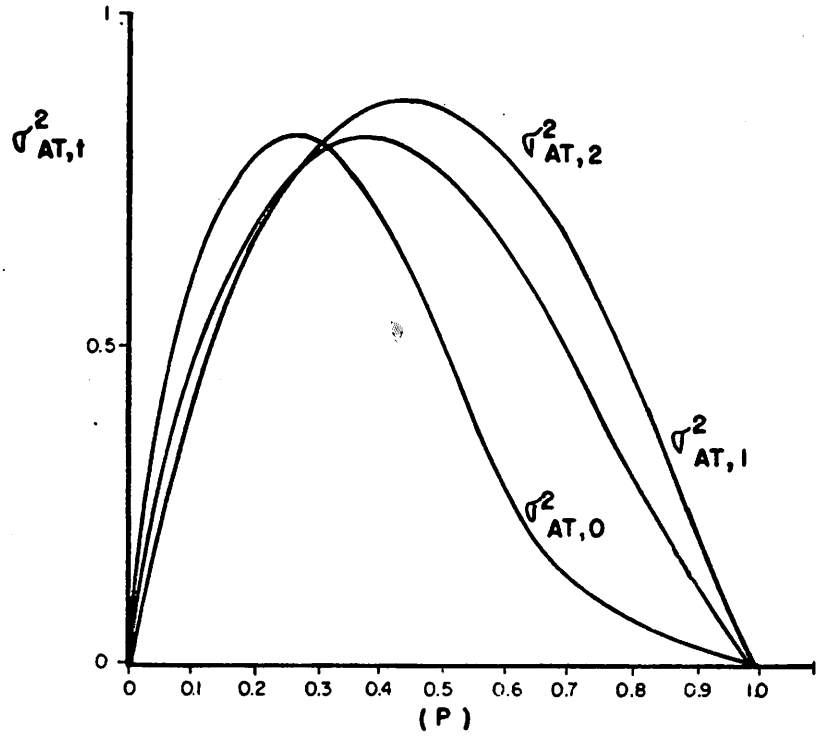

Figura 1.Varianza aditiva total en las generaciones 0, 1 y 2 de autofecundación.

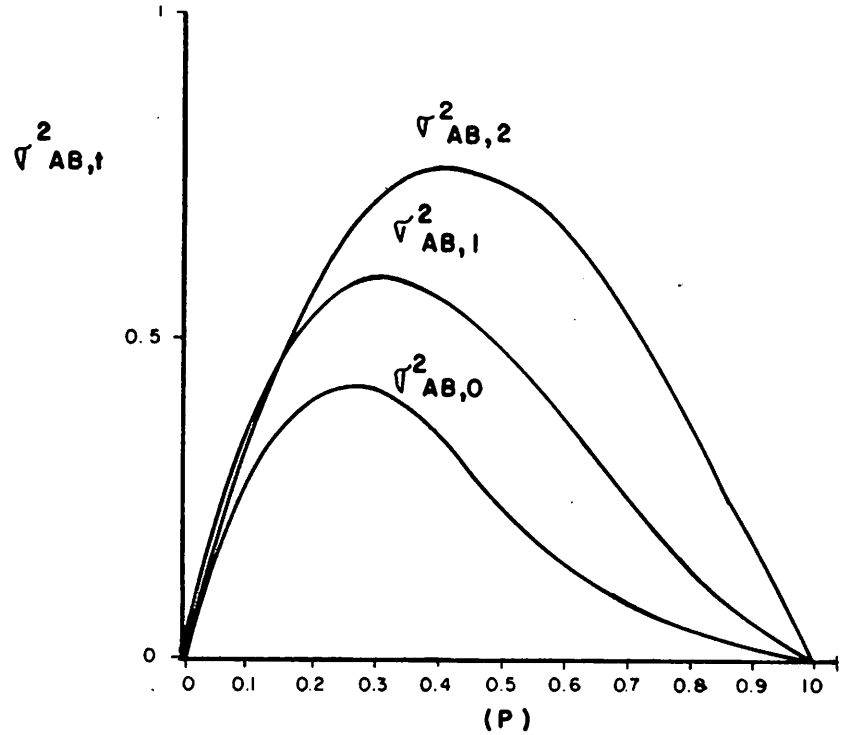

Figura 2. Varianza aditiva entre líneas de 0, 1 y 2 de autofecundación.

