

# SELECCIÓN RECURRENTE CON PROGENIES ENDOGÁMICAS DE ESPECIES AUTÓGAMAS: EFICIENCIA DE CAMPO

## RECURRENT SELECTION ON SELFED PROGENIES IN AUTOGAMOUS SPECIES: FIELD EFFICIENCY

Ignacio Benítez-Riquelme

Especialidad de Genética. Instituto de Recursos Genéticos y Productividad. Colegio de Postgraduados. 56230. Montecillo, Texcoco. Estado de México. Tel. 01(595) 952 02 00. (riquelme@colpos.colpos.mx)

### RESUMEN

El objetivo de este estudio fue comparar la eficiencia relativa (*ER*) de nueve métodos de selección recurrente que evalúan y recombinan progenies endogámicas de especies autógamas, con respecto a su ganancia genética esperada por año ( $\Delta G$ ) a través de una amplitud de frecuencias génicas ( $p$ ), grados de dominancia ( $a$ ), heredabilidades ( $h^2$ ), número efectivo de unidades seleccionadas y recombinadas ( $N_e$ ) y tres arreglos estacionales diferentes por año. Los métodos comparados fueron: selección masal (*SM*); selección por familias de medios hermanos (*SFMH*), hermanos completos (*SFHC*), líneas  $S_1$  (*SFS1*) y líneas  $S_2$  (*SFS2*); selección recurrente para aptitud combinatoria con líneas  $S_1$  (*SRACS1*) y con líneas  $S_2$  (*SRACS2*); selección combinada con líneas  $S_1$  (*SCS1*) y selección alternante de *SCS1+SFS2* (*SA*). La *ER* entre métodos de selección que evalúan familias autofecundadas no fue dependiente de la magnitud de  $a$ ,  $h^2$  y  $p$ ; sin embargo, *ER* dependió de la magnitud de  $h^2$  cuando se compararon  $\Delta G$  de familias contra  $\Delta G$  de individuos. De las combinaciones posibles entre  $N_e$ ,  $h^2$  y arreglo estacional, sólo en aquella donde  $N_e$  fue igual para todos los métodos,  $h^2 \geq 0.5$  y hubo dos estaciones secundarias por año para realizar la recombinación y autofecundación de progenies, la *SM* fue el mejor método; para el resto de las combinaciones estudiadas, el mejor método fue la *SA*.

**Palabras clave:** Ganancia genética esperada, genotecnia vegetal, intercrucamiento, población panmíctica, progenies endogámicas, selección recurrente.

### INTRODUCCIÓN

La selección recurrente basada en la evaluación y recombinación de progenies autofecundadas, en la práctica, es obligada cuando hay una cantidad limitada de semilla  $F_1$  de cada cruce fraternal o mesofraternal entre las diferentes unidades de selección ( $US$ ) de cada ciclo de selección. Con el incremento por autofecundación de la semilla  $F_1$  recombinada se facilita,

### ABSTRACT

The objective of this study was to compare the relative efficiency (*RE*) of nine recurrent selection methods that evaluate and recombine selfed progenies in autogamous species regarding expected genetic gain ( $\Delta G$ ) per year across a range of allelic frequencies ( $p$ ), degrees of dominance ( $a$ ), heritabilities ( $h^2$ ), effective population size of selected and recombined units ( $N_e$ ), and three different growing seasons arrangements per year. The methods compared were: mass selection (*SM*), half-sib family selection (*SFMH*), full-sib family selection (*SFHC*),  $S_1$  family selection (*SFS1*),  $S_2$  family selection (*SFS2*), recurrent selection for combining ability with lines  $S_1$  (*SRACS1*) and lines  $S_2$  (*SRACS2*);  $S_1$  combined selection with lines  $S_1$  (*SCS1*), and *SCS1+SFS2* alternate selection (*SA*). Relative efficiency among selection methods that evaluated only selfed families, was not dependent on the magnitude of  $a$ ,  $h^2$  and  $p$  values; however, when we compared  $\Delta G$  of plants with  $\Delta G$  of families, *RE* depended of the magnitude of  $h^2$ . Of all possible combinations among  $N_e$ ,  $h^2$ , and growing season arrangements per year, only when  $N_e$  was equal for each method,  $h^2 \geq 0.5$ , and there were two secondary seasons per year season green house winter nurseries were available for recombination and selfing, *SM* was the best method; *SA* was the best method among the remaining combinations.

**Key words:** Predicted genetic gain, plant breeding, intercrossing, panmictic population, intercrossing, selfed progenies, recurrent selection.

### INTRODUCTION

Recurrent selection based on evaluation and recombination of selfed progenies, in practice, is customary when there is a limited amount of  $F_1$  seed of each full-sib or half-sib progeny among the different selection units ( $US$ ) from each selection cycle. With the increment of recombined  $F_1$  seed through selfing it becomes easier to establish mass selection plots in their classical form and structure for most cultivated annual autogamous species (Gardner, 1961), or set up experiments on sowing density and number of

Recibido: Julio, 2001. Aprobado: Enero, 2002.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 36: 55-65. 2002.

para la mayoría de las especies autógamas anuales cultivadas, establecer lotes de selección masal en su forma y estructura clásica (Gardner, 1961), o bien establecer experimentos en las densidades de siembra y número de ambientes recomendados para la evaluación de progenies. Una pregunta sería cuál es la eficiencia de campo de la respuesta esperada de un método de selección recurrente respecto a otro, cuando se incrementa la semilla de las *US* en una generación de autofecundación y esta última semilla es utilizada como unidad de evaluación y de recombinación. En igual forma, y debido a la endogamia inicial en las *US*, una segunda pregunta es cómo se afecta la eficiencia relativa de la ganancia genética por unidad de tiempo cuando se comparan métodos de selección a igual tamaño efectivo de *US* recombinadas en cada ciclo de selección. Las respuestas a estas preguntas ayudará al mejorador de plantas autógamas a tomar la mejor decisión teórica y de campo respecto al método de selección recurrente más eficiente y adecuado a la especie y circunstancia de selección.

Partiendo de un modelo aditivo interloci que es general para el número de loci, dos alelos por cada locus, equilibrio de ligamiento y de las ecuaciones de respuesta a la selección presentadas para cuando se evalúan, seleccionan y recombinan unidades endogámicas; el objetivo de este estudio fue determinar la eficiencia, por unidad de tiempo, de nueve métodos de selección aplicados al mejoramiento recurrente de poblaciones panmícticas autógamas. Los métodos considerados fueron: selección masal (*SM*), selección por familias de medios hermanos (*SFMH*), selección por familias de hermanos completos (*SFHC*), selección recurrente para aptitud combinatoria con líneas  $S_1$  (*SRACS1*) y con líneas  $S_2$  (*SRACS2*), selección por familias de líneas  $S_1$  (*SFS1*), selección por familias de líneas  $S_2$  (*SFS2*), selección combinada de líneas  $S_1$  (*SCS1*) y selección alternante de *SCS1* con *SFS2* (*SA*).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Respuesta teórica a la selección

La ganancia genética esperada  $\Delta G$  fue derivada para cada esquema de selección recurrente (Figura 1) que actualmente se practica en trigo (*Triticum aestivum* L.) (Benítez, 1998), y que tiene su origen en el mejoramiento clásico de las especies alógamas como el maíz (*Zea mays* L.). Los individuos o progenies *X* de la población panmíctica inicial no endogámica y en equilibrio de ligamiento, denotados como  $C_n$ , son autofecundados para formar el individuo o progenie autofecundada *Y*. La cosecha masiva de cada *Y* es entonces la unidad de evaluación. Excepto en la *SFHC* y en la *SFMH*, para los métodos restantes se mezcla la semilla de cada progenie *X*. En la *SRACS1* y en la *SRACS2* (Figura 1d y 1e) la unidad de evaluación es el mestizo autofecundado (*MS*). En la formación de la población del primer ciclo de selección  $C_{n+1}$  los individuos o familias seleccionados *Z* (*Y* en la

environments recommended for the evaluation of progenies. One question is: Which is the field efficiency of the predicted response of one recurrent selection method with respect to another, when the seed of the *US* is increased one selfing generation, and this seed is used as evaluation and recombination unit? In the same way and due to the initial inbreeding in the *US*, another question is: How is relative efficiency of genetic gain per time unit affected, when selection methods are compared regarding the same effective size of *US* recombined in each selection cycle? The answers to these questions may help the breeder of autogamous plants to take the best theoretical and field decision concerning the most efficient recurrent selection method, adequate to the species and circumstance of selection.

Starting from an additive interloci model, general for a number of loci, two alleles for each locus, equilibrium of ligament, and equations of response to the selection, presented when selfed units are evaluated, selected and recombined; the objective of this study was to determine per time unit the efficiency of nine selection procedures applied to recurrent breeding of autogamous panmictic populations. The methods considered were: mass selection (*SM*), half-sib family selection (*SFMH*), full-sib family selection (*SFHC*), recurrent selection for combining ability with lines  $S_1$  (*SRACS1*) and lines  $S_2$  (*SRACS2*), family selection with lines  $S_1$  (*SFS1*), family selection with lines  $S_2$  (*SFS2*), combined selection of  $S_1$  lines (*SCS1*), and *SCS1*+ *SFS2* alternate selection (*SA*).

