ISBN 958-9439-56-X

SELECCION RECURRENTE EN ARROZ

Editor: Elcio P. Guimarães

Embrapa

FUNDACIÓN POLAR

CIRAD

Centre
de coopération
internationale
en recherche
agronomique
pour le
développement

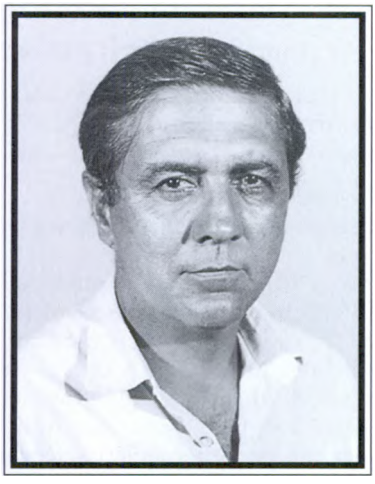
**Département
des cultures
annuelles
CIRAD-CA**

CIAT
Centro Internacional de Agricultura Tropical
International Center for Tropical Agriculture

Digitized by Google

Capítulo 3

Tamaño Efectivo de la Población



Orlando P. de Morais

Orlando P. de Morais

Investigador del Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAF) de la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Caixa Postal 179, 74001-970 Goiânia, Goiás, Brasil

Contenido

Introducción

Muestreo y Frecuencia Génica

Nivel de Endogamia como Función del Tamaño de la Población

Estimación del Tamaño Efectivo

Tamaños Efectivos Adecuados

Patrones de Tamaños Efectivos para Comparar Métodos de Mejoramiento

Selección del Número de Plantas por Familia y Tamaño Efectivo

Referencias

Digitized by Google

Introducción

La selección recurrente es un proceso dinámico y continuo de incremento en las frecuencias de los genes favorables de una población bajo mejoramiento. El límite teórico está representado por la fijación de los alelos favorables, lo cual difícilmente se obtiene en la práctica (Paterniani y Miranda Filho, 1987). En este método de selección se utiliza una muestra identificada como de mayor valor genético que la media de la respectiva población, en relación con los objetivos buscados, para reproducir y formar la población mejorada, base para el nuevo ciclo.

La escogencia de los reproductores de la nueva población (mejorada) es la fase más crítica de todo el proceso. En esta etapa, el fitomejorador no solamente debe seleccionar los mejores individuos, teniendo en cuenta los objetivos del programa, sino que también debe evitar la pérdida de genes que contribuyen positivamente para un mejor comportamiento general de la población.

Para la selección de una determinada característica, monogénica u oligogénica, se debe utilizar una muestra de población cuyo tamaño efectivo no sólo sea lo suficientemente grande para garantizar el progreso en la dirección que se desea, sino también para asegurar la presencia de alelos favorables para todas las demás características de interés. Tales alelos deben estar en sus frecuencias originales o próximos a ellas.

El proceso de muestreo siempre ocasiona una cierta oscilación de la frecuencia génica, y el fitomejorador puede hasta perder alelos favorables o también fijarlos, en su ansiedad por aumentar sus frecuencias. Se dice que un alelo está fijado cuando sus otras formas alelomórficas han sido eliminadas de la población y, por lo tanto, cuando su frecuencia es igual a la unidad (p = 1.0).

La probabilidad de fijación de un alelo favorable sin dominancia, representada por U(p), se puede estimar desde que se conozca su coeficiente selectivo (s) y su frecuencia (p_o) en la población, mediante la fórmula original de Crow y Kimura (1970):

$$U(p) = (1 - e^{-N_e s p_o}) / (1 - e^{-N_e s})$$

En esta fórmula, ***e*** es la base de los logaritmos neperianos (***e*** = 2.7183) y N_e es el tamaño efectivo de la población.

El Cuadro 1 presenta la probabilidad de fijación para un alelo favorable, con esas características y con **s** = 0.3, en cuatro poblaciones de diferentes tamaños efectivos (10, 30, 50 y 70) y con tres frecuencias génicas iniciales (0.50, 0.10 y 0.01). Se observa que la probabilidad de fijación del alelo es altamente dependiente del tamaño de la población seleccionada y de su frecuencia inicial. Por ejemplo, para p_o = 0.50 (o sea, 50%) y tamaño efectivo igual a 50, que es lo que normalmente se utiliza en programas de mejoramiento, la probabilidad de pérdida del alelo es inferior a un 0.1%. En cambio, si p_o = 0.01 (o sea, 1%), la utilización de N_e = 50 asegura solamente un 13.93% de oportunidad de fijación del alelo, lo cual significa una probabilidad de pérdida mucho mayor (86.1%).

Cuadro 1. Probabilidad de fijación de un alelo favorable con coeficiente selectivo s = 0.3, en función de tres frecuencias iniciales (p_o) y cuatro tamaños efectivos de población (N_e).

Tamaño efectivo	Probabilidad (%) según frecuencia inicial:		
(N_e)	p_o = 0.50	p_o = 0.10	p_o = 0.01
10	81.76	27.28	3.11
30	98.90	59.36	8.61
50	99.94	77.69	13.93
70	99.99	87.75	18.94

Digitized by Google

Para $\mathbf{p}_o$ = 0.01 sería necesario utilizar un $\mathbf{N}_e$ = 1000 para garantizar alrededor de un 95% de probabilidad de fijación. Sin embargo, si $\mathbf{p}_o$ = 0.10, un valor de $\mathbf{N}_e$ = 100 garantizaría igual oportunidad de retención del alelo en la población bajo mejoramiento.

Vencovsky (1987) menciona que el tamaño de la muestra seleccionada depende de la estrategia del fitomejorador. El valor de $\mathbf{N}_e$ se debe mantener elevado si el objetivo del programa de selección recurrente es a largo plazo. De esta manera, además de seleccionar, se busca evitar la pérdida aleatoria de alelos favorables.

El tamaño efectivo ($\mathbf{N}_e$) no siempre corresponde al número físico de plantas o progenies seleccionadas para reproducir la generación siguiente. Según muestran Fehr (1987) y Hallauer y Miranda Filho (1981), $\mathbf{N}_e$ es una medida relativa, dependiente del nivel de endogamia de los progenitores que se intercruzan y del número de gametos con que cada sexo contribuye para la próxima generación. Una de las más importantes características de cualquier fitomejorador involucrado en proyectos de selección recurrente debe ser su capacidad para estimar el tamaño efectivo de cada población bajo selección.

En este capítulo se buscará presentar procedimientos sencillos y directos de estimación del tamaño efectivo de la población, para cualquier categoría de unidad de recombinación. Pero antes de eso, se discutirán algunos aspectos relacionados con: 1) efectos del muestreo sobre la variación de la frecuencia génica y su relación con el tamaño de la muestra; 2) nivel de endogamia como función del tamaño de la población; y 3) estimación del tamaño efectivo, mediante el conocimiento del incremento en la endogamia de la población que resulta del número de unidades de evaluación seleccionadas y utilizadas para reproducir la próxima generación.

Muestreo y Frecuencia Génica

Cada vez que se muestrea una población, sacando una subpoblación, difícilmente la frecuencia génica de la muestra coincide con la de la población original. Cuanto menor sea el tamaño de la muestra, mayor será la probabilidad de observar diferencias mayores entre las frecuencias génicas de la muestra y de la población original, aunque lo esperado es que estas dos frecuencias coincidan.

Para entender mejor este proceso dispersivo, supongamos que se retiren varias muestras de tamaño finito $\mathbf{N}$ de una población de tamaño infinito $\mathbf{N}_o$, con frecuencia génica $\mathbf{p}_o$, para un alelo A. Supongamos aún que esta población es estable, está en equilibrio de Hardy-Weinberg, y no está sometida a selección, mutación ni migración. Cuando se considera una muestra cualquiera, la frecuencia del alelo A puede variar de 1.0 a 0 (ambas muy poco probables) pasando por el valor esperado $\mathbf{p}_o$ (más probable).

