

VARIANZA GENETICA ADITIVA EN CRUZAS MASIVAS, INDIVIDUOS Y FAMILIAS MASIVAS F_3 EN AUTOGAMAS

ADDITIVE GENETICS VARIANCE OF BULK CROSSES, INDIVIDUALS AND F_3 BULK FAMILIES OF AUTOGAMOUS

Fidel Márquez Sánchez¹ y José D. Molina Galán²

RESUMEN

En el método tradicional de mejoramiento genético de pedigree en plantas autógamas, se tienen algunos problemas al seleccionar visualmente plantas individuales de la generación F_2 hasta las generaciones F_6 o F_7 . En generaciones más avanzadas se derivan líneas homocigóticas, las cuales se evalúan en experimentos de campo. Para hacer la selección individual, la siembra se hace espaciadamente a densidades mucho más bajas que las recomendadas comercialmente. Por otra parte, la elección de los progenitores se hace con base en la claridad que el genotecnista tenga sobre los objetivos buscados y en su experiencia y habilidad en evaluar los caracteres involucrados; generalmente no se basa en evaluaciones cuantitativas de las cruzas entre los progenitores probables. Al respecto se han propuesto a la aptitud combinatoria general de los progenitores y al comportamiento *per se* de sus cruzas masivas. En este último enfoque se hace necesario conocer la cantidad de varianza genética aditiva que se va generando a lo largo de las generaciones autofecundadas entre las cruzas masivas a objeto de apreciar las posibilidades de éxito de la selección de las superiores. El propósito de este estudio es calcular dicha varianza y compararla con la varianza aditiva entre plantas para la selección individual dentro de cruzas masivas, y con la varianza aditiva entre familias en la selección de familias F_3 . Los resultados teóricos indican que a excepción del caso en que la proporción de líneas progenitoras con loci dominantes es muy baja, la selección previa de cruzas masivas es superior a la selección individual dentro de cruzas masivas, mientras que aquélla es siempre

superior a la selección de familias masivas F_3 . Se propone, por lo tanto, iniciar el proceso con la selección de cruzas masivas y, dentro de las superiores, hacer selección de familias masivas F_3 .

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Varianza genética aditiva; selección individual; selección de familias.

SUMMARY

In the traditional pedigree method of selection in autogamous plants, problems arise in visually selecting individual plants from the F_2 generation to the F_6 or F_7 generations. In more advanced generations homozygous lines are derived and evaluated in yield trials. In order to make the individual selection, space-planting is made at population densities much lower than the commercial ones. On the other hand, choice of parental lines is usually based on the experience and ability of the breeder to identify the objectives of the genetic improvement and to evaluate the involved traits; quantitative evaluations of the crosses among the parental lines are not usually made. In this respect, general combining ability of the parental lines and the performance of their bulk crosses have been suggested as a means of evaluating the progenitors. In the latest it is necessary to know the amount of additive genetic variance that is generated through the selfed generations of the bulk crosses, in order to appreciate the possibilities of success in selecting the best bulk crosses. It is the purpose of this theoretical research to calculate the additive genetic variance among bulk crosses and to compare it with the additive genetic variance among individual plants within bulk crosses as well as among F_2 -derived lines (F_3 bulk families). Results indicate that with the exception of the case when the parental lines with dominant loci are present in very low proportions, previous selection among bulk crosses is better than selection among individual

¹ Universidad Autónoma Chapingo, Centro Regional Universitario de Occidente, Apdo. Postal 2-858 C.P. 44281 Guadalajara, Jal.

² Colegio de Postgraduados, Instituto de Recursos Genéticos y Productividad, C.P. 56230 Montecillos, Texcoco México.

plants within bulk crosses, and it is always higher than selection among F_2 derived lines within bulk crosses. Therefore, it is recommended to initiate the process with selection among bulk crosses and then to make selection among F_2 -derived lines within the best bulk crosses.

