

Ayuda a las decisiones de apareamiento en poblaciones animales con información genealógica incompleta

L. Alfonso*

Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos, IS-FOOD Research Institute, Universidad Pública de Navarra, Campus Arrosadia, Pamplona, España

Resumen

Los coeficientes de parentesco y de relación media de parentesco son dos herramientas útiles para determinar apareamientos con el objetivo de controlar, de forma práctica, el aumento de la consanguinidad en poblaciones animales. No obstante, su utilidad se ve condicionada por la cantidad de información genealógica disponible, pues ésta determina, en ausencia de información genómica, la precisión con que podemos estimarlos. Cuando la información genealógica sea incompleta, afectando de forma distinta a los animales, la precisión de las estimaciones de los coeficientes variará entre animales, comprometiendo el resultado de las decisiones de apareamiento. El objetivo del trabajo es calcular algunas medidas de la fiabilidad de la estimación de los coeficientes de parentesco y de relación media de parentesco. Se plantea la utilización de dos medidas basadas en la proporción de antecesores conocidos en las cinco generaciones anteriores de un animal y en la incorporación de información conocida, pero no contenida en la genealogía, a través del concepto de grupos genéticos. Los resultados muestran que estas medidas pueden ayudar a mejorar las decisiones de elección de reproductores y de acoplamiento.

Palabras clave: Parentesco, consanguinidad, fiabilidad, genealogía, acoplamiento.

Abstract

Mating decision support in animal populations with incomplete pedigree

The coefficients of coancestry and average relatedness are two useful tools to define in practice appropriate mating decisions aimed to control inbreeding rates. However, their utility is conditioned by the amount of genealogical information available, since, if genomic information is not employed, the accuracy of both coefficients depends on the genealogy completeness. In incomplete pedigrees with animals differentially affected by missing information, the accuracy will vary among them and this will affect mating decisions. The aim of this work is to compute some reliability measures of estimation of coancestry and average relatedness coefficients. Two measures are proposed based on the proportion of known ancestors of an animal in five generations, and the use of genetic group concept to integrate known genealogical information not included in pedigree. Results show how these measures can help to improve decisions on parents' selection and mating.

Keywords: Kinship, inbreeding, reliability, pedigree, mating.

* Autor para correspondencia: leo.alfonso@unavarra.es

<https://doi.org/10.12706/itea.2018.010>

Introducción

La gestión genética de poblaciones animales implica la toma de decisiones sobre la elección de los reproductores y los apareamientos a realizar entre ellos, tanto en pequeñas poblaciones con programas de conservación, como en explotaciones comerciales que participan en programas de mejora. Se debe establecer qué reproductores seleccionar de entre los disponibles y cómo aparearlos en base a criterios que, aunque varían según el programa de conservación/mejora, suelen incluir el evitar un aumento importante de la consanguinidad.

Para alcanzar ese objetivo las decisiones se han basado históricamente en el conocimiento de la información genealógica de los animales. En la actualidad es posible utilizar información molecular (Toro *et al.*, 2011), pero la realidad es que en muchas poblaciones no es posible usarla dado su contexto socio-económico, y no es difícil imaginar que para muchos siga siendo así durante las próximas décadas, p. ej. Montes *et al.* (2008). Por ello, cabe esperar que la información genealógica siga siendo importante para el diseño de apareamientos en muchas poblaciones animales.

Existen numerosos y buenos programas de análisis de información genealógica, p. ej. Gutiérrez y Goyache (2005) pero en cualquier caso, la utilidad de la información extraída depende de la cantidad y calidad de la información genealógica disponible. Incluso asumiendo una elevada calidad de la información genealógica y una exhaustiva depuración de errores, las recomendaciones a elevar en el diseño de apareamientos estarán muy condicionadas por la profundidad de la genealogía registrada, que en algunos casos es realmente escasa, por ejemplo en poblaciones calificadas en peligro de extinción como la Betizu o la Sasi-Ardi (Arca, 2017).

También existen distintos sistemas de apareamientos en programas de conservación, p.

ej. Toro *et al.* (2008), así como programas de acoplamiento en programas de mejora, p. ej. Jiménez (2016), pero su implementación práctica no siempre es sencilla. En una situación ideal la metodología óptima para controlar el aumento de consanguinidad consiste en calcular las contribuciones genéticas de los reproductores disponibles que minimicen el aumento de consanguinidad en la siguiente generación (Woolliams *et al.*, 2015), contribuciones que vienen determinadas por el parecido genético entre los reproductores y el número de descendientes a dejar de cada uno de ellos. La metodología no sólo es útil en poblaciones de conservación, también lo es en poblaciones sujetas a selección si calculamos las contribuciones que maximicen la respuesta genética bajo la restricción de un determinado aumento de consanguinidad.

No obstante, en situaciones reales, no siempre es fácil aplicar la metodología de las contribuciones genéticas. Una primera razón es que si en el momento de realizar los apareamientos en las explotaciones algún reproductor no está disponible, o no se puede utilizar tal como se tenía previsto, la solución óptima varía debiéndose recalcular sin considerar aquellos reproductores no disponibles, lo que resta mucha operatividad. Una segunda razón es que para que realmente ofrezca soluciones óptimas debemos conocer la genealogía completa de los animales, y como se ha comentado no siempre es así, lo que obliga a hacer aproximaciones excluyendo de antemano reproductores con poca genealogía o definiendo grupos de padres desconocidos (Woolliams *et al.*, 2015; Wellmann, 2017).