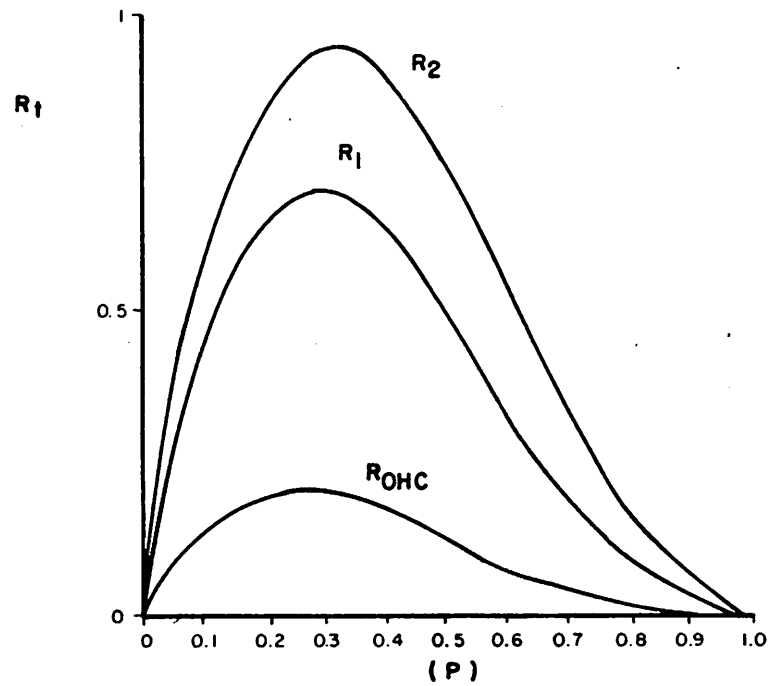

Figura 3.Respuesta a la selección entre líneas de 1 y 2 autofecundaciones, y entre familias de hermanos completos no endogámicas. Los valores de cada curva deben ser divididos por las respectivas desviaciones estándar de las medias fenotípicas ($\sigma_{\bar{f}}$).

$$COV(G,p)_{W,t} = 2pq(1 - F_{t-1})[1/4\ u(1) + 1/2\ h\ (1/2) - 1/2\ (1/2\ h)]$$

$$= 2pq(1 - F_{t-1})\ (1/4\ u)$$

$$= 1/2\ pq(1 - F_{t-1})u; \qquad (21)$$

quedando la respuesta a la selección intra familial,

$$R_{W,t} = i(1/2)pq(1 - F_{t-1})u(2\ \alpha_0)/\ \sigma_f$$

$$= ipq(1 - F_{t-1})u\ \alpha_0/\ \sigma_f\ . \qquad (22)$$

DISCUSION

En el maíz el aprovechamiento real de la varianza genética aditiva total, es decir, entre individuos, solo tiene sentido en la selección masal en la población original. Por la forma de reproducción sexual de esta planta (polinización libre) no tiene caso la selección en plantas individuales autofecundadas como unidades de selección por el alto costo y laboriosidad que implicaría autofecundar perfectamente varios miles de plantas. El mejoramiento bajo autofecundación por selección recurrente se puede llevar a cabo entonces entre líneas autofecundadas, es decir, en este caso siendo la línea la unidad de selección. Esto tiene la ventaja que la evaluación de las líneas puede hacerse en varios ambientes; sin embargo, la recombinación de las líneas seleccionadas tendrá que hacerse con su semilla remanente.

El método que en una población no endogámica tiene la mayor eficiencia y que sí puede realmente llevarse a cabo, es la selección de familias de HC; ésta aprovecha la

mitad de la varianza genética aditiva. Aún considerando el denominador de la fórmula de la respuesta (Ec. 17), la desviación estándar fenotípica, y siendo mayor la de las líneas autofecundadas por su mayor contribución genética aditiva así como por su mayor interacción genético-ambiental, la respuesta usando líneas autofecundadas es mayor que la que usa familias de HC no endogámicas.

En cuanto a la selección combinada, que en teoría es el método que da la mayor respuesta a la selección, nuevamente, por la polinización libre en maíz, en términos realistas sólo se ha usado ampliamente la de MH bajo polinización libre para rendimiento, dado que precisamente la polinización libre genera familias de medios hermanos para el siguiente ciclo de selección. En mucho menor grado se ha usado la de MH con autofecundación de plantas seleccionadas de familias previamente escogidas (Márquez, 1985).

