

Ponderaciones de la información familiar e individual en modelos animales y BLUP: 1. Modelos con grupos genéticos, 2. Modelos con paternidad incierta

Z.G. Vitezica^{*,,*1}, R.J.C. Cantet^{*,***}**

* Departamento de Producción Animal, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina

** Station d'Amelioration Genetique des Animaux. INRA - Toulouse, France

*** Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue mostrar analíticamente como el modelo animal y BLUP “funcionan”, ponderando de forma diferente la información familiar e individual. Para ello se consideraron dos situaciones clásicas de desconocimiento de la genealogía: el modelo con grupos genéticos y con paternidad incierta. La importancia relativa de la información individual y familiar se analizó para diversos valores de heredabilidad y de consanguinidad.

Palabras clave: Grupos genéticos, Paternidad incierta, Información familiar e individual.

SUMMARY

WEIGHTING FAMILIAR AND INDIVIDUAL INFORMATION IN ANIMAL MODELS AND BLUP: 1. GENETIC GROUP MODELS, 2. UNCERTAIN PATERNITY MODELS

The goal of this research was to show analytically how the animal model and BLUP “work”, weighting differently individual and family information (by the data of parents and sibs). Two classic situations of unknown genealogy were considered: model with genetic groups and with uncertain paternity. The weights of individual and family information were analyzed for different values of heritability and of inbreeding.

Key words: Genetic groups, Uncertain paternity, Family and individual's information.

Introducción

En la actualidad, el valor de cría de los animales se predice a partir de la informa-

ción proveniente de los registros fenotípicos y de la genealogía (relaciones de parentesco) empleando el Modelo Animal-BLUP (HENDERSON, 1973; HENDERSON Y QUAAS, 1976). Si bien esta metodología de valora-

1. Autor al que debe dirigirse la correspondencia Z.G. Vitezica (vitezica@toulouse.inra.fr).

ción genética está ampliamente difundida y los resultados aquí presentados son conocidos y esperables, la visión analítica del modo en que estos modelos ponderan las distintas fuentes de información constituye una interesante herramienta pedagógica. En tal sentido, se analizarán dos situaciones con diferente grado de conocimiento de la genealogía: el modelo con grupos genéticos y con paternidad incierta.

Modelo con grupos genéticos

Cuando las relaciones de parentesco son parcialmente conocidas y los datos son afectados por el proceso de selección, se suelen agregar al modelo animal los grupos genéticos para regresar el valor de cría a distintas poblaciones base, las cuales difieren en el valor esperado del mérito genético (QUAAS, 1988). El procedimiento consiste en asignar grupos genéticos sólo a aquellos padres desconocidos de individuos en el pedigrí, de modo tal que todas las relaciones aditivas conocidas se incluyan dentro de la matriz de parentesco (WESTELL *et al.*, 1988; QUAAS, 1988).

Modelo de evaluación y ecuaciones de modelo mixto

La ecuación del modelo animal con grupos genéticos (WESTELL *et al.*, 1988; QUAAS, 1988) es igual a:

$$y = X\beta + Za + e \quad [1.1]$$

Las observaciones fenotípicas en [1.1] se encuentran en el vector y ($n \times 1$); el vector β ($p \times 1$), contiene los efectos fijos y se relaciona con los datos mediante la matriz de incidencia X ($n \times p$). Asumiremos que $r[X] = p$. Si este fuera inferior, se puede repara-

metrizar X a rango completo. La matriz de incidencia Z ($n \times q$) relaciona los valores de cría en a con los datos, mientras que e es el vector de errores de ajuste del modelo. Cuando todos los animales incluidos en a poseen datos en y , $Z = I$. Los primeros y segundos momentos de los vectores aleatorios a y e son iguales a:

$$E \begin{bmatrix} a \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} Qg \\ 0 \end{bmatrix} \quad \text{y} \quad \text{Var} \begin{bmatrix} a \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_A^2 & 0 \\ 0 & I\sigma_e^2 \end{bmatrix} \quad [1.2]$$

