Capítulo XV

Evaluación genética de reproductores: logros y desafíos

Rafael María Román Bravo
José Atilio Aranguren Méndez

Robert Backewell, fue un criador inglés exitoso, cuyos principios de apareamiento se basaban en el concepto de que el apareamiento de igual por igual, produce igual, y bajo la idea en cría animal de aparear lo mejor por lo mejor, usaba la consanguinidad buscando lo que en los viejos conceptos se llamó "*prepotencia*", lo que llevaron a que sus animales tuvieran gran demanda entre los productores. El introdujo la renta de reproductores, por lo que, aquellos que demostraron ser buenos en otros rebaños eran usados nuevamente en el suyo. Esto probablemente constituye, la introducción de la evaluación de reproductores en Inglaterra (Lush, 1943).

Es necesario saber distinguir, lo que es una prueba de progenie de lo que es el proceso de evaluación de un reproductor; éste último solo forma parte del primero. Las pruebas de progenie como criterio de selección, demandan costos, esfuerzos y tiempo, por lo que todo gira en torno a la planificación del uso de los recursos, como número de hijas por toro, distribución de los apareamientos en la población, porcentaje de la población destinada a prueba, porcentaje de la población en el que se usaran toros probados etc. Esto hace, que las pruebas de progenie tengan sentido sólo para machos; de ahí que la elección de los machos a ser sometidos a tales pruebas, requiere del uso de otros criterios de selección. En realidad, sólo se deben someter a prueba, animales con antecedentes que nos hagan discernir cuales serían los mejores candidatos a ser sometidos a la prueba; en otras palabras, no tiene sentido probar un toro, cuyos antecedentes nos indiquen que debe ser malo como reproductor. Además, debido al tiempo y costos, las pruebas de progenie como tal, tienen uso limitado, y la evaluación de los toros se debe hacer en la población, usando algunos de los métodos descritos en este capítulo, que por supuesto, pueden ser usados para evaluar una prueba de progenie.

El proceso de evaluación de toros en el pasado era relativamente simple, por cuanto no había recursos computacionales eficientes y los que existían limitaban los cálculos a simples operaciones aritméticas; de esta forma, sólo se podían calcular medias varianzas y covarianzas. Haremos inicialmente un bosquejo de los métodos iniciales para el proceso de evaluación de toros, los cuales dieron excelentes resultados para su época, en especial, en el ganado lechero, cuya base fue la regresión hija-madre; luego discutiremos el método de las compañeras de rebaño y contemporáneas, un cambio obligado en los esquemas de evaluación por el impacto de la inseminación artificial en el mejoramiento del ganado, para posteriormente, ofrecer una introducción a los índices de selección, cuadrados mínimos y finalmente algunas variantes del Modelo Animal Simple (MA).

REGRESIÓN DE LAS HIJAS SOBRE LA MADRE

Mucho de este trabajo se debe a Lush y sus colaboradores, en las primeras décadas del siglo pasado. La base computacional fue la regresión hija-madre y cuyo principio era bastante elemental. Si X_{ijkl} es el l^{esimo} registro de producción de la k^{esima} hija, obtenida del apareamiento de la j^{esima} madre con el i^{esimo} toro, entonces un registro puede ser representado como:

$$X_{ijkl} = \mu + \tfrac{1}{2}s_i + \tfrac{1}{2}d_j + m_k + p_k + e_{ijkl}$$

Dado que con excepción de e_{ijkl}, los otros términos, son constantes y por el hecho que $E(e_{ijkl}) = 0$; tenemos, aplicando las propiedades del operador esperanza (E):

$$E(X_{ijkl}) = \mu + \tfrac{1}{2}s_i + \tfrac{1}{2}d_j + m_k + p_k$$

El promedio de hijas de un toro esta dado por:

$$\overline{X}_i = \tfrac{1}{q}X_{i...} \quad \rightarrow \mu + \tfrac{1}{2}s_i + \tfrac{1}{2}\overline{d}_j + \overline{m}_k + \overline{p}_k + \overline{e}_{i...}$$

Cuando el número de hijas es grande $\overline{m}_k = \overline{p}_k = \overline{e}_{i...} = 0$, por lo tanto:
$\overline{X}_{i...} = \mu + \tfrac{1}{2}(s_i + \overline{d}_j)$, manipulación algebraica de esta expresión nos lleva a:

$$(\overline{X}_{i...} - \mu) = \tfrac{1}{2}(s_i + \overline{d}_j)$$

$$(2(\overline{X}_{i...} - \mu) = s_i + \overline{d}_j \qquad [1]$$

El promedio de los registros de p madres es:

$$\overline{Y}_{.j..} = \tfrac{1}{p}Y_{.j..} \quad \rightarrow \mu + \overline{d}_{.j..} + \overline{p}_{.j..} + \overline{e}_{.j..}$$

Los términos $\overline{p}_{.j..} = \overline{e}_{.j..} = 0$ cuando se considera un número grande de madres. Así mismo, la cantidad $\overline{d}_{.j..}$ se espera que variara entre toros por el uso diferencial de los mismos en las madres. Por lo tanto, tras manipulación algebraica, tenemos que el promedio de las madres se puede expresar como:

$$(\overline{Y}_{.j..} - \mu) = \overline{d}_{.j..}$$

Sustituyendo en la expresión [1]:

$$2(\overline{X}_{i...}-\mu)=s_i+(\overline{Y}_{.j..}-\mu)$$

$$s_i=2(\overline{X}_{i...}-\mu)=s_i+(\overline{Y}_{.j..}-\mu)$$

$$=2\overline{X}_{i...}-2\mu-\overline{Y}_{.j..}+\mu$$

$$=2\overline{X}_{i...}-\overline{Y}_{.j..}-\mu$$

$$s_i=-\mu+2(\overline{X}_{i...}-\tfrac{1}{2}\overline{Y}_{.j..})$$

Los métodos usados en el pasado en la evaluación de toros se basaron en [2], la cual es la fórmula de la regresión hija-madre, en la que además de las dos constantes, sólo usa el promedio de las hijas del toro y el promedio de sus madres, aunque variantes de esta fórmula fueron después introducidas.

COMPARACIONES ENTRE CONTEMPORÁNEAS

Con la amplia difusión de la técnica de la inseminación artificial hubo la necesidad de introducir modificaciones al proceso de evaluación de toros, para estimar el mérito genético aditivo, ya que los supuestos de la regresión hija-madre fueron violados. Por esta razón, el procedimiento cubrió dos aspectos: primero, eliminar de los promedios de las hijas los efectos de rebaño y segundo, tomar en cuenta el número de hijas por toro. Esta revisión se basó en una publicación de Searle (1964), sobre los métodos de comparación de toros en Nueva Zelandia, Gran Bretaña y el estado de Nueva York.