Por ello, en situaciones reales, se puede considerar como una forma simple y operativa de mantener variabilidad genética y evitar consanguinidad el elegir como reproductores a aquellos animales que aseguren un mayor tamaño efectivo de población, y diseñar con ellos apareamientos de mínimo parentesco. Así, podemos utilizar el coeficiente de rela-

ción media de parentesco (AR_x) (Dunner et al., 1998) y el coeficiente de parentesco entre dos animales (f_{xy}), p. ej. Caballero (2017), para, respectivamente, escoger reproductores que garanticen la variabilidad genética y apareamientos que eviten que aumente mucho el coeficiente de consanguinidad de los animales de la siguiente generación (F_x), p. ej. Caballero (2017).

El procedimiento a seguir sería: 1º) escoger como reproductores aquellos animales con menor relación media de parentesco con el resto de reproductores disponibles (machos y hembras), y 2º) aparear las hembras con aquellos machos con los que tengan menor coeficiente de parentesco (intentando a falta de otros criterios mantener equilibrado el número de hembras por macho). El procedimiento sin ser ideal, puede resultar operativo, pero al igual que la metodología de las contribuciones genéticas, asume que conocemos toda la genealogía. Así, cuando la información genealógica disponible no sea completa, calcular únicamente AR_x y f_{xy} será también de escasa utilidad.

Ante la ausencia de información genealógica completa existen propuestas para aproximar la consanguinidad, tanto en poblaciones naturales (Miller et al., 2017) como domésticas bajo selección (VanRaden, 1992; Cassell et al., 2003; Colleau y Sargolzaei, 2011), pero no propuestas que contemplen directamente la elección de reproductores y sus apareamientos. Conocer el grado de certidumbre con que podemos estimar AR_x y f_{xy} con la información disponible en la genealogía ayudaría a la toma de esas decisiones.

El objetivo de este trabajo es por tanto considerar alguna medida sencilla de la capacidad informativa de las estimaciones de AR_x y f_{xy} para ser utilizada en la toma de decisiones de los apareamientos a recomendar en la gestión práctica de poblaciones en base a información genealógica incompleta, en aquellos casos en que no sea posible utilizar masivamente información molecular.

Material y métodos

Medidas de fiabilidad de criterios de decisión de apareamientos

Se consideraron como criterios de elección de reproductores y de diseño de apareamientos (con el objetivo de controlar el aumento medio del Coeficiente de consanguinidad (F_x) de los animales de la siguiente generación), el Coeficiente de relación media de parentesco (AR_x) y el Coeficiente de parentesco entre dos animales (f_{xy}):

- AR_x , definido como el doble de la probabilidad de que un alelo del animal x sea igual por descendencia a otro de la población, se calculó como:

$$AR_x = \frac{\sum_{y=1}^n a_{xy}}{n}$$

- f_{xy} , que coincide con el Coeficiente de consanguinidad de los descendientes del apareamiento de x e y, se calculó como:

$$f_{xy} = 0,5 a_{xy}$$

donde a_{xy} es el coeficiente de relación genética aditiva entre dos animales (x,y) y n es el número total de animales en activo de la población (incluido el propio animal).

Como medidas de la capacidad informativa, llamémosle fiabilidad, de las estimaciones de AR_x y f_{xy} para ayudar en la toma de decisiones, se calcularon los siguientes parámetros:

- La fiabilidad del AR_x estimado, se calculó a partir de la proporción de antecesores conocidos en las cinco generaciones anteriores de un animal (%PC) calculado mediante la expresión (Cole, 2012):

$$\%PC = \frac{n}{\sum_{i=1}^g 2^i} \quad [1]$$

donde:

g = número de generaciones (se consideraron 5, Figura 1)

n = número de ancestros conocidos

$\sum_{i=1}^g 2^i$ representa el número real de ancestros en g generaciones (62 para $g = 5$).

Así, para un par de animales x e y , se definió $\%PC5_{xy}$ como:

$$\%PC5_{xy} = \frac{(\%PC5_x * 62 + \%PC5_y * 62) + 2}{126} \quad [2]$$

Y se calculó la fiabilidad de AR_x para un animal x como:

$$Fiabilidad(AR_x) = \%PC5 = \frac{\sum_{j=1}^m \%PC5_{xj}}{m} \quad [3]$$

donde m es el número de reproductores en activo de la población (machos y hembras disponibles excluidos los animales de cría).

Esa fiabilidad se puede entender como la media de la proporción de antecesores conocidos en las seis generaciones anteriores de todos los posibles descendientes de un animal si se apareara con todos los reproductores de la población (independientemente del sexo e incluido él mismo); AR_x se podría calcular a través del coeficiente de consanguinidad de todos los hipotéticos descendientes de x .