y el valor esperado de las observaciones fenotípicas es igual a:

$$E[y] = X\beta + ZQg \quad [1.3]$$

La matriz A ($q \times q$) tiene como elementos las relaciones aditivas entre animales y σ_A^2 es la varianza aditiva. QUAAS (1988) observó que cuando los a provienen de distintas poblaciones base, su esperanza puede escribirse en función de la matriz Q , tal que $Q = (I-P)^{-1}P_b Q_b$. Las matrices P_b y P , relacionan los valores de cría de los padres desconocidos en la base y los padres conocidos, con los de su progenie en a , respectivamente. La matriz Q_b a su vez relaciona los valores de cría de los individuos en las poblaciones base con sus valores esperados, contenidos en g . La estimación de los parámetros en los vectores β y g , así como la predicción de a , se realiza mediante la resolución de las siguientes 'ecuaciones de modelo mixto' (MME) (WESTELL *et al.*, 1988; QUAAS, 1988):

$$\begin{bmatrix} X'X & 0 & X'Z \\ 0 & Q'A^{-1}Q\alpha & -Q'A^{-1}\alpha \\ Z'X & -A^{-1}Q\alpha & Z'Z + A^{-1}\alpha \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\beta} \\ \hat{g} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ 0 \\ Z'y \end{bmatrix} \quad [1.4]$$

donde $\alpha = \sigma_e^2 / \sigma_A^2 = (1-h^2) / h^2$ siendo h^2 la heredabilidad del carácter.

Expresión escalar del valor de cría predicho

Para mostrar cómo la información individual y familiar contribuyen al cálculo del valor de cría predicho, obtendremos la expresión escalar del BLUP(a) utilizando la última ecuación en las MME. Si todos los individuos conocidos tienen un registro en y , $Z = I_q$ y la expresión para \hat{a} puede escribirse como:

$$\hat{a} = (I + A^{-1}\alpha)^{-1} [(y - X\beta) + A^{-1}Q\hat{g}\alpha] \quad [1.5]$$

Asumiendo que los individuos de la base no están relacionados ni son consanguíneos, y sobre la base del algoritmo de HENDERSON (1976), QUAAAS (1988) observó que $A = (I-P)^{-1}D(I-P)^{-1}$, siendo $D = P_b P_b' + \text{Var}(\phi)$, $P_b P_b' = \text{diag}\{0.25 m_i\}$ y ϕ igual al vector de residuos mendelianos. El escalar m_i es igual al número de padres desconocidos del animal i . El residuo mendeliano es la diferencia entre el valor de cría de un animal y el promedio de los valores de cría de su padre y de su madre (BULMER, 1985). Como dichos residuos mendelianos son independientes entre sí (BULMER, 1985), su matriz de covarianzas ($\text{Var}(\phi)$) es diagonal. Empleando la expresión de A^{-1} en el último término a la derecha de la ecuación [1.5] tenemos que $A^{-1}Q\hat{g} = (I - P')D^{-1}P_b Q_b \hat{g}$. La matriz $(I - P')$ es triangular superior y su i -ésima fila posee un elemento igual a 1 en la posición diagonal y valores iguales a $-1/2$ en cada una de las columnas correspondientes a la progenie del animal i , siendo todos los restantes elementos iguales a cero. De este modo, $(I - P')$ relaciona padres con progenie. Más formalmente:

$$\begin{bmatrix} 0 & 1 & 0 & \dots & -\frac{1}{2} & 0 & \dots & -\frac{1}{2} & 0 & \dots & -\frac{1}{2} & 0 \end{bmatrix} \quad [1.6]$$

Al multiplicar dicha matriz por D^{-1} , la fila resultante de $(I - P')D^{-1}$ para el animal i con hijos j, \dots, k es igual a

$$\begin{bmatrix} 0 & \dots & \frac{1}{d_{ii}} & \dots & -\frac{1}{2d_{ij}} & \dots & -\frac{1}{2d_{ik}} & \dots \end{bmatrix} \quad [1.7]$$