ELIMINACIÓN DEL EFECTO DE REBAÑO

Sea $\overline{X}$ el promedio de las hijas de un toro en el mismo rebaño; B el verdadero promedio de la raza; el verdadero valor del promedio de las hijas de un toro; b la regresión del registro de la hija en el verdadero promedio del rebaño; m el verdadero nivel del rebaño y e, un término de error. La ecuación de regresión en relación a diferencias con B es:

$$(X-B)=(y-B)+b(m-B)+e \qquad [3]$$

El coeficiente de regresión b en el tercer término, expresa el efecto de la desviación del verdadero nivel del rebaño de la media de la raza, en la desviación del promedio de las hijas del promedio de la raza, que aparece como primer término en la ecuación anterior. $\overline{X}$ es el valor observado en las hijas e y es el verdadero valor de las hijas el cual es desconocido. El promedio de la raza, B puede ser eliminado en [3].

$$\overline{X}=y+b\,(m-B)+e \qquad [4]$$

Si el toro ha sido usado en varios rebaños, y tenemos el valor de m para cada rebaño, el coeficiente de regresión puede ser estimado como, la regresión del promedio de las hijas, en el verdadero nivel del rebaño:

$$\hat{b} = \frac{Cov\,(\overline{X}, m)}{Var(m)}$$

Si $\hat{y}$ es el estimador del verdadero nivel de las hijas del toro, y sustraemos del promedio de las hijas del toro $\overline{X}$, la cantidad $\hat{b}(\overline{m} - B)$, removería de la media de las hijas el efecto del rebaño, tal como aparece en [4].

$$\hat{y} = \overline{X} - \hat{b}(\overline{m} - B)$$

Observe que en la expresión [5] se usa $\overline{m}$, el promedio del verdadero nivel del rebaño, el cual no puede ser observado y debe ser estimado en el cálculo de $\hat{b}$, y en la estimación de $\hat{y}$ en la expresión [5]. Se han usado diferentes técnicas para la estimación de esas cantidades en Nueva Zelandia, Gran Bretaña y en el estado de Nueva York.

AJUSTE POR EL NÚMERO DE HIJAS

El problema de estimar el mérito genético aditivo de un toro, con los registros de n hijas basado en la estimación del mérito de las hijas $\hat{y}$., significa estadísticamente la obtención del valor esperado de g (valor genético del toro) dado el valor estimado de las hijas. Esto es $E(g|\,\hat{y})$, lo cual es referido como una media condicional. La expresión para ello está dada por:

$$E(g|\,\hat{y}) = E(g) + \frac{Cov(g, \hat{y})}{\sigma^2_{\hat{y}}}(\hat{y} - B) \qquad [6]$$

En [6], $E(g)$ es la media del mérito genético del toro, $\hat{y}$ es el verdadero nivel de las hijas del toro. Dado que ambas medias son idénticas al promedio de la raza, esa media condicional puede ser escrita como:

$$E(g|\,\hat{y}) = B + \beta(\hat{y} - B) \qquad [7]$$

Donde β en la expresión a la izquierda del segundo término dada en [6], es la regresión de g en $\hat{y}$, la cual puede ser estimada en función de n el número de registros y el índice de herencia del carácter dentro de rebaño h^2, suponiendo que en ecuación [5] para $\hat{y}, \overline{X}$ es la media de los registros simples de n hijas de un toro; si σ^2 es la varianza dentro de rebaños para el carácter. Entonces la varianza dentro de rebaños de $\hat{y}$ es la misma que la de $\overline{X}$, de manera que:

$$\sigma^2_{\hat{y}} = \sigma^2_x = \frac{1 + (n-1)h^2 / 4}{n}\sigma^2$$

Si se puede asumir que el mérito genético del toro g es independiente del promedio de la media de los rebaños $\overline{m}$, la $cov(g,\overline{X}) = (1/2)h^2\sigma^2$. Esto nos lleva a que:

$$\beta = \frac{2nh^2}{4+(n-1)h^2}$$

De esta forma, la estimación del mérito genético aditivo de un toro, por medio de las contemporáneas, esta dado por la expresión:

$$\hat{g} = B + \frac{2nh^2}{4+(n-1)h^2}(\hat{y} - B)$$

MODELO PADRE SIN RELACIONES

La descripción de este modelo fue presentado por Henderson (1978). Las bases teóricas de BLUP fueron establecidas alrededor de la década de los años 50 del siglo pasado por Henderson (1978), sin embargo, las limitaciones computacionales para la época ocasionaba que los métodos basados en BLUP, no pudieran ser aplicados a gran escala para propósitos prácticos, además, se requería de computadores con la capacidad de manejar miles de ecuaciones. El descubrimiento de un método para encontrar la inversa de la matriz de relación A^{-1}, aun sin tener A, basado en una simple lista de individuos y sus ancestros ordenados por edad, es uno de los logros más grandes en la cría moderna de animales (Henderson, 1975a; Freeman, 1991; Van Vleck, 1998). Los aspectos teóricos, de la evaluación de toros bajo diferentes perspectivas fueron presentadas por Henderson (1973; 1975b).

Cuadro 1. Datos de Pedigree, Efecto Fijo y Valores Fenotípicos

i	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
p	.	.	.	.	1	1	3	1	1	3	1	3	1	3	5	6	8	1	3	5
m	.	.	.	.	2	2	4	2	4	2	4	2	2	4	7	14	7	10	13	9
Fijo					1	1	2	1	2	2	1	2	4	4	4	3	4	4	3	4
y	.	.	.	.	327	253	295	361	329	203	240	236	449	267	224	332	172	245	364	244

Bajo análisis por cuadrados mínimos o modelos mixtos, las matrices de incidencia para el efecto fijo X y aleatorios padres Z así como el vector de observaciones y son las siguientes:

$$X=\begin{bmatrix}1&1&0&0&0\\1&1&0&0&0\\1&0&1&0&0\\1&1&0&0&0\\1&0&1&0&0\\1&0&1&0&0\\1&1&0&0&0\\1&0&1&0&0\\1&0&0&0&1\\1&0&0&0&1\\1&0&0&0&1\\1&0&0&1&0\\1&0&0&0&1\\1&0&0&0&1\\1&0&0&1&0\\1&0&0&0&1\end{bmatrix}\quad Z=\begin{bmatrix}1&0&0&0&0\\1&0&0&0&0\\0&1&0&0&0\\1&0&0&0&0\\1&0&0&0&0\\0&1&0&0&0\\1&0&0&0&0\\0&1&0&0&0\\1&0&0&0&0\\0&1&0&0&0\\0&0&1&0&0\\0&0&0&0&0\\0&0&0&1&0\\1&0&0&0&0\\0&1&0&0&0\\0&0&1&0&0\end{bmatrix}\quad y=\begin{bmatrix}327\\253\\295\\361\\329\\203\\240\\236\\449\\267\\224\\332\\172\\245\\364\\244\end{bmatrix}$$

Inspección de las columnas de X nos demuestra que $h_1+h_2+h_3+h_4$ es igual a la columna para μ. Lo mismo ocurre en las columnas de Z ya que $s_1+s_3+s_5+s_6+s_8$ es idéntica a la de μ. Esto es, son linealmente dependientes, debemos imponer una restricción sobre las columnas de X, una manera de lograr independencia de las columnas es haciendo que $\sum h_i=0$, para ello llameno X_R una matriz con la columna de μ y las diferencias h_1-h_4; h_2-h_4 y h_3-h_4 como las nuevas columnas de la matriz del efecto fijo. Sabemos que bajo modelos mixtos no requeriremos imponer restricciones sobre las columnas de Z por cuanto agregaremos la constante λ a la diagonal de la matriz $Z'Z$ con lo cual se rompe la dependencia.