La fiabilidad del f_{xy} estimado, se aproximó teniendo en cuenta $\%PC5_{xy}$ y la Diferencia máxima de parentesco (DMP), calculada siguiendo la idea de los grupos genéticos o padres fantasmas llevada al cálculo de los coeficientes de consanguinidad por ejemplo por VanRaden (1992). En concreto, DMP se calculó como la diferencia entre el valor de f_{xy} estimado con la genealogía disponible ($f_{xy\ Est}$), y el valor de f_{xy} estimado asignando un único antecesor "fantasma" (padre y madre a la vez) a padres y madres desconocidos pero que no son ni animales base, ni animales procedentes de otras poblaciones ($f_{xy\ Max}$):

$$DMP_{xy} = 1 - (f_{xy\ Max} - f_{xy\ Est}) \quad [4]$$

Ese valor se utilizó para ponderar el valor de $\%PC5_{xy}$ y así derivar la fiabilidad ($FP5$):

$$Fiabilidad (f_{xy}) = FP5 = DMP_{xy} * \%PC5_{xy} \quad [5]$$

Esta aproximación permite diferenciar, de entre los animales con genealogía desconocida, a los que es posible que estén emparentados, de aquellos que sepamos que realmente no están emparentados. Así se puede diferenciar entre animales sin padre ni madre registrados de los animales de la población base, o de animales importados de otras poblaciones sin información genealógica. En este último caso por ejemplo, si sabemos que un macho importado no está emparentado, cercanamente, con ninguna hembra de la población, podremos atribuirle una fiabilidad mayor al valor $f_{xy} = 0$ que estimaremos, que al mismo valor estimado para un macho de la población sin padres registrados, pero probablemente emparentado.

Aunque el coeficiente de consanguinidad (F_x) no es la herramienta más útil en el diseño de apareamientos, también se consideró como medida de la consanguinidad realizada. Así, definiendo F_x como la probabilidad de que en un animal los dos alelos de un gen sean idénticos por descendencia, se calculó como $F_x = a_{xx} - 1$, donde a_{xx} es el coeficiente de relación genética aditiva entre el animal consigo mismo. Como medida de fiabilidad de los valores estimados de F_x de los animales de la generación resultante, se consideró el Índice de compleción de la genealogía en las últimas cinco generaciones ($Ipec5$), propuesto por MacCluer *et al.* (1983), que se calculó como la media armónica de los índices de compleción de la genealogía vía padre y vía madre:

$$Fiabilidad(F_x) = Ipec5 = \frac{2C_{padre}C_{madre}}{C_{padre} + C_{madre}} \quad [6]$$

donde C es:

$$C = \frac{1}{g} \sum_{i=1}^g p_i$$

siendo:

g = número de generaciones (se consideraron 5)

p_i = proporción de ancestros conocidos en la generación i

Este índice I_{pec5} , llamado a veces índice de acabado o de integridad, ya se incorpora en algunas herramientas de cálculo del coeficiente de consanguinidad individual en algunos programas de mejora (p. ej. en el del Caballo de Pura Raza Española).

Cabe resaltar las diferencias existentes entre las medidas de fiabilidad propuestas para AR_x y f_{xy} , y con respecto a I_{pec5} . Por una parte, $\%PC$, representa la proporción de antecesores conocidos en las cinco generaciones anteriores de un animal, mientras que I_{pec5} , representa la capacidad de calcular el coeficiente de consanguinidad de un animal en base a la información genealógica conocida (VanRaden, 2005). Ambos varían entre 0 y 1, pero mientras el primero es 0,5 (ecuación [1]) cuando se desconoce un padre, el segundo es 0 (ecuación [6]). Por otra parte, mientras $\%PC5$ e I_{pec5} tratan por igual a todos los animales con información ausente, $FP5$ permite diferenciar entre animales sin genealogía que sabemos que en realidad no están emparentados, y animales sin genealogía que sabemos que pueden estar emparentados. Es algo habitual en muchas poblaciones; sería por ejemplo el caso de importar un macho de otra población. Sabemos que no está emparentado, cercanamente, con ningún animal de la población original, pero los índices $\%PC5$ e I_{pec5} no lo van a tener en cuenta. El índice $FP5$ sí lo tiene en cuenta penalizando a los animales con padre/madre desconocidos que son originarios de la población pero no así a los inmigrantes (que sabemos que no están emparentados). Por ello la fiabilidad calculada del coeficiente de parentesco entre dos animales será menor que la correspondiente fiabilidad del coeficiente de consanguinidad de sus descendientes si la genealogía es incompleta.

Todos los cálculos se realizaron utilizando el programa, de orientación docente, GPob (<http://www.unavarra.es/rmga/>).

Ejemplo de utilización de las medidas de fiabilidad propuestas

Utilizando el programa MiPob (Alfonso, 2014) se simuló una población de vacuno de carne de muy pequeño tamaño durante diez generaciones. La población fundadora estaba formada por 5 machos y 50 hembras no emparentados. Cada generación se seleccionaron los 2 mejores machos y las mejores 50 hembras según su peso a la edad de 12 meses, solapando generaciones. Los animales se aparearon de la siguiente forma, las 25 hembras (vacas o novillas) que alcanzaron mayor peso a los 12 meses de vida se aparearon con el macho (toro o novillo) de mayor peso a la misma edad, y las siguientes mejores 25 hembras con el siguiente mejor macho. No se tuvo en cuenta ningún criterio de parentesco en el diseño de los apareamientos de modo que el coeficiente de consanguinidad medio aumentó relevantemente durante las 10 generaciones simuladas, alcanzando al final un valor de 0,17.

