

ESTIMACION DE LA VARIANZA AMBIENTAL INTRAPARCELAR EN EL DISEÑO II DE CAROLINA DEL NORTE

ESTIMATION OF THE WITHIN PLOT ENVIRONMENTAL VARIANCE IN THE DESIGN II OF NORTH CAROLINA

Jaime Sahagún Castellanos¹

RESUMEN

La varianza ambiental intraparcelar (σ_{WE}^2) es un componente de varianza importante para determinar la heredabilidad y respuesta esperada a la selección cuando se aplican esquemas de mejoramiento genético basados en valores fenotípicos individuales, como en selección masal y diversos esquemas de selección combinada. Sin embargo, la forma de estimar σ_{WE}^2 con la sola información que se produce al evaluar las familias que se generan de acuerdo con el diseño II de Carolina del Norte no se ha reportado. En este estudio se hace un análisis del diseño II sin utilizar el concepto covarianza, encontrando tres formas de estimar, sin sesgo, a σ_{WE}^2 . También se encuentra que, cuando el número de hembras es igual al de machos, el estimador que incluye los cuadrados de medios debidos a machos y a hembras es un estimador igualmente preciso que el que se basa sólo en el cuadrado medio debido a hembras o a machos. La estimación de la varianza aditiva también es analizada.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Heredabilidad, respuesta a la selección, selección masal, selección combinada, estimación de componentes de varianza.

SUMMARY

The within plot environmental variance (σ_{WE}^2) is an important variance component to determine heritability and expected gains from selection when different methods of mass and combined selection are under consideration. However, a formula to estimate σ_{WE}^2 based only on the information produced by the evaluation of the families formed according to the

North Carolina design II, has not yet been developed. In this study an analysis of the design II making no use of the concept of covariance, is made, finding three unbiased estimators for σ_{WE}^2 . It was also found that when males and females occur in the same number, the estimator based on the mean squares for males and females has the same precision as the one based either on the mean square for males or for females. The estimation of the additive variance is discussed as well.

ADDITIONAL INDEX WORDS

Heritability, expected gain, mass selection, combined selection, estimation of variance components.

INTRODUCCION

Para la estimación de los componentes de varianza genéticos han sido de gran utilidad los diseños de apareamiento I y II de Carolina del Norte (Comstock y Robinson, 1948, 1952). Sin embargo, con respecto a la estimación de la varianza ambiental intraparcelar (σ_{WE}^2), la situación es diferente: Ni en los trabajos originales en que se publicaron los fundamentos de estos diseños ni en la literatura especializada al respecto que fue consultada para la realización de este trabajo (Comstock y Robinson, 1952; Cockerham, 1963; Hallauer y Miranda, 1981; Fehr, 1987; Mayo, 1987; Falconer, 1989) se muestra una metodología para estimar insesgadamente y con precisión estimable a σ_{WE}^2 cuando se evalúan familias formadas según el diseño II. Para el diseño I, sin embargo, Márquez (1985) ya describe una forma de estimación de este parámetro.

¹ Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo; CP 56230 Chapingo, México.

En la técnica experimental aplicada a la investigación en que la unidad básica de información es la planta individual, es muy deseable que σ_{WE}^2 , un indicador de la calidad de la técnica experimental utilizada en la investigación en cuestión, se mantenga lo más bajo posible, esto desde un punto de vista realista. En términos de la teoría y práctica del mejoramiento genético, la magnitud de la varianza ambiental intraparcelar guarda una relación inversa con la heredabilidad y, en consecuencia, con la respuesta a la selección. Esta relación es particularmente notable cuando se practica selección de plantas dentro de una parcela (como es el caso de la selección dentro de familias en las diversas estrategias de selección combinada) o dentro de un subote (como es el caso de la selección masal estratificada).

