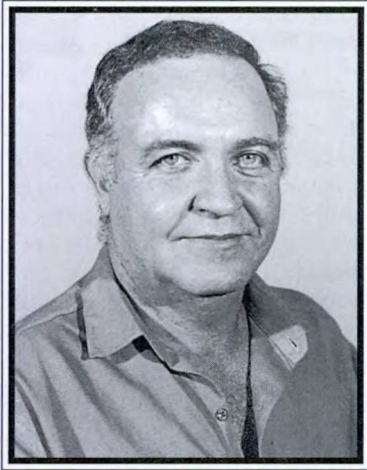


## Capítulo 2

---

# Criterios para Escoger Progenitores para un Programa de Selección Recurrente



*Lázaro José Chaves*

---

*Lázaro José Chaves*

---

Profesor Titular del Departamento  
de Agricultura, Escola de Agronomia,  
Universidade Federal de Goiás, Caixa  
Postal 131, 74001-970 Goiânia-GO,  
Brasil

## *Contenido*

Introducción

Propiedades Requeridas en la Población Base

Selección intrapoblacional

Selección interpoblacional

Promedios y Varianzas de Poblaciones Sintéticas

Predicción de promedios de sintéticos o compuestos

Predicción de promedios de cruzamientos entre sintéticos o compuestos

Divergencia genética

Consideraciones Finales

Referencias

## Introducción

El método de selección recurrente se puede definir como el proceso de seleccionar, a partir de una población base genéticamente variable, los mejores individuos o progenies, para recombinarlos posteriormente y formar así la población mejorada (Fehr, 1987; Paterniani y Miranda-Filho, 1987). El nuevo germoplasma obtenido de esa manera se utiliza como población base para un nuevo ciclo de selección, y así se sigue utilizando sucesivamente por cuantos ciclos se desee.

En el caso de la selección recurrente fenotípica o masal, los individuos se seleccionan, en general, sobre la base de características agronómicas que se pueden identificar visualmente. Las semillas cosechadas de estos individuos constituyen la población mejorada, siempre que se asegure la reproducción y el cruzamiento al azar entre ellos. En el caso de la selección recurrente basada en la evaluación de progenies, el proceso involucra tres fases:

a) obtención de las progenies (medio hermanos, hermanos completos,  $S_1$ ,  $S_2$ , etc); b) evaluación experimental de las progenies y selección de las superiores, y c) recombinación de las progenies seleccionadas. En cualquiera de los casos, lo que caracteriza la selección recurrente y la distingue de los métodos tradicionalmente utilizados en plantas autógamas es la recombinación de los mejores genotipos para formar una población mejorada que mantenga alta variabilidad genética. De esta forma, la selección recurrente se puede considerar como una filosofía o una estrategia de mejoramiento, más que un método particular.

Tal estrategia consiste en mantener poblaciones altamente variables, con el máximo de oportunidad de recombinación alélica.

Sin duda, esa estrategia está relacionada con la disminución de la vulnerabilidad genética de los cultivos.

Siendo la selección recurrente un proceso dependiente de la alogamia en la fase de recombinación, su aplicación al mejoramiento de especies autógamas depende más de la adaptación de la especie a la alogamia que, propiamente, de una adaptación del sistema a las especies autógamas. Una vez resuelto el problema de tener un mecanismo viable de cruzamientos al azar, la especie autógama se puede considerar como una alógama, con todas las nuevas posibilidades de selección de ahí resultantes. Además de eso, presenta la ventaja de que se pueden utilizar líneas puras como cultivares, lo que en general no es posible en las especies originalmente alógamas.

Al iniciar un programa de selección recurrente, se debe tener bien claro cuál es el tipo de cultivar que se va a utilizar, así como el ideotipo deseado. El establecimiento del ideotipo define, en líneas generales, el tipo de progenitores que será utilizado. En el arroz, difícilmente será posible utilizar como cultivar la propia población resultante de los ciclos de selección, debido a la variabilidad de esas poblaciones y a la dificultad de producción de semillas a nivel comercial. De esta manera, la alternativa más inmediata será el uso de líneas puras derivadas de poblaciones mejoradas. Otra posibilidad será la utilización de híbridos de líneas, vencidas las dificultades actuales en el manejo de los mecanismos para la producción de semillas comerciales  $F_1$ . Estas alternativas, línea pura o híbrido, pueden determinar el tipo de selección que se ha de practicar.

De acuerdo con lo anterior, lo más adecuado para el desarrollo de líneas puras será el uso de los métodos

intrapoblacionales de selección, mientras para los híbridos serán los métodos interpoblacionales o recíprocos. Esta definición puede influenciar sobremanera la selección de los progenitores que serán intercruzados para la formación de la(s) población(es) base para el inicio de la selección.

