

EL COEFICIENTE DE ENDOGAMIA DE UNA POBLACIÓN BAJO SELECCIÓN MASAL

THE INBREEDING COEFFICIENT OF A POPULATION UNDER MASS SELECTION

Jaime Sahagún-Castellanos*, Francisco García-Mezano

Instituto de Horticultura, Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo,
Estado de México. 56230. km 38.5. Carretera México-Texcoco (jsahagun@correo.chapingo.mx)

RESUMEN

La endogamia generada en el mejoramiento genético de poblaciones finitas de especies alogamas se relaciona con los conceptos de población ideal, número efectivo de la población, y magnitud de la respuesta a la selección. Dado que para la selección masal existen dos ecuaciones diferentes para determinar el coeficiente de endogamia, se desarrolló un estudio teórico tendiente a verificar la veracidad de ambas. Dicho estudio se hizo en términos probabilísticos basándose en el modelo de población ideal, donde el avance de generaciones se inicia a partir del ciclo 0 (C_0) que fue una muestra aleatoria de mn individuos no endogámicos y no emparentados. En cada uno de los ciclos siguientes la muestra fue de n familias de m medios hermanos cada una. Se encontró que, para la generación t , el coeficiente de endogamia (F_t), aquí derivado, es $F_t = (1 + F_{t-1})/(2mn) + (m-1)(1 + F_{t-2} + 6F_{t-1})/(8mn) + (n-1)F_{t-1}/n$ donde, $t = 2, 3, \dots$; $F_0 = 0$ y $F_1 = (2mn)^{-1}$. Además, para el caso en que C_0 es una muestra de n familias de m medios hermanos cuyo coeficiente de endogamia es igual a cero, se encontró que para los ciclos 0 y 1 los coeficientes de endogamia son $F_{0,F} = 0$ y $F_{1,F} = 1/(2mn) + (m-1)/(8mn)$, y para $t = 2, 3, \dots$, el coeficiente de endogamia ($F_{t,F}$) tiene la misma expresión que la de F_t , excepto que los coeficientes de endogamia son $F_{t-1,F}$ y $F_{t-2,F}$ en lugar de F_{t-1} y F_{t-2} . Para incluir el efecto de la presión de selección en estos coeficientes se substituyen mn , n y m por $Ne(v)$ (número efectivo en términos de varianza), $(nN_{e(v)}m)^{0.5}$ y $(mN_{e(v)}n)^{0.5}$.

Palabras clave: Coeficiente de endogamia, coeficiente de parentesco o coancestría, número efectivo, respuesta a la selección, selección masal.

INTRODUCCIÓN

En el estudio teórico de una población se requiere el concepto de población ideal introducido por Wright (1922), a fin de referirla a una población estándar, al pasar de una generación a la siguiente. El nexa más característico entre cualquier población y la ideal es el tamaño efectivo o número

*Autor responsable ❖ Author for correspondence.

Recibido: Marzo, 2007. Aprobado: Octubre, 2008.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 43: 119-132. 2009.

ABSTRACT

The inbreeding generated in the genetic improvement of finite populations of alogamous species is related to the concepts of ideal population, effective number of the population, and magnitude of the response to selection. Given that for mass selection there are two different equations to determine the inbreeding coefficient, a theoretical study was developed tending to verify the veracity of both. This study was made in probabilistic terms based on the ideal population model, where the advance of generations starts from the cycle 0 (C_0) which was a random sample of mn individuals that were not inbred and not related. In each one of the following cycles the sample was of n families of m half sibs each. It was found that for generation t , the inbreeding coefficient (F_t), derived here, is $F_t = (1 + F_{t-1})/(2mn) + (m-1)(1 + F_{t-2} + 6F_{t-1})/(8mn) + (n-1)F_{t-1}/n$, where $t = 2, 3, \dots$; $F_0 = 0$ and $F_1 = (2mn)^{-1}$. Furthermore, for the case in which C_0 is a sample of n families of m half sibs whose inbreeding coefficient is equal to zero, it was found that for the cycles 0 and 1 the inbreeding coefficients are $F_{0,F} = 0$ and $F_{1,F} = 1/(2mn) + (m-1)/(8mn)$, and for $t = 2, 3, \dots$, the inbreeding coefficient ($F_{t,F}$) has the same expression as that of F_t , except that the inbreeding coefficients are $F_{t-1,F}$ and $F_{t-2,F}$ instead of F_{t-1} and F_{t-2} . To include the effect of the selection pressure in these coefficients, mn , n and m are substituted by $Ne(v)$ (effective number in terms of variance), $(nN_{e(v)}m)^{0.5}$ and $(mN_{e(v)}n)^{0.5}$.

Key words: Inbreeding coefficient, coefficient of relationship or coancestry, effective number, selection response, mass selection.

INTRODUCTION

In the theoretical study of a population the concept of ideal population introduced by Wright (1922) is required, in order to refer it to a standard population, when passing from one generation to the next. The most characteristic link between any population and the ideal one is the effective size or effective number of the population (Falconer and Mackay, 2001). The effective number has two definitions (Crow and Kimura, 1970): a) in terms of inbreeding, and b) in terms of variance. In the first

efectivo de la población (Falconer y Mackay, 2001). El número efectivo tiene dos definiciones (Crow y Kimura, 1970): a) en términos de endogamia, y b) en términos de varianza. En el primer caso, el número efectivo de una población es el tamaño de la población ideal cuya tasa de endogamia es igual a la de la población. En términos de varianza, el número efectivo de una población es el tamaño de la población ideal cuya varianza de la frecuencia génica es igual a la de la población.

En el mejoramiento genético la endogamia de una población es importante porque reduce la variabilidad genética y genera depresión endogámica y, con ello, reduce la ganancia genética esperada por efecto de selección (Robertson, 1960). En la selección masal, en cultivos como maíz (*Zea mays* L.), tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.), etc., cada generación puede considerarse como el resultado del apareamiento aleatorio de los mn individuos provenientes de n familias de m medios hermanos cada una (cada familia proviene de las semillas de cada uno de los n individuos seleccionados en la generación anterior). El tamaño finito de estas poblaciones es la fuente de endogamia que, como se mencionó, puede producir depresión endogámica y pérdida de variabilidad, causantes ambas de una reducción en la ganancia genética que se esperarían en un programa de mejoramiento genético por selección.

Las poblaciones de plantas alógamas objeto de mejoramiento genético por selección masal tienen una estructura muy parecida a la de la población ideal en las generaciones 1, 2, 3, En éstas, debido a los tamaños finitos de las poblaciones, se producen apareamientos entre parientes, aunque la reproducción sea por apareamiento aleatorio. Márquez-Sánchez (1998, 2005) desarrolló fórmulas del coeficiente de endogamia asociadas a la selección masal en dos formas: en una, el coeficiente de endogamia de una generación lo expresó en función del coeficiente de endogamia de las tres generaciones inmediatamente anteriores (Márquez-Sánchez, 1998), y en la otra lo hizo en términos sólo de la generación anterior (Márquez, 2005). En ambos casos el ciclo cero fue considerado como un conjunto de individuos no emparentados, con un coeficiente de endogamia igual a cero. En razón de que ambas fórmulas producen resultados diferentes, el presente desarrollo teórico tuvo por objeto determinar la validez de cada una de las fórmulas y derivar una nueva para expresar sin error el nivel de endogamia verdadero. Otro objetivo fue derivar el coeficiente de endogamia para el caso particular en que el ciclo cero es una muestra de familias de medios hermanos cuyo coeficiente de endogamia es igual a cero.

case, the effective number of a population is the size of the ideal population whose inbreeding rate is equal to that of the population. In terms of variance, the effective number of a population is the size of the ideal population whose variance of the genetic frequency is equal to that of the population.

In plant breeding, the inbreeding of a population is important because it reduces genetic variability and generates endogamic depression, and thus reduces the genetic gain expected from selection (Robertson, 1960). In mass selection, in crops such as maize (*Zea mays* L.), husk tomato (*Physalis ixocarpa* Brot.), etc., each generation can be considered the result of the random mating of the mn individuals coming from n families of m half sibs each one (each family comes from the seeds of each one of the n individuals selected in the previous generation). The finite size of these populations is the source of inbreeding, which as mentioned above, can produce endogamic depression and loss of variability, both causing a reduction of the genetic gain that would be expected in a breeding program by selection.