Para este último caso, Hallauer y Miranda (1981) expresan la heredabilidad en sentido estrecho (h^2) en la forma

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{WE}^2}$$

en donde σ_A^2 y σ_D^2 son la varianza aditiva y de dominancia, respectivamente. Para el caso en que se practique la selección sin la formación de estratos, como la varianza entre subotes (σ_e^2) entra a formar parte de la varianza fenotípica, estos autores expresan la heredabilidad en la forma

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_e^2 + \sigma_{WE}^2}$$

Para la predicción de respuesta a la selección de individuos, la forma en que se ha realizado no siempre es ortodoxa; Fehr (1987), aunque presenta una fórmula de predicción en la que se muestra a σ_{WE}^2 , en el cálculo de una respuesta a la selección, en lugar de utilizar un estimador de σ_{WE}^2 utiliza uno de la varianza intraparcelar total que, en

general, produce una subestimación de las diferentes respuestas a la selección de plantas individuales.

En términos de la búsqueda de la solución al problema de estimar a σ_{WE}^2 , las consideraciones siguientes son importantes: Cuando se evalúan familias con una estructura de variabilidad genética conocida, tanto entre familias como dentro de ellas, tomando datos individuales de n plantas dentro de cada parcela se generan cuatro fuentes de variación, de importancia en este contexto, debidas a: (1) Variación entre familias; (2) variación dentro de familias; (3) variación interparcelar y (4) variación intraparcelar. En virtud de que en ausencia de epistasis, los componentes de varianza genética (aditiva y de dominancia) y ambiental (intraparcelar e interparcelar) son cuatro también, el método de momentos aplicado a la estimación de componentes de varianza (Searle, 1971, 1987) debe producir un estimador de la varianza ambiental intraparcelar que sea insesgado y de una precisión que se puede estimar. Estas consideraciones han estimulado el desarrollo de la presente investigación diseñada con el propósito fundamental de derivar tanto un estimador insesgado de la varianza ambiental intraparcelar como su varianza a partir de la información que se genera cuando se evalúan familias formadas de acuerdo con el diseño II.

Adicionalmente, pretendiendo dar mayor claridad al origen de la descomposición de la varianza genética en las partes atribuidas a diferencias entre familias, se presentará una derivación relativamente detallada basada en el concepto de varianza y no en el de covarianza, como generalmente se hace.

MARCO TEORICO Y RESULTADOS

La población

Respecto al tipo de población, en este estudio se estará haciendo referencia a una de individuos hermafroditas, diploides, con dos

alelos por locus, con apareamiento aleatorio, comportamiento meiótico normal y ausencia de efectos maternos, epistasis, y de ligamiento o si lo hubiera, con equilibrio en las fases de repulsión y acoplamiento.

El diseño II

Comstock y Robinson (1948) describieron por primera vez este diseño de apareamiento. De la población en estudio se toman en forma independiente una muestra al azar de *m* machos y una de *f* hembras, se realizan cruza de manera que cada macho produzca una familia con cada una de las *f* hembras. Como en algunos casos no es posible realizar tales cruza con plantas *S*₀, los machos (o las hembras) se autofecundan para obtener progenies *S*₁ con las cuáles sí se pueden hacer las cruza requeridas. Así mismo, como es difícil usar grandes números de machos y hembras, es conveniente usar varios diseños II relativamente pequeños (6X6, 7X7, por ejemplo) de manera que se tengan números de progenies de hermanos completos comparables a los que se tienen en el diseño I. Para la distribución de las familias en el campo, dentro de cada repetición, es conveniente agruparlas en sets, tal y como se hace en el diseño I también.

El Análisis

Si la evaluación de las familias de un diseño II se hace mediante un experimento

con un diseño en bloques al azar con *r* repeticiones, la descripción de la observación correspondiente al individuo *l* de la repetición *k* que es hijo de la hembra *j* y del macho *i* (*Y*_{*ijkl*}) se puede hacer en la forma