El escalar d_{ii} es el elemento diagonal de D correspondiente al individuo i . Asimismo, $P_b Q_b \hat{g}$ es un vector donde el elemento perteneciente al i -ésimo animal con ambos padres desconocidos, toma la siguiente expresión:

$$\frac{1}{2} \hat{g}_s + \frac{1}{2} \hat{g}_d \quad [1.8]$$

Si el padre (s) de i es conocido, $1/2 \hat{g}_s$ es nulo, ocurriendo lo mismo con $1/2 \hat{g}_d$ cuando la madre (d) es conocida. En el caso en que ambos progenitores de i sean conocidos, la expresión [1.8] es igual a cero. Multiplicando el vector en [1.7] con \hat{g} obtenemos la siguiente versión escalar de $A^{-1}Q\hat{g}$ para el animal i :

$$[A^{-1}Q\hat{g}]_i = \frac{\hat{g}_s + \hat{g}_d}{2d_{ii}} - \frac{1}{4} \sum_{k=1}^n \frac{\hat{g}_{p(k)}}{d_{ik}} \quad [1.9]$$

La ecuación [1.9] expresa toda la información asociada con los familiares no identificados de i . El primer término corresponde a los padres del individuo si estos fueran desconocidos, mientras que el segundo relaciona la progenie (k) de i con el otro progenitor desconocido ($p = s, d$ según la fuente conocida sea la madre o padre del hijo de i , respectivamente). Este último término es igual a cero cuando el otro progenitor es conocido o el animal i no tiene progenie.

La expresión de A^{-1} puede expandirse como $D^{-1} - D^{-1}P - P'D^{-1} + P'D^{-1}P$. Los elementos de D^{-1} son las contribuciones propias del animal i ; en el caso de $D^{-1}P$ y $P'D^{-1}$ dichas contribuciones se asocian con las relaciones entre el animal i y sus padres, mientras que los elementos de $P'D^{-1}P$ corresponden a las contribuciones producidas por las asociaciones entre padres y madres. Esto permite obtener la siguiente

expresión escalar del valor de cría predicho del animal i :

$$\hat{\mathbf{a}}_i = (1 + \mathbf{a}^{ii} \boldsymbol{\alpha})^{-1} \left[y_i - \mathbf{x}'_i \hat{\boldsymbol{\beta}} - \sum_{j \neq i} \mathbf{a}^{ij} \hat{\mathbf{a}}_j \boldsymbol{\alpha} + \frac{\hat{g}_{s_i} + \hat{g}_{d_i}}{2d_{ii}} \boldsymbol{\alpha} - \sum_{k=1}^n \frac{\hat{g}_{p(k)}}{4d_{kk}} \boldsymbol{\alpha} \right] \quad [1.10]$$

donde \mathbf{a}^{ii} es el elemento diagonal de \mathbf{A}^{-1} , e igual a d_{ii}^{-1} o inversa del elemento diagonal de \mathbf{D} . Además, \mathbf{a}^{ij} es el elemento de \mathbf{A}^{-1} en la posición correspondiente a la fila del animal i y la columna de su madre o de su padre conocido. Por lo tanto, \mathbf{a}^{ij} es igual a \mathbf{a}^{is} o a \mathbf{a}^{id} , según corresponda a su padre o madre, respectivamente. Si un animal no posee progenie, el último término a la derecha en [1.10] es nulo, con lo cual esta última expresión se torna igual a:

$$\hat{\mathbf{a}}_i = (1 + \mathbf{a}^{ii} \boldsymbol{\alpha})^{-1} \left[y_i - \mathbf{x}'_i \hat{\boldsymbol{\beta}} - \sum_{j \neq i} \mathbf{a}^{ij} \hat{\mathbf{a}}_j \boldsymbol{\alpha} + \frac{\hat{g}_{s_i} + \hat{g}_{d_i}}{2d_{ii}} \boldsymbol{\alpha} \right] \quad [1.11]$$

A partir de esta última ecuación, obtendremos las expresiones de las ponderaciones de la información, en los tres casos posibles: cuando ambos padres de i son conocidos, cuando uno es conocido y el otro desconocido, y cuando ambos progenitores de i son desconocidos.

