



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

**DEPARTAMENTO DE ENSEÑANZA, INVESTIGACIÓN
Y SERVICIO EN ZOOTECNIA**

POSGRADO EN PRODUCCIÓN ANIMAL

**IMPLICACIONES DE CONECTIVIDAD ENTRE GRUPOS
CONTEMPORÁNEOS EN EVALUACIONES GENÉTICAS DE BOVINOS
PARA CARNE**

TESIS

QUE COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS
EN INNOVACIÓN GANADERA**

PRESENTA:

Fabian Magaña Valencia

Bajo la supervisión de:

Ph.D. Rafael Núñez Domínguez



Agosto de 2009

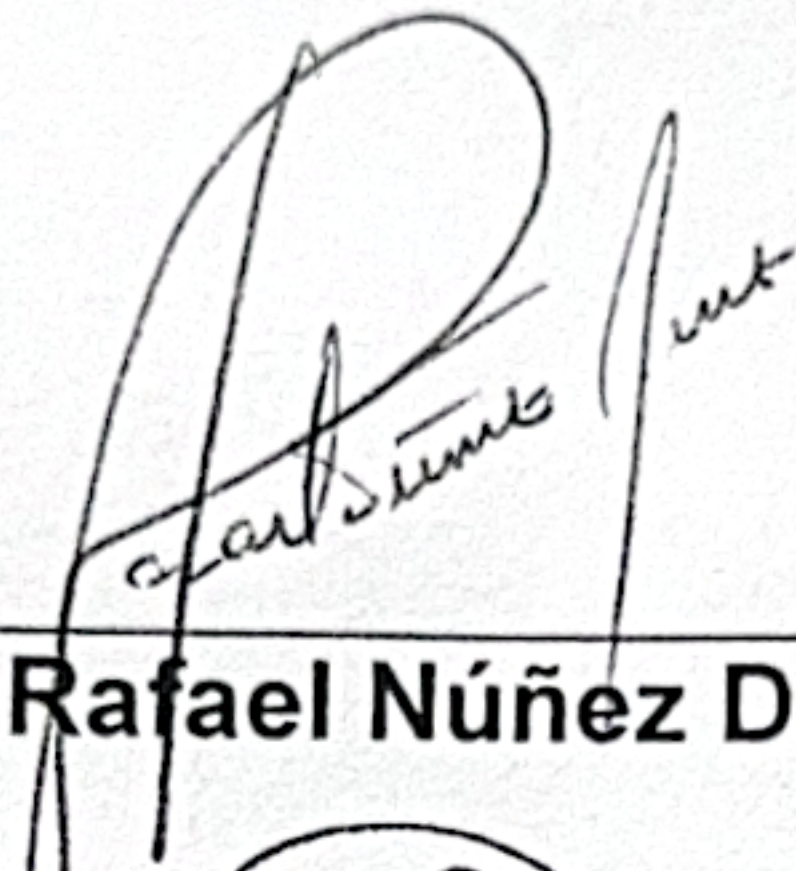
Chapingo, Estado de México

IMPLICACIONES DE CONECTIVIDAD ENTRE GRUPOS
CONTEMPORÁNEOS EN EVALUACIONES GENÉTICAS DE BOVINOS
PARA CARNE

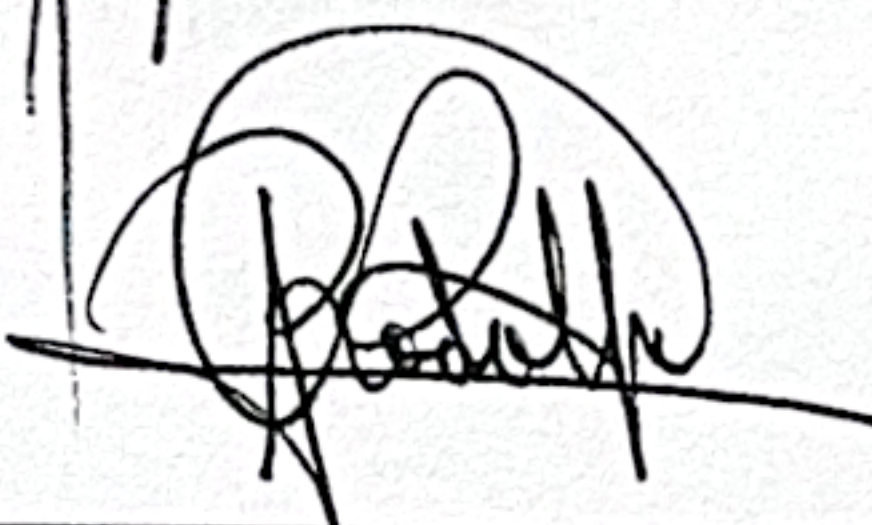
Tesis realizada por Fabian Magaña Valencia bajo la supervisión del Comité
Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito
parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN INNOVACIÓN GANADERA

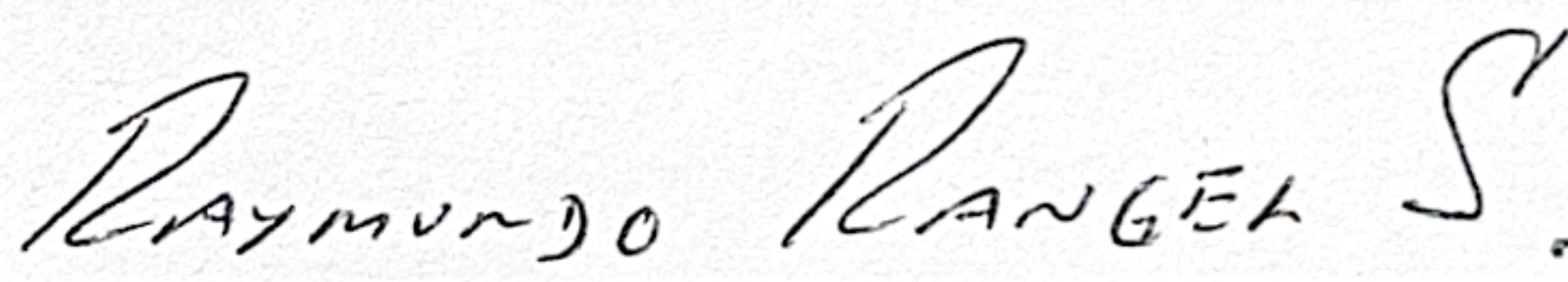
DIRECTOR:


Ph.D. Rafael Núñez Domínguez

ASESOR:


Ph.D. Rodolfo Ramírez Valverde

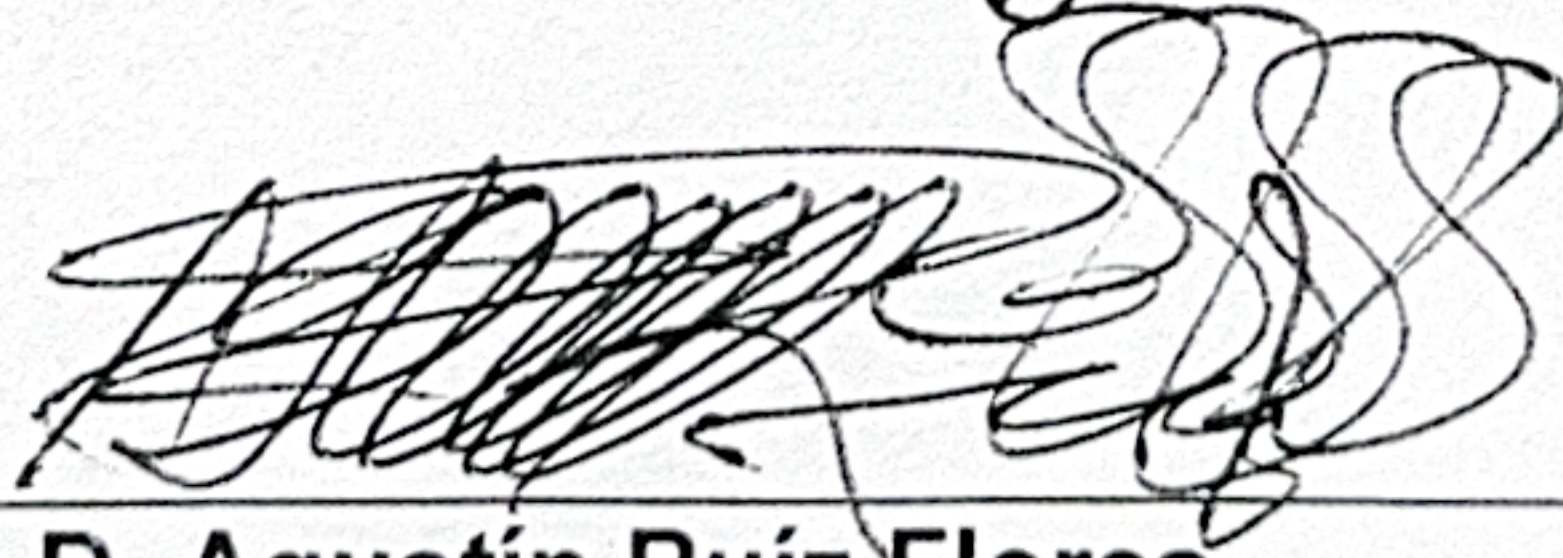
ASESOR:


Ph.D. Raymundo Rangel Santos

ASESOR:


Ph.D. Felipe Alonso Rodríguez Almeida

ASESOR:


Ph.D. Agustín Ruíz Flores

DEDICATORIA

*Con admiración y respeto dedico este logro a mis padres,
por su apoyo constante.*

AGRADECIMIENTOS

Un agradecimiento sincero a las personas e instituciones que colaboraron en la investigación realizada, que se materializa en este documento de Tesis, y las cuales me permito enlistar a continuación:

- ✓ Universidad Autónoma Chapingo (UACH) y Posgrado en Producción Animal, por el apoyo para realizar mis estudios de maestría.
- ✓ Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico recibido durante el periodo de la maestría.
- ✓ Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología (COMECYT), por el apoyo económico recibido para la escritura de este documento y los artículos científicos y de divulgación de la investigación.
- ✓ Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Suizo de Registro (AMCGSR) y Asociación Angus Mexicana A. C. (AAM), por facilitar sus bases de datos para la investigación.
- ✓ Miembros del Comité Asesor por su guía y apoyo en la realización de este documento, y en general durante mi estancia en el Posgrado en Producción Animal.

DATOS BIOGRÁFICOS



Datos personales

Nombre	Fabian Magaña Valencia
Fecha de nacimiento	13 de mayo de 1981
Lugar de nacimiento	Sta. María del Oro, Nayarit
Matrícula de cartilla militar	C-6024774
CURP	MAVF810513HNTGLB06
Profesión	Ing. Agrónomo Especialista en Zootecnia
Cédula Profesional	5089865

Desarrollo académico

Bachillerato (1996 a 2000)	Preparatoria Agrícola, UACH
Licenciatura (2000 a 2004)	Departamento de Enseñanza, Investigación y Servicio en Zootecnia, UACH
Maestría (2006 a 2008)	Posgrado en Producción Animal, Departamento de Enseñanza, Investigación y Servicio en Zootecnia, UACH

RESUMEN GENERAL

IMPLICACIONES DE CONECTIVIDAD ENTRE GRUPOS CONTEMPORÁNEOS EN EVALUACIONES GENÉTICAS DE BOVINOS PARA CARNE

La evaluación genética con el modelo animal es la herramienta más confiable para la selección de reproductores y el grado de conectividad de los datos incide en su calidad. El propósito fue describir las implicaciones del grado de conectividad mediante revisión de literatura, evaluar métodos de conectividad al aplicarlos a una población simulada, y cuantificar el grado de conectividad entre grupos contemporáneos (GC) de bovinos Suizo Europeo y Angus participantes en las evaluaciones genéticas nacionales. En poblaciones donde la selección y la deriva genética repercuten en las medias genéticas de los grupos, la predicción de valores genéticos puede ser sesgada si los grupos están desconectados, disminuyendo la confiabilidad de sus comparaciones. Se han propuesto varios métodos para cuantificar conectividad, sin embargo, no todos cumplen con ese propósito. En la simulación, los mejores métodos fueron el grado de conectividad (GrC), la correlación entre varianzas de los errores de predicción de los valores genéticos (r_{ij}) y el número total de lazos genéticos directos entre GC (LGT). Este último demanda menos capacidad de cómputo y puede usarse rutinariamente en evaluaciones genéticas. La conectividad entre GC para Suizo Europeo fue alta y se ha mejorado en proporción y en calidad, contrario a lo encontrado en Angus, donde la proporción de GC conectados fue baja y la calidad de la conectividad tendió a disminuir. En ambas poblaciones se sugiere planificar una parte de los apareamientos para disminuir el riesgo de sesgos en las comparaciones entre valores genéticos.

Palabras clave: conectividad genética, bovinos, Suizo Europeo, Angus.

Tesis de Maestría en Ciencias en Innovación Ganadera, Universidad Autónoma Chapingo

Autor: Fabian Magaña Valencia

Director de Tesis: Ph.D. Rafael Núñez Domínguez

GENERAL ABSTRACT

IMPLICATIONS OF CONNECTEDNESS AMONG CONTEMPORARY GROUPS IN GENETIC EVALUATIONS OF BEEF CATTLE

The genetic evaluation with the animal model is the most reliable tool to select breeding animals and the degree of connectedness of the data affects its quality. The purpose was to describe the implications of the degree of connectedness through a literature review, to evaluate connectedness methods in a simulated population, and to quantify the connectedness degree among contemporary groups (CG) of Braunvieh and Angus cattle involved in national genetic evaluations. In populations where selection and genetic drift affect the genetic average of the groups, the prediction of breeding values can be biased if the groups are disconnected, reducing the reliability of comparisons. Several methods have been proposed to quantify connectedness; however, not all meet their purpose. In the simulated population, the best methods were the connectedness degree (GrC), the correlation between predicted error variances of breeding values (r_{ij}) and the total number of direct genetic links between CG (LGT). The latter demands less computing capacity and can be used in genetic evaluations as a routine. The connectedness among CG for Braunvieh was high and has improved in proportion and quality. The opposite was found in Angus, where the proportion of CG connected was low and the quality of connectedness tended to decrease. In both populations it is advisable to plan part of the matings to reduce the risk of biases in the comparisons between genetic values.

Key words: genetic connectedness, cattle, Braunvieh, Angus.

CONTENIDO

DEDICATORIA	III
AGRADECIMIENTOS	IV
DATOS BIOGRÁFICOS	V
RESUMEN GENERAL	VI
GENERAL ABSTRACT	VII
CONTENIDO	VIII
LISTA DE CUADROS	X
LISTA DE FIGURAS	XIII
LISTA DE APÉNDICES	XIV
1 INTRODUCCIÓN GENERAL	1
2 CONECTIVIDAD GENÉTICA: REVISIÓN	3
2.1 Resumen	3
2.2 Abstract	4
2.3 Introducción	5
2.4 Concepto de conectividad	6
2.5 Importancia de la conectividad	8
2.6 Efecto de la conectividad en las evaluaciones genéticas	9
2.7 Métodos para evaluar la conectividad genética	14
2.7.1 Métodos cualitativos	15
2.7.2 Métodos cuantitativos	16
2.8 Diagnóstico del grado de conectividad	30
2.9 Esquemas de sementales de referencia (ESR)	32
2.9.1 Diseño de ESR	33
2.9.2 Implementación de ESR	35
2.9.3 Herramientas para facilitar la implementación de ESR	36
2.10 Resumen e implicaciones	37
2.11 Literatura citada	38

3 APLICACIÓN DE MÉTODOS PARA DETERMINAR LA CONECTIVIDAD GENÉTICA EN UNA POBLACIÓN SIMULADA	44
3.1 Resumen	44
3.2 Abstract	45
3.3 Introducción	46
3.4 Materiales y métodos	47
3.4.1 Características de la información	47
3.4.2 Determinación de conectividad	47
3.4.3 Criterios de comparación	52
3.5 Resultados y discusión	52
3.5.1 Aplicación de los métodos para determinar conectividad	52
3.5.2 Comparación de métodos de conectividad	69
3.6 Conclusión.....	78
3.7 Literatura citada.....	79
4 CONECTIVIDAD ENTRE GRUPOS CONTEMPORÁNEOS EN LA EVALUACIÓN GENÉTICA MEXICANA DE BOVINOS SUIZO EUROPEO Y ANGUS	82
4.1 Resumen	82
4.2 Abstract	83
4.3 Introducción	84
4.4 Materiales y Métodos	84
4.4.1 Información utilizada	84
4.4.2 Grados y determinación de conectividad	84
4.4.3 Efecto de conectividad en la respuesta a la selección.....	85
4.5 Resultados y Discusión	87
4.5.1 Conectividad entre grupos contemporáneos	87
4.5.2 Efecto del grado de conectividad en la respuesta a la selección...	92
4.6 Conclusión.....	98
4.7 Literatura citada.....	99
APÉNDICES	102

LISTA DE CUADROS

Cuadro 3.1. Sementales (S) y hembras (H) comunes entre grupos contemporáneos (GC) en los casos (C) simulados.....	48
Cuadro 3.2. Covarianza genética (a_{ij}) promedio de animales dentro y entre grupos contemporáneos (GC), en los casos (C) simulados.....	56
Cuadro 3.3. Porcentaje de elementos a_{ij} (covarianza genética) mayores que cero, para los escenarios (C) simulados.	57
Cuadro 3.4. Índice de conectividad ($IC(x)$) entre grupos contemporáneos (GC) en los casos (C) simulados.....	58
Cuadro 3.5. Coeficiente de determinación ($CD(x)$) entre grupos contemporáneos (GC) en los casos (C) simulados.....	59
Cuadro 3.6. Coeficiente de determinación ($CD(x)$) entre algunos pares de animales ($a_i - a_j$), en los casos (C) simulados.	59
Cuadro 3.7. Varianza del error de predicción de la diferencia en valor genético entre animales y grupos de animales ($VEP(x)$), para los casos (C) estudiados.....	60
Cuadro 3.8. Diferencia absoluta entre la suma los elementos de la diagonal y la suma de los elementos fuera de la diagonal, para los casos (C) simulados.	62
Cuadro 3.9. Varianza de la deriva genética (VDG_1) entre grupos contemporáneos (GC) de los casos (C) simulados.....	63
Cuadro 3.10. Proporción de la varianza de la deriva genética (VDG_2) entre grupos contemporáneos (GC) de los casos (C) simulados.....	64
Cuadro 3.11. Varianza (Var) de las diferencias entre efectos de grupos contemporáneos ($VdGC$), para los casos (C) simulados.	65
Cuadro 3.12. Grados de conectividad (GrC) entre los grupos contemporáneos (GC) en los casos (C) definidos.....	66
Cuadro 3.13. Correlación de las varianzas de los errores de predicción (r_{ij}) entre grupos contemporáneos (GC) y entre algunos animales (a_i), para los casos (C), estudiados.....	67

Cuadro 3.14. Número de lazos genéticos directos (LG) entre pares de grupos contemporáneos (GC) debidos a sementales y hembras comunes.....	69
Cuadro 3.15. Orden de las matrices requeridas en los métodos de conectividad aplicados.	70
Cuadro 3.16. Escala de los métodos de conectividad y capacidad de identificar grupos contemporáneos (GC) desconectados y conectados indirectamente.	71
Cuadro 3.17. Coeficientes de correlación simple entre los métodos de conectividad.	78
Cuadro 4.1. Número de registros en las bases de datos de Suizo Europeo y Angus de acuerdo con el grado de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT).	85
Cuadro 4.2. Componentes de (co)varianzas y parámetros genéticos utilizados para predecir los valores genéticos con los grados de conectividad definidos.	86
Cuadro 4.3. Características ² de los datos utilizados.	87
Cuadro 4.4. Promedios de lazos genéticos totales (LGT) para grupos contemporáneos conectados por grado de conectividad, en las evaluaciones genéticas (EG) de bovinos Suizo Europeo y Angus.....	90
Cuadro 4.5. Coeficientes de correlación entre las predicciones de valores genéticos directos (arriba de la diagonal) y entre las de maternos (abajo de la diagonal) de bovinos Suizo Europeo (n = 111,690), para las combinaciones pareadas de grados de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT).....	92
Cuadro 4.6. Coeficientes de correlación simple entre las predicciones de valores genéticos directos (arriba de la diagonal) y entre las de maternos (abajo de la diagonal) de bovinos Angus (n = 19,753), para las combinaciones pareadas de grados de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT).....	93
Cuadro 4.7. Coeficientes de correlación entre las exactitudes de las predicciones de valores genéticos directos (arriba de la diagonal) y entre las de maternos (abajo de la diagonal) de bovinos Suizo Europeo (n = 111,690), para las combinaciones pareadas de grados de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT).....	94
Cuadro 4.8. Coeficientes de correlación entre las exactitudes de las predicciones de los valores genéticos directos (arriba de la diagonal) y entre las de maternos (abajo de la diagonal) de bovinos Angus (n = 19,753), para las combinaciones pareadas de grados de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT).....	95

Cuadro 4.9. Porcentaje de coincidencia entre la tercera parte superior de sementales Suizo Europeo (n = 204) ordenados con base en las predicciones de los valores genéticos directos (arriba de la diagonal) y las de maternos (abajo de la diagonal), para las combinaciones pareadas de grados de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT).	96
Cuadro 4.10. Porcentaje de coincidencia entre la tercera parte superior de sementales Angus (n = 43) ordenados con base en las predicciones de los valores genéticos directos (arriba de la diagonal) y las de maternos (abajo de la diagonal), para las combinaciones pareadas de grados de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT). 96	
Cuadro 4.11. Promedios de las predicciones de valores genéticos (kg) directos (VGd) y maternos (VGm), y de sus respectivas exactitudes (Ex-d y Ex-m) de la tercera parte de sementales con mayor VGd o VGm, por grado de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT) en bovinos Suizo Europeo y Angus.	97
Cuadro 4.12. Promedios de predicciones de valores genéticos directos (VGd) para bovinos Suizo Europeo, seleccionando el 5% superior de sementales (n = 31) con mayor VGd y con una exactitud mínima, por grado de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT).....	98

LISTA DE FIGURAS

Figura 2.1. Ejemplo de grupos de datos conectados y desconectados.	6
Figura 3.1. Conectividad entre grupos contemporáneos (GC) con el método geométrico simple.	53
Figura 3.2. Conectividad entre grupos contemporáneos (GC) con el método geométrico simple utilizando los valores de covarianza genética (a_{ij}) promedio.	57
Figura 3.3. Progenitores de animales en grupos contemporáneos (GC), Caso 1.	68
Figura 3.4. Progenitores de animales en grupos contemporáneos (GC), Caso 2.	68
Figura 3.5. Progenitores de animales en grupos contemporáneos (GC), Caso 3.	68
Figura 4.1. Proporción de grupos contemporáneos (GC) conectados por grado de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT), en las evaluaciones genéticas (EG) de bovinos Suizo Europeo.	88
Figura 4.2. Proporción de grupos contemporáneos (GC) conectados por grado de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT), en las evaluaciones genéticas (EG) de bovinos Angus.	88
Figura 4.3. Promedios estandarizados de lazos genéticos totales (LGT) para grupos contemporáneos por grado de conectividad, en las evaluaciones genéticas (EG) de bovinos Suizo Europeo.	91
Figura 4.4. Promedios estandarizados de lazos genéticos totales (LGT) para grupos contemporáneos por grado de conectividad, en las evaluaciones genéticas (EG) de bovinos Angus.	91

LISTA DE APÉNDICES

Apéndice I. Descripción general de un modelo lineal mixto.....	102
Apéndice II. Pedigríes de los casos simulados.....	103
Apéndice III. Matrices utilizadas para determinar conectividad.	104
Matrices X (15x3) y Z (15x7) para un modelo de semental.	104
Matriz X (15X3) y Z (15X37) para un modelo animal.....	105
Matriz Q' (3x13) utilizada en el método “Flujo de Genes”.....	105
Matriz T (37x13) para el Caso 1.	106
Matriz T (37x13) para el Caso 2.	107
Matriz T (37x13) para el Caso 3.	108
Matriz T (37x13) para el Caso 4.	109
Matriz T (37x13) para el Caso 5.	110
Matriz T (37x13) para el Caso 6.	111
Matriz T (37x13) para el Caso 7.	112
Matriz de relaciones genéticas aditivas (A), para el Caso 1.....	113
Matriz de relaciones genéticas aditivas (A), para el Caso 2.....	115
Matriz de relaciones genéticas aditivas (A), para el Caso 3.....	117
Matriz de relaciones genéticas aditivas (A), para el Caso 4.....	119
Matriz de relaciones genéticas aditivas (A), para el Caso 5.....	121
Matriz de relaciones genéticas aditivas (A), para el Caso 6.....	123
Matriz de relaciones genéticas aditivas (A), para el Caso 7.....	125
Apéndice IV. Vectores de contraste (x) para los métodos IC y CD.	127
Apéndice V. Matriz de VEP de los animales con registro.	128
Matriz de VEP: Caso 1.	128
Matriz de VEP: Caso 2.	128
Matriz de VEP: Caso 3.	129
Matriz de VEP: Caso 4.	129
Matriz de VEP: Caso 5.	130
Matriz de VEP: Caso 6.	130
Matriz de VEP: Caso 7.	131

1 INTRODUCCIÓN GENERAL

El manejo reproductivo es uno de los pilares fundamentales que sostiene a los sistemas de producción animal, condicionando fuertemente su rentabilidad. Dentro del manejo reproductivo, la selección de reproductores es una actividad clave, ya que el futuro de la unidad de producción depende en gran medida de las decisiones que el seleccionador tome, y para que tome la mejor decisión, necesita estimaciones confiables del valor genético (VG) de los animales. Actualmente, la evaluación genética a través del modelo animal es la herramienta más confiable para predecir el valor genético de los animales.

El propósito final de la selección de reproductores es lograr que el desempeño productivo de la progenie sea superior al de los progenitores. Para que la selección sea más efectiva (mayor ganancia genética), se debe tener una base de animales lo más grande posible, que considere animales en diferentes unidades y en diferente tiempo; sin embargo, la confiabilidad de las comparaciones entre los VG predichos de los animales en unidades de producción separadas depende de la conectividad genética entre las unidades (Mathur *et al.*, 2002a,b; Roso *et al.*, 2004; Fouilloux *et al.*, 2006). Si la conectividad es reducida, la comparación de los VG predichos puede ser sesgada (Kennedy y Trus, 1993; Kuehn, 2005; Kuehn *et al.*, 2007).

La conectividad genética no es fácil de cuantificar y es necesario implementar estudios específicos de conexión para diagnosticar la ausencia, insuficiencia o conexiones satisfactorias (Hanocq *et al.*, 1999). Por lo anterior, el objetivo de este estudio fue comparar estadísticos para medir la conectividad, identificar estrategias para incrementarla, y conocer el nivel de conectividad entre grupos

contemporáneos (GC) de bovinos Suizo Europeo y Angus participantes en la evaluación genética nacional respectiva.

Este documento consta de tres capítulos, una revisión de literatura, una comparación de métodos para medir conectividad, y dos estudios de conectividad en poblaciones bovinas mexicanas. La revisión de literatura se centra en la importancia e implicaciones de conectividad entre grupos, incluye una descripción de los principales métodos utilizados para determinar conectividad, y algunas alternativas para mejorarla; el propósito del segundo capítulo fue mostrar y comparar los principales métodos utilizados para determinar conectividad genética entre grupos, mediante su aplicación a una población simulada, destacando las ventajas y desventajas de cada uno de ellos; y finalmente, el último capítulo incluye un estudio de conectividad para bovinos Suizo Europeo y Angus.

El estudio de conectividad contempla la proporción de GC conectados y la calidad de las conexiones, así como la respuesta a la selección esperada al utilizar diferentes niveles de conectividad para predecir los VG. La conectividad se determinó para peso al destete de bovinos Suizo Europeo y Angus participantes en la evaluación genética nacional de 2004, 2005 y 2006, y 2004 y 2007, respectivamente. El criterio de conectividad usado fue el número total de lazos genéticos directos debidos a ancestros comunes (programa AMC, Roso y Schenkel, 2006).

2 CONECTIVIDAD GENÉTICA: REVISIÓN

2.1 Resumen

La evaluación genética es la herramienta más confiable para la selección de reproductores; uno de los factores que incide en su calidad es el grado de conectividad de los datos, por lo que el propósito de este capítulo fue realizar una revisión de la conectividad genética, su concepto, implicaciones, métodos para determinarla y alternativas para mejorarla. Conectividad genética es un término utilizado para indicar que en dos grupos hay individuos emparentados. En un modelo de efectos fijos, la conectividad se refiere a la estimabilidad de los contrastes involucrados; en un modelo mixto, donde todos los contrastes son estimables, la conectividad es definida en términos de la correlación entre los efectos aleatorios relacionados a las observaciones en los niveles de efectos fijos. En poblaciones donde la selección y la deriva genética repercuten en las medias genéticas de los grupos, la predicción de valores genéticos puede ser sesgada si los grupos están desconectados, disminuyendo la confiabilidad de sus comparaciones. Se han presentado varios métodos para este fin; sin embargo, no todos lo logran. Un método para determinar conectividad idealmente deberá identificar grupos desconectados, conectados directa e indirectamente, cuantificar el grado de conectividad asociado con los sesgos potenciales, y debe ser práctico y fácil de aplicar rutinariamente. Planificar los apareamientos es una actividad deseable para mejorar la conectividad, y los esquemas de sementales de referencia son útiles para este fin, incrementando la intensidad de selección.

Palabras clave: conectividad genética, métodos de conectividad, sementales de referencia.

GENETIC CONNECTEDNESS: REVIEW

2.2 Abstract

The genetic evaluation is the most reliable tool to select breeding animals; one of the factors affecting its quality is the degree of connectedness of the data. The purpose of this chapter was to review the literature on genetic connectedness, its concept, implications, methods to determine it and alternatives to improve it. Genetic connectedness indicates that in two groups there are related animals. In a model of fixed effects, connectedness refers to the estimability of the involved contrasts. In a mixed model, where all contrasts are estimable, connectedness is defined in terms of the correlation between random effects related to the observations in levels of fixed effects. In populations where the selection and genetic drift affect the genetic means of the groups, the prediction of breeding values (BV) may be biased if the groups are disconnected, reducing the reliability of its comparisons. Several methods have been evaluated for this objective; however, not all meet their goal. A method to determine connectedness ideally must be able to identify disconnected groups, those connected directly and indirectly, to quantify the degree of connectedness associated with potential biases, and it should be practical and easy to apply on a routine basis. Planning the matings is desirable to improve connectedness, and the sire reference schemes are useful tools for this purpose, increasing the intensity of selection.

Key words: genetic connectedness, connectedness methods, sire reference.

2.3 Introducción

El desempeño productivo de un animal está influenciado por la combinación de factores genéticos y ambientales. Sólo una parte del genotipo de los padres es transmitido a los descendientes (Hanocq *et al.*, 1999), por lo que es importante evaluar la parte transmisible, removiendo los efectos ambientales particulares, con el propósito de elegir los animales de mayor potencial genético. Las evaluaciones genéticas utilizan los registros del animal y de sus parientes, ajustando los efectos ambientales particulares, con el objetivo de predecir el valor genético (VG) con la mayor confiabilidad posible (Ravangolo *et al.*, 2002).

Los sistemas de evaluación genética con el modelo animal son ampliamente aceptados para predecir el valor genético de los animales (Bertrand y Wiggans, 1998) y son elemento esencial para la detección adecuada de los mejores animales. La importancia de las evaluaciones genéticas radica en este punto, ya que al predecir mejor el valor genético de los animales, se puede proporcionar a los criadores y productores comerciales de ganado una herramienta de mayor seguridad para la selección y utilización de los animales.

La meta final en la selección de reproductores es crear una generación superior a la actual (Wiggans y Gengler, 2002). La superioridad de la futura generación depende, entre otros factores, de la intensidad de selección, por lo que es importante contar con una base de animales lo más grande posible, que considere animales en diferentes unidades y en diferente tiempo; sin embargo, la confiabilidad de la evaluación genética entre unidades, depende de la conectividad entre los animales de las unidades (Mathur *et al.*, 2002a,b; Roso *et al.*, 2004; Fouilloux *et al.*, 2006). Si la conectividad es reducida, la comparación de los VG predichos puede ser sesgada (Kennedy y Trus, 1993; Kuehn, 2005; Kuehn *et al.*, 2007). El propósito de este capítulo fue realizar una revisión sobre conectividad, los métodos más utilizados para determinarla y alternativas para mejorarla.

2.4 Concepto de conectividad

La noción de conectividad en el campo de la estadística se remonta a los años 50. Para tratar de ilustrar este concepto se tomó un ejemplo (Figura 2.1) presentado por Hanocq *et al.* (1999), en el cual se representa la descendencia de cuatro sementales repartida en cuatro hatos, y el valor en cada celda representa el número de prole del i-ésimo semental en el j-ésimo hato. Los datos están conectados si permiten la estimación de todos los efectos; esto supone poder estimar, para cada factor, la incidencia de los niveles 1 al 4.

Conectados					Desconectados				
Semental	Hatos				Semental	Hatos			
	h1	h2	h3	h4		h1	h2	h3	h4
S1	6	0	0	0	S1	6	7	0	0
S2	4	17	0	0	S2	4	17	0	0
S3	0	0	4	2	S3	0	0	4	2
S4	0	5	9	13	S4	0	0	9	13

Adaptado de Hanocq *et al.*, 1999.

Figura 2.1. Ejemplo de grupos de datos conectados y desconectados.

Searle (1987) propuso una regla gráfica para determinar la conectividad: los datos están conectados si todas las celdas con crías pueden ser conectadas por una línea continua formada por segmentos horizontales y/o verticales cuyos cambios de dirección se efectúan en celdas con valor mayor que cero. Las rayas verticales materializan la conexión entre dos sementales dentro del mismo hato (Figura 2.1). En la práctica, la diferencia entre el VG medio de los descendientes de cada uno de estos sementales refleja una diferencia genética. En este caso, la diferencia genética entre ambos sementales es estimable, es decir, están conectados.

De manera equivalente, las rayas horizontales materializan la conexión entre hatos. En el ejemplo de la Figura 2.1, es posible concluir que el primer caso está conectado, ya que todos los sementales y todos los hatos son

comparables; mientras que el segundo no lo está. En este último caso, por ejemplo, es imposible comparar el VG de los sementales 2 y 3, ya que la comparación está confundida con el efecto de hato.