El éxito de un programa de selección recurrente depende de dos factores: las propiedades de la población base y la forma como se maneje el proceso de selección. Todas las características de la población base dependen, exclusivamente, de la selección de las líneas progenitoras, garantizada una eficiente recombinación de las mismas. Así, se puede afirmar que la primera etapa para el éxito del proyecto está en la escogencia apropiada de los progenitores para la formación de la(s) población(es) base.

## Propiedades Requeridas en la Población Base

### Selección intrapoblacional

Los métodos intrapoblacionales de selección se usan cuando el objetivo del programa es mejorar la población per se, ya sea para uso directo como cultivar (caso del maíz) o como fuente de líneas puras que serán utilizadas como variedades (casos del arroz, la soya, el trigo, etc.). En la utilización de este método, todo el proceso se orienta a aumentar, en la población, la frecuencia de los alelos favorables para los caracteres bajo selección. Eso aumenta, como consecuencia, la probabilidad de extracción de líneas puras superiores.

Para ilustrar esto, a continuación se presenta un ejemplo utilizando la característica rendimiento de granos de una población. Considerando como  $X_0$  el rendimiento medio de granos de la población base, al final

de cada ciclo de selección se espera un incremento en dicho rendimiento. De esta manera, el rendimiento medio de la población del primer ciclo será:

$$X_1 = X_0 + gs_1$$

donde  $gs_1$  es la ganancia de la selección en el ciclo de selección. Del mismo modo,

$$X_2 = X_1 + gs_2$$

y  $X_2 = X_0 + gs_1 + gs_2$

y así sucesivamente. De manera general, es posible decir que el promedio de la población después de  $n$  ciclos de selección será:

$$X_n = X_0 + \sum_{i=1}^n gs_i$$

Como se observa, el promedio de la población base ( $X_0$ ) es un factor importante en la determinación del resultado final (promedio de rendimiento) del proceso, ya que  $X_n$  depende directamente de ese valor. Hay que resaltar que el promedio de  $X_0$  se define totalmente en la escogencia de las líneas progenitoras y, por lo tanto, no depende del método de selección que será utilizado.

La ganancia de la selección, en un determinado ciclo, se puede definir por:

$$gs = i \frac{cov_{x,x'}}{\sigma_{F_x}}$$

En esta fórmula,  $i$  corresponde a la intensidad de selección y depende de la proporción de individuos o progenies seleccionados;  $COV_{x,x'}$  corresponde a la covarianza entre la unidad de selección y sus progenitores, medida en la población mejorada, y  $\sigma_{F_x}$  corresponde a la desviación fenotípica estándar entre las unidades de selección (Vencovsky y Barriga, 1992).

La intensidad de selección ( $i$ ) corresponde al diferencial de selección, medido en unidades de

desviación fenotípica estándar. Con la selección truncada y considerando que el carácter bajo selección posee distribución normal en la población, el valor de  $i$  se puede determinar a partir de la proporción de individuos o progenies seleccionados. Tablas con valores de  $i$  para diferentes porcentajes de selección se pueden encontrar en la literatura (Hallauer y Miranda-Filho, 1988; Vencovsky, 1987).

El componente  $COV_{x,x}$  es, en la mayoría de las situaciones, una función directa de la varianza genética aditiva de la población base y del coeficiente del parentesco entre los individuos en la unidad de selección y en la población mejorada. Cuando se utilizan progenies endogámicas en el proceso de selección, otros componentes pueden estar involucrados (Morais, 1995; Pereira, 1990; Cockerham y Weir, 1984). Asimismo, la varianza aditiva sigue siendo, en general, el componente más importante. El coeficiente de parentesco depende del tipo de la progenie utilizada para la evaluación y para la recombinación. En el caso de la selección individual o masal, ese coeficiente es igual a 0.5 para la selección en un solo sexo.

El componente  $\sigma_{F_x}^2$ , que corresponde a la raíz cuadrada de la varianza fenotípica de la unidad de selección, contiene porciones de naturaleza genética y ambiental. Cuando la selección se realiza a nivel de promedios de las progenies evaluadas en un ensayo con repeticiones, la varianza fenotípica puede ser determinada por:

$$\sigma_{F_x}^2 = \sigma_p^2 + \frac{\sigma_e^2}{r} + \frac{\sigma_d^2}{nr}$$

donde:  $\sigma_p^2$  es la varianza genética entre progenies;  $\sigma_e^2$  es la varianza ambiental entre parcelas experimentales, y  $\sigma_d^2$  es la varianza total dentro de parcelas, en un ensayo

con  $r$  repeticiones y  $n$  plantas evaluadas por parcela. Los componentes ambientales de esta varianza fenotípica se pueden reducir mediante el uso de técnicas experimentales apropiadas durante el proceso de evaluación, lo que permite mayores ganancias por selección.