## MATERIALS AND METHODS

### Theoretical response to selection

The expected genetic gain  $\Delta G$  was derived for each recurrent selection scheme (Figure 1), which is currently performed in wheat (*Triticum aestivum* L.) (Benítez, 1998) and has its origin in the classical breeding of allogamous species like maize (*Zea mays* L.). The individuals or progenies *X* of the initial non-inbred panmictic population and in equilibrium of ligament denoted as  $C_n$ , are selfed to form the *Y* plants or selfed progenies. The mass harvest of each *Y* is then the evaluation unit. Except in *SFHC* and *SFMH*, for the remaining methods the seed of each *X* progeny is mixed. In *SRACS1* and *SRACS2* (Figure 1d and 1e) the evaluation unit is the selfed topcross progeny (*MS*). In the formation of the population of the first selection cycle  $C_{n+1}$ , the individuals or the selected *Z* families (*Y* in *SRACS1*) are recombined in the following growing season (agricultural cycle) in plant to plant form (*PaP*) crossing individuals of different selected *Z* families, when *X'* is a full-sib family or by mass crossing (#), when *X'* is a half-sib family. In the other methods, individuals or *Z* progenies (*Y* in *SRACS1*) are recombined using *PaP* or #, mixing the seed of each *X'* progeny with the crop. The mixed *X'* set is also the basic population for a new selection cycle.

SRACS1) son recombinadas en el siguiente ciclo agrícola en la forma planta a planta (*PaP*) cruzando individuos de diferente familia seleccionada  $Z$  si  $X'$  es una familia de hermanos completos, o en la forma de cruza masivas (#) si  $X'$  es una familia de medios hermanos. En los métodos restantes la recombinación de individuos o progenies  $Z$  ( $Y$  en la SRACS1) es con *PaP* o # mezclando a la cosecha la semilla de cada progenie  $X'$ . El conjunto de  $X'$  es también la población básica para un nuevo ciclo de selección.

La ganancia genética entre unidades de selección  $Y$  se expresó como  $\Delta G = k[\text{cov}(p, g) / \sigma_x](2\alpha_0)$  (Empig *et al.*, 1972), donde  $k$  es la intensidad de selección;  $\text{cov}(p, g)$  es la covarianza que se establece entre el valor genotípico medio ( $g$ ) de  $Y$ , o  $MS$  con las frecuencias de los alelos seleccionados ( $p$ ) en  $X'$ ;  $\sigma_x$  es la desviación estándar fenotípica entre individuos o progenies  $Y$  o  $MS$ ; y  $2\alpha_0$  es el cambio en la media genotípica de la población  $C_{n+1}$  respecto a la original sin

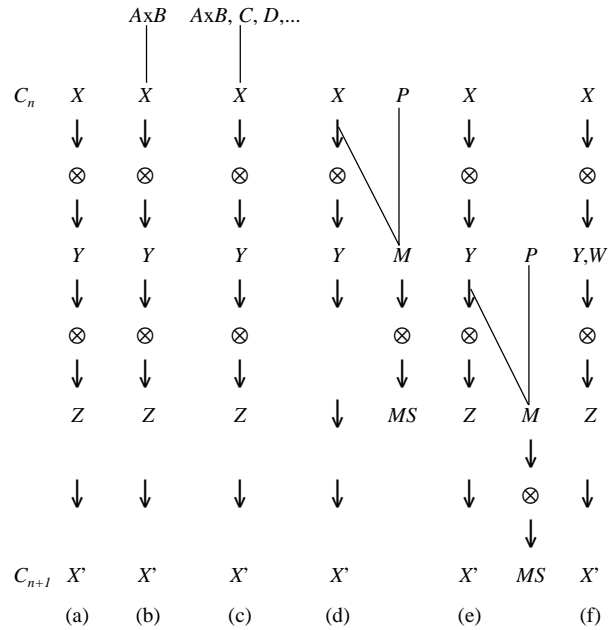
endogamia  $C_n$  por efecto de la selección con  $\alpha_0 = \sum_i^n (1 + (q_i - p_i)h_i)$  donde  $1$  y  $h$  son el valor genotípico del homocigote y heterocigote, respectivamente,  $p_i$  y  $q_i$  son las frecuencias génicas ( $p_i + q_i = 1$ ) y  $n$  es el número de loci.

La  $\Delta G$  para cada método fue formulada con base en un modelo que es general para el número de loci, dos alelos por locus, en presencia de efectos aditivos  $\left(\sigma_A^2 = 2 \sum_i^n p_i q_i \alpha_{0i}^2\right)$  y de dominancia

$\left[\sigma_D^2 = 4 \sum_i^n (p_i q_i h_i)^2\right]$  cuando hay equilibrio de ligamiento y ausencia de epistasias. Empig *et al.* (1972) derivaron algebraicamente la  $\Delta G$  de varios esquemas clásicos de selección recurrente intrapoblacional usando el modelo antes señalado, equivalen a la conexión por pedigrí entre  $X$  o  $M$  con  $X'$  (Figura 1). Con progenies endogámicas, la conexión por pedigrí es entre  $Y$  o  $MS$  con  $X'$ , sus  $\Delta G$  están presentadas en el Cuadro 1. Más detalles, incluyendo las derivaciones de  $\Delta G$  y la descripción de métodos en campo con progenies endogámicas, están en Benítez (1996a; 1997; 1998).

**Estimación de varianzas**

La varianza fenotípica  $\sigma_x^2$  entre las unidades de selección  $Y$  o  $MS$ , está compuesta por la varianza genética total  $(\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2)$ , fraccionada en varianza aditiva  $\left[\sigma_{Aj}^2 = 2(1 + F_j) \sum_i^n p_i q_i \alpha_{ji}^2\right]$  y de dominancia  $(\sigma_{Dj}^2 = \sigma_{Gj}^2 - \sigma_{Aj}^2)$  correspondientes al nivel de endogamia ( $F$ ) de tales unidades ( $j$ ) (Cuadro 2), más la varianza ambiental  $\sigma_E^2$  y posiblemente del componente de interacción genotipo por ambiente  $\sigma_{GE}^2$ . Para simplificar la comparación entre métodos, se supuso que no hay  $\sigma_{GE}^2$  y que  $\sigma_E^2$  es aproximadamente constante y repetida, ya que en igualdad de circunstancias ambientales, el efecto de la variación de  $\sigma_x^2$  en  $\Delta G$  es siempre menor comparado con el producido por  $\text{cov}(p, g)$  (Cockerham y Matzinger, 1985).



**Figura 1. Pedigrí para derivar la covarianza de los diferentes esquemas de selección recurrente:** (a) Selección masal de plantas  $F_2$  y por familias de líneas  $S_1$ ; (b) selección por familias de hermanos completos autofecundados; (c) selección familiar de medios hermanos autofecundados; (d) selección recurrente para aptitud combinatoria con líneas  $S_1$ ; (e) selección recurrente para aptitud combinatoria con líneas  $S_2$  y (f) selección por familias de líneas  $S_2$ .  $A, B, C, D, \dots$ , denotan a los progenitores tomados de una población bajo apareamiento aleatorio,  $X$  es el individuo o familia obtenida durante la recombinación del ciclo de selección  $C_n$ ;  $Y$  es el individuo o familia autofecundada;  $Z$  es el individuo o familia seleccionada y recombinada;  $X'$  es el individuo o familia del ciclo de selección  $C_{n+1}$ ;  $P$  es el probador de la aptitud combinatoria en (d) y (e) y que en este caso es uno de baja aptitud combinatoria;  $M$  es el mestizo y  $MS$  es el mestizo autofecundado.

**Figure 1. Pedigree for deriving covariances for different recurrent selection schemes:** (a)  $F_2$  mass selection and  $S_1$  family selection; (b) selfed full sib family selection; (c) selfed half sib family selection; (d) recurrent selection for combining ability with lines  $S_1$ ; (e) recurrent selection for combining ability with lines  $S_2$  and (f) family selection of lines  $S_2$ .  $A, B, C, D, \dots$ , denotes parents taken from a panmictic population under random crossing,  $X$  is the individual or family obtained during the recombination of the  $C_n$  selection cycle;  $Y$  is the self pollination individual of family;  $Z$  is the selected or recombined individual or family;  $X'$  is the individual or family of the  $C_{n+1}$  selection cycle;  $P$  is the tester of the combining ability in (d) and (e) and that in this case it is one of low combining ability;  $M$  is a top cross progeny and  $MS$  the selfed top cross progeny.