Estadísticamente, la conectividad se refiere a la estimabilidad de los contrastes involucrados en un modelo de efectos fijos (Searle, 1997); así, una base de datos está conectada si todos los contrastes entre efectos fijos son estimables (Schaeffer, 1975; Searle, 1997). En genética animal, la conectividad es un término utilizado para indicar que en un grupo hay por lo menos un individuo emparentado con otro de un grupo diferente, es decir, en ambas unidades deben existir algunos animales con una relación genética mínima a través de un ancestro común (Mathur *et al.*, 2002a).

La conectividad genética es esencial para que los valores genéticos de los animales de una unidad de manejo se puedan comparar con los de otra; en este sentido, la conectividad es una medida estadística de confiabilidad de las comparaciones entre los VG predichos e implica no sólo las relaciones genéticas aditivas entre los animales. Animales no emparentados están conectados si están en el mismo grupo contemporáneo, y pueden estarlo si están en diferente grupo (Mathur *et al.*, 2002b). A manera de ejemplo, suponga que se tienen tres ranchos (A, B y C), el semental 1 tiene progenie en los ranchos A y B, y el semental 2 en los ranchos B y C. Los sementales 1 y 2 tienen progenie en el rancho B, por lo que están conectados y sus VG predichos pueden ser comparados con algún grado de confiabilidad. Los sementales 1 y 2 tienen progenie en los ranchos A y C, respectivamente, por lo que estos dos ranchos también están conectados, aun cuando no tienen animales emparentados (Mathur *et al.*, 2002a).

Las relaciones genéticas entre animales en diferentes ranchos incrementan el grado de conectividad, pero no son necesarias para que exista (Mathur *et al.*, 2002a,b). Dos grupos pueden estar conectados directa o indirectamente por lazos genéticos (Roso *et al.*, 2004); sin embargo, el hecho de que la

comparación sea indirecta disminuye la precisión de las estimaciones (Hanocq *et al.*, 1999).

2.5 Importancia de la conectividad

En la práctica, para la selección de reproductores es importante la comparación de los VG predichos de los animales en diferentes grupos, lo cual implica la comparación de animales en diferente tiempo dentro de un mismo rancho, o en diferentes ranchos (Mathur *et al.*, 2002a). Las ventajas de la evaluación genética entre poblaciones depende del tamaño y número de poblaciones, la media genética inicial, y de la correspondencia de objetivos de selección en las diferentes poblaciones. Para aprovechar las ventajas de la selección entre poblaciones es necesario que exista conectividad genética entre éstas (Smith y Banos, 1991).

Para predecir los VG (efectos aleatorios) teóricamente no se requiere de conectividad (Fernando *et al.*, 1983; Kennedy y Trus, 1993; Fries y Roso, 1997), y los subgrupos desconectados no causan predicciones sesgadas, siempre y cuando los VG de los animales base estén aleatoria e idénticamente distribuidos en toda la población (Kennedy y Trus, 1993; Tosh y Wilton, 1994). Sin embargo, lo anterior difícilmente se cumple para poblaciones bovinas reales, al estar presentes fuerzas como la selección o la deriva genética, que repercuten en las medias genéticas de los grupos (Kuehn *et al.*, 2007). Consecuentemente, la predicción de los VG sería sesgada con subgrupos desconectados, incrementando el error de predicción de las comparaciones entre sementales de grupos no conectados (Tong *et al.*, 1980).

La importancia de conectar unidades para reducir los sesgos causados por las diferencias en medias genéticas, depende de la magnitud de esas diferencias (Kuehn *et al.*, 2008a). Estos sesgos pueden corregirse al incluir el efecto de grupo genético en el modelo para representar el valor genético medio de los sementales en cada grupo; sin embargo, esta alternativa no es viable en todos los escenarios. De acuerdo con Phocas y Laloë (2004), la inclusión de grupos

genéticos debería considerarse sólo para grupos con muchos animales, con alta conectividad y alta exactitud, y en caso de detectar grandes diferencias genéticas entre las subpoblaciones de animales base.

Los VG predichos de los animales de diferentes GC o ranchos, son comparables debido a que la metodología utilizada en las evaluaciones genéticas (BLUP) lo permite; sin embargo, la confiabilidad de esas comparaciones depende del grado de conectividad entre los grupos de manejo (Mathur *et al.*, 2002a; Roso *et al.*, 2004; Fouilloux *et al.*, 2006).

La exactitud asociada con cada VG predicho refleja el total de información con la que este se predice. Esto da una estimación de la confiabilidad de los VG predichos como una medida del VG verdadero del animal, pero no necesariamente es un buen indicador de la confiabilidad de las comparaciones entre los VG predichos de animales en diferentes grupos, lo cual implica un gran riesgo (Mathur *et al.*, 2002a). En esta situación el grado de conectividad entre los grupos es importante, ya que a menor conexión el riesgo es mayor (Kennedy y Trus, 1993; Mathur *et al.*, 2002a; Roso *et al.*, 2004).

Si las conexiones genéticas entre las unidades de manejo son insuficientes, las diferencias genéticas aditivas entre los animales de estas unidades pueden confundirse con diferencias ambientales. Lo anterior, debido a que las influencias ambientales, incluyendo efectos de unidades de manejo, se consideran como efectos fijos, lo cual permite comparar animales nacidos en diferentes unidades de manejo (Kuehn *et al.*, 2007).

2.6 Efecto de la conectividad en las evaluaciones genéticas

Las ecuaciones de modelos mixtos (EMM) de Henderson con el modelo animal son usadas extensivamente para predecir los VG y estimar los parámetros genéticos, ya que este modelo utiliza todas las relaciones genéticas en la población a evaluar, maximizando la exactitud (Clément *et al.*, 2001). Las EMM siempre ofrecen soluciones para cualquier estructura de datos, sin algún

requisito mínimo de conectividad (Fries y Roso, 1997), lo cual puede repercutir en la validez y precisión de las estimaciones de componentes de (co)varianza (Tosh y Wilton, 1994; Clément *et al.*, 2001). En casos extremos de desconexión, puede ocurrir que los parámetros no sean estimables, ya que no se hace una distinción entre las diferencias ambientales y genéticas entre grupos, sobre todo para características influidas por efectos directos y maternos (Clément *et al.*, 2001). Eccleston (1978) demostró que los estimadores de componentes de (co)varianza pueden ser obtenidos de datos desconectados aplicando el Método III de Henderson (1953) sin modificación, que es una extensión de la técnica de ANOVA para estimar componentes de varianza con modelos mixtos en datos desbalanceados.

La calidad de las evaluaciones genéticas depende de numerosos factores, en particular de la estructura de los datos (Bourdon, 1997; Hanocq *et al.*, 1999), descrita según las matrices de diseño y las matrices de (co)varianzas. La consecuencia principal de la estructura de los datos es su influencia en la varianza del error de predicción (VEP) y la exactitud de la evaluación, si los predictores de VG están en función sólo de efectos aleatorios (Tosh y Wilton, 1994).

Considerando la estructura de los datos, el grado de conectividad entre las unidades de manejo puede afectar la precisión de la evaluación genética (Kennedy y Trus, 1993; Tosh and Wilton, 1994; Carneiro *et al.*, 2001b), y la confiabilidad de la comparación entre animales de diferentes unidades (Mathur *et al.*, 2002a; Roso *et al.*, 2004; Fouilloux *et al.*, 2006), repercutiendo en la respuesta a la selección. El primer caso se da por la sub o sobreestimación de parámetros genéticos, afectando la predicción de VG; el segundo caso puede ser más grave, ya que puede reflejarse en la jerarquización incorrecta de animales (Hanocq *et al.*, 1999; Fouilloux *et al.*, 2006) y por consiguiente en la selección.

El efecto de la conectividad en evaluaciones genéticas ha sido estudiado extensivamente utilizando simulación de datos. Así, Carneiro *et al.* (2001a,b) verificaron este efecto en el valor fenotípico promedio, la varianza genética aditiva promedio y la exactitud; Clément *et al.* (2001) en la estimación de parámetros genéticos (varianzas genética directa y materna, varianza de ambiente materno, exactitud y sesgos); Kennedy y Trus (1993) en la varianza genética directa y la exactitud; Hanocq *et al.* (1996) en las tendencias genéticas; entre otros (Eccleston, 1978; Tong *et al.*, 1980; Analla *et al.*, 1995; Diaz *et al.*, 1995). Los resultados encontrados por estos autores se muestran a continuación.

Exactitud y sesgos. De acuerdo con Carneiro *et al.* (2001b), la baja conectividad genética de los datos, principalmente el uso de datos totalmente desconectados, reduce la exactitud de las evaluaciones genéticas; sin embargo, cuando la heredabilidad fue alta (0.60) no se observó este efecto. La conectividad fue más importante cuando hubo poca información de parientes y cuando la característica fue de baja heredabilidad, lo cual puede deberse a que el BLUP atribuye mayor importancia relativa a la información de parientes, y a que las características de baja heredabilidad son afectadas con mayor intensidad por las variaciones ambientales. La baja conectividad de los datos, probablemente incrementó la varianza de la diferencia entre las estimaciones de los efectos fijos (ranchos).

Tong *et al.* (1980) mostraron que la VEP disminuye al incrementar el intercambio de semen entre regiones (conectividad), mejorando la exactitud de la evaluación genética. Clément *et al.* (2001) no observaron efecto de la conectividad en la precisión de las estimaciones de parámetros genéticos, ni en la predicción de VG, posiblemente por el número insuficiente de repeticiones; sin embargo, la desviación estándar entre las réplicas de covarianza aumentó cuando la diferencia genética entre grupos (rebaños) fue mayor.

La ausencia de conectividad e información genealógica incompleta causan sesgos (Kennedy y Trus, 1993; Analla *et al.*, 1995; Clément *et al.*, 2001) y pérdida de exactitud en la predicción de los VG (Hanocq *et al.*, 1996; Carneiro *et al.*, 2001b). De acuerdo con Kennedy y Trus (1993), las relaciones entre grupos (rebaños) permiten reducir la varianza del error por las diferencias genéticas entre grupos, debido a la adición de una covarianza positiva entre ellos. Cuando no existen lazos genéticos vía sementales, ni la varianza genética ni la ambiental entre rebaños es tomada en cuenta, y el modelo es incapaz de disociar ambos componentes, lo cual resulta en predicciones sesgadas.

De acuerdo con Tong *et al.* (1980), al ignorar las diferencias genéticas entre regiones, incrementaron los sesgos en los efectos de sementales. El hecho de que los grupos tengan media genética diferente acentúa los sesgos. Según Clément *et al.* (2001), en casos extremos donde los sementales son desconocidos o no generan conexiones entre grupos, puede ocurrir que los parámetros no sean estimables, ya que no se hace una distinción entre las diferencias ambientales y genéticas. Algunas situaciones pueden no ser influidas de igual manera por la estructura de los datos y el modelo de análisis; por ejemplo, un sesgo de 10% puede no tener problemas para la estimación de parámetros genéticos, mientras que para la predicción de VG en un esquema de selección puede tener efectos importantes.

Varianza genética aditiva. Se ha observado poco efecto de la conectividad de los datos en la varianza genética aditiva (V_a). Las mayores reducciones de V_a se han observado en características de alta heredabilidad, progenie numerosa y arreglos con mayor grado de conectividad, lo cual revela que en esta situación el proceso de selección es más eficiente. Esta reducción probablemente ocurre por la fijación de alelos favorables como resultado del proceso de selección (Carneiro *et al.*, 2001a). Por otro lado, Clément *et al.* (2001), en diseños conectados, con padres conocidos y con medias genéticas iguales entre grupos, no encontraron efecto en la estimación de la varianza genética directa

al disminuir el flujo de genes (uno o dos sementales por grupo), pero la varianza genética materna tendió a disminuir.

Clément *et al.* (2001), simularon una población sin conectividad genética, y encontraron que la varianza genética directa estimada permaneció igual que la varianza genética dentro de grupo (rebaño), las cuales fueron iguales al inicio de la simulación; así, la totalidad de la variabilidad genética entre grupos desapareció. Cuando la conectividad fue asegurada vía sementales, la diferencia entre la varianza genética directa estimada y la verdadera disminuyó rápidamente. Sin embargo, cuando la diferencia genética entre grupos fue alta (30% con respecto al promedio), la conectividad genética acumulada durante seis años no fue suficiente para estimar correctamente los componentes de varianza.

De acuerdo con Clément *et al.* (2001), en datos desconectados a mayor diferencia genética entre grupos, las varianzas genéticas directa y materna disminuyeron, siendo la mayor reducción para las varianzas maternas. Paralelamente, la varianza de ambiente materno se incrementó al aumentar la diferencia entre grupos.

Valores fenotípicos medios y tendencias genéticas. La baja conectividad de datos, principalmente el uso de datos totalmente desconectados, reduce los valores fenotípicos medios, y consecuentemente la ganancia genética obtenida. La conectividad genética de los datos toma más importancia cuando la información de parientes es reducida y la característica evaluada tiene baja heredabilidad (Carneiro *et al.*, 2001a; Hao *et al.*, 2005). Hanocq *et al.* (1996) ilustraron este fenómeno por simulación en un esquema de prueba de progenie dividido en subpoblaciones ($h^2 = 0.25$), en el cual, para la primera generación post-selección la diferencia de niveles genéticos mínimos entre subpoblaciones fue 0.4 desviaciones estándar. Se observó que el progreso genético se redujo cada generación en 20% del progreso que se habría alcanzado si no hubiese problemas de conectividad.

De igual manera, los resultados del trabajo de simulación de Hao *et al.* (2005) mostraron que la respuesta a la selección acumulada aumenta al incrementar la conectividad genética entre grupos. La respuesta a la selección fue afectada por la conectividad y la heredabilidad de la característica, a menor heredabilidad y mayor conectividad, se observó mejor respuesta a la selección.

La conectividad entre unidades beneficia más a grupos con menor media genética y de menor tamaño (Smith y Baños, 1991; Hanocq *et al.*, 1996). Hanocq *et al.* (1996) encontraron que subpoblaciones con media genética inicial alta pueden obtener igual o mayor tendencia genética que las subpoblaciones desconectadas.

2.7 Métodos para evaluar la conectividad genética

La conectividad genética no es fácil de cuantificar y es necesario implementar estudios específicos para diagnosticar su ausencia, insuficiencia o nivel satisfactorio (Hanocq *et al.*, 1999). Actualmente la mayoría de las evaluaciones genéticas se realizan con el modelo animal, en el cual todas las relaciones genéticas de los animales contribuyen a la conectividad de los datos (Kennedy y Trus, 1993); sin embargo, existe el riesgo de analizar conjuntamente grupos contemporáneos (GC) desconectados o con limitada conectividad y arrastrar las implicaciones que esto tiene.

La conectividad depende del modelo considerado, fijo o mixto. De acuerdo con Searle (1997), para modelos fijos de clasificación cruzada, la conexión entre datos existe cuando son estimables todas las funciones lineales entre dos niveles de cualesquiera de dos factores. Para modelos mixtos, la conectividad entre los datos es definida en términos de la correlación entre los efectos aleatorios relativos de las observaciones en diferentes niveles de efectos fijos. Cuando existe esta correlación, es posible conocer la conectividad utilizando la varianza del error de predicción (VEP), ya que está afectada por el grado de conectividad entre los datos (Martins, 1994: citado por Carneiro *et al.*, 2001a).

Considerando un modelo de semental, la conectividad entre GC puede conocerse por la estimabilidad de las funciones lineales entre sementales y GC. De acuerdo con Hanocq *et al.* (1999), a menudo, para determinar conectividad es más cómodo utilizar un modelo de semental que considera la mayor parte de las fuentes de conexión; así, otras fuentes ignoradas en el análisis son adicionales y pueden eventualmente mejorar la conectividad.

Considerando un modelo animal, donde todas las relaciones de parentesco contribuyen a la conexión de los GC, la forma de medir la conectividad es diferente y generalmente indica su grado. Los métodos usados para medir el grado de conectividad generalmente utilizan la VEP de las diferencias en VG entre animales, o medidas relacionadas con ésta.

La conectividad de los datos se puede estimar tanto por métodos cualitativos como por cuantitativos. En el primer caso sólo es posible identificar grupos conectados y desconectados; en el segundo caso, es posible determinar el grado de conectividad, ofreciendo una medida de confiabilidad o riesgo de las comparaciones entre animales en diferentes grupos (GC, hatos, rebaños, regiones, países).

2.7.1 Métodos cualitativos

Los principales métodos cualitativos utilizados para determinar conectividad entre grupos son el método geométrico simple (Searle, 1987) y el algoritmo presentado por Fernando *et al.* (1983), los cuales se describen a continuación.

a) Método geométrico simple (MGS)

Este método fue presentado por Searle (1987) y se basa en el producto de las matrices $X'Z$, donde X y Z son matrices de incidencia para grupos y sementales, respectivamente. De manera esquemática se construye una tabla de doble entrada donde se representan, por un lado, los sementales (i) y por el otro los grupos (j), y las intersecciones (celdas) representan la progenie del i-ésimo

semental en el j -ésimo grupo. La conectividad de los datos se representa por el trazo de líneas continuas horizontales o verticales, las cuales pueden cambiar de dirección sólo si las celdas tienen valores; si la celda tiene cero el trazo no es posible. Las celdas unidas mediante líneas representan grupos de datos conectados.

b) Algoritmo para identificar los grupos conectados

Tomando como base el método geométrico simple, Fernando *et al.* (1983) propusieron un algoritmo mediante el cual se identifican todos los grupos (hato-año-estación) conectados, en una clasificación de dos vías sin interacción. No requiere la absorción de efectos principales, por lo que el método es computacionalmente simple. El álgebra se limita a dos vectores, así que el algoritmo puede ser aplicado aún cuando el número de clases de cada uno de los efectos principales sea grande. El resultado es un vector, y los elementos con el mismo número corresponden a grupos conectados.

El algoritmo involucra cuatro pasos para cada subgrupo (G): 1) forma un vector $n \times 1$ (G_i) con sus j -ésimos elementos, siendo $G_{ij} = i$ para $j = 1, \dots, n$, si un semental j tiene progenie en el subgrupo i , y $G_{ij} = 0$ de otro modo; 2) toma $c_i = c_{i-1} + G_i$, donde $c_0 = 0$; 3) examina cada uno de los elementos de este vector iniciando con el primer elemento de c_i , c_{i1} . Para el primer elemento donde $c_{ij} > i$, cambia a "i" aquellos elementos de c_i que son iguales a c_{ij} y también aquellos que son iguales a c_{ij-i} ; y 4) repite el paso 3 hasta que cada uno de los n elementos de c_i es menor o igual a i . Finalmente, los elementos de c_m con el mismo número corresponden a sementales conectados a través de hatos-año-estación.

2.7.2 Métodos cuantitativos

Se han propuesto varios métodos para medir el grado de conectividad entre grupos (GC, hatos, rebaños, regiones, países); sin embargo, no hay consenso en la utilización de sólo uno. Los criterios más utilizados para este fin, son la

VEP (Kennedy y Truss, 1993), los coeficientes de conectividad (Foulley *et al.*, 1992), el coeficiente de determinación (Laloë, 1993) y las correlaciones entre VG (Lewis *et al.*, 1999; y Mathur *et al.*, 2002a,b), y el número de lazos genéticos directos totales entre animales de diferentes grupos (Fries y Roso, 1997). En este apartado se describen 10 de los métodos propuestos para determinar la calidad de conectividad genética entre grupos.

a) Covarianza genética promedio (CGP) entre animales de diferentes grupos

Banos y Cady (1988) mostraron que la CGP puede ser usada como un índice de conectividad entre grupos, y fue utilizada por Banos *et al.* (1991) para jerarquizar toros Ayrshire y Jersey, en la producción de leche y grasa, entre EUA y Canadá, y para estimar las diferencias genéticas entre países.

Teóricamente, la covarianza genética aditiva entre animales de diferentes grupos no es cero si hay intercambio de material genético entre ellos. La mejor conectividad genética entre grupos está dada por la mayor covarianza genética aditiva entre animales de diferentes unidades. La CGP entre animales de diferentes grupos se diferencia de los demás métodos en que ésta es una medida directa de conectividad genética entre grupos y es fácil de obtener. De acuerdo con Banos y Cady (1988), valores de 4.6×10^{-5} y 0.5×10^{-2} sugieren suficientes y buenas conexiones genéticas entre dos poblaciones, respectivamente.

La CGP se obtiene de la matriz de relaciones genéticas aditivas (A), que puede ser subdividida de la siguiente manera:

$$A = \begin{pmatrix} A_{11} & A_{12} & \dots & A_{1n} \\ A_{21} & A_{22} & \dots & A_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ A_{n1} & A_{n2} & \dots & A_{nn} \end{pmatrix}$$

donde $A_{11}, A_{22}, \dots, A_{nn}$ es igual a A para animales del $GC_1, GC_2, \dots, GC_n$, respectivamente, y los elementos de fuera de la diagonal ($A_{12}, \dots, A_{1n}$ y A_{2n}) son submatrices de covarianza genética (a_{ij}) para animales de dos GC. La media de a_{ij} para las submatrices de la diagonal (A_{xx}) para $i \neq j$ es:

$$1/(n^2 - n) \sum_{i=1}^n 1 \sum_{j=1}^n a_{ij}$$

donde n = orden de A_{xx} . La media de a_{ij} para las submatrices de fuera de la diagonal (A_{xy}) es:

$$1/rc \sum_{i=1}^r 1 \sum_{j=1}^c a_{ij}$$

donde r = número de filas, y c = número de columnas en A_{xy} .

Para bases de datos grandes esta medida puede simplificarse incluyendo únicamente las relaciones genéticas entre sementales o entre sementales y abuelos maternos, para lo cual A^{-1} puede ser generada siguiendo el método descrito por Henderson (1975).

b) Índice de conectividad (IC) y coeficiente de conectividad (γ')

Foulley *et al.* (1990) fueron los primeros en desarrollar una medida continua de conectividad de 0 a 1, en la cual los extremos representan un conjunto de datos completamente balanceado o subconjuntos desconectados (al menos dos). La medida que propusieron fue el índice de conectividad (IC), basado en un vector de coeficientes de contrastes (x):

$$IC(x) = x' C_R x / x' C_C x$$

donde C_R es una parte de la inversa de la matriz de coeficientes en un “modelo reducido”, y C_C es una parte de la inversa de la misma matriz de coeficientes en un “modelo completo”. El modelo reducido se forma mediante la eliminación de

un conjunto de factores del modelo, por ejemplo, grupos genéticos del modelo de Pollak y Quaas (1983).

Foulley *et al.* (1990) plantearon la hipótesis de que una base de datos bien conectada es necesariamente ortogonal (perfectamente balanceada). Si dos factores son ortogonales entre sí, no hay sesgo en uno de los factores si el otro se quita del modelo. Si un factor aleatorio es totalmente ortogonal a un factor fijo eliminado en el modelo reducido, la VEP es la misma para efectos aleatorios en el modelo completo y en el reducido. Por tanto, las formas cuadráticas sobre la base de la inversa de la matriz de coeficientes del modelo completo y del reducido deberían ser equivalentes, y el IC(x) sería equivalente a uno.

Además, Foulley *et al.* (1992) propusieron un índice general de conectividad (γ') entre unidades de manejo y VG, que es la media geométrica de los eigenvalores (μ_i) de $[C^{zz} - \mu_i C^{22}]c_i = 0$, determinada por:

$$\gamma' = (|C_R| / |C_C|)^{1/n}$$

donde $|C_C|$ y $|C_R|$ son los determinantes de las matrices de VEP con y sin grupos genéticos en el modelo, y n es el número de animales o rango de las columnas de la matriz de incidencia de los parámetros a los que relacionan las subunidades C_R y C_C . Esta proporción de determinantes de la inversa de matrices de coeficiente con el modelo reducido y el completo se desarrolló utilizando las distancias Kullback-Leibler (Kullback, 1983; citado por Kuenth, 2005) entre la función de densidad de estimadores de máxima verosimilitud de todos los parámetros en el modelo completo y el producto de la densidades marginales de los parámetros removidos, y remanentes, en el modelo reducido. La distancia Kullback-Leibler (I) entre dos densidades de probabilidades $p_1(x)$ y $p_2(x)$, es $I_{12} = \int p_1(x) \ln \left[\frac{p_1(x)}{p_2(x)} \right] dx$ (Kullback, 1983; citado por Foulley *et al.*, 1992).

Foulley *et al.* (1992) notaron que si las observaciones en cada nivel de un factor (x) son igualmente distribuidas entre niveles de otro factor (y), los estimadores BLUE de contrastes $x-x'$, $y-y'$, son ortogonales con un modelo lineal fijo aditivo con errores independientes y homocedásticos; la propiedad se cumple parcialmente cuando los dos factores están desconectados; de aquí surge la idea de medir el grado de conectividad a través de algunas distancias (Kullback-Leibler).

Una medida adicional de conectividad entre animales fue propuesta como la proporción de la VEP de las diferencias entre animales con y sin unidades de manejo en el modelo. Estas medidas tienen un límite superior de uno y valores grandes son deseables. La desventaja de estos indicadores es el cómputo de la matriz de la VEP o de sus determinantes para bases de datos grandes, por lo que no son medidas de conectividad prácticas.

c) Coeficiente de determinación (CD) e índices generales de precisión

Aunque la ortogonalidad de los datos propuesta por Foulley *et al.* (1990) es deseable, Laloë (1993) sostuvo que una medida de precisión era más apropiada para determinar si animales de diferentes ambientes pueden ser comparados y propuso el coeficiente de determinación (CD) de un vector de contrastes de VG (x), que es una forma general del CD individual o exactitud del VG. El $CD(x)$ también varía de cero a uno y se interpreta igual (mide la exactitud de la diferencia del valor genético entre dos animales o grupos). Así, la exactitud o confiabilidad de la comparación del VG entre el animal i y el j , está dada por:

$$CD(x_{ij}) = 1 - \frac{\text{Var}(\hat{a}_i - \hat{a}_j)}{\text{Var}(a_i - a_j)} = 1 - \lambda \frac{C_{ii}^{zz} + C_{jj}^{zz} - 2C_{ij}^{zz}}{A_{ii} + A_{jj} - 2A_{ij}}$$

donde x_{ij} es el contraste entre el animal i y el j , $\lambda = \sigma_e^2/\sigma_a^2$, A_{ii} , A_{ij} y A_{jj} son los elementos de la matriz de relaciones genéticas aditivas, C_{ii}^{zz} , C_{ij}^{zz} y C_{jj}^{zz} son los

elementos de la inversa de la matriz de coeficientes de las ecuaciones de modelos mixtos (Apéndice I). En forma matricial el CD es:

$$CD(x) = 1 - \frac{\lambda(x' C^{zz} x)}{x' A x} = \frac{x'(A - \lambda C^{zz}) x}{x' A x}$$

donde x es un vector cuyos elementos suman cero, y $C^{zz} = (Z'MZ + \lambda A^{-1})^{-1} \sigma_e^2$.

Laloë (1993) también desarrolló dos índices generales de precisión usando las formas cuadráticas del CD, y relacionándolas con los eigenvalores (μ_i) y los eigenvectores (c_i) resultantes de la solución:

$$[(A - \lambda C^{zz}) - \mu_i A] c_i = 0$$

El número de eigenvalores es igual al número de VG predichos. El menor eigenvalor siempre será cero; el resto corresponden a todos los contrastes independientes posibles. Las μ deben ser ordenadas en forma ascendente. Los dos estadísticos propuestos están en función de esos eigenvalores:

$$p_1 = \sum_{i=2}^n \frac{\mu_i}{n-1} \quad p_2 = \left[\prod_{i=2}^n \mu_i \right]^{1/(n-1)}$$

El primer índice (p_1) es la media aritmética de los $n-1$ eigenvalores, y el segundo índice (p_2) es la media geométrica de los mismos eigenvalores; p_2 es más sensitivo a eigenvalores bajos, un valor nulo de un eigenvalor da un p_2 nulo, que indica que existe por lo menos un contraste sin información suplementaria (desconexión).

La desventaja del uso de estos criterios es su aplicación en análisis de más de 1000 animales; sin embargo, Boichard *et al.* (1992) obtuvieron una aproximación razonable (sesgo <4%) de $\text{tr}(A^{-1}\Omega)$ para un modelo animal con una clase de efectos fijos y una de efectos aleatorios, que puede ser aplicado a bases de datos grandes, donde tr = traza y $\Omega = C^{-1}$ (Apéndice I) $= (Z'MZ + \lambda A^{-1})^{-1}$ con $M = I - X(X'X)^{-1}X'$. Ya que p_1 es una función de $\text{tr}(A^{-1}\Omega)$ ($p_1 = [1 - \lambda \text{tr}(A^{-1}\Omega)]$

$/(n-1))$, este método puede ser utilizado para aproximarse a p_1 en bases de datos grandes.

d) VEP de las diferencias en VG entre animales (VEP(x))

La conectividad genética entre las unidades de manejo reduce la varianza del error de predicción (VEP) de las comparaciones entre los animales en diferentes unidades, ya que la VEP de las comparaciones entre animales emparentados, es menor que la obtenida entre animales no emparentados, y porque las conexiones genéticas reducen la variabilidad de las estimaciones de las diferencias entre los efectos de unidades de manejo. Por consiguiente, y de acuerdo con varios autores (Kennedy y Trus, 1993; Mathur *et al.*, 2002a,b), el promedio de la VEP de las diferencias en VG ($\hat{a}$) entre animales con registro en diferentes grupos, o la VEP de la comparación entre animales, es una medida estadística lógica y apropiada del grado de conectividad de los datos, la cual está influenciada por el promedio de relaciones genéticas entre y dentro de grupos. La VEP de la diferencia entre dos animales (VEPD), uno del i -ésimo y otro del j -ésimo grupo, está dada por:

$$VEPD_{ij} = \text{Var}(\hat{a}_i) + \text{Var}(\hat{a}_j) - 2\text{Cov}(\hat{a}_i, \hat{a}_j)$$

Ambas, el promedio de la VEP y la VEP de las diferencias en VG entre animales de diferentes grupos, pueden obtenerse por un contraste (x):

$$VEP(x) = x' C^{zz} x \sigma_e^2$$

donde C^{zz} es una parte de la inversa de la matriz de coeficientes de las ecuaciones de modelos mixtos (Apéndice I). Esta medida no tiene un rango definido y está muy relacionada con el CD, que es más fácil de interpretar. Además, la obtención de esta varianza para bases de datos grandes, como ocurre en muchas de las evaluaciones genéticas, es prácticamente imposible (Carneiro *et al.*, 2001a; Mathur *et al.*, 2002a) o muy tardada e infactible aplicarla rutinariamente (Roso *et al.*, 2004).

Kennedy y Trus (1993), Lewis *et al.* (1999), y Mathur *et al.* (2002a), entre otros autores, propusieron métodos alternativos para medir la conectividad de los datos usando medidas correlacionadas con la media de la VEP de las comparaciones entre efectos aleatorios, como los que se describen a continuación.

e) Flujo de genes (FG)

Este método es una extensión, con el modelo animal, de la matriz $X'Z$ utilizada para medir conectividad con el modelo de semental, y simplemente traza la transferencia de genes de una unidad de manejo a la siguiente, a través de la formación de grupos basados en los animales que originan una unidad de manejo. La virtud principal de este método es la facilidad de cómputo. El método mide conectividad histórica, a través de ancestros. El resultado de este método es la multiplicación de las matrices $X'ZTQ$, y puede aplicarse como una medida geométrica de conectividad o como una medida cuantitativa entre dos grupos, al tomar la diferencia absoluta entre la suma de los elementos de la diagonal y la suma de los elementos fuera de la diagonal (un valor pequeño indica alta conectividad). El método es apropiado para medir simple y rápido las conexiones entre regiones de un país o diferentes países; por ejemplo, Banos *et al.* (1991) aplicaron una versión simplificada del método FG, basado en el origen genético de sementales, hembras y abuela materna de sementales, para medir la conectividad entre EUA y Canadá en poblaciones de toros Ayrshire y Jersey; sin embargo, su correlación (0.67) con la media de la VEP de las comparaciones entre efectos aleatorios, limitó su uso (Kennedy y Trus, 1993).

La matriz X y Z son matrices de incidencia para GC y animales, la matriz Q identifica animales fundadores con respecto a su unidad (GC) de origen, y T es una matriz triangular inferior que traza el flujo de genes de una generación a la siguiente, de tal manera que $A = T'WT$, donde A es la matriz de relaciones genéticas aditivas y W es la diagonal de la matriz de las varianzas de muestreo

mendeliano. Para obtener la matriz T es necesario ordenar los animales por generación y realizar las siguientes instrucciones:

- a) Todos los elementos de la diagonal son uno.
- b) Todos los elementos a la derecha de la diagonal son cero.
- c) Los elementos a la izquierda de la diagonal que corresponden a las filas de los animales base, son cero.
- d) Los elementos de las filas a la izquierda de la diagonal de los animales con padres conocidos, son el promedio de los elementos correspondientes a la fila del padre y de la madre.

No es necesario utilizar toda la matriz T generada, normalmente sólo se utilizan las columnas que pertenecen a los animales fundadores. Los elementos dentro de todas las filas para animales con padres conocidos, muestran la fracción de genes de los animales fundadores, y suman uno.

f) Varianza de la deriva genética (VDG)

Este método se basa en el promedio de las relaciones genéticas entre y dentro de las unidades de manejo, y no requiere la identificación de animales base o ancestros. Considera el cómputo de la matriz de relaciones genéticas aditivas (A) o porciones de ella, y aunque es más difícil que la obtención de A^{-1} , es de cómputo factible para bases de datos grandes.