Por las fórmulas presentadas, se puede afirmar que una población base ideal es aquella que posee promedios adecuados para los caracteres de importancia agronómica, y alta variabilidad genética aditiva para los caracteres que se pretenden seleccionar. Para las características que se desean conservar en la población es preferible que no haya gran variabilidad genética, ya que ésta puede ocasionar pérdidas de eficiencia en la selección de los caracteres que se está buscando.

Cuando la población mejorada se va a utilizar para la extracción de líneas puras, otro factor que se debe considerar es la depresión por endogamia de la población. Gardner y Eberhart (1966) muestran que el promedio de un carácter cuantitativo en una población en equilibrio de Hardy-Weinberg, en relación con un conjunto fijo de poblaciones, se puede definir así:

$$V_j = \mu + a_j + d_j$$

donde  $\mu$  es el promedio de las posibles líneas homocigotas del conjunto de poblaciones, y  $a_j$  y  $d_j$  son la contribución de los loci homocigotos y heterocigotos, respectivamente, para el promedio de la población  $j$ .

La depresión endogámica se puede definir como la diferencia entre los promedios de un carácter en la población en equilibrio ( $S_0$ ) y en la población con una generación de autofecundación ( $S_1$ ). Por el modelo de Gardner y Eberhart (1966), el promedio de la población  $S_1$  es determinado por:

$$V_{j(1)} = \mu + a_j + \frac{1}{2}d_j$$

La depresión endogámica corresponde, por lo tanto, a  $\frac{1}{2}a_d$ , siendo función directa de los efectos de dominancia alélica. Cuando la dominancia posee el mismo sentido en los diferentes loci, favorable al alelo que contribuye para el aumento de la expresión del carácter, el grado medio de dominancia se define por:

$$gmd = \sqrt{\frac{2\sigma_D^2}{\sigma_A^2}}$$

Esta fórmula se puede utilizar para inferir sobre la depresión endogámica. En la fórmula del grado medio de dominancia,  $\sigma_D^2$  y  $\sigma_A^2$  se refieren a las varianzas dominante y aditiva del carácter en la población, respectivamente.

Para el modelo presentado, el promedio de las posibles líneas puras extraídas de una población se expresa por:

$$V_{j(\infty)} = \mu + a_j$$

Este valor se puede estimar cuando se dispone de datos de las poblaciones  $S_0$  y  $S_1$ , así:

$$V_{j(\infty)} = 2V_{j(1)} - V_{j(0)}$$

Aunque la depresión endogámica en las especies autógamas sea pequeña, cuando se compara con las especies alógamas pueden existir diferencias importantes entre poblaciones. Así, en ausencia de mediciones directas de la depresión endogámica, se deben preferir poblaciones con bajos valores de varianza dominante, cuando el objetivo es utilizar la población mejorada para la extracción de líneas puras.

Se debe resaltar que el modelo de Gardner y Eberhart (1966) no considera los efectos epistáticos en la determinación del promedio de un carácter. Estos efectos pueden constituirse en importantes fuentes de

depresión endogámica, principalmente cuando en la población hay alelos recesivos deletéreos, los cuales interfieren en la expresión de otros genes de la planta. En poblaciones que se mantienen por mucho tiempo mediante cruzamientos, los alelos de este tipo pueden mantenerse en la población en bajas frecuencias, 'escondidos' en la condición heterocigota.

## Selección interpoblacional

Los métodos interpoblacionales o recíprocos tienen por finalidad mejorar la capacidad de combinación de una población o la heterosis entre dos poblaciones específicas. Su utilización está vinculada al uso de cultivares híbridos, sean híbridos intervarietales o de líneas puras. De los métodos interpoblacionales disponibles, el más utilizado en plantas alógamas es la selección recurrente recíproca, propuesto por Comstock et al. (1949), o una de sus modificaciones. Detalles del método se pueden encontrar en las publicaciones sobre mejoramiento de plantas (Hallauer y Miranda-Filho, 1988; Fehr, 1987; Paterniani y Miranda-Filho, 1987). En este caso, se inicia a partir de dos poblaciones pertenecientes a grupos heteróticos distintos, teniendo como objetivo el aumento del promedio del híbrido intervarietal entre ellos y no el de cada población por se.

La selección recurrente recíproca consiste, básicamente, en la obtención de familias interpoblacionales, la evaluación experimental con selección de las mejores familias y la recombinación de familias intrapoblacionales relacionadas. La ganancia de la selección, en este caso, está en la dependencia de las varianzas aditivas de las poblaciones, definidas al nivel interpoblacional (Vencovsky y Barriga, 1992; Hallauer y Miranda-Filho, 1988).