Expresión de las ponderaciones de la información individual y familiar

Cuando ambos padres son conocidos, el último término a la derecha de [1.11] es nulo. Los elementos no diagonales en \mathbf{A}^{-1} son distintos de 0 sólo en las columnas per-

tenecientes al padre y a la madre de i , con lo cual la expresión [1.11] es igual a

$$\hat{\mathbf{a}}_i = (1 + \mathbf{a}^{ii} \boldsymbol{\alpha})^{-1} \left[y_i - \mathbf{x}'_i \hat{\boldsymbol{\beta}} - (\mathbf{a}^{is} \hat{\mathbf{a}}_s + \mathbf{a}^{id} \hat{\mathbf{a}}_d) \boldsymbol{\alpha} \right] \quad [1.12]$$

Utilizando el algoritmo para calcular \mathbf{A}^{-1} , el elemento correspondiente a la posición individuo-padre (\mathbf{a}^{is}), o individuo-madre (\mathbf{a}^{id}), es igual a $\mathbf{a}^{is} = \mathbf{a}^{id} = (-d_{ii})^{-1} / 2 = (-\mathbf{a}^{ii})/2$, siendo [1.12] igual a:

$$\hat{\mathbf{a}}_i = \pi (y_i - \mathbf{x}'_i \hat{\boldsymbol{\beta}}) + \nu \left(\frac{1}{2} \hat{\mathbf{a}}_s + \frac{1}{2} \hat{\mathbf{a}}_d \right) \quad [1.13]$$

donde

$$\begin{aligned} \pi &= (1 + \mathbf{a}^{ii} \boldsymbol{\alpha})^{-1} \\ \nu &= (1 + \mathbf{a}^{ii} \boldsymbol{\alpha})^{-1} \mathbf{a}^{ii} \end{aligned} \quad [1.14]$$

Si pensamos en las observaciones fenotípicas corregidas por los efectos fijos como fuente de información individual, π puede considerarse como su ponderación y ν como la ponderación de la información familiar, representada esta última por las predicciones de los valores de cría. Cabe aclarar que si bien en este análisis ambas ponderaciones son consideradas en forma independientes, la información individual también influye en la predicción del valor de cría de los padres.

Cuando sólo el padre es desconocido, la expresión [1.11] puede escribirse del siguiente modo:

$$\hat{\mathbf{a}}_i = \pi (y_i - \mathbf{x}'_i \hat{\boldsymbol{\beta}}) + \nu \left(\frac{1}{2} \hat{\mathbf{a}}_s + \frac{1}{2} \hat{\mathbf{g}}_d \right) \quad [1.15]$$

Si los dos padres del animal i son desconocidos, el segundo término a la derecha de [1.11] es nulo, por lo tanto el valor de cría predicho de i es igual a:

$$\hat{\mathbf{a}}_i = \pi (y_i - \mathbf{x}'_i \hat{\boldsymbol{\beta}}) + \nu \left(\frac{1}{2} \hat{\mathbf{g}}_s + \frac{1}{2} \hat{\mathbf{g}}_d \right) \quad [1.16]$$

Expresión de las ponderaciones en función de la heredabilidad

En cada uno de los tres casos descritos, las ponderaciones π y ν son función de a^{ii} . Como este término depende de la h^2 (a través de α) y de la consanguinidad de los padres, cada fuente de información se puede expresar en función de estos dos parámetros. Para ello utilizaremos las reglas de cálculo de A^{-1} obtenidas por HENDERSON (1976), y extendidas por QUAAAS (1988) para acomodar los grupos genéticos dentro del modelo de evaluación, considerando que $a^{ii} = d_{ii}^{-1}$. Como este último escalar es el elemento inverso de cada diagonal de la matriz D , puede expresarse como:

$$d_{ii}^{-1} = a^{ii} = \left[\frac{1}{4} m_i + \frac{1}{2} \left(1 - \frac{\delta_s F_s + \delta_d F_d}{2} \right) \right]^{-1} \quad [1.17]$$

siendo δ_s (δ_d) una variable indicadora igual a 1 si el padre (madre) de i es conocido o igual a 0 si es desconocido (a). El coeficiente de consanguinidad del padre del animal i es F_s y el de la madre es F_d .