La matriz $X'ZAZ'X$ mide la suma de las relaciones genéticas entre y dentro de unidades de manejo. El promedio de relaciones genéticas entre y dentro de unidades de manejo, se obtiene al dividir cada elemento de la diagonal entre el número de registros al cuadrado de cada unidad, y los elementos fuera de la diagonal entre el producto del número de registros en las unidades involucradas. La matriz resultante puede ser interpretada como los componentes genéticos de la (co)varianza de la deriva genética entre las unidades de manejo; así, la VDG entre grupos sería igual a la suma de los elementos de la diagonal menos la suma de los elementos fuera de la diagonal,

donde un valor pequeño indica un alto grado conectividad (Kennedy y Trus, 1993).

g) Varianza de las diferencias entre efectos de GC (VdGC)

Este método se basa en el cómputo de la matriz $\{X'X - X'Z(Z'Z + \lambda A^{-1})^{-1} Z'X\}^{-1} \sigma_e^2$, la cual da como resultado una matriz que asocia las unidades de manejo. Los elementos positivos fuera de la diagonal son el resultado de las relaciones genéticas entre animales de diferentes unidades e indican la conectividad genética; para grupos no conectados estos elementos son cero. De acuerdo con Mathur *et al.* (2002a) y Roso *et al.* (2004), la varianza de la comparación de las diferencias entre el i-ésimo y el j-ésimo grupo (g) está dada por:

$$VdGC_{ij} = \text{Var}(\hat{g}_i - \hat{g}_j) = \text{Var}(\hat{g}_i) + \text{Var}(\hat{g}_j) - 2\text{Cov}(\hat{g}_i, \hat{g}_j)$$

La VdGC mide la precisión con que son estimadas las diferencias en las medias genéticas entre grupos (Kuehn *et al.*, 2008b) y fue el método de mayor correlación (0.99) con la media de la VEP de las diferencias entre efectos aleatorios (VG). En situaciones en las cuales la VEP de las diferencias entre VG no se puede obtener, la medida de conectividad utilizando este método puede ser una buena alternativa; sin embargo, para poblaciones grandes con muchas unidades de manejo, el cálculo de esta matriz puede ser muy difícil (Kennedy y Trus, 1993).

Además del desafío computacional, la VEP de la diferencia entre las estimaciones de efectos de hato tiene otra desventaja; es dependiente del tamaño y la estructura de los grupos (hatos), así como de la naturaleza de las conexiones entre ellos. Si el grado de conectividad es la VEP por sí misma, un grado de 0.8 mm² para grasa dorsal, por ejemplo, puede corresponder a dos grupos grandes mal conectados o a dos grupos pequeños bien conectados (Mathur *et al.*, 2002a).

h) Grado de conectividad (GrC)

Para separar los efectos de tamaño de grupo y estructura en la conectividad, Mathur *et al.* (2002a,b) definieron este método como la correlación entre los efectos estimados de dos unidades de manejo o grupos contemporáneos. Así, el GrC entre el i-ésimo y el j-ésimo grupo está dado por:

$$\text{GrC}_{ij} = \frac{\text{Cov}(\hat{g}_i, \hat{g}_j)}{\sqrt{\text{Var}(\hat{g}_i) \text{Var}(\hat{g}_j)}} \times 100$$

donde los componentes de (co)varianzas con un modelo animal simple, son obtenidos de la matriz de VEP, que está dada por el producto de la varianza del error y la submatriz C^{zz} que forma parte de la inversa de la matriz de coeficientes (C^{-1} , en Apéndice I) de las EMM de Henderson ($\text{VEP} = C^{zz} \sigma_e^2$).

De acuerdo con Mathur *et al.* (2002a), para superar el problema en la obtención de la inversa directa de la matriz de coeficientes en bases de datos grandes, se puede usar un procedimiento sugerido por L. Schaeffer:

$$W'W(W'W)^{-1} = I \quad \text{así,} \quad W'W(W'W)_i^{-1} = I_i$$

donde, $W'W$ = matriz de coeficientes de las EMM, I = matriz identidad, I_i = un vector de la matriz identidad correspondiente al grupo contemporáneo i (un vector con uno para el GC y ceros), $(W'W)_i$ = un vector de elementos de la inversa para el i-ésimo GC.

El vector $(W'W)_i^{-1}$ se puede obtener para un GC a la vez, por iteraciones. Esos vectores se combinan y el bloque de elementos de la inversa correspondientes al GC más reciente es extraído. Los elementos de la inversa son las (co)varianzas del error de predicción de los efectos de grupo de interés. Este método puede ser usado para obtener elementos de la inversa para filas o columnas de cualquier matriz grande para la cual la inversa directa no es posible.

Otras alternativas para superar el problema de la obtención de la inversa de la matriz de coeficientes, son las técnicas de muestreo de Gibbs propuestas por García (1995) y Harville (1999), citados por Fouilloux y Laloë (2001), las cuales permiten obtener los elementos de la diagonal y algunos elementos fuera de la diagonal.

i) Correlación de las varianzas de los errores de predicción de VG (r_{ij})

Tomando en cuenta que la covarianza del error de predicción (CEP) entre los VG predichos de dos animales debería ser cero si no están conectados, Lewis *et al.* (1999) propusieron como criterio de conectividad una correlación estadística similar al GrC, definida como la correlación de las varianzas de los errores de predicción de VG (r_{ij}):

$$r_{ij} = \frac{\text{CEP}(\hat{a}_i, \hat{a}_j)}{\sqrt{\text{VEP}(\hat{a}_i) \text{VEP}(\hat{a}_j)}}$$

Donde $\hat{a}_i$ es el VG predicho para el i-ésimo animal. Los autores sugirieron promediar este estadístico para todos los pares de animales en diferentes unidades de manejo para evaluar la conectividad entre unidades, lo cual daría una medida de la correlación en errores de predicción de las medias genéticas entre unidades.

j) Número total de lazos genéticos directos entre grupos (LG)

Este método fue desarrollado por Fries y Roso (1997), Fries (1998), y Roso *et al.* (2004), con el propósito de medir el grado de conectividad entre grupos a través de lazos genéticos directos debidos a sementales y hembras comunes. Los pasos básicos para el algoritmo y el criterio usado para el cómputo de LG son:

- Calcular el número de lazos genéticos directos entre pares de grupos debido a sementales (LGs) y hembras (LGh) comunes. Luego, para cada

grupo, se calcula el número total de lazos genéticos (LGT) con todos los otros grupos.

- El grupo con mayor LG_T es llamado “grupo principal”, y los sementales y hembras con progenie en este grupo forman el núcleo inicial conectado.
- Todos los grupos se ponen en ceros (LGT) y son analizados recurrentemente contando los LGs y LGh generados por el núcleo inicial conectado. Al final de cada corrida, los grupos con $LGT > 9$ y por lo menos tres progenitores (sementales o hembras) son considerados conectados directa o indirectamente con el “grupo principal”.
- El resto de los grupos (desconectados) se ponen en ceros y se repite el proceso hasta que el número de grupos conectados sea igual al de la corrida anterior.

Con este método se tienen todavía algunas preguntas sin respuesta, ya que es difícil calcular los LG entre generaciones. Por ejemplo, si se tiene una base de datos con tres generaciones ¿qué valor debería asignársele a un abuelo común, 1 ó 0.5? Ciertamente no es correcto asignarle valor de uno, pero si se le asigna un valor diferente ¿cuál generación debe identificarse primero? Otra pregunta es si es apropiado que los LGT de un grupo sean la suma de todos los lazos genéticos con todos los otros grupos (Hao *et al.*, 2004).

Muchas parejas de grupos que no tienen algún lazo genético directo están indirectamente conectadas y, consecuentemente, pueden tener alta exactitud de comparación de VG estimados entre ellos. Por esta razón, LG es un método inadecuado para indicar el grado de conectividad entre pares de grupos. La media aritmética también es inadecuada, ya que un par de grupos con igual media aritmética pueden tener un grado de conectividad diferente. Potencialmente se sugiere el uso de la media armónica de los LGT ($2/[(1/LGT_i)+(1/LGT_j)]$), ya que tiene mejor relación con la VEP(x) (Roso *et al.*, 2004).

Tratando de superar estas deficiencias, Roso y Schenkel (2006) desarrollaron el programa “AMC - A Computer Program to Assess the Degree of Connectedness Among Contemporary Groups”, para medir el grado de conectividad entre los GC, cuyo fundamento es el uso de lazos genéticos directos entre animales de diferentes GC debidos a ancestros comunes. El total de LG es función del número y tipo de relaciones de parentesco entre animales en los diferentes GC.

Otros métodos

Fouilloux *et al.* (2006) introdujeron un método cuantitativo para medir conectividad entre países, cuyo principio es simular una diferencia sistemática entre el nivel genético real de los países, incorporarla al BLUP y medir el porcentaje de la diferencia inicial que puede encontrarse entre los niveles genéticos estimados de los países correspondientes. Este método es fácil de aplicar, sin embargo, no hay un criterio único para un par de países.

De acuerdo con Jorjani (1999), Rekaya *et al.* (1999) introdujeron el concepto de similitud genética (SG) para medir conectividad entre países, el cual representa la proporción de hembras servidas con machos comunes para cada par de países:

$$SG_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^2 1 \sum_{l=1}^{CB_{ij}} ND_{lk}}{\sum_{k=1}^2 1 \sum_{l=1}^{TB_{ij}} ND_{lk}}$$

donde ND_{lk} es el número de IA de cada toro, CB_{ij} es el número de toros con inseminación artificial (IA) en los grupos i y j , y TB_{ij} es el número total de IA estudiadas entre los dos grupos. El número de IA puede sustituirse por el número de crías con registro para cada semental, dando una mejor medida de conectividad.

Varios autores (Jorjani, 1999; Mattalia *et al.*, 2002; Thorén Hellsten *et al.*, 2008), han utilizado este criterio para medir el grado de conectividad entre países, principalmente en bovinos lecheros. Es un criterio fácil de aplicar en bases de

datos grandes, pero no refleja la confiabilidad o riesgos en la comparación de VG entre animales de diferentes grupos.

Gómez *et al.* (2006b) determinaron la conectividad genética entre dos hatos de bovinos Brahman mediante el uso de correlaciones de Pearson. Crearon dos archivos: uno donde cada individuo tenía dos valores genéticos predichos, y otro donde cada animal presentaba dos órdenes de mérito según su nivel de jerarquización por VG predichos, siendo los valores pareados de cada animal en cada uno de los archivos, producto de los análisis de cada rebaño separado y de manera conjunta, respectivamente. La mejor conectividad se espera para correlaciones altas.

2.8 Diagnóstico del grado de conectividad

En la planificación del mejoramiento genético de los animales domésticos, los aspectos cuantitativos y estructurales relativos a los datos, tienen que considerarse simultáneamente y deben ser totalmente integrados. En los ranchos la situación puede ser diferente, en la mayoría de los casos los apareamientos no se realizan pensando en mejorar la estructura de los datos, y las características de los datos se conocen en el momento de efectuar la evaluación genética (Hanocq *et al.*, 1999).

De acuerdo con Hanocq *et al.* (1999), el estudio de la conectividad permite una descripción objetiva de la estructura de la población (nivel global de conexión y homogeneidad), que puede resultar en diferentes tipos de conclusiones: el nivel de conectividad es considerado suficiente, debe ser mejorado, o los elementos de la población están desconectados.

a) El nivel de conectividad es considerado suficiente. La estructura de los datos no es limitante (es homogénea y datos suficientes) lo que garantiza una buena precisión de las comparaciones, pero no informa sobre la existencia eventual de sesgos que dependen de la calidad de los datos conectados en los cuales están basadas las comparaciones. Sin embargo, Hanocq *et al.* (1999)

sugieren la planificación rigurosa y controlada de una parte de los apareamientos, mediante la utilización conjunta de sementales jóvenes.

b) El nivel de conectividad debe ser mejorado. Para que las estimaciones se hagan con una precisión aceptable, el nivel de conectividad debe ser mejorado en ocasiones. La representación gráfica de la población, permite identificar los puntos débiles de la estructura de los datos en cuanto a las relaciones de parentesco. Ciertas medidas de planificación tienen que realizarse para reforzar las conexiones donde sea necesario. Generalmente se hace uso de los machos, ya que tienen un potencial de difusión en el tiempo y en el espacio más grande que las hembras (Hanocq *et al.*, 1999). La inseminación artificial es una herramienta apropiada para establecer un nivel satisfactorio de conectividad (Hanocq y Boichard, 1999).

c) Los elementos de la población están desconectados. De acuerdo con Hanocq *et al.* (1999), cuando el análisis de conectividad indica que la población es muy heterogénea, a tal punto que está constituida por subconjuntos desconectados entre sí, es necesario realizar conexiones planificadas en corto plazo. No obstante, los resultados de esta planificación de los datos no se verán inmediatamente y únicamente tendrán efecto en las evaluaciones genéticas futuras. Mientras tanto, conviene tomar las medidas necesarias para la utilización correcta de los resultados de la evaluación genética.

A pesar de falta de conectividad, es importante incluir la cantidad máxima de información en el análisis. Los resultados de la evaluación genética, deben considerarse para la parte de la población conectada y la(s) desconectada(s) por separado. Lo que es verdad para grupos desconectados, lo es también para un nivel suficiente de conectividad. Así, los animales que están poco conectados o no están conectados con el resto de la población, pueden incluirse en la evaluación genética (Hanocq *et al.*, 1999).

La alternativa más utilizada para mejorar la conectividad genética entre grupos, es la utilización de programas cooperativos de apareamiento, dentro de los cuales se encuentran los esquemas de sementales de referencia.

2.9 Esquemas de sementales de referencia (ESR)

Los esquemas de sementales de referencia son programas cooperativos de apareamiento en los cuales los productores colaboran para incrementar el tamaño efectivo de sus unidades de producción, por el uso de sementales comunes (Simm *et al.*, 2001; Kuehn *et al.*, 2008a). El término semental de referencia (SR) o de enlace, se usa comúnmente en el caso de sementales que tienen progenie en más de un grupo, facilitando las comparaciones entre ellos (Castañeda, 1997).

De acuerdo con Simm *et al.* (2001), el objetivo principal de los ESR es crear una estructura de datos que acelere la ganancia genética. Lo anterior es factible debido a la creación de relaciones genéticas entre grupos y años, incrementando la intensidad de selección, y por tanto el progreso genético (Simm *et al.*, 2001; Kuehn *et al.*, 2007); además de incrementar la confiabilidad de las comparaciones entre animales de diferentes unidades (Foulley *et al.*, 1983; Miraei Ashtiani y James, 1991), y minimizar los riesgos asociados con la posibilidad de tener medias genéticas diferentes entre hatos o rebaños (Kuehn, 2005; Kuehn *et al.*, 2007), que repercute en la jerarquización apropiada de animales en las evaluaciones genéticas.

Los ESR se han utilizado rutinariamente en varios países y en diferentes especies, para conectar las unidades y aprovechar las ventajas de un mayor tamaño efectivo de población. Por ejemplo, en el Reino Unido se han aplicado desde 1980, principalmente para conectar rebaños de ovinos (Simm *et al.*, 2001; Lewis y Simm, 2002); en España, para conectar rebaños de cabras (Gómez *et al.*, 2006a); en Francia, desde 1986, se ha planeado la conectividad entre hatos de bovinos Holstein (Mattalia *et al.*, 2002).

El incentivo principal de los productores para establecer conexiones entre unidades, es aprovechar las ventajas de los recursos genéticos potencialmente mejores que los de ellos (Kuehn, 2005; Kuehn *et al.*, 2007). En este sentido, en varios estudios de simulación (Hanocq *et al.*, 1996; Mathur *et al.*, 2002a; Lewis y Simm, 2002; Hao *et al.*, 2005; Kuehn *et al.*, 2008a), se ha mostrado que los ESR pueden mejorar la ganancia genética en 20 a 35% comparados con programas de selección dentro de unidad, mejorando la confiabilidad de las comparaciones entre unidades y reduciendo el incremento en consanguinidad; sin embargo, de acuerdo con Kuehn *et al.* (2008a), el potencial de los ESR depende de las diferencias en las medias genéticas de las unidades participantes en el esquema.

2.9.1 Diseño de ESR

Varios factores que afectan el diseño de ESR han sido estudiado por simulación (Lewis y Simm, 2000; Simm *et al.*, 2001; Mathur *et al.*, 2002a; Kuehn *et al.*, 2008ab), ya que pueden afectar la ganancia genética y el coeficiente de consanguinidad. Los factores estudiados son: el número de SR usados, el número de hembras apareadas con los SR, la intensidad de selección para los SR en el esquema, y el periodo de aplicación del esquema (continuo o periodos cortos). Algunos de estos factores pueden limitar la participación de productores en los ESR. Por ejemplo, los productores pequeños requieren aparear cerca de 75% de sus hembras con sementales de referencia cada año, para lo cual normalmente se requiere IA, que puede ser costoso y difícil de aplicar.

De acuerdo con Lewis y Simm (2000), el progreso genético aumenta cuando la intensidad de selección es mayor y cuando aumenta el número de hembras por grupo (rebaño, hato) apareadas con los SR. Mathur *et al.* (2002a) obtuvieron los mayores incrementos de conectividad al usar el mayor número de sementales de referencia, pero la ganancia genética disminuyó al adicionar más sementales (menor intensidad de selección). Kuehn *et al.* (2008a) encontraron que los sistemas de apareamiento con participación irregular, intercambio de

sementales y monta natural, pueden alcanzar muchos de los beneficios de un ESR continuo con IA. Sin embargo, reportaron aproximadamente 25% más ganancia genética en los ESR continuos (15 años) comparados con los esquemas tradicionales.

La conectividad incrementa al aumentar la proporción de crías de sementales comunes; así, la conectividad es alta si el total de las crías en ambos grupos son de sementales comunes. Si la proporción de crías de SR es baja en un grupo, el otro grupo debe tener una mayor proporción para que tengan un alto nivel de conectividad; sin embargo, si los animales de dos grupos están bien relacionados por ancestros comunes (*i.e.* abuelos paternos) el nivel de conectividad puede ser muy alto, independientemente de que haya una baja proporción de crías de sementales comunes (Mathur *et al.*, 2002a). Foulley *et al.* (1983) y Miraei Ashtiani y James (1991) (citados por Kuehn, 2005), requirieron 20 a 45% de progenie de SR del total de progenie producida, para comparar con exactitud animales entre unidades.

Kuehn (2005) y Kuehn *et al.* (2007) sugieren aparear al menos una tercera parte de las hembras con SR, para minimizar el riesgo asociado con las diferencias potenciales en medias genéticas entre unidades, y que probablemente no es necesario asignar hasta la mitad de las hembras a SR; además consideran que utilizar varios SR en vez de uno, no ofrece ventajas en la reducción de sesgos en la predicción de VG. Mathur *et al.* (2002a) sugieren utilizar un semental de referencia con 15% de los vientres de otro grupo; sin embargo, este SR debe estar bien conectado (tener 15% de las crías en su grupo).

De acuerdo con Kuehn *et al.* (2008a), el coeficiente de consanguinidad aumenta más rápido cuando se usan únicamente sementales nacidos en la misma unidad, así el uso de SR no emparentados reduce el coeficiente de consanguinidad. Hao *et al.* (2005) mostraron que el coeficiente de consanguinidad disminuye al incrementar la conectividad genética entre

unidades (ranchos). Simm *et al.* (2001) reportaron niveles de consanguinidad aceptables con el uso de ESR, asociados con un mayor tamaño de la población en el esquema.

2.9.2 Implementación de ESR

Normalmente la implementación de ESR involucra los pasos siguientes: 1) selección de un grupo de SR para uso entre los miembros del esquema; 2) uso de dos o tres SR de este grupo (IA o MN) con una proporción de las hembras de cada miembro del esquema; 3) registro de comportamiento de las crías producidas; 4) evaluación genética; y 5) uso de los resultados de la evaluación genética para seleccionar la siguiente generación de SR.

En la práctica la aplicación y la dimensión de los ESR dependen de cada caso en particular. Por ejemplo, en España utilizaron semen de 6 y 12 machos en un programa de sementales de referencia para conectar 13 y 17 rebaños de cabras Murciano-Granadinas, en 2004 y 2005, respectivamente. De 552 cabras inseminadas en 2004, registraron en el libro genealógico 126 hijas (23%), de 17 a 27 hijas por SR, señalando importantes pérdidas en la cadena de información (de las inseminaciones a los registros de comportamiento completos de las crías). Los participantes en el esquema están obligados legalmente a inseminar el 20% de las hembras del rebaño (Gómez *et al.*, 2006a).

En Francia se ha planeado la conectividad entre unidades en bovinos Holstein, a través de IA con toros jóvenes (prueba de progenie). Esta conectividad se basa en el intercambio de dosis de 100 toros cada año, entre cinco compañías de IA, donde cada compañía recibe 70 dosis de cinco toros jóvenes de las otras cuatro compañías (Mattalia *et al.*, 2002).

La aplicación de ESR se basa en la voluntad de los productores para conectar sus unidades y aprovechar la suma de los recursos genéticos de los participantes. Si los productores establecen vínculos genéticos con otras unidades, pero no aprovechan los resultados, no tiene sentido establecer las

conexiones. El establecimiento de conexiones demanda esfuerzo, disminuye la exactitud de comparación de los sementales propios de la unidad, y potencialmente reduce la intensidad de selección dentro de unidades; sin embargo, los incrementos de conectividad puede resultar en beneficios importantes, ya que en el corto plazo se pueden identificar las unidades (hatos, rebaños, ranchos) que producen los animales con mayor mérito genético (Kuehn, 2005; Kuehn *et al.*, 2007).

2.9.3 Herramientas para facilitar la implementación de ESR

El uso de la inseminación artificial incrementa la conectividad de los datos, al proporcionar mayor progenie y permitir mejor distribución de ésta entre los ranchos, con lo cual aumenta la confiabilidad de las evaluaciones genéticas (Bourdon, 1997; Carneiro *et al.*, 2001b; Mathur *et al.*, 2002a). Sin embargo, en poblaciones de bovinos para carne, generalmente no existen programas extensos de inseminación artificial (Kennedy y Trus, 1993; Kuehn *et al.*, 2007) y el poco intercambio de sementales entre criadores limita el flujo de genes, generando una parcial o completa carencia de conectividad genética (Clément *et al.*, 2001), con todas las consecuencias que esto tiene al seleccionar animales de diferentes hatos-regiones-años.

El uso de IA por sí solo no garantiza una conectividad óptima del conjunto de los grupos, es necesaria una planeación adecuada. Así, un índice de IA alto en un esquema de selección puede ser menos eficaz para el establecimiento de conexiones, que un índice de IA reducido acompañado por planificación (Hanocq *et al.*, 1999). Aunque los animales por monta directa tienen una capacidad de difusión relativamente reducida, una planificación rigurosa permite realizar conexiones paulatinamente.

Es importante señalar que para reforzar o crear conexiones entre GC, no es necesario que el semental de enlace sea un animal “élite”, e incluso no es esencial que los animales de enlace sean sementales; ya que puede utilizarse progenie repetida de hembras en diferentes años o cualquier otra relación de

parentesco (Castañeda, 1997), por lo que el uso de las técnicas de superovulación, división y transferencia de embriones son útiles para tal finalidad. La ventaja de usar sementales de referencia es que tienen mayor potencial de difusión que las hembras. Los enlaces tampoco tienen que ser a través de todos los grupos en el mismo año, pueden ser obtenidos por sementales usados en diferentes grupos y en diferentes años (Garrick, 1989; Rae, 1989; citados por Castañeda, 1997).

2.10 Resumen e implicaciones

Las evaluaciones genéticas con el modelo animal son la herramienta más confiable para la selección de reproductores; sin embargo, en poblaciones donde la selección y la deriva genética afectan las medias genéticas de los grupos, la predicción de VG puede ser sesgada si los grupos están desconectados, disminuyendo la confiabilidad de las comparaciones de los VG entre animales, y por tanto, la confiabilidad de los esquemas de selección. La conectividad de los datos es más importante para características de baja heredabilidad.

Se han sugerido dos estrategias para reducir los sesgos causados por medias genéticas diferentes entre grupos: 1) incluir el efecto de grupo genético en el modelo para predecir VG, y 2) planificar colectivamente una parte de los apareamientos para conectar los grupos desconectados. Estas estrategias no son excluyentes, la primera se recomienda al momento de realizar la evaluación genética, y la segunda, para evaluaciones genéticas futuras. Normalmente en las evaluaciones genéticas, los grupos desconectados se eliminan, y si se incluyen, los VG de los animales desconectados se manejan por separado, lo cual repercute en el tamaño de la población, reduciendo la intensidad de selección y por consiguiente la respuesta a la selección.

Independientemente de incluir o no el efecto de grupo genético en el modelo, o de planificar colectivamente una parte de los apareamientos, es importante realizar estudios de conectividad para determinar cuáles VG se pueden

comparar, y con qué confiabilidad. Se han sugerido varios métodos para este fin, sin embargo, no todos cumplen satisfactoriamente con el propósito. Algunos métodos sólo permiten discernir entre grupos conectados y desconectados (métodos cualitativos), y otros que ofrecen una medida del grado de conectividad (métodos cuantitativos), son incapaces de identificar grupos desconectados o conectados indirectamente, o no están asociados con los sesgos potenciales debidos a pobre o nula conectividad, ni con la magnitud de las diferencias entre medias genéticas de los grupos.

Un método para determinar conectividad idealmente debe identificar grupos desconectados, conectados directa e indirectamente, cuantificar el grado de conectividad asociado con los sesgos potenciales, y además, debe ser práctico y fácil de aplicar rutinariamente en las evaluaciones genéticas.

Puesto que el objetivo principal de la selección de reproductores es obtener una generación superior a la actual, planificar una parte de los apareamientos con el objetivo secundario de mejorar la conectividad, siempre será una actividad recomendable. Los programas cooperativos de apareamiento, como los esquemas de sementales de referencia, son herramientas claves para incrementar el tamaño efectivo de las unidades de producción en evaluación genética y lograr el objetivo principal de selección, al generar conexiones genéticas entre grupos y años, y consecuentemente incrementar la intensidad de selección.

2.11 Literatura citada

- Analla, M., A. Sanchez P., A. Muñoz S., and J. M. Serradilla. 1995. Simulation analysis with BLUP methodology of different data structures in goat selection schemes in Spain. *Small Ruminant Research* 17(1): 51-55.
- Banos, G., and R. A. Cady. 1988. Genetic relationship between the United States and Canadian Holstein bull populations. *Journal of Dairy Science* 71: 1346-1354.

- Banos, G., L. R. Schaeffer, and E. B. Burnside. 1991. Genetic relationship and linear comparisons between United States and Canadian Ayrshire and Jersey bull populations. *Journal of Dairy Science* 74: 1060-1068.
- Bertrand, J. K., and G. R. Wiggans. 1998. Validation of data and review of results from genetic evaluation systems for US beef and dairy cattle. *In: Proceedings of the 6th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production*, Armidale, Australia 27: 425-432.
- Bourdon, R. M. 1997. *Understanding Animal Breeding*. Ed. Prentice Hall, Inc. New Jersey, USA. 523 p.
- Boichard, D., L. R. Schaeffer, and A. J. Lee. 1992. Approximate restricted maximum likelihood and approximate prediction error variance of the Mendelian sampling effect. *Genetics Selection Evolution* 24: 331-343.
- Carneiro S., A. P., R. A. Torres, R. F. Euclides, M. A. Silva, P. S. Lopes, P. L. S. Carneiro, e R. A. T. Filho. 2001a. Efeito da conexidade de dados sobre o valor fenotípico médio e a variancia genética aditiva. *Revista Brasileira de Zootecnia* 30: 336-341.
- Carneiro S., A. P., R. A. Torres, R. F. Euclides, M. A. Silva, P. S. Lopes, P. L. S. Carneiro, e R. A. T. Filho. 2001b. Efeito da conexidade de dados sobre a acurácia dos testes de prole e performance. *Revista Brasileira de Zootecnia* 30: 342-347.
- Castañeda M., O. M. 1997. Conectividad en la evaluación genética de ganado de doble propósito en México y utilización de sementales de referencia en los programas de mejoramiento. Tesis de Maestría en Ciencias. UNAM, Méx. 65 p.
- Clément V., B. Bibé, E. Verrier, J. M. Elsen, E. Manfredi, J. Bouix, and E. Hanocq. 2001. Simulation analysis to test the influence of model adequacy and data structure on the estimation of genetic parameters for traits with direct and maternal effects. *Genetics Selection Evolution* 33: 369-395.
- Díaz C., M. J. Carabano, and D. Hernández. 1995. Connectedness in genetic parameters estimation and BV prediction. *In: 46th Annual Meeting of the European Association for Animal Production*, Prague, 4 a 8 September, EAAP p. 8 (abstract).
- Eccleston, J. A. 1978. Variance components and disconnected data. *Biometrics* 34: 479-481.
- Fernando, R. L., D. Gianola, and M. Grossman. 1983. Identifying all connected subsets in a two-way classification without interaction. *Journal of Dairy Science* 66: 1399-1402.
- Fouilloux, M. N., and D. Laloë. 2001. A sampling method for estimating the accuracy of predicted breeding values in genetic evaluation. *Genetics Selection Evolution* 33: 473-486.

- Fouilloux, M. N., S. Minery, S. Mattalia, and D. Laloë. 2006. Assessment of connectedness in the international genetic evaluation of Simmental and Montbéliard breeds. *Interbull Bulletin* 35: 129-135.
- Foulley, J. L., L. R. Schaeffer, and J. W. Wilton. 1983. Progeny group size in an organized progeny test program of AI beef sires using reference sires. *Canadian Journal Animal Science* 63: 17-26.
- Foulley, J. L., J. Bouix, B. Goffinet, and J. M. Elsen. 1990. Connectedness in genetic evaluation. *In: Advances in Statistical Methods for Genetic Improvement of Livestock*. D. Gianola and K. Hammond (eds.). Springer-Verlag, Berlin, FRG. pp: 302-337.
- Foulley, J. L., E. Hanocq, and D. Boichard. 1992. A criterion for measuring the degree of connectedness in linear models of genetic evaluation. *Genetics Selection Evolution* 24(4): 315-330.
- Fries, L. A., e V. M. Roso. 1997. Conectabilidade em avaliações genéticas de gado de corte: uma proposta heurística. *In: Anais da XXXIV Reunião da Sociedade Brasileira de Zootecnia*, Juiz de Fora, Brasil. pp.159-161.
- Fries, L. A. 1998. Connectability in beef cattle genetic evaluation: the heuristic approach used in MILC.FOR. *In: Proceedings of the 6th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production*, Armidale, Australia 27: 449-450.
- Gómez, E. A., A. Grimal, I. Salvador, M. P. Viudes-de-Castro, J. Bernácer, B. Martínez-Navalón, E. Hernández, A. Ribelles, y M. A. Silvestre. 2006a. Conexión entre rebaños de cabras Murciano-Granadinas de la Comunidad Valenciana vía inseminación. *Información Técnica Económica Agraria* 102(2): 175-179.
- Gómez G., M., G. Pérez Q., P. Santeliz, F. Casanova, y H. Díaz. 2006b. Análisis de la conectividad genética entre dos rebaños Brahman para peso a 548 días antes de comenzar un programa genético cooperativo. *In: XIII Congreso Venezolano de Producción e Industria Animal*. http://avpa.ula.ve/congresos/memorias_xiiicongreso/pdfs/07ruminantes/gomez_analisis.pdf. Consultada el 5 de mayo de 2008.
- Hanocq E., D., D. Boichard, and J. L. Foulley. 1996. A simulation study of the effect of connectedness on genetic trend. *Genetics Selection Evolution* 28: 67-82.
- Hanocq E., D., and D. Boichard. 1999. Connectedness in the French Holstein cattle population. *Genetics Selection Evolution* 31: 163-176.
- Hanocq E., D., L. Tiphine, et B. Bibé. 1999. Le point sur la notion de connexion en génétique animale. *INRA Productions Animales* 12(2): 101-111.
- Hao, Z., L. Xiao-Hong, W. Chong, L. Jia-Qi, and C. Yao-Sheng. 2004. Study on the measures of connectedness between herds. *Agricultural Sciences in China* 3(2): 143-148.

- Hao, Z., L. Jia-Qi, W. Chong, L. Xiao-Hong, and C. Yao-Sheng. 2005. Effect of genetic connectedness on the selection results of breeding pigs. *Agricultural Sciences in China* 4(11): 872-876.
- Henderson, C. R. 1953. Estimation of variance and covariance components. *Biometrics* 9(2): 226-252.
- Henderson, C. R. 1975. Inverse of a matrix of relationship due to sires and maternal grandsires. *Journal of Dairy Science* 58: 1917-1921.
- Jorjani, H., 1999. Connectedness in dairy cattle populations. *In: Proceedings of the 1999 Interbull Meeting, August 26–27, Zurich, Switzerland. Interbull Bulletin* 22: 21–24.
- Kennedy, B. W., and D. Trus. 1993. Considerations on genetic connectedness between management units under an animal model. *Journal of Animal Science* 71: 2341-2352.
- Kuehn, L. A. 2005. Implications of Connectedness in the Genetic Evaluation of Livestock. Ph.D. Thesis. Blacksburg, Virginia. 110 p.
- Kuehn, L. A., R. M. Lewis, and D. R. Notter. 2007. Managing the risk of comparing estimated breeding values across flocks or herds through connectedness: a review and application. *Genetics Selection Evolution* 39: 225-247.
- Kuehn, L. A., D. R. Notter, and R. M. Lewis. 2008a. Assessing genetic gain, inbreeding, and bias attributable to different flock genetic means in alternative sheep sire referencing schemes. *Journal of Animal Science* 86: 526-535.
- Kuehn, L. A., D. R. Notter, G. J. Nieuwhof, and R. M. Lewis. 2008b. Changes in connectedness over time in alternative sheep sire referencing schemes. *Journal of Animal Science* 86: 536-544.
- Laloë, D. 1993. Precision and information in linear models of genetic evaluation. *Genetics Selection Evolution* 25: 557-576.
- Lewis, R. M., R. E. Crump, G. Simm, and R. Thompson. 1999. Assessing connectedness in across-flock genetic evaluations. *In: Proceedings British Society of Animal Science, Scarborough, England.* p. 121.
- Lewis, R. M., and G. Simm. 2000. Selection strategies in sire referencing schemes in sheep. *Livestock Production Science* 67: 129-141.
- Lewis, R. M., and G. Simm. 2002. Small ruminant breeding programmes for meat: progress and prospects. *In: Proceedings of the 7th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production, Montpellier, France* 29: 433-440.
- Mathur, P. K., B. Sullivan, and J. Chesnais. 2002a. Estimation of the degree of connectedness between herds or management groups in the Canadian swine population. http://www.ccsi.ca/include/docs/connectedness/connectedness_asds_1998.PDF. Consultada el 30 de marzo de 2007.