$$X'_R=\begin{bmatrix}1&1&1&1&1&1&1&1&1&1&1&1&1&1&1&1\\1&1&0&1&0&0&1&0&-1&-1&-1&0&-1&-1&0&-1\\0&0&1&0&1&1&0&1&-1&-1&-1&0&-1&-1&0&-1\\0&0&0&0&0&0&0&0&-1&-1&-1&-1&-1&-1&-1&-1\end{bmatrix}$$

Las ecuaciones ordinarias de cuadrados mínimos (OLS) se obtienen de los productos de las matrices anteriores.

$$\begin{bmatrix}X'_RX_R & X'_RZ\\ Z\,X'_R & Z'Z\end{bmatrix}*\begin{bmatrix}\hat{b}\\ \hat{s}\end{bmatrix}=\begin{bmatrix}X'_Ry\\ Z\;y\end{bmatrix}$$

$$\left[\begin{array}{cccc:ccccc} 16 & -2 & -2 & -4 & 7 & 5 & 2 & 1 & 1 \\ -2 & 10 & 6 & 6 & 2 & -1 & -2 & 0 & -1 \\ -2 & 6 & 10 & 6 & -1 & 2 & -2 & 0 & -1 \\ -4 & 6 & 6 & 8 & -2 & 0 & -2 & 1 & -1 \\ \hdashline 7 & 2 & -1 & -2 & 7 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 5 & -1 & 2 & 0 & 0 & 5 & 0 & 0 & 0 \\ 2 & -2 & -2 & -2 & 0 & 0 & 2 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 1 & -1 & -1 & -1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{array}\right] \left[\begin{array}{c} \hat{\mu} \\ \hat{h}_1 \\ \hat{h}_2 \\ \hat{h}_3 \\ \hdashline \hat{s}_1 \\ \hat{s}_3 \\ \hat{s}_5 \\ \hat{s}_6 \\ \hat{s}_8 \end{array}\right] = \left[\begin{array}{c} 4541 \\ -420 \\ -538 \\ -905 \\ \hdashline 2204 \\ 1365 \\ 468 \\ 332 \\ 172 \end{array}\right]$$

En el Modelo Padre las ecuaciones del Modelo Mixto de Henderson (1975 b) resultan de una ligera modificación a la sub-matriz $Z'Z$. Esto es agregar a la diagonal el escalar resultante del cociente de las varianzas residual y la varianza de padres. Esto es en forma matricial:

$$Z'Z + I_5\lambda$$

donde:

$$\lambda = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_s^2} \rightarrow \frac{(4-\hat{h}^2)}{\hat{h}^2}$$

Siendo $\hat{h}^2$ el índice de herencia del carácter en estudio. Sabemos que $\hat{\sigma}_s^2 = \frac{1}{4}\hat{\sigma}_\alpha^2$, asumiremos además que la varianza de aditiva es 200, la varianza fenotípica es 800 de manera que:

$$\sigma_s^2 = \frac{1}{4}200 \rightarrow 50$$

$$\sigma_e^2 = \sigma_p^2 - \sigma_a^2 \rightarrow 800 - 50 \rightarrow 750$$

$$\lambda = \frac{750}{50} \rightarrow 15$$

De esta manera debemos sumar la siguiente matriz a $Z'Z$.

$$I_s\lambda = \begin{bmatrix} 15 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 15 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 15 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 15 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 15 \end{bmatrix}$$

Las Ecuaciones del Modelo Mixto de Henderson (EMMH), las cuales pueden ser resueltas para este pequeño problema por inversión directa o por cualquier método iterativo son ahora:

$$\left[\begin{array}{cccc|ccccc} 16 & -2 & -2 & -4 & 7 & 5 & 2 & 1 & 1 \\ -2 & 6 & 6 & 6 & 2 & -1 & -2 & 0 & -1 \\ -2 & 10 & 10 & 6 & -1 & 2 & -2 & 0 & -1 \\ -4 & 6 & 6 & 8 & -2 & 0 & -2 & 1 & -1 \\ \hline 7 & -1 & -1 & -2 & 22 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 5 & 2 & 2 & 0 & 0 & 20 & 0 & 0 & 0 \\ 2 & -2 & -2 & -2 & 0 & 0 & 17 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 16 & 0 \\ 1 & -1 & -1 & -1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 16 \end{array}\right] \left[\begin{array}{c} \hat{\mu} \\ \hat{h}_1 \\ \hat{h}_2 \\ \hat{h}_3 \\ \hline \hat{s}_1 \\ \hat{s}_3 \\ \hat{s}_5 \\ \hat{s}_6 \\ \hat{s}_8 \end{array}\right] = \left[\begin{array}{c} 4541 \\ -420 \\ -538 \\ -905 \\ \hline 2204 \\ 1365 \\ 468 \\ 332 \\ 172 \end{array}\right]$$

Por inversión directa la solución la obtendremos del producto matricial:

$$\left[\begin{array}{c} \hat{\mu} \\ \hat{h}_1 \\ \hat{h}_2 \\ \hat{h}_3 \\ \hline \hat{s}_1 \\ \hat{s}_3 \\ \hat{s}_5 \\ \hat{s}_6 \\ \hat{s}_8 \end{array}\right] = \left[\begin{array}{cccc|ccccc} 16 & -2 & -2 & -4 & 7 & 5 & 2 & 1 & 1 \\ -2 & 10 & 6 & 6 & 2 & -1 & -2 & 0 & -1 \\ -2 & 6 & 10 & 6 & -1 & 2 & -2 & 0 & -1 \\ -4 & 6 & 6 & 8 & -2 & 0 & -2 & 1 & -1 \\ \hline 7 & 2 & -1 & -2 & 22 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 5 & -1 & 2 & 0 & 0 & 20 & 0 & 0 & 0 \\ 2 & -2 & -2 & -2 & 0 & 0 & 17 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 16 & 0 \\ 1 & -1 & -1 & -1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 16 \end{array}\right]^{-1} \left[\begin{array}{c} 4541 \\ -420 \\ -538 \\ -905 \\ \hline 2204 \\ 1365 \\ 468 \\ 332 \\ 172 \end{array}\right]$$