Tras las 10 generaciones de selección fenotípica la población estaba formada por 2 toros y 47 vacas en activo, así como 22 novillos y 25 novillas. Para simular un ejemplo de información genealógica incompleta, se eliminó la información de padres y/o madres de 4 machos y una hembra (Tabla 1). Posteriormente se tomaron las siguientes decisiones:

1. Escoger de entre todos los machos disponibles (24, toros y novillos,) los 5 machos con menor AR_x (por simplicidad para la presentación de resultados, no se consideró la selección de las hembras).
2. Escoger de entre esos 5 machos, el más adecuado (menor f_{xy}) para aparear la hembra sin información genealógica completa (nº 563, Tabla 1).

Finalmente para ver la utilidad de las medidas de fiabilidad propuestas se compararon las decisiones tomadas bajo los siguientes supuestos:

Tabla 1. Información genealógica de la población simulada para realizar un ejemplo de toma de decisiones de elección de reproductores y diseño de apareamientos

Table 1. Pedigree information of the population simulated to make an example of decision making in the parents' selection and mating

Animal	Genealogía completa		Sexo	Genealogía incompleta	
	Padre	Madre		Padre	Madre
414	389	184	Macho	389	184
502	389	42	Macho	389	42
556	414	532	Macho	414	532
558	414	506	Macho	—	506
559	414	513	Macho	—	—
560	414	491	Macho	414	491
561	414	428	Macho	414	428
562	414	413	Macho	414	413
565	414	553	Macho	414	553
569	414	458	Macho	—	—
574	414	457	Macho	414	457
575	414	539	Macho	414	539
576	414	487	Macho	414	487
577	414	554	Macho	414	554
582	502	415	Macho	502	415
583	502	184	Macho	502	184
584	502	315	Macho	502	315
585	502	541	Macho	502	541
591	502	462	Macho	502	462
593	502	522	Macho	502	522
594	502	525	Macho	502	525
595	502	538	Macho	—	538
596	502	401	Macho	502	401
603	502	406	Macho	502	406
563	414	517	Hembra	—	517

1. Escenario ideal (de referencia): genealogía completa.
2. Escenario habitual (sin medidas de fiabilidad): genealogía incompleta con padres desconocidos.
3. Escenario con ayuda a la decisión (con medidas de fiabilidad): genealogía incompleta con padres desconocidos pero animales base identificados. Se consideró que %PC5 debía de ser $\geq 0,5$ (equivalente a no desconocer ninguno de los padres en una genealogía de más de 5 generaciones) y $FP5 \geq 0,5$ (equivalente a un valor %PC5 $\geq 0,5$ y un valor $DMP = 1$).

Resultados y discusión

Como se observa en la Tabla 2, si no se tiene en cuenta la fiabilidad con que se calculan los coeficientes AR_x para los machos candidatos a ser seleccionados, se tiende a escoger erróneamente, como cabía esperar, a aquellos machos con genealogía incompleta (558, 559, 569, 584, 595). Sin embargo cuando se calcula el valor de %PC5, como medida de fiabilidad de AR_x , y se impone un valor mínimo de 0,5 para la decisión de elección, se ve que pese a carecer de cierta información genealógica se toma la misma decisión que disponiendo de toda la información. En este caso el resultado no es sorprendente pues podríamos haber descartado directamente a los animales sin padre conocido como candidatos a ser seleccionados, pero se comprueba que %PC5 recoge esa información sin tener que consultar los árboles genealógicos, que por otra parte no son fáciles de contrastar cuando la información ausente es de generaciones previas.

En la Tabla 3 se recogen los valores de f_{xy} de la hembra 563 (se asumió que se desconocía su padre; Tabla 1), con los machos de la población, resaltando en negrita los valores con los machos que forman parte de la "cartera"

de cinco machos previamente seleccionados. El macho más recomendable para aparear con la hembra 563 cuando conocemos toda la información genealógica es el 584 por tener el mínimo f_{xy} . Por contra, cuando carecemos de la información genealógica completa, el macho recomendable pasa a ser el 559 o 569 ($f_{xy} = 0$), machos con los que en realidad tiene un f_{xy} de 0,433 y 0,408, respectivamente. Si calculamos y tenemos en cuenta $FP5$ como medida de fiabilidad con que estimamos f_{xy} el macho elegido es el mismo que bajo el escenario de genealogía completa, aunque evidentemente se infraestima el parentesco entre ambos animales. Como se indicaba anteriormente, el resultado era bastante esperable y habríamos llegado a la misma decisión consultando la genealogía de los animales. Pero se pone de manifiesto que los índices %PC5 y $FP5$ pueden sintetizar la información genealógica faltante, ayudando a la toma de decisiones en el diseño práctico de apareamientos.

Un aspecto clave a tener en cuenta es qué valores umbral de %PC5 y $FP5$ se deberían de tener en cuenta a la hora de decidir. La primera consideración a hacer es que estas medidas de fiabilidad deben entenderse como una ayuda a la decisión, al igual que lo es la precisión de los valores genéticos/genómicos predichos en las evaluaciones genéticas; en algunos casos no tiene interés tenerlos en cuenta, pero en otros sí deben ser considerados. La segunda es que los valores sobre los que tomar decisiones no tienen por qué ser siempre los mismos, teniendo que adaptar a la especie, el sistema de producción y la cantidad de información genealógica disponible.