Por lo tanto, la formación de poblaciones base para programas interpopulacionales obedece a criterios distintos de aquellos utilizados para la selección intrapoblacional. Además de las propiedades generales de las poblaciones per se, son importantes la capacidad de combinación o heterosis en cruzamientos, y características vinculadas con la utilización de las mismas como progenitores masculinos o femeninos en el proceso de obtención del híbrido.

## Promedios y Varianzas de Poblaciones Sintéticas

### Predicción de promedios de sintéticos o compuestos

Una nueva población base para selección recurrente se puede obtener por el intercrucamiento de otras poblaciones variables (compuestos), por el intercrucamiento de líneas puras (sintéticos), o por la introgresión de nuevos materiales en una población existente. En el caso del arroz, los sintéticos constituyen el tipo de población preferido, por la disponibilidad de centenares de líneas puras que se pueden utilizar como progenitores.

En el proceso de escogencia de los progenitores para una población sintética, se pueden hacer algunas definiciones a priori. Por ejemplo, se debe evitar utilizar líneas no adaptadas a la región, a no ser que posean características específicas de importancia. En el arroz, una de esas características puede ser la androesterilidad genética, que no siempre está disponible en materiales adaptados. En la mayoría de los casos, es de interés clasificar las líneas según algunas características comunes. Como ejemplo se puede

citar el ciclo de la planta; progenitores con ciclos muy diferentes, además de generar una variabilidad no siempre deseable, pueden traer complicaciones en el proceso de recombinación, por falta de coincidencia en la floración, lo cual puede hacer necesario sembrar en varias épocas.

Una vez escogidas las líneas más importantes, resta definir cuántas y cuáles utilizar como progenitoras. Si se dispone de  $n$  líneas que se pueden usar como progenitoras, es posible obtener un total de  $2^n - (n + 1)$  sintéticos diferentes, formados por diferentes combinaciones de estas líneas (Vencovsky y Miranda-Filho, 1972). Así, con  $n = 10$  son posibles 1013 sintéticos diferentes, mientras que con  $n = 20$  este número se eleva a más de un millón de sintéticos. Este elevado número de poblaciones diferentes que se puede formar dificulta, por un lado, la selección de los progenitores y, por otro, crea enormes posibilidades de preparar excelentes poblaciones base, siempre que se haga una selección con criterio.

El promedio de un carácter cuantitativo en una población sintética formada por  $k$  progenitores que participan en la misma proporción, se puede obtener por:

$$MS = P + \frac{(k-1)}{k} (H - P)$$

$MS$  es el promedio previsto del sintético,  $P$  el promedio de los  $k$  progenitores y  $H$  el promedio de los  $k(k-1)/2$  híbridos simples posibles entre los progenitores (Eberhart et al., 1967). Como alternativa, la misma fórmula se puede escribir así:

$$MS = \frac{1}{k^2} \left( \sum_{j=1}^k P_j + 2 \sum_{j < j'}^k C_{jj'} \right)$$

$P_j$  representa el promedio de cada progenitor del sintético, y  $C_{jj'}$

representa el promedio del cruzamiento biparental entre los progenitores  $j$  y  $j'$ , respectivamente (Vencovsky y Barriga, 1992).

El promedio del sintético se puede prever, por lo tanto, desde que se disponga de los datos de un cruzamiento dialélico que incluya progenitores y  $F_1$ 's. A partir de una tabla dialélica que involucre  $n$  líneas, se pueden prever los  $2^n - (n+1)$  promedios de los sintéticos posibles entre ellos. Se escogen aquellos con mejores promedios para los caracteres bajo evaluación.

La diferencia ( $H - P$ ) de la fórmula de predicción corresponde a la heterosis media de los cruces que involucran las  $k$  líneas progenitoras. Como se observa, la proporción  $(k - 1)/k$  de esta heterosis media se mantiene en la población en equilibrio, y es tanto mayor cuanto más alto sea el número de poblaciones progenitoras. Esta heterosis media, aunque puede contribuir sobremanera para el promedio del sintético, posee menor importancia cuando el objetivo

es el uso de líneas puras como cultivares, como es el caso del arroz. Esto ocurre porque la dominancia alélica, principal causa de la heterosis, no se manifiesta en los materiales homocigotos. Todavía se debe resaltar que las combinaciones epistáticas también pueden contribuir para la manifestación de la heterosis (MacKey, 1976), y que aquellas del tipo aditivo por aditivo se pueden fijar en líneas puras.

En caso de que los progenitores participen en proporciones desiguales en la formación del sintético, se deben hacer ponderaciones apropiadas. Vencovsky y Barriga (1992) presentan fórmulas para la predicción, en esta situación.