ADDITIONAL INDEX WORDS

Bulk cross; additive genetic variance; individual selection; F_2 -derived lines selection.

INTRODUCCION

La mayor proporción del mejoramiento genético en plantas autógamas se hace con el método de pedigrí. En éste, se practica selección individual en la población F_2 y dentro de familias de la generación F_3 en adelante hasta las generaciones homocigóticas F_6 las cuales se siembra y cosecha masivamente. Esto último permite que las líneas sean evaluadas en parcelas experimentales en ensayos de rendimiento. Para hacer la selección individual en las generaciones mencionadas, la siembra tiene que hacerse espaciadamente, en densidades mucho menores que las usuales en siembras comerciales. A fin de que haya mayor concordancia entre las densidades de siembra usadas en el mejoramiento genético (generaciones F_2 a F_6 o F_7) se han buscado alternativas como las siembras de cruzas masivas en generaciones posteriores a la F_1 .

Por otra parte, la elección de progenitores, basada generalmente en la experiencia del genotecnista, depende así del criterio que éste aplique para los diferentes caracteres para los cuales se esté llevando a cabo la selección. Reviste, por lo tanto, cierto grado de subjetividad. Se tiene que considerar, además, la capacidad de combinación entre los progenitores en cuya progenie se espera encontrar segregantes deseables, y que cuantitativamente se relaciona con su aptitud combinatoria general (ACG) y su aptitud combinatoria específica (ACE).

Por lo tanto, como se menciona anteriormente, el uso de cruzas masivas entre presuntos progenitores, las cuales permiten, por un lado sembrar a densidades de población normales y, por otro, cuantificar su aptitud combinatoria, puede ayudar en algún grado a resolver los problemas que puedan suscitarse siguiendo las técnicas acostumbradas en el método de pedigrí.

De acuerdo con Márquez (1988) una crusa masiva es la mezcla de genotipos derivados de una crusa a partir de la generación F_2 sembrada y cosechada masivamente de ahí en adelante. Su uso es en dos formas. Primero, para hacer selección entre una serie de ellas, derivadas de los cruzamientos entre probables progenitores, y así conservar una o pocas cruzas masivas para hacer el mejoramiento dentro de cada una de éstas; y segunda, avanzar masivamente las cruzas seleccionadas hasta la generación homocigótica en la cual se derivarán líneas. Esto último, si las cruzas masivas se han evaluado en la F_2 , puede cambiarse si se prefiere usar el pedigrí a partir de la F_3 . Una tercera opción, una vez que se ha hecho la selección de las cruzas masivas, es derivar familias F_3 y avanzar masivamente a cada una de ellas haciendo selección en cada generación posterior o bien defiriéndola hasta una generación previa a la homocigótica. Puede verse que la selección de familias masivas F_3 (SFMF₃) es una forma intermedia entre el pedigrí tradicional y el avance masivo en las cruzas masivas (CM).

Ante estos métodos de selección con sus ventajas y desventajas, es conveniente investigar su eficiencia en términos relativos en cuanto a la proporción de varianza genética aditiva que se aprovecha en ellos. Es el propósito de esta investigación calcular la varianza genética aditiva entre cruzas masivas y compararla con la varianza genética aditiva en la selección individual (SI) y en la selección de familias masivas F_3 (SFMF₃).

REVISION DE LITERATURA

Hernández (1977), con una simulación genotécnica, muestra que de líneas seleccionadas por su ACG se obtienen frecuencias más altas de líneas homocigóticas sobresalientes, en ausencia de epistasia.

Smith y Lambert (1968) hicieron las cruzas posibles entre seis variedades de cebada, y compararon el comportamiento promedio de las cruzas masivas hasta la F_6 con sus valores de ACG. Encontraron que las cruzas de rendimiento más alto fueron, con muy pocas excepciones, las que contribuyeron a generar líneas superiores.