$$\left[\begin{array}{c} \hat{\mu} \\ \hat{h}_1 \\ \hat{h}_2 \\ \hat{h}_3 \\ \hline \hat{s}_1 \\ \hat{s}_3 \\ \hat{s}_5 \\ \hat{s}_6 \\ \hat{s}_8 \end{array}\right] = \left[\begin{array}{cccc|ccccc} 0{,}0926 & -0{,}0052 & -0{,}0069 & 0{,}0481 & -0{,}0249 & -0{,}0227 & -0{,}0067 & -0{,}0088 & -0{,}0035 \\ -0{,}0052 & 0{,}2267 & -0{,}0630 & -036{,}13 & -0{,}0340 & 0{,}0189 & 0{,}0041 & -0{,}0087 & 0{,}0022 \\ -0{,}0069 & -0{,}0630 & 0{,}2093 & -0{,}1106 & 0{,}0074 & -0{,}0224 & 0{,}0050 & 0{,}0073 & 0{,}0027 \\ 0{,}0481 & -0{,}1336 & -0{,}1106 & 0{,}3429 & 0{,}0230 & -0{,}0076 & 0{,}0059 & -0{,}0244 & 0{,}0032 \\ \hline -0{,}0249 & -0{,}0340 & 0{,}0074 & 0{,}0230 & 0{,}0589 & 0{,}0038 & 0{,}0025 & 0{,}0001 & 0{,}0013 \\ -0{,}0227 & 0{,}0189 & -0{,}0224 & -0{,}0076 & 0{,}0038 & 0{,}0589 & 0{,}0014 & 0{,}0019 & 0{,}0007 \\ -0{,}0067 & 0{,}0041 & 0{,}0050 & 0{,}0059 & 0{,}0025 & 0{,}0014 & 0{,}0614 & 0{,}00004 & 0{,}0014 \\ -0{,}0088 & 0{,}0087 & 0{,}0073 & -0{,}0244 & 0{,}0001 & 0{,}0019 & 0{,}00004 & 0{,}0642 & 0{,}00002 \\ -0{,}0035 & 0{,}0022 & 0{,}0027 & 0{,}0032 & 0{,}0013 & 0{,}0007 & 0{,}0014 & 0{,}00002 & 0{,}0632 \end{array}\right] * \left[\begin{array}{c} 4541 \\ -420 \\ -538 \\ -905 \\ \hline 2204 \\ 1365 \\ 468 \\ 332 \\ 172 \end{array}\right]$$

La solución a las EMMH es:

$$\begin{bmatrix} \hat{\mu} \\ \hat{h}_1 \\ \hat{h}_2 \\ \hat{h}_3 \\ \hat{s}_1 \\ \hat{s}_3 \\ \hat{s}_5 \\ \hat{s}_6 \\ \hat{s}_8 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 290{,}3655 \\ -7{,}8129 \\ -26{,}2063 \\ 59{,},2403 \\ 12{,}6973 \\ -2{,}1114 \\ -3{,}6640 \\ -1{,}1003 \\ -5{,}8215 \end{bmatrix}$$

Los primeros 4 elementos del vector de soluciones son los mejores estimadores lineales insesgados BLUE's de la media y los efectos de $h_{1,} h_{2,} h_3$; la solución para h_4, la debemos obtener por diferencia como:

$$\hat{h}_4 = -(\hat{h}_1 + \hat{h}_2 + \hat{h}_3)$$

$$\hat{h}_4 = -(-7{,}8129 - 26{,}2063 + 59{,}2403) \rightarrow -25{,}2311$$

La solución para los padres representan la Diferencia Esperada en la Progenie (DEP's), de los padres y son ½ valor de cría (BV) de cada padre.

Harvey (1960) había usado una aproximación un tanto diferente, para obtener los BLUP's de los padres; para ello, redujo la sección de hileras y columnas correspondientes la sección de toros en el LHM y desde luego lo mismo en el RHM. Con la solución para los padres obtenidos, sugiere la estimación de BLUP's aproximados usando la expresión:

$$\hat{\mu} + \hat{a}_1 = \hat{\mu} + \frac{\sigma_\alpha^2}{\sigma_a^2 + A^{i,i}\hat{\sigma}_e^2}(\hat{a}_1) \text{ lo cual es equivalente a: } \hat{\mu} + \hat{a}_i = \hat{\mu} + \frac{nr}{1+(n-1)r}(\hat{a}_i);$$

$\hat{\alpha}_i$ es la constante para un toro, $\hat{\sigma}_\alpha^2$ y $\hat{\sigma}_e^2$ son los estimadores de la varianza aditiva y residual respectivamente, $A^{i,i}$ refiere al elemento de la diagonal, correspondiente al $\hat{\alpha}_i$ particular; en la otra expresión n corresponde al número de registros por padre y r es la correlación intra-clase para el carácter en cuestión. Como hicimos para el efecto de $\hat{h}_4$, la solución del padre eliminado es el negativo de la suma de los padres; resulta muy laboriosa la obtención del elemento inverso para el padre eliminado, la cual es requerida para la estimación del BLUP del mismo, así los elementos inversos restantes, fuera de la diagonal correspondientes a la columna e hilera eliminada, requerida para el cálculo de los errores típicos para las medias de los padres y para diferencias entre ellos, pues involucra sumas y diferencias basadas en la propiedad de que la suma de los elementos de la inversa son iguales a cero, para cada sub-matriz asociada con cada efecto. Estos cálculos son tediosos, sobre todo, cuando el número de padres es relativamente grande. En el pasado, el número máximo de animales que se podía evaluar usando inversión directa de la matriz de coeficientes, era 99.

ÍNDICE DE SELECCIÓN

Con los índices de selección, se logró un gran avance en el mejoramiento genético de las especies domésticas donde fueron aplicados y aún en la actualidad tienen potencial, en ganaderías donde haya deficiencia para la aplicación de métodos más avanzados de predicción, por ejemplo, fallas en el planteamiento correcto de A^{-1}, requerida para esos métodos de predicción. Según la teoría de índices de selección (Van Vleck, 1993), la predicción del mérito genético de un toro basado en su progenie esta dado por:

$$I_i = b_i(\bar{y}_i^* - \mu^*)$$

Donde: b_i =covarianza entre el promedio de las hijas de un toro y el mérito genético verdadero de ese toro; $\bar{y}_i^*$ = promedio de los registros de la progenie del i^{esimo} toro y μ^* =media de la población ajustada perfectamente por los efectos fijos.

En el pasado había que trabajar muy fuerte con las media de los efectos fijos y las medias de los toros sin ajustar, con el propósito de encontrar los factores de ajuste y de esa manera, obtener las medias de los toros ajustadas por los efectos fijos. Pudiéramos usar factores de ajuste (aditivos o multiplicativos) para ciertos efectos obtenidos en investigaciones previas, con grandes masas de datos o bien obtener los mismos efectos con los datos, en la esperanza de que el conjunto de datos sea lo suficiente grande para que los factores de corrección sean estimados con un error despreciable. Para el ejemplo anterior, pudiéramos ajustar un Modelo Reducido, incluyendo sólo los efectos fijos, digamos:

$$X'_R X_R \hat{b} = X'_R y$$

En nuestro caso:

$$\begin{bmatrix} 16 & -2 & -2 & -4 \\ -2 & 10 & 6 & 6 \\ -2 & 6 & 10 & 6 \\ -4 & 6 & 6 & 8 \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} \hat{\mu} \\ \hat{h}_1 \\ \hat{h}_2 \\ \hat{h}_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 4541 \\ -420 \\ -538 \\ -905 \end{bmatrix}$$

La inversión directa de la matriz de coeficientes y la aritmética nos lleva a:

$$\begin{bmatrix} \hat{\mu} \\ \hat{h}_1 \\ \hat{h}_2 \\ \hat{h}_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0{,}0729 & -0{,}0104 & -0{,}0104 & 0{,}0521 \\ 0{,}0104 & 0{,}1979 & 0{,}0521 & -0{,}1146 \\ -00104 & -0{,}0521 & 0{,}1979 & -0{,}1146 \\ 0{,}0528 & -0{,}1146 & 0{,}1146 & 0{,}3229 \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} 4541 \\ -420 \\ -538 \\ -905 \end{bmatrix}$$

Encontramos como solución única:

$$\begin{bmatrix} \hat{\mu} \\ \hat{h}_1 \\ \hat{h}_2 \\ \hat{h}_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 293{,}7583 \\ 1{,}2917 \\ -28{,}2083 \\ 54{,}0417 \end{bmatrix}$$

Finalmente $\hat{h} = -(1{,}2917 - 28{,}2083 + 54{,}0417) \rightarrow -27{,}1250$

Podemos obtener ahora el vector de datos ajustados, digamos, $y'^{*} = y - \hat{h}_i$.