La varianza entre promedios previstos de los sintéticos de un grupo del mismo tamaño  $k$  se puede calcular por fórmulas apropiadas (Miranda-Filho y Chaves, 1991; Cardoso, 1976). En la Figura 1 están las distribuciones de referencia para los promedios estimados de compuestos de maíz, con diferentes

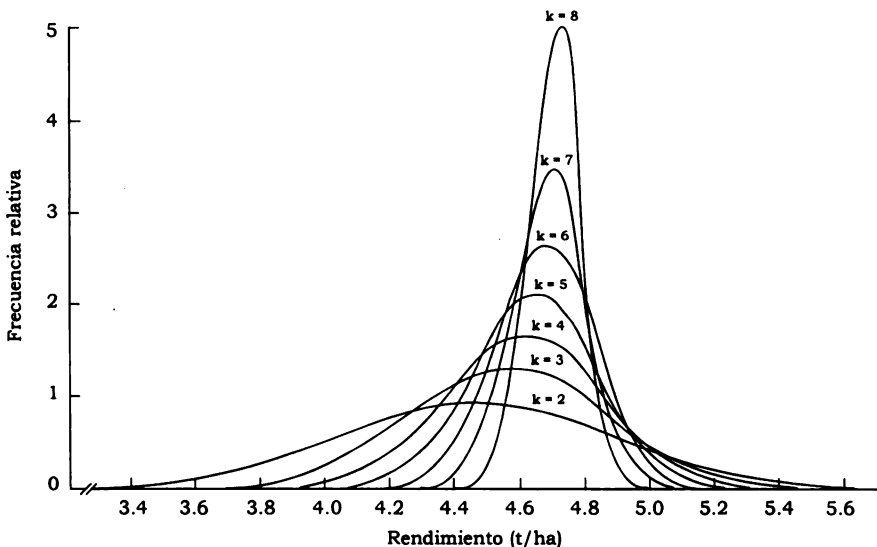


Figura 1. Distribuciones normales de referencia para grupos de compuestos de maíz de tamaño  $k = 2$  hasta  $k = 8$ .

FUENTE: Miranda-Filho y Chaves (1991).

tamaños, construidas a partir de datos de rendimiento de una tabla dialélica con nueve progenitores. Obsérvese que la varianza entre promedios de sintéticos es mayor para grupos con menor número de progenitores, lo cual incrementa la probabilidad de que en estos grupos se encuentren los mejores sintéticos, a pesar del mayor promedio general de los grupos de mayores tamaños.

La formación de poblaciones base (compuestas o sintéticas) con gran número de progenitores puede, por lo tanto, comprometer el promedio de estas poblaciones; dicha formación se debe restringir a proyectos a más largo plazo, en los cuales la amplia base genética de la población es importante. Para proyectos a corto plazo, las poblaciones con menor número de progenitores permiten mejorar el uso del desempeño inicial de la población. Se destaca que las dos estrategias no son mutuamente excluyentes sino que, por el contrario, se complementan en un programa amplio de selección recurrente.

Otra alternativa para la predicción de los promedios, sin necesidad de cruzamientos dialélicos, es el uso de cruzamientos en esquema 'top-cross', en el que cada línea se cruza con una mezcla de las demás como probador (Chaves y Miranda-Filho, 1993). De esta forma se evalúan en el campo  $2n$  tratamientos, correspondientes a las líneas progenitoras y sus 'top-cross' en lugar de los  $n(n + 1)/2$  tratamientos, en el caso de un esquema dialélico con padres y  $F_1$ 's. Por esta metodología, el promedio previsto de cada sintético de tamaño  $k$  es determinado por:

$$MS = \frac{1}{k(n-2)} \left[ \frac{n-2k}{k} \sum_{j=1}^k P_j + \frac{2n(k-1)}{k} \sum_{j=1}^k T_j + \frac{n(k-1)}{n-1} (\bar{P} - n\bar{T}) \right]$$

en donde:

$$\bar{P} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n P_j \quad \text{y} \quad \bar{T} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n T_j$$

$P_j$  y  $T_j$  se refieren, respectivamente, a los promedios de los progenitores y de los 'top-cross'.

La economía de esfuerzo experimental, en este esquema, es tanto mayor cuanto más alto sea el valor de  $n$ . Con  $n = 20$ , por ejemplo, se evalúan en el campo 40 tratamientos, mientras que en el esquema dialélico sería necesaria la evaluación de 105 tratamientos. Esta reducción es posible a expensas de la pérdida de información sobre la contribución de la heterosis específica para el promedio del sintético. Sin embargo, esta contribución tiende a ser baja, conforme a lo demostrado por los autores.