The populations of allogamous plants that are the object of mass selection breeding programs have a structure very similar to that of the ideal population in generations 1, 2, 3, Due to the finite sizes of the populations, mating between relatives is produced, although the reproduction is by random mating. Márquez-Sánchez (1998, 2005) developed formulas of the inbreeding coefficient associated with mass selection in two forms: in one, the inbreeding coefficient of a generation is expressed as a function of the inbreeding coefficient of the three immediately preceding generations (Márquez-Sánchez, 1998), and in the other it was made in terms of only the previous generation (Márquez, 2005). In both cases the zero cycle was considered as a set of unrelated individuals, with an inbreeding coefficient equal to zero. Because both formulas produce different results, the present theoretical development was aimed at determining the validity of each one of the formulas and to derive a new formula to express the true inbreeding level without error. Another objective was to derive the inbreeding coefficient for the particular case in which the zero cycle is a sample of the families of half sibs whose inbreeding coefficient is equal to zero.

METHODS AND THEORETICAL FRAMEWORK

The ideal population, more than a set of individuals, is a process whose departure point is a set formed by a infinite number of unrelated individuals and with an inbreeding coefficient equal to zero (Falconer and Mackay, 2001). From this population,

MÉTODOS Y MARCO TEÓRICO

La población ideal, más que un conjunto de individuos, es un proceso cuyo punto de partida es un conjunto formado por un número infinito de individuos no emparentados y con un coeficiente de endogamia igual a cero (Falconer y Mackay, 2001). De esta población se toma una muestra aleatoria de N individuos (ciclo cero) cuya progenie, producida por apareamiento al azar, constituye el ciclo 1. El ciclo 2 es la progenie que produce el apareamiento aleatorio de los N individuos de una muestra tomada aleatoriamente de la generación 1. Las generaciones siguientes se producen de igual manera. Según Falconer y Mackay (2001), el coeficiente de endogamia de la generación 1 (F_1) es igual a $1/(2N)$, y sólo contribuyen a él las autofecundaciones. Éstas ocurren con una frecuencia de $1/N$, y cada una produce una progenie cuyo coeficiente de endogamia es $1/2$. Al coeficiente de endogamia de la generación 2 (F_2), además de las autofecundaciones, también contribuyen las cruza entre individuos emparentados (Sahagún, 2006), y debe expresarse como $F_2 = 1/(2N) + [1 - 1/(2N)]F_1$. Desde la generación 2 las fuentes endogámicas son las dos mencionadas, y el coeficiente de endogamia de la generación t ($t = 2, 3, \dots$) es (Falconer y Mackay, 2001):

$$F_t = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right)F_{t-1} \quad (1)$$

Llevar el avance generacional de la población ideal requiere considerar el concepto de sistema recurrente de endogamia. Los sistemas recurrentes de endogamia relevantes en este desarrollo teórico son la autofecundación y el apareamiento entre medios hermanos cuyas ecuaciones recurrentes para el coeficiente de endogamia en la generación t ($t = 1, 2, 3, \dots$) son (Falconer y Mackay, 2001):

$$F_t = (1/2)(1 + F_{t-1}) \quad (2)$$

y

$$F_t = (1/8)(1 + 6F_{t-1} + F_{t-2}) \quad (3)$$

En este trabajo el coeficiente de endogamia de una población es la probabilidad de que los dos genes de un locus cualquiera de un individuo tomado al azar sean idénticos por descendencia. El coeficiente de parentesco o coancestría de una población, como la que es objeto de este estudio, es la probabilidad de que dos genes tomados al azar del mismo locus de dos individuos, también tomados al azar de la población, sean idénticos por descendencia. Además, con apareamiento aleatorio, el coeficiente de endogamia de una población en la generación t es igual a la coancestría de la población de la generación $t-1$.

La fórmula del coeficiente de endogamia de una población es una combinación lineal de coeficientes de endogamia y de coancestrías. Según Márquez-Sánchez (1998), el coeficiente de endogamia de una población como la ideal en la generación t en la

a random sample of N individuals is taken (zero cycle) whose progeny, produced by random mating, constitutes the cycle 1. Cycle 2 is the progeny produced by the random mating of the N individuals of a sample taken randomly from generation 1. The following generations are produced in the same manner. According to Falconer and Mackay (2001), the inbreeding coefficient of generation 1 (F_1) is equal to $1/(2N)$, and is only contributed to by self-fertilizations. These occur with a frequency of $1/N$, and each one produces a progeny whose inbreeding coefficient is $1/2$. In addition to self-fertilizations, the crosses between related individuals also contribute to the inbreeding coefficient of generation 2 (F_2) (Sahagún, 2006), and should be expressed as $F_2 = 1/(2N) + [1 - 1/(2N)]F_1$. Starting from generation 2, the inbreeding sources are the two mentioned above, and the inbreeding coefficient of generation t ($t = 2, 3, \dots$) is as follows (Falconer and Mackay, 2001):

$$F_t = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right)F_{t-1} \quad (1)$$

Taking the generational advance of the ideal population requires the consideration of the concept of recurrent inbreeding system. The recurrent inbreeding systems that are relevant to this theoretical development are self-fertilization and the mating of half sibs whose recurrent equations for the inbreeding coefficient in generation t ($t = 1, 2, 3, \dots$) are as follows (Falconer and Mackay, 2001):

$$F_t = (1/2)(1 + F_{t-1}) \quad (2)$$

and

$$F_t = (1/8)(1 + 6F_{t-1} + F_{t-2}) \quad (3)$$

In this work the inbreeding coefficient of a population is the probability that the two genes of any locus of an individual taken randomly are identical by descent. The coefficient of relationship or coancestry of a population, such as with the object of the present study, is the probability that two genes taken randomly from the same locus of two individuals, also taken randomly from the population, are identical by descent. Furthermore, with random mating, the inbreeding coefficient of a population in generation t is equal to the coancestry of the population of generation $t-1$.

The formula of the inbreeding coefficient of a population is a linear combination of coefficients of inbreeding and coancestry. According to Márquez-Sánchez (1998), the inbreeding coefficient of a population such as the ideal in generation t in which the random sample of generation $t-1$ ($t = 2, 3, \dots$) is formed by n families of m maternal half sibs each one (F_{Mt}), as follows:

$$F_{Mt} = [1/(mn)](1 + F_{t-3})/2 + [(m-1)/(mn)]F_{t-2} + [(n-1)/(n)]F_{t-1} \quad (4)$$

que la muestra aleatoria de la generación $t-1$ ($t = 2, 3, \dots$) está formada por n familias de m medios hermanos maternos cada una (F_{Mt}) es:

$$F_{Mt} = [1/(mn)](1 + F_{t-3})/2 + [(m-1)/(mn)]F_{t-2} + [(n-1)/(n)]F_{t-1} \quad (4)$$

Los componentes de la Ecuación (4) tienen el siguiente significado: 1) la fracción de la generación t que se formó por las cruces entre individuos de diferentes familias es $(n-1)/n$ cuyo coeficiente de endogamia es F_{t-1} , el cual es igual a la coancestría de individuos de familias diferentes de medios hermanos; 2) la fracción de la generación t que se formó por apareamiento entre individuos de una misma familia es $(m-1)/(mn)$ y su coeficiente de endogamia es F_{t-2} ; 3) la fracción de la generación t que se produjo por autofecundación es $1/(mn)$, y tiene un coeficiente de endogamia $(1 + F_{t-3})/2$.

La segunda forma como Márquez Sánchez (2005) expresó el coeficiente de endogamia F_t para la poblacional ideal constituida por n familias de m medios hermanos cada una es:

$$F_t = \frac{1}{2mn} [1 + (2mn - 1)F_{t-1}] \quad (5)$$

En este estudio las derivaciones del coeficiente de endogamia se hicieron con base en el arreglo genotípico descrito por Kempthorne (1969) y Sahagún (1994) y en el concepto de probabilidad de identidad por descendencia de dos genes. Similarmente, el avance de una generación a la siguiente se basó en el concepto de arreglo gamético de Kempthorne (1969) de la generación precedente. La población de referencia en este estudio está formada por n familias de medios hermanos maternos con m individuos en cada familia.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Ciclo 0: Individuos no endogámicos y no emparentados

Para efectos de notación, supóngase que de una muestra aleatoria de mn individuos de la población ideal básica, con un número infinito de individuos no endogámicos y no emparentados, se forman n grupos de m individuos cada uno (ciclo 0). Supóngase además que el genotipo del individuo p ($p = 1, 2, \dots, m$) del grupo i ($i = 1, 2, \dots, n$) es $A_{pi1} A_{pi2}$. La frecuencia de este genotipo es $1/(mn)$ y el arreglo genotípico de la

muestra será $[1/(mn)] \sum_{p=1}^m \sum_{i=1}^n A_{pi1} A_{pi2}$. Como cada uno de los gametos que producen los individuos de esta muestra aparecen con una frecuencia de $1/(2mn)$ su arreglo es $[1/(2mn)] \sum_{p=1}^m \sum_{i=1}^n \sum_{k=1}^2 A_{pik}$. En consecuencia,

The components of Equation (4) have the following significance: 1) the fraction of generation t that was formed by the crosses between individuals of different families is $(n-1)/n$ whose inbreeding coefficient is F_{t-1} , which is equal to the coancestry of individuals of different families of half sibs; 2) the fraction of generation t that was formed by mating between individuals of the same family is $(m-1)/(mn)$ and its inbreeding coefficient is F_{t-2} ; 3) the fraction of generation t that was produced by self-fertilization is $1/(mn)$, and has an inbreeding coefficient of $(1 + F_{t-3})/2$.

