

EL TAMAÑO DE LAS POBLACIONES EN LA MEJORA DE PLANTAS

por E. SANCHEZ-MONGE

Estación Experimental de Aula Dei, Zaragoza

UNO de los problemas que se presentan en los trabajos de mejora de plantas es el de determinar el tamaño mínimo que debe tener una población en segregación, en la que se pretenden seleccionar plantas con determinado fenotipo, para alcanzar una probabilidad dada de encontrar al menos una planta con tal fenotipo, o con el genotipo homocigótico correspondiente al mismo.

El tamaño de la población dependerá del sistema genético de la planta (autogamia o alogamia), del procedimiento de mejora, de la generación de que se trate y del número de genes que entran en juego.

En el presente trabajo tratamos de resolver este problema ocupándonos únicamente de selección de fenotipos determinados por un número dado de genes dominantes, ya que un carácter determinado por un gene recesivo se selecciona en homocigosis en cuanto se manifiesta.

Supondremos en todos los casos que los genotipos en juego tienen todos ellos la misma viabilidad y la misma prolificidad relativa.

I. PLANTAS AUTOGAMAS

1. CRUZAMIENTOS SIMPLES

Supongamos que lo que tratamos de obtener es un genotipo homocigótico para r genes dominantes AA, BB, CC , etc., a partir de un cruzamiento en el que la F_1 es heterocigótica para estos r loci: $AaBbCc...$

Consideraremos dos procedimientos de manejo de las progenies: uno en el que, a partir de la F_2 , se eliminan en cada generación todas las plantas de las poblaciones segregantes que presentan en homocigosis uno o más de los genes recesivos aa, bb , etc. Dicho en otras palabras, en cada generación se selecciona el fenotipo $ABCD...$ En el otro procedimiento supondremos que se deja a las poblaciones sin efectuar selección hasta la generación F_n

A) SELECCIÓN DEL FENOTIPO DOMINANTE EN TODAS LAS GENERACIONES.

Si se tratara de un sólo gene, la F_1 sería de constitución genética Aa y la F_2 segregará:

$$1 AA + 2 Aa + 1 aa$$

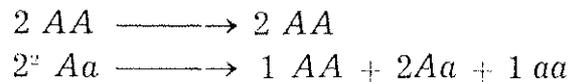
Eliminando los individuos aa , se seleccionará una fracción de individuos de la población igual a

$$\frac{2^1 + 1}{2^1 + 2}$$

y la proporción de homocigotos será

$$\frac{2^1 - 1}{2^1 + 2}$$

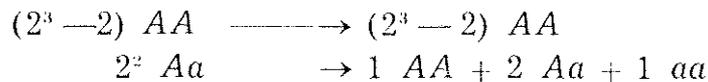
La población seleccionada será de la composición $1 AA + 2 Aa$, o bien, para facilitar el cálculo de la generación siguiente, $2 AA + 2^2 Aa$. Esta población segrega en la F_3



y, por tanto, se seleccionarán con fenotipo A y serán homocigotos AA unas fracciones respectivas de individuos iguales a

$$\frac{2^2 + 1}{2^2 + 2} \quad \text{y} \quad \frac{2^2 - 1}{2^2 + 2}$$

La población seleccionada quedará $(2^2 - 1) AA + 2 Aa$, o lo que es lo mismo $(2^3 - 2) AA + 2^2 Aa$, que en la F_4 segrega:



siendo las frecuencias respectivas del fenotipo A y del homocigoto AA

$$\frac{2^3 + 1}{2^3 + 2} \quad \text{y} \quad \frac{2^3 - 1}{2^3 + 2}$$

Continuando la selección de la misma manera, en la generación F_n la frecuencia del fenotipo A será

$$\frac{2^{n-1} + 1}{2^{n-1} + 2} \quad (1)$$

y la del homocigoto AA

$$\frac{2^{n-1} - 1}{2^{n-1} + 2} \quad (2)$$

Si en vez de un solo par de alelos Aa , se tratara de r , en cada generación se eliminarán los homocigotos en uno o más de los r loci: aa , bb , etc., y la probabilidad de homocigosis en cada uno de ellos y para el alelo dominante en la generación F_n viene dada por (2). Luego la probabilidad de homocigosis en los r loci $AABBCC\dots$ será

$$\left(\frac{2^{n-1} - 1}{2^{n-1} + 2} \right)^r \quad (3)$$

y del mismo modo, la probabilidad del fenotipo ABC... será

$$\left(\frac{2^{n-1} + 1}{2^{n-1} + 2} \right)^r \quad (4)$$

Si en la generación F_n tomamos una planta al azar, la probabilidad de que no sea homocigótica para los r genes dominantes que se seleccionan será, según (3)

$$1 - \left(\frac{2^{n-1} - 1}{2^{n-1} + 2} \right)^r$$

y la probabilidad de que N plantas cogidas al azar no sean del genotipo homocigótico que se desea seleccionar será, por lo tanto,

$$\left[1 - \left(\frac{2^{n-1} - 1}{2^{n-1} + 2} \right)^r \right]^N$$

y si queremos que en la población haya al menos una planta de genotipo homocigótico dominante en los r loci, con probabilidad de fallo menor que P , el tamaño mínimo N de la población vendrá dado por la expresión

$$\left[1 - \left(\frac{2^{n-1} - 1}{2^{n-1} + 2} \right)^r \right]^N < P \quad (5)$$

