

MUESTREO COMBINADO PARA LA REGENERACIÓN DE RECURSOS FITOGENÉTICOS DE ESPECIES MONOICAS CON POLINIZACIÓN NATURAL

COMBINED SAMPLING FOR REGENERATION OF PLANT GENETIC RESOURCES OF MONOECIOUS SPECIES WITH NATURAL POLLINATION

Jaime Sahagún-Castellanos*, J. Enrique Rodríguez-Pérez, Aureliano Peña-Lomelí

Proyecto: Genética Estadística del Instituto de Horticultura, Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo. 56230. Km 38.5, Carretera México-Texcoco. Estado de México. (jsahagun@correo.chapingo.mx).

RESUMEN

En la regeneración de recursos fitogenéticos de especies monoicas y de las que se reproducen por apareamiento aleatorio debe utilizarse procedimientos de muestreo que minimicen el costo y la endogamia, que a su vez se relaciona con la disminución del tamaño efectivo de población, el aumento de la probabilidad de extinción de genes, etc. Dos formas para tomar una muestra aleatoria de individuos de un ciclo para generar el siguiente que no requieren polinización artificial son: 1) completamente al azar (MACA), como en la población ideal (PI); 2) como en la PI pero en dos etapas (MADE), primero se selecciona al azar n familias de medios hermanos y después de cada una de ellas se selecciona aleatoriamente m individuos. En este último caso el apareamiento aleatorio subsecuente permitirá cruces entre medios hermanos. El objetivo de este estudio fue determinar el tamaño efectivo de población en términos de endogamia ($N_{e(f)}$) de MADE y su relación con el de MACA ($N_{e(f)CA}$). Como para MADE, se consideró que la muestra completamente al azar fuera de tamaño mn . Con base en la varianza del número de gametos de un individuo que llegan a formar progenie, para MADE se encontró que $N_{e(f)} = [4mn - 2] / [m - (mn)^{-1} + 2]$, que implica que para una muestra de tamaño constante mn MADE aumenta su $N_{e(f)}$ a medida que m es más pequeño (y que, consecuentemente, n es más grande) y para cualquier valor de n alcanza su máximo cuando $m=1$; y sólo en este caso es mayor que el tamaño efectivo de MACA que siempre es igual a nm . Cuando mn es grande, el cociente $N_{e(f)} / N_{e(f)CA}$ se reduce, aproximadamente, a $4/(m+2)$; esto implica que cuando $m=1$, el tamaño efectivo de MADE supera al de MACA (aproximadamente, 33.33 %); y con $m=2$ ocurre que $N_{e(f)} = N_{e(f)CA}$. Se encontró que en MADE la composición de la muestra es muy importante en la recolección o

ABSTRACT

In the regeneration of plant genetic resources of monoecious species and those that are reproduced by random mating sampling procedures should be used to minimize cost and inbreeding, which in turn is related to the decrease of the effective population size, the increase of probability of extinction of genes, and so on. Two ways to take a random sample of individuals from one cycle to generate the next that does not require artificial pollination are: 1) completely random (MACA), as in the ideal population (IP), 2) as in the IP but in two stages (MADE), first n families of half-sibs are randomly selected and then from each one of them m individuals are randomly selected. In the latter case, the subsequent random mating will allow crosses between half-sibs. The objective of this study was to determine the effective population size in terms of inbreeding ($N_{e(f)}$) of MADE and its relation to that of MACA ($N_{e(f)CA}$). As for MADE, it was considered that the size of the completely random sample was mn . Based on the variance of the number of gametes of an individual forming progeny, for MADE it was found that $N_{e(f)} = [4mn - 2] / [m - (mn)^{-1} + 2]$, which implies that for a sample of constant size mn MADE increases its $N_{e(f)}$ as m is smaller (and, consequently, n is larger) and for any value of n reaches its maximum when $m=1$; and only in this case is larger than the effective size of MACA that is always equal to nm . When mn is large, the $N_{e(f)} / N_{e(f)CA}$ ratio is reduced to approximately $4/(m+2)$; this means that when $m=1$, the effective size of MADE exceeds that of MACA (approximately 33.33 %); and with $m=2$ $N_{e(f)} = N_{e(f)CA}$. It was found that in MADE the composition of the sample is very important in the collection or regeneration of plant genetic resources. For example, with a sample size $mn=1000$, $N_{e(f)}$ can take values from 4 (with $m=1000$ and $n=1$) up to 1333.33 (with $n=1000$ and $m=1$).

*Autor responsable ❖ Author for correspondence.

Recibido: Agosto, 2008. Aprobado: Febrero, 2010.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 44: 311-323. 2010.

Key words: random mating, half-sib families, ideal population, effective population size

regeneración de recursos fitogenéticos. Por ejemplo, con un tamaño de muestra $mn=1000$, el $N_{e(f)}$ puede tomar valores desde 4 (con $m=1000$ y $n=1$) hasta 1333.33 (con $n=1000$ y $m=1$).

Palabras clave: apareamiento aleatorio, familias de medios hermanos, población ideal, tamaño efectivo de población.

INTRODUCCIÓN

En el manejo, la recolección y regeneración de los recursos fitogenéticos es muy importante el diseño de la muestra tomada de un ciclo para generar el siguiente. En este diseño se debe evitar un alto costo y la pérdida de variabilidad genética, que a su vez se relaciona con el aumento de la endogamia que tiene que ver con la depresión endogámica, el aumento de la probabilidad de ocurrencia de deriva genética y la probabilidad de la extinción de genes (Crow y Kimura, 1970; Falconer y Mackay, 2007). Las generalidades de estos temas ya han sido tema de estudio de la Genética de Poblaciones.

El estudio teórico formal del comportamiento de las poblaciones en el tiempo se inició con la ley de Hardy-Weinberg desde principios del siglo 20. Una versión sencilla de esta ley establece que: en una población grande con apareamiento aleatorio en ausencia de selección, mutación y selección, las frecuencias génicas y genotípicas, permanecen constantes de generación en generación (Molina, 1992; Falconer y Mackay, 2007). Por ejemplo, de una población monoica, diploide de tamaño N donde el genotipo del i -ésimo individuo es $A_{i1} A_{i2}$ ($i=1,2,\dots,N$) que se reproduce por apareamiento aleatorio está en equilibrio Hardy-Wenberg si el arreglo genotípico esperado de la progenie es:

$$\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N \sum_{k=1}^2 \sum_{l=1}^2 [1/(2N)^2] A_{ik} A_{jl}$$

Sin embargo, en la naturaleza pueden actuar factores que hacen que tal arreglo en ocasiones sea diferente. Por ejemplo, si los individuos fueran autoestériles, como en el tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.), el arreglo genotípico esperado sería:

$$\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N \sum_{k=1}^2 \sum_{l=1}^2 \{1/[2N(2N-1)]\} A_{ik} A_{jl} \quad i \neq j$$

INTRODUCTION

In the management, collection and regeneration of plant genetic resources, it is very important the design of the sample taken from one cycle to generate the next. In this design a high cost and loss of genetic variability must be avoided, which in turn is related to the inbreeding increase that has to do with the inbreeding depression, increase of the probability of occurrence of genetic drift and the probability of extinction of genes (Crow and Kimura, 1970; Falconer and Mackay, 2007). The generality of these issues have already been a subject of study of the Population Genetics.