Márquez (1988) dice que en la selección de cruzas masivas (CM), un aspecto crítico es la presencia de competencia intra poblacional (dentro de cada CM), lo cual puede eliminar genotipos que potencialmente serían superiores en cuanto a su rendimiento, pero de poca capacidad competitiva. Similarmente, otro factor que tendría el mismo efecto sería la selección natural a través de las generaciones de avance en forma masiva. Para evitar lo primero se sugiere sembrar las CM en condiciones que no se propicie la competencia, como lo es la baja densidad de siembra.

Frey (1954) propuso el método de selección de familias masivas F_3 (llamado por él F_2 -derived lines). En éste cada familia F_3 se avanza masivamente hasta la generación en que se ha alcanzado homocigosis. Durante el transcurso puede practicarse selección gradual, o bien posponer la selección hasta la generación homocigótica.

Como se puede apreciar, CM y FMF₃ son métodos esencialmente iguales, difiriendo en

su unidad de selección: la CM en el primero y la familia masiva en el segundo.

Otro aspecto del mejoramiento genético en autógamas es el relacionado con la estimación de varianzas genéticas y de efectos de ACG y ACE. En este caso, si las líneas en estudio no provienen de una sola crusa, la estimación de las varianzas genéticas no puede referirse a ninguna población; sin embargo, en los estudios sobre el particular hechos con el diseño dialélico, lo que se busca realmente es la estimación de la ACG y de la ACE, las cuales pueden orientar en la elección de progenitores como se ha mencionado ya (Hernández, 1977). De cualquier manera, en este caso se tiene el problema de la poca disponibilidad de semilla en la generación F_1 , dado que los cruzamientos entre las líneas se hacen manualmente, lo que no permite establecer experimentos en las densidades de siembra y número de ambientes recomendados. A fin de obviar este problema, Molina (1992) ha calculado las varianzas genéticas en las generaciones de las cruzas masivas, para después, con base en aquéllas, calcular la, que corresponderían a las varianzas de la generación F_1 . Sin embargo, esto sólo es posible cuando el número de líneas homocigóticas dominantes es igual al de las líneas homocigóticas recesivas, con la inapropiada inferencia a una población básica inexistente (salvo el caso en que las líneas provengan de un cruceamiento, en donde los números esperados de líneas homocigóticas dominantes y recesivas, si son iguales).

Molina (1992) parte del apareamiento aleatorio entre N líneas homocigóticas, P de las cuales son dominantes con frecuencia de $p = P/N$ y Q son recesivas con frecuencia de $q = Q/N$. El apareamiento es como sigue:

	AA p	aa q
AA p	AA p^2	Aa pq
aa q	Aa pq	aa q^2

En la F_1 se tiene: como familias de hermanos completos (HC) a cada una de las cuatro celdas del cuadro de apareamiento, y como familias de medios hermanos (MH) al conjunto formado por las dos hileras o las dos columnas. El autor obtiene las familias autofecundadas de HC y de MH al cabo de las generaciones, con lo cual (con el supuesto de que $p = q = 1/2$) es posible calcular las varianzas de las familias F_1 con las de cualquier otra generación.

A partir del cuadro de apareamiento aleatorio, para las generaciones F_1 y posteriores, Molina (1992) encuentra los siguientes valores de la varianza genotípica entre familias autofecundadas de HC:

n	Varianza genotípica
1	$2pqu^2 + 4pq(q-p)uh + 2pq(p^2 + q^2)h^2$
2	$2pqu^2 + 2pq(q-p)uh + 1/2pq(p^2 + q^2)h^2$
3	$2pqu^2 + pq(q-p)uh + 1/8pq(p^2 + q^2)h^2$
etc.	etc.

en donde u es el valor genotípico codificado del homocigote dominante y h del heterocigote ($h = au$, siendo "a" el grado de dominancia).