- Mathur, P. K., B. Sullivan, and J. Chesnais. 2002b. Measuring connectedness: concept and application to a large industry breeding program. *In: Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, August 19-23. Montpellier, France. p. 13 (abstract).
- Mattalia S., S. Moureaux, and R. Le Gall. 2002. Recommendations for a planned progeny test design and connection in French Dairy Cattle. *In: Proceedings of the 2002 Interbull Meeting*, May 26-27, 2002, Interlaken, Switzerland. Interbull Bulletin 29: 173-177.
- Miraei Ashtiani, S. R., and J. W. James. 1991. Efficient use of link rams in Merino sire reference schemes, *In: Proceedings of the 9th Conference of the Australian Association for Animal Breeding and Genetics*. 24-27 June, Melbourne, Australia. 9: 388-391.
- Phocas, F., and D. Laloë. 2004. Should genetic groups be fitted in BLUP evaluation? Practical answer for the French AI beef sire evaluation. *Genetics Selection Evolution* 36: 325-345.
- Pollak, E. J., and R. L. Quaas. 1983. Definition of group effects in sire evaluation models. *Journal of Dairy Science* 66: 1503-1509.
- Ravangolo, O., G. Rovere, I. Aguilar, D. Gimeno, y D. La Buonora. 2002. Evaluación Genética Nacional Raza Holando. Montevideo: Asociación Rural de Uruguay. 60 p. <http://www.inia.org.uy/publicaciones/documentos/lb/pol/2002/Eval2002.pdf>. Consultada el 24 de noviembre de 2007.
- Roso, V. M., R. S. Schenkel, and S. P. Miller. 2004. Degree of connectedness among groups of centrally tested beef bulls. *Canadian Journal of Animal Science* 84: 37-47.
- Roso, V. M, and R. S. Schenkel. 2006. AMC – A computer program to assess the degree of connectedness among contemporary groups. *In: Proceedings of the 8th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production*, August, 13 to 18, Belo Horizonte, Brazil. Communication no. 27-26.
- Searle, S. R. 1987. *Linear Models for Unbalanced Data*. John Wiley & Sons, New York. USA. 536 p.
- Searle, S. R. 1997. *Linear Models*. John Wiley & Sons, New York, USA. 532 p.
- Schaeffer, L. R. 1975. Disconnectedness and variance component estimation. *Biometrics* 31: 969-977.
- Simm, G., R. M. Lewis, J. E. Collins, and G. J. Nieuwhof. 2001. Use of sire referencing schemes to select for improved carcass composition in sheep. *Journal of Animal Science* 79: E255-E259.
- Smith C., and G. Banos. 1991. Selection within and across populations in livestock improvement. *Journal of Animal Science* 69: 2387-2394.
- Thorén Hellsten, E., H. Jorjani, and J. Philipsson. 2008. Connectedness among five European sport horse populations. *Livestock Science* 118: 147-156.

- Tong, A. K. W., B. W. Kennedy, and J. E. Moxley. 1980. Potential errors in sire evaluation from regional genetic differences. *Journal of Dairy Science* 63: 627-633.
- Tosh, J. J., and J. W. Wilton. 1994. Effect of data structure on variance of prediction error and accuracy of genetic evaluation. *Journal of Animal Science* 72: 2568-2577.
- Wiggans, G. R., and N. Gengler. 2002. Evaluation and Methods. *In: Genetic Selection. Ency. Dairy Sci.* Fox, P., and Fuquay, J. (ed.). Academic Press. London, UK. Elsevier Science 2: 1207-1212.

3 APLICACIÓN DE MÉTODOS PARA DETERMINAR LA CONECTIVIDAD GENÉTICA EN UNA POBLACIÓN SIMULADA

3.1 Resumen

El propósito de este estudio fue mostrar y comparar los principales métodos utilizados para determinar conectividad entre grupos para la evaluación genética, mediante su aplicación a un ejemplo simple. Se simuló una población de 37 bovinos, de los cuales 15 tuvieron registros de peso al destete ($h^2 = 0.28$, $\sigma^2_f = 642$, $\lambda = 2.22$) en uno de tres grupos contemporáneos (GC). Se consideraron siete casos con diferente grado y tipo de conectividad (directa e indirecta). En cada caso se realizaron tres contrastes entre GC ($GC_1 - GC_2$, $GC_2 - GC_3$ y $GC_1 - GC_3$). Se determinó conectividad con dos métodos cualitativos y 10 cuantitativos, y los criterios de comparación fueron: 1) facilidad de cómputo, 2) identificación de GC desconectados, y 3) identificación de GC conectados indirectamente. Adicionalmente, se obtuvieron coeficientes de correlación simple para los métodos cuantitativos. Los métodos que más se aproximaron a las condiciones ideales fueron el grado de conectividad (GrC), la correlación de las varianzas de los errores de predicción de los valores genéticos (r_{ij}) y el número total de lazos genéticos directos entre GC (LGT), ya que son capaces de identificar GC desconectados y conectados indirectamente, y están altamente correlacionados (< -0.94) con la varianza del error de predicción de las diferencias en valores genéticos entre animales (VEP(x)), que es considerado un estadístico lógico y apropiado para medir el grado de conectividad entre grupos. De estos métodos, LGT es el que demanda menos capacidad de cómputo y puede potencialmente ser usado como rutina en evaluaciones genéticas.

Palabras clave: métodos de conectividad, evaluación genética.

APPLICATION OF METHODS TO DETERMINE THE GENETIC CONNECTEDNESS IN A SIMULATED POPULATION

3.2 Abstract

The purpose of this study was to show and compare the main methods used to determine connectedness among groups for the genetic evaluation, through a simple example. A population of 37 animals was simulated, of which 15 had records on weaning weight ($h^2 = 0.28$, $\sigma_e^2 = 400$, $\sigma_a^2 = 180$) in one of three contemporary groups (CG). Seven cases with different degree and type of connectedness (direct and indirect) were considered. In each case three contrasts were realized between CG ($CG_1 - CG_2$, $CG_2 - CG_3$ and $CG_1 - CG_3$). Connectedness was evaluated with two qualitative and ten quantitative methods. The comparison criteria were: 1) ease of computation, 2) identification of disconnected CG, and 3) identification of CG indirectly connected. Additionally, simple correlation coefficients between the quantitative methods were estimated. The methods that more closely meet the ideal conditions were the connectedness degree (GrC), the correlation of predicted error variances of breeding values (r_{ij}) and the total number of direct genetic links between CG (LGT). These methods identified disconnected and indirectly connected CG, and were highly correlated (< -0.94) with the prediction error variance of the differences in breeding values among animals (VEP(x)), which is considered a logical and appropriate statistic to measure the degree of connectedness between CG. Of these methods, LGT is the one that requires less computing capacity and can be routinely used in genetic evaluations.

Key words: connectedness methods, genetic evaluation.

3.3 Introducción

La mayoría de las evaluaciones genéticas se realizan con el modelo animal, en el cual todas las relaciones genéticas de los animales contribuyen a la conectividad de los datos (Kennedy y Trus, 1993); sin embargo, existe el riesgo de analizar conjuntamente grupos desconectados o con conectividad limitada, repercutiendo en la confiabilidad de las comparaciones de los valores genéticos predichos. Por lo que es necesario implementar estudios específicos de conectividad para diagnosticar su estado (ausencia, insuficiencia o nivel satisfactorio; Hanocq *et al.*, 1999), y determinar cuáles valores genéticos (VG) se pueden comparar, y con qué confiabilidad.

La conectividad de los datos se ha estimado por métodos cualitativos y cuantitativos. En el primer caso, sólo es posible identificar grupos conectados y desconectados; en el segundo caso es posible determinar el grado de conectividad, ofreciendo una medida de confiabilidad o riesgo de las comparaciones entre animales en diferentes grupos (grupos contemporáneos, hatos, rebaños, regiones, países). Se han sugerido varios métodos para determinar conectividad genética; sin embargo, no todos cumplen satisfactoriamente con el propósito.

Los criterios más utilizados para medir el grado de conectividad entre grupos son la varianza del error de predicción (VEP; Kennedy y Truss, 1993), los coeficientes de conectividad (Foulley *et al.*, 1992), el coeficiente de determinación (Laloë, 1993), las correlaciones entre VG (Lewis *et al.*, 1999; Mathur *et al.*, 2002a,b), y lazos genéticos directos entre animales de diferentes grupos debidos a sementales y hembras comunes o a cualquier ancestro común (Fries y Roso, 1997; Fries, 1998; Roso *et al.*, 2004). Aunque se han comparado algunos métodos para determinar conectividad genética entre grupos, no hay consenso en el método más apropiado y práctico; el propósito de este estudio fue mostrar y comparar los principales métodos utilizados para

determinar conectividad genética entre grupos, mediante su aplicación a un ejemplo simple.

3.4 Materiales y métodos

3.4.1 Características de la información

Se simuló una población pequeña para peso al destete en bovinos para carne ($h^2 = 0.28$, $\sigma^2_f = 642$, $\lambda = 2.22$). La población estuvo formada por 37 animales, de los cuales 13 fueron animales base (padres desconocidos), y 15 fueron crías con registro de comportamiento en uno de tres grupos contemporáneos (GC). Se simularon siete escenarios o casos con el fin de comparar diferentes grados y tipos (directa e indirecta) de conectividad (pedigríes en Apéndice II). En cada caso se realizaron tres contrastes entre GC ($GC_1 - GC_2$, $GC_2 - GC_3$ y $GC_1 - GC_3$).

En el primer caso, los GC estuvieron desconectados; en el segundo, se conectaron los GC uno y dos vía descendientes del semental dos; en el tercer y cuarto caso, además de las conexiones anteriores, se conectaron los GC dos y tres vía descendientes de uno y dos sementales con crías únicamente en el GC dos. De esta manera, los GC uno y dos, y dos y tres fueron conectados directamente, y los GC uno y tres, indirectamente. En los otros casos (C5 a C7), los GC tuvieron dos, tres y cuatro sementales en común, y para ciertos contrastes, tuvieron una, dos y tres hembras en común, como se muestra en el Cuadro 3.1.

3.4.2 Determinación de conectividad

Para determinar la conectividad se consideró un modelo animal completo (métodos cuantitativos), un modelo animal sin GC (reducido; método de índice de conectividad) o un modelo de semental (métodos cualitativos), representados por:

$$y_{ij} = GC_i + a_j + e_{ij} \quad \text{modelo animal completo,}$$

$$y_j = \mu + a_j + e_i \quad \text{modelo animal sin GC (reducido), y}$$

$$y_{ij} = GC_i + s_j + e_{ij} \quad \text{modelo de semental,}$$

donde $y_{(i)j}$ es la observación del j-ésimo animal (a_j) del i-ésimo grupo contemporáneo (GC_i), s_j representa el efecto del j-ésimo semental, e_{ij} es el efecto residual, y μ es la media poblacional. Para el modelo animal completo, la $E[y] = GC$, la $Var[a] = (Z'AZ)\sigma_a^2$ y la $Var[e] = I\sigma_e^2$; para el modelo animal sin GC, la $E[y] = \mu$, la $Var[a] = (Z'AZ)\sigma_a^2$ y la $Var[e] = I\sigma_e^2$; y para el modelo de semental, la $E[y] = GC$, la $Var[s] = (Z'AZ)\sigma_s^2$ y la $Var[e] = I\sigma_e^2$.

Cuadro 3.1. Sementales (S) y hembras (H) comunes entre grupos contemporáneos (GC) en los casos (C) simulados.

Contraste		C 1	C 2	C 3	C 4	C 5	C 6	C 7
GC_1 vs GC_2	S	0	1	1	1	2	3	4
	H	0	0	0	0	0	0	0
GC_2 vs GC_3	S	0	0	1	2	2	3	4
	H	0	0	0	0	1	2	3
GC_1 vs GC_3	S	0	0	0	0	2	3	4
	H	0	0	0	0	1	2	3

Para evaluar la conectividad entre GC, se utilizaron dos métodos cualitativos y 10 cuantitativos, los cuales se enlistan a continuación. El fundamento de los métodos se presentó en el capítulo anterior. Las matrices utilizadas en cada método se presentan en el Apéndice III.

1) Método geométrico simple (Searle, 1987). Para cada caso, se obtuvo una tabla de doble entrada con el producto de las matrices X' y Z , que son matrices de incidencia para GC y sementales, respectivamente.

2) Algoritmo para identificar subgrupos conectados (Fernando *et al.*, 1983). Se aplicaron los cuatro pasos que involucra el algoritmo, para cada subgrupo (G): 1) se formó un vector $n \times 1$ (G_i) con sus j-ésimos elementos, siendo $G_{ij} = i$

para $j = 1, \dots, n$, si un semental j tuvo progenie en el subgrupo i , y $G_{ij} = 0$ de otro modo; 2) se tomó $c_i = c_{i-1} + G_i$, donde $c_0 = 0$; 3) se examinó cada uno de los elementos de este vector, iniciando con el primer elemento de c_i , c_{i1} . Para el primer elemento, donde $c_{ij} > i$, se cambiaron a i aquellos elementos de c_i que fueron iguales a c_{ij} y también aquellos que fueron iguales a $c_{ij}-i$; y 4) se repitió el paso 3 hasta que cada uno de los n elementos de c_i fue menor o igual a i . Finalmente, los elementos de c_m con el mismo número corresponden a sementales conectados a través de GC.

3) Covarianza genética promedio (Banos y Cady, 1988). La covarianza genética promedio (CGP) se obtuvo de la matriz de relaciones genéticas aditivas (A), que se subdividió de la siguiente manera:

$$A = \begin{pmatrix} A_{11} & A_{12} & A_{13} \\ A_{21} & A_{22} & A_{23} \\ A_{31} & A_{32} & A_{33} \end{pmatrix}$$

donde A_{11} , A_{22} y A_{33} fue igual a A para animales del GC_1 , GC_2 y GC_3 , respectivamente, y A_{12} , A_{13} y A_{23} son submatrices de covarianza genética (a_{ij}) para animales de dos GC. La media de a_{ij} para A_x con $i \neq j$ fue:

$$1/(n^2 - n) \sum_{i=1}^n 1 \sum_{j=1}^n a_{ij}$$

donde $A_x = A_{11}$, A_{22} y A_{33} , y n = orden de A_x . La media de a_{ij} para $A_{xy} = A_{12}$, A_{13} y A_{23} , fue:

$$1/rc \sum_{i=1}^r 1 \sum_{j=1}^c a_{ij}$$

donde r = número de filas, y c = número de columnas, en A_{xy} .

4) Índice de conectividad (Foulley *et al.*, 1990). El índice de conectividad (IC), se obtuvo por un vector de coeficientes de contrastes (x), representado por:

$$IC(x) = x' C_{RX} / x' C_C x$$

donde C_C fue una parte de la inversa de la matriz de coeficientes en un “modelo completo” (C^{ZZ} en Apéndice I, donde la matriz $X_{(15 \times 3)}$ considera los efectos fijos de GC), y C_R fue una parte de la inversa de la misma matriz de coeficientes en un “modelo reducido” (C^{ZZ} en Apéndice I), el cual se formó al eliminar el efecto de GC del modelo, quedando sólo el efecto fijo de la media poblacional (matriz $X_{(15 \times 1)}$)

5) Coeficiente de determinación (Laloë, 1993). El coeficiente de determinación (CD) de un vector de contrastes de VG (x), se obtuvo con la siguiente igualdad:

$$CD(x) = \frac{x'(A - \lambda C^{ZZ})x}{x'Ax}$$

donde x fue un vector cuyos elementos suman cero, $C^{ZZ} = (Z'MZ + \lambda A^{-1})^{-1} \sigma_e^2$, con $M = I - X(X'X)^{-1} X'$, A es la matriz de relaciones genéticas aditivas, y $\lambda = \sigma_e^2 / \sigma_a^2$.

6) VEP de las diferencias en VG entre animales (Kennedy y Trus, 1993). El promedio de la VEP y la VEP de las diferencias en VG entre animales de diferentes grupos, se obtuvieron por un contraste (x):

$$VEP(x) = x' C^{ZZ} x \sigma_e^2$$

donde C^{ZZ} es una parte de la inversa de la matriz de coeficientes de las ecuaciones de modelos mixtos (Apéndice I).

7) Flujo de genes (Kennedy y Trus, 1993). El flujo de genes (FG) se obtuvo de la multiplicación de las matrices $X'ZTQ$, y se aplicó como una medida geométrica de conectividad, y como una medida cuantitativa entre dos grupos al tomar la diferencia absoluta entre la suma de los elementos de la diagonal y la suma de los elementos fuera de la diagonal.

8) Varianza de la deriva genética (Kennedy y Trus, 1993). El promedio de relaciones genéticas entre y dentro de unidades de manejo se obtuvo al dividir cada elemento de la diagonal de la matriz $X'ZAZ'X$ entre el número de registros al cuadrado de cada unidad, y los elementos fuera de la diagonal entre el producto del número de registros en las unidades involucradas. La matriz resultante se interpretó como los componentes genéticos de la (co)varianza de la deriva genética (VDG) entre las unidades de manejo; así, la VDG entre grupos fue igual a la suma de los elementos de la diagonal menos la suma de los elementos fuera de la diagonal.

9) Varianza de las diferencias entre efectos de GC (VdGC) (Kennedy y Trus, 1993). La varianza de la comparación entre el i-ésimo y el j-ésimo grupo se obtuvieron con la siguiente ecuación (Mathur *et al.*, 2002a; Roso *et al.*, 2004):

$$VdGC_{ij} = \text{Var}(\hat{g}_i - \hat{g}_j) = \text{Var}(\hat{g}_i) + \text{Var}(\hat{g}_j) - 2\text{Cov}(\hat{g}_i, \hat{g}_j).$$

Los valores de varianza y covarianza entre grupos ($\hat{g}$) se obtuvieron de la matriz $\{X'X - X'Z(Z'Z + \lambda A^{-1})^{-1}Z'X\}^{-1} \sigma_e^2$.

10) Grado de conectividad (Mathur *et al.*, 2002a,b). El grado de conectividad (GrC) entre el i-ésimo y el j-ésimo grupo se obtuvo por:

$$GrC_{ij} = \frac{\text{Cov}(\hat{g}_i, \hat{g}_j)}{\sqrt{\text{Var}(\hat{g}_i) \text{Var}(\hat{g}_j)}} \times 100$$

Los componentes de (co)varianzas con un modelo animal simple fueron obtenidos de la matriz de VEP ($VEP = C^{zz} \sigma_e^2$, en Apéndice I).

11) Correlación de las varianzas de los errores de predicción de VG (Lewis *et al.*, 1999). La correlación de las varianzas de los errores de predicción de VG (r_{ij}) se obtuvo por:

$$r_{ij} = \frac{\text{CEP}(\hat{a}_i, \hat{a}_j)}{\sqrt{\text{VEP}(\hat{a}_i) \text{VEP}(\hat{a}_j)}}$$

donde $\hat{a}_i$ es el VG predicho para el i -ésimo animal. Para evaluar la conectividad entre GC, se obtuvo el promedio de este estadístico para todos los pares de animales en los diferentes GC.

12) Número total de lazos genéticos directos entre grupos (Fries y Roso, 1997; Fries, 1998; Roso *et al.*, 2004). El número total de lazos genéticos directos entre grupos contemporáneos debidos a sementales y hembras comunes se obtuvo como se describe en el capítulo anterior. Dos GC se consideraron conectados con al menos un lazo genético entre ellos.

3.4.3 Criterios de comparación

Se utilizaron los tres primeros casos simulados para mostrar los métodos cualitativos, y los siete para los métodos cuantitativos y para su comparación. La comparación de los métodos de conectividad aplicados al ejemplo simulado, se realizó siguiendo tres criterios principales: facilidad de cómputo, definida como la complejidad para obtener las matrices requeridas, identificación de GC desconectados, e identificación de GC conectados indirectamente. Además, se obtuvieron coeficientes de correlación simple entre los métodos cuantitativos, con la finalidad de tener una aproximación de su relación.

3.5 Resultados y discusión

3.5.1 Aplicación de los métodos para determinar conectividad

1) Método geométrico simple

En la Figura 3.1 se presenta el resultado del producto de las matrices X' y Z , para los tres primeros casos. En el Caso 1 los GC están desconectados; en el Caso 2, el semental 2 conecta al GC₁ y GC₂, ya que tiene progenie en ambos GC; y en el Caso 3, de forma similar, el semental 7 conecta al GC₂ y GC₃, con lo cual indirectamente se conecta el GC₁ y el GC₃.

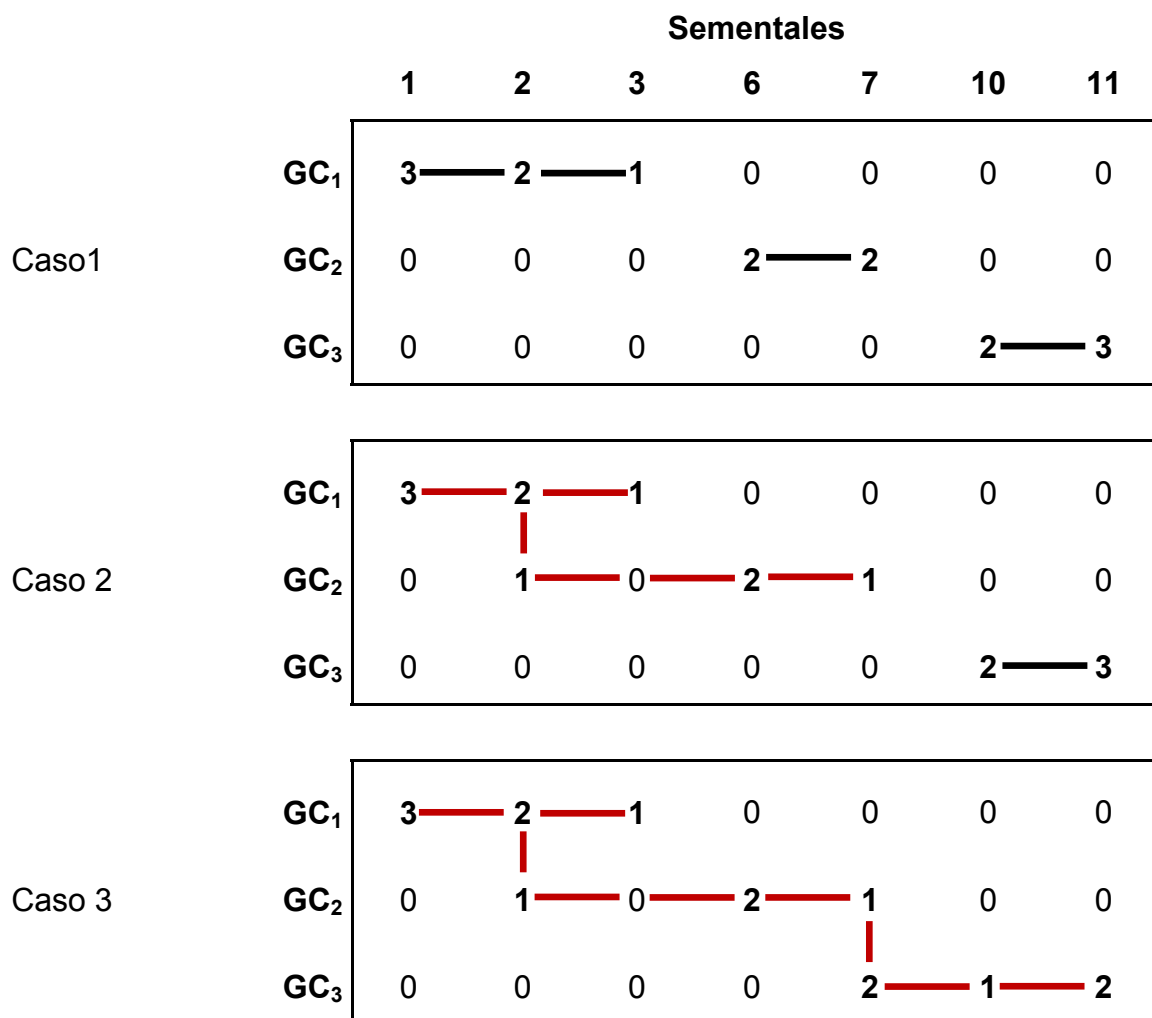


Figura 3.1. Conectividad entre grupos contemporáneos (GC) con el método geométrico simple.

2) Algoritmo para identificar los subgrupos conectados

Los animales con registro, en el ejemplo planteado, están divididos en tres GC y provienen de siete padres (sementales). Para identificar los subgrupos conectados vía sementales, el algoritmo presentado por Fernando *et al.* (1983), considera los siguientes pasos.

Paso 1. Los vectores (7x1) para GC ($i = 1, 2$ y 3) son:

	Caso 1			Caso 2			Caso 3		
Semental	GC ₁	GC ₂	GC ₃	GC ₁	GC ₂	GC ₃	GC ₁	GC ₂	GC ₃
1	1	0	0	1	0	0	1	0	0
2	1	0	0	1	2	0	1	2	0
3	1	0	0	1	0	0	1	0	0
6	0	2	0	0	2	0	0	2	0
7	0	2	0	0	2	0	0	2	3
10	0	0	3	0	0	3	0	0	3
11	0	0	3	0	0	3	0	0	3

Paso 2, para GC₁. Cálculo de $c_1 = c_0 + GC_1$, donde c_0 es un vector nulo:

Caso 1: $c'_1 = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$

Caso 2: $c'_1 = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$

Caso 3: $c'_1 = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$

Paso 3 y 4, para GC₁. Examina los elementos de c_1 . Ninguno de esos elementos es mayor que uno, por lo que el vector c_1 en los tres casos permanece sin cambios.

Paso 2, para GC₂. Cálculo de $c_2 = c_1 + GC_2$:

Caso 1: $c'_2 = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 1 & 2 & 2 & 0 & 0 \end{bmatrix}$

Caso 2: $c'_2 = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 3 & 2 & 2 & 0 & 0 \end{bmatrix}$

Caso 3: $c'_2 = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 3 & 2 & 2 & 0 & 0 \end{bmatrix}$

Paso 3 y 4, para GC₂. Examina los elementos de c_2 . En el Caso 1, los elementos de c_2 son menores que dos, por lo que el vector permanece sin cambios; sin embargo, en el Caso 2 y 3, el tercer elemento de c_2 (3) es mayor que dos, y el primer y segundo elemento (1) son $3 - 2$, por lo que el vector c_2 , en ambos casos, es cambiado a:

Caso 1: $c'_2 =$

1	1	1	2	2	0	0
---	---	---	---	---	---	---

 Sin cambios

Caso 2: $c'_2 =$

2	2	2	2	2	0	0
---	---	---	---	---	---	---

 Vector cambiado

Caso 3: $c'_2 =$

2	2	2	2	2	0	0
---	---	---	---	---	---	---

 Vector cambiado

donde todos los elementos de c_2 son menores o iguales a dos.

Paso 2, para GC_3 . Cálculo de $c_3 = c_2 + GC_3$:

Caso 1: $c'_3 =$

1	1	1	2	2	3	3
---	---	---	---	---	---	---

Caso 2: $c'_3 =$

2	2	2	2	2	3	3
---	---	---	---	---	---	---

Caso 3: $c'_3 =$

2	2	2	2	5	3	3
---	---	---	---	---	---	---

Paso 3 y 4, para GC_3 . Examina los elementos de c_3 . En el Caso 1 y 2, los elementos de c_3 son menores que tres, por lo que el vector permanece sin cambios; sin embargo, en el Caso 3, el quinto elemento (5) es mayor que tres, y los elementos uno a cuatro (2) son $5 - 3$, por lo que el vector c_3 es cambiado:

Caso 1: $c'_3 =$

1	1	1	2	2	3	3
---	---	---	---	---	---	---

 Sin cambios

Caso 2: $c'_3 =$

2	2	2	2	2	3	3
---	---	---	---	---	---	---

 Sin cambios

Caso 3: $c'_3 =$

3	3	3	3	3	3	3
---	---	---	---	---	---	---

 Vector cambiado

Este último vector (c_3), en el Caso 1, tiene tres tipos de elementos, indicando que los tres GC están desconectados; en el Caso 2, el vector tiene dos tipos de elementos, indicando que hay dos subgrupos conectados en la base de datos ($GC_1 \text{ y } 2 = 2$ y $GC_3 = 3$); en el Caso 3, el vector sólo tiene un tipo de elemento (3), lo que indica que los tres GC están conectados genéticamente, vía sementales.

3) Covarianza genética (a_{ij}) promedio entre animales de diferentes grupos

Los resultados de este método para los escenarios planteados, se presentan en el Cuadro 3.2. El promedio de relaciones genéticas aditivas dentro de GC disminuyó al incrementar la conectividad, dando como resultado un aumento de

las relaciones genéticas aditivas entre GC. Las relaciones genéticas de animales dentro y entre GC tienen efectos opuestos. Lo que es similar a lo observado por Kennedy y Trus (1993), y Hanocq y Boichard (1999).

Cuadro 3.2. Covarianza genética (a_{ij}) promedio de animales dentro y entre grupos contemporáneos (GC), en los casos (C) simulados.

Submatrices	Orden (matriz)	Promedio a_{ij}						
		C 1	C 2	C 3	C 4	C 5	C 6	C 7
<i>Entre GC</i>								
GC ₁ y GC ₂	6x4	0	0.043	0.043	0.057	0.124	0.118	0.091
GC ₂ y GC ₃	4x5	0	0	0.038	0.038	0.144	0.150	0.113
GC ₁ y GC ₃	6x5	0	0	0	0	0.096	0.123	0.115
<i>Dentro de GC</i>								
GC ₁	6x6	0.175	0.175	0.175	0.175	0.125	0.125	0.088
GC ₂	4x4	0.188	0.125	0.125	0.125	0.208	0.146	0.042
GC ₃	5x5	0.225	0.225	0.150	0.113	0.088	0.050	0.025

El promedio de relaciones genéticas aditivas entre GC fue cero para el Caso 1, por lo que se consideran desconectados; en el Caso 2 únicamente el GC₁ y el GC₂ estuvieron conectados ($a_{ij}=0.043$); en el Caso 3 y 4, el GC₁ estuvo conectado con el GC₂, y éste con el GC₃ ($a_{ij}>0$); en el resto de los casos, los GC estuvieron conectados directamente.

El porcentaje de elementos a_{ij} mayores que cero (Cuadro 3.3) es un indicador de conectividad adicional a la covarianza genéticas promedio (a_{ij}) de animales dentro y entre GC. Este indicador tiene una correlación alta (0.99 y 0.92) con el promedio de relaciones genéticas directas entre animales de diferentes GC y entre animales dentro de GC, respectivamente. El porcentaje de elementos $a_{ij}>0$ fue mayor en las submatrices de animales dentro de GC que el de submatrices de animales entre GC, mostrando una tendencia similar al promedio de relaciones genéticas aditivas.

Cuadro 3.3. Porcentaje de elementos a_{ij} (covarianza genética) mayores que cero, para los escenarios (C) simulados.

Submatrices	Elementos $a_{ij} > 0$ (%)						
	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5	C 6	C 7
<i>Entre GC^z</i>							
GC ₁ y GC ₂	0	25.0	25.0	25.0	54.2	54.2	37.5
GC ₂ y GC ₃	0	0	20.0	20.0	65.0	60.0	45.0
GC ₁ y GC ₃	0	0	0	0	43.3	46.7	40.0
<i>Dentro de GC</i>							
GC ₁	86.7	86.7	86.7	86.7	60.0	60.0	40.0
GC ₂	83.3	66.7	66.7	83.3	83.3	66.7	33.3
GC ₃	90.0	90.0	80.0	70.0	60.0	20.0	10.0

^zGC = grupo contemporáneo.

Este método no puede identificar GC conectados indirectamente; sin embargo, es posible representar los promedios de relaciones genéticas aditivas en la parte triangular inferior o superior de una tabla de doble entrada y determinar la conectividad entre GC, aplicando el principio del método geométrico simple, por ejemplo, para el Caso 3 se muestra en la Figura 3.2:

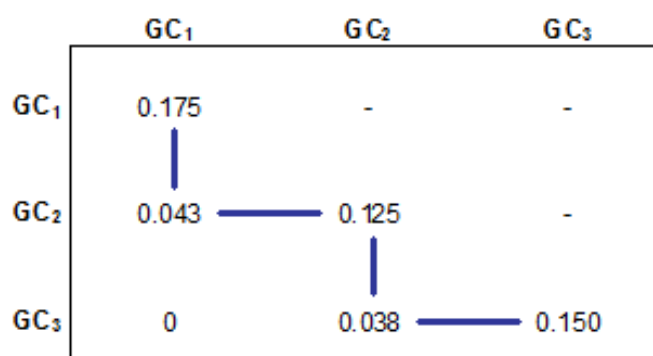


Figura 3.2. Conectividad entre grupos contemporáneos (GC) con el método geométrico simple utilizando los valores de covarianza genética (a_{ij}) promedio.

4) Índice de conectividad

Los índices de conectividad (IC(x), Cuadro 3.4) para los casos estudiados variaron de 0.54 a 0.78 (24%), lo cual indica un grado de conectividad intermedio entre los GC. Los valores de este indicador aumentaron al adicionar relaciones de parentesco entre animales de diferentes GC (Caso 1 a Caso 7).

Cuadro 3.4. Índice de conectividad (IC(x)) entre grupos contemporáneos (GC) en los casos (C) simulados.

Contraste	IC(x)						
	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5	C 6	C 7
GC ₁ - GC ₂	0.56	0.62	0.62	0.63	0.69	0.71	0.74
GC ₂ - GC ₃	0.56	0.57	0.63	0.64	0.73	0.77	0.78
GC ₁ - GC ₃	0.54	0.54	0.56	0.57	0.70	0.75	0.78

En el Caso 1, el IC para los tres contrastes fue de magnitud media, al igual que los contrastes GC₂ - GC₃ y GC₁ - GC₃ del Caso 2, lo cual indica cierto grado de conectividad entre los GC; sin embargo, estos GC se simularon sin relaciones de parentesco, por lo que el método no identificó los GC desconectados. En los Casos 3 y 4, el IC(x) entre el GC uno y tres (conectividad indirecta) es muy parecido al IC de los GC simulados sin conexión, pero ligeramente superior, por lo que podría indicar que el método puede identificar GC conectados en forma indirecta. En el resto de los casos, los valores del indicador reflejan mayor conectividad entre los GC.

5) Coeficiente de determinación

Los coeficientes de determinación (CD(x)) para los casos ejemplificados se presentan en el Cuadro 3.5. Los CD(x) para el Caso 1 son bajos pero no indican desconexión; en el Caso 2, el CD mayor corresponde al contraste del GC₁ - GC₂; en el Caso 3 y 4, el CD menor es para el contraste del GC₁ - GC₃, que están conectados indirectamente; y en los Casos 5 a 7, los CD(x) indican

generalmente mejor conexión entre los GC. Este método cuantifica conectividad indirecta entre GC, pero no permite determinar GC desconectados. De manera general, el valor de los $CD(x)$ indica que la confiabilidad de las comparaciones de VG entre los animales de los GC es muy baja en todos los casos.