The formal theoretical study of the behavior of populations over time was begun with the Hardy-Weinberg principle since the beginning of the 20th century. A simple version of this law states that: in a large population with random mating in the absence of selection, mutation and selection, the gene and genotype frequencies, remain constant from generation to generation (Molina, 1992; Falconer and Mackay, 2007). For instance, from a monoecious population, diploid of size N where the genotype of the i -th individual is $A_{i1} A_{i2}$ ($i=1, 2, \dots, N$) which is reproduced by random mating is in Hardy-Wenber equilibrium if the expected genotypic array of the progeny is:

$$\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N \sum_{k=1}^2 \sum_{l=1}^2 [1/(2N)^2] A_{ik} A_{jl}$$

However, in nature factors may act making such array different, in some occasions. For example, if individuals were self-sterile, as in husk tomato (*Physalis ixocarpa* Brot.), the expected genotypic array would be:

$$\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N \sum_{k=1}^2 \sum_{l=1}^2 \{1/[2N(2N-1)]\} A_{ik} A_{jl} \quad i \neq j$$

To study the generational dynamics of populations which do not fully meet the requirement of random mating or other requirements the corresponding adjustments must be made to the Hardy-Weinberg law (Crow and Kimura, 1970; Hendrick, 2005; Falconer and Mackay, 2007).

Para estudiar la dinámica generacional de las poblaciones que no satisfacen plenamente el requisito del apareamiento aleatorio, u otros requisitos, se debe hacer las adecuaciones correspondientes a la ley de Hardy-Weinberg (Crow y Kimura, 1970; Hendrick, 2005; Falconer y Mackay, 2007).

En este escenario es importante el concepto de población ideal (Wright, 1931, 1938; Crow y Kimura, 1970; Falconer y Mackay, 2007), definida a partir de un conjunto de un número infinito de individuos diploides no endogámicos ni emparentados, monoicos, que se reproducen por apareamiento aleatorio en ausencia de migración, mutación y selección. De ella se extrae una muestra completamente al azar, y del apareamiento aleatorio de sus integrantes se genera la población del ciclo uno; éste se muestrea de la misma manera para que el apareamiento aleatorio de la muestra produzca la población del ciclo dos, y así sucesivamente. En especies como el tomate de cáscara y el maíz (*Zea mays* L.), además del muestreo completamente al azar, puede ser atractivo seleccionar la muestra en dos etapas. En la primera se selecciona al azar un conjunto de familias de medios hermanos y de cada una de ellas se toman al azar varios individuos (por ejemplo, en maíz se seleccionan varias mazorcas al azar y de cada una se toman aleatoriamente varias semillas). Éste es un proceso similar al de selección recurrente combinada direccional (se hace selección primero entre y después dentro de familias) (Hallauer y Miranda, 1981), pero diferente del método que describen Crossa y Vencovsky (1999) al referirse a la variación que ocurre primero en el muestreo de individuos y después en el de sus gametos.

El procedimiento de muestreo en dos etapas debe tener efectos diferentes a los del muestreo completamente al azar de individuos. Por ejemplo, puede haber diferencias en los coeficientes de endogamia que se genere con ambas formas de muestreo puesto que, aunque en los dos casos el apareamiento aleatorio de la muestra permite las autofecundaciones con igual frecuencia, los apareamientos entre medios hermanos pueden ocurrir con frecuencias muy diferentes. Otra forma de medir el efecto de la diferencia entre los efectos de las dos formas de obtener las muestras se basa en la determinación del número o tamaño efectivo de población expresado en términos de endogamia. Por ejemplo, el tamaño efectivo en términos de endogamia de una población X, también conocido

In this scenario it is important the concept of ideal population (Wright, 1931, 1938; Crow and Kimura, 1970; Falconer and Mackay, 2007) defined as a set of an infinite number of diploid individuals, noninbred and unrelated, monoecious, which are reproduced by random mating in absence of migration, mutation and selection. From it, a sample completely at random is taken, and from the random mating of their members the population of cycle one is generated; this is sampled in the same way so that the random mating of the sample produce the population of cycle two, and so on. In species such as husk tomato and maize (*Zea mays* L.) besides the completely random sampling, to select the sample in two stages may be attractive. In the first stage, a set of families of half-sibs is randomly selected and from each one a number of individuals is randomly taken (for instance, in maize various ears are selected at random and from each one various seeds are taken randomly). This is a process similar to the combined recurrent directional selection (selection is made first between and after within families) (Hallauer and Miranda, 1981), but different of the method described by Crossa and Vencovsky (1999) when referring to the variation which occurs first in the sampling of individuals and then in that of their gametes.

The two-stage sampling procedure should have different effects relative to those of completely random sampling of individuals. For example, there may be differences in the coefficients of inbreeding that are generated with both forms of sampling because although in both cases the random mating of the sample allows self-fertilization with equal frequency, the mating between half siblings may occur with very different frequencies. Another way to measure the effect of the difference between the effects of the two forms to get the samples is based on determining the number or effective population size expressed in terms of inbreeding. For example, the effective size in terms of inbreeding of an X population, also known as effective number of that population, is the sample size of the ideal population that has a rate of breeding equal to that of the population X in question (Falconer and Mackay, 2007). The effective size of a population is used, regardless of its mating structure, to be analyzed in terms of a standard population called ideal population. The usefulness of the effective population size in the context of genetic

como tamaño efectivo de esa población, es el tamaño de muestra que necesita la población ideal para tener una tasa de endogamia igual a la de la población X en cuestión (Falconer y Mackay, 2007). El tamaño efectivo de una población sirve para, independientemente de su estructura de apareamiento, ser analizada en términos de una población estándar denominada población ideal. La utilidad del tamaño efectivo de población en el contexto de los recursos genéticos se debe a que su magnitud tiene una relación inversa con la probabilidad de extinción de los genes y con la tasa de endogamia (Crow y Kimura, 1970). De hecho, hay dos versiones del tamaño efectivo de población; la relacionada con la endogamia y la relacionada con la varianza de la frecuencia alélica (Kimura y Crow, 1963).