The genetic gain among  $Y$  selection units was expressed as  $\Delta G = k[\text{cov}(p, g) / \sigma_x](2\alpha_0)$  (Empig *et al.*, 1972), where  $k$  is the selection intensity;  $\text{cov}(p, g)$  is the covariance established among the

**Cuadro 1. Avance genético esperado para nueve métodos de selección recurrente con base en la evaluación y recombinación de plantas o progenies autofecundadas y la duración de su ciclo de selección en años.**

**Table 1. Expected genetic gain for nine recurrent selection methods based on the evaluation and recombination of selfed plants or selfed progenies and duration of their selection cycle in years.**

Método	Avance genético por ciclo <sup>¶</sup>	Duración del ciclo en años <sup>†</sup>		
		(A)	(B)	(C)
1. Selección masal (SM)	$3k_{SM} pq \alpha_0 \alpha_2 / \sigma_{SM}$	3	2	1
2. Selección por familias de medios hermanos (SFMH)	$(1/2)k_{MH} pq \alpha_0 \alpha_1 / \sigma_{MH}$	3	2	1
3. Selección por familias de hermanos completos (SFHC)	$(1)k_{HC} pq \alpha_0 \alpha_1 / s_{HC}$	3	2	1
4. Selección recurrente para aptitud combinatoria con líneas S <sub>1</sub> (SRACGS1) <sup>§</sup>	$(1)k_{MS1} pq \alpha_0 (\alpha_1 + ph) / \sigma_{MS1}$	4	2	2
5. Selección recurrente para aptitud combinatoria con líneas S <sub>2</sub> (SRACGS2) <sup>§</sup>	$(3/2)k_{MS2} pq \alpha_0 (\alpha_1 + ph) / \sigma_{MS2}$	5	3	2
6. Selección familiar de líneas S <sub>1</sub> (SFS1)	$2k_{SFS1} pq \sigma_0 \sigma_1 / \sigma_{SFS1}$	3	2	1
7. Selección por familias de líneas S <sub>2</sub> (SFS2)	$3k_{SFS2} pq \sigma_0 \sigma_3 / \sigma_{SFS2}$	4	2	2
8. Selección combinada de líneas S <sub>1</sub> (SCS1)	$2k_{B SFS1} pq \sigma_0 \sigma_1 / \sigma_{SFS1} + k_{W SFS1} pq u \sigma_0 / \sigma_{W SFS1}$	3	2	1
9. SCS1 alternada con SFS2 (SA)	SCS1 + SFS2	4	3	2

<sup>†</sup>  $\alpha_0=1+(q-p)h$ ;  $\alpha_1=1+(1/2)(q-p)h$ ;  $\alpha_2=1+(1/3)(q-p)h$  y  $\alpha_3=1+(1/6)(q-p)h$ ;  $k$  = intensidad de selección, entre ( $k_B$ ) y dentro ( $k_W$ );  $p$  y  $q$  = frecuencias génicas, y  $s$  = la desviación estándar fenotípica.

<sup>¶</sup> Cuando no es posible el cruzamiento de las unidades de selección en el lote de evaluación: A, B y C representan: sin, con una y con dos estaciones secundarias en invierno, respectivamente, para la recombinación y la autofecundación.

<sup>§</sup> El probador es el de bajo rendimiento (*aa*) con evaluación del mestizo autofecundado (*MS*).

Del Cuadro 2, la desviación estándar fenotípica entre unidades de selección en términos de parámetros genéticos de la población original con  $p=0.5$ , es:

$$\begin{aligned} \sigma_{SM} &= \left[ (3/2)\sigma_A^2 + (3/4)\sigma_D^2 + \sigma_E^2 \right]^{1/2}, \\ \sigma_{MH} &= \left[ (1/4)\sigma_A^2 + (\sigma_e^2 / r) + (\sigma_{WG \cdot MHS}^2 + \sigma_{WE}^2) / mr \right]^{1/2} \\ \sigma_{HC} &= \left[ (1/2)\sigma_A^2 + (1/16)\sigma_D^2 + (\sigma_e^2 / r) + (\sigma_{WG \cdot HCS}^2 + \sigma_{WE}^2) / mr \right]^{1/2} \\ \sigma_{MS} &= \left[ (1/4)\sigma_A^2 + (1/8)\sigma_D^2 + (\sigma_e^2 / r) + (\sigma_{WG \cdot MS1}^2 + \sigma_{WE}^2) / mr \right]^{1/2} \\ \sigma_{MS2} &= \left[ (3/8)\sigma_A^2 + (3/16)\sigma_D^2 + (\sigma_e^2 / r) + (\sigma_{WG \cdot MS2}^2 + \sigma_{WE}^2) / mr \right]^{1/2} \\ \sigma_{S1} &= \left[ \sigma_A^2 + (1/4)\sigma_D^2 + (\sigma_e^2 / r) + (\sigma_{WG \cdot S1}^2 + \sigma_{WE}^2) / mr \right]^{1/2} \\ \sigma_{S2} &= \left[ (3/2)\sigma_A^2 + (3/16)\sigma_D^2 + (\sigma_e^2 / r) + (\sigma_{WG \cdot S2}^2 + \sigma_{WE}^2) / mr \right]^{1/2} \end{aligned}$$

mean genotypic value ( $g$ ) of  $Y$  or  $MS$  with the frequency of the selected alleles ( $p$ ) in  $X'$ ;  $\sigma_x$  is the phenotypic standard deviation among individuals or progenies  $Y$  or  $MS$ ; and  $2\alpha_0$  is the change in the genotypic mean of the  $C_{n+1}$  population with respect to the non-inbred original  $C_n$

by the effect of selection with  $\alpha_0 = \sum_i^n (1 + (q_i - p_i)h_i)$  where 1 and  $h$

are genotypic values of homozygote and heterozygote, respectively,  $p_i$  and  $q_i$  are gene frequencies ( $p_i + q_i = 1$ ), and  $n$  is the number of loci.

The  $\Delta G$  for each method was formulated based on a model which is general for the number of loci, two alleles per locus, in presence of additive

$$\text{effects } \left( \sigma_A^2 = 2 \sum_i^n p_i q_i \alpha_{0i}^2 \right) \text{ and dominance } \left[ \sigma_D^2 = 4 \sum_i^n (p_i q_i h_i)^2 \right]$$

when there is an equilibrium of ligament and absence of epistasis. Empig *et al.* (1972) algebraically derived the  $\Delta G$  of several classical methods of recurrent intra-population selection using the aforementioned model, which is equivalent to the connection by pedigree between  $X$  or  $M$  and  $X'$  (Figure 1). With selfed progenies the connection by pedigree is between  $Y$  or  $MS$  and  $X'$ ; their  $\Delta G$  are shown in Table 1. More details, including the  $\Delta G$  derivations and description of field methods with selfed progenies, can be found at Benítez (1996a; 1997; 1998).

**Variance estimates**

The phenotypic variance  $\sigma_x^2$  among selection units  $Y$  or  $MS$  is composed by the total genetic variance ( $\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2$ ), separated

$$\text{in additive } \left[ \sigma_{Aj}^2 = 2(1 + F_j) \sum_i^n p_i q_i \alpha_{ji}^2 \right] \text{ and dominance variance}$$

( $\sigma_{Dj}^2 = \sigma_{Gj}^2 - \sigma_{Aj}^2$ ), corresponding to the level of inbreeding ( $F$ ) of such units ( $j$ ) (Table 2), plus the environmental variance  $\sigma_E^2$ , and possibly the component of genotype interaction per environment  $\sigma_{G \cdot E}^2$ . In order to simplify the comparison among methods, it was assumed that there is no  $\sigma_{G \cdot E}^2$  and that  $\sigma_E^2$  is approximately constant and repeated, since under equal environmental circumstances, the variation effect of  $\sigma_x^2$  in  $\Delta G$  is always lower as compared to that produced by cov ( $p, g$ ) (Cockerham and Matzinger, 1985).