Como ejemplo, en la Tabla 4 se recogen los valores de %PC5 y $FP5$ esperados bajo algunos casos de genealogía incompleta siguiendo la genealogía de cinco generaciones de la Figura 1. En el caso de %PC5 (Tabla 4a) se puede observar que si queremos seleccionar como macho reproductor a un animal con al

Tabla 2. Coeficientes AR_x estimados para los machos, de la población simulada, bajo los tres escenarios considerados: Ideal (de referencia, genealogía completa); Sin fiabilidad (habitual, genealogía incompleta sin medida de fiabilidad); Con fiabilidad (propuesto, genealogía incompleta con medidas de fiabilidad). Se indican sombreados los valores correspondientes

a los machos que se escogerían como reproductores bajo los tres escenarios

Table 2. AR_x coefficients estimated for sires of simulated population under the three scenarios considered: Ideal (reference, complete pedigree); Without reliability (usual, incomplete pedigree without reliability measures); With reliability (proposed, incomplete pedigree with reliability measures). Values for sires chosen as reproductive under the three scenarios are displayed in shaded cells

Animal	Ideal	Sin fiabilidad	Con fiabilidad	%PC5
	AR_x	AR_x	AR_x	
414	0,507	0,479	0,466	0,460
502	0,380	0,366	0,359	0,396
556	0,449	0,427	0,417	0,650
558	0,447	0,188	0,183	0,468
559	0,471	0,010	0,010	0,269
560	0,376	0,358	0,349	0,571
561	0,402	0,383	0,374	0,635
562	0,418	0,398	0,389	0,650
565	0,443	0,421	0,411	0,650
569	0,468	0,010	0,010	0,269
574	0,433	0,412	0,401	0,666
575	0,434	0,414	0,404	0,650
576	0,383	0,365	0,356	0,587
577	0,363	0,346	0,338	0,539
582	0,355	0,343	0,337	0,587
583	0,364	0,348	0,341	0,460
584	0,293	0,283	0,279	0,508
585	0,328	0,316	0,310	0,508
591	0,334	0,320	0,313	0,523
593	0,374	0,359	0,352	0,603
594	0,374	0,359	0,352	0,603
595	0,376	0,183	0,180	0,468
596	0,299	0,289	0,284	0,539
603	0,349	0,337	0,331	0,587

Tabla 3. Coeficientes f_{xy} estimados entre la hembra 563 de la tabla 1 y los machos candidatos a aparearse bajo los tres escenarios considerados: Ideal (de referencia, genealogía completa); Sin fiabilidad (habitual, genealogía incompleta sin medida de fiabilidad); Con fiabilidad (propuesto, genealogía incompleta con medidas de fiabilidad). Se indican en negrita los machos previamente seleccionados de acuerdo a su valor AR_x y sombreados los valores correspondientes al macho que se escogería para el apareamiento bajo los tres escenarios

Table 3. f_{xy} coefficients estimated for dam 563 in table 1 and sires candidates for mating under the three scenarios considered: Ideal (reference, complete pedigree); Without reliability (usual, incomplete pedigree without reliability measures); With reliability (proposed, incomplete pedigree with reliability measures). In bold, sires previously selected regarding their AR_x value, in shaded cells values corresponding to sires chosen for mating under the three scenarios

Animal	Ideal	Sin fiabilidad	Con fiabilidad	FP5
	f_{xy}	f_{xy}	f_{xy}	
414	0,486	0,213	0,213	0,452
502	0,162	0,072	0,072	0,389
556	0,355	0,157	0,157	0,643
558	0,398	0,068	0,068	0,403
559	0,433	0	0	0,196
560	0,311	0,137	0,137	0,563
561	0,326	0,145	0,145	0,627
562	0,329	0,147	0,147	0,643
565	0,359	0,158	0,158	0,643
569	0,408	0	0	0,196
574	0,424	0,211	0,211	0,659
575	0,332	0,150	0,150	0,643
576	0,314	0,138	0,138	0,579
577	0,284	0,125	0,125	0,532
582	0,167	0,077	0,077	0,579
583	0,241	0,106	0,106	0,452
584	0,118	0,058	0,058	0,5
585	0,150	0,067	0,067	0,5
591	0,203	0,089	0,089	0,516
593	0,221	0,100	0,100	0,595
594	0,221	0,100	0,100	0,595
595	0,167	0,041	0,041	0,403
596	0,125	0,059	0,059	0,532
603	0,178	0,088	0,088	0,579

Tabla 4. Valores de fiabilidad de %PC5, FP5 e Ipec5 cuando se desconocen algunos antecesores de un animal (X) en una genealogía de 5 generaciones (figura 1)
 Table 4. %PC5, FP5 and Ipec5 reliability values when some ancestors of an animal (X) are unknown in a five-generations pedigree (figure 1)

4a. Valores del índice %PC5 correspondientes a AR_x de X respecto a toda la genealogía
 4a. Values for %PC5 index corresponding to AR_x of X with respect to the entire pedigree