En el contexto del mejoramiento genético por selección y en el de los recursos fitogenéticos, por lo general es deseable que el coeficiente de endogamia sea bajo o que el tamaño efectivo sea alto. Además, se requiere que el costo del muestreo y del manejo de la muestra sea acorde con los recursos disponibles, usualmente escasos.

En la recolección y regeneración de recursos fitogenéticos en particular, además de la tecnología para mantener el material genético que se desea salvaguardar, el éxito depende del diseño de la muestra y del sistema de apareamiento de los individuos que la componen para regenerar el ciclo siguiente. De la muestra, además de ser aleatoria, de tamaño finito y comúnmente sujeta a restricciones económicas, se debe determinar la forma de constituir la y una estrategia de apareamiento que permita, por ejemplo, minimizar la endogamia. Además, el apareamiento de los individuos de la muestra puede ser al azar, en forma natural, o puede hacerse manualmente, de acuerdo con un diseño predeterminado. Dado que la muestra es aleatoria y de tamaño finito, las frecuencias alélicas se convierten en variables aleatorias que fluctúan a través de las generaciones en forma cada vez más intensa pero con dirección impredecible, con la posibilidad de que se fijen algunos alelos (Hendrick, 2005; Falconer y Mackay, 2007). Sin embargo, fijar un alelo de un *locus* implica la pérdida de los alelos restantes de ese *locus* (Crow y Kimura, 1970; Falconer y Mackay, 2007), algo muy lamentable en la recolección y conservación de recursos fitogenéticos.

El efecto del carácter finito y aleatorio de la muestra también se puede visualizar en términos de un

recursos es que su magnitud es inversamente relacionada con la probabilidad de extinción de genes y con la tasa de endogamia (Crow y Kimura, 1970). En fact, there are two versions of the effective population size, that related to inbreeding and that related to the variance of the allele frequency (Kimura and Crow, 1963).

In the context of plant breeding by selection and that of plant genetic resources, in general, a low inbreeding coefficient and a high effective size are desirable. It is also required that the cost of sampling and the management of the sample is in accordance with the available resources, often scarce.

In the collection and regeneration of plant genetic resources in particular, besides the technology to maintain the genetic material to be safeguarded, success depends on the design of the sample and the mating system of individuals that compose it to regenerate the following cycle. Of the sample, apart from being random, of finite size and commonly subject to financial constraints, the form of composing it and a mating strategy that allows, for example, minimize inbreeding, should be determined. Furthermore, mating of individuals in the sample can be done at random, in natural form, or can be done manually, according to a predetermined design. Because the sample is random and of finite size, the allele frequencies are converted into random variables that fluctuate over generations with an increasing intensity but an unpredictable direction, with the possibility of fixing some alleles (Hendrick, 2005; Falconer and Mackay, 2007). However, fixing an allele of a *locus* implies the loss of the remaining alleles of that *locus* (Crow and Kimura, 1970; Falconer and Mackay, 2007), which is very unfortunate in the collection and preservation of plant genetic resources.

The effect of the finite and random character of the sample can also be visualized in terms of an increase in the frequency of homozygous genotypes that can bring an effect of inbreeding depression, particularly severe in populations that have not undergone an intense process of artificial selection in one direction, such as grain yield of maize (Hallauer and Miranda, 1981). However, in addition to random variation, other factors can affect the gene and genotype frequencies; in maize, for example, the difference between expected and observed frequencies can also depend on: 1) the insertion angle and the size of the

aumento en la frecuencia de genotipos homocigóticos que pueden traer un efecto de depresión endogámica, particularmente severo en poblaciones que no han sufrido un proceso intenso de selección artificial en una dirección, como puede ser el rendimiento de grano de maíz (Hallauer y Miranda, 1981). Sin embargo, además de la variación aleatoria, otros factores pueden influir en las frecuencias génicas y genotípicas; en maíz, por ejemplo, la diferencia entre las frecuencias esperadas y las observadas también puede depender de: 1) el ángulo de inserción y el tamaño de las hojas, 2) el grado de asincronía entre la floración masculina y femenina, 3) la cantidad de polen producido, etc. Sin embargo, en los estudios relacionados con la recolección y regeneración de recursos genéticos, y con el mejoramiento genético de los cultivos, comúnmente todos estos factores se consideran implícitamente como parte del azar y no reciben consideración particular (Wricke y Weber, 1986; Lynch y Walsh, 1998; Dudley, 2009).

Respecto a la recolección de recursos fitogenéticos, puede ser que la muestra deba obtenerse de la semilla producida por el apareamiento aleatorio natural de las plantas en un lote de producción comercial del cultivo de interés. También se puede tener grupos de semilla que originarán familias (un conjunto de mazorcas de maíz, por ejemplo). Estas dos situaciones de muestreo corresponden al muestreo completamente al azar y al muestreo combinado en dos etapas, respectivamente.

El objetivo de la presente investigación fue determinar el tamaño efectivo en términos de endogamia de una población monoica asociada a dos maneras con bajo costo de formar y manejar una muestra para recolectar y regenerar tal población. Los métodos son el muestreo combinado en dos etapas y el muestreo completamente al azar; en ambos, el paso de una generación a la siguiente es mediante apareamiento aleatorio de los individuos que constituyen la muestra.

MÉTODOS Y MARCO TEÓRICO

La población

Como la presentan Falconer y Mackay (2007) al describir el modelo de población ideal, una población objeto de recolección, o población base, en este estudio se entendió como un conjunto de un número grande de individuos monoicos no

leaf, 2) the degree of the asynchrony between the male and female flowering, 3) the amount of pollen produced and so on. However, in studies related to collection and regeneration of genetic resources, and to the plant breeding of crops, commonly all these factors are implicitly considered as part of randomness and do not deserve special consideration (Wricke and Weber, 1986; Lynch and Walsh, 1998; Dudley, 2009).

In regard to the collection of plant genetic resources, the sample might be obtained from the seed produced by natural random mating of plants in a plot of commercial production of the crop involved. Seed groups that will originate families (a set of maize ears, for example) can also be used. These two sampling situations correspond to the sampling completely at random and to the combined two-stage sampling, respectively.

The objective of this research was to determine the effective size in terms of inbreeding of a monoecious population associated with two low-cost ways to build and manage a sample to collect and regenerate such population. The methods are the combined sampling in two stages and the sampling completely at random; in both, the transition from one generation to the next is by random mating of individuals comprising the sample.