$$Y_{ijkl} = M + M_i + F_j + (MF)_{ij} + R_k + E_{ijk} + W_{ijkl} \tag{1}$$

en donde *M* es la media general y *R*_{*k*} el efecto de la *k*-ésima repetición. *F*_{*j*}, *M*_{*i*} y (*MF*)_{*ij*} son el efecto de la hembra *j*, del macho *i* y de la interacción entre estos efectos, respectivamente. *E*_{*ijk*} y *W*_{*ijkl*} son términos aleatorios asociados a variación entre y dentro de parcelas, respectivamente. Excepto *M*, los términos del segundo miembro del modelo son variables aleatorias independientes con media igual a cero. En particular, las variables *M*_{*i*}, *F*_{*j*}, (*MF*)_{*ij*}, *E*_{*ijk*} y *W*_{*ijkl*} tienen una varianza σ_m^2 , σ_f^2 , σ_{mf}^2 , σ_e^2 y σ_w^2 , respectivamente.

El análisis de varianza asociado a este modelo (Cuadro 1) y el método de momentos para estimar componentes de varianza producen un sistema de ecuaciones entre cuadrados medios y sus correspondientes valores esperados que por constar de más ecuaciones que de incógnitas parecería no admitir solución única. Sin embargo, sí existe tal solución, como adelante se demuestra.

Cuadro 1. Forma general del análisis de varianza del diseño II.

FV	GL	CM	E(CM)
Repeticiones	<i>r</i> -1		
Machos (M)	<i>m</i> -1	CM(M)	$\sigma_w^2 + r\sigma_e^2 + m\sigma_{mf}^2 + mfs\sigma_m^2$
Hembras (F)	<i>f</i> -1	CM(F)	$\sigma_w^2 + r\sigma_e^2 + m\sigma_{mf}^2 + rnm\sigma_f^2$
M x F	(<i>m</i> -1)(<i>f</i> -1)	CM(MF)	$\sigma_w^2 + r\sigma_e^2 + m\sigma_{mf}^2$
Error Parcelar	(<i>r</i> -1)(<i>mf</i> -1)	CM(E)	$\sigma_w^2 + r\sigma_e^2$
Error Intraparcelar	(<i>r</i> -1) <i>mf</i>	CM(W)	σ_w^2

Con el fin de ofrecer nuevos enfoques, las derivaciones que se muestran a continuación se harán en forma directa, sin hacer uso de resultados previos. En ellas se utilizarán los valores genotípicos a , d y $-a$ para los genotipos BB, Bb y bb, respectivamente (Falconer, 1989).

Considerando que se trata de una población con apareamiento aleatorio con frecuencias génicas p y q para los alelos B y b, respectivamente, en términos de genotipos hay tres clases de machos, BB, Bb y bb, que al cruzarse con una muestra aleatoria de hembras generan familias cuyos arreglos genotípicos son: $pBB+qBb$, $(1/2)pBB+(1/2)Bb+(1/2)qbb$ y $pBb+qbb$, con medias $pa+qd$, $(1/2)(pa+d-qa)$ y $pd-qa$, respectivamente. Así, como la media de estas progenies es la media de la población, que es $(p-q)a+2pqd$ (Falconer, 1989),

$$\begin{aligned} \sigma_m^2 &= p^2(pa + qd)^2 + (1/2)pq[(p-q)a+d]^2 \\ &\quad + q^2[pd-qa]^2 - [(p-q)a+2pqd]^2 \\ &= [p^4 + (1/2)pq(p-q)^2 + q^4 - (p-q)^2]a^2 \\ &\quad + [2p^3q + pq(p-q) - 2pq^3 - \\ &\quad 4pq(p-q)]ad + [p^2q^2 + (1/2)pq + \\ &\quad p^2q^2 - 4p^2q^2]d^2. \end{aligned} \quad (2)$$