Otra manera de garantizar un buen promedio para la población sintética sería la selección de los progenitores con base en componentes de la heterosis o en la capacidad general de combinación, como lo demostraron Miranda-Filho y Chaves (1991). Tales parámetros se pueden conocer mediante el análisis de datos obtenidos de cruces dialélicos por las metodologías de Gardner y Eberhart (1966) y Griffing (1956). Cuando los progenitores se incluyen en el estudio, se debe preferir la última metodología por ser más informativa.

Para el análisis de una tabla dialélica que contenga progenitores y  $F_1$ 's, por la metodología de Gardner y Eberhart (1966), se utiliza este modelo:

$$Y_{ij} = \mu + \frac{1}{2} (v_j + v_j') + \theta(\bar{h} + h_j + h_j' + s_{ij}) + \bar{\epsilon}_{ij}$$



donde:

- $Y_{ij}$  = promedio del progenitor  $j$  ( $j=j'$ ) o del cruzamiento entre los progenitores  $j$  y  $j'$  ( $jj'$ );
- $\mu$  = promedio de los  $n$  progenitores;
- $v_j$  y  $v_{j'}$  = efecto de los progenitores  $j$  y  $j'$ , respectivamente;
- $h$  = heterosis media de todos los cruces;
- $h_j$  y  $h_{j'}$  = contribución general de los progenitores  $j$  y  $j'$ , respectivamente, para la heterosis;
- $s_{jj'}$  = heterosis específica del cruzamiento  $jj'$ ;
- $\theta$  = valor 0 para los progenitores ( $j=j'$ ) y  $\theta =$  valor 1 para cruces ( $jj'$ );
- $\epsilon_{ij}$  = error experimental medio.

El análisis de varianza, hecho según el esquema del Cuadro 1, posibilita conocer la contribución de los efectos del modelo sobre la variación de los datos e inferir sobre los efectos génicos predominantes. Las sumas de cuadrados de las diversas fuentes de variación, así como las estimaciones de los efectos del modelo se pueden obtener por fórmulas apropiadas (Cruz y Regazzi, 1994; Vencovsky y Barriga, 1992; Gardner, 1967).

Cuadro 1. Modelo de análisis de varianza de la tabla dialélica con progenitores y  $F_1$ 's, utilizando el modelo de Gardner y Eberhart (1966).

Fuente de variación	Grados de libertad
Tratamiento	$[n(n + 1)/2] - 1$
Progenitores	$n - 1$
Heterosis	$n(n - 1)/2$
Heterosis media	1
Heterosis de los progenitores	$n - 1$
Heterosis específica	$n(n - 3)/3$
Residuo medio	$f^a$

a. Obtenido del análisis de varianza del experimento.

Cuando no se dispone de estudios a partir de cruces dialélicos, la selección de los progenitores con base en sus propios atributos representa la mejor opción para garantizar un sintético con promedio adecuado, principalmente cuando el grado de heterosis entre las poblaciones es bajo. La frecuencia inicial de un alelo favorable en una población sintética corresponde a la proporción de progenitores portadores de este alelo. Esto refuerza la recomendación de evitar el uso de progenitores no adaptados, como se destacó anteriormente.

### Predicción de promedios de cruzamientos entre sintéticos o compuestos

En el caso de la formación de un par de sintéticos para la posterior selección recurrente recíproca, el promedio de cada población per se tiene menos importancia. En este caso, todo el enfoque debe buscar que las poblaciones posean alta heterosis cuando se crucen, y presenten valores elevados de las varianzas aditivas interpoblacionales o recíprocas. Además, debe ser prioritario el uso de patrones heteróticos definidos, al igual que las características facilitadoras de la fecundación cruzada y la producción de semillas.

Vencovsky y Barriga (1992) presentan las fórmulas para la predicción del promedio de un híbrido proveniente de un cruzamiento entre dos sintéticos o compuestos, utilizando los promedios de los híbridos biparentales entre los progenitores de las poblaciones en cuestión. Considerando un híbrido entre dos sintéticos A y B, formados a partir de  $k_1$  y  $k_2$  progenitores respectivamente, en la misma proporción, el promedio previsto del cruzamiento será:

$$H_{(A \times B)} = \frac{1}{k_1 \cdot k_2} (\sum_{ij} C_{ij})$$

En la fórmula,  $C_y$  corresponde a cada uno de los cruzamientos biparentales posibles entre los progenitores de los dos sintéticos. Obsérvese que los promedios de las poblaciones parentales per se no influyen en el promedio del híbrido entre sintéticos y no son indispensables en el proceso de estimación. Cuando se definen a priori grupos heteróticos para las líneas parentales, solamente es necesario que se disponga de los híbridos entre grupos para la predicción del promedio de los cruzamientos entre sintéticos contrastantes. De forma similar a la selección de sintéticos basada en el promedio previsto de los mismos, cuando el objetivo es practicar la selección interpoblacional o recíproca, se puede, a partir de los promedios de los posibles híbridos entre sintéticos, seleccionar aquellos con mayor potencial para producir buenos híbridos. Miranda-Filho y Geraldi (1984) presentan la metodología del análisis de dialélicos intergrupos a partir de la adaptación del modelo de Gardner y Eberhart (1966).