The second form that Márquez-Sánchez (2005) expressed the inbreeding coefficient F_t for the ideal population constituted by n families of m half sibs each one is:

$$F_t = \frac{1}{2mn} [1 + (2mn - 1)F_{t-1}] \quad (5)$$

In this study the derivations of the inbreeding coefficient were made based on the genotypic arrangement described by Kempthorne (1969) and Sahagún (1994) and on the concept of probability of identity by descent from two genes. Similarly, the advance of one generation to the next was based on the concept of gametic array of Kempthorne (1969) of the preceding generation. The reference population in this study is formed by n families of maternal half sibs with m individuals in each family.

RESULTS AND DISCUSSION

Cycle 0: Non- inbred and unrelated individuals

For the purpose of notation, let us assume that from a random sample of mn individuals of the basic ideal population, with a infinite number of non-inbred and unrelated individuals, n groups of m individuals each are formed (cycle 1). Let us also assume that the genotype of the individual p ($p = 1, 2, \dots, m$) of the group i ($i = 1, 2, \dots, n$) is $A_{pi1} A_{pi2}$. The frequency of this genotype is $1/(mn)$ and the genotypic array of

the sample will be $[1/(mn)] \sum_{p=1}^m \sum_{i=1}^n A_{pi1} A_{pi2}$. As each one of the gametes produced by the individuals of this sample appear with a frequency of $1/(2mn)$, their arrangement is $[1/(2mn)] \sum_{p=1}^m \sum_{i=1}^n \sum_{k=1}^2 A_{pik}$. Consequently, the genotypic array of cycle 1 (AGC_1), produced by the random mating of sample or cycle 0 will be as follows (Kempthorne, 1969):

$$AGC_1 = [1/(2mn)^2] \sum_{p=1}^m \sum_{q=1}^m \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \sum_{k=1}^2 \sum_{l=1}^2 A_{pik} A_{qjl}$$

The inbreeding coefficient of cycle 1 (F_1), according to the concepts of probability (P) and of identity of genes by descent (\equiv), is:

el arreglo genotípico del ciclo 1 (AGC_1), producido por el apareamiento aleatorio de la muestra o ciclo 0 será (Kempthorne, 1969):

$$AGC_1 = \left[1/(2mn)^2\right] \sum_{p=1}^m \sum_{q=1}^m \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \sum_{k=1}^2 \sum_{l=1}^2 A_{pik} A_{qjl}$$

El coeficiente de endogamia del ciclo 1 (F_1), de acuerdo con los conceptos de probabilidad (P) y de identidad de genes por descendencia (\equiv), es:

$$\begin{aligned} F_1 &= \left[1/(2mn)^2\right] \sum_{p=1}^m \sum_{q=1}^m \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \sum_{k=1}^2 \sum_{l=1}^2 P[A_{pik} \equiv A_{qjl}] \\ &= \left[1/(2mn)^2\right] \sum_{p=1}^m \sum_{i=1}^n \sum_{k=1}^2 P[A_{pik} \equiv A_{pik}] \\ &= 1/(2mn) \end{aligned}$$

El ciclo 2 (C_2) se formará con los mn individuos que resultan de una muestra aleatoria del ciclo 1 constituida por n individuos, cada uno de los cuales producirá una familia de m medios hermanos maternos. Los ciclos siguientes se formarán de una manera similar.

En el ciclo 1 (C_1), el arreglo genotípico de la i -ésima familia (de la muestra) cuyo progenitor común es la hembra p de la muestra tomada del ciclo 0 [$(AGFC_1)_{pi}$; $p=1,2,\dots, m$; $i=1,2,\dots, n$] resulta del producto de su arreglo gamético por el del ciclo 0, es decir:

$$\begin{aligned} (AGFC_1)_{pi} &= \left[\frac{1}{2} A_{pi1} + \frac{1}{2} A_{pi2}\right] \left[\frac{1}{2mn} \sum_{q=1}^m \sum_{j=1}^n \sum_{l=1}^2 A_{qjl}\right] \\ &= \frac{1}{4mn} \sum_{q=1}^m \sum_{j=1}^n \sum_{k=1}^2 \sum_{l=1}^2 A_{pik} A_{qjl} \end{aligned} \tag{6}$$

Por analogía, el arreglo genotípico de otra familia de la muestra, la i' -ésima ($i' \neq i$) por ejemplo, cuyo progenitor común tiene genotipo $A_{p'i'1} A_{p'i'2}$ ($p' = 1, 2, \dots, m$) debe ser de la forma:

$$(AGFC_1)_{p'i'} = \frac{1}{4mn} \sum_{q=1}^m \sum_{j=1}^n \sum_{k=1}^2 \sum_{l=1}^2 A_{p'i'k} A_{qjl} \tag{7}$$

Los arreglos genotípicos de las Ecuaciones 6 y 7 serán utilizados para describir la formación del arreglo genotípico del ciclo siguiente (C_2) que se producirá

$$\begin{aligned} F_1 &= \left[1/(2mn)^2\right] \sum_{p=1}^m \sum_{q=1}^m \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \sum_{k=1}^2 \sum_{l=1}^2 P[A_{pik} \equiv A_{qjl}] \\ &= \left[1/(2mn)^2\right] \sum_{p=1}^m \sum_{i=1}^n \sum_{k=1}^2 P[A_{pik} \equiv A_{pik}] \\ &= 1/(2mn) \end{aligned}$$

Cycle 2 (C_2) will be formed with the mn individuals that result from a random sample of cycle 1 comprised of n individuals, each of which will produce a family of m maternal half sibs. The following cycles will be formed in a similar manner.

In cycle 1 (C_1), the genotypic array of the i -th family (of the sample) whose common progenitor is the female p of the sample taken from cycle 0 [$(AGFC_1)_{pi}$; $p=1,2,\dots, m$; $i=1,2,\dots, n$] results from the product of its gametic array times that of cycle 0, that is:

$$\begin{aligned} (AGFC_1)_{pi} &= \left[\frac{1}{2} A_{pi1} + \frac{1}{2} A_{pi2}\right] \left[\frac{1}{2mn} \sum_{q=1}^m \sum_{j=1}^n \sum_{l=1}^2 A_{qjl}\right] \\ &= \frac{1}{4mn} \sum_{q=1}^m \sum_{j=1}^n \sum_{k=1}^2 \sum_{l=1}^2 A_{pik} A_{qjl} \end{aligned} \tag{6}$$

By analogy, the genotypic array of another family of the sample, the i' -th ($i' \neq i$) for example, whose common progenitor has genotype $A_{p'i'1} A_{p'i'2}$ ($p' = 1, 2, \dots, m$) should take the form of:

$$(AGFC_1)_{p'i'} = \frac{1}{4mn} \sum_{q=1}^m \sum_{j=1}^n \sum_{k=1}^2 \sum_{l=1}^2 A_{p'i'k} A_{qjl} \tag{7}$$

The genotypic arrays of Equations 6 and 7 will be used to describe the formation of the genotypic array of the following cycle (C_2) that will be produced by the random mating of the individuals of the n families produced by the sample of n individuals with m seeds each one taken from C_1 . The random mating of the resulting mn individuals produces crosses of three types: 1) self-fertilizations; 2) crosses between individuals of the same family; 3) crosses between individuals of different families. The inbreeding coefficients of the progenies that are produced by these three types of crosses are derived as follows:

1) The self-fertilization of $A_{pik} A_{qjl}$ (Equation 6) produces a progeny whose genotypic array is:

por el apareamiento aleatorio de los individuos de las n familias que produce la muestra de n individuos con m semillas cada uno tomada del C_1 . El apareamiento aleatorio de los mn individuos resultantes produce cruza de tres tipos: 1) autofecundaciones; 2) cruza entre individuos de una misma familia; 3) cruza entre individuos de familias diferentes. Los coeficientes de endogamia de las progenies que producen estos tres tipos de cruza se derivan a continuación:

a) La autofecundación de $A_{pik} A_{qjl}$ (Ecuación 6) produce una progenie cuyo arreglo genotípico es:

$$(1/4)A_{pik}A_{pik} + (1/2)A_{pik}A_{qjl} + (1/4)A_{qjl}A_{qjl}$$

El coeficiente de endogamia de esta progenie del ciclo 2 (F_{A2}) es:

$$F_{A2} = (1/4)(1) + (1/2)F_1 + (1/4)(1) \\ = \frac{1 + F_1}{2} \quad (8)$$

2) La cruza entre dos individuos de una misma familia es de la forma (Ecuación 6) $A_{pik} A_{qjl} \times A_{pik'} A_{q'j'l'}$ ($q \neq q'$; $q, q' = 1, 2, \dots, m; j, j' = 1, 2, \dots, n; k, k', l, l' = 1, 2$). Dado que el arreglo genotípico de la progenie que produce esta cruza es $(1/4) A_{pik} A_{pik'} + (1/4) A_{pik} A_{q'j'l'} + (1/4) A_{qjl} A_{pik'} + (1/4) A_{qjl} A_{q'j'l'}$, su coeficiente de endogamia (F_{cw2}) debe ser:

$$F_{cw2} = (1/4) \left[(1 + F_0) / 2 \right] + (1/4)(F_1) \\ + (1/4)(F_1) + (1/4)F_1 \\ = (1/8) \left[1 + 6F_1 + F_0 \right] \quad (9)$$

3) La cruza entre individuos de familias diferentes es de la forma (Ecuaciones 6 y 7): $A_{pik} A_{qjl} \times A_{p'i'k'} A_{q'j'l'}$ ($i \neq i'$; $j, j', i, i' = 1, 2, \dots, n; p, p' = 1, 2, \dots, m; k, k', l, l' = 1, 2$). El arreglo genotípico que produce esta cruza es:

$$(1/4)A_{pik}A_{p'i'k'} + (1/4)A_{pik}A_{q'j'l'} + (1/4)A_{qjl}A_{p'i'k'} \\ + (1/4)A_{qjl}A_{q'j'l'}$$

Por tanto, el coeficiente de endogamia de la progenie de la cruza entre individuos de familias diferentes de la muestra del C_1 (F_{cB2}) debe ser:

$$F_{cB2} = (1/4)F_1 + (1/4)F_1 + (1/4)F_1 + (1/4)F_1 \\ = F_1 \quad (10)$$

$$(1/4)A_{pik}A_{pik} + (1/2)A_{pik}A_{qjl} + (1/4)A_{qjl}A_{qjl}$$

The inbreeding coefficient of this progeny of cycle 2 (F_{A2}) is:

$$F_{A2} = (1/4)(1) + (1/2)F_1 + (1/4)(1) \\ = \frac{1 + F_1}{2} \quad (8)$$

b) The cross between two individuals of the same family is of the form (Equation 6) $A_{pik} A_{qjl} \times A_{pik'} A_{q'j'l'}$ ($q \neq q'$; $q, q' = 1, 2, \dots, m; j, j' = 1, 2, \dots, n; k, k', l, l' = 1, 2$). Given that the genotypic array of the progeny produced by this cross is $(1/4) A_{pik} A_{pik'} + (1/4) A_{pik} A_{q'j'l'} + (1/4) A_{qjl} A_{pik'} + (1/4) A_{qjl} A_{q'j'l'}$, its inbreeding coefficient (F_{cw2}) should be:

$$F_{cw2} = (1/4) \left[(1 + F_0) / 2 \right] + (1/4)(F_1) \\ + (1/4)(F_1) + (1/4)F_1 \\ = (1/8) \left[1 + 6F_1 + F_0 \right] \quad (9)$$

c) The cross between individuals of different families is of the form (Equations 6 and 7): $A_{pik} A_{qjl} \times A_{p'i'k'} A_{q'j'l'}$ ($i \neq i'$; $j, j', i, i' = 1, 2, \dots, n; p, p' = 1, 2, \dots, m; k, k', l, l' = 1, 2$). The genotypic array produced by this cross is as follows:

$$(1/4)A_{pik}A_{p'i'k'} + (1/4)A_{pik}A_{q'j'l'} + (1/4)A_{qjl}A_{p'i'k'} \\ + (1/4)A_{qjl}A_{q'j'l'}$$

Therefore, the inbreeding coefficient of the progeny of the cross between individuals of different families of the sample of C_1 (F_{cB2}) should be:

$$F_{cB2} = (1/4)F_1 + (1/4)F_1 + (1/4)F_1 + (1/4)F_1 \\ = F_1 \quad (10)$$

Based on the inbreeding coefficients of Equations 8, 9, 10, and in the frequencies with which the self-fertilizations occur, the crosses between individuals of the same family, and the crosses between individuals of different families which are: $[1/(mn)]$, $[(m-1)/(mn)]$ and $[(n-1)/n]$, respectively, the inbreeding coefficient of cycle 2 (F_2) should be expressed as:

$$F_2 = \left(\frac{1}{mn} \right) \frac{1 + F_1}{2} + \left(\frac{m-1}{mn} \right) \frac{1 + F_0 + 6F_1}{8} + \left(\frac{n-1}{n} \right) F_1 \quad (11)$$

Con base en los coeficientes de endogamia de las Ecuaciones 8, 9, 10, y en las frecuencias con que ocurren las autofecundaciones, las cruza entre individuos de una misma familia, y las cruza entre individuos de familias diferentes que son: $[1/(mn)]$, $[(m-1)/(mn)]$ y $[(n-1)/n]$, respectivamente, el coeficiente de endogamia del ciclo 2(F_2) se debe expresar como:

$$F_2 = \left(\frac{1}{mn}\right)\frac{1+F_1}{2} + \left(\frac{m-1}{mn}\right)\frac{1+F_0+6F_1}{8} + \left(\frac{n-1}{n}\right)F_1 \quad (11)$$

Dado que en este caso $F_0 = 0$, F_2 se reduce a la ecuación:

$$F_2 = \frac{1+F_1}{2mn} + \frac{(m-1)(1+6F_1)}{8mn} + \frac{n-1}{n}F_1$$

Con un razonamiento análogo al que condujo a la Ecuación 11 se obtendrá que para $t = 2, 3, 4, 5, \dots$

$$F_t = \frac{1+F_{t-1}}{2mn} + \frac{(m-1)(1+F_{t-2}+6F_{t-1})}{8mn} + \frac{(n-1)}{n}F_{t-1} \quad (12)$$

Nótese que con $m = 1$ en la Ecuación 12 resulta:

$$\begin{aligned} F_t &= \frac{1+F_{t-1}}{2n} + \frac{n-1}{n}F_{t-1} \\ &= \frac{1}{2n} + \left(1 - \frac{1}{2n}\right)F_{t-1} \end{aligned}$$

Esta fórmula, como se esperaba, es la del coeficiente de endogamia de la población ideal básica (Falconer y Mackay, 2001) en la que el paso de la generación $t-1$ a la generación t ($t = 1, 2, 3, \dots$) se hace mediante el apareamiento aleatorio de los individuos de una muestra al azar de tamaño n de la generación $t-1$.

Con una muestra aleatoria donde $m = 1$ y $n = 1$ el avance de una generación a la siguiente mediante apareamiento aleatorio sólo puede ocurrir por autofecundación. La fórmula para el coeficiente de endogamia de la generación t debe ser, por tanto, la que corresponde a este sistema recurrente de endogamia (Ecuación 2). En efecto, con $m = 1$ y $n = 1$ la Ecuación 12 se reduce a la forma del coeficiente de endogamia para la autofecundación: $F_t = (1/2)(1+F_{t-1})$. Los ensayos con $m = 1$ y $m = n = 1$ son consistentes con la veracidad de la fórmula 12.

Given that in this case $F_0 = 0$, F_2 is reduced to the equation:

$$F_2 = \frac{1+F_1}{2mn} + \frac{(m-1)(1+6F_1)}{8mn} + \frac{n-1}{n}F_1$$

With an analogous reasoning which led to Equation 11 it will be obtained that for $t = 2, 3, 4, 5, \dots$

$$F_t = \frac{1+F_{t-1}}{2mn} + \frac{(m-1)(1+F_{t-2}+6F_{t-1})}{8mn} + \frac{(n-1)}{n}F_{t-1} \quad (12)$$

Note that with $m = 1$ in Equation 12, the result is:

$$\begin{aligned} F_t &= \frac{1+F_{t-1}}{2n} + \frac{n-1}{n}F_{t-1} \\ &= \frac{1}{2n} + \left(1 - \frac{1}{2n}\right)F_{t-1} \end{aligned}$$

This formula, as was expected, is that of the inbreeding coefficient of the basic ideal population (Falconer and Mackay, 2001) in which the step of the generation $t-1$ to generation t ($t = 1, 2, 3, \dots$) is made through the random mating of the individuals of a random sample of n size of generation $t-1$.