Para familias autofecundadas de MH, los valores de la varianza genotípica a través de las generaciones de autofecundación según Molina (1992) son:

n	Varianzas genotípicas
1	$pqu^2 + 2pq(q-p)uh + pq(q-p)^2h^2$
2	$pqu^2 + pq(q-p)uh + 1/4 pq(q-p)^2h^2$
3	$pqu^2 + 1/2(q-p)uh + 1/16 pq(q-p)^2h^2$
etc.	etc.

MATERIALES Y METODOS

De las varianzas genotípicas encontradas por Molina (1992) se buscarán las expresiones generalizadas (para cualquier generación n), que comprendan a la variación genética aditiva y a la variación genética dominante entre CM. Por otra parte, como lo que interesa en la selección es la varianza genética aditiva, la que se encuentre (dentro de CM), se comparará con la que existe dentro de CM, en dos formas: entre individuos, la que se aprovecharía en la selección individual (SI), y entre familias masivas F_3 , la que se aprovecharía en la selección de familias masivas F_3 (SFMF₃). Finalmente se verá cómo cambia la varianza genética aditiva entre CM de acuerdo con las proporciones de líneas progenitoras homocigóticas dominantes y recesivas.

RESULTADOS

Por inducción de las expresiones algebraicas de las varianzas genotípicas en las familias autofecundadas de HC y de MH presentadas anteriormente, se puede establecer lo siguiente para la generación n.

Varianza genotípica entre familias autofecundadas de HC.

$$\begin{aligned}\sigma_{HC,n}^2 &= 2pqu^2 + 4pq(1/2)^{n-1} (q - p)uh + \\ &\quad 2pq(1/4)^{n-1} (p^2 + q^2)h^2 \\ &= 2pq[u^2 + 2(1/2)^{n-1} (q - p)uh + \\ &\quad (1/4)^{n-1} (p^2 + q^2)h^2]\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 &= 2pq[u^2 + 2(1/2)^{n-1}(q-p)uh + \\
 &\quad (1/2)^{2(n-1)}(q-p)^2h^2 + (1/4)^{n-1} \\
 &\quad (p^2 + q^2)h^2 - (1/2)^{2(n-1)}(q-p)^2h^2] \\
 &= 2pq[u + (1/2)^{n-1}(q-p)h]^2 + \\
 &\quad 2pq[(1/4)^{n-1}(p^2 + q^2)h^2 - (1/4)^{n-1} \\
 &\quad (q-p)^2h^2] \\
 &= 2pq[u + (1/2)^{n-1}(q-p)h]^2 + \\
 &\quad [2pq(1/2)^{n-1}h]^2 \\
 &= 2pq[u + (1-F_{n-1})(q-p)h]^2 + \\
 &\quad [2pq(1-F_{n-1})h]^2 \tag{1}
 \end{aligned}$$

En la Ec. 1 el primer término es la varianza genética aditiva en la generación n ($\sigma_{A,n}^2$), siendo la cantidad entre corchetes el efecto medio de substitución de un gen en la generación n (q_n^*); el segundo término es la varianza genética dominante en la generación n ($\sigma_{D,n}^2$); es decir,

$$\sigma_{A,n}^2 = 2pq[u + (1-F_{n-1})(q-p)h]^2 \tag{2}$$

y

$$\sigma_{D,n}^2 = [2pq(1-F_{n-1})h]^2 \tag{3}$$

y

$$\sigma_{G,n}^2 = \sigma_{A,n}^2 + \sigma_{D,n}^2,$$

siendo $\sigma_{G,n}^2$ la varianza genética total en la generación n de autofecundación. En las Ecs. 2 y 3 puede apreciarse que cuando $F = 1$, toda la varianza genética es aditiva. Dado que la varianza entre las familias de HC autofecundadas es la varianza entre CM se puede decir que ésta contiene toda la varianza genética.