Cuando ambos progenitores de i son conocidos ($\delta_s = \delta_d = 1$), el elemento a^{ii} y la

ponderación de la información familiar (ν) son respectivamente iguales a:

$$a^{ii} = \frac{4}{2 - F_s - F_d}$$

$$\nu = \frac{4 \alpha}{2 - F_s - F_d + 4 \alpha} \quad [1.18]$$

Si sólo el padre de i es conocido, a^{ii} y ν son respectivamente, iguales a:

$$a^{ii} = \frac{4}{2 - F_s - F_d}$$

$$\nu = \frac{4 \alpha}{2 - F_s - F_d + 4 \alpha} \quad [1.19]$$

Cuando ambos padres de i son desconocidos, las expresiones de a_{ii} y ν se pueden escribir del modo siguiente:

$$a^{ii} = d_{ii}^{-1} = \frac{4}{3 - F_s} \quad \nu = \frac{4 \alpha}{3 - F_s + 4 \alpha} \quad [1.20]$$

Resultados y discusión

El cuadro 1 muestra el valor de ν para distintas combinaciones de h^2 y de consanguinidad promedio de ambos padres ($F_p = (F_s + F_d)/2$), cuando ambos progenitores son conocidos.

Se puede observar que el peso que tiene la información familiar sobre la predicción del

Cuadro 1. Ponderación de la información familiar (ν) cuando ambos padres son conocidos

F (%) \ h^2	0,01	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
0	0,9949	0,9474	0,8235	0,6667	0,4615	0,1818
1	0,9950	0,9479	0,8250	0,6689	0,4640	0,1833
5	0,9952	0,9499	0,8309	0,6780	0,4743	0,1896
10	0,9955	0,9524	0,8383	0,6896	0,4878	0,1980
15	0,9957	0,9549	0,8459	0,7017	0,5021	0,2072
20	0,9960	0,9574	0,8536	0,7143	0,5172	0,2174

valor de cría del animal disminuye con h^2 crecientes y aumenta conjuntamente con Fp . Para cada valor de h^2 , la información familiar tiene mayor peso cuanto mayor es la consanguinidad de ambos padres del individuo. Como es de esperar, a mayor h^2 la ponderación de la información familiar es menor (VAN VLECK, 1993). Similares resultados se observan cuando solo un progenitores es conocido. Si ambos padres son desconocidos las ponderaciones son independientes de la consanguinidad.

Modelo con paternidad incierta

El modelo animal con grupos genéticos supone que los padres desconocidos no están emparentados y no son consanguíneos (QUAAS, 1988). En la mayoría de las situaciones reales, suponer que los padres desconocidos no están emparentados es incorrecto. En aquellos casos en que es posible identificar un número finito de padres potenciales, se puede asignar probabilidades a los reproductores de que sean progenitores de los animales con datos. En esta situación, la evaluación genética se puede realizar empleando la metodología de la paternidad incierta (FOULLEY *et al.*, 1987; HENDERSON, 1988) que consiste en asignar a cada padre potencial, una probabilidad de parentesco de cada cría cuya paternidad es incierta. Este modelo de evaluación genética es interesante en especies como el bovino de carne o el ovino, donde el servicio de las hembras se realiza colectivamente a campo con varios machos identificados.