Antecesor materno desconocido	Antecesor paterno desconocido					
	Ninguno	P	PP	PPP	PPPP	PPPPP
Ninguno	0,540	0,291	0,418	0,482	0,515	0,532
M		0,041	0,168	0,232	0,265	0,282
PM			0,295	0,359	0,392	0,409
PPM				0,424	0,457	0,474
PPPM					0,490	0,507
PPPPM						0,523

4b. Valores del índice FP5 correspondientes a f_{xy} de X con otro animal Y con genealogía completa
 4b. Values for FP5 index corresponding to f_{xy} of X with other animal Y with complete pedigree

Antecesor materno desconocido	Antecesor paterno desconocido					
	Ninguno	P	PP	PPP	PPPP	PPPPP
Ninguno	1	0,754	0,881	0,944	0,976	0,992
M		0,508	0,635	0,698	0,73	0,746
PM			0,762	0,825	0,857	0,873
PPM				0,889	0,921	0,937
PPPM					0,952	0,968
PPPPM						0,984

4c. Valores del índice Ipec5 correspondientes a F_x de X
 4c. Values for Ipec5 index corresponding to F_x of X

Antecesor materno desconocido	Antecesor paterno desconocido					
	Ninguno	P	PP	PPP	PPPP	PPPPP
Ninguno	1	0	0,75	0,919	0,974	0,994
M		0	0	0	0	0
PM			0,6	0,703	0,735	0,747
PPM				0,85	0,897	0,914
PPPM					0,95	0,968
PPPPM						0,988

menos todos los bisabuelos conocidos deberíamos tomar como umbral de fiabilidad $\%PC5 \geq 0,42$. No obstante, ese valor corresponde al valor de AR_x calculado con todos los animales de su genealogía (Figura 1), y variará si variamos la población de respecto a la cual se calcule AR_x . Así por ejemplo, en poblaciones con escasa y reciente genealogía registrada como es el caso de la raza Betizu nos podemos encontrar con valores máximos de $\%PC5$ de 0,128 (datos no publicados).

Por ello, es difícil establecer valores de decisión para $\%PC5$, aunque podemos pensar en escoger animales cuyo valor $\%PC5$ no se sitúe en el último cuartil de los animales disponibles. En el caso de la Tabla 2 evitaríamos de este modo ($\%PC5 \geq 0,468$; 4º cuartil) elegir animales con algún padre desconocido (animales 558, 559, 569 y 595) y animales con genealogía poco profunda (animales 414, 502 y 583 hijos de animales de la 1ª y 2ª generación simulada).

Por suerte, para $FP5$ es más sencillo establecer valores deseables de fiabilidad que sirvan de referencia. Por ejemplo, consideremos la regla

de campo muchas veces recomendada de aparear animales que no tengan ningún abuelo en común y que persigue asegurar valores F_x en la descendencia menores de 0,03125 (regla que sin ser óptima resulta bastante operativa). Podemos ver en la Tabla 4b que para aplicarla basta con asegurar que adicionalmente a un $f_{xy} < 0,03125$, su fiabilidad, el valor de $FP5$, sea mayor de 0,88 (un abuelo desconocido). De igual modo se pueden derivar los valores para otras restricciones de apareamiento tal como se recoge en la Tablas 4b y 5; por ejemplo para dos animales con padre desconocido y madres no emparentadas, para los que obtendremos una estimación $f_{xy} = 0$, $FP5$ será 0,444, fiabilidad que bajaría a 0,196 si de uno de ellos también desconociéramos la madre. No debe sorprender en la Tabla 5 que si desconocemos de ambos animales ambos padres, $FP5$ sea 0,008 y no exactamente 0; el valor se puede deducir teniendo en cuenta las ecuaciones de cálculo empleadas (ecuaciones [2], [4] y [5]): $\%PC5_{xy} = 2/126 = 0,016$; $f_{xyMax} = 0,5$ y $f_{xyMax} = 0$ resultando $DMP_{xy} = 0,5$; y finalmente $FP5 = 0,5 * 0,016 = 0,008$.

Tabla 5. Valores del índice $FP5$ correspondientes al coeficiente de parentesco entre dos animales (X, Y) aparentemente no emparentados ($f_{xy} = 0$) en algunos ejemplos de genealogía incompleta (figura 1).

Table 5. Values for $FP5$ index corresponding to kinship coefficient between two apparently unrelated ($f_{xy} = 0$) animals (X, Y), in some examples of incomplete pedigree (figure 1).

Antecesor de X desconocido	Antecesor de Y desconocido	$FP5$
Dos padres	Dos padres	0,008
Dos padres	Un padre	0,196
Un padre	Un padre	0,444
Dos padres	Ninguno	0,508
Un padre	Un abuelo	0,595
Un abuelo	Un abuelo	0,738
Un padre	Ninguno	0,754
Un abuelo	Ninguno	0,881

En resumen, es posible calificar los posibles apareamientos como recomendables o no en función de los valores de f_{xy} y $FP5$, y facilitar así la toma de decisiones en momento de planificar o llevar a cabo las cubriciones. A modo de ejemplo, el programa GGpob utilizado para realizar los cálculos indica esas recomendaciones de forma intuitiva mediante símbolos + y -; por ejemplo un apareamiento +++(+) indica un apareamiento con $f_{xy} \leq 0,03125$ y $FP5 > 0,6$, y --(-) un apareamiento con $0,0625 \leq f_{xy} \leq 0,125$ y $FP5 < 0,4$.