Cuadro 3.5. Coeficiente de determinación ($CD(x)$) entre grupos contemporáneos (GC) en los casos (C) simulados.

Contraste	$CD(x)$						
	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5	C 6	C 7
$GC_1 - GC_2$	0.0026	0.0123	0.0183	0.0235	0.0374	0.038	0.0305
$GC_2 - GC_3$	0.0051	0.0093	0.0217	0.0373	0.0362	0.0322	0.0091
$GC_1 - GC_3$	0.0051	0.0089	0.0062	0.0215	0.0104	0.0218	0.0245

El método permite conocer la confiabilidad o exactitud con que se pueden comparar los VG de dos animales dentro de un mismo o en diferentes GC. Para ilustrar lo anterior, en el Cuadro 3.6 se muestra el CD para algunos pares de animales ($a_i - a_j$). La confiabilidad de la comparación del VG de animales dentro de GC fue mayor que la de animales en diferentes GC ($a_{23} - a_{24}$ vs resto de comparaciones) y la confiabilidad de la comparación entre animales de GC desconectados (Caso 1) es menor que entre animales de GC conectados.

Cuadro 3.6. Coeficiente de determinación ($CD(x)$) entre algunos pares de animales ($a_i - a_j$), en los casos (C) simulados.

Contraste	GC^z	$CD(x)$		
		C 1	C 2	C 3
$a_{23} - a_{24}$	1	0.258	0.258	0.258
$a_{23} - a_{29}$	1 y 2	0.182	0.198	0.198
$a_{29} - a_{37}$	2 y 3	0.162	0.173	0.194
$a_{23} - a_{37}$	1 y 3	0.175	0.175	0.191

^zCG = grupo contemporáneo.

6) VEP de las diferencias en VG entre animales

El promedio de la VEP de la comparación entre animales (VEP(x)) en diferentes grupos, y la VEP de la comparación entre algunos animales, para los escenarios descritos, se presenta en el Cuadro 3.7. El método permite identificar GC conectados indirectamente, pero no GC desconectados. El promedio de VEP de la comparación entre animales de diferentes grupos es mayor para GC conectados indirectamente (contraste GC₁ - GC₃, del Caso 3 y 4), y fue menor (mejor conectividad) para el contraste GC₁ - GC₃ del Caso 5, 6 y 7, donde la conectividad se aseguró vía sementales y hembras comunes, por lo que esta medida de conectividad parece adecuada.

Cuadro 3.7. Varianza del error de predicción de la diferencia en valor genético entre animales y grupos de animales (VEP(x)), para los casos (C) estudiados.

Contraste ^z	VEP(x)						
	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5	C 6	C 7
GC ₁ - GC ₂	129.7	102.0	101.4	95.8	75.1	68.7	59.7
GC ₂ - GC ₃	142.6	130.8	103.7	98.6	67.4	52.2	49.3
GC ₁ - GC ₃	126.4	125.9	113.8	108.5	62.8	47.3	41.1
a ₂₃ - a ₂₄	200.2	200.2	200.2	200.2	237.5	226.9	229.0
a ₂₃ - a ₂₉	294.6	288.8	288.7	284.7	265.2	215.6	251.4
a ₂₉ - a ₃₇	301.6	297.7	290.3	281.3	214.9	252.2	206.0
a ₂₃ - a ₃₇	297.2	297.1	291.4	289.9	261.4	245.9	238.1

^z GC = grupo contemporáneo, a_i = i-ésimo animal. Los contrastes de los casos presentados se muestran en el Apéndice IV, y en el Apéndice V se presenta un extracto (animales con registro) de la matriz de VEP correspondiente a los animales en el pedigrí, para cada caso.

La VEP de la diferencia en VG fue menor para animales dentro de GC (a₂₃ - a₂₄) que para animales entre GC, también fue menor en los casos simulados con mayor número de relaciones genéticas entre GC vía sementales y hembras (C 5 a C7). Al igual que el promedio de VEP de las diferencias entre animales de diferentes GC, no es posible identificar los animales que pertenecen a GC desconectados.

7) Flujo de Genes

Las matrices X, Z y Q requeridas para este método son iguales en todos los casos, lo único que cambia es la matriz T. La expresión $X'ZTQ$ es algunas veces análoga a $X'Z$ del modelo de semental (cuando los sementales y madres forman grupos únicos en Q) y puede ser utilizada como una medida geométrica de conectividad (método geométrico simple). El resultado de $X'ZTQ$ para los tres primeros casos es:

Caso 1			Caso 2			Caso 3		
GC ₁	GC ₂	GC ₃	GC ₁	GC ₂	GC ₃	GC ₁	GC ₂	GC ₃
6.00	0	0	6.00	0	0	6.00	0	0
0	4.00	0	0.75	3.25	0	0.75	3.25	0
0	0	5.00	0	0	5.00	0	1.00	4.00

La suma de los elementos de la *i*-ésima fila de la matriz $X'ZTQ$ da el total de animales en el GC_{*i*}, seis para el GC₁, cuatro para el GC₂ y cinco para el GC₃. El *ij*-ésimo elemento de esta matriz da la contribución genética de ancestros de la unidad *j* a animales con registro de la unidad *i*; así, en el Caso 1 los GC están desconectados, ya que no hay contribución genética entre ellos; en el Caso 2 el GC₁ y el GC₂ están conectados, ya que la contribución genética de GC₁ al GC₂ es de 0.75 ó 18.75%, que puede ser interpretada como el porcentaje de genes del GC₂ procedentes del GC₁. No hubo contribución de genes del GC₂ al GC₁; en el Caso 3, hay contribución genética del GC₁ al GC₂ (18.75%) y del GC₂ al GC₃ (20%), por lo que se consideran conectados, pero la contribución entre el GC₁ y el GC₃ es inexistente, por lo que esta metodología no permite cuantificar conectividad indirecta.

Al tomar la diferencia absoluta entre la suma de los elementos de la diagonal y la suma de los elementos fuera de la diagonal, puede obtenerse una medida cuantitativa simple de conectividad. Esta medida para los casos simulados se presenta en el Cuadro 3.8.

Cuadro 3.8. Diferencia absoluta entre la suma los elementos de la diagonal y la suma de los elementos fuera de la diagonal, para los casos (C) simulados.

Pares de GC ^z	Diferencia absoluta						
	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5	C 6	C 7
GC ₁ y GC ₂	10.0	8.5	8.5	8.0	5.5	4.5	4.0
GC ₂ y GC ₃	9.0	8.3	6.3	6.0	3.3	0.8	0.5
GC ₁ y GC ₃	11.0	11.0	10	10.0	5.5	3.0	1.5

^zGC = grupo contemporáneo

Un valor pequeño indica mejor conectividad, por lo que esta medida indica que el GC₂ y el GC₃ están mejor conectados, en todos los casos. Con esta diferencia absoluta no es posible identificar GC desconectados, por lo que se sugiere utilizarla sólo para GC conectados.

8) Varianza de la deriva genética

Para los tres primeros casos, el resultado de la matriz $X'ZAZ'X$ fue:

	Caso 1			Caso 2			Caso 3		
	GC ₁	GC ₂	GC ₃	GC ₁	GC ₂	GC ₃	GC ₁	GC ₂	GC ₃
GC ₁	11.38	0	0	11.38	1.03	0	11.38	1.03	0
GC ₂	0	6.50	0	1.03	5.50	0	1.03	5.50	0.75
GC ₃	0	0	9.75	0	0	9.75	0	0.75	8.00

Estas matrices representan la suma de las relaciones genéticas dentro y entre GC. Los elementos de la diagonal son mayores que el número de animales, debido a las relaciones genéticas dentro de grupo. El promedio de relaciones genéticas dentro y entre GC, se obtiene al dividir los elementos de la diagonal entre el número de registros del GC al cuadrado, y al dividir los elementos fuera de la diagonal entre el producto del número de registros en cada GC; de esta forma se obtienen las matrices siguientes:

	Caso 1			Caso 2			Caso 3		
	GC ₁	GC ₂	GC ₃	GC ₁	GC ₂	GC ₃	GC ₁	GC ₂	GC ₃
GC ₁	0.316	0	0	0.316	0.043	0	0.316	0.043	0
GC ₂	0	0.406	0	0.043	0.344	0	0.043	0.344	0.038
GC ₃	0	0	0.390	0	0	0.390	0	0.038	0.320

Los elementos de estas matrices pueden interpretarse como los componentes de (co)varianza de la deriva genética entre los GC. Así, una medida simple de conectividad utilizando estas matrices sería: VDG_1 del GC_i y $GC_j = \text{Var}(GC_i) + \text{Var}(GC_j) - 2\text{Cov}(GC_i, GC_j)$, la cual se presenta en el Cuadro 3.9.

Cuadro 3.9. Varianza de la deriva genética (VDG_1) entre grupos contemporáneos (GC) de los casos (C) simulados.

Pares de GC	VDG_1						
	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5	C 6	C 7
GC ₁ y GC ₂	0.722	0.574	0.574	0.545	0.433	0.397	0.342
GC ₂ y GC ₃	0.796	0.734	0.589	0.569	0.389	0.299	0.276
GC ₁ y GC ₃	0.706	0.706	0.636	0.616	0.353	0.268	0.234

Valores pequeños indican mejor conectividad; sin embargo, la VDG para GC desconectados (elementos fuera de la diagonal = cero) indica cierto grado de conectividad, por lo que la medida se modificó quedando de la siguiente manera:

$$VDG_2 \text{ entre el } GC_i \text{ y } GC_j = 1 - [((DGC_i + DGC_j) - 2(FGC_{ij})) / (DGC_i + DGC_j)],$$

donde D = elemento de la diagonal y F = elemento fuera de la diagonal.

Con esta modificación se obtuvo una medida proporcional de la varianza de la deriva genética entre dos GC, donde valores cercanos a uno indican mejor conectividad, y valores de cero indican GC desconectados. Considerando esta modificación, se tendrían los siguientes valores de conectividad (Cuadro 3.10):

Cuadro 3.10. Proporción de la varianza de la deriva genética (VDG_2) entre grupos contemporáneos (GC) de los casos (C) simulados.

Pares de GC	VDG_2						
	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5	C 6	C 7
GC_1 y GC_2	0.000	0.130	0.130	0.174	0.364	0.374	0.348
GC_2 y GC_3	0.000	0.000	0.113	0.117	0.425	0.501	0.449
GC_1 y GC_3	0.000	0.000	0.000	0.000	0.352	0.478	0.495

Los GC desconectados en los diferentes casos tienen valor de $VDG_2 = 0$, por lo que la modificación permite su identificación. Al igual que el método “flujo de genes”, éste tampoco reconoce conectividad indirecta entre GC, pero es posible utilizar los resultados como una medida geométrica de conectividad (método geométrico simple).

9) Varianza de las diferencias entre efectos de GC

Las matrices de $VEP = \{X'X - X'Z(Z'Z + A^{-1}\alpha)^{-1} Z'X\}^{-1} \sigma_e^2$, para el ejemplo presentado, son las siguientes:

$$VEP = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{Caso 1} & \text{Caso 2} & \text{Caso 3} \end{matrix} \\ \begin{matrix} GC_1 \\ GC_2 \\ GC_3 \end{matrix} & \begin{matrix} \begin{matrix} GC_1 & GC_2 & GC_3 \end{matrix} \\ \begin{bmatrix} 123.41 & 0 & 0 \\ 0 & 172.91 & 0 \\ 0 & 0 & 149.68 \end{bmatrix} \end{matrix} \end{matrix} \begin{matrix} \begin{matrix} GC_1 & GC_2 & GC_3 \end{matrix} \\ \begin{bmatrix} 122.92 & 7.70 & 0 \\ 7.70 & 161.16 & 0 \\ 0 & 0 & 149.68 \end{bmatrix} \end{matrix} \begin{matrix} \begin{matrix} GC_1 & GC_2 & GC_3 \end{matrix} \\ \begin{bmatrix} 122.92 & 7.73 & -0.27 \\ 7.73 & 160.58 & 6.94 \\ -0.27 & 6.94 & 136.98 \end{bmatrix} \end{matrix} \end{matrix}$$

Los elementos fuera de la diagonal igual a cero, indican GC desconectados. Así, en el Caso 1, los tres GC están desconectados. La medida de conectividad con este método (Cuadro 3.11) es: $Var(GC_i - GC_j) = Var(GC_i) + Var(GC_j) - 2Cov(GC_i, GC_j)$.

Cuadro 3.11. Varianza (Var) de las diferencias entre efectos de grupos contemporáneos (VdGC), para los casos (C) simulados.

Comparación	VdGC						
	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5	C 6	C 7
Var(GC ₁ - GC ₂)	296.3	268.7	268.1	262.5	241.7	235.4	226.4
Var(GC ₂ - GC ₃)	322.6	310.8	283.7	278.6	247.5	232.2	229.3
Var(GC ₁ - GC ₃)	273.1	272.6	260.4	255.2	209.5	193.9	187.7

La magnitud de esta medida de conectividad sugiere que los GC mejor conectados son el uno y el tres (menor VdGC); sin embargo, en el Caso 1 y 2 se simularon desconectados, y en el Caso 3 y 4, con conectividad indirecta, por lo que esta medida no es muy confiable. De acuerdo con Hanocq *et al.* (1999), el hecho de que la comparación sea indirecta tiende a disminuir la precisión de las estimaciones consideradas.

Este método no permite identificar GC desconectados; sin embargo, la matriz de VEP puede ser utilizada como una medida geométrica de conectividad, con su limitante de no cuantificar el grado de conectividad entre los GC.

10) Grado de conectividad

Las matrices de VEP para los casos presentados en el ejemplo, son exactamente las mismas que las obtenidas para el método “Varianza de las diferencias de los efectos de GC”, y se muestran a continuación para los tres primeros casos:

$$\text{VEP} = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{Caso 1} & \text{Caso 2} & \text{Caso 3} \end{matrix} \\ \begin{matrix} \text{GC}_1 \\ \text{GC}_2 \\ \text{GC}_3 \end{matrix} & \begin{matrix} \begin{matrix} \text{GC}_1 & \text{GC}_2 & \text{GC}_3 \end{matrix} \\ \begin{bmatrix} 123.41 & 0 & 0 \\ 0 & 172.91 & 0 \\ 0 & 0 & 149.68 \end{bmatrix} & \begin{matrix} \text{GC}_1 & \text{GC}_2 & \text{GC}_3 \end{matrix} \\ \begin{bmatrix} 122.92 & 7.70 & 0 \\ 7.70 & 161.16 & 0 \\ 0 & 0 & 149.68 \end{bmatrix} & \begin{matrix} \text{GC}_1 & \text{GC}_2 & \text{GC}_3 \end{matrix} \\ \begin{bmatrix} 122.92 & 7.73 & -0.27 \\ 7.73 & 160.58 & 6.94 \\ -0.27 & 6.94 & 136.98 \end{bmatrix} \end{matrix}$$

Para el Caso 1, la $cov(GC_{1,2}) = 0$, la $var(GC_1) = 123.41$ y la $var(GC_2) = 172.91$, por lo que el grado de conectividad (GrC) entre estos GC es:

$$GrC_{ij} = \frac{Cov(\hat{g}_i, \hat{g}_j)}{\sqrt{Var(\hat{g}_i) Var(\hat{g}_j)}} \times 100 = \frac{0}{\sqrt{(123.41)(172.91)}} \times 100 = 0\%$$

El GrC para el resto de las combinaciones en los siete casos, se presentan en el Cuadro 3.12.

Cuadro 3.12. Grados de conectividad (GrC) entre los grupos contemporáneos (GC) en los casos (C) definidos.

Combinación	GrC (%)						
	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5	C 6	C 7
GC ₁ y GC ₂	0	5.5	5.5	7.2	15.3	15.2	12.8
GC ₂ y GC ₃	0	0	4.7	5.0	16.7	18.5	15.0
GC ₁ y GC ₃	0	0	-0.2	0.3	13.9	18.4	17.8

El GrC en el Caso 1, indica que los GC están desconectados; en el Caso 2, indica que sólo el GC₁ y GC₂ están conectados; y en el resto de los casos, indica que los tres GC están conectados. Este método es capaz de identificar GC conectados indirectamente.

11) Correlación de las varianzas de los errores de predicción de VG

La correlación de las varianzas de los errores de predicción de VG entre el i-ésimo y j-ésimo GC, se obtuvo al promediar las correlaciones (r_{ij}) para todos los pares de animales entre el GC_i y el GC_j. Los resultados de conectividad entre GC y entre algunos animales se presentan en el Cuadro 3.13. Este método permite identificar GC desconectados ($r_{ij} = 0$, en Caso 1 y 2) y conectados indirectamente ($r_{(GC1,GC3)} \neq 0$, en Caso 3 y 4). En general, la correlación de errores de predicción entre GC y entre animales es baja, y tiende a aumentar en los casos cuyos GC tienen mayor número de animales emparentados (Caso 5 a Caso 7).

Cuadro 3.13. Correlación de las varianzas de los errores de predicción (r_{ij}) entre grupos contemporáneos (GC) y entre algunos animales (a_i), para los casos (C), estudiados.

Correlación	r_{ij}						
	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5	C 6	C 7
GC_1, GC_2	0	0.053	0.053	0.067	0.149	0.148	0.121
GC_2, GC_3	0	0	0.049	0.051	0.174	0.190	0.150
GC_1, GC_3	0	0	-0.0018	0.002	0.121	0.161	0.153
a_{23}, a_{24}	0.304	0.304	0.304	0.304	0.128	0.140	0.119
a_{23}, a_{29}	0	0.006	0.006	0.008	0.052	0.205	0.057
a_{29}, a_{37}	0	0	0.005	0.020	0.236	0.080	0.225
a_{23}, a_{37}	0	0	-0.0002	0.0003	0.053	0.081	0.080

Las mayores correlaciones del error de predicción se obtuvieron entre animales de un mismo GC (a_{23}, a_{24}), y es importante señalar que esta correlación es cero para animales de GC desconectados, y muy cercana a cero para animales de GC conectados indirectamente.

12) Número total de lazos genéticos directos entre GC

Para los escenarios considerados, el número de lazos genéticos directos totales (LGT) debidos a sementales (S) y hembras (H) comunes, para los tres primeros casos, se representa en las Figuras 3.3, 3.4 y 3.5. En el Caso 1, el número de LGT para los tres GC es cero, ya que no hay sementales ni hembras comunes, por lo que los GC se consideran desconectados; en el Caso 2, el GC_1 sólo tiene dos LG con el GC_2 , por lo que su número de LGT es dos, y viceversa, en tanto que el GC_3 no tiene LG con los otros GC; en el Caso 3, los tres GC están conectados, el GC_1 tiene dos LGT, el GC_2 tiene cuatro (dos con el GC_1 vía S2 y dos con el GC_3 vía S7), y el GC_3 tiene también dos LGT (vía S7 con el GC_2). El GC_1 y el GC_3 están conectados aun cuando no tienen lazos genéticos en común, pero como ambos los tienen con el GC_2 , éstos se encuentran conectados indirectamente.

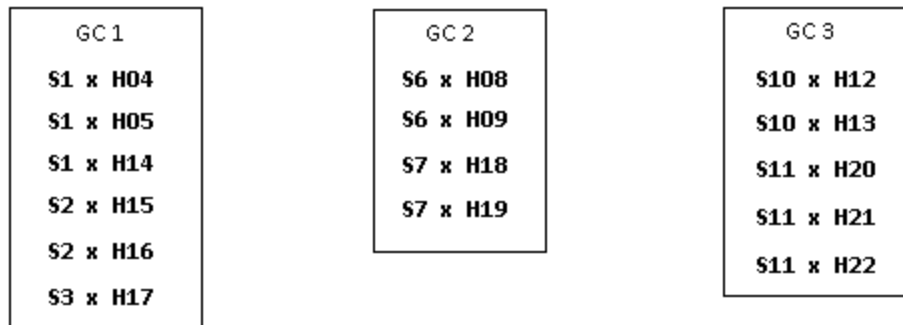


Figura 3.3. Progenitores de animales en grupos contemporáneos (GC), Caso 1.

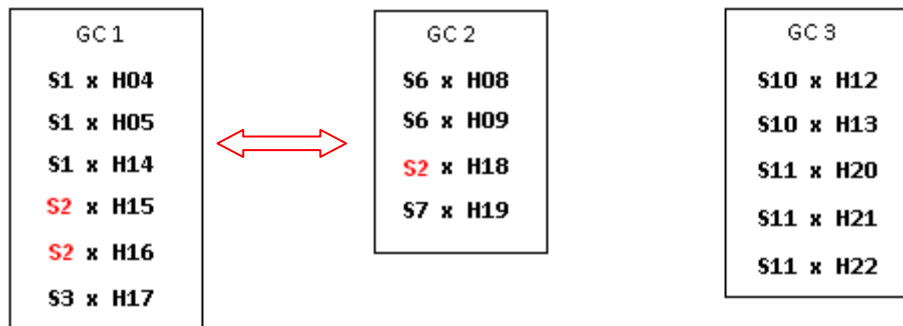


Figura 3.4. Progenitores de animales en grupos contemporáneos (GC), Caso 2.

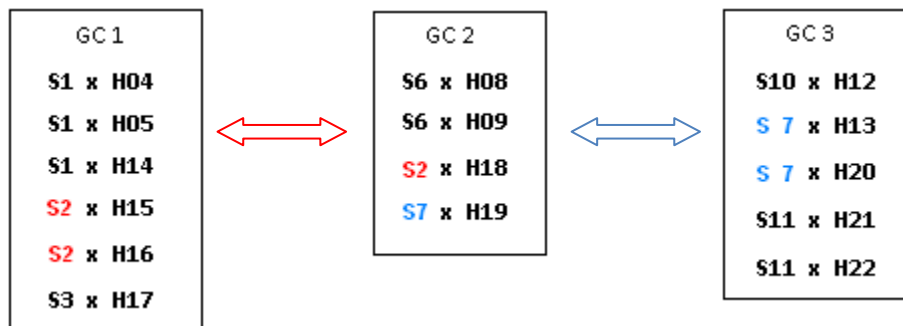


Figura 3.5. Progenitores de animales en grupos contemporáneos (GC), Caso 3.

Este método contabiliza las relaciones genéticas directas de un grupo con todos los demás grupos, siempre que haya animales emparentados entre grupos. En el Cuadro 3.14 se presenta el número de lazos genéticos directos únicamente entre pares de GC, con la finalidad de comparar los métodos utilizados en la simulación. Los escenarios se diseñaron de menor conectividad (Caso 1) a mayor conectividad (Caso 7), lo cual se refleja en el número de lazos genético directos entre pares de GC.

Cuadro 3.14. Número de lazos genéticos directos (LG) entre pares de grupos contemporáneos (GC) debidos a sementales y hembras comunes.

Pares de GC	LG						
	C ^z 1	C 2	C 3	C 4	C 5	C 6	C 7
GC ₁ y GC ₂	0	2	2	2	4	5	7
GC ₂ y GC ₃	0	0	2	2	5	7	8
GC ₁ y GC ₃	0	0	0	0	5	7	9

^zC = caso simulado.

3.5.2 Comparación de métodos de conectividad

El propósito en esta sección fue comparar los métodos de conectividad aplicados al ejemplo simulado, y destacar sus ventajas y desventajas, siguiendo tres criterios principales: facilidad de cómputo, identificación de GC desconectados, e identificación de conectividad indirecta.

En el Cuadro 3.15 se presenta un resumen de las matrices requeridas para determinar conectividad entre GC con los métodos utilizados en la simulación. Los métodos aplicados al ejemplo varían en complejidad, van desde aquellos que no requieren operaciones de matrices para su implementación, como el algoritmo para identificar los grupos conectados presentado por Fernando *et al.* (1983), y el número total de lazos genéticos directos entre grupos (Fries y Roso, 1997; Fries, 1998; Roso *et al.*, 2004), hasta aquellos que requieren la inversa de la matriz de coeficientes de las ecuaciones de modelos mixtos (EMM), como el índice de conectividad, y el coeficiente de determinación, entre otros. Las matrices más complejas, sobre todo para poblaciones grandes, son la inversa de la matriz de coeficientes de un modelo completo (C_c^{zz}) y de uno reducido (sin efectos de GC, C_r^{zz}); sin embargo, la obtención de la matriz de relaciones genéticas aditivas (A) también puede ser complicada o tardada, por lo que los métodos que dependen de estas matrices son poco prácticos.

Cuadro 3.15. Orden de las matrices requeridas en los métodos de conectividad aplicados.

Método ^Z	Matrices (orden)							
	X	Z	T	Q	A	A ⁻¹	C _c ^{zz}	C _r ^{zz}
MGS	15x3	15x7	-	-	-	-	-	-
Alg ^Y	-	-	-	-	-	-	-	-
Cov(a _{ij})	-	-	-	-	37x37	-	-	-
IC(x)	15x3	15x37	-	37x3	-	37x37	37x37	37x37
CD(x)	15x3	15x37	-	-	37x37	37x37	37x37	-
VEP(x)	15x3	15x37	-	-	-	37x37	37x37	-
FG	15x3	15x37	37x13	13x3	-	-	-	-
VDG	15x3	15x37	-	-	37x37	-	-	-
VdGC	15x3	15x37	-	-	-	37x37	-	-
GrC	15x3	15x37	-	-	-	37x37	37x37	-
r _{ij}	15x3	15x37	-	-	-	37x37	37x37	-
LG _T ^Y	-	-	-	-	-	-	-	-

^Z MGS = método geométrico simple, Alg = algoritmo para identificar grupos conectados, Cov(a_{ij}) = covarianza genética promedio, IC(x) = índice de conectividad, CD(x) = coeficiente de determinación, VEP(x) = varianza del error de predicción de las diferencias en VG, FG = flujo de genes, VDG = varianza de la deriva genética, VdGC = varianza del error de predicción de las diferencias entre GC, GrC = grado de conectividad, r_{ij} = correlación de las varianzas de los errores de predicción entre VG, LG_T = número de lazos genéticos directos totales debidos a sementales y hembras comunes.

^Y Estos métodos parten de algoritmos que evitan operaciones con matrices completas.

En el Cuadro 3.16 se muestra la escala de los métodos de conectividad aplicados al ejemplo, y su capacidad para identificar GC desconectados y conectados indirectamente. El método geométrico simple y el algoritmo para identificar los grupos conectados son muy efectivos para indicar cuáles GC están desconectados y cuáles conectados directa e indirectamente; sin embargo, no proporcionan una medida del grado de la conectividad entre los GC. Se sugiere usar el método geométrico simple preferentemente, en bases de datos con pocos GC y pocos padres de crías con registro de comportamiento, por cuestiones operacionales. El algoritmo presentado por Fernando *et al.* (1983) no tiene esta limitante, siendo factible su utilización en bases de datos grandes.

Cuadro 3.16. Escala de los métodos de conectividad y capacidad de identificar grupos contemporáneos (GC) desconectados y conectados indirectamente.

Métodos ^z	GC desconectados	Conectividad indirecta	Escala	Mejor conectividad
MGS	✓	✓	-	-
Alg	✓	✓	-	-
Cov(a _{ij})	✓	-	≥ 0	Valores mayores
IC(x)	-	✓	0 a 1	Valores mayores
CD(x)	-	✓	0 a 1	Valores mayores
VEP(x)	-	✓	≥ 0	Valores menores
FG	-	-	≥ 0	Valores menores
VDG ₁	-	-	≥ 0	Valores menores
VDG ₂	✓	-	0 a 1	Valores mayores
VdGC	-	✓	≥ 0	Valores menores
GrC	✓	✓	%	Valores mayores
r _{ij}	✓	✓	-1 a 1	Valores extremos
LG _T	✓	✓	≥ 0	Valores mayores

^z MGS = método geométrico simple, Alg = algoritmo para identificar grupos conectados, Cov(a_{ij}) = covarianza genética promedio, IC(x) = índice de conectividad, CD(x) = coeficiente de determinación, VEP(x) = varianza del error de predicción de las diferencias en VG, FG = flujo de genes, VDG₁ = varianza de la deriva genética, VDG₂ = varianza de la deriva genética modificada, VdGC = varianza del error de predicción de las diferencias entre GC, GrC = grado de conectividad, r_{ij} = correlación de las varianzas de los errores de predicción entre VG, LG_T = número de lazos genéticos directos totales debidos a sementales y hembras comunes.

La covarianza genética promedio entre animales de diferentes grupos (Cov(a_{ij})) es útil para determinar si dos grupos están conectados directamente, pero no permite detectar conectividad genética indirecta, y aunque su obtención es menos complicada que la de los métodos que requieren invertir la matriz de coeficientes de las EMM, el cálculo de la matriz de relaciones genéticas aditivas (A) para bases de datos grandes puede ser complicado. Hao *et al.* (2004) recomiendan el uso de este método, ya que es una medida directa de conectividad y puede ser implementado fácilmente.

Los resultados obtenidos en los casos simulados indican que el índice de conectividad (IC) no permite identificar GC desconectados, lo que es similar a lo

reportado por Laloë *et al.* (1996) y Moreno *et al.* (2003). Moreno *et al.* (2003) y Hanocq y Boichard (1999) también observaron que al introducir relaciones de parentesco entre machos dentro de grupo (menor conexión entre grupos) no ayuda a identificar la pérdida de conexión y disminuye el cociente del contraste. Al parecer el IC(x) es capaz de identificar GC conectados indirectamente.

De acuerdo con Hanocq y Boichard (1999), el IC(x) no tiene en cuenta la cantidad de información (registros de progenie) en el análisis. Cuando se dispone de pocos registros de comportamiento, es posible que IC(x) esté cerca de uno, mientras que la confiabilidad real de las comparaciones de VG puede ser muy baja. Hanocq *et al.* (1996), Laloë *et al.* (1996), Moreno *et al.* (2003), Roso *et al.* (2004) y Hao *et al.* (2004) reportaron situaciones similares al utilizar el índice general de conectividad ($\gamma' = (|C_R|/|C_C|)^{1/n}$), que está directamente relacionado con el IC(x). Por lo anterior, el IC(x) es un estadístico poco confiable.

En el estudio de conectividad de Foulley *et al.* (1992), el criterio γ' nunca fue cero, ya que C_R y C_C son siempre positivas definidas, por lo que los efectos aleatorios siempre son estimables, lo mismo ocurre para el IC. Desde un punto de vista teórico, la desconexión completa entre efectos aleatorios nunca puede ocurrir, Foulley *et al.* (1990; 1992) lo explican en detalle.

Con el coeficiente de determinación (CD) los contrastes siempre son estimables, ya que el efecto de animal en el modelo es considerado aleatorio, por lo que las comparaciones de los valores genéticos pueden teóricamente ser realizadas (Laloë, 1993; Hanocq *et al.*, 1999). Lo anterior se corroboró en el ejemplo presentado, ya que el CD(x) no fue capaz de identificar GC desconectados; sin embargo, los GC desconectados presentaron los menores CD(x), seguidos por los GC conectados indirectamente. Este método se sugiere para tener una medida de confiabilidad de las comparaciones entre animales de diferentes grupos, siempre y cuando los grupos estén conectados. La aplicación rutinaria de este método en las evaluaciones genéticas con muchos datos

puede ser difícil, ya que se requiere invertir la matriz de coeficientes de las EMM; sin embargo, Fouilloux y Laloë (2001 y 2006) han sugerido métodos de muestreo y análisis de Clúster para superar esta dificultad.

Los resultados obtenidos por Hanocq *et al.* (1999) muestran que el IC responde sólo a la estructura de los datos, mientras que el CD mide también la cantidad de información. El IC tomó el valor de uno para las dos estructuras de datos completas y equilibradas, diferenciados únicamente por el número de crías, y el valor del CD fue 0.78 y 0.88, donde el valor mayor fue para la estructura con mayor número de crías. Los autores concluyeron, que de manera general, el IC permite describir la estructura de los datos de una población, y el CD de contraste, permite indicar en el marco de las evaluaciones genéticas, la precisión de la comparación permitida por la conexión de los grupos.

El IC igual a uno (datos perfectamente balanceados) es deseable en ciertos pasos de la evaluación genética, pero es muy difícil tener progreso genético y mantener la estructura de datos completamente balanceada (Kuehn *et al.*, 2007). Laloë *et al.* (1996) advirtieron que programas diseñados para incrementar la conectividad por aumentos en CD o IC, o disminución de la VEP(x), pueden disminuir el progreso genético debido a la menor intensidad de selección.

El promedio de la varianza del error de predicción de las diferencias en los VG predichos entre animales en diferentes grupos (VEP(x)), argumentada por Kennedy y Trus (1993) y Roso *et al.* (2004) como la medida más apropiada de conectividad, identificó GC conectados indirectamente, pero no GC desconectados. La VEP(x) fue mayor para GC desconectados y conectados indirectamente, y menor para contrastes entre GC donde la conectividad se aseguró vía sementales y hembras comunes, por lo que esta medida de conectividad parece adecuada.

De los métodos utilizados por Roso *et al.* (2004) para evaluar la conectividad genética entre grupos de prueba (VEP(X), VdGC, GrC y LGT), la VEP(x) fue el más adecuado; sin embargo, el cómputo de este estadístico es muy tardado y poco factible aplicarlo rutinariamente.

El IC(x), CD(x), y VEP(x) son los tres principales estadísticos de conectividad propuestos en la literatura. Laloë *et al.* (1996) encontraron que la VEP(x) da resultados diferentes al CD, porque la reducción de variabilidad en los VG debida a relaciones genéticas aditivas no es considerada en el contraste (x). Los autores sugieren que la VEP(x) puede ser utilizada como una medida para probar la hipótesis nula de que el contraste (x) es cero; por otro lado, el CD(x) mide el grado de conectividad cuando la prueba de hipótesis del contraste es diferente de cero.

Kuehn *et al.* (2007) simulieron varios escenarios con la finalidad de identificar estrategias para establecer conectividad y reducir los sesgos potenciales en la comparación de VG predichos de animales en diferentes unidades. Utilizaron r_{ij} , GrC_{ij} y CD para determinar conectividad en los escenarios. Sólo el CD mantuvo una relación con los sesgos entre escenarios, siendo una medida directa de la reducción proporcional de sesgos, en cambio r_{ij} y GrC_{ij} variaron dependiendo del tipo de conexión. El CD es difícil de obtener en evaluaciones genéticas rutinarias, ya que requiere el cálculo de la inversa de la matriz de coeficientes; sin embargo, la VEP(x) está fuertemente relacionada con el CD y puede ser obtenida usando absorción de matrices.