Ecuaciones de modelo mixto y expresión escalar del valor de cría

Como es usual, la expresión matricial del modelo lineal mixto es igual a [1.1], siendo las MME igual a:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z \\ Z'X & Z'Z + \bar{A}^{-1}\alpha \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\beta} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix} \quad [2.1]$$

Igual que en el caso 1, partiendo de la última ecuación de las MME podemos escribir:

$$(I + \bar{A}^{-1}\alpha) \hat{a} = (y - X\hat{\beta}) \quad [2.2]$$

Bajo el modelo de paternidad incierta, cuando el padre del animal i pertenece a un grupo formado por s_i progenitores potenciales, a cada uno de ellos se le asigna una probabilidad de paternidad p_{ij} ($j = 1, \dots, s_i$). Con las madres se procede del mismo modo, asignándoles probabilidades q_{ik} ($k = 1, \dots, d_i$). Mediante el algoritmo de PÉREZ-ENCISO y FERNANDO (1992) podemos expresar \bar{A}^{-1} como $\bar{A}^{-1} = (I - T')D^{-1}(I - T)$, siendo T una matriz triangular inferior que en la fila perteneciente al i -ésimo individuo, contiene s_i elementos iguales a $0,5 p_{ij}$ ($j = 1, \dots, s_i$) y d_i elementos iguales a $0,5 q_{ik}$ ($k = 1, \dots, d_i$). De modo similar al empleado en el caso 1, se puede obtener la siguiente expresión escalar de [2.2]:

$$(1 + a^{ii}\alpha) \hat{a}_i + \sum_{j \neq i} \alpha a^{ij} \hat{a}_j = y_i - x_i \hat{\beta} \quad [2.3]$$

El elemento a^{ii} es el diagonal de \bar{A}^{-1} , e igual a d_{ii}^{-1} (elemento inverso de la diagonal de D). Asimismo, a^{ij} representa al elemento de \bar{A}^{-1} perteneciente a la intersección entre la fila del animal i y la columna correspondiente a la posición de su padre o de su madre, conocidos o probables. Operando algebraicamente en [2.3] se puede obtener el BLUP (a) del animal i , como

$$\hat{a}_i = (1 + a^{ii}\alpha)^{-1} \left[y_i - x_i \hat{\beta} - \sum_{j \neq i} \alpha a^{ij} \hat{a}_j \right] \quad [2.4]$$

Llamando a^{isj} ($j = 1, \dots, s_i$) o a^{idk} ($k = 1, \dots, d_i$), a los elementos a^{ij} según correspondan a sus padres o madres probables, respectivamente, podemos escribir la expresión [2.4] como sigue:

$$\hat{\mathbf{a}}_i = (1 + \mathbf{a}^H \boldsymbol{\alpha})^{-1} \left[y_i - \mathbf{x}_i \hat{\boldsymbol{\beta}} - \sum_{j=1}^{s_i} \boldsymbol{\alpha} a^{isj} \hat{\mathbf{a}}_{sj} - \sum_{k=1}^{d_i} \boldsymbol{\alpha} a^{idk} \hat{\mathbf{a}}_{dk} \right] \quad [2.5]$$

Derivación de la Var(ϕ)

Para obtener los elementos de \mathbf{D} necesitamos conocer la expresión de la Var(ϕ) en el modelo con paternidad incierta, donde $\text{Var}(\mathbf{a}) = \mathbf{A}^{-1} \boldsymbol{\sigma}_A^2$. Para ello generalizaremos la expresión del valor de cría de i desarrollada por BULMER (1985) (8.15 en pág. 126), en el modelo con paternidad incierta:

$$\mathbf{a}_i = \frac{1}{2} \left(\sum_{j=1}^{s_i} p_{sj} \mathbf{a}_{sj} + \sum_{k=1}^{d_i} q_{dk} \mathbf{a}_{dk} \right) + \boldsymbol{\phi}_i \quad [2.6]$$

Ahora bien, aplicando el operador varianza a ambos lados de [2.6] obtenemos:

$$\begin{aligned} \text{Var}(\mathbf{a}_i) &= \text{Var} \left(\frac{1}{2} \sum_{j=1}^{s_i} p_{sj} \mathbf{a}_{sj} \right) + \text{Var} \left(\frac{1}{2} \sum_{k=1}^{d_i} q_{dk} \mathbf{a}_{dk} \right) + \\ &+ 2 \text{cov} \left(\frac{1}{2} \sum_{j=1}^{s_i} p_{sj} \mathbf{a}_{sj}, \frac{1}{2} \sum_{k=1}^{d_i} q_{dk} \mathbf{a}_{dk} \right) + \text{Var}(\boldsymbol{\phi}_i) \quad [2.7] \end{aligned}$$