With a random sample where $m = 1$ and $n = 1$ the advance of one generation to the next through random mating can only occur by self-fertilization. The formula for the inbreeding coefficient of generation t should be, therefore, that which corresponds to this recurrent system of inbreeding (Equation 2). In fact, with $m = 1$ and $n = 1$, Equation 12 is reduced to the form of the inbreeding coefficient for self-fertilization: $F_t = (1/2)(1+F_{t-1})$. The assays with $m = 1$ and $m = n = 1$ are consistent with the veracity of formula 12.

Comparison of equation 12 with equations 4 and 5

Equation 4 does not have the two properties observed in the two paragraphs prior to Equation 12 derived here; this and equation 4 have in common the frequencies of occurrence of the three types of crosses. However, in the inbreeding coefficients of the progenies produced by these crosses, there are differences in two of the three terms. The coincidence occurs in the inbreeding coefficient of the progenies produced by crosses between individuals of different families. In self-fertilization, the difference resides

Comparación de la ecuación 12 con las ecuaciones 4 y 5

La Ecuación 4 no tiene las dos propiedades observadas en los dos párrafos anteriores a la Ecuación 12 aquí derivada; ésta y la 4 tienen en común las frecuencias de ocurrencia de los tres tipos de cruza. Sin embargo, en los coeficientes de endogamia de las progenes que producen estas cruza hay diferencias en dos de los tres términos. La coincidencia ocurre en el coeficiente de endogamia de las progenes producidas por cruza entre individuos de familias diferentes. En la autofecundación la diferencia está en que el coeficiente de endogamia es F_{t-1} en la Ecuación 12 y F_{t-3} en la Ecuación 4, según Falconer y Mackay (2001). La derivación aquí efectuada (Ecuación 8) y su extensión obvia, sólo la presencia de F_{t-1} es correcta.

Para los individuos producidos por cruza entre miembros de una misma familia de medios hermanos, la fórmula de la Ecuación 4 presenta el término F_{t-2} , pero aquí se encontró el término $(1 + F_{t-2} + 6F_{t-1})/8$ (Ecuación 12). Como en el caso anterior, este resultado es acorde con lo mostrado por Falconer y Mackay (2001). Como un argumento en términos explícitos de lo que subyace en la derivación del presente resultado (Ecuación 9), y de su generalización (segundo término de la Ecuación 12), considérese lo siguiente: dos medios hermanos maternos de la generación $t-1$ tienen en común haber recibido un gen de su progenitor común de la generación $t-2$ (este tipo de progenitores comunes de medios hermanos tiene, en promedio, un coeficiente de endogamia F_{t-2}); el otro gen del genotipo de cada uno de estos dos medios hermanos es aportado al azar por el arreglo gamético masculino (que es igual al de las hembras) de la generación $t-2$. El apareamiento entre estos dos medios hermanos de la generación $t-1$ debe producir una progenie formada por una frecuencia de $1/4$ de cada uno de los cuatro tipos de genotipos formados por: 1) dos genes maternos; 2) un gen materno de un medio hermano y un gen del arreglo gamético de los machos de la generación $t-2$; 3) un gen materno del otro medio hermano y otro del arreglo gamético de la generación $t-2$; 4) los dos genes del arreglo gamético de los machos de la generación $t-2$. Claramente, el coeficiente de endogamia de los genotipos descritos en (1) es equivalente al de la autofecundación de una hembra de la generación $t-2$; es decir, es igual a $(1 + F_{t-2})/2$. El coeficiente de endogamia de los genotipos producidos por las tres formas restantes es, en cada caso, el de los genotipos formados por dos genes tomados de sendos e idénticos arreglos gaméticos de la generación $t-2$. Esto implica que el coeficiente de endogamia buscado es igual a la coancestría de la

in the fact that the inbreeding coefficient is F_{t-1} in Equation 12 and F_{t-3} in Equation 4, according to Falconer and Mackay (2001). In the derivation made here (Equation 8) and its obvious extension, only the presence of F_{t-1} is correct.

For individuals produced by crosses between members of the same family of half sibs, the formula of Equation 4 presents the term F_{t-2} , but here the term $(1 + F_{t-2} + 6F_{t-1})/8$ (Equation 12) was found. As in the previous case, this result agrees with what was shown by Falconer and Mackay (2001). As an argument in explicit terms of what underlies in the derivation of the present result (Equation 9), and of its generalization (second term of Equation 12), consider the following: two maternal half sibs of generation $t-1$ have in common the reception of a gene of their common progenitor of generation $t-2$ (this type of common progenitors of half sibs has, on the average, an inbreeding coefficient F_{t-2}); the other gene of the genotype of each one of these two half sibs is randomly supplied by the male gametic array (which is equal to that of the females) of generation $t-2$. The mating between these two half sibs of generation $t-1$ should produce a progeny formed by a frequency of $1/4$ of each one of the four types of genotypes formed by: 1) two maternal genes; 2) a maternal gene of a half brother and a gene of the gametic arrangement of the males of generation $t-2$; 3) a maternal gene of the other half sib and another of the gametic array of generation $t-2$; 4) the two genes of the gametic array of the males of generation $t-2$. Clearly, the inbreeding coefficient of the genotypes described in (1) is equivalent to that of self-fertilization of a female of generation $t-2$; that is, it is equal to $(1 + F_{t-2})/2$. The inbreeding coefficient of the genotypes produced by the three remaining forms is, in each case, that of the genotypes formed by two genes taken from each one and identical gametic arrays of generation $t-2$. This implies that the inbreeding coefficient that is sought is equal to the coancestry of generation $t-2$, which in random mating, is equal to the inbreeding coefficient of the following generation, $t-2$ (F_{t-1}). Therefore, the inbreeding coefficient of the progenies produced by mating between maternal half sibs of generation $t-1$ ($F_{MH,t}$) is as follows:

$$\begin{aligned}
 F_{MH,t} &= (1/4)\left[(1 + F_{t-2})/2\right] + 3(1/4)(F_{t-1}) \\
 &= \frac{1 + F_{t-2}}{8} + \frac{3F_{t-1}}{4} \\
 &= \frac{1 + F_{t-2} + 6F_{t-1}}{8}
 \end{aligned}
 \tag{13}$$

generación $t-2$ que, en apareamiento aleatorio, es igual al coeficiente de endogamia de la generación siguiente, la $t-2$ (F_{t-1}). Por tanto, el coeficiente de endogamia de las progenies producidas por apareamiento entre medios hermanos maternos de la generación $t-1$ ($F_{MH,t}$) es:

$$\begin{aligned} F_{MH,t} &= (1/4)\left[(1 + F_{t-2})/2\right] + 3(1/4)(F_{t-1}) \\ &= \frac{1 + F_{t-2}}{8} + \frac{3F_{t-1}}{4} \\ &= \frac{1 + F_{t-2} + 6F_{t-1}}{8} \end{aligned} \quad (13)$$

Finalmente, considérense los argumentos siguientes para la derivación del coeficiente de endogamia de las progenies de la generación t producidas por el apareamiento entre individuos de familias diferentes de medios hermanos. El genotipo de cualquier individuo así producido (individuo t) está formado por sendos genes aleatorios de dos de sus cuatro abuelos (individuos $t-2$). Estos cuatro abuelos son a su vez progenitores de los progenitores (individuos $t-1$) del individuo t . Esto implica que el arreglo genotípico que producen las cruas entre dos miembros de familias diferentes de medios hermanos (individuos $t-1$) sea igual al que produce el apareamiento al azar de los individuos del ciclo $t-2$, que produce individuos $t-1$. Por esta razón el coeficiente de endogamia de este arreglo genotípico debe ser F_{t-1} , como ya fue consignado en la derivación de la Ecuación 10.

Las consideraciones de los dos párrafos anteriores, relativas a la derivación del segundo y tercer términos de la Ecuación 12, que difieren de los que en su lugar tiene la Ecuación 4, conducen a determinar que la Ecuación 12 aquí derivada es correcta.

En relación con la fórmula de la Ecuación 5 para el coeficiente de endogamia de la población ideal en estudio, se considera que a diferencia de la Ecuación 4, sí satisface las dos propiedades descritas para la Ecuación 12. Sin embargo, la Ecuación 5 no es exacta; por principio, ésta se puede escribir también como:

$$F_t = \frac{1}{2mn} + \left(1 - \frac{1}{2mn}\right)F_{t-1} \quad (14)$$

La fórmula de la Ecuación 14 es la del coeficiente de endogamia de la generación t de la población ideal base que describen Falconer y Mackay (2001), con un tamaño de muestra de mn individuos tomados al azar, sin estructura familiar. Este coeficiente, por tanto, no refleja la endogamia de la población objeto de estudio en este trabajo. Por ejemplo, no incluye

Finally, consider the following arguments for the derivation of the inbreeding coefficient of the progenies of generation t produced by the mating of individuals of different families of half sibs. The genotype of any individual produced in this manner (individual t) is formed by random genes of two of its four grandparents (individuals $t-2$). These four grandparents are in turn parents of the progenitors (individuals $t-1$) of individual t . This implies that the genotypic array produced by the crosses between two members of different families of half sibs ($t-1$ individuals) will be equal to that produced by the random mating of the individuals of cycle $t-2$, that produces $t-1$ individuals. For this reason the inbreeding coefficient of this genotypic array should be F_{t-1} , as was already consigned in the derivation of Equation 10.