Si A, B y C representan los coeficientes de los términos a^2 , ad y d^2 de esta expresión, respectivamente, resulta que:

$$\begin{aligned} A &= p^4-p^2 + q^4-q^2 + 2pq + (1/2)pq(p-q)^2 \\ &= (p^2+p)(p^2-p) + (q^2+q)(q^2-q) + 2pq + \\ &\quad (1/2)pq(p-q)^2 \\ &= -(p^2+p)pq - (q^2+q)pq + 2pq + \\ &\quad (1/2)pq(p-q)^2 \\ &= pq[1-p^2-q^2] + (1/2)pq(p-q)^2 \\ &= pq[2pq + (1/2)(p-q)^2] \\ &= pq[(1/2)(p+q)^2] \\ &= (1/2)pq, \end{aligned} \quad (3)$$

$$\begin{aligned} B &= pq[2p^2 + p-q - 2q^2 - 4p + 4q] \\ &= pq[2p-q] + p-q + 4(q-p)] \\ &= qp(q-p) \end{aligned} \quad (4)$$

y

$$\begin{aligned} C &= (1/2)pq(1-4pq) \\ &= (1/2)pq(q-p)^2 \end{aligned} \quad (5)$$

Así, substituyendo los resultados (3)-(5) en (2) y considerando que la varianza aditiva (σ_A^2) es expresable como $2qp[a+(q-p)d]^2$ (Falconer, 1989),

$$\begin{aligned} \sigma_m^2 &= (1/2)pqa^2 + pq(q-p)ad + \\ &\quad (1/2)pq(q-p)^2d^2 \\ &= (1/2)pq[a^2 + 2(q-p)ad + (q-p)^2d^2] \\ &= (1/4)\sigma_A^2. \end{aligned} \quad (6)$$

También, por analogía,

$$\sigma_f^2 = (1/4)\sigma_A^2. \quad (7)$$

Ahora bien, como la varianza genética entre las mf familias (σ_{BG}^2) es la varianza entre las medias de las progenies que resultan de las cruzas BBxBB, BBxBb, BBxbb, BbxBb, Bbxbb y bbxbb que ocurren con frecuencias p^4 , $4p^3q$, $2p^2q^2$, $(2pq)^2$, $4pq^3$ y q^4 , respectivamente, y como la media de la población es $(p-q)a + 2pqd$,

$$\begin{aligned} \sigma_{BG}^2 &= p^4a^2 + 4p^3q(1/4a^2 + 1/2ad + \\ &\quad 1/4d^2) + 2(pqd)^2 + (2pq)^2(1/4d^2) + \\ &\quad 4pq^3(1/4d^2 + 1/4a^2 - 1/2ad) + \\ &\quad q^4a^2 - [(p-q)a + 2pqd]^2 \\ &= (p^4 + p^3q + pq^3 + q^4-p^2-q^2 + \\ &\quad 2pq)a^2 + (2p^3q - 2pq^3 - 4(p-q)pq)ad \\ &\quad + (p^3q + 3(pq)^2 + pq^3 - 4(pq)^2)d^2. \end{aligned} \quad (8)$$

Si D, E y F denotan los coeficientes de los términos a^2 , ad y d^2 , de esta ecuación, entonces:

$$\begin{aligned}
 D &= p^4 - p^2 + q^4 - q^2 + pq^3 + p^3q + 2pq \\
 &= -p(p+1)pq - q(q+1)pq + pq^3 + p^3q + 2pq \\
 &= pq[-p^2 - p - q^2 - q + q^2 + p^2 + 2] \\
 &= pq, \tag{9}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 E &= 2pq[p^2 - q^2 - 2(p-q)] \\
 &= 2pq(q-p) \tag{10}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 F &= pq(p^2 + q^2 - pq) \\
 &= pq[(p-q)^2 + pq] \\
 &= pq(p-q)^2 + (pq)^2. \tag{11}
 \end{aligned}$$

Así, substituyendo los resultados (9) - (11) en (8) y considerando que la varianza de dominancia (σ_D^2) es $(2pqd)^2$ (Falconer, 1989) se tiene que

$$\begin{aligned}
 \sigma_{BG}^2 &= pq a^2 + 2pq(q-p)ad + pq(p-q)^2 d^2 + (pq)^2 d^2 \\
 &= pq[a^2 + 2(q-p)ad + (p-q)^2 d^2] + 1/4(2pqd)^2 \\
 &= pq[a + (q-p)d]^2 + (1/4)\sigma_D^2 \\
 &= (1/2)\sigma_A^2 + (1/4)\sigma_D^2. \tag{12}
 \end{aligned}$$