Para obtener la Var($\boldsymbol{\phi}_i$) (ultimo término de [2.7]) procederemos por similitud con el caso 1, definiendo:

$$\text{Var}(\mathbf{a}_i) = [1 + F_i^*] \boldsymbol{\sigma}_A^2 \quad [2.8]$$

donde F_i^* es la probabilidad de que un gen tomado al azar de un padre de i (x_{sj}) incierto o no, sea idéntico por descendencia a un gen tomado al azar de su madre (x_{dk}) incierta o no ($P(x_{sj} / x_{dk})$).

En caso que i tenga s_i padres posibles pero la madre sea conocida sin incertidumbre podemos expresar a F_i^* como

$$F_i^* = \sum_{j=1}^{s_i} P(x_{sj} = x_s) P(x_d = x_{sj} \mid x_{sj} = x_s) \quad [2.9]$$

El primer término es simplemente la probabilidad de que el individuo s_j sea padre de j : p_{sj} , mientras que el segundo término es igual a a_{sj} (relación aditiva entre la madre d y el padre sj (CHANG *et al.*, 1991)). Consecuentemente [2.9] es igual a:

$$F_i^* = \frac{1}{2} \sum_{j=1}^{s_i} p_{sj} A_{sj,d} \quad [2.10]$$

Del mismo modo, cuando i tiene s_i padres y d_i madres inciertos, tenemos que

$$F_i^* = \frac{1}{2} \sum_{j=1}^{s_i} \sum_{k=1}^{d_i} p_{sj} q_{dk} A_{sj,dk} \quad [2.11]$$

donde $A_{sj,dk}$ es la relación aditiva entre el padre s_j y la madre d_k . Una vez definido F_i^* podemos despejar la Var(ϕ) a partir de [2.7], del siguiente modo:

$$\begin{aligned} \text{Var}(\boldsymbol{\phi}_i) &= [1 + F_i^*] \boldsymbol{\sigma}_a^2 - \text{Var} \left(\frac{1}{2} \sum_{j=1}^{s_i} p_{sj} \mathbf{a}_{sj} \right) - \\ &- \text{Var} \left(\frac{1}{2} \sum_{k=1}^{d_i} q_{dk} \mathbf{a}_{dk} \right) - \\ &- 2 \text{cov} \left(\frac{1}{2} \sum_{j=1}^{s_i} p_{sj} \mathbf{a}_{sj}, \frac{1}{2} \sum_{k=1}^{d_i} q_{dk} \mathbf{a}_{dk} \right) \quad [2.12] \end{aligned}$$

Ahora debemos reemplazar en esta expresión con [2.10] o [2.11] según corresponda, para obtener la expresión general de Var(ϕ) con paternidad incierta:

$$\text{Var}(\boldsymbol{\phi}_i) = \left[1 - \frac{1}{4} \sum_{j=1}^{s_i} p_{sj}^2 (1 + F_j) + \sum_{j \neq j'} p_{sj} p_{sj'} A_{jj'} \right] -$$

$$\gamma = \sum_{k=1}^{d_i} q_{dk}^2 (1 + F_k) + \sum_{k \neq k'} q_{dk} q_{dk'} A_{kk'} \quad [2.20]$$

la expresión [2.18], después de reemplazar con [2.19] y [2.20], puede escribirse como

$$a^{ii} = \frac{4}{4 - \omega - \gamma} \quad [2.21]$$

con lo cual, la ponderación familiar se puede escribir como

$$v = \frac{4\alpha}{4 - \omega - \gamma + 4\alpha} \quad [2.22]$$

En el caso en que sólo el padre de i es incierto, a_{ii} y v son respectivamente iguales a

$$a^{ii} = \frac{4}{3 - \omega - F_D} \quad v = \frac{4\alpha}{3 - \omega - F_D + 4\alpha} \quad [2.23]$$

Las expresiones [2.22] a [2.23] son similares a las obtenidas con paternidad sin incertidumbre.

