

DISEÑOS DE CRUZAMIENTOS

Roberto Ipinza Carmona¹

INTRODUCCIÓN

La elección de un diseño de cruce es una actividad crítica para el cumplimiento de los objetivos establecidos para una prueba genética. Los diseños de cruce determinan el tipo de información genética y el material que estará disponible en un programa de mejora. Los objetivos de los diseños de cruce y de las pruebas genéticas son:

Entregar el valor de mejora para jerarquizar a los padres y depurar el huerto semillero

Entregar estimaciones de los parámetros genéticos para el desarrollo de estrategias de mejora

Definir una población base en la que se pueda seleccionar genotipos para la siguiente generación de mejora.

La elección del diseño en un programa de mejora depende de consideraciones prácticas, de los costos, de los parámetros en que se está interesado (sólo aptitud combinatoria general o aptitud combinatoria general y específica) y de las estrategias de selección y mejoramiento para las generaciones avanzadas.

Los diseños o esquemas de cruce pueden dividirse en dos grupos principales: diseños individuales y diseños complementarios. La utilidad de los esquemas de cruce para la selección de padres depende de si se usa uno de estos diseños. En un esquema individual, la elección del tipo de diseño está determinada por la estrategia de mejora.

La efectividad de un método de mejora depende de la heredabilidad del rasgo a ser mejorado. Aunque la selección combinada de familias e individuos dentro de las familias es siempre más eficiente, para heredabilidades bajo 0.5 la contribución predominante viene de la selección familiar, mientras que para heredabilidades sobre este valor la contribución predominante viene de la selección dentro de las familias (Falconer, 1986). Debido a que la mayoría de las características de interés forestal parecen tener bajas heredabilidades, los diseños de cruce deben ser juzgados principalmente por su utilidad con respecto a la selección familiar. El énfasis, sin embargo, en la selección familiar crea problemas para la futura generación de mejora.

¹ Ingeniero Forestal. Dr. Ingeniero de Montes. Instituto de Silvicultura. Universidad Austral de Chile. Casilla # 567. Valdivia, Chile.
e-mail: rpinza@valdivia.uca.uach.cl

Nanson (1974) ha desarrollado tablas que muestran la eficiencia relativa de la selección individual, selección familiar y selección dentro de familias con respecto a una selección combinada.

En este capítulo sin embargo serán estudiados los siguientes diseños:

1. Polinización abierta
2. Mezcla de polen (Polimix)
3. Factorial
4. Factorial desconectado
5. Dialelo completo
6. Dialelo parcial
7. Dialelo parcial desconectado
8. Cruzamientos circulares (single pair mating, double pair mating, etcétera)
9. Anidados
10. Cruzas complementarias

PEDIGRÍ INCOMPLETO

Polinización abierta (madre conocida, varios padres desconocidos).

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
MADRE																
1																X
2																X
3																X
4																X
5																X
6																X
7																X
8																X
9																X
10																X
11																X
12																X
13																X
14																X
15																X

La polinización abierta consiste en semillas producidas por la polinización natural de la nube de polen en una plantación o bosque natural, y entre los rametos de un huerto semillero.

Este diseño tiene el inconveniente de que la polinización aleatoria rara vez se presenta en huertos jóvenes. Su gran ventaja, por otra parte, es que se obtienen estimaciones de la aptitud combinatoria general en forma simple y a bajo costo.

Las pruebas de progenie de polinización abierta pueden ser obtenidas a partir de ortet o ortetos como los que se presentan en los bosques o a partir de rametos en un huerto semillero. El material del huerto semillero puede estar emparentado y por lo tanto, las cruza poseen endogamia y todos los problemas asociados a la depresión endogámica. Las semillas de polinización abierta provenientes de ortetos en los bosques pueden ser usadas, sin embargo, se pierde la ganancia asociada a la selección del progenitor masculino

Mezcla de polen (polimix).