Si lo que queremos es tener al menos una planta de fenotipo dominante para los r loci, el tamaño N vendrá dado por

$$\left[1 - \left(\frac{2^{n-1} + 1}{2^{n-1} + 2} \right)^r \right]^N < P \quad (6)$$

Las tablas I y II dan los valores de N para las generaciones F_2 a F_{10} para los valores 1, 2, 5, 10, 20 y 100 de r , y para los valores de $P = 10\%$, 1% y 0.1% .

B) POBLACIONES SEGREGANDO SIN SELECCIÓN HASTA LA F_n .

Si se trata de un solo locus Aa , sabemos que en reproducción autogama la frecuencia de heterocigotos se reduce a la mitad al pasar de una generación a la siguiente, luego siendo esta frecuencia de $\frac{1}{2}$ en la F_1 , en la F_n será $\left(\frac{1}{2}\right)^{n-1}$. Por consiguiente, la probabilidad de homocigosis en el locus Aa en la generación F_n será

$$1 - \frac{1}{2^{n-1}}$$

y como el homocigoto puede ser AA o aa con la misma frecuencia, la probabilidad de homocigosis AA tendrá por valor

$$\frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{2^{n-1}} \right) = \frac{2^{n-1} - 1}{2^n} \quad (7)$$

La probabilidad del fenotipo A será la suma de (7) y de la probabilidad de Aa , o sea

$$\frac{2^{n-1} - 1}{2^n} + \frac{1}{2^{n-1}} = \frac{2^{n-1} + 1}{2^n} \quad (8)$$

Tratándose de r loci, la probabilidad del homocigoto $AABBCC\dots$ en la generación F_n será

$$\left(\frac{2^{n-1} - 1}{2^n} \right)^r \quad (9)$$

y la del fenotipo $ABC\dots$

$$\left(\frac{2^{n-1} + 1}{2^n} \right)^r \quad (10)$$

Entonces los tamaños mínimos N de las poblaciones en la generación F_n para obtener el homocigoto $AABBCC\dots$ o sólo el fenotipo $ABC\dots$ con probabilidad del fallo menor que P vendrán dados respectivamente por

$$\left[1 - \left(\frac{2^{n-1} - 1}{2^n} \right)^r \right]^N < P \quad (11)$$

y

$$\left[1 - \left(\frac{2^{n-1} + 1}{2^n} \right)^r \right]^N < P \quad (12)$$

Las tablas III y IV dan los valores de N para las generaciones F_2 a F_{10} , para 1, 2, 5, 10, 20 y 100 genes, y para probabilidades de fallo del 10 %, del 1 % y del 0.1 %.

2. CRUZAMIENTO MULTIPLE

En este tipo de cruzamiento se pretende obtener una variedad que reúna caracteres de otras varias.

Supongamos que queremos reunir en una sola variedad los alelos dominantes A, B, C, D, E, F, G, H , que llevan ocho variedades de las siguientes constituciones genéticas:

- 1 $AAbbccddeeffgghh$
- 2 $aaBBccddeeffgghh$
- 3 $aabbCCddeeffgghh$
-
-
- 8 $aabbccddeeffggHH$

El proceso usual es el siguiente:

Primer año. Se efectúan los siguientes cruzamientos: 1×2 , 3×4 , 5×6 , 7×8 .

Segundo año. Se siembran las F_1 que son de los siguientes genotipos:

| | |
|----|--------------------|
| 12 | $AaBbccddeeffgghh$ |
| 34 | $aabbCcDdeeffgghh$ |
| 56 | $aabbccddEeFfgghh$ |
| 78 | $aabbccddeeffGgHh$ |

y se realizan los cruzamientos 12×34 y 56×78 .

Tercer año. En la progenie del cruzamiento 12×34 seleccionaremos los individuos $AaBbCcDdeeffgghh$ y los cruzaremos con los $aabbccddEeFfGgHh$ seleccionados en la progenie del cruzamiento 56×78 .

Cuarto año. Seleccionaremos los individuos de genotipo $AaBbCcDdEeFfGgHh$ a partir de los cuales podremos obtener por selección en las generaciones siguientes el homocigoto $AABBCCDDEEFFGGHH$.

El problema que tratamos de resolver es el de averiguar cuántos cruzamientos hemos de hacer cada año para tener una probabilidad de fallo menor que un nivel dado de obtener los individuos que queremos seleccionar.

El primer año bastará con obtener una sola semilla en cada uno de los cruzamientos 1×2 , 3×4 , 5×6 y 7×8 .