El método de flujo de genes, sugerido por Kennedy y Trus (1993), en el ejemplo planteado permitió identificar (visualmente) grupos desconectados y conectados directamente, pero no permitió identificar grupos conectados indirectamente. Este método indicó, en el Caso 3, que los GC mejor conectados fueron dos y tres, contrario a lo observado para la mayoría de los métodos aplicados al ejemplo. En la práctica puede ser difícil identificar animales fundadores (matriz Q) y obtener la matriz T, sobre todo para bases de datos grandes. Por lo que

este método no es un buen candidato para determinar conectividad genética en datos de campo.

La varianza de la deriva genética entre grupos (VDG_1), también sugerido por Kennedy y Trus (1993), no permitió identificar GC desconectados; sin embargo, éstos se pueden inferir cuando los elementos de la matriz de (co)varianza de la deriva genética son cero. La modificación sugerida a este método (VDG_2) permite identificar GC desconectados y la escala de medición es más fácil de interpretar, pero no es posible identificar GC conectados indirectamente. A pesar de que este método no requiere de la inversa de la matriz de coeficientes de las EMM, requiere de la matriz A, por lo que su aplicación se limita a bases de datos pequeñas. Además, de acuerdo con Mathur *et al.* (2002a,b), los métodos basados en relaciones genéticas entre animales, frecuentemente dan peores resultados.

Con el método de varianza de las diferencias entre efectos de GC (VdGC), se pueden inferir GC desconectados a partir de la matriz de VEP (elementos fuera de la diagonal = cero), e identifica los grupos conectados indirectamente; sin embargo, el valor de conectividad para éstos es mayor que el de los GC conectados directamente. De acuerdo con Hanocq *et al.* (1999), el hecho de que la comparación sea indirecta disminuye la precisión de las estimaciones consideradas. El método requiere la obtención de la matriz de VEP, lo que puede ser una limitante en bases de datos grandes.

Roso *et al.* (2004) mencionan que el método VdGC no identifica grupos desconectados, y efectivamente, aplicando la igualdad considerada en este método: $Var(\hat{g}_i - \hat{g}_j) = Var(\hat{g}_i) + Var(\hat{g}_j) - 2Cov(\hat{g}_i, \hat{g}_j)$, para una covarianza entre el GC_i , y el GC_j igual a cero (desconexión), siempre se va a obtener un valor mayor que cero, indicando cierto grado de conectividad. Pero como se indicó anteriormente, los GC desconectados se pueden inferir de la matriz de VEP.

En el ejemplo del presente estudio, el grado de conectividad (GrC) fue capaz de identificar GC conectados indirectamente, y también GC totalmente desconectados, lo que coincide con Mathur *et al.* (2002a), pero es contrario a lo publicado por Roso *et al.* (2002). En todo caso, estas diferencias pueden superarse, ya que los subgrupos desconectados se pueden determinar con otro método, y el GrC puede indicar si la conectividad entre grupos es suficiente para comparar apropiadamente los VG.

La desventaja del GrC es la capacidad computacional requerida para su determinación (Hao *et al.*, 2004). Además, Roso *et al.* (2002) encontraron que el GrC decrece linealmente cuando disminuye el tamaño de grupo (correlación = 0.95), por lo que puede favorecer los grupos grandes. Mathur *et al.* (2002a) reportaron una tendencia similar.

Moreno *et al.* (2003) demostraron que la correlación de conectividad (r_{ij}) permite diferenciar situaciones donde no existe conectividad entre grupos; en el ejemplo presentado, se corroboraron estas situaciones, además el método es capaz de identificar GC conectados indirectamente, y su escala es fácil de interpretar (-1 a 1).

De acuerdo con Kuehn *et al.* (2008), un estadístico de conectividad ideal debe medir el riesgo de sesgos potenciales en la comparación de VG entre unidades, debido a diferencias iniciales en medias genéticas. En su estudio de simulación, la correlación de conectividad (r_{ij}) fue más consistente que la VEP(x) para medir el riesgo de sesgos en la comparación de VG entre unidades, por lo que sugieren utilizar este estadístico como medida de conectividad entre grupos. Valores de 0.05 indican buena conectividad y 0.10 excelente, permitiendo tomar decisiones de selección entre unidades. Con estos valores de conectividad, permanecen aproximadamente 20 y 10% de los sesgos debidos a diferencias iniciales en las medias de los grupos, respectivamente.

De acuerdo con Roso *et al.* (2004), el número total de lazos genéticos directos entre grupos (LG_T) debido a sementales y hembras comunes, permite detectar

grupos desconectados, lo cual fue corroborado en el ejemplo presentado en este estudio. Este método también considera conectividad indirecta. Es uno de los métodos que demanda menos capacidad de cómputo y puede potencialmente ser usado como rutina en evaluaciones genéticas para medir la conectividad. Además, es menos dependiente del tamaño de grupo que el GrC (correlación 0.81 vs 0.95); sin embargo, de acuerdo con Hao *et al.* (2004), tiene desventajas teóricas que necesitan ser solucionadas para su aplicación.

Correlación entre los métodos de conectividad

En el Cuadro 3.17 se presentan los coeficientes de correlación simple entre los métodos de conectividad aplicados en la población simulada. De manera general, el coeficiente de correlación entre la mayoría de los métodos fue alto ($>|0.9|$), excepto para el método CD(x), y algunas combinaciones con el método VdGC. Los coeficientes de correlación entre el CD(x) y el resto de los métodos variaron de $|0.41|$ a $|0.66|$, obteniendo el mayor valor con el método correlación de las varianzas de los errores de predicción entre VG (r_{ij}) de animales en diferentes GC. Los coeficientes de correlación entre el método VdGC y el resto de los métodos fueron de magnitud media a alta ($>|0.7|$), excepto con el CD(x) (-0.41).

La correlación obtenida entre LGT y el GrC (0.94) fue superior a la reportada por Roso *et al.* (2002, 2004; 0.86), quienes asociaron LGT menores que 400 y GrC menores que 1.0 con incrementos rápidos de VEP entre las diferencias de VG de sementales de diferentes grupos. El método de LGT mostró una clara asociación con VEP de las diferencias en VG de animales en diferentes grupos (VEP(x)), y con VdGC (correlación de -0.97 y -0.85, respectivamente), la cual es superior a la reportada por Roso *et al.* (2002, 2004; correlación de -0.66 y -0.64, respectivamente), por lo que el método de LGT es un buen indicador de conectividad.

Cuadro 3.17. Coeficientes de correlación simple entre los métodos de conectividad.

Método ^z	a_{ij}	IC(x)	CD(x)	VEP(x)	FG	VDG1	VDG2	VdGC	GrC	r_{ij}
IC(x)	0.943	1	0.589	-0.972	-0.977	-0.971	0.978	-0.808	0.963	0.959
CD(x)	0.671	0.589	1	-0.577	-0.560	-0.554	0.585	-0.409	0.631	0.660
VEP(x)	-0.928	-0.972	-0.577	1	0.913	1.000	-0.969	0.917	-0.959	-0.944
FG	-0.905	-0.977	-0.560	0.913	1	0.912	-0.941	0.704	-0.918	-0.923
VDG ₁	-0.925	-0.971	-0.554	1.000	0.912	1	-0.969	0.921	-0.957	-0.941
VDG ₂	0.980	0.978	0.585	-0.969	-0.941	-0.969	1	-0.841	0.995	0.989
VdGC	-0.772	-0.808	-0.409	0.917	0.704	0.921	-0.841	1	-0.833	-0.791
GrC	0.990	0.963	0.631	-0.959	-0.918	-0.957	0.995	-0.833	1	0.994
r_{ij}	0.998	0.959	0.660	-0.944	-0.923	-0.941	0.989	-0.791	0.994	1
LGT	0.905	0.981	0.496	-0.968	-0.948	-0.971	0.966	-0.852	0.943	0.927

^z Cov(a_{ij}) = covarianza genética promedio, IC(x) = índice de conectividad, CD(x) = coeficiente de determinación, VEP(x) = varianza del error de predicción de las diferencias en VG, FG = flujo de genes, VDG₁ = varianza de la deriva genética, VDG₂ = varianza de la deriva genética modificada, VdGC = varianza del error de predicción de las diferencias entre GC, GrC = grado de conectividad, r_{ij} = correlación de las varianzas de los errores de predicción entre VG, LG_T = número de lazos genéticos directos totales debidos a sementales y hembras comunes.

Roso *et al.* (2002) estimaron un coeficiente de correlación entre el GrC y la VEP(x) de -0.70, y entre el GrC y la VdGC de -0.85. En el presente estudio, el primer valor fue superior (-0.96) y el segundo muy parecido (-0.83). La correlación entre la VdGC y la VEP(x) fue menor (0.917) a la reportada por Kennedy y Trus (1993) (0.995), pero mayor a la obtenida por Roso *et al.* (2004), que fue de magnitud mediana (0.71).

3.6 Conclusión

Un método para determinar conectividad idealmente debe ser capaz de identificar grupos desconectados, conectados directa e indirectamente, cuantificar el grado de conectividad asociado con los sesgos potenciales debidos a diferencias en medias genéticas, y debe ser práctico y fácil de aplicar rutinariamente. Los métodos que más se aproximan a las condiciones ideales son el grado de conectividad, la correlación de las varianzas de los errores de predicción de valores genéticos y el número total de lazos genéticos directos

entre grupos contemporáneos, ya que permiten identificar grupos contemporáneos desconectados y conectados indirectamente, y están altamente correlacionados con la varianza del error de predicción de las diferencias en valores genéticos entre animales, considerado un estadístico lógico y apropiado para medir el grado de conectividad entre grupos. De estos métodos, el número total de lazos genéticos directos entre grupos fue el método que demandó menos capacidad de cómputo y puede potencialmente ser usado rutinariamente en evaluaciones genéticas.

3.7 Literatura citada

- Banos, G., and R. A. Cady. 1988. Genetic relationship between the United States and Canadian Holstein bull populations. *Journal of Dairy Science* 71: 1346-1354.
- Fernando, R. L., D. Gianola, and M. Grossman. 1983. Identifying all connected subsets in a two-way classification without interaction. *Journal of Dairy Science* 66: 1399-1402.
- Fouilloux, M. N., and D. Laloë. 2001. A sampling method for estimating the accuracy of predicted breeding values in genetic evaluation. *Genetics Selection Evolution* 33: 473-486.
- Fouilloux, M. N., and D. Laloë. 2006. A method for measuring connectedness among herds in mixed linear models. *In: Proceedings of the 8th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production*, August, 13 to 18, Belo Horizonte, Brazil.
- Foulley, J. L., J. Bouix, B. Goffinet, and J. M. Elsen. 1990. Connectedness in genetic evaluation. *In: Advances in Statistical Methods for Genetic Improvement of Livestock*. D. Gianola and K. Hammond (eds.). Springer-Verlag, Berlin, FRG. pp: 302-337.
- Foulley, J. L., E. Hanocq, and D. Boichard. 1992. A criterion for measuring the degree of connectedness in linear models of genetic evaluation. *Genetics Selection Evolution* 24(4): 315-330.
- Fries, L. A., e V. M. Roso. 1997. Conectabilidade em avaliações genéticas de gado de corte: uma proposta heurística. *In: Anais da XXXIV Reunião da Sociedade Brasileira de Zootecnia*, Juiz de Fora. pp.159-161.
- Fries, L. A. 1998. Connectability in beef cattle genetic evaluation: the heuristic approach used in MILC.FOR. *In: Proceedings of the 6th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production*, Armidale, Australia 27: 449-450.

- Hanocq E., D., D. Boichard, and J. L. Foulley. 1996. A simulation study of the effect of connectedness on genetic trend. *Genetics Selection Evolution* 28: 67-82.
- Hanocq E., D., and D. Boichard. 1999. Connectedness in the French Holstein cattle population. *Genetics Selection Evolution* 31: 163-176.
- Hanocq E., D., L. Tiphine, et B. Bibë. 1999. Le point sur la notion de connexion en génétique animale. *INRA Productions Animales* 12(2): 101-111.
- Hao, Z., L. Xiao-Hong, W. Chong, L. Jia-Qi, and C. Yao-Sheng. 2004. Study on the measures of connectedness between herds. *Agricultural Sciences in China* 3(2): 143-148.
- Kennedy, B. W., and D. Trus. 1993. Considerations on genetic connectedness between management units under an animal model. *Journal of Animal Science* 71: 2341-2352.
- Kuehn, L. A., R. M. Lewis, and D. R. Notter. 2007. Managing the risk of comparing estimated breeding values across flocks or herds through connectedness: a review and application. *Genetics Selection Evolution* 39: 225-247.
- Kuehn, L. A., D. R. Notter, G. J. Nieuwhof, and R. M. Lewis. 2008. Changes in connectedness over time in alternative sheep sire referencing schemes. *Journal of Animal Science* 86: 536-544.
- Laloë, D. 1993. Precision and information in linear models of genetic evaluation. *Genetics Selection Evolution* 25: 557-576.
- Laloë, D., F. Phocas, and F. Ménéssier. 1996. Considerations on measures of precision and connectedness in mixed linear models of genetic evaluation. *Genetics Selection Evolution* 28: 359-378.
- Lewis, R. M., R. E. Crump, G. Simm, and R. Thompson. 1999. Assessing connectedness in across-flock genetic evaluations. *In: Proceedings of the British Society of Animal Science, Scarborough, England.* p. 121.
- Mathur, P. K., B. Sullivan, and J. Chesnais. 2002a. Estimation of the degree of connectedness between herds or management groups in the Canadian swine population. http://www.ccsi.ca/include/docs/connectedness/connectedness_asds_1998.PDF. Consultada el 30 de marzo de 2007.
- Mathur, P. K., B. Sullivan, and J. Chesnais. 2002b. Measuring connectedness: concept and application to a large industry breeding program. *In: Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, August 19-23. Montpellier, France,* p. 13 (abstract).
- Moreno, A., M. J. Carabaño, y C. Díaz. 2003. Uso de la correlación del error de predicción como medida de la conexión entre grupos de comparación. *Información Técnica Económica Agraria* 24(Extra): 567-569.
- Roso, V. M., F. S. Schenkel, and S. P. Miller. 2002. Estimation of the degree of connectedness between test groups of station-tested beef bulls. *In:*

Proceedings of the 7th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production 29: 549-552.

Roso, V. M., R. S. Schenkel, and S. P. Miller. 2004. Degree of connectedness among groups of centrally tested beef bulls. *Canadian Journal of Animal Science* 84: 37-47.

Searle, S. R. 1987. *Linear Models for Unbalanced Data*. John Wiley & Sons, New York. USA. 536 p.

4 CONECTIVIDAD ENTRE GRUPOS CONTEMPORÁNEOS EN LA EVALUACIÓN GENÉTICA MEXICANA DE BOVINOS SUIZO EUROPEO Y ANGUS

4.1 Resumen

El grado de conectividad entre grupos contemporáneos (GC) afecta la confiabilidad de las comparaciones entre animales de diferentes unidades de producción, repercutiendo en la selección de reproductores. El objetivo fue determinar la conectividad entre GC y su efecto en la respuesta a la selección del peso al destete de bovinos Suizo Europeo y Angus. La conectividad se determinó con el programa AMC. Para estimar el efecto en la respuesta a la selección, se predijeron valores genéticos (VG) y exactitudes (MTDFREML) considerando siete grados de conectividad: mínimo 0, 1, 5, 10, 20, 40 y 80 lazos genéticos directos totales (LGT) por GC, y se evaluaron coeficientes de correlación entre VG y entre exactitudes, porcentajes de coincidencia entre sementales, y promedios de VG. Los resultados (rango de correlaciones de VG 0.19 vs 0.67, y de exactitudes 0.10 vs 0.57; rango de coincidencias 29.9 vs 72.1%; rango de promedios de VG directos 1.85 vs 4.09, y maternos 0.08 vs 5.15, para Suizo Europeo vs Angus) indican que la respuesta esperada a la selección, al variar el grado de conectividad, sería similar en Suizo Europeo, pero no en Angus. De igual manera, los resultados (proporción de GC conectados con ≤ 100 LGT = 0.49 y 0.43; y porcentaje de GC desconectados 2.5 y 44.6%, en Suizo Europeo y Angus) sugieren planificar parte de los apareamientos para reforzar las conexiones existentes y conectar los GC desconectados.

Palabras clave: conectividad genética, grupos contemporáneos, evaluación genética, respuesta a la selección.

CONNECTEDNESS AMONG CONTEMPORARY GROUPS IN THE MEXICAN GENETIC EVALUATION OF BRAUNVIEH AND ANGUS CATTLE

4.2 Abstract

The degree of connectedness among contemporary groups (CG) affects the reliability of comparisons between animals of different units of production, which impacts the selection of breeding animals. The objective was to determine the connectedness among CG and its effect on selection response. The connectedness was determined with the AMC program, for weaning weight of Angus and Braunvieh cattle. To estimate the effect of connectedness on selection response, breeding values (BV) and accuracies were predicted (MTDFREML) considering seven degrees of connectedness: minimum 0, 1, 5, 10, 20, 40 and 80 total genetic direct links (GLT) by CG. The degree of connectedness was evaluated through correlation coefficients between BV and between accuracies, percentage of coincidence between sires, and BV's average. Results (range of BV's correlations 0.19 vs 0.67 and of accuracy 0.10 vs. 0.57; range of coincidences 29.9 vs 72.1%; range of average of direct BV 1.85 vs 4.09, and of average maternal BV 0.08 vs 5.15; for Braunvieh vs Angus) indicated that expected selection response would be similar with the different degrees of connectedness in Braunvieh, but not in Angus. Likewise, the results (proportion of CG linked with ≤ 100 GLT = 0.49 and 0.43; and percentage of disconnectedness CG 2.5 and 44.6%, in Braunvieh and Angus cattle) suggest planning part of the matings to reinforce the existing connections and to connect the unconnected CG.

Key words: genetic connectedness, contemporary groups, genetic evaluation, selection response.

4.3 Introducción

Uno de los factores que incide en la calidad de las evaluaciones genéticas es el grado de conectividad entre los grupos contemporáneos (GC), ya que influye en la confiabilidad de las comparaciones entre animales de diferentes unidades (Hanocq *et al.*, 1999; Mathur *et al.*, 2002a,b; Roso *et al.*, 2004), y en menor grado en la exactitud de los VG (Hanocq y Boichard, 1999; Plasse y Arango, 2002), repercutiendo en la respuesta a la selección.

En México, a partir de 2003 se realizan evaluaciones genéticas nacionales de bovinos Suizo Europeo (Núñez *et al.*, 2003), y a partir de 2004, de bovinos Angus (Ramírez *et al.*, 2004); sin embargo, el impacto de la conectividad entre GC en la calidad de las evaluaciones genéticas no ha sido analizado. Por lo anterior, el objetivo planteado en esta investigación fue determinar la conectividad entre grupos contemporáneos, así como su efecto en la respuesta a la selección.

4.4 Materiales y Métodos

4.4.1 Información utilizada

La información usada fue de pesos al destete de los bancos de datos de la Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Suizo de Registro y de la Asociación Angus Mexicana A. C., provenientes de ranchos ubicados en diferentes estados del país. Se dispuso de 11,947 registros de bovinos Suizo Europeo ajustados a 240 días, y de 1,379 registros de bovinos Angus ajustados a 205 días.

4.4.2 Grados y determinación de conectividad

La base de datos original para cada raza se subdividió considerando siete grados de conectividad, basados en lazos genéticos directos totales (LGT) entre animales de diferentes GC (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1. Número de registros en las bases de datos de Suizo Europeo y Angus de acuerdo con el grado de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT).

Grado	LGT entre GC	Registros de Suizo Europeo	Registros de Angus
1)	mínimo 0	11,947 (100%)	1,379 (100%)
2)	mínimo 1	11,539 (96.6%)	782 (56.7%)
3)	mínimo 5	11,501 (96.3%)	782 (56.7%)
4)	mínimo 10	11,424 (95.6%)	758 (55.0%)
5)	mínimo 20	11,092 (92.8%)	477 (34.6%)
6)	mínimo 40	9,959 (83.4%)	448 (32.5%)
7)	mínimo 80	7,718 (64.6%)	187 (13.6%)

La conectividad entre GC se determinó con el programa AMC (Roso y Schenkel, 2006), cuyo fundamento es el uso de lazos genéticos directos entre animales de diferentes GC debidos a ancestros comunes. El total de LGT es función del número y tipo de relaciones de parentesco entre animales en los diferentes GC.

Con cada grado de conectividad se determinó la proporción de GC conectados para los datos de las evaluaciones genéticas de bovinos Suizo Europeo (2004, 2005 y 2006) y Angus (2004 y 2007). La calidad de la conectividad se obtuvo al dividir el promedio de LGT de los GC conectados entre su respectiva desviación estándar.

4.4.3 Efecto de conectividad en la respuesta a la selección

Para estimar el efecto de conectividad en la respuesta a la selección, se predijeron valores genéticos (VG) y exactitudes con los siete grados de conectividad, tomando como base las estructuras de datos de las poblaciones consideradas en la última evaluación genética (2006 y 2007, para bovinos Suizo Europeo y Angus, respectivamente), y se compararon con correlaciones simples, porcentajes de coincidencia y promedios de VG.

Los coeficientes de correlación se utilizaron como indicadores de la asociación o similitud entre las diferencias de los VG y exactitudes; los porcentajes de coincidencia, como indicadores de cambios en la jerarquización de animales; y los promedios de VG, como indicadores del diferencial de selección, y por consiguiente, de la diferencia en respuesta a la selección, esta última resultado de la heredabilidad de la característica (constante) por el diferencial de selección.

Los VG y las exactitudes se predijeron utilizando el programa MTDFREML (Boldman *et al.*, 1995). Los modelos incluyeron los efectos genéticos directos y maternos, su covarianza y el de ambiente permanente de la madre, como aleatorios, y de GC como fijo; además de la covariable lineal y cuadrática de edad de la vaca para ambos casos, y la covariable lineal de grado de pureza de la cría para bovinos Suizo Europeo. Los GC se formaron combinando los efectos de año y época de nacimiento, condición de crianza, rancho de origen y sexo de la cría. Las épocas de nacimiento se definieron considerando la distribución de precipitación y temperatura mensual a través de los años, en la estación climatológica más cercana a cada rancho (SMN, 2007). Los componentes de (co)varianzas estimados para las bases de datos conectadas con mínimo un LGT por GC, se utilizaron para predecir los VG y exactitudes del resto de las bases de datos, para ambos casos (Cuadro 4.2).

Cuadro 4.2. Componentes de (co)varianzas y parámetros genéticos utilizados para predecir los valores genéticos con los grados de conectividad definidos.

Datos	σ^2_d	σ^2_m	$\sigma_{d,m}$	σ^2_{PE}	σ^2_e	h^2_d	h^2_m	$r_{d,m}$
Suizo Europeo	201.10	6.39	-24.51	41.73	491.00	0.28	0.01	-0.68
Angus	118.00	236.65	-57.10	25.08	372.71	0.17	0.34	-0.34

Los coeficientes de correlación simple entre VG y entre exactitudes de los animales en el pedigrí (Cuadro 4.3) para las diferentes combinaciones pareadas de grados de conectividad, se obtuvieron con el procedimiento CORR del programa SAS (SAS, 2001).

Para obtener los porcentajes de coincidencia entre sementales (padres de crías con registro de peso al destete), éstos se ordenaron de mayor a menor por su VG, se seleccionó el tercio superior para cada grado de conectividad y se contabilizó el número de sementales comunes en cada combinación pareada, para obtener el porcentaje de coincidencia. Adicionalmente se obtuvieron los promedios de VG directos y maternos para el tercio superior de sementales, y los promedios de VG directos para el 5% superior de sementales considerando un mínimo de exactitud: sin restricción, 0.70, 0.75, 0.80 y 0.85.

Cuadro 4.3. Características^z de los datos utilizados.

Datos	Animales en pedigrí	Animales con registro de PD	No. de GC	No. de sementales
Suizo Europeo	111,690	11,947	1,117	612
Angus	19,753	1,379	139	131

^z PD = peso al destete; GC = grupos contemporáneos; Sementales = padres de crías con registros de PD.

4.5 Resultados y Discusión

4.5.1 Conectividad entre grupos contemporáneos

En las Figuras 4.1 y 4.2 se muestra la proporción de GC conectados para peso al destete en bovinos Suizo Europeo y Angus, respectivamente, considerando mínimos de 1, 5, 10, 20, 40 y 80 LGT por GC. Con el menor grado de conectividad (mínimo de 1 LGT), la proporción de GC conectados por año de evaluación fue siempre mayor que 0.80 para Suizo Europeo y menor que 0.6 para Angus, con la tendencia a disminuir al incrementar el grado de conectividad. La proporción de GC conectados se ha mejorado a través del tiempo, con excepción de Suizo Europeo cuando se utilizaron mínimos de 40 y 80 LGT, ya que la reducción proporcional de GC conectados en 2004 fue menor, debido a características particulares de cada base de datos.

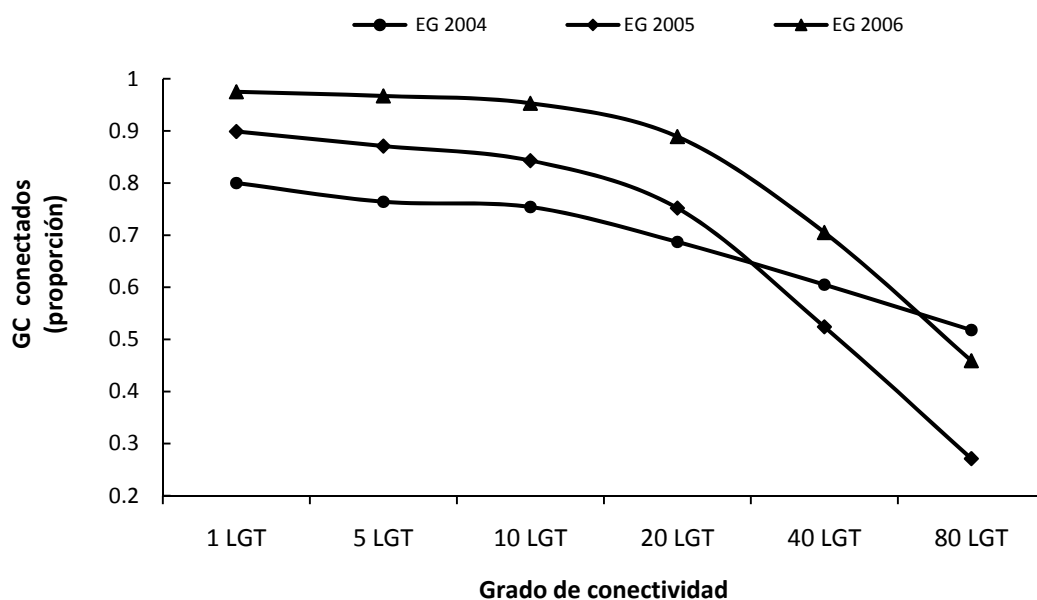


Figura 4.1. Proporción de grupos contemporáneos (GC) conectados por grado de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT), en las evaluaciones genéticas (EG) de bovinos Suizo Europeo.

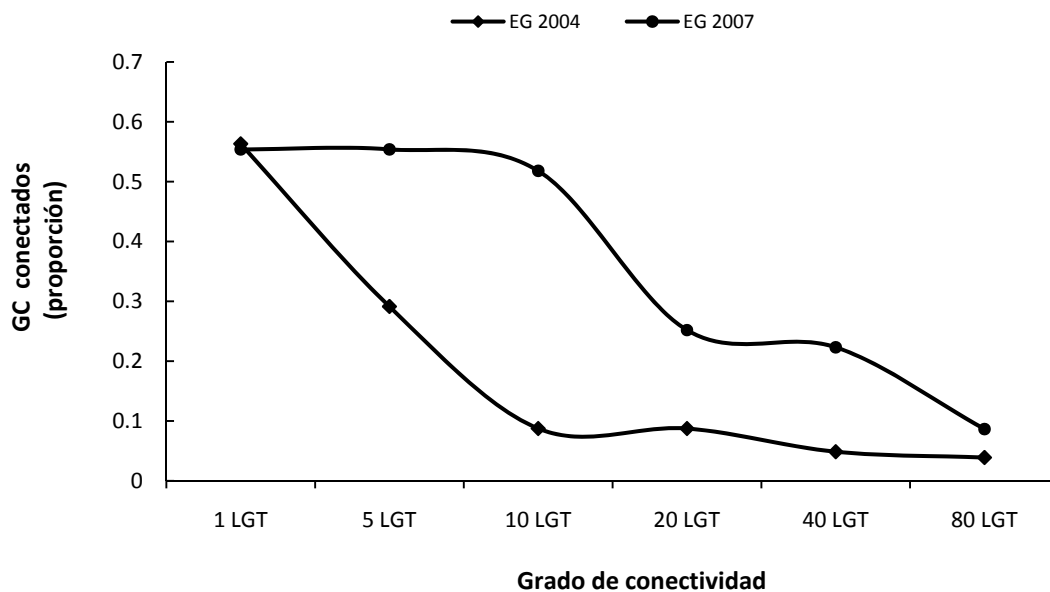


Figura 4.2. Proporción de grupos contemporáneos (GC) conectados por grado de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT), en las evaluaciones genéticas (EG) de bovinos Angus.

El mayor uso de inseminación artificial (IA) por los criadores de bovinos Suizo Europeo que los de Angus (65.4 vs 20.8% crías de IA, respectivamente), puede explicar la mayor proporción de GC conectados, ya que el flujo de material genético por IA incrementa la probabilidad de que existan parientes en GC de diferentes hatos (Bourdon, 1997; Mathur *et al.*, 2002a; Kuehn *et al.*, 2007); sin embargo, el uso de IA *per se* no garantiza una conectividad óptima de los grupos, siendo necesario una planeación adecuada de los apareamientos (Hanocq *et al.*, 1999).

Generalmente, en poblaciones de bovinos para carne, no existen programas extensos de IA (Kennedy y Trus, 1993), y el reducido intercambio de sementales entre criadores limita el flujo de genes, generando una parcial o completa carencia de conectividad genética (Clément *et al.*, 2001), lo cual se refleja principalmente en la población de bovinos Angus de México.

El promedio de LGT fue mayor al aumentar el número mínimo de LGT requeridos para que dos GC se consideraran conectados (Cuadro 4.4), ya que se eliminaron sucesivamente los GC con menores LGT. Para Suizo Europeo, el promedio de LGT por GC fue mayor en 2004; sin embargo, la desviación estándar también fue superior. Los mayores valores promedios de LGT pueden ser explicados por la menor proporción de GC conectados con pocos LGT (≤ 100). Por ejemplo, con el grado de mínimo 1 LGT, éstas proporciones fueron 0.38, 0.63 y 0.49 para las evaluaciones genéticas de 2004, 2005 y 2006, respectivamente. Para Angus, el promedio de LGT por GC fue mayor en los datos de 2007, pero la desviación estándar también fue superior, por lo que tampoco indica que los GC estuvieron mejor conectados.

Roso *et al.* (2004) encontraron un valor promedio de 709 ± 690 LGT entre grupos de prueba en la estación central de evaluación en Ontario, Canadá (1988 a 2000); además, observaron un incremento en la conectividad de 1988 a 1994 y una disminución importante después de 1994. Por su parte, Fries y Roso (1997) utilizaron el programa MILC y obtuvieron porcentajes de animales conectados

entre 77 y 95% para edad a los 160 kg de peso, y entre 61 y 87% en edad a los 240 kg de peso, en las razas Gir, Guzerat, Indubrasil, Nelore y Tabapuã, de la Asociación Brasileña de Criadores de Cebú.

Cuadro 4.4. Promedios de lazos genéticos totales (LGT) para grupos contemporáneos conectados por grado de conectividad, en las evaluaciones genéticas (EG) de bovinos Suizo Europeo y Angus.

Grado de conectividad	EG Suizo Europeo			EG Angus	
	2004	2005	2006	2004	2007
1 LGT	514.7±1407.3	162.9±334.2	240.1±495.1	34.0±40.0	91.7±132.5
5 LGT	538.6±1435.7	167.9±338.3	242.1±496.7	46.9±47.5	91.7±132.5
10 LGT	545.8±1444.2	172.9±342.6	245.5±499.7	68.7±46.2	96.8±135.6
20 LGT	596.0±1503.2	189.9±358.5	261.0±513.5	68.7±46.2	168.3±164.6
40 LGT	669.6±1587.3	248.2±413.1	313.3±562.7	97.3±26.1	182.2±169.5
80 LGT	764.1±1695.5	378.0±529.5	424.1±663.1	91.0±14.8	333.2±137.9

La tendencia de aumento en el promedio estandarizado de LGT al incrementar el número mínimo de LGT por GC (Figura 4.3 y 4.4) fue similar a la encontrada para el promedio de LGT sin estandarizar (Cuadro 4.4), en ambos casos; sin embargo, los mayores promedios estandarizados corresponden a 2005 para Suizo Europeo y a 2004 para Angus, lo cual sugiere que los GC de esos años estuvieron mejor conectados.

En general, los GC de Angus se encontraron mejor conectados que los de bovinos Suizo Europeo, sobre todo al incrementar el grado de conectividad (promedio estandarizado de LGT de 0.69 a 6.17 vs 0.37 a 0.71), lo que es contrario a lo observado para la proporción de GC conectados, que fue muy superior en bovinos Suizo Europeo (>0.8 vs <0.6). A pesar de que en ambos casos la proporción de GC conectados ha aumentado a través del tiempo, se aprecia una disminución en la calidad de la conectividad en el último año.