Ahora obtendremos las medias ajustadas por los efectos fijos tanto para la población como para los toros de los productos matriciales:

$$\hat{\mu} = \left(\frac{1}{16}\right) 1'_{16}\, y^{*} \quad \rightarrow 293{,}9583$$

Las medias ajustadas de los toros las obtenemos de:

$$\bar{y}_2^{*} = (Z'y^{*})^{-1}(Z'Z)^{-1}$$

Toro	$\bar{y}_i^{*}$
1	325,899
3	284,542
5	261,125
6	277,958
8	199,125

En índices de selección ajustamos los registros por los efectos fijos antes de calcular los valores de cría (BV's) de los toros.

$$b_i = \frac{2n\hat{h}^2}{(4 + (n-1)\hat{h}^2)}$$

Toro	$I_i = b_i(\bar{y}_i^{*} - \mu^{*})$	BV's	DEP's
1	0,63636(325,899-293,9583)	20,3259	10,1765
3	0,5 (284,542-293,9583)	-4,7083	-2,3542
5	0,23529(261,125-293,9583)	-7,7255	-3,8628
6	0,125 (277,958-293,9583)	-2.0000	-1,0000
8	0,125 (199,125-293,9583)	-11.8542	-5,9271

Los DEP's estimados con un índice de selección de esta forma son diferentes a los obtenidos por BLUP en el Modelo Padre dado previamente. Eso es debido a que en el Modelo Padre anterior los efectos fijos están ajustados por los efectos aleatorios y los efectos aleatorios están ajustados por los efectos fijos.

La media poblacional no ajustada la podemos obtener de:

$$\hat{\mu} = \left(\frac{1}{16}\right) 1'_{16} y \rightarrow \left(\frac{4541}{16}\right) \rightarrow 283{,}8125$$

Las medias de los toros no ajustadas se pueden obtener de:

$$\bar{y}_i = (Z'y)'(Z'Z)^{-1}$$

$$\bar{y}_i = [2204 \;\; 1305 \;\; 468 \;\; 332 \;\; 172] * \begin{bmatrix} 1/7 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1/5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \rightarrow \begin{bmatrix} 314{,}857 \\ 273{,}000 \\ 234{,}000 \\ 332{,}000 \\ 172{,}000 \end{bmatrix}$$

Procedamos al ajuste de la media de la población por los efectos fijos y los aleatorios para lo cual usaremos las constantes halladas en el Modelo Padre:

Sea:

$$\alpha = 283{,}8125$$

$$b = \frac{[4(-7{,}812872)+4(-26{,}20632)+2(59{,}240344)+6(-25{,}22115)+7(12{,}697334)+5(-2{,}111396)+(-1{,}100368)+(-5{,}821524)]]}{16}$$

Entonces:

$$\hat{\mu}^* = a - \mathrm{b} \quad \rightarrow \hat{\mu}^* = 290{,}36554$$

Las medias de los toros ajustadas por los efectos fijos de pueden obtener restándole a las medias no ajustadas de los toros el número de observaciones afectado por cada constante, dividiendo por el número de observaciones de cada toro:

$$\bar{y}_{\cdot 1} = 314{,}857 - \left[\frac{4(-7{,}812879 + (-26{,}20632) + 2(-25{,}22115)}{7}\right] \rightarrow 330{,}27144$$

$$\bar{y}_{\cdot 3} = 273.0000 - \left[\frac{3(-26{,}20632) + 59{,}240344 + (-25{,}22115)}{5}\right] \rightarrow 281{,}91995$$

$$\bar{y}_{\cdot 5} = 234{,}0000 - \left[\frac{2(-25{,}22115)}{2}\right] \rightarrow 259{,}22115$$

$$\bar{y}_{\cdot 6} = 332{,}0000 - 59{,}240344 \rightarrow 272{,}75966$$

$$\bar{y}_{\cdot 8} = 172{,}0000 - (-25{,}22115) \rightarrow 197{,}22115$$

Procedemos a calcular los índices de selección como hicimos en el ejemplo anterior pero ahora usaremos las medias encontradas recientemente:

Toro	$I_i = b_i(\bar{y}_i^{*} - \mu^{*}$	BV's	DEP's
1	0,63636(330,27144-290,36554)	25,394665	12,697334
3	0,5 (281,91995-290,36554)	-4,222793	-2,111396
5	0,23529(259,22115-290,36554)	-7,328091	-3,664046
6	0,125 (272,75966-290,36554)	-2,200735	-1,100368
8	0,125 (197,22115-290,36554)	-11,64305	-5,821524
8	0,125 (197,22115-290,36554)	-11,64305	-5,821524

En índices de selección obtenemos los valores de cría (BV), que ahora son exactamente el doble de los obtenidos con el Modelo Padre sin relaciones, lo que traduce en que ½ BV's= DEP's y estos son idénticos a los obtenidos con BLUP en la sección anterior. Con esto demostramos que índice de selección es igual a BLUP, bajo ciertas condiciones.

CUADRADOS MÍNIMOS REGRESADOS (CMR)

Esta alternativa de evaluación fue introducida por Henderson como un método para ordenar los resultados de cruces simples de cerdos con conjuntos de datos con un alto grado de confusión desde el punto de vista estadístico, debido a los efectos de año, estación, consanguinidad y el número de lechones por camada, presentando Henderson (1978) las propiedades indeseables de esta forma de evaluación al compararlo con BLUP. El algoritmo para CMR se puede resumir de la siguiente manera:

1. Obtenga la solución de las ecuaciones ordinarias de cuadrados mínimos y la inversa de la matriz de coeficientes.
2. Compute las diagonales de las matrices V y P para lo cual se requiere la matriz G.
3. Calcule los q cocientes:

$$s_j^{*} = \frac{P_{j,j}}{v_{j,j}} \hat{s}_j$$

4. Calcule los errores típicos de predicción de:

$$E(s_j^{*} - s_j)^2 = \left[g_{j,j} - \frac{{p_{j,j}}^2}{v_{j,j}} \right] \sigma_e^2$$

Donde $g_{j,j}$ es el elemento de la diagonal de G para cada padre.