Considerando las dos formas alélicas A y a, las frecuencias génicas (p_1) de las muestras, cada una con 2N alelos, siguen la distribución binomial. Por ello, la frecuencia de A o de a es $[p_o(A) + q_o(a)]^{2N}$, que tiene la media $\mathbf{p}_o$ y la varianza $\mathbf{p}_o\mathbf{q}_o$ (1/2N), como es bien conocido. O sea:

$$E(p_1) = p_o \quad y \quad \sigma^2_{p_1} = p_o\, q_o(1/2N).$$

Si $\Delta p = p_1 - p_o$ se tendrá:

$$\sigma^2_{\Delta p} = \sigma^2_{p_1} + \sigma^2_{p_o} - 2\sigma_{p_1 p_o}$$

Digitized by Google

Siendo $\mathbf{p}_o$ una constante (parámetro poblacional), resulta

$$\sigma^2_{p_o} = 0 \quad y \quad \sigma_{p_1 p_o} = 0$$

Consecuentemente:

$$\sigma^2_{\Delta p} = \sigma^2_{p_1} = p_o q_o (1/2N) \qquad (1)$$

Por eso, Falconer (1987) afirma que la varianza de Δp representa la magnitud del cambio en la frecuencia génica resultante del proceso dispersivo y expresa la varianza de la frecuencia génica que sería encontrada entre las varias muestras. Su efecto es una dispersión de las frecuencias génicas entre las muestras.

La Ecuación 1 muestra que la dispersión esperada entre las frecuencias génicas de las varias muestras depende de la frecuencia génica inicial de la población ($\mathbf{p}_o$ y $\mathbf{q}_o$) y del tamaño de la muestra (**N**). Para un determinado tamaño de muestra, la dispersión es mayor para genes con frecuencias intermedias (valor máximo de $\mathbf{p}_o\mathbf{q}_o$).

La Figura 1 presenta la dispersión esperada de las frecuencias génicas para tres tamaños de muestra (5, 10 y 50), considerando $\mathbf{p}_o = 0.5$. Se observa que las probabilidades de obtener muestras con $p < 0.35$, por ejemplo, deben colocarse alrededor de 16%, 3% y 0.5%, respectivamente. Sin embargo, la probabilidad de fijación de alelos, en el primer ciclo de muestreo, es prácticamente nula para los tres casos estudiados. Para $\mathbf{N} = 5$ y $\mathbf{p}_o = 0.5$, la probabilidad de fijación de cualquiera de los alelos es:

$$C^0_{10} p_o^0 q_o^{10} = C^{10}_{10} p_o^{10} q_o^0 = (0.5)^{10} = 9.76 \times 10^{-4}$$

Para valores extremos de $\mathbf{p}_o$, la situación se altera completamente, son altas las probabilidades de pérdida y de fijación de alelos (Cuadro 2).

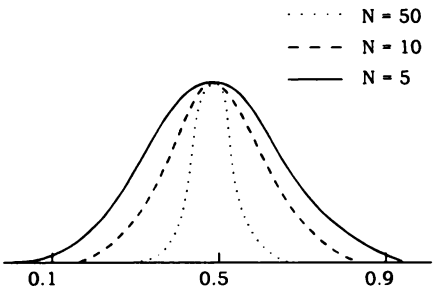


Figura 1. Dispersión de las frecuencias génicas para tres tamaños de muestras en una población con $p_o = 0.5$.

Para alelos de frecuencia muy baja, la probabilidad de pérdida es alta, aún con los tamaños efectivos de población que normalmente se recomiendan en los programas de selección. Cuando $\mathbf{p}_o$ es del orden de 0.01, se deben utilizar tamaños de muestra superiores a 230 individuos, para que la probabilidad de perder el alelo sea inferior a 1%, puesto que:

$$C^0_{2N} p_o^0 q_o^{2N} = (1 - 0.01)^{2N} = 0.01$$

Empleando logaritmos, se tiene que:

$$N = \log 0.01 \,/\, 2 \log 0.99$$

$$N = 229.11$$

O sea, alrededor de 230 individuos.

Cuadro 2. Probabilidad de pérdida del alelo favorable ($p_1 = 0$) o de fijación del alelo desfavorable ($q_1 = 1$), considerando tres tamaños de muestra y tres frecuencias génicas iniciales.

Tamaño de muestra	Probabilidad según frecuencia génica inicial:		
(N_e)	$p_o = 0.50$	$p_o = 0.10$	$p_o = 0.01$
50	7.89×10^{-31}	2.66×10^{-3}	0.366
10	9.54×10^{-7}	0.122	0.818
5	9.76×10^{-4}	0.349	0.904

Digitized by Google

Nivel de Endogamia como Función del Tamaño de la Población

En la sección anterior se observó que cuanto menor sea el tamaño de una muestra de la población, mayor es la probabilidad de que su frecuencia génica presente diferencias mayores en relación con la frecuencia observada en la población original. A medida que las muestras disminuyen de tamaño, se incrementan las diferencias entre ellas. Si las muestras se mantienen siempre en tamaños pequeños, dejando que el cruzamiento ocurra solamente dentro de ellas, se observa que las disimilitudes entre los individuos dentro de los grupos o muestras se reducen en cuanto se amplía la variación genética intergrupos.

En una población de individuos bisexuales, todo individuo tiene 2^t ancestros, considerando **t** generaciones transcurridas (dos padres, cuatro abuelos, ocho bisabuelos, etc.). Cualquier par de individuos debe, por lo tanto, estar relacionado con uno o más ancestros comunes en un pasado más o menos distante y, cuanto menor haya sido el tamaño de la población en generaciones anteriores, menos distantes estarán esos ancestros comunes. Por lo tanto, cuanto menor sea el tamaño de la población, mayor será el grado de parentesco medio observado dentro de ella y mayor será el cruzamiento entre individuos relacionados por ascendencia, o sea, que mayor será la endogamia (Falconer, 1987).

Se conoce como coeficiente de endogamia de un individuo la probabilidad de que dos alelos, tomados al azar de cualquiera de sus loci génicos, sean idénticos por ascendencia. Si se considera una población de un cruzamiento al azar (incluyendo la autofecundación), el coeficiente de endogamia de un individuo corresponde al grado de parentesco medio de la población de donde se originó; en otras palabras, corresponde a la probabilidad de que dos gametos tomados al azar de la población paterna tuvieran alelos idénticos por ascendencia. Como se observa arriba, ese coeficiente de parentesco medio es función del tamaño de la población.

Para relacionar el coeficiente de endogamia con el tamaño de la población y, en consecuencia, con el proceso de dispersión de la frecuencia génica, se necesita definir una población ideal considerada como base o de referencia. Esta debe ser una gran población diploide, de cruzamiento al azar, no endogámica, y sin que esté sometida a procesos que alteren la frecuencia génica (mutación, migración, selección y oscilación genética). Se considera, ahora, que gametos originarios de una muestra aleatoria de **N** individuos de la población base se unan para formar una nueva población de tamaño finito. Esa muestra de gametos paternos tiene, para cada locus, **2N** diferentes categorías de alelos que no son idénticos por ascendencia, pues por definición la población ideal tiene coeficiente de parentesco medio igual a cero. Se observa que el número de gametos en consideración es un múltiplo de **2N**, toda vez que cada individuo puede producir un sinnúmero de gametos.