Para la varianza genotípica con familias autofecundadas de MH se tiene:

$$\begin{aligned}
 \sigma_{MH,n}^2 &= pqu^2 + 2(1/2)^{n-1}pq(q-p)uh + \\
 &\quad (1/4)^{n-1}pq(q-p)^2h^2 \\
 &= pq[u^2 + 2(1/2)^{n-1}(q-p)uh + \\
 &\quad (1/2)^{2(n-1)}(q-p)^2h^2]
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 &= (1/2)2pq[u + (1/2)^{n-1}(q-p)h]^2 \\
 &= (1/2)2pq[u + (1-F_{n-1})(q-p)h]^2 \\
 &= (1/2)\sigma_{A,n}^2.
 \end{aligned}$$

Ahora, para la variación genética dentro de CM se puede partir de la expresión dada por Márquez (1988), de acuerdo con la ley de equilibrio de Wright, en donde se derivan líneas endogámicas de una población bajo apareamiento aleatorio. A nivel individual, se tiene

$$\sigma_{A,t}^2 = r(1+F)\{u + [(r-s)(1-F)/(1+F)]h\}^2 \tag{4}$$

en donde t es la generación endogámica (en nuestro caso, autofecundada). La cantidad entre llaves es el efecto medio de substitución de un gen y r y s son la frecuencia de A y a, respectivamente.

La Ec. 4, cuando $t = 0$, corresponde a la generación bajo apareamiento aleatorio con arreglo $r^2 AA + 2rs Aa + s^2 aa$. Para adaptar la Ec. 4 al problema que nos ocupa en el cual la generación F_1 es la del cruzamiento entre las líneas homocigóticas (con $n = 1$), y la generación F_2 es en la que hay segregación (con $n = 2$, y $r = s = 1/2$) con arreglo $1/4 AA + 1/2 Aa + 1/4 aa$, entonces en la Ec. 4 la generación t está atrasada en dos generaciones con respecto a la generación n, o sea $t = n-2$; de esta suerte, para la variación genética aditiva a nivel individual la Ec. 4 quedará

$$\begin{aligned}
 \sigma_{A,n}^2 &= 2(1/2)(1/2)(1+F_{n-2})\{u + [(1/2 - \\
 &\quad 1/2)(1-F_{n-2})/(1+F_{n-2})]h\}^2 \\
 &= (1/2)(1+F_{n-2})u^2 \tag{5}
 \end{aligned}$$

En la Ec. 5, $(1/2)(1+F_{n-2}) = F_{n-1}$; por lo tanto, la varianza genética aditiva a nivel individual es

$$\sigma_{A,n}^2 = F_{n-1}u^2, \tag{6}$$

tal y como aparece en Hanson y Weber (1961) y en Márquez (1988). Estos autores encuentran que la varianza aditiva (σ_A^2) es u^2 ; es decir, encuentran que $\sigma_{A,n}^2 = F_{n-1} \sigma_A^2$. Para la comparación pertinente con la varianza genética aditiva entre CM se debe tomar en cuenta a la varianza genética aditiva a nivel individual dentro de todas las cruzas masivas; sin embargo, hay dos situaciones en que ésta es cero, en las familias (AA) y (aa) con frecuencias respectivas p^2 y q^2 . Por lo tanto la Ec. 6 debe ponerse como

$$\sigma_{A,n}^2 = 2pqF_{n-1}u^2 \quad (7)$$

Las familias masivas F_3 se derivan, cada una, de una planta F_2 por lo tanto la estructura genotípica de la población total es similar a la de CM, sólo que dentro de las CM. De esta manera la fórmula de la varianza genética dentro de cruzas masivas, entre FMF_3 , sería similar a la de la Ec. 2, sólo que usando el subíndice $n+1$ en lugar de n ; sin embargo, considerando que en cada crusa masiva se tiene $r = s = 1/2$, y que sólo hay $2pq$ CM con variación interna, entonces la fórmula que da la varianza genética aditiva conjunta entre FMF_3 es

$$\sigma_{A,n+1}^{**} = 2pq(1/2)u^2 \quad (8)$$

la cual se mantiene constante a través de las generaciones tal y como lo muestra Márquez (1987).