The considerations of the two previous paragraphs, relative to the derivation of the second and third terms of Equation 12, which differ from those that occur in their place in Equation 4, lead to the determination that Equation 12 derived here is correct.

In relation to the formula of Equation 5 for the inbreeding coefficient for the ideal population under study, it is considered that contrary to Equation 4, it does satisfy the two properties described for Equation 12. However, Equation 5 is not exact; to begin with, it could also be described as:

$$F_t = \frac{1}{2mn} + \left(1 - \frac{1}{2mn}\right)F_{t-1} \quad (14)$$

The formula of Equation 14 is that of the inbreeding coefficient of generation t of the ideal base population described by Falconer and Mackay (2001), with a sample size of mn individuals taken randomly, with no family structure. This coefficient, therefore, does not reflect the inbreeding of the target population in the present study. For example, it does not include the contribution to the inbreeding coefficient F_t of the individuals produced by the matings between two individuals of the same family of half sibs of the previous generation. This contribution should be given in terms that include F_{t-2} , the inbreeding coefficient of the common progenitor, but this term does not appear in Equation 14.

Cycle 0: Non-inbred related individuals ($F_0 = 0$)

Let us assume now that the original sample is formed by n families of m half sibs each one. In this cycle, therefore, there are related individuals although their inbreeding coefficient (F_0, F) is equal

la contribución al coeficiente de endogamia F_t de los individuos producidos por los apareamientos entre dos individuos de una misma familia de medios hermanos de la generación anterior. Esta contribución se debería dar en términos que incluyan F_{t-2} , el coeficiente de endogamia del progenitor común, pero este término no aparece en la Ecuación 14.

**Ciclo 0: Individuos no endogámicos
($F_0 = 0$) emparentados**

Supóngase ahora que la muestra original está formada por n familias de m medios hermanos cada una. En este ciclo, por tanto, hay individuos emparentados aunque su coeficiente de endogamia ($F_{0,F}$) es igual a 0; es decir, $F_{0,F} = 0$. Este caso puede tener mayor grado de realismo que el anterior en términos del manejo inicial de una población que es objeto de selección masal. Por supuesto, el ciclo 1, producido por el apareamiento aleatorio de los mn individuos de este ciclo 0, y el subsecuente muestreo asociado a la generación del C_1 , debe tener un coeficiente de endogamia mayor que el del ciclo 1 del caso anterior en el cual el ciclo 0 está formado por mn individuos no endogámicos y no emparentados. Pero, ¿cuál es el coeficiente de endogamia de este nuevo caso? El apareamiento aleatorio de los mn individuos del ciclo cero (C_0) produce una población (ciclo 1) donde la formación de genotipos con dos genes idénticos por descendencia tiene dos fuentes: 1) la autofecundación; 2) el apareamiento entre medios hermanos cuyas frecuencias de ocurrencia son $1/(mn)$ y $(m-1)/(mn)$ pero sus coeficientes de endogamia son $1/2$ y, por similitud con la del resultado de la Ecuación 9, $(1/4)(1/2)$. Por tanto, el coeficiente de endogamia del C_1 ($F_{1,F}$) se debe expresar como $F_{1,F} = 1/(2mn) + (m-1)/(8mn)$.

El ciclo 2 (C_2), como el C_1 , se formará por las progenies producidas por autofecundación, cruzas de medios hermanos y cruzas de individuos de familias diferentes, con frecuencias de ocurrencia de $1/(mn)$, $(m-1)/(mn)$ y $(n-1)/n$. El coeficiente de endogamia de la progenie producida por autofecundación, por analogía de la derivación de la Ecuación 8, debe ser $(1 + F_{1,F})/2$. Del apareamiento entre dos medios hermanos del C_1 , $1/4$ de su progenie tendrá un genotipo formado por dos genes tomados al azar, con reemplazo, del genotipo del progenitor común, tal como se forma la progenie producida por autofecundación. Por tanto, el coeficiente de endogamia de esta cuarta parte del C_2 debe ser $(1 + F_{0,F})/2$. De la progenie restante, el genotipo de cada individuo está formado por dos genes tomados al azar de sendos arreglos gaméticos del C_0 (de machos y de hembras). Así, el coeficiente de endogamia de $3/4$ de la progenie de la

to 0; that is, $F_{0,F} = 0$. This case can have a higher degree of realism than the above in terms of the initial management of a population that is the object of mass selection. Of course, cycle 1, produced by the random mating of the mn individuals of this cycle 0, and the underlying sampling associated with the generation of C_1 , should have an inbreeding coefficient higher than that of cycle 1 of the previous case in which the cycle 0 is formed by mn non-inbred and unrelated individuals. But what is the inbreeding coefficient of this new case? The random mating of the mn individuals of cycle zero (C_0) produces a population (cycle 1) where the formation of genotypes with two identical genes by descent has two sources: 1) self-fertilization; 2) the mating between half sibs whose frequencies of occurrence are $1/(mn)$ and $(m-1)/(mn)$, but its inbreeding coefficients are $1/2$, and by similarity with that of the result of Equation 9, $(1/4)(1/2)$. Therefore, the inbreeding coefficient of C_1 ($F_{1,F}$) should be expressed as $F_{1,F} = 1/(2mn) + (m-1)/(8mn)$.

Cycle 2 (C_2), as with C_1 , will be formed by the progenies produced by self-fertilization, crosses of half sibs and crosses of individuals of different families, with frequencies of occurrence of $1/(mn)$, $(m-1)/(mn)$ and $(n-1)/n$. The inbreeding coefficient of the progeny produced by self-fertilization, by analogy of the derivation of Equation 8, should be $(1 + F_{1,F})/2$. Of the mating between two half sibs of C_1 , $1/4$ of its progeny will have a genotype formed by two genes taken randomly, with replacement, of the genotype of the common progenitor, as with the formation of the progeny produced by self-fertilization. Therefore, the inbreeding coefficient of this fourth part of C_2 should be $(1 + F_{0,F})/2$. Of the remaining progeny, the genotype of each individual is formed by two genes taken randomly from both gametic arrays of the C_0 (of males and of females). Thus, the inbreeding coefficient of $3/4$ of the progeny of the cross between half sibs should be $F_{1,F}$. Therefore, the inbreeding coefficient of the subset of individuals produced by crosses between half sibs of the C_1 ($F_{w2,F}$) should be:

$$F_{w2,F} = (1/4)(1 + F_{0,F})/2 + (3/4)F_{1,F} \\ = (1/8)[1 + 6F_{1,F} + F_{0,F}]$$

Finally, the cross between two individuals of different families of C_1 produces genotypes formed by two genes taken randomly, without replacement, of both gametic arrays of cycle 0. As each genotype of cycle 1 is formed with genes such as these two, the inbreeding coefficient of the progeny of crosses

crucza entre medios hermanos debe ser $F_{1,F}$. Por tanto, el coeficiente de endogamia del subconjunto de individuos producidos por cruzas entre medios hermanos del C_1 ($F_{w2,F}$) debe ser:

$$\begin{aligned} F_{w2,F} &= (1/4)(1 + F_{0,F})/2 + (3/4)F_{1,F} \\ &= (1/8)[1 + 6F_{1,F} + F_{0,F}] \end{aligned}$$

Finalmente, la cruzza entre dos individuos de familias diferentes del C_1 produce genotipos formados por dos genes tomados al azar, sin reemplazo, de sendos arreglos gaméticos del ciclo 0. Como cada genotipo del ciclo 1 se forma con genes como estos dos, el coeficiente de endogamia de la progenie de cruzas entre individuos de familias diferentes debe ser $F_{1,F}$.

