

ASPECTOS ESTADISTICOS Y COMPUTACIONALES DE LA EVALUACION GENETICA DE REPRODUCTORES

Alicia L. Carriquiry *

CONSIDERACIONES GENERALES

El mejoramiento genético de reproductores, que se lleva a cabo a través de la selección de los "mejores" animales de una población, requiere disponer de predicciones confiables del valor de cría (o mérito genético) de los candidatos a ser seleccionados. La predicción de valores de cría es un problema complejo desde el punto de vista estadístico. Además, la cantidad de información disponible sobre la cual basar decisiones de selección puede ser enorme, lo cual torna la evaluación genética del ganado en un desafío desde el punto de vista computacional. Mientras que los procedimientos estadísticos y numéricos en uso hoy en día fueron desarrollados en los últimos veinte años, resulta ilustrativo revisar algunos de los trabajos pioneros en la teoría del mejoramiento genético, así como su evolución hasta nuestros días.

Gran parte de la metodología moderna en el área de mejoramiento genético encuentra sus raíces en el trabajo de Pearson (1903), quien derivó expresiones para las medias y varianzas condicionales de la distribución normal multivariada. Henderson (1990) afirma que, en efecto, los trabajos de Wright (1931) y Lush (1933), y los índices de selección de Smith (1936) y Hazel (1943) se

basan en los resultados de Pearson; es decir, consisten en la estimación de medias condicionales bajo el supuesto de normalidad de los datos.

Hasta entrados los setenta, la evaluación genética en ganado se llevó a cabo fundamentalmente a través del uso de índices lineales como los presentados por Smith (1936) y Hazel (1943). Cochran (1951) demostró bajo condiciones sumamente restrictivas, que siempre que la selección de animales se hiciera por truncación y la distribución fuera normal, la media del valor de cría de los animales se maximizaba usando el índice lineal. La idea de una importancia económica diferencial de distintos caracteres de producción fue introducida en aquellos años; en el índice, cada característica era ponderada de acuerdo a su valor económico percibido. De ese modo, era posible considerar más de un carácter simultáneamente al evaluar el mérito genético de un conjunto de animales.

A medida que comenzaron a aplicarse nuevas tecnologías reproductivas, como por ejemplo, la inseminación artificial con semen congelado, algunos de los supuestos implícitos en la metodología de los índices lineales se hicieron insostenibles. Especialmente problemáticos resultaban los supuestos de igual volumen de información y ausencia de parentesco entre los candidatos a

la selección, y de valores conocidos para los "efectos fijos" (o efectos ambientales) en la producción de los animales. También los productores podían elegir los padres para usar en sus rodeos entre una amplia gama de posibles padres, y usar padres jóvenes y otros ya probados, simultáneamente. La evaluación genética se hizo aún más complicada cuando comenzó a usarse información proveniente de diferentes rodeos, años y estaciones. En 1963, Henderson presentó BLUP (mejor predictor lineal insesgado), un método estadístico para predecir el mérito genético de un animal.

LAS TECNICAS DE HENDERSON

Inicialmente, Henderson (1963, 1973) introdujo BLUP como una forma de permitir la evaluación genética de toros lecheros, aún cuando la técnica fue aplicada posteriormente a otras especies. El método resolvía muchos de los problemas de los índices de selección: permitía la incorporación de toda la información disponible en cuanto a producción y pedigree para cada animal y significativamente, no requería del supuesto que los valores ambientales fueran conocidos. Es más, en el proceso de obtención del BLUP, también se obtienen estimas para los efectos fijos en el modelo.

Para obtener el BLUP de un conjunto de animales, es necesario resolver un sistema de ecuaciones lineales (las ecuaciones del modelo mixto), cuya dimensión es igual a la suma del número de animales a ser evaluado, más el número de niveles de otros efectos en el modelo. Aún cuando los animales a evaluar puedan ser relativamente pocos, suele suceder que el número de niveles de los otros efectos sea verdaderamente importante. Considere el lector la evaluación genética del ganado lechero en los Estados Unidos. Un subconjunto de los datos correspondientes a las lactancias iniciadas durante 1979-1981 incluía progenies de apenas 1.028 toros. Sin embargo, las lactancias se registraron en casi 114.000 combinaciones de los efectos rodeo-año-estación, determinando que, para calcular los BLUP de los 1.028 toros, fuera necesario resolver un sistema de 115.000 ecuaciones (Carriquiry, 1989). Cuando los computadores se convirtieron en herramientas de uso casi diario, algunos de los problemas numéricos de BLUP pudieron ser encarados, y la metodología pasó a ser la preferida para evaluar reproductores en casi todo el mundo.

En el cálculo de los BLUP de los valores de cría, se asume que el registro de producción de un animal puede ser representado por un modelo lineal mixto, que incluye efectos fijos (como los efectos del rodeo, año y estación), efectos genéticos aleatorios (como el efecto genético del padre o del animal en sí) y otros efectos ambientales aleatorios (como el ambiente permanente o temporario del animal). El método consiste en estimar los efectos fijos vía BLUE (mejor estimador lineal insesgado) y los efectos aleatorios (generalmente efectos genéticos) vía BLUP. Se asume que las varian-

zas de los efectos aleatorios y residuales en el modelo son conocidas. Como esto generalmente no es así, obtener BLUP realmente implica dos etapas: primero, se estiman las varianzas, quizás usando el método de REML (Máxima Verosimilitud Restringida; Patterson y Thompson, 1971). Luego, las varianzas estimadas se usan en lugar de los valores verdaderos en las ecuaciones de modelos mixtos para obtener una solución. A pesar que el uso de los valores estimados en lugar de los verdaderos ocasiona algunos problemas formales desde el punto de vista estadístico (Harville y Carriquiry, 1991), si los componentes de varianza se estiman precisamente, las evaluaciones obtenidas son, en la práctica, confiables.