From Table 2, the phenotypic standard deviation between selection units, in terms of genetic parameters of the original population with  $p=0.5$  is

$$\begin{aligned} \sigma_{SM} &= \left[ (3/2)\sigma_A^2 + (3/4)\sigma_D^2 + \sigma_E^2 \right]^{1/2}, \\ \sigma_{MH} &= \left[ (1/4)\sigma_A^2 + (\sigma_e^2 / r) + (\sigma_{WG \cdot MHS}^2 + \sigma_{WE}^2) / mr \right]^{1/2} \\ \sigma_{HC} &= \left[ (1/2)\sigma_A^2 + (1/16)\sigma_D^2 + (\sigma_e^2 / r) + (\sigma_{WG \cdot HCS}^2 + \sigma_{WE}^2) / mr \right]^{1/2} \\ \sigma_{MS} &= \left[ (1/4)\sigma_A^2 + (1/8)\sigma_D^2 + (\sigma_e^2 / r) + (\sigma_{WG \cdot MS1}^2 + \sigma_{WE}^2) / mr \right]^{1/2} \\ \sigma_{MS2} &= \left[ (3/8)\sigma_A^2 + (3/16)\sigma_D^2 + (\sigma_e^2 / r) + (\sigma_{WG \cdot MS2}^2 + \sigma_{WE}^2) / mr \right]^{1/2} \end{aligned}$$

**Cuadro 2. Varianza genética de las diferentes unidades de selección autofecundadas (USS) utilizadas para el caso de un locus con dos alelos. Table 2. Genetic variance of different selfed selection units (USS) used for the case of a locus with two alleles.**

USS	Varianza aditiva <sup>†</sup>		Varianza de dominancia	
	Entre (B)	Dentro (W)	Entre (B)	Dentro (W)
Individuo	$3pq\alpha_2^2$		$(1/3)pq(2+pq)h^2$	
Medios hermanos	$(1/2)pq\alpha_1^2$	$(5/2)pq\alpha_1^2$		$(1/3)pq(2+pq)h^2$
Hermanos completos	$(1)pq\alpha_1^2$	$(2)pq\alpha_1^2$	$(1/4)p^2q^2h^2$	$(1/3)pq[2+(1/4)pq]h^2$
Mestizos con líneas $S_1^{\parallel}$	$(1/2)pqu^2$	$(5/2)pqu^2$	$(1/8)pqh^2$	$(5/2)p^2q^2h^2$
Mestizos con líneas $S_2^{\parallel}$	$(3/4)pqu^2$	$(11/4)pqu^2$	$(3/16)pqh^2$	$(3/2)p^2q^2h^2$
Líneas $S_1$	$2pq\alpha_1^2$	$(1)pqu^2$	$(1)p^2q^2h^2$	$(1/2)pqh^2$
Líneas $S_2$	$3pq\alpha_3^2$	$(1/2)pqu^2$	$(1/12)pq(2+pq)h^2$	$(1/4)pqh^2$

<sup>†</sup>  $\alpha_1=1+(1/2)(q-p)h$ ;  $\alpha_2=1+(1/3)(q-p)h$ ;  $\alpha_3=1+(1/6)(q-p)h$ ;  $u = 1$  y es el valor genotípico del homocigote y  $h =$  valor genotípico del heterocigote;  $p$  y  $q =$  frecuencias génicas.

<sup>||</sup> El probador de las líneas es el de bajo rendimiento con evaluación de mestizos autofecundados.

donde  $r=2$  es el número de repeticiones,  $m=20$  es el número de plantas por parcela,  $\sigma_e^2$  es la varianza ambiental entre parcelas,  $\sigma_{WE}^2$  es la varianza ambiental dentro de parcelas ( $\sigma_E^2 = \sigma_e^2 + \sigma_{WE}^2$ ) y  $\sigma_{WG}^2$  es la varianza genética dentro de cada tipo de unidad de selección autofecundada también estimada a partir del Cuadro 2. Las desviaciones estándares fenotípicas dentro de unidades de selección ( $\sigma_w$ ) para los métodos 8 y 9 (Cuadro 1) fueron calculadas como:

$$\sigma_{WS1} = (\sigma_{WG'S1}^2 + \sigma_{WE}^2)^{1/2} \quad (1)$$

#### Eficiencias genéticas relativas

La comparación entre métodos se hizo bajo la premisa de que en los Valles de la Mesa Central de México (VMCM) la estación principal de cultivos anuales autógamos es la de verano-otoño (junio-octubre), complementada con dos estaciones secundarias: la de otoño-invierno (noviembre-febrero) y la de invierno-primavera (febrero-mayo), ambos en invernadero para recombinación y autofecundación, (Benítez, 1996a). Con base en el tiempo requerido para completar un ciclo de selección, la  $\Delta G$  de cada método se dividió por la longitud del ciclo en los VMCM (Cuadro 1, columna C); cuando no hubo estaciones secundarias el divisor de  $\Delta G$  fue el dato mostrado en la columna A, y el dato de la columna B se utilizó cuando hubo una sola estación secundaria durante el periodo de invierno-primavera. El cálculo de la eficiencia genética relativa (ER) fue con respecto a la  $\Delta G_{SFS1}$  por unidad de tiempo, en la ecuación  $ER=(\Delta G_j/\Delta G_{SFS1})100$ ; donde j fue cualquiera de los siete métodos restantes (Cuadro 1) excluyendo SM. Los métodos de selección con mayor ER que SFS1 fueron comparados con SM.

Cada  $\Delta G$  se calculó para el caso de un locus con dos alelos, con los valores de  $p=0.1, 0.3, 0.5, 0.7$  y  $0.9$  y de  $a=0, 0.5, 0.75, 1.0$  y  $1.5$ . Para  $\sigma_E^2$  se usaron dos valores: 2.9 (baja heredabilidad,  $h^2=0.2$ ) y 0.6 (alta,  $h^2=0.5$ ); para individuos autofecundados obtenidos de una población panmíctica, con  $h^2 = [(3/2)\sigma_A^2] / [(3/2)\sigma_A^2 + (3/4)\sigma_D^2 + \sigma_E^2]$  (Nyquist, 1991),  $p=q=0.5$  y  $a=0.75$  para cada locus. Los valores de  $h^2$  se tomaron de entre los más altos y más bajos para rendimiento de

$$\sigma_{S1} = \left[ \sigma_A^2 + (1/4)\sigma_D^2 + (\sigma_e^2/r) + (\sigma_{WG'S1}^2 + \sigma_{WE}^2)/mr \right]^{1/2}$$

$$\sigma_{S2} = \left[ (3/2)\sigma_A^2 + (3/16)\sigma_D^2 + (\sigma_e^2/r) + (\sigma_{WG'S2}^2 + \sigma_{WE}^2)/mr \right]^{1/2}$$

where  $r=2$  is the number of replications,  $m=20$  is the number of plants per plot,  $\sigma_e^2$  is the environmental variance among plots,  $\sigma_{WE}^2$  is the environmental variance within plots ( $\sigma_E^2 = \sigma_e^2 + \sigma_{WE}^2$ ) and  $\sigma_{WG}^2$  is the genetic variance within each type of selfed selection unit, estimated also from Table 2. The phenotypic standard deviations within selection units ( $\sigma_w$ ) for methods 8 and 9 were calculated as:

$$\sigma_{WS1} = (\sigma_{WG'S1}^2 + \sigma_{WE}^2)^{1/2} \quad (1)$$

#### Relative genetic efficiencies

Comparison among methods was done considering that the Plateau of the Valley of Central México (VCM) has a main annual autogamous cultivar season in summer-autumn (June-October), and two secondary seasons: autumn-winter (November-February) and winter-spring (February-May), both under greenhouse conditions for recombination and selfing respectively (Benitez, 1996a). On the basis of time required to complete one selection cycle, the  $\Delta G$  of each method was divided by the length of the cycle in the VCM (Table 1, column C); when lacking a secondary season the divisor of  $\Delta G$  was the data shown in column A. The data shown in column B was used when there was only one secondary cycle during the winter-spring period. Calculation of the relative genetic efficiency (ER) was with respect to  $\Delta G_{SFS1}$  per unit of time in the equation  $ER=(\Delta G_j/\Delta G_{SFS1})100$ ; where j was any of the seven remaining methods (Table 1) without SM. The selection methods with greater ER than SFS1 were compared with SM.

Each  $\Delta G$  was estimated for a locus with two alleles, with values of  $p=0.1, 0.3, 0.5, 0.7$  and  $0.9$  and  $a=0, 0.5, 0.75, 1.0$  and  $1.5$ . For  $\sigma_E^2$  two values were used 2.9 (low heritability,  $h^2=0.2$ ) and 0.6 (high,  $h^2=0.5$ ) for selfed progenies obtained in a panmictic population with  $h^2 = [(3/2)\sigma_A^2] / [(3/2)\sigma_A^2 + (3/4)\sigma_D^2 + \sigma_E^2]$  (Nyquist, 1991),

grano en especies autógamas (Burton, 1987) y el de  $a=0.75$  por ser el dato más frecuente para rendimiento de grano en maíz (Hallauer y Miranda, 1981). Como  $\sigma_E^2 = \sigma_e^2 + \sigma_{WE}^2$ , que de acuerdo con la Ecuación (1) y haciendo a  $\sigma_W^2 = 8\sigma_e^2$  corresponde a progenies autofecundadas (Benítez, 1996b), se tiene que:  $\sigma_e^2 = (\sigma_E^2 + \sigma_{WG}^2)/9$  y  $\sigma_{WE}^2 = \sigma_E^2 - \sigma_e^2$ .