Ahora, como la media genotípica de la familia que resulta de la cruce del macho *i* con la hembra *j* (G_{ij}) se expresa como

$$G_{ij} = M + M_i + F_j + (MF)_{ij},$$

la varianza genética entre las familias [σ_{BG}^2] resulta ser igual a la varianza del miembro derecho de esta ecuación. En virtud de que, de acuerdo con el modelo 1, los términos M_i , D_j y $(MF)_{ij}$ son independientes y M es una constante (que no tiene varianza),

$$\sigma_{BG}^2 = \sigma_m^2 + \sigma_f^2 + \sigma_{mf}^2.$$

Así, utilizando la información de las expresiones (6), (7) y (12),

$$\begin{aligned}
 \sigma_{mf}^2 &= \sigma_{BG}^2 - \sigma_m^2 - \sigma_f^2 \\
 &= (1/4)\sigma_D^2. \tag{13}
 \end{aligned}$$

Es claro que en este diseño se forman familias de hermanos completos. Sin embargo, de éstas, las únicas que contienen variación genética son las formadas por las cruces BBxBb, BbxBb y Bbxbb, las que, considerando directas y recíprocas, ocurren con frecuencias $4p^3q$, $(2qp)^2$ y $4pq^3$. Por lo tanto, la varianza genética entre los individuos de una misma familia (σ_{WG}^2) es:

$$\begin{aligned}
 \sigma_{WG}^2 &= 4p^3q[1/2)a^2 + (1/2)d^2 - ((1/2)(a+d)^2)] + 4pq^3[(1/2)d^2 + (1/2)a^2 - ((1/2)(a-d)^2)] + (2pq)^2[(1/4)a^2 + (1/4)a^2 - ((1/2)d)^2] \\
 &= [4p^3q + 4pq^3 + 8(pq)^2] (1/4)a^2 + [2p^3q - 2p^3q]ad + [p^3q + pq^3 + (pq)^2]d^2 \\
 &= pq a^2 + 2pq(q-p)ad + pq(p-q)^2 d^2 + 3(pq)^2 d^2 \\
 &= pq[a + (q-p)d]^2 + (3/4)(2pqd)^2 \\
 &= (1/2)\sigma_A^2 + (3/4)\sigma_D^2. \tag{14}
 \end{aligned}$$

Estimación de componentes de varianza

Considerando los resultados (6), (7), (13) y (14), el sistema de ecuaciones entre cuadrados medios y sus valores esperados puede expresarse en la forma

$$(1/2 + rnf/4)\sigma_A^2 + (3/4 + rn/4)\sigma_D^2 + \sigma_{WE}^2 + n\sigma_e^2 = CM(M)$$

$$(1/2 + rnm/4)\sigma_A^2 + (3/4 + rn/4)\sigma_D^2 + \sigma_{WE}^2 + n\sigma_e^2 = CM(F)$$

$$(1/2)\sigma_A^2 + (3/4 + rn/4)\sigma_D^2 + \sigma_{WE}^2 + n\sigma_e^2 = CM(MF)$$

$$(1/2)\sigma_A^2 + (3/4)\sigma_D^2 + \sigma_{WE}^2 + n\sigma_e^2 = CM(E)$$

$$(1/2)\sigma_A^2 + (3/4)\sigma_D^2 + \sigma_{WE}^2 = CM(W). \tag{15}$$

Este sistema de cinco ecuaciones presenta sólo cuatro "incógnitas". Evidentemente, sólo puede haber cuatro ecuaciones independientes; excluyendo la primera, resulta un sistema con cuatro componentes de varianza y cuatro ecuaciones. Este sistema debe tener solución única. Como los coeficientes de los componentes de varianza forman la matriz

$$A = \begin{bmatrix} \frac{1}{2} + \frac{mnr}{4} & \frac{3}{4} & + & \frac{nr}{4} & 1 & n \\ \frac{1}{2} & \frac{3}{4} & + & \frac{nr}{4} & 1 & n \\ \frac{1}{2} & \frac{3}{4} & & & 1 & n \\ \frac{1}{2} & \frac{3}{4} & & & 1 & 0 \end{bmatrix}$$