Por lo determinado para los tres tipos de progenies del C_2 , el coeficiente de endogamia de este ciclo ($F_{2,F}$), considerando que $F_{0,F} = 0$, se debe expresar como:

$$\begin{aligned} F_{2,F} &= (1 + F_{1,F})/(2mn) + (m-1)(1 + 6F_{1,F})/(8mn) \\ &\quad + (n-1)F_{1,F}/n \end{aligned}$$

Generalizando, para $t = 2, 3, 4, \dots$

$$\begin{aligned} F_{t,F} &= (1 + F_{t-1,F})/(2mn) + (m-1)(1 + F_{t-2,F} + 6F_{t-1,F}) \\ &\quad / (8mn) + (n-1)F_{t-1,F}/n \end{aligned}$$

Este coeficiente de endogamia (Ecuación 15) siempre es mayor que el de la Ecuación 12 que corresponde al caso en que el C_0 es un conjunto de mn individuos no emparentados cuyo coeficiente de endogamia es igual a cero. Esto se debe a que si bien en C_0 ambos coeficientes de endogamia son iguales a cero ($F_0 = F_{0,F} = 0$), en el C_1 los coeficientes de endogamia son $F_1 = 1/(2mn)$ y $F_{1,F} = 1/(2mn) + (m-1)/(8mn)$, y esta superioridad de $F_{1,F}$ sobre F_1 , por tener las dos fórmulas (Ecuaciones 12 y 15) exactamente la misma estructura y porque el coeficiente de endogamia es creciente a través de los ciclos, hace que para $t = 2, 3, \dots$ $F_t < F_{t,F}$. Por supuesto, cuando $t \rightarrow \infty$, $F_t \rightarrow F_{t,F}$.

Coeficientes de endogamia y selección

Los coeficientes de endogamia derivados en el presente trabajo (Ecuaciones 12 y 15) no dan cuenta del efecto de la presión de selección. Se espera que este efecto incremente el valor de dichos coeficientes

between individuals of different families should be $F_{1,F}$.

For what was determined for the three types of progenies of C_2 , the inbreeding coefficient of this cycle ($F_{2,F}$), considering that $F_{0,F} = 0$, should be expressed as follows:

$$\begin{aligned} F_{2,F} &= (1 + F_{1,F})/(2mn) + (m-1)(1 + 6F_{1,F})/(8mn) \\ &\quad + (n-1)F_{1,F}/n \end{aligned}$$

Generalizing, for $t = 2, 3, 4, \dots$

$$\begin{aligned} F_{t,F} &= (1 + F_{t-1,F})/(2mn) + (m-1)(1 + F_{t-2,F} + 6F_{t-1,F}) \\ &\quad / (8mn) + (n-1)F_{t-1,F}/n \end{aligned}$$

This inbreeding coefficient (Equation 15) always is greater than that of Equation 12, which corresponds to the case in which the C_0 is a set of unrelated mn individuals whose inbreeding coefficient is equal to zero. This is due to the fact that although in C_0 both inbreeding coefficients are equal to zero ($F_0 = F_{0,F} = 0$), in C_1 the inbreeding coefficients are $F_1 = 1/(2mn)$ and $F_{1,F} = 1/(2mn) + (m-1)/(8mn)$, and this superiority of $F_{1,F}$ over F_1 , due to both formulas (Equations 12 and 15) having exactly the same structure and because the inbreeding coefficient is increasing through the cycles, it results in $t = 2, 3, \dots$ $F_t < F_{t,F}$. Of course, when $t \rightarrow \infty$, $F_t \rightarrow F_{t,F}$.

Inbreeding coefficients and selection

The inbreeding coefficients derived in the present work (Equations 12 and 15) do not give the effect of the selection pressure. It is expected that this effect increases the value of these coefficients because the selection tends to increase the frequency of the genes favorable for the expression of the trait of interest to the breeder.

Márquez-Sánchez (1989) analyzed this problem based on the effective number in terms of variance [the variance of the genetic frequency due to the finite size of population (Crow and Kimura, 1970)]. For the case under study, Crossa and Vencovsky (1997) found, for large samples, that this effective number ($N_{e(v)}$) is as follows:

$$N_{e(v)} \doteq N \frac{4s}{1 + 2s}$$

where $N = mn$ and s is the selection pressure.

debido a que la selección tiende a aumentar la frecuencia de los genes favorables para la expresión del carácter que interesa al fitomejorador.

Márquez-Sánchez (1998) analizó este problema con base en el número efectivo en términos de varianza [la varianza de la frecuencia génica debida al tamaño finito de población (Crow y Kimura, 1970)]. Para el caso en estudio, Crossa y Vencovsky (1997) encontraron, para muestras de tamaño grande, que este número efectivo ($N_{e(v)}$) es:

$$N_{e(v)} \doteq N \frac{4s}{1 + 2s}$$

donde, $N = mn$ y s es la presión de selección.

Para el caso en estudio, Márquez-Sánchez (1998) definió $s = f/N$, donde, f es el número de plantas seleccionadas (cada planta significa una familia de m medios hermanos para el ciclo siguiente). Para los valores de $n = 200$ y $m = 20$ considerados por este autor, $s = n/(nm)$ corresponde a un 5% de presión de selección. Por ejemplo, cuando el C_0 es un grupo de mn individuos no endogámicos (porque su coeficiente de endogamia es igual a cero) y no emparentados, el coeficiente de endogamia (Ecuación 12) es:

$$F_t = \frac{1 + F_{t-1}}{800} + \frac{19(1 + F_{t-2} + 6F_{t-1})}{32,000} + \frac{199}{200} F_{t-1}$$

$$= 0.00013(1 + F_{t-1}) + 0.00059(1 + F_{t-2} + 6F_{t-1}) + 0.995F_{t-1}$$

(16)

Para incluir el efecto de la selección en el coeficiente de endogamia, en lugar de nm se deberá escribir el número efectivo $N_{e(v)} = 4Ns/(1 + 2s) = 727.27$; y con respecto a n y a m , por separado, Márquez-Sánchez (1998) consideró que la proporción n/m se debe mantener para las n' y m' que satisfacen la ecuación $N_{e(v)} = n'm'$. Así, si $Q = n/m = n'/m'$, $m' = N_{e(v)}/n'$ y $(m')^2 = N_{e(v)} m'/n' = N_{e(v)} Q^{-1}$. Y de aquí resulta que $m' = [N_{e(v)}Q^{-1}]^{0.5}$ y, similarmente, que $n' = [N_{e(v)}Q]^{0.5}$. Una vez que $N_{e(v)}$ y Q son conocidos, se pueden determinar los valores m' y n' . Así, en términos generales, el coeficiente de endogamia para la selección masal en el caso en que el ciclo cero está formado por un grupo de mn individuos no endogámicos y no emparentados (Ecuación 12), que refleja el efecto de la selección (F'_t), es:

For the case under study, Márquez-Sánchez (1998) defined $s = f/N$, where f is the number of selected plants (each plant signifies a family of m half sibs for the following cycle). For the values of $n = 200$ and $m = 20$ considered by this author, $s = n/(nm)$ corresponds to a 5% of selection pressure. For example, when the C_0 is a group of mn non-inbred (because its inbreeding coefficient is equal to zero) and unrelated individuals, the inbreeding coefficient (Equation 12) is:

$$F_t = \frac{1 + F_{t-1}}{800} + \frac{19(1 + F_{t-2} + 6F_{t-1})}{32,000} + \frac{199}{200} F_{t-1}$$

$$= 0.00013(1 + F_{t-1}) + 0.00059(1 + F_{t-2} + 6F_{t-1}) + 0.995F_{t-1}$$

(16)

To include the effect of selection in the inbreeding coefficient, in place of nm the effective number should be written $N_{e(v)} = 4Ns/(1 + 2s) = 727.27$; and with respect to n and m , separately, Márquez-Sánchez (1998) considered that the proportion n/m should be maintained for the n' and m' that satisfy the equation $N_{e(v)} = n'm'$. Thus, if $Q = n/m = n'/m'$, $m' = N_{e(v)}/n'$ and $(m')^2 = N_{e(v)} m'/n' = N_{e(v)} Q^{-1}$. And from here it results that $m' = [N_{e(v)}Q^{-1}]^{0.5}$, and similarly, that $n' = [N_{e(v)}Q]^{0.5}$. Once $N_{e(v)}$ and Q are known, the values m' and n' can be determined. Thus, in general terms, the inbreeding coefficient for mass selection in the case in which the zero cycle is formed by a group of mn individuals that are not inbred and not related (Equation 12), that reflects the effect of selection (F'_t), is as follows:

$$F'_t = \frac{1 + F'_{t-1}}{2N_{e(v)}} + \frac{[(N_{e(v)}/Q)^{0.5} - 1][1 + F'_{t-2} + 6F'_{t-1}]}{8N_{e(v)}}$$

$$+ [1 - (N_{e(v)}Q)^{-0.5}]F'_{t-1}$$

Obviously in this case, $F'_0 = 0$ and $F'_1 = 1/[2N_{e(v)}] = 0.00068$.