A partir de estos supuestos se puede estimar el coeficiente de endogamia de la población resultante. Cada gameto tiene una probabilidad de $1/2N$ de unirse con otros del mismo tipo, y de $1 - (1/2N)$ de unirse con otros gametos de origen distinto. En el primer caso, el coeficiente de endogamia sería igual a la unidad, y en el segundo no ocurriría endogamia. Luego, el coeficiente medio de

Digitized by Google

endogamia de la población resultante será:

$$F_1 = (1/2N) \times 1 + [1 - (1/2N)] \times 0$$

$$F_1 = 1/2N \qquad (2)$$

Comparando las Ecuaciones 1 y 2, se observa que la varianza de la frecuencia alélica entre las muestras de una población es proporcional al coeficiente de endogamia que se observa dentro de cada subpoblación resultante de los muestreos. Por lo tanto:

$$\sigma_p^2 = p_o q_o F \qquad (3)$$

Así, cuanto menor sea la muestra, mayor es la oportunidad de cruzamiento entre parientes dentro de la subpoblación derivada, mayor el coeficiente de endogamia generado y, en consecuencia, mayor la dispersión génica entre las subpoblaciones, lo que aumenta la probabilidad de pérdida de alelos favorables por derivación u oscilación genética. Esa probabilidad de pérdida de alelos favorables aumenta progresivamente con los sucesivos muestreos de la población.

Supongamos que siempre se utilice el mismo número de progenitores para generar la población siguiente. Para estimar el coeficiente de endogamia de la segunda generación (F_2), con la probabilidad F_1 se considera que los gametos de la población P_1 (primera generación) son idénticos por ascendencia y generan descendientes con $F_2 = 1$; con probabilidad $1 - F_1$, los gametos son independientes, y dan como resultado una $F_2 = 1/2N$, como se observó anteriormente. Por consiguiente,

$$F_2 = F_1 \times 1 + (1 - F_1)\frac{1}{2N}$$

La reorganización de esta expresión produce:

$$F_2 = \frac{1}{2N} + (1 - \frac{1}{2N})F_1 \qquad (4)$$

$$F_2 = \frac{1}{2N} + (1 - \frac{1}{2N})\frac{1}{2N} \qquad (5)$$

Por analogía con la Ecuación 4, para la generación 3 se tiene:

$$F_3 = \frac{1}{2N} + (1 - \frac{1}{2N})F_2$$

Recurriendo a la Ecuación 4, esta generación se puede expresar así:

$$F_3 = \frac{1}{2N} + (1 - \frac{1}{2N})[\frac{1}{2N} + (1 - \frac{1}{2N})\frac{1}{2N}]$$

O sea:

$$F_3 = \frac{1}{2N} + (1 - \frac{1}{2N})\frac{1}{2N} + (1 - \frac{1}{2N})^2\frac{1}{2N}$$

Para una generación **t** cualquiera, se podría llegar a la siguiente expresión:

$$F_t = \frac{1}{2N}[1 + (1 - \frac{1}{2N}) + (1 - \frac{1}{2N})^2 + + (1 - \frac{1}{2N})^3 + \ldots + (1 - \frac{1}{2N})^{t-1}] \qquad (6)$$

En la Ecuación 6, lo que se encuentra entre corchetes corresponde a la suma de los términos de una progresión geométrica, en donde:

$A_1 = 1$ [primer término]
$q = 1 - (1/2N)$ [razón]
$n = t$ [número de términos]

Recurriendo a la expresión de la suma de los términos de una progresión geométrica (limitada),

$$S = a_1(q^n - 1) / (q - 1)$$

se tiene:

$$F_t = \frac{1}{2N}\{1[(1 - \frac{1}{2N})^t - 1] / [(1 - \frac{1}{2N}) - 1]\}$$

Digitized by Google

O sea:

$$F_t = 1-(1-\frac{1}{2N})^t \qquad (7)$$

Con la Ecuación 7 se puede estimar directamente el coeficiente de endogamia en cualquier generación, cuando se mantiene **N** constante. Para **N** = 50, se tiene en la décima generación:

$$F_{10} = 1-(1-\frac{1}{2x50})^{10} = 0.0956$$

Para un alelo con frecuencia p de un 10% en la población original, se tiene:

$$\sigma^2_{p_{10}} = p_o q_o F_{10} = (0.10)x(0.90)x(0.9056)$$

$$\sigma^2_{p_{10}} = 8.604x10^{-3}$$

$$DP\,(p_{10}) = 0.0927$$

Como se observa, el desvío patrón (DP) de $\mathbf{p_{10}}$ tiene una magnitud semejante a la de $\mathbf{p_o}$. Como el intervalo de la media más —o menos— una desviación estándar contiene alrededor de un 68.2% de las observaciones, se concluye que la probabilidad de perder el alelo en cuestión hasta la décima generación está alrededor de un 16%, puesto que:

$$\frac{1}{2}(100-68.2) = 15.9$$

La Ecuación 3, $\sigma^2_p = p_o q_o F$, se debe considerar siempre en las actividades de mejoramiento poblacional. El mejorador necesita buscar individuos de mejor valor genético, pero que estén poco relacionados genéticamente entre sí, para no restringir su base genética. La diversidad entre las unidades de recombinación debe constituir una preocupación constante del mejorador en los sucesivos ciclos de selección. Si se seleccionan individuos emparentados, se aumenta la endogamia de la población mejorada ampliando las oportunidades de pérdida de alelos favorables, y restringiendo la variabilidad genética de la población en uso.

Loci ocupados por alelos idénticos por ascendencia no son efectivos como fuente de nueva variabilidad durante el proceso de recombinación génica ('crossing-over'); esa menor variabilidad reduce las ganancias debidas a la selección. El desafío de quien desarrolla la selección recurrente es aumentar, en el transcurrir del proceso selectivo, la frecuencia de loci ocupados por alelos favorables pero independientes, o sea, que tales alelos no se hayan originado en la duplicación de un mismo alelo en generaciones anteriores.

Estimación del Tamaño Efectivo

Para proceder a la selección en una población se necesita, naturalmente, evaluar sus individuos en relación con las características objeto del mejoramiento. Esa evaluación se puede basar en el desempeño de sus individuos o de sus progenies, las cuales se pueden originar de diversas formas. De cualquier manera, lo que se busca en todos los casos es estimar el valor genético de los individuos seleccionados, teniendo en mente las características de interés.

Hecha la evaluación, una de las más importantes cuestiones con que se enfrenta el fitomejorador es la decisión sobre cuáles individuos escoger para obtener la mayor ganancia posible, pero sin reducir el potencial de la población mejorada para la continuidad del programa de mejoramiento. Para una misma cantidad de individuos evaluados, cuanto menor sea el grupo

Digitized by Google

seleccionado, mayor será el diferencial de selección y, consecuentemente, mayor será la respuesta obtenida a la selección en el ciclo respectivo.

Como se observó en párrafos anteriores, reduciendo el tamaño del grupo seleccionado se aumentan en forma progresiva las oportunidades de pérdida de alelos favorables, por la oscilación genética y la endogamia media de la población mejorada. En el próximo ciclo esa población se presentará con menos variabilidad genética y, consecuentemente, con menor potencialidad para la continuidad del programa de selección.

Para una determinada cantidad de unidades de evaluación utilizadas, la intensidad de la selección depende básicamente de la constitución genética de las correspondientes unidades de recombinación. Ejemplo: si las unidades de recombinación son familias de hermanos completos, se observa fácilmente que presentan un conjunto génico, proveniente de los dos progenitores, mayor que el de cada uno de esos progenitores o de cualquiera de sus progenies obtenidas por autofecundación. En este caso, cuando se utilizan familias de hermanos completos, se puede utilizar una intensidad de selección más fuerte que cuando se usan familias S_1 o $S_{0:m}$, para cualquier valor de m. Se comprende, por lo tanto, que en mejoramiento el potencial de una población para seguir sirviendo como base para los sucesivos ciclos de selección depende del número de unidades de recombinación utilizadas para reproducirla, como también del contenido génico de las mismas.