El segundo año, en el cruzamiento 12×34 tratamos de obtener el cigoto $AaBbCcDdeeffgghh$, el cual, dada la constitución genética de los progenitores, sólo puede proceder de la unión de los gametos $ABcdefgh$ y $abCDefgh$, los cuales se producen en los híbridos 12 y 34, respectivamente, con frecuencia $\frac{1}{4}$. Luego la probabilidad del cigoto buscado es $\left(\frac{1}{4}\right)^2$ y el número mínimo de N de semillas que hemos de obtener, tanto en el cruzamiento 12×34 como en el 56×78 , para tener una probabilidad de fallo menor que P de que al menos una semilla sea de constitución $AaBbCcDdeeffgghh$, o bien $aabbccddEeFfGgHh$, viene dado por

$$\left(1 - \frac{1}{4^2}\right)^N < P \quad (13)$$

Para los valores de P : 0.1, 0.01 y 0.001, los valores mínimos de N son respectivamente 36, 72 y 108.

El tercer año queremos obtener el cigoto $AaBbCcDdEeFfGgHh$ en el cruzamiento $AaBbCcDdeeffgghh \times aabbccddEeFfGgHh$, y dada la fórmula genética de los progenitores tal cigoto sólo puede proceder de la unión de los gametos $ABCDefgh$ y $abcdEFGH$, que tienen frecuencias $\frac{1}{4^2}$. Luego la frecuencia del cigoto buscado es $\left(\frac{1}{4^2}\right)^2$, y el

número mínimo N de semillas que será preciso obtener lo hallaremos a partir de la expresión

$$\left(1 - \frac{1}{4^r}\right)^N < P \quad (14)$$

Los valores de N para $P = 0.1$; $P = 0.01$ y $P = 0.001$ son respectivamente 589, 1177 y 1765. Como se ve, este método de mejora es impracticable en plantas que requieran manipulaciones minuciosas para efectuar los cruzamientos.

3. RETROCRUZAMIENTO

En la mejora por retrocruzamiento el problema consiste en incorporar a una variedad, llamada progenitor recurrente, uno o pocos genes de otra variedad llamada progenitor donante.

Como en los casos anteriores, nos ocuparemos únicamente de caracteres determinados por genes dominantes.

Supongamos que el progenitor recurrente es homocigótico para r genes dominantes $AABBCCDD\dots$ que se desean conservar, y para d genes recesivos $mml\dots$ que se desean sustituir por los correspondientes dominantes del progenitor donante. Las constituciones genéticas de ambos progenitores serán:

Progenitor recurrente $AABBCC\dots mmlkk\dots$
 Progenitor donante $aabbcc\dots MMLLKK\dots$

y la de la variedad que se desea obtener es $AABBCC\dots MMLLKK\dots$

El procedimiento que se sigue consiste en cruzar ambas variedades y luego retrocruzar la F_1 por el progenitor recurrente. En la generación así obtenida se eliminan las plantas homocigóticas para m, l, k , etc., y las restantes se vuelven a cruzar por el progenitor recurrente, y así sucesivamente. Al cabo de unas cuantas generaciones de retrocruzamiento se obtendrá una población compuesta en gran parte de formas homocigóticas para los r genes A, B, C , etc., y entre ellas una parte serán heterocigóticas Mm, Ll, Kk , etc., y otra parte homocigóticas en m, l , etc. Eliminando estas últimas, se trata ya a la población como en un cruzamiento ordinario.

La F_1 del cruzamiento entre el progenitor donante y el progenitor recurrente es de constitución genética $AaBbCc\dots MmLlKk\dots$. La primera generación de retrocruzamiento R_1 se obtiene de $F_1 \times AABBCC\dots mmlkk\dots$. En esta R_1 consideraremos dos partes en el genotipo de cada individuo, la primera con los r loci Aa, Bb, Cc , etc., y la segunda con los d loci Mm, Nn, Kk , etc.

Todas las plantas son de fenotipo dominante $ABC\dots$ para los r

primeros loci, y respecto a los otros d hay el mismo número de individuos de cada una de las combinaciones siguientes:

| | | |
|---------------------------------|---|----------------------------|
| Heterocigóticos en los d loci | $MmLlKk.....$ | Un sólo genotipo. |
| Heterocigóticos en $(d-1)$ loci | $\left\{ \begin{array}{l} mmLlKk..... \\ MmllKk..... \\ MmLlkk..... \\ \dots\dots\dots \end{array} \right.$ | $\binom{d}{1}$ genotipos |
| Heterocigóticos en $(d-2)$ loci | $\left\{ \begin{array}{l} mmllKk..... \\ mmLlkk..... \\ \dots\dots\dots \end{array} \right.$ | $\binom{d}{2}$ genotipos |
| | | |
| Heterocigóticos en 1 locus | $\left\{ \begin{array}{l} Mmllkk..... \\ mmLlkk..... \\ \dots\dots\dots \end{array} \right.$ | $\binom{d}{d-1}$ genotipos |
| Homocigóticos en los d loci | $mmllkk.....$ | $\binom{d}{d}$ genotipos |

Como quiera que solamente seleccionamos las plantas heterocigóticas en los d loci, quiere decirse que la proporción de plantas seleccionadas es una cada $1 + \binom{d}{1} + \binom{d}{2} + \dots + \binom{d}{d} = 2^d$. Y esto en todas las generaciones de retrocruzamiento, puesto que, respecto a estos d loci, el retrocruzamiento siguiente vuelve a ser heterocigoto total por homocigoto recesivo total.