METHODS AND THEORETICAL FRAMEWORK

The population

As presented by Falconer and Mackay (2007) when describing the ideal population model, a population that is object of recollection or base population, was understood in this study as a set of a large number of monoecious individuals non inbred and unrelated which are reproduced by random mating without any force that changes the genetic frequencies. The cycle zero (C_0) was considered as a random sample of mn individuals taken randomly from the base population. The inbreeding coefficient of this cycle ($F_{0,E}$), by its origin, is zero, that is, $F_0, E=0$; moreover, the random mating of the individuals of the sample produces nm half-sib families. In the two-stage sampling firstly, the selection is made at random of n of these families (n maize ears, for example) and from each of them, m seeds are taken randomly. With the mn selected seeds the cycle 1 (C_1) will be formed. If in this cycle the genotype of the individual p ($p=1,2,\dots,m$) of the family i ($i=1,2,\dots,n$) is represented by A_{pi1} , A_{pi2} , the genotypic array of the C_1 [AGC_1] is expressed as:

endogámicos y no emparentados que se reproducen por apareamiento aleatorio sin fuerza alguna que cambie las frecuencias génicas. El ciclo cero (C_0) se consideró como a una muestra aleatoria de mn individuos tomados aleatoriamente de la población base. El coeficiente de endogamia de este ciclo ($F_{0,E}$), por su origen, es cero, es decir, $F_{0,E}=0$; además, el apareamiento aleatorio de los individuos de la muestra produce nm familias de medios hermanos. En el muestreo en dos etapas primero se hace la selección al azar de n de estas familias (n mazorcas, por ejemplo) y de cada una de ellas se toman m semillas aleatoriamente. Con las nm semillas seleccionadas se formará el ciclo 1 (C_1). Si en este ciclo el genotipo del individuo p ($p=1,2,\dots,m$) de la familia i ($i=1,2,\dots,n$) se representa por $A_{pi1} A_{pi2}$, el arreglo genotípico del C_1 [AGC_1] se expresa así:

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

Para regenerar la población, del C_1 se toma una muestra como en el ciclo anterior. Los mn individuos se someten a apareamiento aleatorio y se produce el C_2 , y así se continúa avanzando generacionalmente.

En el muestreo completamente al azar, de la población que resulte del apareamiento aleatorio del C_0 (C_1) se toma una muestra al azar, sin ninguna restricción, de mn individuos. Para regenerar la población, se somete a apareamiento aleatorio a los mn individuos. La población resultante es muestreada de la misma forma y la muestra se someterá a apareamiento aleatorio, y así sucesivamente. En el arreglo genotípico de la progenie habrá individuos cuyos genotipos estarán formados por dos genes idénticos por descendencia ($A_{pik} A_{pik}$) producidos por autofecundaciones y por cruza entre individuos emparentados.

En el muestreo aleatorio en dos etapas (MADE), el apareamiento aleatorio de la muestra que se toma del C_{t-1} para formar el C_t , también produce genotipos formados por dos genes idénticos por descendencia (producidos por autofecundaciones, cruza entre medios hermanos y cruza entre individuos emparentados de diferentes familias). En términos generales, se espera que la frecuencia de éstos sea mayor que la del muestreo completamente al azar (MACA).

Tamaño efectivo de población

El tamaño efectivo de la población en términos de endogamia para MADE ($N_{e(f)}$) se determinó con base en la derivación de la varianza de cada una de dos variables relacionadas con la cantidad de gametos de un individuo que llegan a formar progenie para la generación siguiente: los de origen femenino y los de origen masculino. Se hizo así porque si bien en la fórmula del

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

To regenerate the population, from the C_1 a sample is taken as in the previous cycle. The mn individuals are randomly mated and the C_2 is produced and thus the generation advances are continued.

In the completely random sampling of the population resulting from random mating of the C_0 (C_1) a sample is randomly taken, without any restriction, of mn individuals. To regenerate the population, the mn are subjected to random mating. The resulting population is sampled in the same way and the sample will be subjected to random mating, and so on. In the genotypic array of the progeny there will be individuals whose genotypes will be formed by two genes identical by descent ($A_{pik} A_{pik}$) produced by self-fertilizations and crosses between related individuals.

In the two-stage random sampling (MADE), the random mating of the sample that is taken from the C_{t-1} to form the C_t also produces genotypes formed by two genes identical by descent (produced by self-fertilizations, crosses between half-sibs and crosses between related individuals of different families). In general, it is expected that the frequency of these is greater than that of the completely random sampling (MACA).

Effective population size

The effective population size in terms of inbreeding for MADE ($N_{e(f)}$) was determined based on the derivation of variance of each of two variables related to the number of gametes of an individual that come to form progeny for the following generation: those of female origin and those of male origin. This was done because although the formula for the effective population size in terms of inbreeding (Crow and Kimura, 1970) requires the variance of the number of successful gametes of an individual, it would determine the contribution to this the variance of the gametes of female origin and of male origin since in this case, by the type of sampling, must be different. For MACA of mn individuals, the effective population size in terms of inbreeding ($N_{e(f)CA}$) was determined with the formula and procedure described for MADE. In this way the values $N_{e(f)}$ and $N_{e(f)CA}$ were calculated for the combinations of 13 values of m and 13 of n . And the relative efficiency of these two sampling methods was calculated as $[N_{e(f)} / N_{e(f)CA}]100$.

RESULTS AND DISCUSSION

The effective size in terms of inbreeding ($N_{e(f)}$) of a population that is as the ideal population (IP)

tamaño efectivo de población en términos de endogamia (Crow y Kimura, 1970) se requiere la varianza del número de gametos exitosos de un individuo, se quiso determinar la contribución a ésta la de la varianza de los gametos de origen femenino y la de los de origen masculino ya que en este caso, por el tipo de muestreo, deben ser diferentes. Para MACA de mn individuos, el tamaño efectivo de población en términos de endogamia ($N_{e(f)CA}$) se determinó con la fórmula y procedimiento descritos para MADE. De esta manera se calcularon los valores $N_{e(f)}$ y $N_{e(f)CA}$ para las combinaciones de 13 valores de m y 13 de n . Y la eficiencia relativa de estos dos métodos de muestreo se calculó como $[N_{e(f)}/N_{e(f)CA}]100$.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El tamaño efectivo en términos de endogamia ($N_{e(f)}$) de una población que es como la población ideal (PI) definida por Falconer y Mackay (2007), pero que tiene la posibilidad de que los progenitores tengan diferencias en sus capacidades reproductivas; se expresa como (Wright, 1938; Crow y Kimura, 1970):