Para entender el significado de tamaño efectivo (como se mencionó anteriormente, ésta es una medida relativa), considere la siguiente situación: sean dos o más muestras poblacionales de tamaños físicos distintos, o sea, con diferente número de individuos. Ellas tendrán el mismo tamaño efectivo en caso de que produzcan el mismo incremento de endogamia cuando se someten individualmente al cruzamiento al azar, de manera similar a la población ideal.

Como en la población ideal, los individuos de las muestras se deben considerar de origen independiente, o sea, sin ningún grado de parentesco entre ellas. En este estudio, individuo corresponde a la unidad de recombinación, la cual puede ser el individuo propiamente dicho en el caso de la selección masal, o los diferentes tipos de familias si la selección estuviera basada en este tipo de unidad de evaluación. Así, el punto de referencia en la definición del tamaño efectivo (medida relativa) es la población ideal (hipotética), a pesar de que en esa población jamás se observarían individuos endogámicos.

Para definir el tamaño efectivo de una población real (o de una muestra seleccionada), es suficiente conocer el número físico de individuos (o de unidades seleccionadas), su coeficiente de endogamia y su constitución genética, o sea, saber si se trata de individuos propiamente dichos o de familias.

Cuando se practica la selección masal de plantas fértiles de arroz, por ejemplo, normalmente se utilizan en la recombinación las familias S_1 derivadas. Eso no tiene ningún efecto sobre el tamaño efectivo de la población mejorada, pues las familias S_1 poseen los mismos alelos de la planta S_0 original. El grado de parentesco de una familia S_1 con ella misma es idéntico al de la planta S_0 con ella (planta) misma. Para efectos de generación de variabilidad en la población mejorada, la utilización de la familia S_1 como progenitor en lugar de la planta S_0, es hasta ventajosa, pues existe más oportunidad de recombinación

Digitized by Google

'interna', con el proceso de autofecundación de la planta original.

Conocidas las características mencionadas de la población real, para estimar su tamaño efectivo se debe:

a. Calcular el coeficiente de endogamia de su descendencia, si se cruzara completamente al azar. En mejoramiento, cada unidad de recombinación se debe considerar como un progenitor, individualmente. Se supone que los progenitores no están emparentados entre sí.

b. Calcular el tamaño $\mathbf{N}_e$ de la muestra de la población ideal, cuya descendencia tendría una endogamia semejante a la estimada para la población real. Ese $\mathbf{N}_e$ es el tamaño efectivo de la población real (o muestra seleccionada) de tamaño **N** conocido.

En la Figura 2 está esquematizado un posible proceso de recombinación. Sea la muestra seleccionada de tamaño **N**, donde cada individuo en

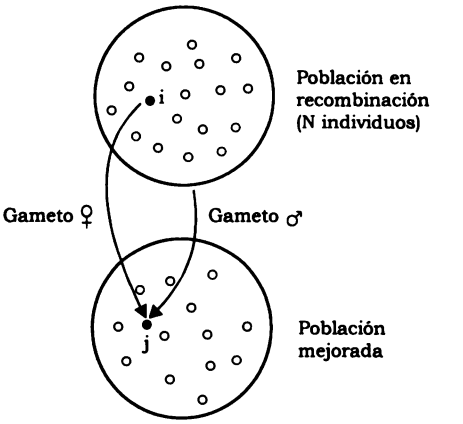


Figura 2. Esquema ilustrativo del cálculo de F_j en el proceso de recombinación, en un programa de selección recurrente.

recombinación puede, inclusive, estar representando una familia. Considere un individuo j de la población mejorada (recombinada) que tiene como progenitor materno la unidad i. Con una probabilidad 1/N, el gameto masculino pudo venir del propio i, y con probabilidad 1-(1/N) vino de otro progenitor que se considera no relacionado genéticamente con i. En el primer caso, el coeficiente de endogamia resultante corresponde al parentesco de i con él mismo ($\mathbf{r}_{ii}$), y, en el segundo caso, no ocurre endogamia, pues los progenitores no estarían emparentados entre sí. En ese caso, el coeficiente de endogamia medio de la población mejorada sería:

$$F_j = F = (1/N)\, r_{ii}$$

En la población real, el mismo **F** sería como se presentó anteriormente en la Ecuación 2:

$$F = 1/2\, N_e$$

Se tiene, por consiguiente:

$1/2\, N_e = (1/N)\, r_{ii}$, o sea:

$$N_e = N / 2r_{ii} \qquad (8)$$

Esta es una fórmula básica, que se puede utilizar en cualquier caso de organismos bisexuales, cuando la autofecundación es también una posibilidad que se debe considerar.

En el caso de poblaciones de arroz, en que se usa la androesterilidad, a primera vista es posible imaginar que no existe autofecundación, en la fase de recombinación. Sin embargo, es necesario recordar que la planta androestéril puede también ser polinizada por sus cohermanas, originadas por autofecundación. Se sabe que la endogamia resultante del cruzamiento entre dos plantas $S_{n:m}$ y $S_{n:m'}$ es idéntica a la que se observa en la autofecundación del progenitor común $S_{n:n}$.

Digitized by Google

En el Cuadro 3 se observan los valores de los coeficientes de parentesco entre los individuos dentro de cada una de las tres categorías de familias más utilizadas en mejoramiento de plantas. Se observa que, considerando los progenitores originados en la misma generación de endogamia, los hermanos de autofecundación están siempre dos veces más relacionados entre sí que los hermanos completos, y cuatro veces más que los medio hermanos.

Utilizando la Ecuación 8 y el Cuadro 3, el cálculo del tamaño efectivo para cada categoría de familia se vuelve directo. Ejemplos:

a. Si se tienen **N** plantas S_0 ($S_{0:0}$), familias S_1 (o $S_{0:1}$) o, generalizando, $S_{0:m}$ como unidades de recombinación, el tamaño efectivo de la población mejorada será:

$$N_e = N / 2(1/2) = N$$

Se observa que, utilizando los coeficientes de parentesco correspondientes (Cuadro 3), los tamaños efectivos para familias de hermanos completos y de medio hermanos, con progenitores comunes en S_0, serían 2N y 4N, respectivamente.

b. Si la población base se encuentra en la segunda generación de autofecundación, por ejemplo, para plantas $S_{2:2}$ o familias $S_{2:m}$, m > 2, se tendría el siguiente tamaño efectivo:

$$N_e = N / 2(7/8) = (4/7) N$$

Para familias de hermanos completos y de medio hermanos, cuyos progenitores comunes son $S_{2:2}$, los tamaños efectivos correspondientes serían (8/7)N y (16/7)N, respectivamente.

c. Para progenies o familias originarias de progenitores totalmente homocigóticos (F = 1), los tamaños efectivos serían (1/2)N, N y 2N, respectivamente, para familias de autofecundación (la propia línea pura), familias de hermanos completos y familias de medio hermanos.

Cuadro 3. Coeficientes de parentesco de una familia con ella misma (o entre individuos dentro de una misma familia), considerando familias generadas por autofecundación de una planta, familias de hermanos completos y familias de medio hermanos. Los progenitores originales se encuentran en una generación 'n' de endogamia y las familias son de tamaño infinito.

Generación de los progenitores (n)	Coeficientes según categoría de familias		
	Autofecundación ($S_{n:m}$)[a]	Hermanos completos	Medio hermanos
0	1/2	1/4	1/8
1	3/4	3/8	3/16
2	7/8	7/16	7/32
3	15/16	15/32	15/64
4	31/32	31/64	31/128
5	63/64	63/128	63/256
6	127/128	127/256	127/512
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
∞	1	1/2	1/4
Fórmula general[b]	$(1/2)(1+F_n)$	$(1/4)(1+F_n)$	$(1/8)(1+F_n)$

a. Para n<m. En el caso de n = m, se tiene el coeficiente de parentesco de una planta con ella misma en la generación 'n'.
b. F_n es el coeficiente de endogamia del progenitor en la generación 'n'.