Veamos ahora la marcha de la homocigosis en la parte del genotipo correspondiente a los r primeros loci.

Para un solo locus la F_1 será Aa con θ homocigotos dominantes.

La R_1 será $AA + Aa$ con $\frac{1}{2}$ de frecuencia de homocigosis dominante.

La $R_2 = R_1 \times AA$ tendrá $\frac{1}{2} + \frac{1}{4}$ o sea $\frac{3}{4}$ de homocigotos dominantes.

La R_3 tendrá $\frac{3}{4} + \frac{1}{8}$ o sea $\frac{7}{8}$ de homocigotos dominantes y del mismo modo:

La R_n se compondrá de una fracción $\frac{2^n - 1}{2^n}$ de homocigotos dominantes.

Luego en esta generación R_n la probabilidad de homocigosis dominante en cualquiera de los r loci será

$$\frac{2^n - 1}{2^n}$$

y la probabilidad de homocigosis en los r loci simultáneamente

$$\left(\frac{2^n - 1}{2^n} \right)^r$$

y como el genotipo $MmLlKk\dots$ heterocigótico en los otros d loci, que es el que se selecciona, tiene en todas las generaciones una frecuencia $\frac{1}{2^d}$ la probabilidad del genotipo $AABBCC\dots MmLlKk\dots$ en la generación R_n será:

$$\frac{1}{2^d} \cdot \left(\frac{2^n - 1}{2^n} \right)^r = \frac{(2^n - 1)^r}{2^{nr+d}} \quad (15)$$

Luego el tamaño mínimo N de la población, en la generación R_n para obtener el genotipo homocigótico dominante en r loci y heterocigótico en otros d con probabilidad de fallo menor que P , vendrá dado por

$$\left[1 - \frac{(2^n - 1)^r}{2^{nr+d}} \right]^N < P \quad (16)$$

La tabla V da los valores de N para los valores de r : 1, 2, 5, 10, 20 y 100; para los de d : 1, 2 y 3; para una a 5 generaciones de retrocruzamiento y para las probabilidades de fallo del 10 %, 1 % y 0.1 %.

II. PLANTAS ALOGAMAS

El caso general es el de selección del genotipo homocigótico en r loci $AABBCC\dots$ en una población alógama en las que los genes A , B , $C\dots$ y sus correspondientes alelos recesivos a , b , c , etc., tienen unas frecuencias iniciales dadas.

Si se tratara de un solo locus Aa , estando la población en equilibrio, si las frecuencias relativas de los genes A y a son respectivamente p y q ($p + q = 1$), las frecuencias de los tres genotipos posibles en la generación inicial, a la que llamaremos generación 0, son:

$$\begin{aligned} \text{Frecuencia de } AA &= p^2 \\ \text{Frecuencia de } Aa &= 2pq \\ \text{Frecuencia de } aa &= q^2 \end{aligned}$$

Eliminando los individuos de genotipo aa antes de que produzcan polen, la frecuencia del gene A en la generación siguiente o generación 1 será:

$$p_1 = \frac{2p^2 + 2pq}{2p^2 + 4pq} = \frac{p + q}{p + 2q} = \frac{1}{2 - p}$$

Mientras que si el reconocimiento y eliminación del genotipo aa sólo es posible después de la polinización, este valor corresponde a la segunda generación de selección.

Del mismo modo, en la generación siguiente, al eliminar los individuos de genotipo aa , la frecuencia p_2 del gene A será:

$$p_2 = \frac{1}{2 - p_1} = \frac{1}{2 - \frac{1}{2 - p}} = \frac{2 - p}{3 - 2p}$$

Y en la generación R_n

$$p_n = \frac{1}{2 - p_{n-1}} = \frac{1}{2 - \frac{1}{2 - p}} = \frac{3 - 2p}{4 - 3p}$$

Del mismo modo obtendremos en la generación R_n

$$p_n = \frac{n - (n - 1)p}{n + 1 - np}$$

En esta generación, la frecuencia del genotipo AA será p_n^2 y la del Aa será $2p_n(1 - p_n)$.

Luego la probabilidad del homocigoto AA será

$$\left(\frac{n(1 - p) + p}{n(1 - p) + 1} \right)^2 \quad (17)$$

y la del fenotipo A

$$2p_n - p_n^2 = \frac{2n(1 - p) + 2p}{n(1 - p) + 1} - \left(\frac{n(1 - p) + p}{n(1 - p) + 1} \right)^2 \quad (18)$$

Si la eliminación de los recesivos se hace después de la polinización, en las fórmulas (17) y (18) hay que sustituir n por $(n - 1)$.