La presión de selección ( $P$ ), a igual tamaño efectivo ( $Ne$ ) de unidades seleccionadas y recombinadas fue  $P_{SFS1} = P_{MH} = P_{HC} = P_{MS1} = 20 P_{SM}$ , cuando se evaluaron 20 plantas por familia. Por ejemplo, si  $P_{SM} = 1\%$  ( $k_{SM} = 2.67$ ), con 6000 plantas individuales (300 familias) evaluadas en competencia completa, 60 son seleccionadas y representan una  $P = 20\%$  para familias. En la  $SCS1$  la  $P$  entre ( $P_B$ ) y dentro ( $P_W$ ) son iguales a  $10\%$  ( $k_B = k_W = 1.76$ ) con  $P_{SM} = P_{SCS1}$ . Del ejemplo, con unidades  $S_2$ ,  $P_{SFS2} = P_{MS2} = 30 P_{SM} = 0.30$  ( $k_{SFS2} = 1.16$ ). Respecto a  $P$ , se realizó una segunda comparación entre métodos de selección con  $P = 0.05$  ( $k = 2.06$ ) para todos los métodos.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La  $ER$  entre métodos de selección con prueba de progenie o familias para cada tríada de valores de  $p$ ,  $a$  y  $h^2$ , en los arreglos estacionales  $A$ ,  $B$  y  $C$ , para el mismo valor de  $P$ , se muestra en el Cuadro 3. El efecto de  $h^2$  y  $a$  en la  $ER$  de cada método de selección fue mínimo. Por ejemplo, su valor para la  $SFHC$  en los arreglos estacionales  $A$ ,  $B$  y  $C$  con  $p = 0.5$ ,  $a = 0.75$  y  $h^2 = 0.5$  fue 1.02; con los mismos valores de  $p$  y  $a$  pero con  $h^2 = 0.2$ , la  $ER$  fue de 0.99. Al promediar las  $ER$  para todo valor de  $p$ ,  $a$  y método de selección con prueba de familias para el arreglo estacional  $A$ , se obtuvo 1.01 para  $h^2 = 0.5$  y 1.04 para  $h^2 = 0.2$ . Que los resultados hayan mostrado una baja dependencia de la magnitud de  $\sigma_E^2$ , indica que el denominador de  $\Delta G$  para cada método (Cuadro 1) no afectó la categorización de la  $ER$  de métodos, como sí ocurrió con el numerador (Cockerham y Matzinger, 1985). Lo anterior sugiere que las relaciones observadas entre métodos con evaluación de progenies tienen una validez general para cualquier valor de  $h^2$ . Para el caso de  $a$  y en equilibrio de ligamiento, por cada generación de autofecundación la frecuencia de los heterocigotes se reduce a la mitad, al igual que el grado promedio de dominancia. Así, con progenies  $S_1$  la amplitud real de evaluación de  $a$  fue de 0.0 a 0.75, y con progenies  $S_2$  de 0.0 a 0.38. En estas circunstancias, el uso de progenies endogámicas reduce la probabilidad de enmascaramiento de los efectos aditivos por los de dominancia, al igual que el efecto de  $a$  en  $\Delta G$ .

Con  $SFMH$ ,  $SFHC$  y  $SCS1$  se tuvieron las mismas fases genealógicas (Figura 1) y la misma longitud del ciclo en años (Cuadro 1); de ahí que sus  $ER$  respecto a  $SFS1$  fueran las mismas en los tres arreglos. Por esta razón las  $ER$  para  $SFMH$ ,  $SFHC$  y  $SCS1$  sólo se presentan para el arreglo estacional  $C$  del Cuadro 3. De estos tres métodos ( $SFMH$ ,  $SFHC$  y  $SCS1$ ), sólo la  $\Delta G$  de  $SFHC$  fue prácticamente igual a la de  $SFS1$ . En promedio, las menores  $ER$  se obtuvieron para  $SRACS1$  y  $SCRCS2$ . Para

$p = q = 0.5$  and  $a = 0.5$  for each locus.  $h^2$  values were taken from the highest and lowest for grain yield in autogamous species (Burton, 1987) and  $a = 0.75$  the most frequent data for grain yield in maize (Hallauer and Miranda, 1981). Since  $\sigma_E^2 = \sigma_e^2 + \sigma_{WE}^2$ , according to Equation (1) and making  $\sigma_W^2 = 8\sigma_e^2$  corresponding to the selfed progenies  $\sigma_e^2 = (\sigma_E^2 + \sigma_{WG}^2)/9$  and  $\sigma_{WE}^2 = \sigma_E^2 - \sigma_e^2$  (Benitez, 1996b).

The selection pressure ( $P$ ) at equal effective size ( $Ne$ ) of selected and recombinated units, was  $P_{SFS1} = P_{MH} = P_{HC} = P_{MS1} = 20 P_{SM}$ , when 20 plants per family were evaluated. For example, if  $P_{SM} = 1\%$  ( $k_{SM} = 2.67$ ), with 6000 plants (300 families) evaluated in complete competition, 60 are selected and represent  $P = 20\%$  for families. In  $SCS1$ ,  $P$  between ( $P_B$ ) and within ( $P_W$ ) are equal to  $10\%$ . ( $k_B = k_W = 1.76$ ) with  $P_{SM} = P_{SCS1}$ . From the example, with  $S_2$  units,  $P_{SFS2} = P_{MS2} = 30 P_{SM} = 0.30$  ( $k_{SFS2} = 1.16$ ). Regarding  $P$ , a second comparison among selection methods was done with  $P = 0.05$  ( $k = 2.06$ ) for all methods.

## RESULTS AND DISCUSSION

The  $ER$  among selection methods with tests for progeny or families for each triad of  $p$ ,  $a$  and  $h^2$  in cycles  $A$ ,  $B$  and  $C$  for the same  $P$  value, is shown in Table 3. The effect of  $h^2$  and  $a$  in the  $ER$  of each selection method was minimum. For example, the  $ER$  value for  $SFHC$  in cycles  $A$ ,  $B$  and  $C$  with  $p = 0.5$ ,  $a = 0.75$  and  $h^2 = 0.5$  was 1.02, with the same values of  $p$  and  $a$ , but with  $h^2 = 0.2$ , the  $ER$  was 0.99. When averaging the  $ER$  for all value of  $p$ ,  $a$ , and selection method with family tests for cycle  $A$ , the results were 1.01 for  $h^2 = 0.5$  and 1.04 for  $h^2 = 0.2$ . The low dependence of the results with the magnitude of  $\sigma_E^2$ , shows that the denominator of  $\Delta G$  in each method (Table 1) did not affect the ranking of the  $ER$  methods unlike what happened with the numerator (Cockerham and Matzinger, 1985). This suggests that the relations observed among methods in progenies evaluation have a general validity for any  $h^2$  value. For the  $a$  case and in equilibrium of ligament, for each selfed generation the frequency of heterocigotes is reduced by half, as well as dominance average grade. In progenies  $S_1$  the real extent of the evaluation of  $a$ , was from 0.0 to 0.75 and in  $S_2$  progenies from 0.0 to 0.38. Under these circumstances, the use of inbred progenies reduces the probability of masking the additive effects for those of dominance, as well as the effect of  $a$  on  $\Delta G$ .

$SFMH$ ,  $SFHC$  and  $SCS1$  had the same genealogy aspects (Figure 1) and the same length cycle in years (Table 1); therefore, the  $ER$  of the  $SFS1$  were the same in the three season arrangements. For this reason the  $ER$  for  $SFMH$ ,  $SFHC$  and  $SCS1$  are only presented for cycle  $C$ , Table 3. For the three methods,  $SFMH$ ,  $SFHC$  and  $SCS1$ , only the  $\Delta G$  of the  $SFHC$  was practically the same as  $SFS1$ . On average, the lowest  $ER$  were obtained for  $SRACS1$  and  $SRACS2$ . For  $SRACS1$  were 55, 72 and 36% and for  $SRACS2$  58, 64 and 49% for cycles  $A$ ,  $B$  and  $C$ . These results are consequence of their longer selection

**Cuadro 3. Eficiencia relativa de la ganancia genética obtenida con siete métodos de selección recurrente respecto a la de la selección por familias de líneas  $S_1$  en tres niveles de comparación: Sin (A), con una (B) y con dos (C) estaciones secundarias en invierno para recombinación y autofecundación, con dos heredabilidades ( $h^2$ ), cinco grados de dominancia ( $a$ ) y para cinco frecuencias génicas ( $p$ ) (de 0.1 a 0.9).**

**Table 3. Relative efficiency of the genetic gain obtained with seven recurrent selection methods respect to genetic gain of  $S_1$  lines family selection in three comparison levels: without (A), with one (B) and with two (C) seasonal secondary cycles in winter for recombination and selfing, with two heritabilities ( $h^2$ ), five dominance degrees ( $a$ ), and five genic frequencies ( $p$ ) (from 0.1 to 0.9).**