Digitized by Google

Recomponiendo la Ecuación 8, se obtiene la Ecuación 9 que presenta directamente el número de unidades de evaluación que se deben seleccionar para atender determinado tamaño efectivo.

$$N = 2 N_e r_{ii} \qquad (9)$$

Considerando los casos especiales de las tres categorías de familias mencionadas, y utilizando las fórmulas generales de r_{ii} del Cuadro 3, se obtiene:

$N = N_e (1 + F_n)$, para familias $S_{n:m}$;

$N = N_e (1 + F_n)/2$, para familias de hermanos completos;

$N = N_e (1 + F_n)/4$, para familias de medio hermanos

La relación de $N_e = N/2$, $N_e = N$ y $N_e = 2N$ para líneas puras, plantas S_0 o familias $S_{0:m}$, y para familias de hermanos completos, originarias de una población no endogámica ($F_{n=0}$), se comprende fácilmente comparando las constituciones génicas de las mismas. Una línea pura posee solamente la mitad de los alelos presentes en la planta S_0 que la originó, en tanto que la familia de hermanos completos contiene todos los alelos presentes en las dos plantas S_0 progenitoras.

En el Cuadro 4 se relaciona el número de unidades de evaluación que se deben seleccionar en los casos de familias originarias de autofecundación, familias de hermanos completos y familias de medio hermanos, para obtener un tamaño efectivo de 50 o un valor cualquiera de N_e, previamente establecido. Se observa que las cantidades que se deben seleccionar de familias de hermanos completos y de autofecundación corresponden, respectivamente, al doble y al cuádruple de la cantidad de familias de medio hermanos, considerando los progenitores originales en el mismo nivel de endogamia.

Cuadro 4. Número de familias $S_{n:m}$, de hermanos completos y de medio hermanos que se deben seleccionar para garantizar un tamaño efectivo igual a 50 o igual a N_e, considerando los progenitores originales en diversas generaciones de endogamia.

Generación de los progenitores (n)	No.[a] de familias para N_e = 50			No. de familias para N_e		
	Autofecundación ($S_{n:m}$)	Hermanos completos	Medio hermanos	Autofecundación ($S_{n:m}$)	Hermanos completos	Medio hermanos
0	50	25	13	N_e	$(1/2)N_e$	$(1/4)N_e$
1	75	38	19	$(3/2)N_e$	$(3/4)N_e$	$(3/8)N_e$
2	88	44	22	$(7/4)N_e$	$(7/8)N_e$	$(7/16)N_e$
3	94	47	23	$(15/8)N_e$	$(15/16)N_e$	$(15/32)N_e$
4	97	48	24	$(31/16)N_e$	$(31/32)N_e$	$(31/64)N_e$
5	98	49	25	$(63/32)N_e$	$(63/64)N_e$	$(63/128)N_e$
6	99	50	25	$(127/64)N_e$	$(127/128)N_e$	$(127/256)N_e$
.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.
∞	100	50	25	$2N_e$	N_e	$(1/2)N_e$
Fórmula general	-	-	-	$N_e(1+F_n)$	$(N_e/2)(1+F_n)$	$(N_e/4)(1+F_n)$

a. En varios casos, los números estimados fueron aproximados. Ejemplo: para $S_{2:m}$, N = 87.5 ≈ 88.

Digitized by Google

Tamaños Efectivos Adecuados

Al iniciar cualquier programa de selección recurrente, se considera fundamental una reflexión sobre los tamaños efectivos que se van a adoptar. Se ha verificado, principalmente en el mejoramiento de maíz, una tendencia generalizada a adoptar tamaños efectivos pequeños, quizás en función de la ansiedad de aumentar la presión de selección, para conseguir mayores ganancias en el ciclo de selección en desarrollo.

De una manera general, se utiliza el criterio de que programas de selección a largo plazo deben utilizar tamaños efectivos (N_e) grandes. Mientras tanto, si el objetivo (no muy distante de la situación actual) se debe alcanzar a corto plazo, se pueden adoptar N_e menores. Robertson (1960), citado por Hallauer y Miranda Filho (1981), dice que la ganancia total esperada y la media vida del programa de selección recurrente son proporcionales al tamaño efectivo de la población.

Si se adoptan tamaños efectivos pequeños se obtienen respuestas más elevadas, en función de la mayor presión de selección; sin embargo, debido a la mayor frecuencia de pérdida de alelos favorables (con menos variabilidad genética en las poblaciones mejoradas), las respuestas en los sucesivos ciclos de selección disminuyen más rápida y progresivamente, y pronto se llega a una situación en que las ganancias de la selección no compensan. Por otro lado, cuando se adoptan N_e de valores elevados, las ganancias iniciales (y las posteriores también) son realmente menores, pero la población mantiene su respuesta a la selección por un período más largo, de tal manera que se obtienen ganancias totales más elevadas. La Figura 3 ejemplifica los dos casos.

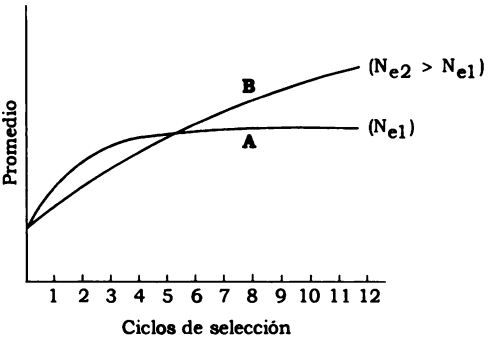


Figura 3. Ganancias hipotéticas debidas a la selección basada en dos tamaños efectivos.

No hay una recomendación definitiva sobre los tamaños efectivos que se deben usar. Basándose en informaciones disponibles, Hallauer y Miranda Filho (1981) sugieren utilizar un mínimo de 20 a 30 progenies en las recombinaciones, aunque prefieren el empleo de una cantidad aún mayor. Como cada categoría de progenie tiene un determinado N_e, es preferible referirse al N_e del grupo seleccionado. El N_e de 20 progenies, por ejemplo, puede variar desde 20 (si se trata de progenies $S_{0:n}$) hasta 80 si fueran medio hermanas que tienen una planta S_0 (considerada no endogámica) como progenitor común. Pereira (1980), considerando un modelo genético aditivo, concluyó que el tamaño efectivo necesario para garantizar éxito en el proceso selectivo depende de la estructura de la población, pero su valor mínimo debe ser, aproximadamente, 40 para poblaciones de base genética amplia y con frecuencia alélica intermedia; 25 para poblaciones mejoradas; y 50 para poblaciones poco mejoradas.

Esos valores de N_e se deben considerar realmente como límites mínimos. El valor de N_e se calcula en función solamente del nuevo incremento de la endogamia (ΔF) que aparecería si el grupo se cruzara completamente al azar. No se

Digitized by Google

considera el grado de parentesco existente entre las unidades básicas de evaluación como plantas S_0 (selección masal) y familias, etc.; la coancestralidad se considera solamente cuando se practica la selección entre los individuos/familia (Morais, 1992). Asimismo manteniendo N_e más elevados, se genera considerable endogamia con los sucesivos ciclos de selección.

El Cuadro 5 evidencia que, para los tres valores de N_e utilizados, la endogamia en la décima generación es alrededor de 10 veces superior a la original. Si se tomase en consideración la endogamia generada por todas las recombinaciones, o sea, el incremento total de la endogamia en relación con la población original, el valor del tamaño efectivo se reduciría en razón inversa al incremento de la endogamia. Con eso, a medida que se desarrolla el proceso selectivo, aun manteniendo N_e considerados suficientes, se aumenta la frecuencia de loci ocupados por alelos idénticos, en oposición al objetivo de la selección recurrente que es aumentar la frecuencia de loci ocupados por alelos favorables, pero independientes en cuanto al origen.