La comparación entre las varianzas genéticas aditivas entre CM y entre individuos dentro de CM es (Ecs. 2 y 7)

$$\begin{aligned} \frac{\sigma_{A,n}^2}{\sigma_{A,n}^{2,n}} &= \frac{2pqF_{n-1}u^2}{2pq[u + (1 - F_{n-1})(q - p)h]^2} \\ &= \frac{F_{n-1}}{[1 + (1 - F_{n-1})(q - p)a]^2} \end{aligned}$$

en donde "a" es el grado de dominancia ($h = au$). En este cociente, para los valores extremos del coeficiente de endogamia, cero y uno, se tienen resultados de cero y uno también. Sin embargo, hay que tomar en cuenta a las frecuencias de las líneas homocigóticas paternales p y q . Si éstas son iguales entre si $\sigma_{A,n}^{2*}$ es superior a $\sigma_{A,n}^2$, llegando a ser iguales en la generación infinito; o lo que es lo mismo, la varianza genética aditiva entre CM siempre es superior a la varianza genética aditiva dentro de CM, para fines prácticos por lo menos. Lo mismo sucede si q es mayor que p . Cuando q es menor que p , sólo cuando q es muy baja (en el orden de 0.1 y 0.2), la varianza genética aditiva dentro de CM es mayor que la varianza genética aditiva entre CM, $\sigma_{A,n}^2$ es mayor que $\sigma_{A,n+1}^{2*}$, reduciéndose tal superioridad conforme avanza la autofecundación hasta llegar a ser iguales.

La comparación de la varianza genética aditiva entre CM con su contraparte, dentro de CM, pero ahora familias masivas F_3 dentro de CM es (Ecs. 2 y 8)

$$\begin{aligned} \frac{\sigma_{A,n+1}^{2**}}{\sigma_{A,n}^{2*}} &= \frac{2pq(1/2)u^2}{2pq[1 + (1 - F_{n-1})(q - p)a]^2 u^2} \\ &= \frac{1}{2[1 + (1 - F_{n-1})(q - p)a]^2} \end{aligned}$$

En este caso, para cualquier valor de p , la varianza genética aditiva entre CM, $\sigma_{A,n}^{2*}$, siempre es mayor que la varianza genética aditiva entre familias masivas F_3 dentro de cruzas masivas, $\sigma_{A,n+1}^{2**}$. Sin embargo, en este caso, a diferencia del anterior en que la varianza entre CM y la varianza entre individuos dentro de cruzas masivas tienden a igualarse con el avance generacional, ahora la varianza genética aditiva entre FMF_3 , dentro de CM sólo tiende a ser la mitad de la varianza genética aditiva entre CM. Con

respecto al grado de dominancia, en la primera comparación, entre CM y entre individuos dentro de CM, al aumentar no hace sino acentuar la superioridad de la varianza genética aditiva entre individuos dentro de CM en frecuencias bajas p y su inferioridad en frecuencias altas p, y viceversa. En la segunda comparación, entre CM y entre FMF₃ dentro de CM, para cualquier frecuencia de líneas p, como se dijo, el grado de dominancia, al aumentar, acentúa la inferioridad de la varianza entre FMF₃, y viceversa.

DISCUSION

Indudablemente que la selección entre CM y la selección dentro de CM (ya sea de plantas individuales o de familias masivas F₃) son métodos complementarios, aquél precediendo a éste. En los inicios del programa de mejoramiento, cuando la frecuencia de líneas puras o variedades mejoradas es baja (p es baja, q es mayor que p), la varianza entre CM es mayor que la varianza entre individuos dentro de CM. Esto significa que en estas etapas antes de seleccionar dentro de las cruzas masivas debe hacerse una selección previa entre éstas. Conforme el mejoramiento genético avanza, se va incrementando p cada vez más con base en esta metodología; es decir, haciendo la selección previa entre CM y después entre individuos dentro de CM. A la larga, cuando ya hay una mucha mayor proporción de variedades mejoradas progenitoras (p es grande q es menor que p), ya es poco eficiente la selección de cruzas masivas sobresalientes y entonces el esfuerzo debe concentrarse en hacer selección individual dentro de éstas.