Construyamos las OLS de este ejemplo ignorando la ecuación para la media y de esa manera seguir en detalle a Henderson (1978).

$$\left[\begin{array}{cccc:ccccc} 4 & 0 & 0 & 0 & 4 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 4 & 0 & 0 & 1 & 3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2 & 0 & 0 & 1 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 6 & 2 & 1 & 2 & 0 & 1 \\ \hdashline 4 & 14 & 0 & 2 & 7 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 3 & 1 & 1 & 0 & 5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 2 & 0 & 0 & 2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{array}\right] \left[\begin{array}{c} \hat{h}_1 \\ \hat{h}_2 \\ \hat{h}_3 \\ \hat{h}_4 \\ \hdashline \hat{s}_1 \\ \hat{s}_3 \\ \hat{s}_5 \\ \hat{s}_6 \\ \hat{s}_8 \end{array}\right] = \left[\begin{array}{c} 1181 \\ 1063 \\ 696 \\ 1601 \\ \hdashline 2204 \\ 1365 \\ 468 \\ 332 \\ 172 \end{array}\right]$$

Una forma, no sólo elegante sino conveniente de imponer la restricción de que la $\sum \hat{s}_j = 0$, a diferencia de la forma presentada en la sección anterior, es agregar la combinación lineal [11111] en una hilera y columna adicional a la sub-matriz de padres y 0's para los elementos fuera de esta columna e hilera en la matriz de coeficientes de las OLS, para mantener la simetría de las ecuaciones; en el vector de incógnitas agregamos φ y en el RHM agregamos un elemento *0*, tal como se hace en las ecuaciones siguientes.

Las ventajas son aparentes pues, ignorando la ecuación para la media e imponiendo la restricción para los toros: se obtiene la solución para los cuatro niveles del efecto fijo, la solución para los cinco toros y además, se obtienen todos los elementos inversos de la diagonal de la sub-matriz de padres, requerida para el cálculo de los errores típicos de los toros y las diferencias entre ellos.

$$\left[\begin{array}{cccc:ccccc:c} 4 & 0 & 0 & 0 & 4 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 4 & 0 & 0 & 1 & 3 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2 & 0 & 0 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 6 & 2 & 1 & 2 & 0 & 1 & 0 \\ \hdashline 4 & 1 & 0 & 2 & 7 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 3 & 1 & 1 & 0 & 5 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 2 & 0 & 0 & 2 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 0 \end{array}\right] \left[\begin{array}{c} \hat{h}_1 \\ \hat{h}_2 \\ \hat{h}_3 \\ \hat{h}_4 \\ \hdashline \hat{s}_1 \\ \hat{s}_3 \\ \hat{s}_5 \\ \hat{s}_6 \\ \hat{s}_8 \\ \varphi \end{array}\right] = \left[\begin{array}{c} 1181 \\ 1063 \\ 696 \\ 601 \\ \hdashline 2204 \\ 1365 \\ 468 \\ 332 \\ 172 \\ 0 \end{array}\right]$$

La solución para los niveles del efecto fijo y los padres es:

$$\begin{bmatrix} \hat{h}_1 \\ \hat{h}_2 \\ \hat{h}_3 \\ \hat{h}_4 \\ \hline \hat{s}_1 \\ \hat{s}_3 \\ \hat{s}_5 \\ \hat{s}_6 \\ \hat{s}_8 \\ \hline \varphi \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 198{,}0265 \\ 230{,}2471 \\ 349{,}0706 \\ 250{,}5412 \\ \hline 97{,}2235 \\ 14{,}9294 \\ -16{,}5412 \\ -17{,}0706 \\ -78{,},{,}5412 \\ \hline 0 \end{bmatrix}$$

La inversa de la matriz de coeficientes C de las OLS dadas anteriormente particionada convenientemente está dada por:

$$C = \begin{bmatrix} C_{1,1} & C'_{1,2} & C'_{1,3} \\ C'_{1,2} & C'_{2,2} & C'_{2,3} \\ C'_{1,3} & C'_{2,3} & C'_{3,3} \end{bmatrix}$$

En CMR requerimos calcular la matriz H' la cual es necesaria para la obtención de las matrices V y P definidas previamente.

$$H' = C'_{1,2}X'_f Z + C_{2,2}Z'Z$$

$$H' = \begin{bmatrix} -0{,}3941 & -0{,}1118 & 0{,}1824 & -0{,}1353 \\ -0{,}0176 & -0{,}2647 & -0{,}1471 & 0{,}0059 \\ -0{,}0353 & 0{,}0706 & 0{,}3059 & -0{,}1882 \\ 0{,}3824 & 0{,}1353 & -0{,}7471 & 0{,}4059 \\ 0{,}0647 & 0{,}1706 & 0{,}4059 & -0{,}0882 \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} 4 & 1 & 0 & 2 \\ 0 & 3 & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 2 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0{,}3941 & 0{,}0176 & 0{,}0353 & -0{,}3824 & -0{,}0647 \\ 0{,}0176 & 0{,}3471 & 0{,}1059 & -0{,}0529 & -0{,}2059 \\ 0{,}0353 & -0{,}1059 & 0{,}5882 & -0{,}5059 & -0{,}0118 \\ -0{,}3824 & -0{,}0529 & -0{,}5059 & 1{,}5471 & -0{,}6059 \\ -0{,}0647 & -0{,}2059 & -0{,}0118 & -0{,}6059 & 0{,}0882 \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} 7 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

$$H' = \begin{bmatrix} 0{,}800 & -0{,}200 & -0{,}200 & -0{,}200 & -0{,}200 \\ -0{,}200 & 0{,}800 & -0{,}200 & -0{,}200 & -0{,}200 \\ -0{,}200 & -0{,}200 & 0{,}800 & -0{,}200 & -0{,}200 \\ -0{,}200 & -0{,}200 & -0{,}200 & 0{,}800 & -0{,}200 \\ -0{,}200 & -0{,}200 & -0{,}200 & -0{,}200 & 0{,}800 \end{bmatrix}$$

$$G = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} * 0{,}06667; \qquad \text{De esta forma,}\ \ G^{-1} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} * 15$$

$$Var(\hat{s}) = (C_{2,2} + H'GH)\sigma_e^2 \quad \rightarrow V\sigma_e^2$$

$$V = \begin{bmatrix} 0{,}4475 & 0{,}0043 & 0{,}0220 & -0{,}3957 & -0{,}0780 \\ 0{,}0043 & 0{,}4004 & -0{,}1192 & -0{,}0663 & -0{,}2192 \\ 0{,}0220 & -0{,}1192 & 0{,}6416 & -0{,}5192 & -0{,}0251 \\ -0{,}3957 & -0{,}0663 & -0{,}5192 & 1{,}6004 & -0{,}6192 \\ -0{,}0780 & -0{,}2192 & -0{,}0251 & -0{,}6192 & 0{,}9416 \end{bmatrix}$$

$$Cov(\hat{s}, s) = (H'G)\sigma_e^2 \quad \rightarrow P\sigma_e^2$$

$$P = \begin{bmatrix} 0{,}0533 & -0{,}0133 & -0{,}0133 & -0{,}0133 & -0{,}0133 \\ -0{,}0133 & 0{,}0533 & -0{,}0133 & -0{,}0133 & -0{,}0133 \\ -0{,}0133 & -0{,}0133 & 0{,}0533 & -0{,}0133 & -0{,}0133 \\ -0{,}0133 & -0{,}0133 & -0{,}0133 & 0{,}0533 & -0{,}0133 \\ -0{,}0133 & -0{,}0133 & -0{,}0133 & -0{,}0133 & 0{,}0533 \end{bmatrix}$$