Patrones de Tamaños Efectivos para Comparar Métodos de Mejoramiento

Cuando se comparan diferentes métodos de selección que se diferencian principalmente en cuanto a los tipos de unidades de evaluación, se deben asegurar tamaños efectivos constantes para todos los casos. Si esa providencia no se toma en cuenta, se puede concluir que un determinado método ofrece respuestas más elevadas; sin embargo, por otro lado, ese método podría generar una población mejorada de potencial inferior (menor variabilidad genética) para continuar el programa de selección.

Consideremos cuatro estrategias distintas de mejoramiento (Cuadro 6), basadas en la evaluación de 300 unidades cada una:

1. Familias de medio hermanos, autofecundadas (MHS_1). Las semillas de una única planta (progenitor común) no son suficientes para los ensayos de evaluación, y es necesario multiplicarlas; con eso se produce la familia MHS_1.

Cuadro 5. Coeficientes de endogamia F^a y valores correspondientes para 1/2F en 10 generaciones, para tres tamaños efectivos (N_e). La población original fue considerada como no endogámica.

Generación (t)	N_e = 50		N_e = 30		N_e = 20	
	F	1/2F	F	1/2F	F	1/2F
1	0.010	50	0.017	30	0.025	20
2	0.020	25	0.033	15.2	0.049	10.2
3	0.030	16.7	0.049	10.2	0.073	6.8
4	0.039	12.8	0.065	7.7	0.096	5.2
5	0.049	10.2	0.081	6.2	0.119	4.2
6	0.058	8.6	0.096	5.2	0.141	3.5
7	0.068	7.3	0.111	4.5	0.162	3.1
8	0.077	6.5	0.126	4.0	0.183	2.7
9	0.086	5.8	0.140	3.6	0.204	2.4
10	0.096	5.2	0.155	3.2	0.224	2.2

a. $F = 1 - [1 - (1/2N)]^t$. El valor de 1/2F para cada generación representa el número de plantas de la población original que produciría el correspondiente coeficiente de endogamia, si se cruzara como la población ideal.

Digitized by Google

2. Familias de hermanos completos, autofecundadas (HCS_1).
3. Familias de hermanos S_1, autofecundadas ($S_{0:2}$).
4. Líneas puras no emparentadas, o sea, oriundas de plantas S_0 distintas.

Todas esas unidades de evaluación se pueden obtener en un año, empezando en la población base (recombinada). Para las líneas puras, es necesario utilizar cultivo de anteras (líneas HD). El ciclo de selección duraría 2 años (dos o más generaciones por año).

Las ecuaciones de las respuestas esperadas a la selección utilizada estiman el valor de línea de la población mejorada (Gallais, 1990), o sea, estima el desempeño general de la población mejorada en su estado de plena homocigosis. En búsqueda de simplificación, se puede suponer que el error entre parcelas será el mismo para todos los casos, y que el modelo de acción génica para la característica (producción de granos) contiene solamente los componentes aditivos y de dominancia, sin epistasis.

Se utilizarán las siguientes estimaciones: $\sigma_A^2 = 2.6228$ y $\sigma_D^2 = 3.6062$ (Morais, 1992). Los demás componentes de la variación genética serán despreciados. La estimación de la varianza del error medio entre parcelas será: $\sigma_{\bar{e}}^2 = 1.5900$.

Las respuestas esperadas están relacionadas en el Cuadro 7. Se observa que, aun manteniendo el mismo tamaño efectivo, y utilizando intensidades de selección menores, las respuestas a la selección estimadas aumentan a medida que se utilizan familias constituidas por individuos más emparentados entre sí. En relación con las respuestas posibles de obtener con las líneas oriundas de cultivo de anteras (HD), la eficiencia relativa de los métodos que utilizan familias $S_{0:2}$, HCS_1 y MHS_1 fueron, respectivamente, de 85%, 57% y 43%.

A medida que se utilizan familias de individuos más fuertemente

Cuadro 6. Expresiones de respuesta a la selección (RS), con la evaluación de cuatro tipos de familias ($S_{0:2}$, HCS_1, MHS_1 y líneas HD), manteniendo un tamaño efectivo constante de $N_e = 50$, un número de familias seleccionadas igual a N y una intensidad de selección de i. La duración del ciclo de selección es de 2 años.

Familias[a]	RS	N	i
MHS_1	$\frac{i[(1/4)\sigma_A^2 + D_1 + (3/16)D_2 + (1/16)H]}{2[(1/4)\sigma_A^2 + (1/4)D_1 + (1/32)D_2 + \sigma_{\bar{e}}^2]^{0.5}}$	13	2.14
HCS_1	$\frac{i[(1/2)\sigma_A^2 + (3/4)D_1 + (1/8)D_2]}{2[(1/2)\sigma_A^2 + (1/4)\sigma_D^2 + (1/2)D_1 + (1/16)D_2 + \sigma_{\bar{e}}^2]^{0.5}}$	25	1.84
$S_{0:2}$	$\frac{i[\sigma_A^2 + (7/4)D_1 + (3/8)D_2]}{2[\sigma_A^2 + (1/16)\sigma_D^2 + (3/2)D_1 + (9/32)D_2 + \sigma_{\bar{e}}^2]^{0.5}}$	50	1.50
Líneas HD	$\frac{i[2\sigma_A^2 + 4D_1 + D_2]}{2[2\sigma_A^2 + 4D_1 + D_2 + \sigma_{\bar{e}}^2]^{0.5}}$	100	1.09

a. MHS_1 = medio hermanos autofecundados; HCS_1 = hermanos completos autofecundados; $S_{0:2}$ = hermanos S_1 autofecundados; HD = líneas puras no emparentadas.

Digitized by Google

Cuadro 7. Respuestas esperadas a la selección (RS), usando cuatro métodos basados en la evaluación de 300 familias MHS_1, HCS_1, $S_{0:2}$ y líneas HD, y manteniendo un tamaño efectivo de 50.

Familias[a]	RS		Eficiencia relativa
	(g/planta)	(%)	
MHS_1	0.47	3.47	43
HCS_1	0.62	4.57	57
$S_{0:2}$	0.93	6.86	85
Líneas HD	1.09	8.04	100

a. MHS_1 = medio hermanos autofecundados; HCS_1 = hermanos completos autofecundados; $S_{0:2}$ = hermanos S_1 autofecundados; HD = líneas puras no emparentadas.

relacionados genéticamente, se explora más la variabilidad genética de la población, pues en genética cuantitativa se reconoce la igualdad entre la covarianza dentro de los grupos y la varianza entre grupos.

Las eficiencias relativas de los diferentes métodos pueden volverse más semejantes cuando se realiza también la selección dentro de familias. En ese caso, las líneas HD no presentan variación genética dentro de ellas, en tanto que las familias de medio hermanos presentan más variación dentro de ellas que entre sí. Morais (1992), comparando familias MHS_1 y $S_{0:2}$ de la población de arroz de riego CNA-IRAT 4/0/3, obtuvo respuestas semejantes para los dos casos, cuando se practica la selección entre y dentro de las familias.

La eficiencia relativa de los métodos de selección también depende de las propiedades genéticas de la población, o sea, del tipo de acción génica involucrada (Cuadro 6), además de otros factores como son: las características del medio, que pueden influenciar la magnitud de los errores experimentales, el tiempo gastado para completar el ciclo de selección (considerado constante en los casos del ejemplo) y las dificultades en la obtención de las unidades de evaluación. De esa manera, una diferencia de 15% a favor de las líneas HD en relación con las líneas $S_{0:2}$ (Cuadro 7), probablemente no compensa todas las actividades adicionales de laboratorio relativas al cultivo de anteras.