Finalmente, aunque el coeficiente de consanguinidad es, desde un punto de vista práctico, menos útil que el coeficiente de parentesco en la toma de decisiones de diseño de apareamientos, en algún caso puede interesar comparar el coeficiente de consanguinidad entre animales, para lo cual también puede resultar útil la medida de fiabilidad $lpec5$ propuesta, que como se ha indicado ya consideran algunas herramientas de algunos programas de mejora. La Tabla 6 recoge los coeficientes de consanguinidad de los animales de la Tabla 1 más los descendientes de los apareamientos recomendables bajo los tres escenarios considerados. El F_x real para los descendientes del apareamiento recomendado cuando se tenían en cuenta las medidas de fiabilidad propuestas (hembra 563 con macho 584) es 0,118, siendo su estimación menor cuando la genealogía es incompleta, $F_x = 0,058$. En este caso podemos tener información del error que se comete calculando $lpec5$, cuyo valor es 0,703. De igual forma, para el apareamiento recomendado cuando no se tenía en cuenta la ausencia de genealogía completa, que era con el macho 559, tenemos un F_x real de 0,433 en los hijos, aunque el valor estimado sea 0, pero el valor de $lpec5$ (0,3) ya indica la baja fiabilidad de la estimación.

Se puede comprobar que esos valores de F_x coinciden con los f_{xy} de los padres en la Tabla 3, pero no lo hacen los valores de fiabilidad.

Las fiabilidades de los coeficientes de parentesco de la hembra 563 con los machos 584 y 559 fueron 0,5 y 0,196 respectivamente. Como se ha comentado, el cálculo de $FP5$ se basa en la cantidad de información disponible de dos animales para calcular su relación de parentesco, y tiene además la posibilidad de diferenciar de entre los animales sin genealogía, los posiblemente emparentados, y los ciertamente no emparentados, con el resto de animales de la población. Por contra, el cálculo de $lpec5$, tal como lo propusieron MacCluer *et al.* (1983), no tiene en cuenta esta última posibilidad, informando este índice sobre la cantidad de información disponible para calcular el coeficiente de consanguinidad de un animal. Así la fiabilidad de f_{xy} en el caso de animales sin ningún abuelo en común vimos debía ser mayor de 0,88, mientras que la fiabilidad de F_x de los descendientes debe ser mayor de 0,92 (correspondiente a desconocer un bisabuelo, Tabla 4c).

Para finalizar, se debe indicar que este trabajo no pretende ofrecer una alternativa teórica a la metodología de las contribuciones genéticas óptimas (Woolliams *et al.*, 2015). Es conocido que si se tiene un control exhaustivo de las cubriciones y se dispone de información genealógica completa esa metodología debe permitir una gestión óptima de la consanguinidad, aunque en el día a día de las explotaciones pueda resultar poco flexible. Pero, cuando el control que se puede realizar sobre las cubriciones presente dificultades, dado el sistema de producción (p. ej. monta natural en vacuno de carne en pastos de montaña) o el sistema de inseminación (p. ej. inseminación artificial en ovino con semen fresco y tratamiento hormonal de las ovejas), escoger reproductores de mínimo AR_x y aparearlos posteriormente según el mínimo f_{xy} puede ser una solución de compromiso, y en ese caso tener en cuenta la fiabilidad con que se estiman ambos valores puede ayudar a una correcta toma de decisiones. Las medidas de fiabilidad utilizadas en este trabajo

Tabla 6. Coeficientes F_x estimados para los animales de la tabla 1 y los descendientes del apareamiento más recomendable en los tres escenarios considerados: Ideal (de referencia, genealogía completa); Sin fiabilidad (habitual, genealogía incompleta sin medida de fiabilidad); Con fiabilidad (propuesto, genealogía incompleta con medidas de fiabilidad)

Table 6. F_x coefficients estimated for animals in table 1 and the offspring of the more recommendable mating under the three scenarios considered: Ideal (reference, complete pedigree); Without reliability (usual, incomplete pedigree without reliability measures); With reliability (proposed, incomplete pedigree with reliability measures)

Animal	Ideal	Sin fiabilidad	Con fiabilidad	$lpec5$
	F_x	F_x	F_x	
414	0,094	0,094	0,094	0,707
502	0	0	0	0,318
556	0,247	0,247	0,247	0,900
558	0,348	0	0	0
559	0,426	0	0	0
560	0,148	0,148	0,148	0,771
561	0,18	0,180	0,180	0,887
562	0,18	0,180	0,180	0,912
565	0,26	0,260	0,260	0,900
569	0,363	0	0	0
574	0,305	0,305	0,305	0,924
575	0,18	0,180	0,180	0,900
576	0,156	0,156	0,156	0,833
577	0,09	0,090	0,090	0,720
582	0,145	0,145	0,145	0,780
583	0,109	0,109	0,109	0,662
584	0,039	0,039	0,039	0,711
585	0,266	0,266	0,266	0,711
591	0,09	0,090	0,090	0,687
593	0,109	0,109	0,109	0,789
594	0,109	0,109	0,109	0,789
595	0,327	0	0	0
596	0,082	0,082	0,082	0,752
603	0,145	0,145	0,145	0,780
563	0,426	0	0	0
HIJOS 584-563	0,118	0,058	0,058	0,703
HIJOS 559-563	0,433	0	0	0,300