Ahora bien, se mencionó desde el principio que una de las desventajas de hacer selección individual dentro de CM es que debe hacerse en siembras espaciadas, a una densidad de población mucho más baja que la normal de la agricultura comercial. Por

otra parte, con el objeto de hacer al método más fácil, algunos investigadores sugieren avanzar masivamente a las CM sin hacer selección alguna dentro de ellas hasta la generación homocigótica en la que se derivarían líneas para su evaluación y selección finales. Lo primero puede involucrar efectos de interacción genético ambiental, pues las plantas se seleccionarían en el ambiente sin competencia y se usarían en uno con competencia; mientras que lo segundo podría involucrar efectos de la selección natural sobre todo si la derivación de líneas se lleva a cabo en generaciones muy avanzadas. Por otra parte, finalmente, en la selección individual obviamente no es posible la repetición de cada individuo de manera que en cada uno de ellos van confundidos sus efectos genéticos, ambientales y de interacción genético ambiental. Para el método de selección de pedigrí, en el que se selecciona primero entre familias y luego dentro de familias, se tiene también el problema de hacer selección con base en plantas individuales; además, se puede tener el problema de una reducida cantidad de semilla por familia si es que se desea hacer selección para adaptabilidad en varios ambientes.

Por lo anterior es que se ha propuesto el método de selección de cruzas masivas F₃ (Frey, 1954) que ya se ha analizado; en éste, como de cada familia masiva se obtiene relativamente gran cantidad de semilla se pueden establecer experimentos con repeticiones en varias localidades en cada ciclo de selección. Esta puede ser gradual, es decir, seleccionando las mejores familias ciclo tras ciclo (descartando a las otras) y al llegar a la generación homocigótica, derivar de las familias que han permanecido a lo largo del proceso, líneas, las que serán sometidas a posterior experimentación. El proceso puede hacerse también avanzando masivamente a todas las familias masivas sin hacer selección entre ellas (obviamente descartando a las notoriamente inferiores), y al llegar a la

generación homocigótica proceder como en el caso anterior, pero ahora con prácticamente todas las familias masivas. Esto tendría el inconveniente de "arrastrar" familias con bajo potencial de generación de líneas superiores, pero ahorraría el trabajo de experimentación foránea a través de los ciclos de selección.

La comparación entre las varianzas aditivas entre FMF_3 y entre individuos que se aprovechan en la selección de familias masivas F_3 y en la selección individual es (Ecs. 6 y 8, recordar que en este caso $r = s = 1/2$)

$$\begin{aligned}\frac{\sigma_{A,n}^2}{\sigma_{A,n}^2} &= \frac{1/2 u^2}{F_{n-1} u^2} \\ &= \frac{1}{2F_{n-1}}\end{aligned}$$

cociente que para que tenga significado genotécnico debe tener valores de n mayores que 2; en esta forma se tendrán siempre valores menores que la unidad, de manera que la varianza genética aditiva entre individuos es siempre mayor que la de FMF_3 . La comparación entre las respuestas a la selección es (Márquez, 1987, 1988)

$$\begin{aligned}\frac{R_n(\text{SFMF}_3)}{R_n(\text{SI})} &= \frac{i(1/2)u^2/\sigma_{n,B}}{i 2F_{n-1}^2 u^2/\sigma_{n,f}} ; \\ &= \frac{1}{4F_{n-1}^2} \left(\frac{\sigma_{n,f}}{\sigma_{n,B}} \right) ;\end{aligned}$$

en donde i es la intensidad de selección, $\sigma_{n,f}$ es la desviación estándar fenotípica a nivel individual y $\sigma_{n,B}$ es la desviación estándar fenotípica de medias de las familias masivas F_3 . Sin considerar a estas últimas, la inferioridad de la respuesta a la selección en FMF_3 , varía entre 0.5 y 0.25 para los extremos del coeficiente de endogamia bajo autofecundación. Sin embargo, no debe dejar de consi-

derarse la relación entre las desviaciones estándar fenotípicas, que en este caso se espera que sea mucho mayor que la unidad, lo cual arroja resultados que hacen a la SFMF₃ superior a la SI en el terreno de la práctica genotécnica.