$$N_{e(f)} = \frac{4nm - 2}{Var(G) + 2} \tag{1}$$

En la Ecuación 1, $Var(G)$ es la varianza (Var) de G , la variable aleatoria para el número de gametos de un individuo que llegan a formar progenie. En la PI este número de gametos es una variable aleatoria binomial con parámetros $2mn$ y $1/(mn)$; su varianza es igual a $2mn[1/(mn)][1-1/(mn)]=2[1-1/(mn)]$. Con esta varianza en la Ecuación 1 resulta que $N_{e(f)} = mn$, como era de esperarse (Crow y Kimura, 1970). En la población ideal con MADE, para formar la muestra se toman m individuos al azar de cada una de n familias de medios hermanos, también tomadas al azar. Así, cada uno de los n progenitores comunes de las familias de medios hermanos seleccionadas aleatoriamente aportará m gametos (femeninos) que formarán progenie; y los $n(m-1)$ individuos restantes aportarán cero gametos de este tipo. Así, hay una variable aleatoria (F) para estos números de gametos maternos. Además, el número de gametos de origen paterno que formarán progenie es una variable aleatoria (M) que sigue una distribución binomial con parámetros mn y $1/(mn)$; es decir, los valores que puede tomar M son 0, 1, 2, ..., mn y la probabilidad de que cada gameto tenga éxito es $1/(mn)$. Respecto

definido por Falconer and Mackay (2007), but has the possibility that the progenitors have differences in their reproductive capacities, is expressed as (Wright, 1938; Crow and Kimura, 1970):

$$N_{e(f)} = \frac{4nm - 2}{Var(G) + 2} \tag{1}$$

In the Equation 1, $Var(G)$ is the variance (Var) of G , the random variable for the number of gametes of an individual that come to form progeny. In the IP this number of gametes is a binomial random variable with parameters $2mn$ and $1/(mn)$; its variance is equal to $2mn[1/(mn)][1-1/(mn)]=2[1-1/(mn)]$. With this variance in Equation 1 results that $N_{e(f)} = mn$, as was expected (Crow and Kimura, 1970). In the ideal population with MADE, to form the sample m individuals are randomly taken from each one of the n families of half sibs also taken at random. Thus, each one of the n common progenitors of the families of half sibs randomly selected will supply m gametes (female) that will form progeny; and the remaining $n(m-1)$ individuals will supply zero gametes of this type. So, there is a random variable (F) for these numbers of female gametes. Moreover, the number of gametes of male origin that will form progeny is a random variable (M) that follows a binomial distribution whose parameters are mn and $1/(mn)$; that is, the values that M can take are 0, 1, 2, ..., mn and the probability that each gamete is successful is $1/(mn)$. With respect to the relation between the M and F variables it will be considered that their covariance is equal to zero. And in relation to the terms of the formula for the effective population size with combined sampling in two stages (Equation 1), $G=M+F$ and $Var(G)=Var(M)+Var(F)$. Furthermore:

$$Var(F) = \sum_{i=1}^n [1/(mn)]m^2 - [(mn)/(mn)]^2 = m - 1 \tag{2}$$

Obviously, $Var(F)$ is larger as m grows (Equation 2). When $m=1$, $Var(F)=0$, that reflects the lack of variability due to each of the n individuals which form the sample supplies an effective female gamete (with $m=1$ the sample size is $mn=n$). With respect to M :

a la relación entre las variables M y F se considerará que su covarianza es igual a cero. Y con relación a los términos de la fórmula para el tamaño efectivo de población con muestreo combinado en dos etapas (Ecuación 1), $G=M+F$ y $Var(G)=Var(M)+Var(F)$. Además:

$$Var(F) = \sum_{i=1}^n [1/(mn)]m^2 - [(mn)/(mn)]^2 = m - 1 \tag{2}$$

Obviamente, $Var(F)$ es mayor a medida que m crece (Ecuación 2). Cuando $m=1$, $Var(F)=0$, que refleja la falta de variabilidad debida a que cada uno de los n individuos que forman la muestra contribuye con un gameto femenino efectivo (con $m=1$ el tamaño de muestra es $mn=n$). Respecto a M :

$$Var(M) = mn[1/(mn)][1 - 1/(mn)] = 1 - 1/(mn) \tag{3}$$

De acuerdo con las Ecuaciones 2 y 3, en el caso extremo en que $m=1$ y $n=1$, $Var(M)=Var(F)=0$ refleja que por tratarse de sólo un individuo tiene que haber sólo un gameto masculino y uno femenino exitosos y ambos tamaños efectivos de población en términos de endogamia (los de los dos tipos de muestreo) son iguales a 1 (Ecuación 1). Además, siempre que $m=1$ y $n>1$, $Var(F)<Var(M)$ (Ecuaciones 2 y 3). Sin embargo, es suficiente que $m>1$ para que $Var(F)>Var(M)$, y esta superioridad de $Var(F)$ se acentúa a medida que m es mayor; es decir, al tener cada familia más miembros, la diferencia $Var(F)-Var(M)$ será más grande. Este efecto se relaciona directamente con la mayor contribución que tiene en la endogamia la aportación de más gametos femeninos que formarán progenie de un mismo progenitor. En el caso general, de acuerdo con las Ecuaciones 2 y 3, respecto a $Var(G)$:

$$Var(G) = Var(M) + Var(F) = m - 1/(mn) \tag{4}$$

Según las Ecuaciones 1 y 4, el número efectivo en términos de endogamia $[N_{e(f)}]$ para la población ideal con muestreo en dos etapas (MADE) se expresa como:

$$Var(M) = mn[1/(mn)][1 - 1/(mn)] = 1 - 1/(mn) \tag{3}$$

According to Equations 2 and 3, in the extreme case where $m=1$ and $n=1$, $Var(M)=Var(F)=0$ reflects that because there is only one individual there must be one successful male gamete and one successful female gamete and both effective population sizes in terms of inbreeding (those of the two types of sampling) are equal to 1 (Equation 1). Furthermore, provided that $m=1$ and $n>1$, $Var(F)<Var(M)$ (Equations 2 and 3). However, it is sufficient that $m>1$ to $Var(F)>Var(M)$, and this superiority of $Var(F)$ is enhanced as m is larger; that is, having each family more members, the difference $Var(F)-Var(M)$ will be larger. This effect is related directly to the great contribution that have in inbreeding the supply of more female gametes which will form progeny of a same parent. In the general case, according to Equations 2 and 3, with respect to $Var(G)$:

$$Var(G) = Var(M) + Var(F) = m - 1/(mn) \tag{4}$$

According to Equations 1 and 4, the effective number in terms of inbreeding $[N_{e(f)}]$ for the ideal population with two-stage sampling (MADE) is expressed as:

$$N_{e(f)} = \frac{4mn - 2}{m - 1/(mn) + 2} \tag{5}$$

According to Equation 5, and the calculated $N_{e(f)}$ values that are shown in Table 1, the effective population size with MADE ($N_{e(f)}$) for a constant sample size grows as m decreases (and n increases) and for any value of n , in regard to m , reaches its maximum when $m=1$. Furthermore, when $m=1$ $N_{e(f)}$ is expressed as $N_{e(f)} = n(4n-2)/(3n-1)$. According to this equation, $N_{e(f)}$ approaches $(4/3)n$ as n increases. This is evident in the $N_{e(f)}$ shown in Table 1 for $m=1$. The mentioned findings about the sample size of the two types of sampling implies that for MADE in the collection and regeneration of genetic resources after having determined the size of the sample size, the best strategy is to take at random

$$N_{e(f)} = \frac{4mn - 2}{m - 1/(mn) + 2} \tag{5}$$

De acuerdo con la Ecuación 5, y con los $N_{e(f)}$ calculados que se muestran en el Cuadro 1, el tamaño efectivo de la población con MADE ($N_{e(f)}$) para un tamaño de muestra constante, crece en la medida en que m disminuye (y n aumenta); y para cualquier valor de n , respecto a m , alcanza su máximo cuando $m=1$. Además, cuando $m=1$ $N_{e(f)}$ se expresa como $N_{e(f)} = n(4n-2)/(3n-1)$. Según esta ecuación, $N_{e(f)}$ se aproxima a $(4/3)n$ cuando n crece. Esto se evidencia en los $N_{e(f)}$ que se muestran en el Cuadro 1 para $m=1$. Lo referido acerca del tamaño de muestra de los dos tipos de muestreo implica que con MADE para la recolección y regeneración de recursos genéticos una vez determinado el tamaño de la muestra, la mejor estrategia es tomar al azar un número de individuos igual al tamaño de muestra y de cada uno de ellos tomar al azar una semilla. Con los individuos resultantes se establece el ciclo siguiente. Con cualquier otra forma de componer una muestra del mismo tamaño (por ejemplo la mitad de familias y 2 individuos por familia) o con la muestra completamente aleatoria (MACA) del mismo tamaño se tendrá un tamaño efectivo de población menor, lo que implica una mayor endogamia o un menor

a number of individuals equal to the sample size and from each one of them take a random seed. With the resulting individuals the next cycle is established. With any other way to compose a sample of the same size (for example half of the families and two individuals per family) or with the completely random sample (MACA) of the same size a smaller effective population size will be obtained, which implies a greater inbreeding or a smaller effective size, or a larger probability to lose genes.

Regarding the effects of the magnitudes of m and n in the $N_{e(f)}$, the Equation 5 and the calculated $N_{e(f)}$ (Table 1) allows to appreciate that: 1) for a given value of m , $N_{e(f)}$ practically grows in the same proportion that n is increased; 2) for any constant value of n , in contrast, to increases of m correspond smaller increases of $N_{e(f)}$ that will soon stop growing; and never exceeds $4n$.

When the sample size is mn and is completely random, F and M have a variance that must be $1 - 1/(mn)$ (Equation 3), and according to Equation 1, the effective size ($N_{e(f)CA}$) should be expressed in the form:

$$N_{e(f)CA} = \frac{4mn - 2}{2 \left[1 - \frac{1}{(mn)} \right] + 2} = mn \tag{6}$$

Cuadro 1. Tamaños efectivos en términos de endogamia de una población aleatoriamente muestreada en dos etapas: primero se toman n familias y enseguida m individuos de cada familia muestreada.

Table 1. Effective sizes in terms of inbreeding of a population randomly sampled in two stages: first n families are taken and then m individuals of each sampled family.

n	m												
	1	2	4	5	10	20	40	50	100	200	250	500	1000
1000	1333	2000	2666	2857	3333	3636	3810	3846	3992	3960	3968	3984	3992
500	666	1000	1333	1428	1667	1818	1905	1923	1961	1980	1984	1992	1996
250	333	500	666	714	833	909	952	962	980	990	992	996	998
200	266	400	533	571	667	727	762	769	784	792	794	797	798
100	133	200	266	286	333	364	381	385	392	396	397	398	399
50	66	100	133	143	167	182	190	192	196	198	198	199	200
40	53	80	106	114	133	145	152	154	157	158	159	159	160
20	26	40	53	57	67	73	76	77	78	79	79	80	80
10	13	20	26	28	33	36	38	38	39	40	40	40	40
5	6	10	13	14	17	18	19	19	20	20	20	20	20
4	5	8	10	11	13	15	15	15	16	16	16	16	16
2	2	4	5	6	7	7	8	8	8	8	8	8	8
1	1	2	2	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4

tamaño efectivo, o una mayor probabilidad de perder genes.

Respecto a los efectos que tienen las magnitudes de m y n en el $N_{e(f)}$, la Ecuación 5 y los $N_{e(f)}$ calculados (Cuadro 1) permiten apreciar que: 1) para un valor dado de m , $N_{e(f)}$ crece prácticamente en la misma proporción en que se incrementa n ; 2) para un valor cualquiera de n fijo, en cambio, a los aumentos de m corresponden aumentos menores de $N_{e(f)}$ que muy pronto deja de crecer; y nunca supera a $4n$.

Cuando la muestra es de tamaño mn y se hace completamente al azar, F y M tienen la misma varianza que debe ser $1 - 1/(mn)$ (Ecuación 3), y de acuerdo con la Ecuación 1, el tamaño efectivo ($N_{e(f)CA}$) se debe expresar como en la forma:

$$N_{e(f)CA} = \frac{4mn - 2}{2 \left[1 - \frac{1}{(mn)} \right] + 2} = mn \tag{6}$$

Respecto al caso de muestreo en dos etapas (MADE) con $m=2$, de la Ecuación 5 resulta que:

$$N_{e(f)} = \frac{2n(8n - 2)}{8n - 1} \tag{7}$$

Esta expresión (Ecuación 7) implica que MADE con $m=2$ genera un valor de $N_{e(f)}$ que siempre será menor que el tamaño efectivo de MACA ($N_{e(f)CA}$) que tiene el mismo tamaño de muestra ($2n$). Sin embargo, la diferencia es marginal y para efectos prácticos ambos tamaños efectivos son iguales (Cuadro 1).