$(p)$	$(a)$	$h^2$	$A^\dagger$				$B$				$C$						
			(3)	(4)	(5)	(7)	(3)	(4)	(5)	(7)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
0.1	0.00	0.2	0.97	0.43	0.47	1.58	1.29	0.58	0.53	1.40	0.53	0.92	0.65	0.29	0.39	0.81	1.05
0.3	0.00	0.2	0.97	0.47	0.50	1.60	1.29	0.62	0.55	1.42	0.58	0.96	0.65	0.31	0.41	0.84	1.07
0.5	0.00	0.2	0.97	0.47	0.50	1.61	1.29	0.64	0.56	1.43	0.59	0.97	0.65	0.32	0.42	0.85	1.07
0.7	0.00	0.2	0.97	0.47	0.50	1.60	1.29	0.62	0.55	1.42	0.58	0.96	0.65	0.31	0.41	0.84	1.07
0.9	0.00	0.2	0.97	0.43	0.47	1.58	1.29	0.58	0.53	1.40	0.53	0.92	0.65	0.29	0.39	0.81	1.05
0.1	0.50	0.2	0.94	0.46	0.51	1.58	1.30	0.61	0.56	1.40	0.55	0.95	0.65	0.31	0.42	0.80	1.05
0.3	0.50	0.2	0.94	0.49	0.52	1.58	1.26	0.66	0.58	1.40	0.59	0.98	0.63	0.33	0.44	0.84	1.05
0.5	0.50	0.2	0.98	0.51	0.53	1.63	1.31	0.68	0.59	1.45	0.59	0.98	0.65	0.34	0.45	0.86	1.09
0.7	0.50	0.2	1.00	0.52	0.56	1.64	1.33	0.70	0.62	1.45	0.56	0.97	0.66	0.35	0.46	0.85	1.09
0.9	0.50	0.2	1.11	0.57	0.63	1.73	1.48	0.76	0.70	1.54	0.51	0.95	0.74	0.38	0.53	0.83	1.16
0.1	0.75	0.2	0.93	0.47	0.51	1.53	1.24	0.64	0.56	1.36	0.56	0.95	0.62	0.32	0.42	0.80	1.02
0.3	0.75	0.2	0.96	0.51	0.54	1.59	1.28	0.68	0.60	1.41	0.59	0.99	0.64	0.34	0.45	0.84	1.06
0.5	0.75	0.2	0.99	0.52	0.55	1.64	1.32	0.70	0.61	1.45	0.59	0.99	0.66	0.35	0.46	0.86	1.09
0.7	0.75	0.2	1.03	0.56	0.60	1.68	1.38	0.74	0.66	1.49	0.53	0.97	0.69	0.37	0.50	0.86	1.12
0.9	0.75	0.2	1.19	0.66	0.71	1.82	1.59	0.88	0.79	1.62	0.50	0.93	0.79	0.44	0.59	0.84	1.22
0.1	1.00	0.2	0.92	0.47	0.51	1.52	1.23	0.62	0.57	1.35	0.57	0.98	0.61	0.31	0.43	0.79	1.01
0.3	1.00	0.2	0.96	0.52	0.52	1.59	1.28	0.68	0.61	1.41	0.61	1.00	0.64	0.34	0.45	0.84	1.06
0.5	1.00	0.2	1.00	0.55	0.57	1.65	1.34	0.74	0.64	1.47	0.60	1.00	0.67	0.37	0.48	0.86	1.10
0.7	1.00	0.2	1.06	0.60	0.63	1.71	1.42	0.80	0.71	1.52	0.53	1.01	0.70	0.40	0.53	0.86	1.14
0.9	1.00	0.2	1.32	0.76	0.82	1.97	1.77	1.02	0.91	1.75	0.49	0.93	0.88	0.51	0.68	0.86	1.32
0.1	1.50	0.2	0.91	0.49	0.53	1.51	1.22	0.66	0.59	1.34	0.59	1.00	0.61	0.33	0.44	0.79	1.01
0.3	1.50	0.2	0.96	0.53	0.56	1.57	1.28	0.70	0.63	1.39	0.62	1.01	0.64	0.35	0.47	0.81	1.05
0.5	1.50	0.2	1.02	0.61	0.61	1.67	1.37	0.82	0.68	1.49	0.62	1.02	0.68	0.41	0.51	0.86	1.12
0.7	1.50	0.2	1.19	0.69	0.74	1.85	1.59	0.92	0.83	1.65	0.57	1.03	0.79	0.46	0.62	0.88	1.24
0.9	1.50	0.2	1.85	1.22	1.10	2.56	2.46	1.62	1.23	2.27	0.51	0.98	1.23	0.81	0.92	0.95	1.71
0.1	0.00	0.5	0.95	0.49	0.51	1.61	1.26	0.66	0.57	1.43	0.60	1.00	0.63	0.33	0.43	0.89	1.08
0.3	0.00	0.5	0.95	0.50	0.51	1.66	1.26	0.66	0.57	1.47	0.64	1.00	0.63	0.33	0.42	0.95	1.11
0.5	0.00	0.5	0.95	0.50	0.51	1.67	1.26	0.68	0.57	1.48	0.64	1.00	0.63	0.34	0.43	0.96	1.11
0.7	0.00	0.5	0.95	0.50	0.51	1.66	1.26	0.66	0.57	1.47	0.64	1.00	0.63	0.33	0.42	0.95	1.11
0.9	0.00	0.5	0.95	0.49	0.51	1.61	1.26	0.66	0.57	1.43	0.60	1.00	0.63	0.33	0.43	0.89	1.08
0.1	0.50	0.5	0.97	0.51	0.53	1.64	1.30	0.68	0.59	1.45	0.64	1.02	0.65	0.34	0.44	0.88	1.09
0.3	0.50	0.5	0.93	0.52	0.52	1.64	1.24	0.68	0.58	1.45	0.65	1.01	0.62	0.34	0.43	0.94	1.09
0.5	0.50	0.5	0.95	0.53	0.53	1.67	1.26	0.70	0.59	1.48	0.65	1.01	0.63	0.35	0.44	0.96	1.11
0.7	0.50	0.5	0.98	0.53	0.53	1.70	1.32	0.70	0.59	1.51	0.62	1.00	0.66	0.35	0.44	0.95	1.14
0.9	0.50	0.5	1.04	0.56	0.59	1.70	1.36	0.74	0.66	1.51	0.57	1.02	0.68	0.37	0.49	0.90	1.13
0.1	0.75	0.5	0.93	0.50	0.52	1.58	1.24	0.66	0.58	1.41	0.64	1.01	0.62	0.33	0.44	0.87	1.06
0.3	0.75	0.5	0.95	0.53	0.54	1.67	1.27	0.70	0.60	1.48	0.67	1.02	0.63	0.35	0.45	0.95	1.11
0.5	0.75	0.5	0.96	0.53	0.55	1.68	1.28	0.72	0.61	1.49	0.66	1.02	0.64	0.36	0.46	0.96	1.12
0.7	0.75	0.5	0.98	0.55	0.56	1.70	1.31	0.72	0.62	1.51	0.65	1.02	0.66	0.36	0.47	0.96	1.14
0.9	0.75	0.5	1.04	0.60	0.63	1.73	1.39	0.80	0.70	1.53	0.61	1.03	0.70	0.40	0.52	0.91	1.15
0.1	1.00	0.5	0.93	0.50	0.52	1.58	1.24	0.66	0.58	1.41	0.63	1.02	0.62	0.33	0.44	0.87	1.06
0.3	1.00	0.5	0.99	0.53	0.53	1.64	1.25	0.70	0.59	1.45	0.66	1.02	0.63	0.35	0.45	0.93	1.09
0.5	1.00	0.5	0.98	0.54	0.55	1.70	1.31	0.72	0.62	1.51	0.67	1.03	0.65	0.36	0.46	0.96	1.14
0.7	1.00	0.5	1.02	0.59	0.59	1.74	1.36	0.78	0.66	1.55	0.66	1.07	0.68	0.39	0.49	0.96	1.16
0.9	1.00	0.5	1.13	0.65	0.68	1.83	1.51	0.86	0.75	1.63	0.60	1.05	0.75	0.43	0.56	0.93	1.22

Cuadro 3 (Continúa).

<i>p</i>	<i>a</i>	<i>h</i> <sup>2</sup>	<i>A</i> <sup>†</sup>				<i>B</i>				<i>C</i>						
			(3)	(4)	(5)	(7)	(3)	(4)	(5)	(7)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
0.1	1.50	0.5	0.93	0.52	0.54	1.58	1.24	0.70	0.60	1.41	0.67	1.02	0.62	0.35	0.45	0.87	1.06
0.3	1.50	0.5	0.96	0.53	0.56	1.65	1.28	0.70	0.62	1.47	0.67	1.04	0.64	0.35	0.47	0.92	1.10
0.5	1.50	0.5	0.99	0.59	0.59	1.70	1.32	0.78	0.66	1.51	0.67	1.05	0.66	0.39	0.49	0.94	1.13
0.7	1.50	0.5	1.13	0.65	0.69	1.86	1.51	0.86	0.76	1.65	0.68	1.13	0.75	0.43	0.57	0.97	1.24
0.9	1.50	0.5	1.62	1.00	1.04	2.39	2.16	1.34	1.16	2.13	0.66	1.21	1.08	0.67	0.27	1.00	1.59

<sup>†</sup> (1) Selección por familias de medios hermanos (*SFMH*); (2) Selección por familias de hermanos completos (*SFHC*); (3) Selección por familias de líneas *S*<sub>2</sub> (*SFS2*); (4) Selección recurrente para aptitud combinatoria con líneas *S*<sub>1</sub> (*SRACS1*); (5) Selección recurrente para aptitud combinatoria con líneas *S*<sub>2</sub> (*SRACS2*); (6) Selección combinada de líneas *S*<sub>1</sub> (*SCS1*) y (7) Selección alternante (*SA*) = *SCS1* + *SFS2*. La *SFMH*, *SFHC* y *SCS1* tienen las mismas fases genealógicas (Figura 1) y la misma longitud del ciclo en años (Cuadro 1) que la *SFS1* razón por la que todas las *ER* únicamente se presentan para el arreglo estacional *C*.