Ahora, si la solución $\hat{s}_j$ es considerada como un registro simple del j-esimo padre, con media cero, y sólo ese registro es usado para predicción bajo un índice de selección, entonces la solución para padres es llamado predictor de CMR los cuales se obtiene con la antes dada, al igual que los errores típicos de predicción:

Las deficiencias de CMR se pueden resumir en: 1) No usa toda la información disponible; 2) Dado que $\hat{s}_j$ sólo en oportunidades raras es única, las diferentes opciones de la forma de imponer las restricciones llevaran a diferentes soluciones; esta dificultad se omite si usamos como restricción que la sumatoria de los efectos de padres es cero, lo cual lleva a una única solución; 3) individuos sin registros no pueden ser evaluados; 4) El predictor obtenido bajo CMR tiene mayores varianzas del error de predicción en comparación con BLUP y, 5) Los dificultades de cálculos son mayores en CMR en comparación con BLUP.

Toro	$g_{j,j}$	$p_{j,j}$	$v_{j,j}$	ŝj	s_j^*	$E(s_j^* - s_j^s)^2$
1	0,0667	0,0533	0,4475	97,2235	11,5799	0,0604
3	0,0667	0,0533	0,4004	14,9294	1,9874	0,0597
5	0,0667	0,0533	0,6416	-16,5412	-1,3741	0,0623
6	0,0667	0,0533	1,6004	-17,0706	-0,5685	0,0649
8	0.0667	0,0533	0,9416	-78,5412	-4,4459	0,0637

CUADRADOS MÍNIMOS REGRESADOS MODIFICADOS (CMMR)

Henderson (1978) introdujo una modificación a CMR, que llamó CMR modificados el cual elimina los problemas de CMR con excepción de las dificultades y limitaciones computacionales. De hecho, la solución obtenida con este procedimiento es idéntica a la obtenida con BLUP bajo un Modelo Padre sin relaciones, ya que trata a $\hat{s}_j$ como un vector de registros a ser usado en un índice de selección.

Las modificaciones computacionales son simples y los cálculos sobre la matriz de coeficientes y el RHM de las OLS son idénticos al usado previamente en CMR. Los cambios son sobre el sub-vector de solución de los $\hat{s}_j$ y sobre las matrices V y P.

Sea $\widetilde{s_o}$ un sub-vector de $\hat{s}_j$ con $q-k$ elementos linealmente independientes. Sea así mismo V_0 la correspondiente $(q-k)^2$ sub-matriz de V. Ademas sea, P_0 la correspondiente $(q-k)*$q submatriz de P. Entonces el predictor modificado estará dado por:

$$\dot{s} = P_o' V_o^- \widetilde{s_0}$$

Cuando imponemos la restricción de que $\sum s_j = 0$, los cálculos con CMRM son particularmente simples para ello hagamos $\widetilde{s_0}' = [\hat{s}_1\ \hat{s}_3\ \hat{s}_5\ \hat{s}_6]$, esto es eliminemos la solución del padre $\hat{s}_8$.

Las correspondientes matrices V_0 y P_0 obtenidas de las correspondientes matrices de CMR son:

$$V_0 = \begin{bmatrix} 0{,}4475 & 0{,}0043 & 0{,}0220 & -03957 \\ 0{,}0043 & 0{,}4004 & -0{,}1192 & -0{,}0663 \\ 0{,}0220 & -0{,}1192 & 0{,}6416 & -0{,}5192 \\ -0{,}3957 & -0{,}0663 & -0{,}5192 & 1{,}6004 \end{bmatrix}$$

$$P_0 = \begin{bmatrix} 0{,}0533 & -0{,}0133 & -0{,}0133 & -0{,}0133 & -0{,}0133 \\ -0{,}0133 & 0{,}0533 & -0{,}0133 & -0{,}0133 & -0{,}0133 \\ -0{,}0133 & -0{,}0133 & 0{,}0533 & -0{,}0133 & -0{,}0133 \\ -0{,}0133 & -0{,}0133 & -0{,}0133 & 0{,}0533 & -0{,}0133 \end{bmatrix}$$

Los predictores se obtienen del producto matricial:

$$\begin{bmatrix} 0{,}0533 & -0{,}0133 & -0{,}0133 & -0{,}0133 \\ -0{,}0133 & 0{,}0533 & -0{,}0133 & -0{,}0133 \\ -0{,}0133 & -0{,}0133 & 0{,}0533 & -0{,}0133 \\ -0{,}0133 & -0{,}0133 & -0{,}0133 & 0{,}0533 \\ -0{,}0133 & -0{,}0133 & -0{,}0133 & -0{,}0133 \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} 0{,}4475 & 0{,}0043 & 0{,}0220 & -0{,}3957 \\ 0{,}0043 & 0{,}4004 & -0{,}1192 & -0{,}0663 \\ 0{,}0220 & -0{,}1192 & 0{,}6416 & -0{,}5192 \\ -0{,}3957 & -0{,}0663 & -0{,}5192 & 1{,}6004 \end{bmatrix}^{-1} * \begin{bmatrix} 97{,}2235 \\ 14{,}9294 \\ -16{,}5412 \\ -17{,}5412 \end{bmatrix}$$

La solución es:

$$\begin{bmatrix} \hat{s}_1 \\ \hat{s}_3 \\ \hat{s}_5 \\ \hat{s}_6 \\ \hat{s}_8 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 12{,}6973 \\ -2{,}1114 \\ -3{,}6640 \\ -1{,}1004 \\ -5{,}8215 \end{bmatrix}$$

La cual es idéntica a la obtenida por el Modelo Padre sin relaciones.

MODELO PADRE CONSIDERANDO LAS RELACIONES ENTRE MACHOS

El desarrollo es similar al tratado en la sección del Modelo Padre sin Relaciones, usando las mismas matrices de incidencia y el mismo vector de datos, aunque ahora calcularemos la inversa de la matriz de relación, usando las reglas de Henderson, pero ignorando las madres de los toros. La matriz A para los cinco toros del ejemplo es:

Toro	Padre	Madre*
1	.	.
3	.	.
5	1	.
6	1	.
8	1	.