Respecto a la fórmula general del tamaño efectivo para MADE ($N_{e(f)}$, Ecuación 5), ésta puede ser expresada, de manera muy aproximada y simple, como:

$$N_{e(f)} = \frac{4mn}{m + 2} \tag{8}$$

Esta expresión aproximada para $N_{e(f)}$ (Ecuación 8) produce, para efectos prácticos, los mismos valores que genera la Ecuación 5 para prácticamente todas las combinaciones de valores de m y n . La Ecuación 8, sin embargo, es más manejable. Por ejemplo, esta expresión, $(4mn)/(m+2)$, permite apreciar rápidamente que: 1) para $m=2$, $N_{e(f)} = 2n$, que es igual a $N_{e(f)CA} = 2n$; 2) con $m \geq 3$, $N_{e(f)} < N_{e(f)CA}$

In regard to the two-stage sampling (MADE) case with $m=2$, from Equation 5 results that:

$$N_{e(f)} = \frac{2n(8n - 2)}{8n - 1} \tag{7}$$

Equation 7 implies that (MADE) with $m=2$ generates a value of $N_{e(f)}$ that will always be lesser than the effective size of MACA ($N_{e(f)CA}$) that has the same sampling size ($2n$). However, the difference is marginal and for practical effects both effective sizes are equal (Table 1).

Regarding the general formula of the effective size for MADE ($N_{e(f)}$, Equation 5), this can be expressed, in a very approximate and simple manner, as:

$$N_{e(f)} = \frac{4mn}{m + 2} \tag{8}$$

This approximate expression for $N_{e(f)}$ (Equation 8) produces, for practical purposes, the same values that Equation 5 generates for practically all combinations of values of m and n . Equation 8, however, is more practical. For example, this expression, $(4mn)/(m+2)$, allows to quickly appreciate that: 1) for $m=2$, $N_{e(f)} = 2n$, that is equal to $N_{e(f)CA} = 2n$; 2) with $m \geq 3$, $N_{e(f)} < N_{e(f)CA}$ ($N_{e(f)CA} = mn$), and 3) as m grows, $N_{e(f)}$ is closer to $4n$.

The $N_{e(f)}$ shown in Table 1 for many combinations of m and n values allow illustrating the considerable importance that have the form of composing the sample. For example, for a size of constant sample mn , $N_{e(f)}$ responds with greater increases to the increases of n than those of m . These results are consistent with those found by Sahagún and García (2009) in terms of inbreeding, and can be explained by arguing that the increases of m result in higher supplies of genes from a same origin, while those of n mean a greater genetic diversity for population. The effect of the procedure for establishing a sample of size mn was shocking; for example, for a size of sample (mn) equal to 1000, the $N_{e(f)CA}$ only can be equal to 1000; the $N_{e(f)}$, however, fluctuates between 4 and 1333; 4 occurs when $n=1$ and $m=1000$, and 1333 when $n=1000$ and $m=1$.

($N_{e(f)CA} = mn$), y 3) conforme m crece, $N_{e(f)}$ se acerca más a $4n$.

Los $N_{e(f)}$ que se muestran en el Cuadro 1 para numerosas combinaciones de valores de m y n permiten ilustrar la importancia considerable que tiene la forma de integrar la muestra. Por ejemplo, para un tamaño de muestra constante mn , $N_{e(f)}$ responde con incrementos mayores a los incrementos de n que a los de m . Estos resultados son consistentes con los que encontraron Sahagún y García (2009) en términos de endogamia, y se puede explicar arguyendo que los incrementos de m redundan en mayores aportaciones de genes de un mismo origen, en tanto que los de n significan una mayor diversidad genética para la población. El efecto que tiene la forma de constituir una muestra de tamaño mn fue impactante; por ejemplo, para un tamaño de muestra (mn) igual a 1000, el $N_{e(f)CA}$ sólo puede ser igual a 1000; el $N_{e(f)}$, en cambio, fluctúa entre 4 y 1333; el 4 ocurre cuando $n=1$ y $m=1000$, y el 1333 cuando $n=1000$ y $m=1$.

Para relacionar $N_{e(f)}$ con $N_{e(f)CA}$ considérese que cuando mn es grande, del orden de 100 al menos, el cociente $N_{e(f)} / N_{e(f)CA}$ se reduce aproximadamente a $4/(m+2)$. Claramente, este cociente es independiente de n y tiene un valor inversamente proporcional a m , y (de nuevo) sólo si $m=1$ resulta más conveniente el uso del muestreo en dos etapas (MADE) que el muestreo completamente aleatorio (MACA); en este caso MACA requiere un tamaño de muestra 33.33 % mayor que el de MADE para producir la misma tasa de endogamia, o el mismo tamaño efectivo de población en términos de endogamia. Del cociente $4/(m+2)$ se puede concluir más fácilmente que de la Ecuación 5 que da lo mismo hacer MADE tomando dos individuos de cada familia que tomar la muestra completamente al azar. Sin embargo, con $m>2$ el muestreo en dos etapas siempre será inferior.

De acuerdo con la fórmula de Crow y Kimura (1970) para $N_{e(f)}$ (Ecuación 1), es posible aumentar el tamaño efectivo de población en términos de endogamia en relación a los obtenidos con muestreo en dos etapas y con muestreo completamente al azar con una muestra del mismo tamaño. Para que esto suceda se debe aplicar una estrategia que reduzca $Var(G)$. Sin embargo, las estrategias tendientes a reducir la variabilidad del grado de participación de los individuos en la formación de la progenie requieren polinización artificial y ésta incrementa los costos.

To relate $N_{e(f)}$ to $N_{e(f)CA}$ let us consider that when mn is large, 100 at least, the ratio $N_{e(f)} / N_{e(f)CA}$ is reduced approximately to $4/(m+2)$. Clearly, this ratio is independent of n and has a value inversely proportional to m , and (again) only if $m=1$ results more convenient the use of the two-stage sample (MADE) than the completely random sample (MACA); in this case MACA requires a sample size 33.33 % higher than that of MADE to produce the same inbreeding rate or the same effective population size in terms of inbreeding. From the $4/(m+2)$ ratio it can be more easily concluded than from Equation 5, it is the same to make MADE taking two individuals from each family and taking the completely random sample. However, with $m>2$ the two-stage sample will be always inferior.

According to the formula of Crow and Kimura (1970) for $N_{e(f)}$ (Equation 1), it is possible to increase the effective population size in terms of inbreeding in relation to those obtained with two-stage sampling and completely random sampling with a sample of the same size. In order to do this an strategy that reduces $Var(G)$ should be applied. However, strategies to reduce the variability of the degree of participation of individuals in the formation of progeny require artificial pollination and this increases costs. For example, to occur $Var(G)=0$ it is necessary that $Var(F)=Var(M)=0$; this is possible if from mn plants of the sample $mn/2$ pairs are made and from the cross (artificial) between the two members of each pair, two individuals (full siblings) (m obtained). According to Equation 1, in this case $N_{e(f)}$ is equal to $2mn-1$.