*SRACS1* fueron 55, 72 y 36%, y para *SRCS2* de 58, 64 y 49% en los arreglos estacionales *A*, *B* y *C*. Estos resultados son consecuencia de la mayor longitud de sus ciclos de selección. La  $\Delta G$  de *SFS2* fue similar a la de *SFS1* en el arreglo estacional *A*, superior en el arreglo *B* e inferior en el *C*. La mayor *ER* entre métodos en las tres estaciones fue la de *SA*, porque éste aprovecha la fase de derivación de líneas *S*<sub>2</sub> como parte de la selección al incluir al método *SCS1*.

Cuando se compararon métodos de selección que evaluaban progenies con el método de selección masal, *h*<sup>2</sup> cobró importancia (Gallais, 1993), al igual que el número efectivo de unidades seleccionadas y recombinadas (Cuadro 4). Con igual *P*, los métodos *SFHC*, *SFS1*, *SFS2* y *SA* superaron en *ER* a la *SM*. Para *p*=0.5, *a*=0.75 y *h*<sup>2</sup>=0.2 las *ER* variaron de 1.36:1 (*SFHC* en los arreglos estacionales *A*, *B* y *C*) hasta 2.37:1 (*SA* en el arreglo *A*). Con los mismos valores de *p* y *a*, pero con *h*<sup>2</sup>=0.5, las *ER* fueron de 1.02:1 (*SFHC*) hasta 1.72:1 (*SA* en el arreglo *A*). Sin embargo, el manejar una misma intensidad de selección en las comparaciones realizadas, siempre se favorecerá la  $\Delta G$  de aquellas donde se evalúan familias respecto a las que evalúan individuos; ello por la baja cantidad de unidades de selección recombinadas en los primeros. Esta diferencia en favor de las familias, se acentúa cuando se suma la endogamia acumulada en las unidades recombinadas de generaciones de autofecundación diferentes (Falconer, 1971). Tratándose de programas de selección a corto plazo o de poblaciones abiertas con inclusión de nuevo germoplasma después de cada tres o cuatro ciclos de selección, la comparación de métodos con igual *P* es válida, pues no se requiere mantener la variabilidad genética y la oportunidad de recombinación entre el material seleccionado (Hallauer y Miranda, 1981). Sin embargo, es deseable mantener poblaciones cerradas en programas de selección recurrente a largo plazo. Como lo señalan Beaver y Kelly (1994) debe considerarse en la comparación de métodos de selección, igual número efectivo

cycles. The  $\Delta G$  of *SFS2* was similar to *SFS1* in cycle *A*, superior in cycle *B* and lower in cycle *C*. The largest *ER* among methods in three cycles was that of *SA*, since this method takes advantage of *S*<sub>2</sub> line derivations as part of the selection because includes the *SCS1* method.

When progeny evaluation methods were compared, with the mass selection method, *h*<sup>2</sup> gained importance (Gallais, 1993), as well as the effective number of selected and recombined units (Table 4). For the same *P*, methods *SFHC*, *SFS1*, *SFS2* and *SA* were superior in *ER* to *SM*. For *p*=0.5, *a*=0.75 and *h*<sup>2</sup>=0.2 *ER* varied from 1.36:1 (*SFHC* in cycles *A*, *B* and *C*) to 2.37:1 (*SA* in cycle *A*). With the same values of *p* and *a*, but *h*<sup>2</sup>=0.5, the *ER* varied from 1.02:1 (*SFHC*) to 1.72:1 (*SA* in cycle *A*). However, when managing the same intensity of selection in the comparisons, the  $\Delta G$  of methods which evaluate families will be favoured over those which evaluate individual; this is due to low amount of recombined selection units in the first case. The difference in favor of the families is increased when the accumulated inbreeding of the recombined units of different selfed generations is added (Falconer, 1971). In open-pollinated populations which include new germplasm after three or four cycles of selection or in short selection programs, the comparison of evaluation methods with the same *P* is valid, because it is not required to keep the genetic variability and the opportunity of recombination of the selected material (Hallauer and Miranda, 1981). Nevertheless, it is desirable to keep the populations closed in long-term recurrent selection programs. As stated by Beaver and Kelly (1994), the same number of effective recombined and selected units (*N<sub>e</sub>*) should be considered when comparing selection methods. Of the comparisons with the same *N<sub>e</sub>* and *h*<sup>2</sup>=0.2, only the *SA* method was superior to *SM* in the three growing season arrangements; with the same *N<sub>e</sub>* but *h*<sup>2</sup>=0.5, the *SA* method reduced its efficiency approximately 30% in regard to *SM*, keeping an *ER*>1 only in arrangements *A* and *B*.

**Cuadro 4. Eficiencia genética relativa de los métodos de selección con igual o mayor respuesta por año a la obtenida con la selección por familias de líneas  $S_1$ , respecto a la obtenida con la selección masal, para frecuencias génicas ( $p$ ) entre cero y uno, dos heredabilidades ( $h^2$ ), tres arreglos estacionales, a igual presión de selección ( $P$ ) y número efectivo ( $Ne$ ) de unidades seleccionadas y recombinadas.**  
**Table 4. Relative genetic efficiency of selection methods with equal or higher genetic gain per year than  $S_1$  lines family selection, respect to that obtained with mass selection, for allelic frequencies ( $p$ ) between zero and one, two heritabilities ( $h^2$ ), three seasonal arrangements, and equal selection pressure ( $P$ ) and effective number ( $Ne$ ) of selected and recombined units.**

Parámetro	( $p$ )	$h^2$	SA-(A) <sup>†</sup>	SA-(B)	SA-(C)	SFHC-(ABC)	SFS1-(ABC)	SFS2-(B)
Igual presión de selección ( $P$ )								
	0.1	0.2	2.69	2.39	1.80	1.59	1.66	2.07
	0.3	0.2	2.32	2.06	1.55	1.37	1.39	1.77
	0.5	0.2	2.37	2.10	1.58	1.36	1.37	1.80
	0.7	0.2	2.65	2.35	1.77	1.41	1.45	2.01
	0.9	0.2	3.48	3.09	2.32	1.60	1.73	2.71
	0.1	0.5	1.87	1.66	1.25	1.17	1.15	1.43
	0.3	0.5	1.67	1.48	1.11	1.02	1.01	1.27
	0.5	0.5	1.72	1.53	1.15	1.02	1.01	1.29
	0.7	0.5	1.85	1.65	1.24	1.06	1.03	1.39
	0.9	0.5	2.40	2.13	1.60	1.32	1.28	1.77
Igual numero efectivo ( $Ne$ )								
	0.1	0.2	1.82	1.61	1.21	0.84	0.87	0.90
	0.3	0.2	1.57	1.39	1.05	0.72	0.73	0.77
	0.5	0.2	1.61	1.43	1.07	0.71	0.72	0.78
	0.7	0.2	1.80	1.60	1.20	0.74	0.76	0.87
	0.9	0.2	2.34	2.08	1.56	0.84	0.91	1.18
	0.1	0.5	1.25	1.11	0.84	0.61	0.60	0.62
	0.3	0.5	1.13	1.00	0.75	0.54	0.53	0.55
	0.5	0.5	1.17	1.04	0.78	0.54	0.53	0.56
	0.7	0.5	1.27	1.13	0.85	0.56	0.54	0.60
	0.9	0.5	1.66	1.47	1.11	0.69	0.67	0.77

<sup>†</sup> Con utilización de la estación de invierno para recombinación y autofecundación; sin (A), con una (B) y con dos (C) estaciones secundarias en invierno; SFHC = Selección por familias de hermanos completos; SFS2 = Selección por familias de líneas  $S_2$ ; SFS1= Selección por familias de líneas  $S_1$ , y SA= Selección alternante SCS1 + SFS2.

( $Ne$ ) de unidades seleccionadas y recombinadas. De las comparaciones con igual  $Ne$  y con  $h^2=0.2$ , sólo el método SA fue superior a SM en los tres arreglos estacionales; con la misma  $Ne$  pero con  $h^2=0.5$ , el método SA redujo su eficiencia en aproximadamente 30% con respecto a la SM, manteniendo una  $ER>1$  sólo en los arreglos estacionales A y B.