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
MADRE																
1																X
2																X
3																X
4																X
5																X
6																X
7																X
8																X
9																X
10																X
11																X
12																X
13																X
14																X
15																X

La mezcla de polen es en muchas formas similar a la polinización abierta, pero en vez de depender de una mezcla natural de polen, se recurre a una mezcla predeterminada para realizar cruzamientos controlados.

Si uno está interesado en evaluar a los padres con base en su aptitud combinatoria general (ACG), no es necesario realizar cruza individuales. El diseño polimix es satisfactorio y altamente eficiente para este propósito. Otros diseños como los dialelos completos, dialelos parciales y parciales desconectados, además de los factoriales, también servirán, pero a un costo mayor. La desventaja del polimix es que no permite la estimación de la aptitud combinatoria específica.

Burdon y Shelbourne (1971) han presentado una detallada descripción de la mezcla de polen y sus modificaciones. Estos cruzamientos usan una mezcla del polen de un grupo dado de padres, la que es usada en todos los árboles que van a ser probados. Esto da una buena evaluación de los valores de mejora de los padres y la covarianza de la ACG, pero las progenies están sujetas a las mismas desventajas que presenta un huerto semillero de polinización abierta. La mayoría de las selecciones serán progenies de los mismos pocos padres que participan en la mezcla de polen. Modificaciones a este diseño pueden evitar este problema. Se podría usar un diseño complementario, utilizando una mezcla generalizada de polen

para la estimación de la ACG y una mezcla del mismo grupo de mejora como un medio para realizar nuevas selecciones. Los diseños complementarios se han popularizado en los programas de mejoramiento avanzado.

PEDIGRÍ COMPLETO

Los diseños de cruza que incorporan cruzamientos controlados deben ser utilizados si se pretende utilizar la varianza genética no aditiva en el corto plazo. Hasta que sea desarrollado un método práctico de propagación vegetativa, las fuentes de variación genética no aditiva sólo pueden ser utilizadas mediante la prueba y réplica de las mejores cruzas específicas.

Factorial (Sistema probador).

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
MADRE															
1															
2															
3															
4															
5	x	x	x	x	x										
6	x	x	x	x	x										
7	x	x	x	x	x										
8	x	x	x	x	x										
9	x	x	x	x	x										
10	x	x	x	x	x										
11	x	x	x	x	x										
12	x	x	x	x	x										
13	x	x	x	x	x										
14	x	x	x	x	x										
15	x	x	x	x	x										

Diseño utilizado en la Cooperativa de la Universidad de Carolina del Norte y en la Cooperativa de Mejoramiento Genético en Chile, sólo adecuado para grandes programas de mejora con posibles intercambios de material.

Pepper y Namkoong (1978) han realizado una detallada evaluación económica de los diseños factoriales para las pruebas de progenie. Utilizando sus supuestos, es ventajoso a bajas heredabilidades usar el mayor número de padres que sea posible, aun a costa de la precisión. A altas heredabilidades, el número óptimo de padres es cerca de 50. El diseño factorial es ligeramente superior al diseño anidado. Se puede dividir la población y tener factoriales desconectados. Además puede usar un número balanceado de padres y madres

Es valioso para probar padres e información genética pero de limitado valor como base de generaciones avanzadas

Factorial desconectado.

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
MADRE															
1			x	x	x	x	x								
2			x	x	x	x	x								
3			x	X	x	x	x								
4			x	x	x	x	x								
5			x	x	x	x	x								
6															
7															
8															
9									x	x	x	x	x		
10									x	x	x	x	x		
11									x	x	x	x	x		
12									x	x	x	x	x		
13									x	x	x	x	x		
14															
15															

Un diseño factorial desconectado sigue el mismo principio que el dialelo desconectado. La población nuevamente es subdividida en grupos y los árboles dentro de cada grupo son cruzados de acuerdo al diseño factorial

Todos los diseños factoriales pueden estimar bien la aptitud combinatoria general y específica y por lo tanto ser útiles en la evaluación de los árboles padres. Pero no son adecuados para desarrollar una población de generación avanzada para realizar selecciones, debido a que todas las selecciones estarían relacionadas a un limitado número de padres, es decir hay una disminución del tamaño efectivo de la población. Un conjunto de pequeños factoriales desconectados evita este problema aunque sufrirán los mismos problemas presentes en los dialelos desconectados.