entonces la solución al sistema de ecuaciones (15) debe ser de la forma $\underline{\Sigma} = A^{-1} \underline{C}$ en donde $\underline{\Sigma}$ es el vector de orden 4x1 cuyos elementos son, en ese orden σ_A^2 , σ_D^2 , σ_{WE}^2 y σ_c^2 ; A^{-1} es la inversa de A y \underline{C} es el vector 4x1 cuyos elementos son, en ese orden, CM(F), CM(MF), CM(E) y CM(W). Así:

$$\begin{bmatrix} \hat{\sigma}_A^2 \\ \hat{\sigma}_D^2 \\ \hat{\sigma}_{WE}^2 \\ \hat{\sigma}_c^2 \end{bmatrix} = (1/n) \begin{bmatrix} 4/mr & -4/mr & 0 & 0 \\ 0 & 4/r & -4/r & 0 \\ -2/mr & \frac{(2-3m)}{mr} & \frac{3}{r} & n \\ 0 & 0 & 1 & -1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} CM(F) \\ CM(MF) \\ CM(E) \\ CM(W) \end{bmatrix}$$

es decir,

$$\begin{aligned} \sigma_A^2 &= 4[CM(F) - CM(MF)]/nmr \\ \sigma_D^2 &= [CM(MF) - CM(E)]/nr \\ \sigma_{WE}^2 &= CM(W) + (2-3m)CM(MF)/nmr \\ &\quad - 2CM(F)/nmr + 3CM(E)/nr \\ \sigma_c^2 &= [CM(E) - CM(W)]/n \end{aligned} \tag{16}$$

Es claro que si se hubiera utilizado la ecuación correspondiente a CM(M) en lugar de la de CM(F) los resultados hubieran sido

similares; sólo se sustituirían CM(F) y m por CM(M) y f, respectivamente. En ausencia de efectos maternos, con ambos conjuntos de estimadores se estimarían insesgadamente a los componentes de varianza.

Una tercera forma de generar estimadores de los componentes de varianza sería reduciendo las cinco ecuaciones mostradas en (16) a sólo cuatro, mediante la adición de la primera y segunda de ellas. Así se generaría el sistema

$$\begin{aligned} (1+[nr(f+m)]/4)\sigma_A^2 + [(3+nr)/2]\sigma_D^2 + 2\sigma_{WE}^2 + 2n\sigma_c^2 &= CM(M) + CM(F) \\ (1/2)\sigma_A^2 + (3/4+nr/4)\sigma_D^2 + \sigma_{WE}^2 + n\sigma_c^2 &= CM(MF) \\ (1/2)\sigma_A^2 + (3/4)\sigma_D^2 + \sigma_{WE}^2 + n\sigma_c^2 &= CM(E) \\ (1/2)\sigma_A^2 + (3/4)\sigma_D^2 + \sigma_{WE}^2 &= CM(W) \end{aligned} \tag{17}$$

Utilizando un procedimiento como el que se usó para resolver el sistema (15), se encontrará que la solución a (17) es:

$$\begin{aligned} \hat{\sigma}_A^2 &= \{2m[CM(M) + 2f[CM(F)] - 2(m+f)[CM(MF)]]\}/rfnm \\ \hat{\sigma}_D^2 &= 4[CM(MF) - CM(E)]/nr \\ \hat{\sigma}_{WE}^2 &= CM(W) - \{m[CM(M)] + f[CM(F)] - 3fm[CM(E)]\}/rfnm + [m+f-3fm][CM(MF)]/rfnm \\ \hat{\sigma}_c^2 &= [CM(E) - CM(W)]/n \end{aligned} \tag{18}$$