Thus, for the case in which $n = 200$ and $m = 20$, $Q = 10$, $N_{e(v)}Q = 727.7$, $N_{e(v)}/Q = 72.72$, and

$$F'_t = 0.00068(1 + F'_{t-1}) + 0.0013(1 + F'_{t-2} + 6F'_{t-1}) + 0.988F'_{t-1}$$

(17)

$$F'_t = \frac{1 + F'_{t-1}}{2N_{e(v)}} + \frac{\left[(N_{e(v)} / Q)^{0.5} - 1 \right] [1 + F'_{t-2} + 6F'_{t-1}]}{8N_{e(v)}} + \left[1 - (N_{e(v)} Q)^{-0.5} \right] F'_{t-1}$$

Obviamente, en este caso, $F'_0 = 0$ y $F'_1 = 1 / [2N_{e(v)}] = 0.00068$.

Así, para el caso en que $n = 200$ y $m = 20$, $Q = 10$, $N_{e(v)} Q = 727.7$, $N_{e(v)} / Q = 72.72$, y

$$F'_t = 0.00068(1 + F'_{t-1}) + 0.0013(1 + F'_{t-2} + 6F'_{t-1}) + 0.988F'_{t-1} \tag{17}$$

Cuando el ciclo cero está formado por n familias de m medios hermanos cuyo coeficiente de endogamia es igual a cero, la fórmula para el coeficiente de endogamia que incluye el efecto de la selección, en la generación t ($F'_{t,F}$), con base en la Ecuación 15, para $t = 2, 3, 4, \dots$ es:

$$F'_{t,F} = 0.00068(1 + F'_{t-1,F}) + 0.0013(1 + F'_{t-2,F} + 6F'_{t-1,F}) + 0.988F'_{t-1,F}$$

y $F'_{0,F} = 0$ y $F'_{1,F} = 0.002$.

Para el ejemplo en que $n = 200$ y $m = 20$, las Ecuaciones 16, 17 y 18 muestran que la mayor parte del coeficiente de endogamia de una generación se debe a las cruzas entre individuos de familias diferentes de la generación anterior. La comparación de la Ecuación 17 (que incluye el efecto de la selección) con la Ecuación 16 (que no incluye el efecto de la selección) permite apreciar que la selección produce un incremento de hasta 4 y 2 veces de la contribución al coeficiente de endogamia debido a la autofecundación y a las cruzas entre medios hermanos, respectivamente. No obstante este aumento, su contribución sigue siendo pequeña en relación a la de las cruzas entre individuos de familias diferentes.

CONCLUSIONES

Las fórmulas previas del coeficiente de endogamia de una población ideal donde la muestra inicial (ciclo cero) es un conjunto de mn individuos no emparentados que tienen un coeficiente de endogamia igual a cero, y en que la muestra en ciclos posteriores es de

When the zero cycle is formed by n families of m half sibs whose inbreeding coefficient is equal to zero, the formula for the inbreeding coefficient that includes the effect of selection, in generation t ($F'_{t,F}$) based on Equation 15, for $t = 2, 3, 4, \dots$ is as follows:

$$F'_{t,F} = 0.00068(1 + F'_{t-1,F}) + 0.0013(1 + F'_{t-2,F} + 6F'_{t-1,F}) + 0.988F'_{t-1,F}$$

and $F'_{0,F} = 0$ and $F'_{1,F} = 0.002$.

For the example in which $n = 200$ and $m = 20$, Equations 16, 17 and 18 show that the greater part of the inbreeding coefficient of a generation is due to the crosses between individuals of different families of the previous generation. The comparison of Equation 17 (which includes the selection effect) with Equation 16 (which does not include the selection effect) makes it possible to see that the selection produces an increase of as much as 4 and 2 times of the contribution to the inbreeding coefficient due to self-fertilization and to the crosses between half sibs, respectively. Despite this increase, its contribution continues to be small with respect to that of the crosses between individuals of different families.

CONCLUSIONS

The previous formulas of the inbreeding coefficient of an ideal population where the initial sample (cycle zero) is a set of mn unrelated individuals that have an inbreeding coefficient equal to zero, and in which the sample in later cycles is of n families of m half sibs each one, does not provide with accuracy the inbreeding coefficient. The accurate inbreeding coefficient of generation t (F_t) ($t = 2, 3, 4, 5, \dots$), derived in this work, is a linear combination of the three contributions produced by the random mating of the individuals of the sample of the previous generation: 1) self-fertilization; 2) mating between half sibs; 3) the mating between individuals of different families; the contributions to F_t ($t = 2, 3, \dots$) are: $(1 + F_{t-1}) / (2mn)$, $(m - 1)(1 + F_{t-2} + 6F_{t-1}) / (8mn)$ and $(n - 1)F_{t-1} / n$, respectively; furthermore, $F_0 = 0$ and $F_1 = (2mn)^{-1}$. When the zero cycle is a set of n families of m half sibs each one, the inbreeding coefficient of generation t ($F_{t,F}$) has the same terms as F_t except that for the first cycle $F_{1,F} = 1 / (2mn) + (m - 1) / (8mn)$. Thus, $F_{2,F}$ will be expressed in terms of $F_{1,F}$; $F_{3,F}$ in terms of $F_{2,F}$ and $F_{1,F}$, etc. Therefore, for $t = 2, 3, \dots$ $F_{t,F} = (1 + F_{t-1,F}) / (2mn)$

n familias de m medios hermanos cada una, no proporcionan con exactitud el coeficiente de endogamia. El coeficiente de endogamia exacto de la generación t (F_t) ($t = 2, 3, 4, 5, \dots$), derivado en este trabajo, es una combinación lineal de las tres contribuciones producidas por el apareamiento aleatorio de los individuos de la muestra de la generación anterior: 1) la autofecundación; 2) el apareamiento entre medios hermanos; 3) el apareamiento entre individuos de familias diferentes; las contribuciones a F_t ($t = 2, 3, \dots$) son: $(1 + F_{t-1}) / (2mn)$, $(m-1)(1 + F_{t-2} + 6F_{t-1}) / (8mn)$ y $(n-1)F_{t-1} / n$, respectivamente; además, $F_0 = 0$ y $F_1 = (2mn)^{-1}$. Cuando el ciclo cero es un conjunto de n familias de m medios hermanos cada una, el coeficiente de endogamia de la generación t ($F_{t,F}$) tiene los mismos términos que F_t excepto que para el primer ciclo $F_{1,F} = 1 / (2mn) + (m-1) / (8mn)$. Así, $F_{2,F}$ se expresará en términos de $F_{1,F}$; $F_{3,F}$ en términos de $F_{2,F}$ y $F_{1,F}$, etc. Por esta razón, para $t = 2, 3, \dots$ $F_{t,F} = (1 + F_{t-1,F}) / (2mn) + (m-1)(1 + F_{t-2,F} + 6F_{t-1,F}) / (8mn) + (n-1)F_{t-1,F} / n$. Como estas dos, las fórmulas para el coeficiente de endogamia que reflejan el efecto de la selección masal para los dos casos estudiados, también tuvieron la misma estructura.

LITERATURA CITADA

Crossa, J., and R. Vencovsky. 1997. Variance effective population size. *Crop Sci.* 37: 14-26 .

+ $(m-1)(1 + F_{t-2,F} + 6F_{t-1,F}) / (8mn) + (n-1)F_{t-1,F} / n$. Like these two, the formulas for the inbreeding coefficient that reflect the effect of mass selection for the two cases under study, also had the same structure.

—End of the English version—



- Crow, J. F., and M. Kimura. 1970. *An Introduction to Population Genetics Theory*. Burgess Ed. Minneapolis. 591 p.
- Falconer, D. S., and T. F. C. Mackay. 2001. *Introducción a la Genética Cuantitativa*. 4a. edición. Ed. Acribia. Zaragoza. España. 469 p.
- Kempthorne, O. 1969. *An Introduction to Genetic Statistics*. Wiley, New York. 545 p.
- Márquez-Sánchez, F. 1998. Expected inbreeding with recurrent selection in maize: I. Mass selection and modified ear-to-row selection. *Crop Sci.* 38: 1432-1436.
- Márquez-Sánchez, F. 2005. *Nuevas ecuaciones endogámicas para el mejoramiento genético del maíz*. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx. 129 p.
- Robertson, A. 1960. A theory of limits in artificial selection. *Proc. Royal Soc. London* 153: 234-239.
- Sahagún C., J. 1994. Sobre el cálculo de coeficientes de endogamia de variedades sintéticas. *Agrociencia serie Fitociencia* 5: 67-78.
- Sahagún C., J. 2006. Determinación de las fuentes endogámicas de la población ideal bajo muestreo continuo y apareamiento aleatorio. *Agrociencia* 40(4): 471-482.
- Wright, S. 1922. The effects of inbreeding and cross-breeding on guinea pigs. *Tech. Bull. U.S. Dep. Agric.* 1112. Washington D.C.