Dialelos Completos.

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
MADRE															
1	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
2	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
3	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
4	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
5	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
6	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
7	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
8	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
9	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
10	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
11	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
12	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
13	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
14	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
15	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x

Los dialelos completos contemplan todas las cruzas posibles entre los padres disponibles.

El dialelo completo y los dialelos parciales modificados no son prácticos desde punto de vista económico; debido a la inmanejable cantidad de cruzas que generan. Sin embargo, algunos de los dialelos más pequeños parecen ofrecer un buen compromiso si uno desea estimar tanto la aptitud combinatoria general (ACG) como la aptitud combinatoria específica (ACE) para familias específicas y producir una población de generación avanzada para realizar selecciones. Si N es el número de progenitores entonces el número de cruzamientos es N^2 .

Dialelos Parciales.

Los dialelos parciales omiten las cruzas recíprocas y los autocruzamientos. Pueden tomar varias formas, pero usualmente consisten de una o más conjuntos siguiendo las diagonales a través de la tabla del dialelo. Algunas veces pueden arreglarse para formar un diseño factorial.

Si N es el número de progenitores este tipo de dialelos origina $N*(N-1)/2$ familias.

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
MADRE															
1		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
2			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
3				x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
4					x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
5						x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
6							x	x	x	x	x	x	x	x	x
7								x	x	x	x	x	x	x	x
8									x	x	x	x	x	x	x
9										x	x	x	x	x	x
10											x	x	x	x	x
11												x	x	x	x
12													x	x	x
13														x	x
14															x
15															

Dialelos Parciales Desconectados.

En un diseño de dialelo parcial desconectado los padres son divididos en pequeños grupos y un dialelo parcial es desarrollado dentro de cada grupo. No se realizan cruza entre los grupos.

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
MADRE															
1		x	x	x	x	x									
2			x	x	x	x									
3				x	x	x									
4					x	x									
5						x									
6															
7								x	x	x	x	x			
8									x	x	x	x			
9										x	x	x			
10											x	x			
11													x		
12															
13															
14															
15															

Este diseños tienen la ventaja de utilizar un diseño completo, mientras mantienen el número total de cruza dentro de un límite razonable.

La mayor limitación de estos diseños es su dificultad para jerarquizar a los progenitores entre los distintos grupos, de una manera confiable. Existe un término llamado "grupo o set" en el modelo del ANDEVA para diseños desconectados el que puede considerar un cuarto de la varianza genética aditiva, dependiendo del número de padres por grupo. Este componente de varianza del efecto "grupo o set" no puede ser usado en la mayoría de los diseños de campo. Por otro lado, es cuestionable utilizarlo como componente de varianza ya que no corresponde a un grupo genético. La mejor solución aparente es incluir uno o varios genotipos estándar entre los "grupos o set", para propósitos de comparación. Incluso esto puede no ser enteramente satisfactorio, a menos que se cuente con genotipos estándar confiables.

Este problema de comparación también está presente en los diseños de cruza complementarios si el número de familias involucradas es grande y las progenies están separadas en el tiempo (años) o en el espacio (sitios). Algunas modificaciones para resolver este problema incluyen el uso de pequeñas parcelas y una reducción en el número de progenitores. Aunque ninguna de estas alternativas parece ser enteramente satisfactoria.

Cruzamientos circulares (single pair mating).

Muchos autores lo consideran como un tipo particular de dialelo, y también se le conoce como "biparental". Permite el máximo número de cruzas no relacionadas con el menor esfuerzo. Su desventaja radica en que no es adecuado para estimar el valor de mejora

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
MADRE															
1		x													
2			x												
3				x											
4					x										
5						x									
6							x								
7								x							
8									x						
9										x					
10											x				
11												x			
12													x		
13														x	
14															x
15															

Cruzamientos circulares (double pair mating).