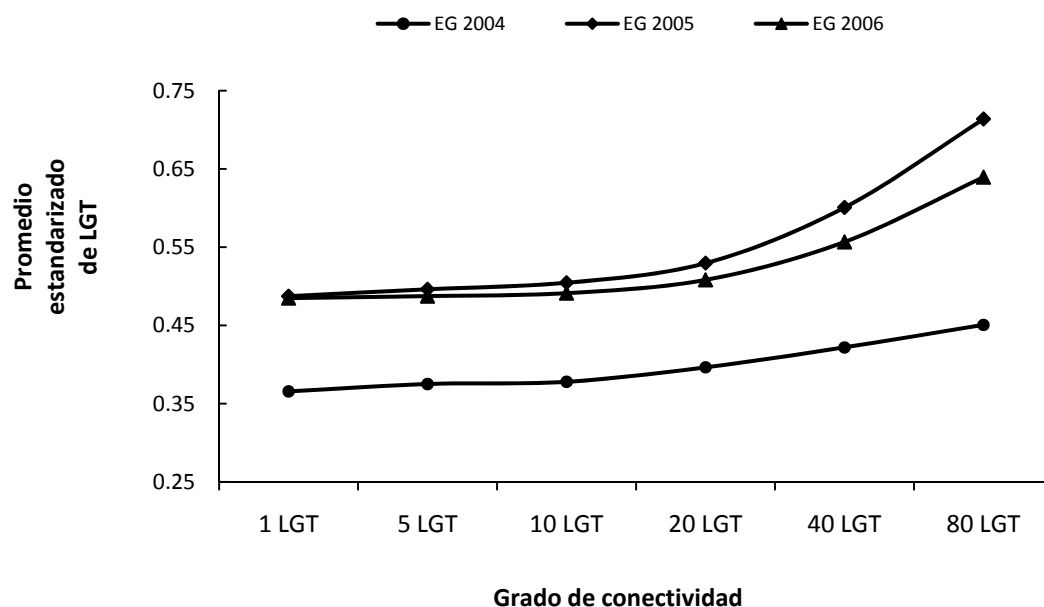


Figura 4.3. Promedios estandarizados de lazos genéticos totales (LGT) para grupos contemporáneos por grado de conectividad, en las evaluaciones genéticas (EG) de bovinos Suizo Europeo.

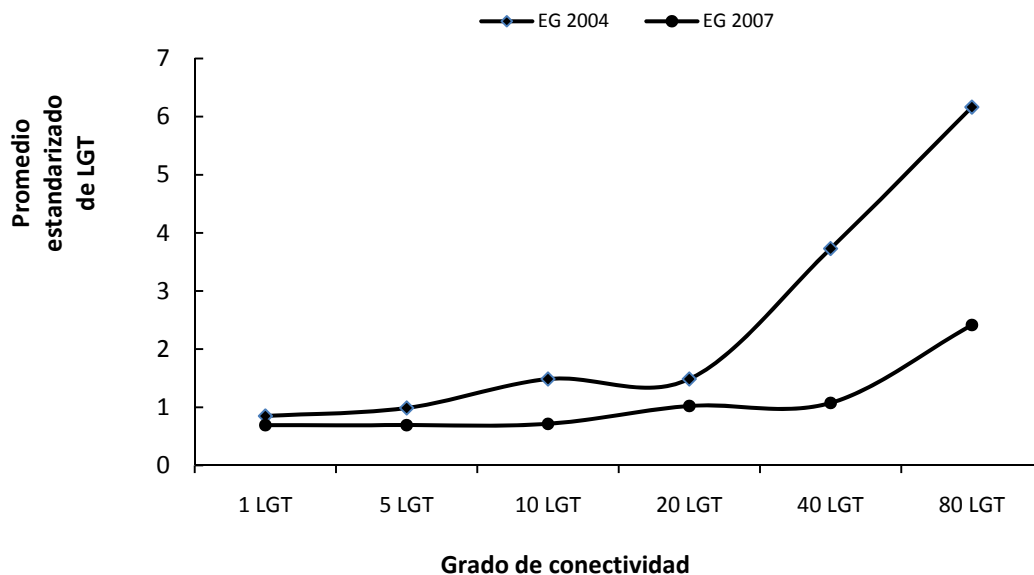


Figura 4.4. Promedios estandarizados de lazos genéticos totales (LGT) para grupos contemporáneos por grado de conectividad, en las evaluaciones genéticas (EG) de bovinos Angus.

4.5.2 Efecto del grado de conectividad en la respuesta a la selección

Correlación entre valores genéticos y entre exactitudes

Los coeficientes de correlación para las predicciones de valores genéticos directos (VGd) en bovinos Suizo Europeo, estimados variando los grados de conectividad, siempre fueron altos (>0.83), obteniéndose el menor valor para la combinación cero-80 LGT (Cuadro 4.5). En general, los coeficientes de correlación entre valores genéticos maternos (VGm) predichos también fueron altos, pero ligeramente menores que los de VGd, lo cual se puede deber a que la heredabilidad materna es menor que la directa (0.01 vs 0.28) y a que hay mayor efecto de la conectividad en características de heredabilidad baja (Hanocq *et al.*, 1996; Carneiro *et al.*, 2001a,b; Hao *et al.*, 2004), ya que son afectadas con mayor intensidad por las variaciones ambientales (Carneiro *et al.*, 2001b). Prácticamente no se esperarían cambios importantes en VG al utilizar la base de datos desconectada o las conectadas con mínimo 1, 5 ó 10 LGT por GC.

Cuadro 4.5. Coeficientes de correlación entre las predicciones de valores genéticos directos (arriba de la diagonal) y entre las de maternos (abajo de la diagonal) de bovinos Suizo Europeo ($n = 111,690$), para las combinaciones pareadas de grados de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT).

Grado de conectividad	0 LGT	1 LGT	5 LGT	10 LGT	20 LGT	40 LGT	80 LGT
0 LGT		0.996	0.995	0.993	0.978	0.932	0.837
1 LGT	0.996		0.999	0.997	0.982	0.934	0.841
5 LGT	0.994	0.999		0.998	0.983	0.934	0.841
10 LGT	0.991	0.996	0.997		0.986	0.937	0.846
20 LGT	0.970	0.976	0.978	0.981		0.949	0.850
40 LGT	0.931	0.936	0.935	0.938	0.952		0.892
80 LGT	0.816	0.820	0.819	0.825	0.843	0.870	

En el Cuadro 4.6 se presentan los coeficientes de correlación entre las predicciones de VG de bovinos Angus, para los grados de conectividad establecidos. Los coeficientes de correlación fueron más variables que los de bovinos Suizo Europeo (intervalos: 0.33 a 1.00 vs 0.80 a 0.99), tomando mayor importancia el grado de conectividad a utilizar para predecir los VG. Así, al utilizar 1, 5 ó 10 LGT por GC se obtendrían VG muy similares, ya que los GC conectados con mínimo 1 ó 5 LGT son los mismos y el coeficiente de correlación de éstos con el grado de mínimo 10 LGT es muy alto (0.97); de igual manera, al utilizar la información de los GC conectados con mínimo 20 ó 40 LGT, se esperarían VG predichos similares (coeficiente de correlación de 0.98), contrario a lo esperado al comparar cualquier otra combinación de grados de conectividad. En general, los coeficientes de correlación entre las predicciones de VGm y entre las de VGd presentaron el mismo patrón, siendo ligeramente mayores los de VGm, salvo con la combinación de mínimo 80 LGT. Similar a lo observado en Suizo Europeo, las mayores correlaciones para efectos maternos vs directos pueden deberse a la magnitud de la heredabilidad de cada efecto, que en este caso fue mayor la materna (0.34 vs 0.17).

Cuadro 4.6. Coeficientes de correlación simple entre las predicciones de valores genéticos directos (arriba de la diagonal) y entre las de maternos (abajo de la diagonal) de bovinos Angus (n = 19,753), para las combinaciones pareadas de grados de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT).

Grado de conectividad	0 LGT	1 LGT	5 LGT	10 LGT	20 LGT	40 LGT	80 LGT
0 LGT		0.725	0.725	0.697	0.597	0.577	0.372
1 LGT	0.769		1.000	0.974	0.827	0.792	0.504
5 LGT	0.769	1.000		0.974	0.827	0.792	0.504
10 LGT	0.752	0.985	0.985		0.810	0.778	0.503
20 LGT	0.641	0.828	0.828	0.839		0.979	0.554
40 LGT	0.628	0.811	0.811	0.827	0.983		0.540
80 LGT	0.337	0.393	0.393	0.411	0.509	0.534	

Los coeficientes de correlación entre las exactitudes de los valores genéticos directos predichos y entre las de maternos para Suizo Europeo (Cuadro 4.7) fueron altos (>0.90). Al incrementar el número mínimo de LGT como criterio de conexión se pierde información (33.4%, cero a 80 LGT), por lo que el VG de los animales con registro poco conectados y de sus parientes tendrán menores exactitudes, lo cual se refleja en la magnitud de los coeficientes de correlación entre exactitudes directas y entre las de maternas, sobre todo para las combinaciones pareadas extremas (0 y 80 LGT).

Cuadro 4.7. Coeficientes de correlación entre las exactitudes de las predicciones de valores genéticos directos (arriba de la diagonal) y entre las de maternos (abajo de la diagonal) de bovinos Suizo Europeo ($n = 111,690$), para las combinaciones pareadas de grados de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT).

Grado de conectividad	0 LGT	1 LGT	5 LGT	10 LGT	20 LGT	40 LGT	80 LGT
0 LGT		0.981	0.981	0.980	0.977	0.961	0.903
1 LGT	0.984		1.000	0.999	0.995	0.979	0.919
5 LGT	0.984	1.000		0.999	0.996	0.979	0.919
10 LGT	0.983	0.999	0.999		0.997	0.980	0.920
20 LGT	0.981	0.996	0.996	0.997		0.984	0.926
40 LGT	0.967	0.982	0.982	0.983	0.986		0.946
80 LGT	0.915	0.927	0.928	0.929	0.933	0.951	

Los coeficientes de correlación entre exactitudes directas y entre maternas para Angus (Cuadro 4.8) fueron menores y más variables que para Suizo Europeo (rango: 0.574 vs 0.097), pero se observó un patrón similar. La magnitud y variabilidad de los coeficientes de correlación pueden deberse en parte a la mayor reducción de información al incrementar el grado de conectividad, por ejemplo, al pasar de mínimo cero a mínimo un LGT, la reducción fue 43% en Angus y 3% en Suizo Europeo. Clément *et al.* (2001) no encontraron un patrón claro de reducción de la exactitud relacionado con el grado de conectividad,

explicado probablemente por el número reducido de repeticiones, pero en su caso no se eliminó información.

Cuadro 4.8. Coeficientes de correlación entre las exactitudes de las predicciones de los valores genéticos directos (arriba de la diagonal) y entre las de maternos (abajo de la diagonal) de bovinos Angus (n = 19,753), para las combinaciones pareadas de grados de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT).

Grado de conectividad	0 LGT	1 LGT	5 LGT	10 LGT	20 LGT	40 LGT	80 LGT
0 LGT		0.735	0.735	0.732	0.616	0.611	0.498
1 LGT	0.655		1.000	0.996	0.842	0.834	0.690
5 LGT	0.655	1.000		0.996	0.842	0.834	0.690
10 LGT	0.656	0.998	0.998		0.852	0.845	0.700
20 LGT	0.528	0.812	0.812	0.821		0.990	0.786
40 LGT	0.524	0.806	0.806	0.816	0.996		0.803
80 LGT	0.426	0.633	0.633	0.641	0.776	0.793	

Coincidencia de sementales

En los Cuadros 4.9 y 4.10 se presentan los cambios en jerarquización de la tercera parte de los sementales con mayores VG predichos, medidos como porcentaje de coincidencia, para Suizo Europeo y Angus. En forma similar a lo observado para los coeficientes de correlación, los porcentajes de coincidencia disminuyeron al incrementar el grado de conectividad, indicando mayores cambios de jerarquización en los grados de conectividad extremos (0 y 80 LGT). En general, los porcentajes de coincidencia de Angus son menores y más variables que los de Suizo Europeo (rangos: 72.1 vs 29.9). Para el caso de Suizo Europeo, las predicciones de VG con los grados de conectividad de mínimos 0, 1, 5, 10 e incluso 20 LGT no implicaron cambios importantes en la jerarquización de los sementales; sin embargo, para Angus fue diferente; el uso de al menos 1 ó 5 LGT como criterio de conectividad, dio como resultado el

mismo orden de los sementales, y no se esperarían cambios importantes en su jerarquización al utilizar un mínimo de 10 LGT.

Cuadro 4.9. Porcentaje de coincidencia entre la tercera parte superior de sementales Suizo Europeo (n = 204) ordenados con base en las predicciones de los valores genéticos directos (arriba de la diagonal) y las de maternos (abajo de la diagonal), para las combinaciones pareadas de grados de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT).

Grado de conectividad	0 LGT	1 LGT	5 LGT	10 LGT	20 LGT	40 LGT	80 LGT
0 LGT		98.0	97.5	95.6	92.2	84.8	72.5
1 LGT	96.6		99.5	97.5	94.1	86.3	74.5
5 LGT	96.1	99.0		98.0	94.1	86.3	74.5
10 LGT	94.6	98.0	98.0		95.1	87.7	76.0
20 LGT	87.3	90.2	90.2	90.7		88.7	76.5
40 LGT	83.8	86.3	85.8	86.3	89.7		77.9
80 LGT	69.1	70.1	70.6	72.1	72.1	75.5	

Cuadro 4.10. Porcentaje de coincidencia entre la tercera parte superior de sementales Angus (n = 43) ordenados con base en las predicciones de los valores genéticos directos (arriba de la diagonal) y las de maternos (abajo de la diagonal), para las combinaciones pareadas de grados de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT).

Grado de conectividad	0 LGT	1 LGT	5 LGT	10 LGT	20 LGT	40 LGT	80 LGT
0 LGT		62.8	62.8	60.5	51.2	44.2	27.9
1 LGT	74.4		100.0	93.0	69.8	60.5	44.2
5 LGT	74.4	100.0		93.0	69.8	60.5	44.2
10 LGT	76.7	97.7	97.7		72.1	65.1	41.9
20 LGT	62.8	86.0	86.0	83.7		88.4	60.5
40 LGT	62.8	83.7	83.7	83.7	93.0		69.8
80 LGT	41.9	48.8	48.8	48.8	60.5	62.8	

Promedio de valores genéticos

En el Cuadro 4.11 se muestran los promedios de VG predichos y sus exactitudes de la tercera parte de sementales con mayor VGd y mayor VGm, por grado de conectividad. Para Suizo Europeo, los promedios de VGm fueron similares (rango = 0.08 kg), y los de VGd, muy parecidos (rango 0 a 40 LGT = 0.96 kg), lo que indica una respuesta a la selección similar, salvo al utilizar el grado de conectividad de mínimo 80 LGT. Los promedios de exactitudes tanto directa como materna fueron prácticamente los mismos para los grados de conectividad de 0 a 20 LGT, disminuyendo un poco para el resto, ya que la pérdida de información hasta el grado de mínimo 80 LGT fue mayor que hasta el de mínimo 20 LGT (35.4 vs 7.2%).

Cuadro 4.11. Promedios de las predicciones de valores genéticos (kg) directos (VGd) y maternos (VGm), y de sus respectivas exactitudes (Ex-d y Ex-m) de la tercera parte de sementales con mayor VGd o VGm, por grado de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT) en bovinos Suizo Europeo y Angus.

Grado de conectividad	Suizo Europeo (n = 204)				Angus (n = 43)			
	VGd	Ex-d	VGm	Ex-m	VGd	Ex-d	VGm	Ex-m
0 LGT	7.63	0.65	1.11	0.47	4.78	0.43	7.78	0.42
1 LGT	7.81	0.65	1.09	0.46	3.24	0.32	5.73	0.34
5 LGT	7.78	0.65	1.09	0.46	3.24	0.32	5.73	0.34
10 LGT	7.85	0.65	1.10	0.46	3.10	0.32	5.66	0.33
20 LGT	7.64	0.64	1.03	0.46	1.87	0.19	4.09	0.26
40 LGT	6.89	0.62	1.05	0.44	1.69	0.18	4.11	0.26
80 LGT	6.00	0.58	1.04	0.41	0.69	0.08	2.61	0.17

Para Angus, los promedios de VG y de exactitudes fueron más variables (rangos de 4.09 kg, 5.17 kg, 0.35 y 0.25, para VGd, VGm, Exd y Exm, respectivamente) y disminuyeron al incrementar el grado de conectividad. La similitud entre los promedios de VG y de exactitudes entre los grados de conectividad de mínimo 1, 5 y 10 LGT, indica que se esperarían respuestas a la selección similares; lo mismo se esperaría al utilizar 20 ó 40 LGT. A diferencia

de Suizo Europeo, en Angus los VGm fueron superiores a los VGd, debido en parte a que la heredabilidad materna fue mayor que la directa.

En el Cuadro 4.12, a manera de ejemplo, se presentan los promedios de VGd predichos para el 5% superior de los sementales Suizo Europeo con mayor VGd y con una exactitud mínima, por grado de conectividad. De manera general, el promedio disminuyó notablemente cuando se aumentó la exactitud mínima considerada para seleccionar sementales. La pérdida de información de hasta 35% al incrementar los LGT (de cero a mínimo 80) requeridos para considerar dos GC conectados, tuvo repercusión directa en la exactitud de los VG predichos y por tanto en la respuesta a la selección, cuando se seleccionaron los mejores animales con exactitudes mayores o igual que 0.70.

Cuadro 4.12. Promedios de predicciones de valores genéticos directos (VGd) para bovinos Suizo Europeo, seleccionando el 5% superior de sementales (n = 31) con mayor VGd y con una exactitud mínima, por grado de conectividad (número de lazos genéticos totales, LGT).

Grado de conectividad	Exactitud mínima				
	Sin restricción	0.70	0.75	0.80	0.85
0 LGT	18.65	16.04	14.82	10.19	2.71
1 LGT	18.83	16.19	14.97	10.36	2.92
5 LGT	18.97	16.16	14.94	10.35	2.91
10 LGT	19.05	16.19	14.86	10.45	2.95
20 LGT	18.84	15.96	14.72	10.07	3.07
40 LGT	18.29	14.95	14.07	8.51	1.80
80 LGT	17.80	13.68	11.33	5.03	-1.49

4.6 Conclusión

La conectividad entre grupos contemporáneos en las evaluaciones genéticas de bovinos Suizo Europeo se ha mejorado en proporción y en calidad, no representando una limitante para la selección efectiva de reproductores; sin

embargo, hay grupos contemporáneos desconectados, por lo que se sugiere planificar parte de los apareamientos para conectar y poder comparar todos los animales en evaluaciones futuras.

La proporción de grupos contemporáneos conectados en las evaluaciones genéticas de bovinos Angus fue baja, y tendió a disminuir. Al utilizar la información conectada con los diferentes grados de conectividad, los valores genéticos predichos varían, la jerarquización de sementales se modifica y los promedios de los valores genéticos sugieren una respuesta a la selección diferente. Se requiere incrementar la proporción de grupos contemporáneos conectados y su calidad, para comparar apropiadamente los animales de toda la población y maximizar el progreso genético.

4.7 Literatura citada

- Boldman, K. G., L. A. Kriese, L. D. Van Vleck, C. P. Van Tassell, and S. D. Kachman. 1995. A manual for use of MTDFREML. A set of programs to obtain estimates of variances and covariances (Draft). USDA, ARS. 114 p.
- Bourdon, R. M. 1997. Understanding Animal Breeding. Ed. Prentice Hall, Inc. New Jersey, USA. 523 p.
- Carneiro S., A. P., R. A. Torres, R. F. Euclides, M. A. Silva, P. S. Lopes, P. L. S. Carneiro, e R. A. T. Filho. 2001a. Efeito da conexidade de dados sobre o valor fenotípico médio e a variancia genética aditiva. Revista Brasileira de Zootecnia 30: 336-341.
- Carneiro S., A. P., R. A. Torres, R. F. Euclides, M. A. Silva, P. S. Lopes, P. L. S. Carneiro, e R. A. T. Filho. 2001b. Efeito da conexidade de dados sobre a acurácia dos testes de prole e performance. Revista Brasileira de Zootecnia 30: 342-347.
- Clément V., B. Bibé, E. Verrier, J. M. Elsen, E. Manfredi, J. Bouix, and E. Hanocq. 2001. Simulation analysis to test the influence of model adequacy and data structure on the estimation of genetic parameters for traits with direct and maternal effects. Genetics Selection Evolution 33: 369-395.
- Fries, L. A., e V. M. Roso. 1997. Conectabilidade em avaliações genéticas de gado de corte: uma proposta heurística. In: Anais da XXXIV Reunião da Sociedade Brasileira de Zootecnia, Juiz de Fora, Brasil. pp.159-161.

- Hanocq E., D., D. Boichard, and J. L. Foulley. 1996. A simulation study of the effect of connectedness on genetic trend. *Genetics Selection Evolution* 28: 67-82.
- Hanocq E., D., and D. Boichard. 1999. Connectedness in the French Holstein cattle population. *Genetics Selection Evolution* 31: 163-176.
- Hanocq E., D., L. Tiphine, et B. Bibë. 1999. Le point sur la notion de connexion en génétique animale. *INRA Productions Animales* 12(2): 101-111.
- Hao, Z., L. Xiao-Hong, W. Chong, L. Jia-Qi, and C. Yao-Sheng. 2004. Study on the measures of connectedness between herds. *Agricultural Sciences in China* 3(2): 143-148.
- Kennedy, B. W., and D. Trus. 1993. Considerations on genetic connectedness between management units under an animal model. *Journal of Animal Science* 71: 2341-2352.
- Kuehn, L. A., R. M. Lewis, and D. R. Notter. 2007. Managing the risk of comparing estimated breeding values across flocks or herds through connectedness: a review and application. *Genetics Selection Evolution* 39: 225-247.
- Mathur, P. K., B. Sullivan, and J. Chesnais. 2002a. Estimation of the degree of connectedness between herds or management groups in the Canadian swine population. http://www.ccsi.ca/include/docs/connectedness/connectedness_asds_1998.PDF. Consultada el 30 de marzo de 2007.
- Mathur, P. K., B. Sullivan, and J. Chesnais. 2002b. Measuring connectedness: concept and application to a large industry breeding program. *In: Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, August 19-23. Montpellier, France, p. 13 (abstract).
- Núñez D., R., R. Ramírez V., A. Ruíz F., y J. Domínguez V. 2003. Evaluación genética de sementales Suizo Europeo 2003. *Boletín Técnico. UACH. Chapingo, Méx.* 36 p.
- Plasse, D., y J. Arango. 2002. Más sobre las pruebas genéticas de toros. *Venezuela Bovina* 53: 60. <http://www.ppca.com.ve/vb/contenidovb.html>. Consultada el 31 de marzo de 2008.
- Ramírez V., R., A. Ruíz F., J. Domínguez V., y R. Núñez D. 2004. Resumen de evaluación genética para sementales Angus 2004. *Boletín Técnico. UACH. Chapingo, Méx.* 27 p.
- Roso, V. M., R. S. Schenkel, and S. P. Miller. 2004. Degree of connectedness among groups of centrally tested beef bulls. *Canadian Journal of Animal Science* 84: 37-47.
- Roso, V. M, and R. S. Schenkel. 2006. AMC – A computer program to assess the degree of connectedness among contemporary groups. *In: Proceedings of the 8th World Congress of Genetics Applied to Livestock*

Production, August, 13 to 18, Belo Horizonte, Brazil. Communication no. 27-26.

Roso, V. M., R. S. Schenkel, and S. P. Miller. 2004. Degree of connectedness among groups of centrally tested beef bulls. *Canadian Journal of Animal Science* 84: 37-47.

SAS. 2001. SAS/STAT User's Guide (Release 8.20). Cary, NC, USA. SAS Inst. Inc.

SMN (Servicio Meteorológico Nacional). 2004. <http://smn.gob.mx/productos/> Consultada el 30 de agosto de 2004.

APÉNDICES

Apéndice I. Descripción general de un modelo lineal mixto.

Un modelo lineal mixto puede representarse por $\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zu} + \mathbf{e}$; donde $\mathbf{y}$ es el vector de comportamiento, $\mathbf{b}$ el de efectos fijos, $\mathbf{u}$ el de efectos aleatorios, y $\mathbf{e}$ el de residuales, $\mathbf{X}$ y $\mathbf{Z}$ son las matrices de incidencia que asocian los elementos de $\mathbf{b}$ y $\mathbf{u}$ con los de $\mathbf{y}$. La estructura de varianza para este modelo es:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{u} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} \sim N \left(\begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} \mathbf{A}\sigma_a^2 & 0 \\ 0 & \mathbf{I}\sigma_e^2 \end{bmatrix} \right)$$

Donde $\mathbf{A}$ es la matriz de relaciones genéticas aditivas, y los escalares σ_u^2 y σ_e^2 son las varianzas de $\mathbf{u}$ y $\mathbf{e}$. El BLUE (Best Linear Unbiased Estimation) de $\mathbf{b}$, denotado por $\mathbf{b}^0$, y el BLUP (Best Linear Unbiased Prediction) de $\mathbf{u}$, denotado por $\hat{\mathbf{u}}$, son las soluciones obtenidas a partir de:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{b}^0 \\ \hat{\mathbf{u}} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{X} & \mathbf{X}'\mathbf{Z} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{X} & \mathbf{Z}'\mathbf{Z} + \lambda\mathbf{A}^{-1} \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{y} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{y} \end{bmatrix}$$

Donde $\lambda = \sigma_e^2/\sigma_a^2$, y la VEP sería $\mathbf{C}^{zz}\sigma_e^2$ considerando la siguiente simbología de la inversa de la matriz de coeficientes ($\mathbf{C}^{-1}$) de las EMM de Henderson:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{C}^{-1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{X} & \mathbf{X}'\mathbf{Z} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{X} & \mathbf{Z}'\mathbf{Z} + \lambda\mathbf{A}^{-1} \end{bmatrix}^{-1} = \begin{bmatrix} \mathbf{C}^{xx} & \mathbf{C}^{xz} \\ \mathbf{C}^{zx} & \mathbf{C}^{zz} \end{bmatrix}$$

Apéndice II. Pedigríes de los casos simulados.

			C1		C2		C3		C4		C5		C6		C7	
A	S	GC	P	M	P	M	P	M	P	M	P	M	P	M	P	M
1	m		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	m		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	m		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	h		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	h		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	m		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	m		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	h		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	h		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	m		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	m		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	h		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	h		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	h		2	5	2	5	2	5	2	5	2	5	2	5	2	5
15	h		3	4	3	4	3	4	3	4	3	4	3	4	3	4
16	h		3	14	3	14	3	14	3	14	3	14	3	14	3	14
17	h		1	4	1	4	1	4	1	4	1	4	1	4	1	4
18	h		7	8	7	8	7	8	7	8	7	8	7	8	7	8
19	h		6	9	2	9	2	9	6	9	2	9	2	9	2	9
20	h		11	12	11	12	11	12	11	12	11	12	11	12	11	12
21	h		10	12	10	12	10	12	10	12	10	12	10	12	10	12
22	h		10	13	10	13	10	13	10	13	10	13	10	13	10	13
23	h	1	1	4	1	4	1	4	1	4	1	4	1	4	1	4
24	h	1	1	5	1	5	1	5	1	5	7	5	7	5	7	5
25	h	1	1	14	1	14	1	14	1	14	7	14	7	14	7	14
26	h	1	2	15	2	15	2	15	2	15	2	15	2	15	2	15
27	h	1	2	16	2	16	2	16	2	16	2	16	2	16	2	16
28	h	1	3	17	3	17	3	17	3	17	3	17	3	17	6	22
29	m	2	6	8	6	8	6	8	6	8	7	8	1	8	6	8
30	m	2	6	9	6	9	6	9	2	9	2	9	2	9	1	9
31	m	2	7	18	2	18	2	18	2	18	2	18	2	18	2	18
32	m	2	7	19	7	19	7	19	7	19	7	19	7	19	7	22
33	m	3	10	12	10	12	10	12	10	12	10	4	1	4	1	4
34	m	3	10	13	10	13	7	13	6	13	2	8	2	8	2	8
35	m	3	11	20	11	20	7	20	11	20	7	20	7	5	7	5
36	m	3	11	21	11	21	11	21	7	21	2	21	2	9	2	9
37	m	3	11	22	11	22	11	22	11	22	7	22	7	22	6	22

C = caso, A = animal, P = padre, M = madre, S = sexo, m = macho, h = hembra, GC = grupo contemporáneo.

Apéndice III. Matrices utilizadas para determinar conectividad.

Matrices X (15x3) y Z(15x7) para un modelo de semental.

Matriz X				Matriz Z: C1							Matriz Z: C2							Matriz Z: C3							
ID	GC ₁	GC ₂	GC ₃	1	2	3	6	7	10	11	1	2	3	6	7	10	11	1	2	3	6	7	10	11	
23	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
24	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
25	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
26	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
27	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
28	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
29	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
30	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
31	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
32	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
33	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
34	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
35	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
36	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
37	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0

Matriz Z: C4							Matriz Z: C5							Matriz Z: C6							Matriz Z: C7							
ID	1	2	3	6	7	10	11	1	2	3	6	7	10	11	1	2	3	6	7	10	11	1	2	3	6	7	10	11
23	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
24	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
25	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
26	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
27	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
28	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
29	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
30	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
31	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
34	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
36	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
37	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0

ID = identificación de animales con registro de comportamiento, C = caso simulado.

Matriz X (15X3) y Z (15X37) para un modelo animal.

Matriz X				Matriz Z																							
ID	GC1	GC2	GC3	1	2	...	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37					
23	1	0	0	0	0	...	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
24	1	0	0	0	0	...	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
25	1	0	0	0	0	...	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
26	1	0	0	0	0	...	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
27	1	0	0	0	0	...	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
28	1	0	0	0	0	...	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
29	0	1	0	0	0	...	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0					
30	0	1	0	0	0	...	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0					
31	0	1	0	0	0	...	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0					
32	0	1	0	0	0	...	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0					
33	0	0	1	0	0	...	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0					
34	0	0	1	0	0	...	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0					
35	0	0	1	0	0	...	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0					
36	0	0	1	0	0	...	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0					
37	0	0	1	0	0	...	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1					

ID = identificación de animales con registro de comportamiento, GC = grupo contemporáneo.

Matriz Q' (3x13) utilizada en el método “Flujo de Genes”.

		Animales fundadores												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
GC 1		1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
GC 2		0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
GC 3		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1

GC = grupo contemporáneo.

Matriz T (37x13) para el Caso 1.

An	Pad	Mad	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
14	2	5	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0
15	3	4	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	3	14	0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0
17	1	4	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	7	8	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0
19	6	9	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0
20	11	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0
21	10	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0
22	10	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5
23	1	4	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	1	5	0.5	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0
25	1	14	0.5	0.25	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0
26	2	15	0	0.5	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	2	16	0	0.625	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0
28	3	17	0.25	0	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	6	8	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0
30	6	9	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0
31	7	18	0	0	0	0	0	0	0.75	0.25	0	0	0	0	0
32	7	19	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0
33	10	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0
34	10	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5
35	11	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.75	0.25	0
36	11	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0
37	11	22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0.25

An =animal, Pad = padre, Mad = madre.

Matriz T (37x13) para el Caso 2.

An	Pad	Mad	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
14	2	5	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0
15	3	4	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	3	14	0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0
17	1	4	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	7	8	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0
19	2	9	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0
20	11	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0
21	10	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0
22	10	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5
23	1	4	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	1	5	0.5	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0
25	1	14	0.5	0.25	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0
26	2	15	0	0.5	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	2	16	0	0.625	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0
28	3	17	0.25	0	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	6	8	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0
30	6	9	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0
31	2	18	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0
32	7	19	0	0.25	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0
33	10	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0
34	10	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5
35	11	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.75	0.25	0
36	11	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0
37	11	22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0.25

An =animal, Pad = padre, Mad = madre.

Matriz T (37x13) para el Caso 3.

An	Pad	Mad	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
14	2	5	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0
15	3	4	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	3	14	0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0
17	1	4	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	7	8	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0
19	2	9	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0
20	11	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0
21	10	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0
22	10	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5
23	1	4	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	1	5	0.5	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0
25	1	14	0.5	0.25	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0
26	2	15	0	0.5	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	2	16	0	0.625	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0
28	3	17	0.25	0	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	6	8	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0
30	6	9	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0
31	2	18	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0
32	7	19	0	0.25	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0
33	10	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0
34	7	13	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0.5
35	7	20	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0.25	0.25	0
36	11	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0
37	11	22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0.25

An =animal, Pad = padre, Mad = madre.

Matriz T (37x13) para el Caso 4.

An	Pad	Mad	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
14	2	5	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0
15	3	4	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	3	14	0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0
17	1	4	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	7	8	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0
19	6	9	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0
20	11	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0
21	10	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0
22	10	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5
23	1	4	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	1	5	0.5	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0
25	1	14	0.5	0.25	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0
26	2	15	0	0.5	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	2	16	0	0.625	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0
28	3	17	0.25	0	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	6	8	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0
30	2	9	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0
31	2	18	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0
32	7	19	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0
33	10	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0
34	6	13	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5
35	11	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.75	0.25	0
36	7	21	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.25	0	0.25	0
37	11	22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0.25

An =animal, Pad = padre, Mad = madre.

Matriz T (37x13) para el Caso 5.

An	Pad	Mad	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
14	2	5	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0
15	3	4	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	3	14	0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0
17	1	4	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	7	8	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0
19	2	9	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0
20	11	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0
21	10	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0
22	10	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5
23	1	4	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	7	5	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0
25	7	14	0	0.25	0	0	0.25	0	0.5	0	0	0	0	0	0
26	2	15	0	0.5	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	2	16	0	0.625	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0
28	3	17	0.25	0	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	7	8	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0
30	2	9	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0
31	2	18	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0
32	7	19	0	0.25	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0
33	10	4	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0
34	2	8	0	0.5	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0
35	7	20	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0.25	0.25	0
36	2	21	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.25	0
37	7	22	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.25	0	0	0.25

An =animal, Pad = padre, Mad = madre.

Matriz T (37x13) para el Caso 6.

An	Pad	Mad	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
14	2	5	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0
15	3	4	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	3	14	0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0
17	1	4	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	7	8	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0
19	2	9	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0
20	11	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0
21	10	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0
22	10	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5
23	1	4	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	7	5	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0
25	7	14	0	0.25	0	0	0.25	0	0.5	0	0	0	0	0	0
26	2	15	0	0.5	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	2	16	0	0.625	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0
28	3	17	0.25	0	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	1	8	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0
30	2	9	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0
31	2	18	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0
32	7	19	0	0.25	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0
33	1	4	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
34	2	8	0	0.5	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0
35	7	5	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0
36	2	9	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0
37	7	22	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.25	0	0	0.25

An =animal, Pad = padre, Mad = madre.

Matriz T (37x13) para el Caso 7.

An	Pad	Mad	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
14	2	5	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0
15	3	4	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	3	14	0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0
17	1	4	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	7	8	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0
19	2	9	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0
20	11	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0
21	10	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5
22	10	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5
23	1	4	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	7	5	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0
25	7	14	0	0.25	0	0	0.25	0	0.5	0	0	0	0	0	0
26	2	15	0	0.5	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	2	16	0	0.625	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0
28	6	22	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0.25	0	0	0.25
29	6	8	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0
30	1	9	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0
31	2	18	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0
32	7	22	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.25	0	0	0.25
33	1	4	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
34	2	8	0	0.5	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0
35	7	5	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0
36	2	9	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0
37	6	22	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0.25	0	0	0.25

An =animal, Pad = padre, Mad = madre.