Una de las cuestiones que surgen cuando se decide practicar la selección dentro de familias es la definición del número de individuos que se deben seleccionar por familia. Cuanto menos individuos se seleccionen, menos representada genéticamente estará la familia y, consecuentemente, menor será su tamaño efectivo. En ese caso, se necesita seleccionar un mayor número de familias, para obtener el tamaño efectivo preestablecido para la subpoblación seleccionada.

Para definir el $\mathbf{N_e}$ de una familia de tamaño **s** basta suponer sus componentes cruzados al azar y calcular el coeficiente de endogamia resultante. En ese caso, un individuo cualquiera tiene una probabilidad 1/s de ser autofecundado y generar una endogamia igual al coeficiente de parentesco ($\mathbf{r^*}$) consigo mismo, y una probabilidad 1-(1/s) de cruzarse con uno de sus hermanos, proporcionando un coeficiente de endogamia igual al coeficiente de parentesco (**r**) entre hermanos. Por lo tanto, la endogamia final resultante será:

$$F = (1/s)\, r^* + [1 - (1/s)]\, r \qquad (10)$$

Si la familia es de tamaño infinito, o sea, si **s** es muy grande, 1/s tiende a cero y se obtiene: F = r.

Sustituyendo **F** por $1/2\ N_{ef}$, se obtiene:

$$N_{ef} = 1/2\ r$$

donde $N_{ef} = N_e$ de la familia (ver Ecuación 9).

Digitized by Google

Si los progenitores originales son no endogámicos, los tamaños efectivos de las familias S_1, de hermanos completos y de medio hermanos son:

- Familia S_1:
  $N_{ef} = 1/2\,(1/2) = 1$
- Familia de hermanos completos:
  $N_{ef} = 1/2\,(1/4) = 2$
- Familia de medio hermanos:
  $N_{ef} = 1/2\,(1/8) = 4$

Si por otro lado **s** es pequeño, el resultado de la Ecuación 10 cambia y es fuertemente influenciado por esa magnitud **s**. En ese caso, los tamaños efectivos de las familias mencionadas antes se calculan por las Ecuaciones 11, 12 y 13 siguientes:

a) Familias S_1, donde ($r^* = 3/4$ y $r = 1/2$):

$$N_{ef} = 1/2\,[(2/4s) + (s-1)/2s] \qquad (11)$$

o también:

$$N_{ef} = 1 / [1 + (1/2s)]$$

b) Familias de hermanos completos ($r^* = 1/2$ y $r = 1/4$):

$$N_{ef} = 1/2\,[(1/2s) + (s-1)/4s] \qquad (12)$$

o también:

$$N_{ef} = 2 / [1+(1/s)]$$

c) Familias de medio hermanos ($r^* = 1/2$ y $r = 1/8$):

$$N_{ef} = 1/2\,[(1/2s) + (s-1)/8s] \qquad (13)$$

o también:

$$N_{ef} = 4 / [1 + (3/s)]$$

Utilizando esas expresiones se calcularon los tamaños efectivos de las familias mencionadas, en función del número de sus componentes, los cuales se han registrado en el Cuadro 8. Con ese cuadro se puede definir el número de familias que se deben seleccionar para obtener un determinado $\mathbf{N_e}$, cuando se practica la selección también dentro de ellas. Ejemplo: si se seleccionan solamente cuatro plantas por familia, se deben seleccionar alrededor de 56 familias S_1, 31 familias de hermanos completos y 22 familias de medio hermanos para obtener un tamaño efectivo de 50 para la subpoblación seleccionada, así:

- Familias S_1:
  $N = 50/0.889 = 56.2 \approx 56$

  Total de plantas seleccionadas:
  $56 \times 4 = 224$
- Familias de hermanos completos:
  $N = 50/1.600 \approx 31.25 \approx 31$

  Total de plantas seleccionadas:
  $31 \times 4 = 124$
- Familias de medio hermanos:
  $N = 50/2.286 = 21.87 \approx 22$

  Total de plantas seleccionadas:
  $22 \times 4 = 88$

En el Cuadro 8 también se presentan los porcentajes de los $\mathbf{N_{ef}}$ en relación con el $\mathbf{N_e}$ de la familia de tamaño infinito. Como se vio anteriormente, ese $\mathbf{N_{ef}}$ corresponde a 1, 2 y 4, respectivamente, para familias S_1, de hermanos completos y de medio hermanos (originarios de una población no endogámica). Esos $\mathbf{N_{ef}}$ también se pueden utilizar, expresados en porcentajes, para definir el número de familias de tamaño finito que se deben seleccionar para atender determinado $\mathbf{N_e}$. Ejemplo: 25 familias de hermanos completos no endogámicas corresponden a un $\mathbf{N_e} = 50$. Si se seleccionan cuatro plantas por

Digitized by Google

Cuadro 8. Tamaño efectivo (N_{ef}) de familias S_1, hermanos completos (HC) y medio hermanos (MH) en relación con el número de plantas que compone cada familia (familias extraídas de población no endogámica). Entre paréntesis está el porcentaje con relación al N_e de la familia de tamaño infinito.

s	N_{ef}[a] según tipo de familia		
	S_1	HC	MH
1	0.667 (66.7)	1.000 (50.0)	1.000 (25.0)
2	0.800 (80.0)	1.333 (66.7)	1.600 (40.0)
3	0.857 (85.7)	1.500 (75.0)	2.000 (50.0)
4	0.889 (88.9)	1.600 (80.0)	2.286 (57.2)
5	0.909 (90.9)	1.666 (83.3)	2.500 (62.5)
6	0.923 (92.3)	1.714 (85.7)	2.667 (66.7)
7	0.933 (93.3)	1.750 (87.5)	2.800 (70.0)
8	0.941 (94.4)	1.778 (88.9)	2.909 (72.7)
9	0.947 (94.7)	1.800 (90.0)	3.000 (75.0)
10	0.952 (95.2)	1.818 (90.9)	3.076 (76.9)
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
15	0.968 (96.8)	1.875 (93.8)	3.333 (83.3)
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
20	0.976 (97.6)	1.905 (95.2)	3.478 (86.7)
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
100	0.995 (97.5)	1.980 (99.0)	3.883 (97.1)
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
1000	0.999 (99.9)	1.998 (99.9)	3.988 (99.7)

a. N_{ef} de S_1 = 1 / [1 + (1/2s)]; N_{ef} de HC = 2 / [1 + (1/s)]; N_{ef} de MH = 4 / [1 + (3/s)].

familia, el tamaño efectivo de cada familia corresponde a 80.0% del N_e de la familia de tamaño infinito (Cuadro 8). Después se deben seleccionar 25/0.8 = 31.25 ≈ 31 familias de cuatro plantas para totalizar el tamaño efectivo deseado de 50.

La Figura 4 muestra la relación entre el N_e de una familia de tamaño finito (expresada como porcentaje del N_e de la misma familia de tamaño infinito) y el número de plantas seleccionadas por familia. Se observa que, en todos los casos, la recuperación del tamaño efectivo de la familia es acentuada cuando se cambia de una planta seleccionada

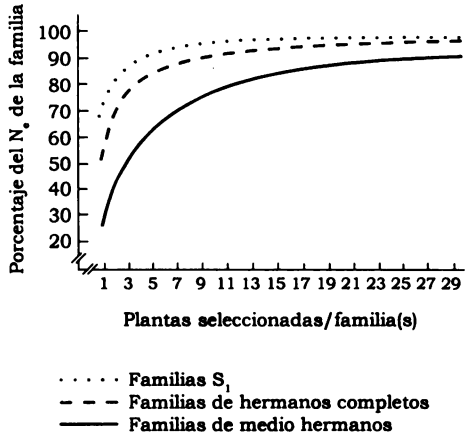


Figura 4. Porcentaje del tamaño efectivo de la familia basado en el número de plantas seleccionadas por familia.