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
MADRE															
1		x	x												
2			x	x											
3				x	x										
4					x	x									
5						x	x								
6							x	x							
7								x	x						
8									x	x					
9										x	x				
10											x	x			
11												x	x		
12													x	x	
13														x	x
14															x
15															

Este tipo de diseños circulares es de bajo costo, permiten hacer selecciones en generaciones avanzada una vez que la ACG sea conocida, son de alta eficiencia.

Anidados.

Este diseño es también conocido como diseño jerárquico. En este esquema un solo padre es cruzado con varias madres.

MADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
PADRE															
1															
2															
3	x	x	x	x	x										
4															
5															
6															
7						x	x	x	x	x					
8															
9															
10															
11															
12															
13											x	x	x	x	x
14															
15															

Como un simple diseño de cruza, los diseños anidados no son muy adecuados para una selección en generación avanzada, debido a que la selección familiar es débil.

Sin embargo, si es usado un diseño complementario donde la selección familiar sea manejada con un diseño distinto, como una mezcla de polen, el diseño anidado puede ser adecuado. Esto podría ser particularmente cierto si algunos de los progenitores ya son conocidos, en este caso la mejor aptitud combinatoria podría asignarse al padre más sobresaliente.

Complementarios.

Combinan dos o más tipos de diseños para aprovechar los beneficios de cada uno de ellos; usualmente se combinan la polinización abierta y la mezcla de polen con un sistema de cruce controlada.

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
MADRE																				
1		x	x	x	x	x														
2			x	x	x	x														
3				x	x	x														
4					x	x														
5						x														
6																				
7							x	x	x	x	x									
8								x	x	x	x									
9									x	x	x									
10										x	x									
11											x									
12																				
13													x	x	x	x	x			
14														x	x	x	x			
15															x	x	x			
16																x	x			
17																		x		
18																				
19																				
20																				

Este diseño permite determinar la aptitud combinatoria general. Además cruza a padres que tiene alta aptitud combinatoria general y combina prueba de progenie y selección dentro de familias

Los diseños que crean un gran número de familias tienen una clara ventaja, mientras que los diseños con una población efectiva pequeña debido a la relación entre las familias, son menos efectivas de lo que el número de familias pudiera indicar. Cuando se utiliza un diseño complementario, la situación es diferente. La evaluación familiar probablemente ya ha sido realizada por un efectivo método como el Polimix, y sólo se debe considerar ahora la efectividad del diseño para la selección dentro de las familias. Un diseño cuyo objetivo es crear una progresiva población de mejora puede ser parcialmente separado de estos diseños.

En el anexo 1 se muestra un simple ejercicio para estimar la ACG y la ACE. A continuación se indican en el cuadro 1, una comparación entre algunos diseños de cruzamiento.

CUADRO 1
RESUMEN DE LAS CARACTERÍSTICAS DE LOS DISEÑOS DE CRUZA

	Pedigrí Incompleto		Pedigrí Completo				
	Polinización abierta	Polimix	Factorial	Factorial Desconectado	Dialelo completo	Dialelo parcial	Dialelo parcial desconectado
Prueba de progenie	sí	sí	sí	Sí	sí	sí	sí
Población base para la selección	no	no	no	No	sí	sí	Sí
Parámetros genéticos	ACG	ACG	ACG ACE	ACG ACE	ACG ACE	ACG ACE	ACG ACE
Costos	Barato	Barato	Intermedio	Intermedio	Costoso	Costoso	Costoso

EFICIENCIA DE ALGUNOS DISEÑOS

Huber et al. (1992), realiza un exhaustivo estudio mediante simulación de la eficiencia de tres tipos de diseño: el de polinización abierta, dialelo medio y circular, en función de la heredabilidad en sentido restringido (h^2), la correlación tipo B (r_B), y el cociente entre la varianza de dominancia y la varianza aditiva (γ).