Es claro que además de los parámetros  $P$ ,  $h^2$  y  $Ne$ , también el arreglo estacional influyó para escoger el mejor método de selección. De todas las combinaciones posibles entre los parámetros citados, sólo para los valores  $h^2 \geq 0.5$ , C y  $Ne$ , SM fue el mejor método (25 a 15 % superior a SA para  $0.3 \leq p \leq 0.7$ ); en el resto de las combinaciones el mejor método fue SA.

En este estudio se ha supuesto que  $\sigma_{GE}^2$  no existe; de incluirse, puede decrecer la ER de la SM, que no considera la interacción genotipo por ambiente. Para contrarrestar el efecto de la  $\sigma_{GE}^2$  en la selección masal, Gallais (1993) sugiere comparar métodos con base en el número total de plantas evaluadas. Con los datos manejados, puesto que la SM se practica en un sitio de prueba ( $f$ ) y, por ejemplo, SFHC en dos o más y con  $r$  repeticiones, al

It is clear that besides  $P$ ,  $h^2$  and  $Ne$  parameters, the seasonal cycle arrangements were also instrumental in choosing the best selection method. Of all possible combinations among the above parameters, only in the one with values  $h^2 \geq 0.5$ , C and  $Ne$ , SM was the best method (25 to 15% superior to SA for  $0.3 \leq p \leq 0.7$ ). In all other combinations the best method was SA.

In this experiment  $\sigma_{GE}^2$  was assumed absent but, if included, it could reduce the ER of SM, which does not consider genotype  $\times$  environment interaction, whereas the other selection methods do. To counteract the effect of  $\sigma_{GE}^2$  on mass selection, Gallais (1993) suggests to compare methods on the basis of the total number of plants evaluated. With the data obtained, since SM is tested in one location ( $f$ ) and, for example, SFHC in two or more and  $r$  replications, if 20% of the families are selected ( $k_{HC}=1.4$ ) with  $f=r=1$  and 20 in plants in each family as  $P_{SM}=P_{HC}/20fr$ ,  $P_{SM}=1\%$  ( $k_{SM}=2.67$ ); but if in SFHC  $f=r=2$ ,  $P_{SM}=0.25\%$  and the selection intensity is increased to 3.03. If the above would improve in 13% the ER of SM over SFHC, it reduces  $Ne$  from 60 to 15 recombined and selected plants out of 6000.

seleccionar 20% de familias ( $k_{HC}=1.4$ ) con  $f=r=1$  y en cada familia 20 plantas, como  $P_{SM}=P_{HC}/20fr$ ,  $P_{SM}=1\%$  ( $k_{SM}=2.67$ ); pero si en  $SFHC$   $f=r=2$ ,  $P_{SM}=0.25\%$  la intensidad de selección se incrementa a 3.03. Si bien lo anterior favorecería en 13% más  $ER$  de  $SM$  sobre  $SFHC$ , reduciría el  $Ne$  de 60 a 15 plantas seleccionadas y recombinadas de un total de 6000.

La superioridad de  $SA$  sobre otros métodos de selección recurrente que utilizan progenies no endogámicas como unidades de selección y recombinación fue observada por Benítez (1998) para rendimiento de grano en trigo, aunque con igual  $P$ . De acuerdo con estos resultados,  $SA$  fue también superior con igual  $Ne$  sobre métodos que utilizan progenies endogámicas.

Respecto a  $p$ , tanto en poblaciones no seleccionadas ( $p<0.5$ ) como seleccionadas ( $p\geq 0.5$ ) se obtuvo la misma categorización de la  $ER$  (Cuadros 3 y 4) la cual fue menor con  $p\leq 0.5$  y progresivamente mayor con  $p>0.5$ . En consecuencia, aunque el grado de adaptación o mejoramiento de poblaciones influyó en la  $ER$ , ésta siempre fue paralela; por tanto, se puede considerar que  $p$  no influyó para escoger, entre los estudiados, al mejor método de selección con evaluación de progenies autofecundadas.

### CONCLUSIONES

La eficiencia relativa de la ganancia genética entre métodos de selección que utilizan familias autofecundadas como unidades de evaluación y recombinación, no fue dependiente, en general, de la magnitud de la heredabilidad, de las frecuencias génicas iniciales ni del grado de dominancia; sin embargo, la magnitud de la heredabilidad sí lo fue cuando se compararon las ganancias de métodos de selección que utilizan familias autofecundadas con los que evalúan individuos autofecundados.

En ausencia de interacción genotipo por ambiente, la definición del mejor método de selección con unidades endogámicas dependió de la heredabilidad, del número efectivo de unidades seleccionadas y recombinadas y del arreglo estacional. De las combinaciones posibles de estos tres parámetros, la selección masal fue el mejor de los nueve métodos comparados sólo en la que incluyó alta heredabilidad, igual tamaño efectivo de unidades seleccionadas y recombinadas y un arreglo con dos estaciones secundarias por año para realizar la recombinación y autofecundación de progenies. En el resto de las combinaciones, el mejor método fue la selección alternante.

### LITERATURA CITADA

Beaver, J. S. and J. D. Kelly. 1994. Comparison of selection methods for dry beans populations derived from crosses between gene pools. *Crop Sci.* 34: 34-37.

The superiority of  $SA$  over other recurrent selection methods which use non-inbred progenies as recombining and selection units, was reported by Benítez (1998) for grain yield of wheat, even though for equal  $P$ . In accordance with the present results,  $SA$  was also superior (with the same  $Ne$ ) to methods that use inbred progenies.

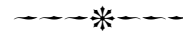
Regarding  $p$ , for not selected ( $p<0.5$ ) and selected populations ( $p\geq 0.5$ ) the same  $ER$  categorization was obtained (Tables 3 and 4) and was lower with  $p\leq 0.5$  and progressively larger with  $p>0.5$ . Consequently, although the degree of adaptation or breeding of populations influenced the  $ER$ , it was always parallel; therefore, it can be considered that  $p$  was not decisive to choose, among the ones studied, the best selection method with evaluation of selfed progenies.

### CONCLUSIONS

The relative efficiency of the genetic gain among selection methods that use selfed families as recombination and evaluation units, did not depend, in general, of the heritability magnitude, the initial genic frequencies nor the degree of dominance; however, the heritability magnitude was dependent when gains of selection methods which use selfed families were compared against those that use selfed individuals.

In absence of genotype x environment interaction, the best selection method definition with inbred units depended on heritability, effective number of recombined and selected units and the cycle arrangement. Of all possible combinations among these three parameters, mass selection was the best method of the nine compared only in the one that included high heritability, equal effective size of selected and recombined units and an arrangement with two secondary cycles per year to test the recombination and selfing of progenies. For the other combinations, the best method was alternate selection.

—End of the English version—



- Benítez R., I. 1996a. Teoría de la selección familiar de medios hermanos y hermanos completos autofecundados en trigo. *Revista Fitotecnia Mexicana* 19: 175-183.
- Benítez R., I. 1996b. Selección combinada alternante de líneas  $S_1$  y  $S_2$  e individual en plantas  $S_0$  autofecundadas en trigo. *Agrociencia* 30: 523-531.
- Benítez R., I. 1997. Selección recurrente en líneas con diferente nivel de endogamia. I. Prueba *per se* de líneas. *Revista Fitotecnia Mexicana* 20: 29-43.
- Benítez R., I. 1998. Comparación de métodos de selección recurrente en trigo I. Descripción de métodos y respuesta esperada. *Agrociencia* 32: 29-38.
- Burton, J. W. 1987. Quantitative genetics: Results relevant to soybean breeding. *In: Soybean: Improvement, Production and Uses*. Wilcox

- J. R. (ed.) ASA. CSSA. SSSA. Madison, Wisc. Agronomy Monograph No. 16. pp: 211-247.
- Cockerham, C. C. and D. F. Matzinger. 1985. Selection response based on selfed progenies. *Crop Sci.* 25: 483-488.
- Empig, L. T., C. O. Gardner, and W. A. Compton. 1972. Theoretical gains for different population improvement procedures. University of Nebraska. *Agric. Exp. Stat. Bull. Misc. Publ.* 26. 22 p.
- Falconer, D. S. 1971. *Introducción a la Genética Cuantitativa*. F. Márquez S. (trad.). Ed. Continental. México. 430 p.
- Gallais, A. 1993. Fields of efficiency of breeding methods for *per se* value or combining ability in plant breeding. *Agronomie* 13: 467-480.
- Gardner, C. O. 1961. An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. *Crop Sci.* 1: 241-245.
- Hallauer, A. R. and J. B. Miranda Fo. 1981. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Iowa State University Press. Ames, Iowa. 468 p.
- Nyquist, W. E. 1991. Estimation of heritability and prediction of selection response in plant population. *Crit. Rev. Plant Sci.* 10: 235-322.