### Divergencia genética

La variabilidad genética de una población sintética es función directa del número de líneas progenitoras y de la divergencia genética entre ellas. Esta variabilidad aparece por la formación de heterocigotos y la posterior segregación alélica durante el proceso de síntesis de la población. Así, la variabilidad es tanto más amplia cuanto mayor sea la diferencia de frecuencias alélicas, en cada locus, en los progenitores. Cuando éstos son líneas puras, los alelos están fijados (frecuencias 0 ó 1 en cada locus) y, por lo tanto, se deben buscar progenitores divergentes en cuanto a los alelos que cargan en los loci que determinan los caracteres que se buscan.

El aumento de la variabilidad con el incremento del número de progenitores no ocurre de forma lineal, de modo que por encima de ciertos límites, poco se gana en variabilidad. Esto porque, aun en la presencia de alelos múltiples, el uso de un gran número de progenitores aumenta la probabilidad de que algunos de ellos carguen alelos idénticos en sus loci. Por otro lado, el uso de pocas líneas progenitoras puede disminuir las posibilidades de combinaciones alélicas en la población. La elección del número de progenitores debe, por lo tanto, satisfacer la necesidad de crear alta variabilidad genética, sin comprometer el promedio de la población base. Este balance depende del plazo establecido para el programa, conforme a lo destacado anteriormente. Todavía se debe resaltar que cuanto más alto es el número de progenitores, mayor es el número de generaciones de recombinación necesarias para permitir la combinación de genes provenientes de todos los progenitores en una misma planta (Fehr, 1987).

Varias son las formas conocidas para medir la divergencia genética entre poblaciones. Cuando se dispone de resultados obtenidos de cruzamientos dialélicos, los estudios de los componentes de heterosis o de la capacidad de combinación aportan informaciones importantes en cuanto a la divergencia de los progenitores usados en el estudio. Esto ocurre porque la heterosis se constituye en la manifestación de la heterocigosis a nivel fenotípico, y es, por lo tanto, una medida de esta heterocigosis. Por el modelo de Gardner y Eberhart (1966), comentado anteriormente, el parámetro heterosis de variedades ( $h_j$ ) aporta una medida de la divergencia de cada progenitor en relación con el promedio de los demás. El parámetro heterosis específica ( $s_{jy}$ ) mide la divergencia entre los progenitores  $j$  y  $j'$ , específicamente.

La selección de progenitores por el promedio previsto de los sintéticos posibles contempla indirectamente aquellos más divergentes genéticamente, toda vez que la heterosis media de los cruzamientos está contenida en la fórmula de predicción. Esto, una vez más, viene a resaltar la importancia de los cruzamientos dialélicos (o en 'top-cross') como herramientas muy útiles en estudios relacionados con la selección de progenitores para cruzamientos, en general, y para la formación de poblaciones base para selección recurrente, en particular.

Cuando no se dispone de datos originados en cruzamientos dialélicos, la divergencia genética entre las líneas parentales se puede medir usando marcadores moleculares, bioquímicos, morfológicos o agronómicos. Cuando se dispone de datos de este tipo, la divergencia genética se puede estimar a partir de medidas de similitud (o disimilitud) entre progenitores.

En la mayoría de las situaciones prácticas, se conocen datos cuantitativos de uno o más caracteres de las líneas progenitoras, obtenidos de experimentos de campo o, simplemente, de observaciones colectadas sin un esquema experimental específico. Las medidas de disimilitud más empleadas, en esta situación, son la Distancia Euclidiana Media y la Distancia Generalizada de Mahalanobis. Para el empleo de esta última, es necesario que los datos sean originarios de experimentos con repeticiones. Cruz y Regazzi (1994) muestran detalles sobre el cálculo de estas estadísticas, con ejemplos numéricos, además de otras metodologías de determinación de la divergencia genética entre poblaciones.

La divergencia genética entre las líneas progenitoras se puede inferir indirectamente por el origen de las mismas. Progenitores con origen

distinto en cuanto al germoplasma básico, probablemente presentarán mayor divergencia genética entre sí que aquellos con origen común.

Además de propiciar promedios adecuados y alta variabilidad genética en la población sintética, para cada carácter en particular, la selección de progenitores debe contemplar la complementariedad de diferentes caracteres de importancia agronómica. De esta forma se podrían seleccionar determinados progenitores por poseer características particularmente importantes, como resistencia a enfermedades, porte, ciclo, etc.