Se requiere un conocimiento a priori del control genético para elegir el óptimo diseño de cruce y diseño de campo para la estimación de h^2 , r_B y γ . Dado que este conocimiento no está disponible, la elección se basa entonces en los más robustos diseños de cruce que permitan la estimación de ciertos cocientes genéticos. Si h^2 es el único cociente considerado, entonces el diseño de medios hermanos es el mejor. La estimación tanto de h^2 como de r_B requiere elegir entre los diseños de medios hermanos y circular. Si no existe conocimiento previo entonces la selección del diseño de cruce depende de que cociente tenga mayor prioridad. Para los experimentos en los que h^2 recibe la más alta ponderación, los diseños de medios hermanos son preferidos y en el caso alternativo, el diseño circular es una apropiada elección. Si se desea información sobre los tres cocientes en el mismo experimento o sobre el pedigrí de la progenie, entonces debe elegirse el diseño circular, ya que es más eficiente para que el diseño de medios hermanos.

En resumen, para la estimación de h^2 siempre el diseño de cruce de medios hermanos es óptimo o muy cercano al óptimo en términos de la varianza de la estimación y la eficiencia. En la estimación de r_B y γ , el diseño circular es siempre óptimo o cercano al óptimo en la reducción de la varianza y en la eficiencia. De este modo, si la estimación de h^2 es el principal objetivo de la prueba genética, entonces

un diseño de cruce de medios hermanos es la elección correcta. Además, si la estimación de r_B es más importante que h^2 , el diseño circular es la decisión apropiada. Finalmente, si se requiere un diseño de hermanos completos para obtener información acerca de la varianza de dominancia o del pedigrí completo de la progenie, el diseño circular entrega casi siempre mejores eficiencias para h^2 , r_B y γ , que el diallelo parcial.

REFERENCIAS

Burdon, R. y Shelbourne, A. 1971. Breeding populations for recurrent selection: conflicts and possible solutions. *N. Z. J. For. Sci.* 1:174-193.

Bridgwater, F. 1992. Mating designs. En: *Handbook of Quantitative Forest Genetics*. Lauren Fins, Sharon T. Friedman, Janet V. Brotschol editors. Kluwer Academic Publishers. pp 69-95..

Espejo, J., Ipinza, R. y Potts, B. 1996. Manual de cruzamientos controlados para *Eucalyptus nitens* (Deane et Maiden) Maiden y *Eucalyptus globulus* (Labill). Cooperativa de Mejoramiento Genético UACH/CONAF/EMPRESAS FORESTALES. Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile. 50 p.

Falconer, D. 1986. *Introducción a la Genética Cuantitativa*. Nueva Edición. CECSA. 383 p.

Huber, D., White, T. y Hodge, G. 1992. The efficiency of half-sib, half-diallel and circular mating designs in the estimation of genetic parameters in Forestry: A simulation. *Forest Science*, Vol. 38, No. 4, pp. 757-776.

Ipinza, R., Apiolaza, L., Morales, E., Pérez, E., Vergara, R. y Alvear, C. 1995. *Curso: Aspectos Cuantitativos para el Mejoramiento Genético*. Concepción, 24 al 26 de abril de 1995. Cooperativa de Mejoramiento Genético. UACH/CONAF/ EMPRESAS FORESTALES. 188 p.

Ipinza, R. 1998. *Mejoramiento Genético Forestal*. Serie Técnica No. 42. Santafé de Bogotá, Agosto de 1998. Programa CONIF - Miniagricultura. 162 p.

Nanson, A. 1974. Tables comparatives de l'efficiencie de le selection individuelle, inter-famille par rapport a la selection combinee. *Revue Biometrie-Praximetrie* 14(1-2):1-11.

Pepper, W. y Namkoong, G. 1978. Comparing efficiency of balanced mating designs for progeny testting. *Silvae Genetica* 27:161-169.

Van Buijtenen, J. y Namkoong, G. 1983. Mating Designs. En: *Progeny Testing of Forest Trees*. Southern Cooperative Series Bulletin No. 275. Dept. of Agric. Communications, Texas A&M Univ., College Station, TX. pp. 7-13.