Al tratarse de r genes, la probabilidad del genotipo homocigótico dominante en los r loci en la generación n de selección será:

$$\prod_{p=p_A}^{p=p_R} \left(\frac{n(1 - p) + p}{n(1 - p) + 1} \right)^2 \quad (19)$$

y la del fenotipo $ABC\dots$

$$\prod_{p=p_A}^{p=p_R} \frac{2n(1 - p) + 2p}{n(1 - p) + 1} - \left(\frac{n(1 - p) + p}{n(1 - p) + 1} \right)^2 \quad (20)$$

Cuando se parte del híbrido $AaBbCc\dots$, los valores de las frecuencias p_A , p_B , etc., en esta F_1 son todos iguales a 0,5, lo que equivale a

hacer $p = 0$ en la fórmula (17), y entonces la probabilidad de homocigosis total dominante en los r loci en la generación G_n (1) de selección será:

$$\left(\frac{n}{n+1}\right)^{2r} \quad (21)$$

y la del fenotipo dominante en los r loci será:

$$\left(\frac{2n}{n+1} - \frac{n^2}{(n+1)^2}\right)^r = \left(\frac{(n+1)^2 - 1}{(n+1)^2}\right)^r \quad (22)$$

Por lo tanto, el número mínimo N de plantas, necesario en la generación G_n de selección, para tener al menos una homocigótica en los r loci, con probabilidad de fallo menor que P , viene dado por

$$\left[1 - \left(\frac{n}{n+1}\right)^{2r}\right]^N < P \quad (23)$$

y si sólo queremos el fenotipo dominante en los r loci, N se obtendrá de

$$\left[1 - \left(\frac{(n+1)^2 - 1}{(n+1)^2}\right)^r\right]^N < P \quad (24)$$

Las tablas VI y VII dan los valores de N obtenidos con estas fórmulas para las generaciones 2 a 10, para 1, 2, 5, 10, 20 y 100 genes, y para las probabilidades de fallo del 10 %, 1 % y 0,1 %.

RESUMEN

En el presente trabajo se dan fórmulas y tablas para calcular el tamaño mínimo que debe tener una población de plantas obtenida en un proceso de mejora para tener cierta probabilidad de obtener un fenotipo o genotipo dado en una generación dada.

SUMMARY

(POPULATION SIZE IN PLANT BREEDING)

Formulae and tables are given for the calculation of the minimal size of a plant population obtained in a breeding process, in order to have a certain level of probability of obtaining a determined genotype or phenotype in a certain generation.

(1) Tratándose de plantas alógamas en régimen completamente panmictico, se puede hablar de P_1 y de P_n , pero las restantes generaciones, no obtenidas por autofecundación, no son generaciones P en el sentido mendeliano.

TABLA I.—Número mínimo de individuos en una población autógama que segrega en r loci, en la que se practica eliminación continua de fenotipos recesivos, para tener al menos un homocigoto dominante en los r loci, en la generación F_n , y con probabilidades de fallo menor que P . (*)

| P = | 0,1 | | | | | | | | | | 0,01 | | | | | | | | | |
|----------|-----|----|-------|-------|-------|--------|----|----|-------|-------|--------|-----|-----|-------|-------|-------|--------|-----|--|--|
| | r = | | 5 | 10 | 20 | 100 | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | | |
| F_2 | 9 | 36 | 2.357 | — | — | — | 17 | 72 | 4.714 | — | — | 25 | 108 | 7.071 | — | — | — | — | | |
| F_3 | 4 | 9 | 73 | 2.357 | — | — | 7 | 17 | 146 | 4.714 | — | 10 | 25 | 218 | 7.071 | — | — | — | | |
| F_4 | 2 | 4 | 13 | 81 | 2.885 | — | 4 | 7 | 26 | 161 | — | 6 | 11 | 38 | 242 | 8.654 | — | — | | |
| F_5 | 2 | 2 | 5 | 14 | 88 | — | 3 | 4 | 9 | 27 | — | 4 | 6 | 14 | 40 | 262 | — | — | | |
| F_6 | 1 | 2 | 3 | 5 | 14 | 23.641 | 2 | 3 | 5 | 10 | 47.282 | 3 | 4 | 7 | 14 | 41 | 70.921 | — | | |
| F_7 | 1 | 1 | 2 | 3 | 5 | 241 | 2 | 2 | 3 | 5 | 481 | 3 | 3 | 5 | 7 | 14 | 721 | — | | |
| F_8 | 1 | 1 | 2 | 2 | 3 | 23 | 2 | 2 | 3 | 3 | 46 | 2 | 3 | 4 | 5 | 8 | 68 | — | | |
| F_9 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 7 | 2 | 2 | 2 | 3 | 13 | 2 | 2 | 3 | 4 | 5 | 19 | — | | |
| F_{10} | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 2 | 2 | 6 | 2 | 2 | 2 | 3 | 4 | 9 | — | | |