Digitized by Google

por familia a algunas pocas, siendo la intensidad de recuperación mayor en el caso de familias de individuos más emparentados. Para recuperar un 90% del N_e de la familia de tamaño infinito, es necesario seleccionar cinco plantas en las familias S_1, nueve plantas en las familias de hermanos completos y alrededor de 27 plantas en las familias de medio hermanos.

Selección del Número de Plantas por Familia y Tamaño Efectivo

Hasta el momento se ha discutido la influencia que tiene la selección dentro de familias en el tamaño efectivo, cuando se mantiene constante el número de plantas seleccionadas por familia. Eso, sin embargo, no siempre ocurre. Cuando se practica, por ejemplo, la selección combinada, en la cual el valor del individuo se define en función de su desempeño en relación con su familia y del desempeño de ésta en relación con la media de la población (Morais, 1992), es común la selección de un número variable de individuos por familia. En cualquier población, cuando un progenitor o un pequeño grupo de progenitores contribuye con más descendientes para las generaciones futuras, la endogamia se aumenta reduciendo el tamaño efectivo de la población.

Para efectos de ilustrar la estimación del tamaño efectivo, cuando el número de plantas por familia seleccionada es variable, se propone el caso de la selección de n familias con s plantas por familia, siendo el valor de s variable, o sea, dependiente de la familia seleccionada (s_i = número de plantas seleccionadas en la familia i, con i = 1, 2, 3, ..., n).

El número total de plantas seleccionadas se obtiene por:

$$\sum_{i=1}^{n} s_i$$

Con una frecuencia

$$s_i / \sum_{i=1}^{n} s_i$$

las plantas de la familia i se aparean entre sí al azar, generando una endogamia igual al coeficiente de parentesco de la familia i con ella misma (r_i). Asimismo, las plantas de la familia i se cruzan con plantas de otras familias que se consideran no emparentadas con la familia i y, por lo tanto, producen una descendencia no endogámica. Así, el nivel de endogamia de los descendientes de la familia i en la población es dado por:

$$F_i = (s_i / \sum_{i=1}^{n} s_i) r_i$$

Los grupos de descendientes de cada una de las familias i en la población presentan sus respectivos F_i, y sus participaciones relativas en la composición de la población también son variables.

$$\left(s_i / \sum_{i=1}^{n} s_i \right)$$

Consecuentemente, el coeficiente de endogamia de la población corresponde a la media ponderada de sus n F_i, con valores s_i, o sea:

$$F = \sum_{i=1}^{n} s_i (s_i / \sum_{i=1}^{n} s_i) r_i / \sum_{i=1}^{n} s_i \qquad (14)$$

Sustituyendo r_i en la Ecuación 14 por $1/2\ N_{ei}$ y F por $1/2\ N_e$, se obtiene:

$$N_e = (\sum_{i=1}^{n} s_i)^2 / \sum_{i=1}^{n} (s_i^2 / N_{ei})$$

En la expresión anterior, N_{ei} es el tamaño efectivo de la familia i, de tamaño s_i (Cuadro 8).

Digitized by Google

Con la ayuda del Cuadro 9 se presenta un ejemplo sobre el cálculo del tamaño efectivo, con un número variable de individuos seleccionados por familia. Se considera el caso de una selección de 10 familias S_1 y de un número variable de plantas por familia, según presentan la tercera y quinta columnas del cuadro. El número efectivo de cada familia (de tamaño finito) aparece en esas columnas. En este caso, se tiene:

$$(\sum_{i=1}^{10} s_i)^2 = 40^2 = 1600;$$

$$\sum_{i=1}^{10} (s_i^2 / N_{ei} = 234.0372$$

donde:

$$N_e = 1600 / 234.0372 = 6.84$$

Es importante destacar que, si se seleccionara un número constante de cuatro plantas por familia, igual al número medio de plantas seleccionadas por familia en el presente ejemplo, el tamaño efectivo sería de 10 x 0.889 = 8.89. Eso ocurre porque el cruzamiento entre hermanos, cuando se tiene una familia de tamaño finito, es importante para el cálculo de endogamia de la progenie. En ese caso, la contribución relativa de una familia vuelve a ser función del número de hermanos que contiene.

Si para la Familia 9, por ejemplo, se aumenta el número de individuos de 8 hasta 18, mientras en las demás familias se mantienen los números de plantas seleccionadas, el tamaño efectivo del grupo seleccionado se reduciría de 6.84 a 5.01, en vez de aumentar, según se puede calcular como en el ejemplo anterior, utilizando las dos últimas columnas del Cuadro 9.

Cuadro 9. Ejemplos para ilustrar el cálculo del tamaño efectivo, considerando n = 10 familias S_1 seleccionadas y un número variable de plantas seleccionadas (s) por familia.

Familia S_1	Plantas seleccionadas (s_i)	N_{ei}	Plantas seleccionadas (s_i)	N_{ei}
1	5	0.909	5	0.909
2	1	0.667	1	0.667
3	4	0.889	4	0.889
4	3	0.857	3	0.857
5	2	0.800	2	0.800
6	1	0.667	1	0.667
7	7	0.933	7	0.933
8	6	0.923	6	0.923
9	8	0.941	18	0.973
10	3	0.857	3	0.857
	40	-	50	-
N_e[a]	-	6.84	-	5.01

a. N_e = Número efectivo total de las plantas seleccionadas.

$$N_e = (\sum_{i=1}^{n} s_i)^2 / \sum_{i=1}^{n} (s_i^2 / N_{ei})$$

donde:

s_i = número de plantas seleccionadas en la familia i
i = 1,2,3...n
n = número de familias seleccionadas
N_{ei} = tamaño efectivo de las s plantas seleccionadas en la familia i.

Digitized by Google

En este trabajo se desarrollaron expresiones para el cálculo del tamaño efectivo de una población o subpoblación, en función de la estimación del incremento de la endogamia que sería observada si la población en cuestión se cruzara de la misma forma que la población ideal. Otra forma de obtener el tamaño efectivo de la población consiste en utilizar las expresiones básicas desarrolladas por Crow y Kimura (1970) en términos de oscilación genética, y adaptadas por Vencovsky (1978) para poblaciones sometidas a selección. La metodología alternativa aplicada en este trabajo presenta la ventaja de ser sencilla y de aplicación generalizada.

Referencias

Crow, J. F y Kimura, M. 1970. An introduction to population genetics theory. Harper, Nueva York. 591 p.

Falconer, D. S. 1987. Introdução à genética quantitativa. Trad. por de Almeida e Silva, M. y Silva, J. C. Universidade Federal de Viçosa (UVF), Viçosa, Brasil. 219 p.

Fehr, W. R. 1987. Principles of cultivar development: Theory and technique, vol. 1. Macmillan Publishing, Nueva York. 536 p.

Gallais, A. 1990. Théorie de la sélection en amélioration des plantes. Masson, París. 588 p.

Hallauer, A. R. y Miranda Filho, J. B. 1981. Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State University Press, Ames, E. U. 468 p.

Morais, O. P. de. 1992. Análise multivariada da divergência genética dos progenitores, índices de seleção e seleção combinada numa população de arroz oriunda de intercruzamentos, usando macho-esterilidade. Tesis, Doct. Imprensa Universitária, Viçosa, Brasil. 251 p.

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. vol. 1, p. 217-274.

Pereira, M. B. 1980. Progresso imediato e fixação de genes em um método de seleção. Tesis, Maestría. Universidade de São Paulo/Escola Superior de Agricultura Luis de Queiroz (USP/ESALQ), Piracicaba, Brasil. 125 p.

Vencovsky, R. 1978. Effective size of monoecious populations submitted to artificial selection. Rev. Bras. Genet. 1(3):181-191.

_____. 1987. Herança quantitativa. En: Paterniani, E. y Viegas, G. P. (eds.). Melhoramento e produção de milho. Fundação Cargill, Campinas, Bras. vol. 1, p. 135-214.

Digitized by Google