## **Consideraciones Finales**

En resumen, los criterios generales para la selección de progenitores en la formación de una población base para la selección recurrente intrapoblacional pueden ser:

1. Determinación precisa del tipo de cultivar que se va a utilizar y del ideotipo deseado, lo cual exige un profundo conocimiento de la especie en cuestión y de las condiciones ambientales, tecnológicas y socioeconómicas de la región a que se destina el cultivar.
2. Selección de progenitores cuya adaptación a la región sea la más alta, en cuanto sea posible, y que tengan atributos favorables para los caracteres más importantes.
3. Selección de progenitores con alta divergencia genética para los caracteres que se pretende seleccionar en la población sintética, y con baja divergencia genética para los caracteres que se desean conservar en la población.
4. Selección de progenitores que se complementen en características importantes para la formación del ideotipo establecido.

Para la selección recurrente interpoblacional o recíproca, además de considerar las características de cada población en particular, se debe dar prioridad a la divergencia genética entre las poblaciones base formadas, para garantizar un buen desempeño del híbrido interpoblacional entre ellas y, consecuentemente, entre las líneas extraídas de estas poblaciones.

## Referencias

- Cardoso, A. A. 1976. Variação entre compostos e sua utilização no melhoramento do milho. Tesis, Doct. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz/Universidade de São Paulo (ESALQ/USP), Piracicaba, Brasil. 48 p.
- Cockerham, C. C. y Weir, B. S. 1984. Covariances of relatives stemming from a population undergoing mixed self and random mating. *Biometrics* 40:157-164.
- Comstock, R. E.; Robinson, H. F.; y Harvey, P. H. 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron. J.* 41:360-367.
- Cruz, C. D. y Regazzi, A. J. 1994. Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. Universidade Federal de Viçosa (UFV), Imprensa Universitária, Viçosa, Brasil. 390 p.
- Chaves, L. J. y Miranda-Filho, J. B. 1993. Predicting variety composite means without diallel crossing. En: 17th International Congress of Genetics, Birmingham, Inglaterra. p. 227.
- Eberhart, S. A.; Harrison, M. N.; y Ogada, F. 1967. A comprehensive breeding system. *Der Zucht* 37:169-174.
- Fehr, W. R. 1987. Principles of cultivar development. Vol. 1. Macmillan Publishing, Nueva York. 536 p.
- Gardner, C. O. 1967. Simplified methods for estimating constants and computing sums of squares for a diallel cross analysis. *Fitotec. Latinoam.* 4:1-12.
- \_\_\_\_\_ y Eberhart, S. A. 1966. Analysis and interpretation of the cross diallel and related populations. *Biometrics* 22:439-452.
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Austr. J. Biol. Sci.* 9:463-493.
- Hallauer, A. R. y Miranda-Filho, J. B. 1988. Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State Univ. Press, Ames, E.U. 468 p.
- MacKey, J. 1976. Genetic and evolutionary principles of heterosis. En: Janossy, A. y Lupton, F. G. H. Heterosis in plant breeding. Eucarpia, Wageningen, Holanda.
- Miranda-Filho, J. B. y Geraldi, I. O. 1984. An adapted model for the analysis of partial diallel crosses. *Rev. Bras. Genet.* 7(4):677-688.
- \_\_\_\_\_ y Chaves, L. J. 1991. Procedures for selecting composites based on prediction methods. *Theor. Appl. Genet.* 81:265-271.
- Morais, O. P. 1995. Tamanho efetivo populacional. En: I Taller Internacional sobre Seleção Recorrente em Arroz. Centro Nacional de Pesquisa em Arroz e Feijão/ Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária y Centro Internacional de Agricultura Tropical (CNPAP/ EMBRAPA y CIAT-CIRAD/CA-INGER), Goiânia, Brasil. p. 31-58.
- Paterniani, E. y Miranda-Filho, J. B. 1987. Melhoramento de populações. En: Paterniani, E. y Viegas, G. P. (eds.). Melhoramento e produção de milho. Fundação Cargill, Campinas, Brasil. p. 217-274.
- Pereira, M. B. 1990. Comparação de métodos de seleção em populações parcialmente autógamas. Tesis, Doct. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz/Universidade de São Paulo (ESALQ/USP), Piracicaba, Brasil. 146 p.
- Vencovsky, R. 1987. Herança quantitativa. En: Paterniani, E. y Viegas, G. P. (eds.). Melhoramento e produção de milho. Fundação Cargill, Campinas, Brasil. p. 137-214.
- \_\_\_\_\_ y Miranda-Filho, J. B. 1972. Determinação do número de possíveis compostos e pares de compostos. *Rel. Cient. Inst. Genet.* 6:120-123.
- \_\_\_\_\_ y Barriga, P. 1992. Genética biométrica no fitomelhoramento. Ribeirão Preto, Brasil. 496 p.