TABLA II.—Número mínimo de individuos en una población autógama que segrega en r loci, en la que se practica eliminación continua de fenotipos recesivos, para tener al menos uno de fenotipo dominante en los r loci, en la generación F_n , y con probabilidad de fallo menor que P . (*)

| P = | 0,1 | | | | | | | | | | 0,01 | | | | | | | | | |
|----------|-----|---|---|----|-----|--------|---|---|----|----|---------|-----|---|----|-----|-------|---------|-----|--|--|
| | r = | | 5 | 10 | 20 | 100 | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | | |
| F_2 | 2 | 3 | 9 | 40 | 725 | — | 4 | 6 | 17 | 80 | — | 5 | 9 | 26 | 120 | 2.175 | — | — | | |
| F_3 | 2 | 2 | 5 | 14 | 88 | — | 3 | 4 | 9 | 27 | — | 4 | 5 | 14 | 40 | 262 | — | — | | |
| F_4 | 1 | 2 | 3 | 6 | 18 | 86.207 | 2 | 3 | 6 | 11 | 172.414 | 3 | 5 | 8 | 17 | 54 | 258.621 | — | | |
| F_5 | 1 | 2 | 2 | 3 | 6 | 699 | 2 | 3 | 4 | 6 | 1.397 | 3 | 4 | 5 | 9 | 18 | 2.095 | — | | |
| F_6 | 1 | 1 | 2 | 2 | 3 | 45 | 2 | 2 | 3 | 4 | 89 | 2 | 3 | 4 | 6 | 9 | 134 | — | | |
| F_7 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 10 | 2 | 2 | 2 | 3 | 19 | 2 | 2 | 3 | 4 | 6 | 29 | — | | |
| F_8 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 4 | 1 | 2 | 2 | 3 | 8 | 2 | 2 | 3 | 4 | 4 | 12 | — | | |
| F_9 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | 1 | 2 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 3 | 3 | 7 | — | | |
| F_{10} | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 3 | 4 | — | | |

(*) Los valores superiores a un millón, van indicados por un guión.

TABLA III. — Número mínimo de individuos en una población autógama que segrega en r loci, en la que no se realiza selección, para tener al menos un homocigoto dominante en los r loci, en la generación F_n y con probabilidad de fallo menor que P . (*)

| P = | 0,1 | | | | | | 0,01 | | | | | | 0,001 | | | | | | |
|----------|-----|----|-------|--------|----|----|------|----|----|-------|--------|----|-------|----|-----|-------|---------|----|-----|
| | r = | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 |
| F_2 | 9 | 36 | 2.356 | — | — | — | — | 17 | 72 | 4.712 | — | — | — | 25 | 108 | 7.068 | — | — | — |
| F_3 | 5 | 16 | 310 | 41.842 | — | — | — | 10 | 31 | 619 | 83.683 | — | — | 15 | 46 | 929 | 125.524 | — | — |
| F_4 | 5 | 11 | 143 | 8.961 | — | — | — | 9 | 22 | 286 | 17.922 | — | — | 13 | 33 | 428 | 26.882 | — | — |
| F_5 | 4 | 10 | 101 | 4.495 | — | — | — | 8 | 19 | 202 | 8.989 | — | — | 11 | 28 | 302 | 13.484 | — | — |
| F_6 | 4 | 9 | 86 | 3.288 | — | — | — | 7 | 18 | 171 | 6.475 | — | — | 11 | 26 | 256 | 9.712 | — | — |
| F_7 | 4 | 9 | 79 | 2.759 | — | — | — | 7 | 17 | 156 | 5.520 | — | — | 11 | 25 | 236 | 8.276 | — | — |
| F_8 | 4 | 9 | 76 | 2.550 | — | — | — | 7 | 17 | 151 | 5.099 | — | — | 11 | 25 | 227 | 7.648 | — | — |
| F_9 | 4 | 9 | 74 | 2.451 | — | — | — | 7 | 17 | 148 | 4.902 | — | — | 11 | 25 | 222 | 7.353 | — | — |
| F_{10} | 4 | 9 | 74 | 2.404 | — | — | — | 7 | 17 | 147 | 4.807 | — | — | 10 | 25 | 220 | 7.210 | — | — |

TABLA IV. — Número mínimo de individuos en una población autógama que segrega en r loci, en la que no se realiza selección, para tener al menos uno de fenotipo dominante para los r loci, en la generación F_n y con probabilidad de fallo menor que P . (*)

| P = | 0,1 | | | | | | 0,01 | | | | | | 0,001 | | | | | | |
|----------|-----|---|----|-------|----|---------|------|---|----|-----|-------|---------|-------|----|----|-----|-------|---------|-----|
| | r = | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 |
| F_2 | 2 | 3 | 8 | 40 | — | 726 | — | 4 | 6 | 15 | 80 | 1.451 | — | 5 | 9 | 22 | 120 | 2.176 | — |
| F_3 | 3 | 5 | 23 | 253 | — | 27.778 | — | 5 | 10 | 46 | 505 | 55.556 | — | 8 | 14 | 69 | 757 | 83.334 | — |
| F_4 | 3 | 7 | 40 | 725 | — | 232.567 | — | 6 | 13 | 80 | 1.450 | 465.134 | — | 9 | 19 | 120 | 2.175 | 697.700 | — |
| F_5 | 4 | 7 | 54 | 1.285 | — | 714.286 | — | 7 | 14 | 107 | 2.570 | — | — | 10 | 21 | 160 | 3.855 | — | — |
| F_6 | 4 | 8 | 63 | 1.733 | — | — | — | 7 | 15 | 125 | 3.465 | — | — | 10 | 23 | 187 | 5.197 | — | — |
| F_7 | 4 | 8 | 68 | 2.019 | — | — | — | 7 | 16 | 135 | 4.037 | — | — | 10 | 24 | 202 | 6.055 | — | — |
| F_8 | 4 | 8 | 70 | 2.181 | — | — | — | 7 | 16 | 140 | 4.362 | — | — | 10 | 24 | 210 | 6.542 | — | — |
| F_9 | 4 | 8 | 72 | 2.267 | — | — | — | 7 | 16 | 143 | 4.534 | — | — | 10 | 24 | 214 | 6.800 | — | — |
| F_{10} | 4 | 8 | 72 | 2.316 | — | — | — | 7 | 16 | 144 | 4.631 | — | — | 10 | 24 | 216 | 6.947 | — | — |