Vale la pena, sin embargo, detenernos un poco para analizar las posibilidades de la selección combinada con líneas autofecundadas. Una opción es hacer la selección inter con las líneas en varios ambientes, y, a semejanza de lo que se hace en la selección combinada de MH (Webel y Lonnquist, 1967 y Paterniani, 1967), establecer simultáneamente un lote de desespigue en el cual los surcos hembras son las familias (en nuestro caso las líneas) y los surcos macho un compuesto balanceado de ellas mismas. De esta forma, después de hacer la selección inter, en el lote de desespigue se localizan las familias escogidas y, dentro de cada una de ellas, se escogen las mejores plantas. Sin embargo, por la polinización libre, por un lado las frecuencias génicas efectivas de las plantas seleccionadas se reducen a la mitad, de manera que tanto la respuesta inter como la intra quedan reducidas a la mitad de lo que muestran las Ecs. 18 y 22; por otra parte, podría decirse que la polinización libre generaría familias de MH sin endogamia alguna; sin embargo, dado que el compuesto balanceado contiene semilla de todas las líneas (seleccionadas o no), sí se genera cierta endogamia de acuerdo con la fórmula siguiente (Márquez, 1992).

$$F_{CB} = (1 + F_0)/2nm + [(m-1)/(nm-1)]r_{OW} + [(n-1)/n]r_{OB},$$

en donde F_0 es la endogamia de las unidades de selección (1/2 para líneas S_1 y 3/4 para líneas S_2), r_{OW} es la coancestría entre plantas dentro de líneas y r_{OB} es la coancestría entre líneas. De esta forma, para el primer ciclo de selección con valores de $r_{OW} = 1/2$ y de $r_{OB} = 0$, y considerando a $n = 200$, el número de líneas bajo prueba, y $m = 20$ el número de plantas por línea, la endogamia generada sería 0.25%, la cual es sumamente pequeña. Si éste fuera el método a seguir, y si se contara con un lote en el cual hacer la siembra de las mazorcas de polinización libre seleccionadas para de ellas derivar las nuevas líneas S_1 para el siguiente ciclo de selección, el ciclo completo duraría un año; en caso contrario, dos.

La otra opción para la selección combinada es autofecundar a todas las plantas del lote de selección intra (el del campo experimental), y esperando que esta polinización sea perfecta para no confundir la producción del grano determinada genéticamente con la eficiencia de la polinización, hacer dentro de cada línea previamente seleccionada la selección de sus mejores plantas. En este caso la respuesta a la selección correspondería a la de las Ecs. 17 y 22, por lo que, por lo que se dijo arriba, la respuesta combinada sería el doble de la primera opción; sin embargo, como se verá adelante, el ciclo completo toma dos años aun contando con

campo de invernada para la polinización manual.

De acuerdo a lo que muestra las Figs. 2 y 3, la varianza genética aditiva y la respuesta a la selección en líneas S_1 y S_2 y en familias no endogámicas, la opción de lineas S_1 o S_2 es superior a cualquier otra que use material genético no endogámico.

Sin embargo, es conveniente considerar también la eficiencia de la selección en términos del tiempo que se requiere por ciclo de selección, para hacer la elección del mejor método en términos de la respuesta por año. En tal situación debe tomarse en cuenta las temporadas de cultivo que pueden hacerse por año. En los lugares en donde sólo es posible una época de cultivo por año la selección de familias no endogámicas (de MH o de HC) requiere dos años por ciclo: uno para la evaluación-selección de las familias y otro para la recombinación de las familias seleccionadas; sin embargo, en esta operación también se derivan las nuevas familias de acuerdo al tipo de polinización que se haga en la recombinación: masiva para familias de MH y planta a planta para familias de HC.

Para líneas S_1 se requieren tres años por ciclo de selección: uno para la evaluación-selección, otro para la recombinación y uno más para derivar las nuevas líneas; para la selección de líneas S_2 el número de años por ciclo de selección es de cuatro. Si en la temporada otoño-invierno es posible (por la ausencia de heladas y por la presencia de riego) hacer algún tipo de actividad que no sea la evaluación-selección (que sólo debe hacerse en la estación regular de siembra, en nuestro país la de primavera-verano), entonces, para familias no endogámicas el ciclo puede completarse en un sólo año. Para líneas S_1 y S_2, como puede apreciarse en los Cuadros 3 y 4, se requieren dos años por ciclo de selección cualquiera que sea la época de siembra en que se inicie el mejoramiento. Como recordaremos, para la selección combinada con autofecundación en el lote de selección intra se requieren tres años por ciclo; si se usa el invierno entonces este número se reduce a dos; y, finalmente, para la selección combinada con polinización libre (Márquez, 1985), se requieren dos años por ciclo, o uno si se cuenta con campo de otoño-invierno para la polinización.