DISCUSION

El enfoque utilizado para resolver el problema de la estimación del componente de varianza ambiental intraparcelar (σ_{WE}^2) permitió encontrar no una, sino tres formas de estimar a esta varianza: las expresadas en (16), (18) y la que resulta de (16) al substituir CM(F) y m por CM(M) y f, respectiva-

tuir CM(F) y m por CM(M) y f , respectivamente. Esto significa que el problema consistente en que el sistema de ecuaciones al constar de cinco ecuaciones y seis componentes de varianza, parezca que no tiene solución única, es sólo aparente. La solución fue posible debido a que los componentes de varianza σ_{WG}^2 , σ_m^2 , σ_f^2 y σ_{mf}^2 , se pueden expresar en términos de sólo dos componentes: σ_A^2 y σ_D^2 . De hecho, σ_m^2 y σ_f^2 son expresables sólo como $(1/4)\sigma_A^2$.

Habiendo encontrado no una, sino tres soluciones para estimar a σ_{WE}^2 se genera, un nuevo problema. ¿Cuál de los tres es el mejor?. Para responder a esta interrogante es conveniente recurrir a las características de estos estimadores. Primero, por el método de estimación, estos tres estimadores deben ser insesgados (Kempthorne, 1957; Searle, 1971, 1987).

Toda vez que los tres estimadores de σ_{WE}^2 son insesgados, el análisis de sus varianzas cobra mayor importancia. En el caso en que el número de hembras es igual al número de machos ($m=f$) los estimadores que se basan en un solo cuadrado medio adquieren una estructura idéntica y en consecuencia su varianza [$V(\hat{\sigma}_{WE}^2)$] será idéntica también. Esta es:

$$V(\hat{\sigma}_{WE}^2) = V[CM(W)] + [(2-3m)^2/(mnr)^2] V[CM(MF)] + [4/(mnr)^2] V[CM(F)] + [9/(nr)^2] V[CM(E)] \tag{19}$$

Por su parte, también para el caso $m = f$, la varianza del estimador de σ_{WE}^2 , expresado en (18), $mV_f(\hat{\sigma}_{WE}^2)$, es:

$$mV_f(\hat{\sigma}_{WE}^2) = V[CM(W)] + (4/(mnr)^2) V[CM(M)] + [9/(nr)^2] V[CM(E)] + [(2-3m)^2/(rfn)^2] V[CM(MF)] \tag{20}$$

De acuerdo con estos dos resultados, cuando $m = f$ y no ocurren efectos maternos, los tres estimadores, además de ser insesgados, tienen la misma varianza. Esto es, resulta igualmente justificable, en términos de insesgo y varianza, utilizar cualquiera de los tres.

Ahora bien, con respecto a la varianza aditiva, el estimador que se presenta en (16) también difiere del que se muestra en (18). El método de momentos para estimar componentes de varianza tiene la característica de producir estimadores insesgados. Con relación a la varianza de los estimadores que se muestran en (16) y (18), en ese orden, se tiene:

$$V(\hat{\sigma}_A^2) = 16 [V(CM(F)) + V(CM(MF))]/(mnr)^2 \tag{21}$$

y

$$mV_f(\hat{\sigma}_A^2) = 4V[CM(M)]/(rfn)^2 + 4V[CM(F)]/(mnr)^2 + 4(m+f)^2 V[CM(MF)]/(rfmn)^2 \tag{22}$$

Es claro que si $f = m$,

$$V(\hat{\sigma}_A^2) - mV_f(\hat{\sigma}_A^2) = 8V[CM(F)]/(mnr)^2; \tag{23}$$

es decir, puesto que una varianza es siempre positiva, en este caso la varianza aditiva se estima con mayor precisión utilizando el estimador que utiliza tanto el cuadrado medio de machos como el de hembras. Esto es de importancia particular porque uno de los problemas más serios en la estimación de componentes de varianza es la poca precisión que usualmente se tiene.

Con respecto al caso $m \neq f$ tanto para los estimadores de σ_{WE}^2 como de σ_A^2 no es claro cual de los dos estimadores de cada compo-

nente es de mayor varianza, puesto que, considerando que para un cuadrado medio (CM) su varianza es expresable como $V(\text{CM}) = E(\text{CM})^2 - [E(\text{CM})]^2$, y que los coeficientes de los componentes de varianza en las esperanzas de cuadrados medios cambian, estos cambios tendrán una importancia que depende de los valores de σ_A^2 , σ_D^2 , σ_e^2 y σ_{WE}^2 , los cuales son desconocidos.