son las que se encuentran implementadas en el programa GGPob empleado en los cálculos, pero se puede pensar en otras que se adapten mejor a situaciones reales en función de la especie y el sistema de producción, por ejemplo incluyendo la posibilidad de contemplar más de un padre “fantasma” para incluir en los cálculos información sobre grupos genéticos no emparentados que no esté contenida en la genealogía. También sería interesante valorar, en trabajos posteriores, la posibilidad de integrar dentro de la metodología óptima de las contribuciones genéticas, la fiabilidad con que se puede estimar f_{xy} cuando no se dispone de información genealógica completa.

Conclusiones

Calcular alguna medida de fiabilidad del coeficiente de relación media de parentesco y del coeficiente de parentesco entre dos animales estimados en poblaciones con genealogía incompleta no soluciona, evidentemente, el problema de falta de información, pero puede ayudar a tomar mejores decisiones en el momento de seleccionar los futuros reproductores y diseñar sus apareamientos. El trabajo muestra cómo medidas sencillas de la idoneidad de la información disponible para estimar AR_x y f_{xy} , como son las propuestas %PC5 y FP5, pueden ser una herramienta de ayuda para la gestión genética de poblaciones con información genealógica incompleta de las que no sea posible disponer de información genómica para estimar con mayor precisión el parecido genético entre animales.

Agradecimientos

A Miguel Ángel Toro, por sus comentarios que ayudaron a mejorar el texto.

Bibliografía

- Alfonso L (2014). MiPob: un programa de simulación para el aprendizaje en mejora genética animal. Archivos de Zootecnia, 63: 665-676.
- Arca (2017). Sistema Nacional de Información de Razas. Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio ambiente. Disponible en: <http://www.mapama.gob.es/es/ganaderia/temas/zootecnia/razas-ganaderas/> (Consultado: 18/10/2017).
- Caballero A (2017). Genética cuantitativa. Ed. Síntesis, Madrid. 353 pp.
- Cassell BG, Adamec V, Pearson RE. (2003) Effect of Incomplete Pedigrees on Estimates of Inbreeding and Inbreeding Depression for Days to First Service and Summit Milk Yield in Holsteins and Jerseys. Journal of Dairy Science, 86: 2967-2976.
- Cole JB (2012). A Manual for use of PyPedal: A software package for pedigree analysis. Animal Improvement Programs Laboratory, Agricultural Research Service, United States Department of Agriculture. Beltsville, USA. 106 pp.
- Colleau JJ, Sargolzaei M (2011). MIM: an indirect method to assess inbreeding and coancestry in large complete pedigree of selected dairy cattle. Journal of Animal Breeding and Genetics, 128: 163-173.
- Dunner S, Checa ML, Gutierrez JP, Martin JP, Cañón J (1998). Genetic analysis and management in small populations: the Asturcon pony as an example. Genetics Selection Evolution, 30: 397-405.
- Gutiérrez JP, Goyache F (2005). A note on ENDOG: a computer program for analysing pedigree information. Journal of Animal Breeding and Genetics, 122: 172-176.
- Jiménez JA (2016). Acoplamiento básico con CONAFEMAT. Frisona Española, 215: 72-73.
- MacCluer JW, Boyce AJ, Dyke B, Weitkamp LR, Pfennig DW, Parsons CJ (1983). Inbreeding and pedigree structure in Standard bred horses. Journal of Heredity, 74: 394-399.

- Miller MP, Haig SM, Ballou JD, Steel EA (2017). Estimating inbreeding rates in natural populations: addressing the problem of incomplete pedigrees. *Journal of Heredity*, 108: 574-582.
- Montes M, Quicaño I, Quispe R, Quispe E, Alfonso L (2008). Quality characteristics of Huacaya alpaca fibre produced in the Peruvian Andean Plateau region of Huancavelica. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 6: 33-38.
- Toro MA, Caballero A, Fernández J (2008). Mejora genética y gestión de poblaciones pequeñas. *ITEA-Información Técnica Económica Agraria*, 104: 268-282.
- Toro MA, García-Cortés LA, Legarra A (2011) A note on the rationale for estimating genealogical coancestry from molecular markers. *Genetics Selection Evolution*, 43: 27.
- VanRaden PM (1992). Accounting for inbreeding and crossbreeding in genetic evaluation of large populations. *Journal of Dairy Science*, 75: 3136-3144.
- VanRaden PM (2005). Inbreeding adjustments and effect on genetic trend estimates. *Interbull Bulletin*, 33: 81-84.
- Wellmann R. (2017). optiSel: optimum contribution selection and population genetics. R package version 1.0.0. Disponible en: <https://cran.r-project.org/web/packages/optiSel/optiSel.pdf> (Consultado: 18/10/2017).
- Woolliams JA, Berg P, Dagnachew BS, Meuwissen THE (2015) Genetic contributions and their optimization. *Journal of animal Breeding and Genetics*, 132: 89-99.
- (Aceptado para publicación el 19 de marzo de 2018)