El corolario de este estudio es que dependerá de las facilidades que se tengan para utilizar un campo de invierno, así como de la disponibilidad de mano de obra calificada para hacer la polinización manual, la elección del sistema o método de mejoramiento. Como se dijo, en teoría el mejor método es la selección combinada, y en la práctica lo sería si se cuenta con polinización que garantice autofecundaciones perfectas de todas las plantas; sin embargo, en términos de tiempo, este método sería tan eficiente como el de la selección combinada con polinización libre que únicamente requiere de alguna mano de obra para hacer el desespigamiento. Por otra parte, si se usa sólo la selección inter familial de líneas S_1 o S_2, contando con campo de otoño-invierno para la polinización manual, en términos de tiempo por ciclo la selección de líneas S_1 sería menos efectiva que la selección combinada con autofecundación, pero mucho más fácil de llevar a cabo; lo mismo puede decirse para las mismas condiciones si se usaran líneas S_2.

Finalmente, en el caso que hemos estudiado, de líneas autofecundadas, las frecuencias de las líneas corresponden a las frecuencias de los individuos de la generación inmediata anterior. Esto es posible de saber porque en la autofecundación se pueden representar los arreglos genotípicos tanto al nivel individual como al de líneas.

Cuadro 3. Programa de actividades para la obtención y evaluación en la selección de líneas S_1, considerando que es posible la utilización de la época de cultivo otoño-invierno.

Actividad	Epoca[1]	Actividad	Epoca[1]
Obtención de US	OI	Obtención de US	PV
Evaluación de US	PV	- - -	OI
Recombinación de US	OI	Evaluación de US	PV
Obtención de US	PV	Recombinación de US	OI
- - -	OI	Obtención de US	PV
Evaluación de US	PV	- - -	OI
Recombinación de US	OI	Evaluación de US	PV

[1] OI, otoño-invierno; PV, primavera-verano; US, unidad de selección.

Cuadro 4. Programa de actividades para la obtención y evaluación en la selección de líneas S_2, considerando que es posible la utilización de la época de cultivo otoño-invierno.

Actividad	Epoca	Actividad	Epoca[1]
Obtención de US	OI	Obtención de US	PV
Obtención de US	PV	Obtención de US	OI
- - -	OI	Evaluación de US	PV
Evaluación de US	PV	Recombinación de US	OI
Recombinación de US	OI	Obtención de US	PV
Obtención de US	PV	Obtención de US	OI
Obtención de US	OI	Evalución de US	PV
Evaluación de US	PV	Recombinación de US	OI
Recombinación de US	OI	Obtención de US	PV

[1] OI, Otoño-invierno; PV, Primavera-verano; US, unidad de selección

Esto, sin embargo, no es posible con otros tipos de líneas endogámicas derivadas del apareamiento entre parientes que pertenecen a una misma familia, tal como serían las líneas fraternales y las mesofraternales. Por lo tanto el resolver esto, puede ameritar una investigación más profunda.

LITERATURA CITADA

Jan-Orn, J., C.O. Gardner, and W.M. Ross. 1976. Quantitative genetic studies of the NP3R random-mating grain sorghum population. Crop Sci. 16: 489-496.

Kempthorne, 0. 1957. An Introduction to Genetic Statistics. John Wiley and Sons, Inc. New York. 545 pp.

Márquez S., F. 1981. Predicted responses to selection for test crossing and S_1 lines testing. Egypt. J. Genet. Citol. 10: 187-198.

_____. **1985.** Genotecnia Vegetal. Tomo I. AGT Editor, México. 357 pp.

_____. **1988.** Genotecnia Vegetal. Tomo II. AGT Editor, México. 665 pp.

_____. **1992.** Inbreeding and yield prediction in synthetic cultivars of maize made with parental lines. I. Basic Methods. Crop Sci. 32: 345-349.

Paterniani, E. 1967. Selection among and within half-sib families in a Brazilian population of maize. Crop Sci. 7: 21-216.

Webel, O.D. and J.H. Lonnquist. 1967. An evaluation of the modified ear-to-row selection in a population of corn. Crop Sci. 7: 651-655.