Matriz de relaciones genéticas aditivas (A), para el Caso 1.

Primera sección (animales 1 a 19).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5
0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.5	0	0	0
0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.25	0.25	0	0
0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.25	1	0	0	0
0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0
0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.5	0	0
0.5	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.125	0.25	0	0
0.5	0.25	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0.25	0	0
0	0.5	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0.125	0	0
0	0.625	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.125	0.625	0	0	0
0.25	0	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.375	0.25	0.5	0	0
0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.25
0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5
0	0	0	0	0	0	0.75	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.75	0
0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.75	0.25	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0

Segunda sección (animales 20 a 37).

20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
0	0	0	0.5	0.5	0.5	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.625	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0.25	0.25	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.5	0	0	0.25	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0.5	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.75	0.5	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0
0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0.25	0.25
0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.75	0.5	0.5
0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0.25	0
0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.25
0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.25	0	0	0.5	0.125	0.375	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0.125	0.25	0.25	0.625	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.5	0.25	0.25	0.125	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.75	0.25	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0
1	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.75	0.375	0.25
0.25	1	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.25	0.125	0.5	0.125
0	0.25	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0.125	0.5
0	0	0	1	0.25	0.25	0.125	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.25	1	0.375	0	0.0625	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.25	0.375	1	0.125	0.25	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.125	0	0.125	1	0.375	0.1875	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0.0625	0.25	0.375	1.125	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.25	0.125	0.125	0.1875	0.125	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.25	0.125	0.125	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	1	0	0.25	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0	1.25	0.375	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.375	1	0	0	0	0	0
0.25	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.25	0.125	0.25	0.125
0	0.25	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	1	0	0.125	0.25
0.75	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0	1.25	0.4375	0.375
0.375	0.5	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.125	0.4375	1	0.3125
0.25	0.125	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.375	0.3125	1

Matriz de relaciones genéticas aditivas (A), para el Caso 2.

Primera sección (animales 1 a 19).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0.5
0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.5	0	0	0.25
0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.25	0.25	0	0
0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.25	1	0	0	0.125
0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0	0.125	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0
0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.5	0	0
0.5	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.125	0.25	0	0
0.5	0.25	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0.25	0	0.125
0	0.5	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0.125	0	0.25
0	0.625	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.125	0.625	0	0	0.3125
0.25	0	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.375	0.25	0.5	0	0
0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0
0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25
0	0.5	0	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0.25	0	0.125	0	0.5	0.25
0	0.25	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0.125	0	0.0625	0	0.25	0.5
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.75	0.25	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0

Segunda sección (animales 20 a 37).

20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
0	0	0	0.5	0.5	0.5	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.625	0	0	0	0.5	0.25	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0.25	0.25	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.5	0	0	0.25	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0.5	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0
0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0.25	0.25
0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.75	0.5	0.5
0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0.25	0
0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.25
0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0.5	0	0	0	0.25	0.125	0	0	0	0	0
0	0	0	0.25	0	0	0.5	0.125	0.375	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0.125	0.25	0.25	0.625	0.25	0	0	0.125	0.0625	0	0	0	0	0
0	0	0	0.5	0.25	0.25	0.125	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.5	0.25	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.3125	0	0	0.25	0.25	0.5	0	0	0	0	0
1	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.75	0.375	0.25
0.25	1	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.25	0.125	0.5	0.125
0	0.25	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0.125	0.5
0	0	0	1	0.25	0.25	0.125	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.25	1	0.375	0	0.0625	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.25	0.375	1	0.125	0.25	0.125	0	0	0.125	0.0625	0	0	0	0	0
0	0	0	0.125	0	0.125	1	0.375	0.1875	0	0	0.25	0.125	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0.0625	0.25	0.375	1.125	0.125	0	0	0.3125	0.15625	0	0	0	0	0
0	0	0	0.25	0.125	0.125	0.1875	0.125	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.25	0.125	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	1	0	0.125	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.3125	0	0.125	0	1	0.25	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.0625	0.125	0.15625	0	0	0.125	0.25	1	0	0	0	0	0
0.25	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.25	0.125	0.25	0.125
0	0.25	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	1	0	0.125	0.25
0.75	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0	1.25	0.4375	0.375
0.375	0.5	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.125	0.4375	1	0.3125
0.25	0.125	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.375	0.3125	1

Matriz de relaciones genéticas aditivas (A), para el Caso 3.

Primera sección (animales 1 a 20).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0.5	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0.5
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.5	0	0	0.25	0
0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.25	0.25	0	0	0
0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.25	1	0	0	0.125	0
0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0	0.125	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0.25
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0
0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.5	0	0	0
0.5	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.125	0.25	0	0	0
0.5	0.25	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0.25	0	0.125	0
0	0.5	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0.125	0	0.25	0
0	0.625	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.125	0.625	0	0	0.3125	0
0.25	0	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.375	0.25	0.5	0	0	0
0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0
0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0
0	0.5	0	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0.25	0	0.125	0	0.5	0.25	0
0	0.25	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0.125	0	0.0625	0	0.25	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0.25
0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0	0
0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0.25	0	0.5
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0.375
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0.25

Segunda sección (animales 21 a 37).

21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
0	0	0.5	0.5	0.5	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0.25	0.5	0.625	0	0	0	0.5	0.25	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.25	0.25	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0.5	0	0	0.25	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.5	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0.5	0.5	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0
0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.25	0.25
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.5
0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0.25	0
0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.25
0	0	0	0.25	0.5	0.25	0.5	0	0	0	0.25	0.125	0	0	0	0	0
0	0	0.25	0	0	0.5	0.125	0.375	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.125	0.25	0.25	0.625	0.25	0	0	0.125	0.0625	0	0	0	0	0
0	0	0.5	0.25	0.25	0.125	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.5	0.25	0	0.25	0.25	0	0
0	0	0	0	0.125	0.25	0.3125	0	0	0.25	0.25	0.5	0	0	0	0	0
0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.5	0.375	0.25
1	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.125	0.5	0.125
0.25	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.25	0	0.125	0.5
0	0	1	0.25	0.25	0.125	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0.25	1	0.375	0	0.0625	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0.25	0.375	1	0.125	0.25	0.125	0	0	0.125	0.0625	0	0	0	0	0
0	0	0.125	0	0.125	1	0.375	0.1875	0	0	0.25	0.125	0	0	0	0	0
0	0	0	0.0625	0.25	0.375	1.125	0.125	0	0	0.3125	0.15625	0	0	0	0	0
0	0	0.25	0.125	0.125	0.1875	0.125	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.25	0.125	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	1	0	0.125	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0.125	0.25	0.3125	0	0.125	0	1	0.25	0	0.125	0.125	0	0
0	0	0	0	0.0625	0.125	0.15625	0	0	0.125	0.25	1	0	0.25	0.25	0	0
0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.125	0.25	0.125
0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.25	0	1	0.25	0	0.125
0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.125	0.25	1	0.1875	0.125
0.5	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.1875	1	0.3125
0.125	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.125	0.125	0.3125	1

Matriz de relaciones genéticas aditivas (A), para el Caso 4.

Primera sección (animales 1 a 19).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5
0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.5	0	0
0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.25	0.25	0
0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.25	1	0	0	0
0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0
0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.5	0	0
0.5	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0.25	0	0
0.5	0.25	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0.25	0	0
0	0.5	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0.13	0	0
0	0.625	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.125	0.63	0	0	0
0.25	0	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.375	0.25	0.5	0	0
0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.25
0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0	0.25
0	0.5	0	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0.25
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.75	0.25	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.25	0	0.25	0	0	0	0	0	0.25	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0

Segunda sección (animales 20 a 37).

20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
0	0	0	0.5	0.5	0.5	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.625	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0.25	0.25	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.5	0	0	0.25	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0.5	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.25	0	0.5	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0
0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.25	0.25
0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.75	0	0.5
0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0.25	0
0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.25
0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0.5	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.25	0	0	0.5	0.125	0.38	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0.125	0.25	0.25	0.625	0.25	0	0.125	0.125	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.5	0.25	0.25	0.13	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.5	0.25	0	0	0	0.25	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.25	0	0.5	0	0.25	0	0	0
1	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.75	0.125	0.25
0.25	1	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.125	0.5	0.125
0	0.25	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.25	0	0.125	0.5
0	0	0	1	0.25	0.25	0.13	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.25	1	0.375	0	0.063	0.13	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.25	0.375	1	0.13	0.25	0.13	0	0.125	0.125	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.13	0	0.125	1	0.375	0.19	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0.063	0.25	0.38	1.125	0.13	0	0.313	0.313	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.25	0.125	0.125	0.19	0.125	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.125	0.125	0	0.25	0	0	0
0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.313	0	0	1	0.25	0.125	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.313	0	0.13	0.25	1	0.125	0	0	0	0.125	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.13	0.125	0.125	1	0	0.125	0	0.25	0
0.25	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.125	0.25	0.125
0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0	0.125	0	1	0	0	0.125
0.75	0.13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0	1.25	0.0625	0.375
0.13	0.5	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.25	0	0.0625	1	0.0625
0.25	0.13	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.125	0.375	0.0625	1

Matriz de relaciones genéticas aditivas (A), para el Caso 5.

Primera sección (animales 1 a 19).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0.5
0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.5	0	0.25
0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.25	0.25	0
0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.25	1	0	0	0.13
0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0
0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.5	0	0
0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0.25	0
0	0.25	0	0	0.25	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0.25	0.13
0	0.5	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0.13	0	0.25
0	0.625	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.125	0.63	0	0	0.31
0.25	0	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.375	0.25	0.5	0	0
0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0
0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0	0.5
0	0.5	0	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0.5	0.25
0	0.25	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0.125	0	0.06	0	0.25	0.5
0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0	0.25	0	0
0	0.5	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0.25	0.25
0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0.25	0
0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.25	0	0.25	0	0.13	0	0	0.25
0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.25	0	0	0.25	0	0	0	0	0.25	0

Segunda sección (animales 20 a 37).

20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.625	0	0	0.5	0.5	0.25	0	0.5	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0.25	0.25	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.5	0	0	0.25	0	0.25	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0
0	0	0	0	0.5	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0.5	0	0.25	0.5	0	0	0.5	0	0.5
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0.5	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0
0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.25	0.25
0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0
0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.25	0
0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25
0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0.5	0	0	0.25	0.25	0.125	0	0.25	0	0.25	0
0	0	0	0.25	0	0	0.5	0.125	0.38	0	0	0	0	0.25	0	0	0	0
0	0	0	0	0.125	0.25	0.25	0.625	0.25	0	0.125	0.125	0.063	0	0.125	0	0.125	0
0	0	0	0.5	0	0	0.13	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0	0	0	0
0	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0.5	0	0.5	0.25	0	0.25	0.25	0	0.25
0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.313	0	0	0.5	0.25	0.5	0	0.25	0	0.25	0
1	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.125	0
0.25	1	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.125	0.5	0.125
0	0.25	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0	0.125	0.5
0	0	0	1	0	0	0.13	0	0.25	0	0	0	0	0.25	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0.375	0	0.063	0	0.25	0	0.125	0.25	0	0	0.25	0	0.25
0	0	0	0	0.375	1	0.13	0.25	0	0.25	0.125	0.25	0.313	0	0.125	0.25	0.125	0.25
0	0	0	0.13	0	0.125	1	0.375	0.19	0	0.25	0.25	0.125	0.125	0.25	0	0.25	0
0	0	0	0	0.063	0.25	0.38	1.125	0.13	0	0.313	0.313	0.156	0	0.313	0	0.3125	0
0	0	0	0.25	0	0	0.19	0.125	1	0	0	0	0	0.125	0	0	0	0
0	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	1	0	0.25	0.25	0	0.25	0.25	0	0.25
0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.313	0	0	1	0.25	0.25	0	0.25	0	0.25	0
0	0	0	0	0.125	0.25	0.25	0.313	0	0.25	0.25	1	0.25	0	0.375	0.125	0.25	0.125
0	0	0	0	0.25	0.313	0.13	0.156	0	0.25	0.25	0.25	1	0	0.125	0.25	0.125	0.25
0	0.25	0.25	0.25	0	0	0.13	0	0.13	0	0	0	0	1	0	0	0.125	0.125
0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.313	0	0.25	0.25	0.375	0.125	0	1	0	0.25	0
0.5	0.13	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0.25	0	0.125	0.25	0	0	1	0.0625	0.25
0.13	0.5	0.125	0	0	0.125	0.25	0.313	0	0	0.25	0.25	0.125	0.125	0.25	0.0625	1	0.0625
0	0.13	0.5	0	0.25	0.25	0	0	0	0.25	0	0.125	0.25	0.125	0	0.25	0.0625	1

Matriz de relaciones genéticas aditivas (A), para el Caso 6.

Primera sección (animales 1 a 19).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0.5
0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.5	0	0	0.25
0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.25	0.25	0	0
0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.25	1	0	0	0.13
0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0
0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.5	0	0
0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0.25	0
0	0.25	0	0	0.25	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0.25	0.13
0	0.5	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0.13	0	0.25
0	0.625	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.125	0.63	0	0	0.31
0.25	0	0.5	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.375	0.25	0.5	0	0
0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.25	0
0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0	0.5
0	0.5	0	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0.5	0.25
0	0.25	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0.125	0	0.06	0	0.25	0.5
0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.5	0	0
0	0.5	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0.25	0.25
0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0.25	0
0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0	0.5
0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.25	0	0	0.25	0	0	0	0	0.25	0

Segunda sección (animales 20 a 37).

20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0	0	0.5	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.625	0	0	0.5	0.5	0.25	0	0.5	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0.25	0.25	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.5	0	0	0.25	0	0.25	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0
0	0	0	0	0.5	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0	0.5	0	0.5
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0.5	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0	0.5	0
0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25
0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25
0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0.5	0	0	0.25	0.25	0.125	0	0.25	0.25	0.25	0
0	0	0	0.25	0	0	0.5	0.125	0.38	0	0	0	0	0.25	0	0	0	0
0	0	0	0	0.125	0.25	0.25	0.625	0.25	0	0.125	0.125	0.063	0	0.125	0.125	0.125	0
0	0	0	0.5	0	0	0.13	0	0.5	0.25	0	0	0	0.5	0	0	0	0
0	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0.25	0	0.5	0.25	0	0.25	0.25	0	0.25
0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.313	0	0	0.5	0.25	0.5	0	0.25	0	0.5	0
1	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0.25	1	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125
0	0.25	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5
0	0	0	1	0	0	0.13	0	0.25	0.25	0	0	0	0.5	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0.375	0	0.063	0	0	0	0.125	0.25	0	0	0.5	0	0.25
0	0	0	0	0.375	1	0.13	0.25	0	0	0.125	0.25	0.313	0	0.125	0.375	0.125	0.25
0	0	0	0.13	0	0.125	1	0.375	0.19	0	0.25	0.25	0.125	0.125	0.25	0	0.25	0
0	0	0	0	0.063	0.25	0.38	1.125	0.13	0	0.313	0.313	0.156	0	0.313	0.0625	0.3125	0
0	0	0	0.25	0	0	0.19	0.125	1	0.13	0	0	0	0.25	0	0	0	0
0	0	0	0.25	0	0	0	0	0.13	1	0	0.125	0	0.25	0.25	0	0	0
0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.313	0	0	1	0.25	0.25	0	0.25	0	0.5	0
0	0	0	0	0.125	0.25	0.25	0.313	0	0.13	0.25	1	0.25	0	0.375	0.125	0.25	0.125
0	0	0	0	0.25	0.313	0.13	0.156	0	0	0.25	0.25	1	0	0.125	0.25	0.25	0.25
0	0	0	0.5	0	0	0.13	0	0.25	0.25	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.313	0	0.25	0.25	0.375	0.125	0	1	0	0.25	0
0	0	0	0	0.5	0.375	0	0.063	0	0	0	0.125	0.25	0	0	1	0	0.25
0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.313	0	0	0.5	0.25	0.25	0	0.25	0	1	0
0	0.13	0.5	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0.125	0.25	0	0	0.25	0	1

Matriz de relaciones genéticas aditivas (A), para el Caso 7.

Primera sección (animales 1 a 19).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0.5
0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.5	0	0.25
0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.25	0.25	0
0	0.25	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.25	1	0	0.13
0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0
0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.5	0
0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0.25	0
0	0.25	0	0	0.25	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0.25
0	0.5	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0.13	0	0.25
0	0.625	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.125	0.63	0	0	0.31
0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0.25	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0
0.5	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.25
0	0.5	0	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0.5	0.25
0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.25	0	0	0.25	0	0	0	0	0.25	0
0.5	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.5	0	0
0	0.5	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0.25	0.25
0	0	0	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0.25	0
0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.25	0	0.13	0	0	0.5
0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0.25	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0

Segunda sección (animales 20 a 37).

20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.25	0.5	0.625	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0	0.5	0
0	0	0	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.5	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0
0	0	0	0	0.5	0.25	0	0.125	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0.5
0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0.25	0.5	0	0	0.5	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.25	0	0	0.5	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0.5	0
0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0.25	0	0	0	0.25	0	0	0	0	0.25
0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0.5	0	0	0	0	0	0.25	0	0	0	0.25	0	0	0	0	0.25
0	0	0	0	0.25	0.5	0.25	0.5	0	0	0	0.25	0	0	0.25	0.25	0.25	0
0	0	0	0.25	0	0	0.5	0.125	0	0	0	0	0	0.25	0	0	0	0
0	0	0	0	0.125	0.25	0.25	0.625	0	0	0	0.125	0	0	0.125	0.125	0.125	0
0	0	0	0.5	0	0	0.13	0	0	0	0.25	0	0	0.5	0	0	0	0
0	0	0	0	0.25	0.25	0	0	0	0.25	0	0.5	0.25	0	0.25	0.25	0	0
0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.313	0	0	0.25	0.25	0	0	0.25	0	0.5	0
1	0.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0.25	1	0.25	0	0	0	0	0	0.13	0	0	0	0.125	0	0	0	0	0.125
0	0.25	1	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.5
0	0	0	1	0	0	0.13	0	0	0	0.25	0	0	0.5	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0.375	0	0.063	0	0	0	0.125	0.25	0	0	0.5	0	0
0	0	0	0	0.375	1	0.13	0.25	0	0	0	0.25	0.25	0	0.125	0.375	0.125	0
0	0	0	0.13	0	0.125	1	0.375	0	0	0	0.25	0	0.125	0.25	0	0.25	0
0	0	0	0	0.063	0.25	0.38	1.125	0	0	0	0.313	0	0	0.313	0.0625	0.3125	0
0	0.13	0.5	0	0	0	0	0	1	0.25	0	0	0.25	0	0	0	0	0.5
0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	1	0	0.125	0	0	0.25	0	0	0.25
0	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0.25	0	0	0.25	0
0	0	0	0	0.125	0.25	0.25	0.313	0	0.13	0	1	0.125	0	0.375	0.125	0.25	0
0	0.13	0.5	0	0.25	0.25	0	0	0.25	0	0	0.125	1	0	0	0.25	0	0.25
0	0	0	0.5	0	0	0.13	0	0	0	0.25	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.313	0	0.25	0	0.375	0	0	1	0	0.25	0
0	0	0	0	0.5	0.375	0	0.063	0	0	0	0.125	0.25	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	0.125	0.25	0.313	0	0	0.25	0.25	0	0	0.25	0	1	0
0	0.13	0.5	0	0	0	0	0	0.5	0.25	0	0	0.25	0	0	0	0	1

Apéndice IV. Vectores de contraste (x) para los métodos IC y CD.

a	GC ₁ -GC ₂	GC ₂ -GC ₃	GC ₁ -GC ₃	a ₂₃ - a ₂₄	a ₂₃ - a ₂₉	a ₂₉ - a ₃₇	a ₂₃ - a ₃₇
	x ₁	x ₂	x ₃	x ₄	x ₅	x ₆	x ₇
1	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0
.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.
22	0	0	0	0	0	0	0
23	0.1667	0	0.16667	1	1	0	1
24	0.1667	0	0.16667	-1	0	0	0
25	0.1667	0	0.16667	0	0	0	0
26	0.1667	0	0.16667	0	0	0	0
27	0.1667	0	0.16667	0	0	0	0
28	0.1667	0	0.16667	0	0	0	0
29	-0.25	0.25	0	0	-1	1	0
30	-0.25	0.25	0	0	0	0	0
31	-0.25	0.25	0	0	0	0	0
32	-0.25	0.25	0	0	0	0	0
33	0	-0.2	-0.2	0	0	0	0
34	0	-0.2	-0.2	0	0	0	0
35	0	-0.2	-0.2	0	0	0	0
36	0	-0.2	-0.2	0	0	0	0
37	0	-0.2	-0.2	0	0	-1	-1

IC = índice de conectividad, Cd = coeficiente de determinación, GC = grupo contemporáneo, a = animal.

Apéndice V. Matriz de VEP de los animales con registro.

Matriz de VEP: Caso 1.

23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
145.06	43.83	47.00	34.50	22.75	45.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
43.83	142.85	58.22	21.54	28.42	32.67	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
47.00	58.22	148.09	35.13	48.34	34.78	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
34.50	21.54	35.13	143.55	56.05	38.77	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
22.75	28.42	48.34	56.05	156.09	33.85	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
45.07	32.67	34.78	38.77	33.85	145.45	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	149.52	48.62	39.68	38.90	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	48.62	148.53	27.49	51.98	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	39.68	27.49	174.13	64.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	38.90	51.98	64.08	152.94	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	148.78	47.33	39.40	51.49	38.12
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	47.33	146.28	27.01	38.44	50.62
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	39.40	27.01	174.02	69.71	63.78
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	51.49	38.44	69.71	152.38	58.33
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	38.12	50.62	63.78	58.33	152.12

Matriz de VEP: Caso 2.

23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
144.99	43.76	46.80	34.18	22.36	45.02	0.92	1.04	6.30	3.39	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
43.76	142.79	58.03	21.23	28.05	32.62	0.86	0.97	5.87	3.16	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
46.80	58.03	147.49	34.18	47.20	34.62	2.68	3.04	18.43	9.92	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
34.18	21.23	34.18	142.03	54.23	38.52	4.28	4.85	29.36	15.81	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
22.36	28.05	47.20	54.23	153.90	33.55	5.12	5.80	35.16	18.93	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
45.02	32.62	34.62	38.52	33.55	145.41	0.71	0.80	4.87	2.62	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
0.92	0.86	2.68	4.28	5.12	0.71	145.62	45.20	34.08	21.70	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
1.04	0.97	3.04	4.85	5.80	0.80	45.20	145.60	21.41	34.27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
6.30	5.87	18.43	29.36	35.16	4.87	34.08	21.41	142.34	43.48	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
3.39	3.16	9.92	15.81	18.93	2.62	21.70	34.27	43.48	144.72	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	148.78	47.33	39.40	51.49	38.12
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	47.33	146.28	27.01	38.44	50.62
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	39.40	27.01	174.02	69.71	63.78
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	51.49	38.44	69.71	152.38	58.33
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	38.12	50.62	63.78	58.33	152.12

Matriz de VEP: Caso 3.

23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
144.99	43.76	46.80	34.18	22.36	45.02	0.92	1.04	6.30	3.41	-0.03	-0.20	-0.20	-0.04	-0.03
43.76	142.79	58.03	21.23	28.05	32.62	0.86	0.97	5.88	3.18	-0.03	-0.18	-0.19	-0.03	-0.03
46.80	58.03	147.49	34.18	47.19	34.62	2.69	3.05	18.45	9.97	-0.10	-0.57	-0.59	-0.11	-0.09
34.18	21.23	34.18	142.03	54.22	38.52	4.29	4.86	29.41	15.89	-0.16	-0.91	-0.94	-0.17	-0.15
22.36	28.05	47.19	54.22	153.90	33.55	5.14	5.82	35.22	19.03	-0.19	-1.09	-1.13	-0.21	-0.18
45.02	32.62	34.62	38.52	33.55	145.41	0.71	0.81	4.88	2.64	-0.03	-0.15	-0.16	-0.03	-0.02
0.92	0.86	2.69	4.29	5.14	0.71	145.54	45.14	33.84	21.26	0.86	4.83	4.99	0.91	0.79
1.04	0.97	3.05	4.86	5.82	0.81	45.14	145.54	21.20	33.87	0.76	4.26	4.41	0.80	0.70
6.30	5.88	18.45	29.41	35.22	4.88	33.84	21.20	141.55	42.02	2.81	15.80	16.34	2.98	2.60
3.41	3.18	9.97	15.89	19.03	2.64	21.26	33.87	42.02	142.02	5.19	29.21	30.22	5.51	4.81
-0.03	-0.03	-0.10	-0.16	-0.19	-0.03	0.86	0.76	2.81	5.19	143.51	19.20	32.90	44.43	32.13
-0.20	-0.18	-0.57	-0.91	-1.09	-0.15	4.83	4.26	15.80	29.21	19.20	140.01	42.32	20.55	32.36
-0.20	-0.19	-0.59	-0.94	-1.13	-0.16	4.99	4.41	16.34	30.22	32.90	42.32	145.50	41.09	33.95
-0.04	-0.03	-0.11	-0.17	-0.21	-0.03	0.91	0.80	2.98	5.51	44.43	20.55	41.09	146.32	52.41
-0.03	-0.03	-0.09	-0.15	-0.18	-0.02	0.79	0.70	2.60	4.81	32.13	32.36	33.95	52.41	146.37

Matriz de VEP: Caso 4.

23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
144.95	43.73	46.70	34.02	22.17	44.99	1.16	6.44	6.55	1.06	0.05	0.36	0.06	0.16	0.04
43.73	142.76	57.93	21.09	27.88	32.59	1.08	6.01	6.11	0.99	0.04	0.33	0.06	0.15	0.04
46.70	57.93	147.20	33.72	46.64	34.55	3.40	18.85	19.18	3.11	0.13	1.04	0.18	0.46	0.13
34.02	21.09	33.72	141.29	53.34	38.39	5.43	30.05	30.56	4.96	0.21	1.66	0.28	0.73	0.20
22.17	27.88	46.64	53.34	152.85	33.40	6.50	35.98	36.59	5.94	0.25	1.99	0.33	0.88	0.24
44.99	32.59	34.55	38.39	33.40	145.39	0.90	4.98	5.07	0.82	0.04	0.28	0.05	0.12	0.03
1.16	1.08	3.40	5.43	6.50	0.90	142.12	19.87	33.21	31.60	3.45	28.43	4.18	6.32	2.90
6.44	6.01	18.85	30.05	35.98	4.98	19.87	141.94	42.61	32.67	0.65	4.81	0.95	3.54	0.73
6.55	6.11	19.18	30.56	36.59	5.07	33.21	42.61	144.33	33.12	1.10	5.37	2.33	16.92	2.06
1.06	0.99	3.11	4.96	5.94	0.82	31.60	32.67	33.12	144.52	3.02	18.64	5.32	30.43	4.43
0.05	0.04	0.13	0.21	0.25	0.04	3.45	0.65	1.10	3.02	143.29	17.27	32.90	41.45	32.68
0.36	0.33	1.04	1.66	1.99	0.28	28.43	4.81	5.37	18.64	17.27	137.04	18.76	16.46	30.03
0.06	0.06	0.18	0.28	0.33	0.05	4.18	0.95	2.33	5.32	32.90	18.76	167.82	26.52	56.15
0.16	0.15	0.46	0.73	0.88	0.12	6.32	3.54	16.92	30.43	41.45	16.46	26.52	139.91	25.93
0.04	0.04	0.13	0.20	0.24	0.03	2.90	0.73	2.06	4.43	32.68	30.03	56.15	25.93	145.02

Matriz de VEP: Caso 5.

23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
137.36	17.42	19.95	29.38	19.38	38.44	7.34	7.49	10.23	9.84	28.61	8.43	8.02	7.87	7.33
17.42	135.01	50.51	20.46	26.22	18.39	29.36	11.41	23.14	32.28	9.03	9.44	26.97	9.71	27.28
19.95	50.51	139.83	32.71	44.26	20.14	32.85	24.06	36.71	41.35	11.29	21.66	30.20	21.90	30.70
29.38	20.46	32.71	140.21	51.88	35.92	11.87	30.73	34.37	24.94	20.94	30.33	11.69	29.94	11.69
19.38	26.22	44.26	51.88	150.56	31.75	11.24	35.75	38.92	26.86	9.65	34.61	10.56	34.47	11.00
38.44	18.39	20.14	35.92	31.75	140.60	6.98	6.05	8.70	9.03	15.83	6.30	7.08	6.03	6.77
7.34	29.36	32.85	11.87	11.24	6.98	142.56	23.05	47.73	46.45	9.42	40.18	32.47	12.72	33.15
7.49	11.41	24.06	30.73	35.75	6.05	23.05	142.34	45.01	48.87	6.62	33.45	11.59	29.91	12.10
10.23	23.14	36.71	34.37	38.92	8.70	47.73	45.01	147.08	49.31	10.26	48.76	24.61	33.94	25.38
9.84	32.28	41.35	24.94	26.86	9.03	46.45	48.87	49.31	149.02	9.24	26.38	33.43	23.41	34.10
28.61	9.03	11.29	20.94	9.65	15.83	9.42	6.62	10.26	9.24	138.55	15.93	16.68	29.94	29.62
8.43	9.44	21.66	30.33	34.61	6.30	40.18	33.45	48.76	26.38	15.93	135.05	16.65	37.20	17.85
8.02	26.97	30.20	11.69	10.56	7.08	32.47	11.59	24.61	33.43	16.68	16.65	136.58	25.15	36.89
7.87	9.71	21.90	29.94	34.47	6.03	12.72	29.91	33.94	23.41	29.94	37.20	25.15	139.48	26.06
7.33	27.28	30.70	11.69	11.00	6.77	33.15	12.10	25.38	34.10	29.62	17.85	36.89	26.06	138.68

Matriz de VEP: Caso 6.

23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
132.49	18.52	21.48	30.16	21.08	36.10	27.80	11.71	13.60	13.72	54.88	11.11	14.37	12.46	10.90
18.52	131.49	48.24	20.06	25.28	18.65	10.14	10.78	22.10	30.40	14.95	12.28	54.46	11.88	28.00
21.48	48.24	138.09	32.00	43.36	20.71	12.69	22.34	35.12	38.85	17.23	23.35	43.98	22.38	30.48
30.16	20.06	32.00	140.13	52.17	36.27	8.38	29.74	33.59	23.11	24.71	30.81	14.61	29.46	11.12
21.08	25.28	43.36	52.17	151.28	32.53	11.12	35.09	38.55	25.05	15.34	35.73	19.54	34.28	10.27
36.10	18.65	20.71	36.27	32.53	139.45	15.46	8.07	10.28	10.76	29.89	7.90	12.44	8.50	8.61
27.80	10.14	12.69	8.38	11.12	15.46	138.71	21.22	34.34	23.15	29.03	38.38	11.36	15.09	10.89
11.71	10.78	22.34	29.74	35.09	8.07	21.22	137.98	42.52	44.27	12.83	34.18	11.89	57.93	11.59
13.60	22.10	35.12	33.59	38.55	10.28	34.34	42.52	144.79	45.64	14.21	48.90	22.72	35.56	23.11
13.72	30.40	38.85	23.11	25.05	10.76	23.15	44.27	45.64	143.86	14.63	26.81	31.31	37.73	32.54
54.88	14.95	17.23	24.71	15.34	29.89	29.03	12.83	14.21	14.63	130.74	15.44	17.35	16.79	15.80
11.11	12.28	23.35	30.81	35.73	7.90	38.38	34.18	48.90	26.81	15.44	135.07	16.61	35.42	16.40
14.37	54.46	43.98	14.61	19.54	12.44	11.36	11.89	22.72	31.31	17.35	16.61	130.91	16.21	32.90
12.46	11.88	22.38	29.46	34.28	8.50	15.09	57.93	35.56	37.73	16.79	35.42	16.21	132.65	15.95
10.90	28.00	30.48	11.12	10.27	8.61	10.89	11.59	23.11	32.54	15.80	16.40	32.90	15.95	135.25

Matriz de VEP: Caso 7.

23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
129.71	15.42	17.73	26.57	17.34	13.53	7.57	26.32	11.71	10.60	53.01	10.88	12.18	9.20	10.30
15.42	130.16	46.69	16.92	22.40	13.78	8.47	8.36	20.60	28.83	11.36	10.09	52.63	10.27	9.72
17.73	46.69	136.28	28.45	40.11	16.35	9.26	9.45	32.21	31.83	12.96	20.59	41.92	21.06	11.58
26.57	16.92	28.45	136.71	48.83	16.26	5.58	4.57	29.04	10.41	22.02	28.72	12.38	29.51	11.72
17.34	22.40	40.11	48.83	148.14	17.65	5.85	6.60	33.62	9.89	12.40	33.83	17.47	34.59	12.72
13.53	13.78	16.35	16.26	17.65	128.22	28.54	9.20	12.73	31.49	10.76	10.53	11.01	11.83	51.98
7.57	8.47	9.26	5.58	5.85	28.54	136.81	17.04	29.16	14.86	8.97	34.01	9.86	9.58	29.93
26.32	8.36	9.45	4.57	6.60	9.20	17.04	135.65	18.02	17.43	27.77	11.25	9.81	33.70	10.65
11.71	20.60	32.21	29.04	33.62	12.73	29.16	18.02	137.98	30.47	11.86	43.83	20.76	31.48	12.88
10.60	28.83	31.83	10.41	9.89	31.49	14.86	17.43	30.47	136.25	10.30	12.75	28.53	11.72	31.19
53.01	11.36	12.96	22.02	12.40	10.76	8.97	27.77	11.86	10.30	129.58	15.15	14.46	13.45	13.86
10.88	10.09	20.59	28.72	33.83	10.53	34.01	11.25	43.83	12.75	15.15	132.85	14.36	34.60	14.80
12.18	52.63	41.92	12.38	17.47	11.01	9.86	9.81	20.76	28.53	14.46	14.36	128.38	14.51	13.29
9.20	10.27	21.06	29.51	34.59	11.83	9.58	33.70	31.48	11.72	13.45	34.60	14.51	133.92	16.07
10.30	9.72	11.58	11.72	12.72	51.98	29.93	10.65	12.88	31.19	13.86	14.80	13.29	16.07	129.02