Volviendo a la variación genética aditiva entre las CM, es importante investigar por qué se incrementa el valor del efecto medio de sustitución de un gen de acuerdo con la relación entre las proporciones de líneas homocigóticas dominantes y recesivas. En la Ec. 2, que da la varianza genética aditiva entre CM, cuando predominan las líneas dominantes (p es mayor que q) hay muy pocos genes recesivos que sustituir, por lo tanto el proceso de autofecundación permite que aparezcan homocigotes recesivos en forma ascendente conforme transcurren las generaciones, incrementándose así dicho efecto al haber más genes recesivos que sustituir. En el caso en que las líneas dominantes estén en minoría (p menor que q), entonces, desde un principio el efecto de sustitución de un gen ya es grande, pero el proceso de autofecundación hace que se incremente la proporción de líneas dominantes reduciendo así cada vez más los genes recesivos por sustituir.

Finalmente, veamos el problema de la estimación de la varianza genética aditiva. En la estimación mediante el diseño dialélico, la varianza genética aditiva debe referirse a una población base de la cual, supuestamente, se derivaron las líneas usadas en dicho diseño (Hallauer y Miranda, 1981). Como generalmente éste no es el caso, sino que las líneas usadas en el dialélico se escogen por varias razones, y por lo tanto, no necesariamente provienen de una misma población base, no tiene sentido estimar la varianza genética aditiva de una población inexistente, o en el mejor de los casos, de una población conceptual. Tendría más sentido usar el dialélico para la estimación de la

ACG y de la ACE de las líneas usadas en el dialélico, por ejemplo, para con base en la ACG elegir progenitores como se vio anteriormente (Hernández, 1977). Pero si nos ubicamos en el mejoramiento genético por CM, entonces sí tiene sentido la estimación de la varianza genética aditiva tanto entre CM como dentro de CM, pero en cada una de las generaciones, tal y como se ha hecho en el desarrollo genético cuantitativo de la presente investigación teórica, pues ha permitido determinar en qué situación del mejoramiento genético en una planta autógama (etapas tempranas o avanzadas) tiene más sentido hacer la selección de CM, previamente a la selección dentro de las CM superiores, y en esta situación qué método es preferible escoger entre la selección individual (SI) y la selección de familias masivas F_3 (SFMF $_3$).

BIBLIOGRAFIA

Frey, K. J. 1954. The use of F_2 lines in predicting the performance of F_3 selections in two barley crosses. *Agron. J.* 46:541-544.

Hallauer, A. R. and Miranda Fo., J.B. 1981. Quantitative Genetics in Maize Breeding. Iowa State University Press, Ames, Iowa. 468 pp.

Hanson, W. D. and C. E. Weber. 1961. Resolution of genetic variability in self pollinated species with an application to the soybean. *Genetics* 46: 1425-1434.

Hernández S., A. 1977. Selección de progenitores de trigo (*T. aestivum* L.) para rendimiento de grano y longitud de espiga en base a su aptitud combinatoria general. Tesis de MC, Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.

Márquez S., F. 1987. Comparación teórica entre los métodos de selección de pedigree y familias masivas F_3 en plantas autógamas. *Fitotecnia* 9:27-34.

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

Molina G., J. D. 1992. Varianzas de familias de HC y MH en generaciones avanzadas y su aplicación en los diseños de apareamiento. I. Progenitores homocigóticos. En revisión.

Smith, E. L., and J. W. Lambert. 1968. Evaluation of early generation testing in spring barley. *Crop Sci.* 8:490-493.