Resultados y discusión

El cuadro 2 muestra el valor de v para distintas combinaciones de h^2 y F de los progenitores, para el caso incierto con dos padres y dos madres potenciales (2P-2M).

El peso de la información familiar disminuye con h^2 y aumenta con F parental promedio. Cuando sólo uno de los progenitores de i es incierto, el valor de v es directamente proporcional a F , e inversamente proporcional a h^2 . En este caso y para cualquier valor de h^2 y de F , la información familiar tiene más peso que cuando ambos padres son inciertos. Para todo valor de h^2 y F , v es siempre mayor cuanto menor es el número de padres inciertos posibles, asumiendo igual probabilidad de paternidad, *i.e.* $p_{s_i} = p_{s_i'}$, para todo $s_i \neq s_i'$. Una situación donde un progenitor es incierto y otro es conocido es siempre más informativa que cuando ambos progenitores son inciertos.

Conclusión

Aun en situaciones poco informativas como cuando existe un desconocimiento de la genealogía o hay incertidumbre respecto de la paternidad de ciertos individuos, el Modelo Animal-BLUP “trabaja adecuadamente” ponderando diferencialmente las distintas fuentes de información.

Cuadro 2. Ponderación de la información familiar con ambos padres inciertos (2P-2M)

F (%) \ h^2	0,01	0,10	0,30	0,50	0,70	0,90
0	0,9925	0,9231	0,7568	0,5714	0,3636	0,1290
1	0,9925	0,9233	0,7574	0,5722	0,3644	0,1294
5	0,9926	0,9243	0,7598	0,5755	0,3675	0,1309
10	0,9927	0,9254	0,7629	0,5797	0,3715	0,1329
15	0,9928	0,9266	0,7661	0,5839	0,3756	0,1349
20	0,9930	0,9278	0,7692	0,5882	0,3797	0,1370

Bibliografía

- BULMER, M.G., 1985. *The mathematical theory of Quantitative Genetics*. Clarendon Press. Oxford. U.K. 255 pag.
- CHANG, H.L., FERNANDO, R.L., GROSSMAN, M., 1991. On the principle underlying the tabular method to compute coancestry. *Theor. Appl. Genet.* 81:233-238.
- FOULLEY, J.L., GIANOLA, D., PLANCHENAU, D., 1987. Sire evaluation with uncertain paternity. *Genet. Sel. Evol.* 19 (1):83-102. 1
- HENDERSON, C.R., 1973. Sire evaluation and genetic trend. In: *Proc. Anim. Breeding Symp in Honor of Dr. J.L. Lush*. Am. Soc. Anim. Sci., Am. Dairy Sci. Assoc., Blacksburg VA, pp 10-41.
- HENDERSON, C.R., 1976. A simple method of computing the inverse of a numerator relationship matrix used in prediction of breeding values. *Biometrics*, 32:69.
- HENDERSON, C.R., 1984. *Applications of linear models in Animal Breeding*. Univ. of Guelph. ON.
- HENDERSON, C.R., 1988. Use of an average numerator relationship matrix for multiple-sire joining. *J. Anim. Sci.* 66, 1614-1621.
- PEREZ-ENCISO, M., FERNANDO, R.L., 1992. Genetic evaluation with uncertain parentage: a comparison of methods. *Theor. Appl. Genet.* 84:173-179.
- QUAAS, R.L.M., 1988. Additive genetic model with groups and relationships. *J. Dairy Sci.* 71:1338.
- VAN VLECK, L.D., 1993. *Selection index and introduction to mixed model methods*. CRC Press, Boca Raton, USA.
- WESTELL, R.A., QUAAS, R.L., VAN VLECK, L.D., 1988. Genetic groups in an animal model. *J. Dairy Sci.* 71:1310.

(Aceptado para publicación el ?? de ??? de 2002).