(*) Los valores superiores a un millón, van indicados por un guión.

TABLA V. — Número mínimo de individuos necesarios para obtener, en la generación R_n de retrocruzamiento continuo uno por lo menos que lleve r genes dominantes del progenitor recurrente en homocigosis y d loci en heterocigosis en los que el alelo dominante proceda del progenitor donante, con probabilidad de fallo menor que P. (*)

| P = | 0,1 | | | | | 0,01 | | | | | 0,001 | | | | | | | |
|----------------|-------|----|-----|-------|-------|--------|----|-----|-------|--------|--------|--------|-----|-----|-------|--------|--------|--------|
| | r = 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 |
| d = | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| R ₁ | 9 | 18 | 147 | 4.713 | — | — | 17 | 35 | 293 | 9.426 | — | — | 25 | 52 | 439 | 14.138 | — | — |
| R ₂ | 5 | 7 | 19 | 81 | 1.452 | — | 9 | 14 | 37 | 162 | 2.903 | — | 15 | 21 | 55 | 242 | 4.354 | — |
| R ₃ | 5 | 5 | 8 | 17 | 66 | — | 9 | 10 | 16 | 33 | 131 | — | 13 | 15 | 24 | 49 | 197 | — |
| R ₄ | 4 | 4 | 6 | 8 | 16 | 2.925 | 8 | 8 | 11 | 16 | 32 | 5.850 | 11 | 12 | 16 | 23 | 47 | 8.775 |
| R ₅ | 4 | 4 | 5 | 6 | 8 | 110 | 7 | 8 | 9 | 11 | 15 | 219 | 11 | 11 | 13 | 16 | 23 | 328 |
| d = | 2 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| R ₁ | 18 | 36 | 294 | 9.434 | — | — | 35 | 72 | 588 | 18.868 | — | — | 52 | 108 | 881 | 28.302 | — | — |
| R ₂ | 12 | 16 | 38 | 163 | 2.904 | — | 23 | 31 | 76 | 325 | 5.808 | — | 34 | 46 | 113 | 488 | 8.711 | — |
| R ₃ | 10 | 11 | 17 | 34 | 132 | — | 19 | 22 | 34 | 68 | 264 | — | 28 | 33 | 61 | 102 | 396 | — |
| R ₄ | 9 | 10 | 12 | 17 | 33 | 5.848 | 18 | 19 | 24 | 33 | 65 | 11.696 | 26 | 28 | 35 | 50 | 97 | 17.544 |
| R ₅ | 9 | 9 | 10 | 12 | 17 | 220 | 16 | 18 | 20 | 23 | 34 | 489 | 25 | 26 | 29 | 35 | 50 | 658 |
| d = | 3 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| R ₁ | 36 | 73 | 589 | 9.653 | — | — | 72 | 146 | 1.177 | 19.306 | — | — | 108 | 218 | 1.765 | 28.958 | — | — |
| R ₂ | 24 | 32 | 39 | 326 | 5.808 | — | 47 | 64 | 78 | 652 | 11.615 | — | 71 | 95 | 117 | 978 | 17.422 | — |
| R ₃ | 20 | 23 | 35 | 69 | 266 | — | 40 | 46 | 70 | 138 | 531 | — | 60 | 69 | 105 | 207 | 796 | — |
| R ₄ | 19 | 20 | 25 | 34 | 66 | 11.696 | 37 | 40 | 49 | 68 | 132 | 23.392 | 56 | 60 | 73 | 102 | 198 | 35.088 |
| R ₅ | 18 | 9 | 20 | 25 | 39 | 440 | 36 | 18 | 40 | 49 | 77 | 880 | 54 | 27 | 60 | 73 | 115 | 1.319 |

(*) Los valores superiores a un millón, van indicados por un guión.