Finalmente, con relación al estimador de σ_{WE}^2 , existe una forma alternativa de ser expresado. Por ejemplo, según se muestra en (16), resulta que:

$$\begin{aligned}\hat{\sigma}_{WE}^2 &= \text{CM}(W) + (2-3m)\text{CM}(\text{MF})/mnr - \\ &\quad 2\text{CM}(\text{F})/mnr + 3\text{CM}(\text{E})/nr \\ &= \text{CM}(W) - (1/2)(4)[\text{CM}(\text{F}) \\ &\quad - \text{CM}(\text{MF})]/mnr - (3/4)(4) [\text{CM}(\text{MF}) \\ &\quad - \text{CM}(\text{E})]/nr;\end{aligned}$$

es decir, de acuerdo con las expresiones de los estimadores de σ_A^2 y σ_D^2 en (16),

$$\hat{\sigma}_{WE}^2 = \text{CM}(W) - (1/2)\sigma_A^2 - (3/4)\sigma_D^2.$$

Este resultado además de ser de valor práctico, revela algo que es de mucho poder explicativo; como

$$E[\text{CM}(W)] = (1/2)\sigma_A^2 + (3/4)\sigma_D^2 + \sigma_{WE}^2,$$

restarle a $\text{CM}(W)$ los términos $(1/2)\hat{\sigma}_A^2 + (3/4)\sigma_D^2$ significa dejarle sólo la variación ambiental intraparcelar. Este es el tipo de Estimador que encontró Márquez(1985) para la varianza ambiental intraparcelar del diseño I.

Con respecto a la aplicación del estimador de σ_{WE}^2 como un indicador de la calidad de la información experimental y de su uso para estimar heredabilidad y respuesta a la selección, Sahagún (1995) ya hizo una amplia descripción al respecto.

BIBLIOGRAFIA

- Adams, M.W. and D.B. Shank. 1959. The relationship of heterozygosity to homeostasis in maize hybrids. *Genetics* 44:777-786.
- Becker, W.A. 1984. *Manual of Quantitative Genetics*. Fourth edition. Academic Enterprises. Pullman, Washington. 184 pp.
- Cockerham, C.C. 1963. Estimation of genetic variance. In: *Statistical Genetics and Plant Breeding*, NAS-NRC Publication 982 pp. 53-94.
- Comstock, R.E. and H.F. Robinson. 1952. Estimation of average degree of dominance of genes. In: Gowen, J.W.(ed). *Heterosis*. Iowa State University Press. Ames, Iowa. pp 494-516.
- Falconer, D.S. 1989. *Introduction to Quantitative Genetics*. Third edition. Longman. 438 pp.
- Fehr, W.R. 1987. *Principles of Cultivar Development*. Vol. 1. Theory and Technique. MacMillan. 536 pp.
- Hallauer, A.R. and J.B. Miranda. 1981. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*, Iowa State University. Ames, Iowa. 468 pp.
- Kempthorne, O. 1957. *An Introduction to Genetic Statistics*. Wiley, New York. 545 pp.
- Márquez S., F. 1985. *Genotecnia Vegetal*. Tomo I. Métodos, Teoría, Resultados. AGT editor, S.A. 357 pp.
- Mayo, O. 1987. *The Theory of Plant Breeding*. Second edition. Clarendon Press - Oxford. Adelaide. 333 pp.
- Sahagún C., J. 1995. Estimación de la varianza ambiental intraparcelar en el diseño I de Carolina del Norte. *Rev. Fitot. Méx.* 18: 107-114.
- Searle, S.R. 1971. *Linear Models*. Wiley, New York. 532 pp.
- Searle, S.R. 1987. *Linear Models for Unbalanced Data*. Wiley. New York. 536 pp.