*ignorada

La inversa obtenida aplicando las reglas dadas para el cálculo de A^{-1}, para el caso en que se ignore la consanguinidad, Van Vleck (1993) es:

$$A^{-1}=\begin{bmatrix} 2 & 0 & -0{,}6667 & -0{,}6667 & -0{,}6667 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ -0{,}6667 & 0 & 1{,}3333 & 0 & 0 \\ -0{,}6667 & 0 & 0 & 1{,}3333 & 0 \\ -0{,}6667 & 0 & 0 & 0 & 1{,}3333 \end{bmatrix}$$

En el Modelo Padre debemos escalarla por la constante λ , la cual es el cociente de la varianza del error y la varianza residual:

$$\lambda=\frac{\sigma_e^2}{\sigma_s^2} \quad \rightarrow \frac{(4-h^2)}{h^2}$$

Sea $\sigma_a^2=200$ y la $\sigma_p^2=800$ entonces $\sigma_s^2=(1/4)\sigma_a^2$ es decir $\sigma_s^2=50$, ahora,

$\sigma_p^2=\sigma_a^2+\sigma_e^2$ por lo tanto $\sigma_e^2=\sigma_p^2-\sigma_a^2$, lo que nos conduce a $\sigma_e^2=800-50 \rightarrow 750$,

por lo tanto: $\lambda=\dfrac{750}{50} \rightarrow 15$

Al multiplicar $A^{-1}*\lambda$, y después de agregar a la sub-matriz $Z'Z$ el producto anterior, obtendremos las Ecuaciones del Modelo Mixto de Henderson. Observe que el único cambio en comparación con lo discutido en la sección anterior está en la sección de padres en el miembro izquierdo de las ecuaciones.

$$\begin{bmatrix} 16 & -2 & -2 & -4 & 7 & 5 & 2 & 1 & 1 \\ -2 & 10 & 6 & 6 & 2 & -1 & -2 & 0 & -1 \\ -2 & 6 & 10 & 6 & -1 & 2 & -2 & 0 & -1 \\ -4 & 6 & 6 & 8 & -2 & 0 & -2 & 1 & -1 \\ 7 & 2 & -1 & -2 & 37 & 0 & -10 & -10 & -10 \\ 5 & -1 & 2 & 0 & 0 & 20 & 0 & 0 & 0 \\ 2 & -2 & -2 & -2 & -10 & 0 & 22 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 1 & -10 & 0 & 0 & 21 & 0 \\ 1 & -1 & -1 & -1 & -10 & 0 & 0 & 0 & 21 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\mu} \\ \hat{h}_1 \\ \hat{h}_2 \\ \hat{h}_3 \\ \hat{s}_1 \\ \hat{s}_3 \\ \hat{s}_5 \\ \hat{s}_6 \\ \hat{s}_8 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 4541 \\ -420 \\ -530 \\ -905 \\ 2204 \\ 1365 \\ 468 \\ 332 \\ 172 \end{bmatrix}$$

La solución obtenida por inversión directa de la matriz de coeficientes, se presenta a continuación, observamos que son diferentes a las obtenidas al ignorar las relaciones entre toros presentados previamente.

$$\begin{bmatrix} \hat{\mu} \\ \hat{h}_1 \\ \hat{h}_2 \\ \hat{h}_3 \\ \hat{s}_1 \\ \hat{s}_3 \\ \hat{s}_5 \\ \hat{s}_6 \\ \hat{s}_8 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 291{,}1670 \\ -3{,}8316 \\ -25{,}7791 \\ 56{,}3968 \\ 7{,}9146 \\ -2{,}1554 \\ 0{,}8356 \\ 3{,}0277 \\ -0{,}6302 \end{bmatrix}$$

$$\hat{h}_4 = -(-3{,}8316 - 25{,}7791 + 56{,}3968)$$

La solución con el Modelo Padre considerando la relación entre toros, es diferente dado que se ignoran las relaciones de las madres; básicamente para la predicción del mérito genético sólo se considera la progenie; sin embargo, el ordenamiento de los toros de acuerdo al mérito genético es el mismo que el obtenido, para este ejemplo con un Modelo Animal Simple, por supuesto, los errores típicos de predicción serán mayores. Henderson (1975c), presento una forma de incluir la información, de las abuelas de los toros.

MODELO ANIMAL SIMPLE

Los resultados del Modelo Animal Simple se logran siguiendo los lineamientos presentados en el capítulo sobre Modelo Animal Simple, en este texto debido a razones de espacio y dado que las matrices resultantes son relativamente grandes para su presentación. Debemos, señalar que bajo condiciones óptimas, esta es la mejor forma de evaluación de toros. En realidad, el Modelo Padre y sus variantes fueron introducidos como una alternativa dada las limitaciones computacionales en el pasado, por lo que no deberían ser más usados; sin embargo, dieron muy buenos resultados. De hecho, pudiéramos decir que los trabajos de Henderson y sus alumnos en Cornell lograron que el mejoramiento genético del ganado lechero, fuera mucho más avanzado en Ithaca y el el estado de Nueva York, en comparación del resto de los estados en la unión americana.

A continuación, presentamos los BLUP's de los padres para el problema que hemos venido trabajando bajo un Modelo Animal Simple. Se puede observar que son muy diferentes a los obtenidos previamente, lo cual es debido a la consideración de toda la información de los parientes de cada individuo en la predicción de su mérito genético, además de la ventaja de corregir el mérito genético por los otros individuos que se usan para generar la progenie, lo cual es trascendental para corregir por cualquier tendencia, el apareamiento preferencial. Finalmente, las correlaciones entre el mérito genético real y el predicho son superiores.

Padre	BLUP	$d_{j,j}$	r_j	r_j^2
1	15,2739	0,3027	0,0920	0,3033
3	-16,0430	0,3024	0,0927	0,3045
5	9,9793	0,2864	0,1409	0,3057
6	3,1910	0,2907	0,1280	0,3577
8	13,4912	0,2909	0,1273	0,3568

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Freeman AE. 1991. C. R. Henderson: Contributions to the Dairy Industry. J Dairy Sci. 74 (11): 4045-4051.

Harvey W. 1960. Least-Squares Analysis of Data with Unequel Subclass Numbers. ARS-20-8. Agricultural Research Service. USA,pp 30-41.

Henderson CR. 1973. Sire Evaluation and Genetic Trends. In: Proc Anim Breed Genetics Symp in Honour to JL. Lush. Am Soc Anim Sci, Blackburgh, Champaign, Illinois pp 10-41

Henderson CR. 1975a. Rapid method for computing the inverse of a relationship matrix. J Dairy Sci. 58 (11): 1727-1730.

Henderson CR. 1975b. Comparison of alternative sire evaluation metods. J Anim Sci. 41 (3): 760-770.

Henderson CR. 1975c. Inverse of relationships due to sires and maternal grandsires. J Dairy Sci. 58 (12):1917-1921

Henderson CR. 1978. Undesirable properties of regressed least squares prediction of breeding values. J Dairy Sci 61:114-120.

Lush JL. 1943. Animal Breeding Plans. The Collegiate Press, INC. Iowa State College, Ames,.USA. 437 pp.

Searle SR. 1964. Review of sire-proving methods in New Zealand, Great Bretain and New York State. J Dairy Sci. 47 (4): 402-413.

Van Vleck LD. 1993. Selection Index and Introduction to Mixed Model Methods. CRC Press. Boca Raton, FL, USA 81 pp.

Van Vleck LD. 1998. Charles Roy Henderson, 1911-1989, a brief biograhy. J Anim Sci. 76: 2959-2961.