In the present study obtaining only one sample of mn individuals for the regeneration of population has been discussed. Of course, in practice it is convenient to have various copies of the sample to evaluate the germination of the sample and insure against disaster loss in the field, and so on. In the present study only the zero cycle formed by non-inbred and unrelated mn individuals has been considered. If the original population is in the form of half-sib families (for example, in form of ears in the case of maize) the zero cycle can be a set of n families of m half-sibs each. The use of this form of sample would not produce changes to the results here obtained in relation to $N_{e(f)}$ because it would not affect the formula for $N_{e(f)}$ (Equation 1).

Por ejemplo, para que ocurra que $Var(G)=0$ es necesario que $Var(F)=Var(M)=0$; esto es posible si de las mn plantas de la muestra se hacen $mn/2$ parejas y de la cruce (artificial) entre los dos miembros de cada pareja se obtienen dos individuos (hermanos completos). De acuerdo con la Ecuación 1, en este caso $N_{e(f)}$ es igual a $2mn-1$.

En el presente estudio se ha discutido la obtención de sólo una muestra de mn individuos para la regeneración de la población. Por supuesto, en la práctica es conveniente tener varias copias de la muestra para evaluar la germinación de la muestra y asegurarse contra una pérdida por desastre en el campo, etc. En el presente estudio se ha considerado sólo al ciclo cero formado por mn individuos no endogámicos y no emparentados. Si la población original se encuentra en forma de familias de medios hermanos (por ejemplo en forma de mazorcas en el caso de maíz) el ciclo cero puede ser un conjunto de n familias de m medios hermanos cada una. El uso de esta forma de muestra no produciría cambios a los resultados aquí obtenidos en relación a $N_{e(f)}$ dado que no se afectaría la fórmula para $N_{e(f)}$ (Ecuación 1).

Finalmente, se usó sólo el tamaño efectivo en términos de endogamia, aunque también se ha usado el tamaño efectivo en términos de varianza (Vencovsky y Crossa, 1999). Se hizo así porque ambos coinciden cuando el tamaño de muestra es constante a través de generaciones (Caballero, 1994).

CONCLUSIONES

En una población que se recolecta y se regenera cíclicamente, y cada ciclo se forma por el apareamiento al azar de los individuos de una muestra del ciclo anterior, la muestra puede ser completamente aleatoria (MACA) o tomarse en dos etapas (MADE), m individuos aleatorios tomados de cada una de n familias también seleccionadas al azar. Con MADE, el tamaño efectivo de población en términos de endogamia ($N_{e(f)}$) crece a medida que m es más pequeño y alcanza su valor más alto cuando $m=1$, y sólo en este caso (con $n>1$) supera al de MACA ($N_{e(f)CA}$); las fórmulas son: $N_{e(f)} = [4mn - 2] / [m - (mn)^{-1} + 2]$ y $N_{e(f)CA} = mn$. En el caso (que puede ser de un valor aplicado importante) donde el valor de mn es de al menos 100, $N_{e(f)} / N_{e(f)CA}$ es aproximadamente igual a $4/(m+2)$, que implica que: 1) MADE es

Finally, only the effective size in terms of inbreeding was used, although the effective size in terms of variance has also been used (Vencovsky and Crossa, 1999). This was done so because both coincide when the sample size is constant across generations (Caballero, 1994).

CONCLUSIONS

In a population that is collected and then regenerated in cycles, and each cycle is formed by randomly mating the individuals of a sample of the previous cycle, the sample can be completely random (MACA) or be taken in two stages (MADE), m random individuals taken of each one of n families also randomly selected. With MADE, the effective population size in terms of inbreeding ($N_{e(f)}$) increases as m is smaller and reaches its highest value when $m=1$, and only in this case (with $n>1$) exceeds that of MACA ($N_{e(f)CA}$); the formulas are: $N_{e(f)} = [4mn - 2] / [m - (mn)^{-1} + 2]$ and $N_{e(f)CA} = mn$. In the case (that can be of an important practical value) where the value of mn is at least 100, $N_{e(f)} / N_{e(f)CA}$ is approximately equal to $4/(m+2)$, what implies that: 1) MADE is higher than MACA only when $m=1$; 2) when $m=2$ there is no difference in effective size between MADE and MACA; and 3) when $m>2$ will always happen that $N_{e(f)CA} > N_{e(f)}$. In addition, the composition of the sample in terms of selection of m and n is of considerable importance.

—End of the English version—



superior que MACA sólo cuando $m=1$; 2) cuando $m=2$ no hay diferencia en tamaño efectivo entre MADE y MACA; y 3) cuando $m>2$ siempre sucederá que $N_{e(f)CA} > N_{e(f)}$. Además la composición de la muestra en términos de la selección de m y n es de importancia considerable.

LITERATURA CITADA

- Caballero, A. 1994. Developments in the prediction of effective population size. *Heredity* 73: 657-679.
- Crossa, J., and R. Vencovsky. 1997. Variance effective population size for two-stage sampling in monoecious species. *Crop Sci.* 37: 14-26.

- Crow, J. F., and M. Kimura. 1970. *An Introduction to Population Genetics Theory*. Harper and Row Publishers. New York. 591 p.
- Dudley, J. W., and G. R. Johnson. 2009. Epistatic models improve prediction of performance in corn. *Crop Sci.* 49: 763-770.
- Falconer, D. S., y T. F. C. Mackay. 2007. *Introducción a la Genética Cuantitativa*. 4a Edición. Editorial Acribia S. A. Zaragoza, España. 469 p.
- Hallauer, A. R., and J. B. Miranda Fo. 1981. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Iowa State University. Ames, IA. USA. 468 p.
- Hendrick, P. 2005. *Genetics of Populations*, 3rd ed. Jones and Bartlett Publishers. Massachusetts, USA. 737 p.
- Kimura, M., and J. F. Crow. 1963. The measurement of effective population. *Evolution* 17: 279-288.
- Lynch, M., and B. Walsh. 1998. *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts. 920 p.
- Molina G., J. D. 1992. *Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa: Algunas Implicaciones en Genotecnia*. AGT Editor S. A. México. 349 p.
- Sahagún C., J., y F. García M. 2009. El coeficiente de endogamia de una población bajo selección masal. *Agrociencia* 43: 119-132.
- Vencovsky R., and J. Crossa. 1999. Variance effective population size under mixed self and random mating with applications to genetic conservation of species. *Crop Sci.* 39: 1282-1294.
- Wricke, G., and W. E. Weber. 1986. *Quantitative Genetics and Selection in Plant Breeding*. Walter de Gruyter, Berlin, New York. 406 p.
- Wright, S. 1931. Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.
- Wright, S. 1938. Size and population and breeding structure in relation to evolution. *Science* 87: 430-431.