TABLA VI. — Número mínimo de individuos necesarios en una población alógama, heterocigótica inicialmente en r loci, en la que se practica eliminación continua de homocigotos recesivos, para tener al menos un homocigoto dominante en los r loci, en la generación G_n y con probabilidad de fallo menor que P . (*)

| P = | 0,1 | | | | | | | | | | 0,01 | | | | | | | | | | 0,001 | | | | | | | | | |
|----------|-----|----|-----|-------|---------|-----|---|----|-----|--------|---------|-----|----|----|-----|--------|---------|-----|---|---|-------|----|----|-----|--|--|--|--|--|--|
| | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | | | | | | |
| F_2 | 4 | 11 | 182 | 7.640 | — | — | 8 | 21 | 264 | 15.279 | — | — | 12 | 32 | 395 | 22.919 | — | — | — | — | — | — | — | — | | | | | | |
| G_3 | 3 | 7 | 40 | 725 | 227.273 | — | 6 | 13 | 80 | 1.450 | 454.546 | — | 9 | 19 | 120 | 2.175 | 681.819 | — | — | — | — | — | — | — | | | | | | |
| G_4 | 3 | 5 | 31 | 199 | 17.302 | — | 5 | 9 | 41 | 398 | 34.603 | — | 7 | 14 | 61 | 596 | 51.903 | — | — | — | — | — | — | — | | | | | | |
| G_5 | 2 | 4 | 14 | 139 | 8.497 | — | 4 | 7 | 27 | 278 | 16.993 | — | 6 | 11 | 40 | 417 | 25.489 | — | — | — | — | — | — | — | | | | | | |
| G_6 | 2 | 3 | 10 | 50 | 1.096 | — | 4 | 6 | 20 | 99 | 2.192 | — | 6 | 9 | 29 | 148 | 3.287 | — | — | — | — | — | — | — | | | | | | |
| G_7 | 2 | 3 | 8 | 33 | 480 | — | 4 | 6 | 16 | 65 | 960 | — | 5 | 8 | 23 | 97 | 1.439 | — | — | — | — | — | — | — | | | | | | |
| G_8 | 2 | 3 | 7 | 24 | 255 | — | 3 | 5 | 13 | 47 | 510 | — | 5 | 8 | 19 | 70 | 765 | — | — | — | — | — | — | — | | | | | | |
| G_9 | 2 | 3 | 6 | 18 | 155 | — | 3 | 5 | 11 | 36 | 310 | — | 5 | 7 | 17 | 54 | 464 | — | — | — | — | — | — | — | | | | | | |
| G_{10} | 2 | 3 | 5 | 15 | 103 | — | 3 | 4 | 10 | 29 | 206 | — | 4 | 6 | 15 | 43 | 309 | — | — | — | — | — | — | — | | | | | | |

TABLA VII. — Número mínimo de individuos necesarios en una población alógama, heterocigótica inicialmente en r loci, en la que se practica eliminación continua de homocigotos recesivos, para tener al menos un individuo de fenotipo dominante en los r loci, en la generación G_n y con probabilidad de fallo menor que P . (*)

| P = | 0,1 | | | | | | | | | | 0,01 | | | | | | | | | | 0,001 | | | | | | | | | |
|----------|-----|---|---|----|----|---------|---|---|---|----|------|---------|---|---|---|----|----|---------|---|---|-------|----|----|-----|--|--|--|--|--|--|
| | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | 1 | 2 | 5 | 10 | 20 | 100 | | | | | | |
| F_2 | 2 | 2 | 3 | 6 | 24 | 303.031 | 3 | 3 | 6 | 12 | 47 | 606.061 | 4 | 5 | 9 | 18 | 70 | 909.091 | — | — | — | — | — | — | | | | | | |
| G_3 | 1 | 2 | 2 | 4 | 8 | 438 | 2 | 3 | 4 | 7 | 15 | 876 | 3 | 4 | 6 | 10 | 22 | 1.314 | — | — | — | — | — | — | | | | | | |
| G_4 | 1 | 1 | 2 | 3 | 4 | 136 | 2 | 2 | 3 | 5 | 8 | 271 | 3 | 3 | 5 | 7 | 12 | 406 | — | — | — | — | — | — | | | | | | |
| G_5 | 1 | 1 | 2 | 2 | 3 | 38 | 2 | 2 | 3 | 4 | 6 | 71 | 2 | 3 | 4 | 5 | 9 | 113 | — | — | — | — | — | — | | | | | | |
| G_6 | 1 | 1 | 1 | 2 | 3 | 17 | 2 | 2 | 2 | 3 | 5 | 34 | 2 | 3 | 3 | 5 | 7 | 51 | — | — | — | — | — | — | | | | | | |
| G_7 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 10 | 2 | 2 | 2 | 3 | 4 | 20 | 2 | 3 | 3 | 4 | 6 | 30 | — | — | — | — | — | — | | | | | | |
| G_8 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 7 | 2 | 2 | 2 | 3 | 4 | 14 | 2 | 2 | 3 | 4 | 5 | 21 | — | — | — | — | — | — | | | | | | |
| G_9 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 6 | 1 | 2 | 2 | 2 | 3 | 11 | 2 | 2 | 3 | 3 | 5 | 16 | — | — | — | — | — | — | | | | | | |
| G_{10} | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 5 | 1 | 2 | 2 | 2 | 3 | 9 | 2 | 2 | 3 | 3 | 4 | 13 | — | — | — | — | — | — | | | | | | |

(*) Los valores superiores a un millón, van indicados por un guión.