Quizás sea justo aseverar que ningún otro desarrollo en el área de la teoría del mejoramiento genético haya tenido el impacto de BLUP. Basta notar que mucha de la investigación reciente se ha concentrado en resolver cuestiones de modelaje y computación en el cálculo de BLUP, y no de metodología. Excepciones son los trabajos de Gianola y Fernando (1986), Gianola y Foulley (1990) y Harville y Carriquiry (1991), entre otros.

EL MODELO ANIMAL

El modelo animal (descrito para bovinos de carne por Quaas y Pollak, 1980) es sólo uno de los modelos que pueden ser analizados con las técnicas de BLUP. El uso del modelo animal, ha permitido la incorporación de relaciones de parentesco conocidas que no podían ser contempladas con la matriz de parentesco entre padres en los modelos padre.

El volumen de información que se maneja hoy para tomar decisiones de selección en el mejoramiento genético ha estimulado la investigación en el área de los procedimientos numéricos (Schaeffer y Kennedy, 1986; Groeneveld y Kovac, 1990). Hoy ya es posible, incluso con computadoras relativamente pequeñas, resolver grandes sistemas de ecuaciones, de forma que se pueda evaluar un gran número de animales y para varias características simultáneamente. Programas como PEST, desarrollados por Groeneveld y Kovac (1990) permiten el cálculo de BLUP con un mínimo de esfuerzo, y la consideración de una gama de modelos de forma eficiente.

POSIBLES BENEFICIOS PARA EL URUGUAY

¿Está la tecnología dentro de las posibilidades del Uruguay? Aún cuando las ventajas de la utilización de métodos objetivos en la evaluación genética del ganado no pueden ser cuestionadas (es suficiente comparar la producción media actual de las vacas Holstein en los Estados Unidos con aquella obtenida en 1960, aún descontando la mejora en nutrición y sanidad), los requerimientos en materia de equipos de computación y programas hicieron que estas tecnologías no estuvieran al alcance de investigadores y criaderos uruguayos. Esto ya no es necesariamente así, puesto que los obstáculos han sido prácticamente eliminados. En estos momentos, está funcionando, en computadoras de la Universidad de la República, software con la más reciente tecnología, que permite llevar a cabo evaluaciones genéticas al más alto nivel. Sin embargo, queda una valla, alta, que saltar. Es importante que se

desarrolle un sistema de recolección de información de producción y de genealogía, a nivel nacional, que produzca datos para el análisis que sean objetivos y confiables. El desafío ha sido planteado y se hace necesario enfrentarlo.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Carrquiry, A.L. (1989). A Bayesian Approach to the Genetic Evaluation of Livestock. Unpublished Doctoral Thesis, Departments of Statistics and Animal Science, Iowa State University, Ames, USA.
- Cochran, W.G. (1951). Improvement by means of selection. En: Neyman, J. (ed) Proceedings of the Second Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability, pp 449-470.
- Gianola, D.; Fernando, R.L. (1986). Bayesian methods in animal breeding theory. *Journal of Animal Science* 63,217-244.
- Gianola, D.; Foulley, J.L. (1990). Variance component estimation from integrated likelihoods. *Genetics Selection Evolution* (En prensa).
- Groeneveld, E.; Kovac, M. (1990). A generalized computing procedure for setting up and solving mixed linear models. *Journal of Dairy Science* 73,513-531.
- Harville, D.A.; Carrquiry, A.L. (1991). Classical and Bayesian approaches to prediction. *Biometrics* (En prensa).
- Hazel, L.N. (1943). The genetic basis for constructing selection indexes. *Genetics* 28,476-490.
- Henderson, C.R. (1963). Selection index and expected genetic advance. En: Statistical genetics and plant breeding. National Academy of Science - National Research Council Publication No. 982, Washington, D.C., pp 141-163.
- Henderson, C.R. (1973). Sire evaluation and genetic trends. En: Proceedings of the Animal Breeding and Genetics Symposium in Honor of Dr. J.L.Lush. American Society of Animal Science and American Dairy Science Association, 10-41, Champaign, Illinois.
- Henderson, C.R. (1990). Statistical methods in animal improvement: general overview. En: Gianola, D. and Hammond, K. (eds) Advances in Statistical Methods for Genetic Improvement of Livestock, 2-14. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Lush, J.L. (1933). The bull index problem in light of modern genetics. *Journal of Dairy Science* 16,501-522.
- Patterson, H.D.; Thompson, R. (1971). Recovery of interblock information when block sizes are unequal. *Biometrika* 58,545-554.
- Pearson, K. (1903). Mathematical contributions to the theory of evolution. XI. On the influence of natural selection on the variability of organs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A* 200,1-66.
- Quaas, R.L.; Pollak, E.J. (1980). Mixed model methodology for farm and beef cattle testing programs. *Journal of Animal Science* 51,1277-1287.
- Schaeffer, L.R.; Kennedy, B.W. (1986). Computing strategies for solving mixed model equations. *Journal of Dairy Science* 69,575-579.
- Smith, H.F. (1936). A discriminant function for plant selection. *Annals of Eugenics* 7,240-250.
- Wright, S. (1931). On the evaluation of dairy sires. Proceedings of the American Society of Animal Production (Abstr.) 71.