

ESTIMACION DE LA CORRELACION AMBIENTAL ENTRE EFECTOS MATERNOS MEDIANTE MUESTREO DE GIBBS.

R. Quintanilla¹, L. Varona²

¹Unidad de genética y mejora. Facultad de Veterinaria. U.A.B. Bellaterra (Barcelona)

²Unidad de mejora genética. Facultad de Veterinaria. Zaragoza.

Introducción

La descomposición de los caracteres con influencia materna en sus componentes causales conduce a modelos con un elevado número de factores genéticos y ambientales implicados en su variación. La gran dificultad de estimar la proporción de (co)varianza determinada por todos los factores implicados y muchas veces la imposibilidad de disociar unos de otros ha conducido a ignorar sistemáticamente alguna de las fuentes de (co)variación para obtener estimadores de los parámetros restantes.

El modelo más aceptado para describir los datos de los caracteres afectados maternalmente parece ser un modelo animal con efectos maternos (Quaas y Pollak, 1980; Benyshek et al., 1988; Henderson, 1988) que contemple, además del efecto genético directo aportado por el individuo (u_d), el efecto genético materno (u_m) y el efecto ambiental permanente (u_p), ambos aportados por la madre. El modelo contempla las relaciones de parentesco para los efectos genéticos directos y maternos, así como la covarianza genética entre ellos. Este modelo se basa en la descomposición de los efectos genéticos formulada por Willham (1963), añadiendo la hipótesis de estricta aditividad de los efectos genéticos y asumiendo total independencia entre los efectos ambientales maternos.

La existencia de una covarianza ambiental entre los efectos directos y maternos, que afectaría básicamente a la relación madre-descendiente, ha sido una hipótesis ampliamente tratada en la bibliografía (Hohenboken y Brinks, 1971; Cantet, 1990; Robinson, 1994). Paralelamente, diversos trabajos experimentales han puesto de manifiesto una influencia negativa del ambiente aportado por las madres durante el periodo de cría sobre el futuro comportamiento materno de sus hijas, en relación inversa a la influencia sobre el fenotipo directo (Mangus y Brinks, 1971; Koch, 1972). Una posibilidad para modelizar sería recoger esta influencia a nivel de una relación recurrente con los efectos ambientales aportados por todos los antepasados via-hembra.

La covarianza ambiental negativa ha sido sistemáticamente ignorada en los trabajos de estimación, por lo que no se han obtenido estimaciones para este parámetro. Por otro lado, ignorar esta fuente de covariación en el análisis puede provocar un sesgo que afectaría básicamente a las estimaciones de los componentes maternos (Meyer, 1992) y en especial de la correlación genética entre los efectos directos y maternos (Meyer, 1992; Robinson, 1994).

El objetivo de este trabajo es definir un modelo estadístico que contemple la correlación entre el ambiente materno aportado por madre e hijas, así como plantear las distribuciones condicionales requeridas para llevar a cabo una estimación de este parámetro conjuntamente al resto de los parámetros del modelo mediante muestreo de Gibbs.

Modelo

El modelo estadístico propuesto es muy similar al propuesto por Quaas y Pollak (1980), con la salvedad que no asume independencia entre los efectos ambientales aportados por las madres, si no que se define una matriz de relaciones entre ellos (T). El modelo en notación matricial es el siguiente:

$$y = X\beta + Z_d u_d + Z_m u_m + Z_p u_p + e$$

donde u_d y u_m siguen una distribución normal multivariante definida por una matriz de varianzas y covarianzas genéticas entre los efectos directos y maternos (G_0) y la matriz de relaciones genéticas aditivas (A), los efectos residuales se asumen normales e independientes y los efectos ambientales permanentes maternos siguen una distribución normal definida por una matriz de coeficientes entre las hembras emparentadas vía materna (T). De este modo:

$$f(y|\beta, u_d, u_m, u_p) = N(X\beta + Z_d u_d + Z_m u_m + Z_p u_p, \sigma_e^2)$$

$$f(\beta) \propto k$$

$$f(u_d, u_d | G_0) = N(0, A \otimes G_0); G_0 = \begin{bmatrix} \sigma_{Ad}^2 & \sigma_{AdAm} \\ \sigma_{AmAd} & \sigma_{Am}^2 \end{bmatrix}$$

$$f(u_p) = N(0, T \sigma_{Ep}^2); T = g(\lambda)$$

$$f(G_0) \propto k$$

$$f(\sigma_{Ep}^2) \propto k$$

$$f(\lambda) \propto k$$

Se define el parámetro λ como la correlación entre el ambiente permanente aportado por una madre y el aportado por sus descendientes hembras. La matriz T es la matriz de correlaciones entre los ambientes permanentes aportados por las hembras, y presentara una estructura de unos en la diagonal y un valor aleatorio en los elementos que relacionan la madre con sus hijas, un valor λ^2 entre abuela y nietas y entre hermanas maternas, y así sucesivamente. Nótese el parecido estructural que presenta esta matriz con una matriz de relaciones genéticas (A) donde se suprime toda la genealogía procedente de machos y donde la correlación aditiva de 0.5 se sustituye por el parámetro λ . Este planteamiento nos permitirá la construcción de la matriz T de una forma sencilla a partir de la genealogía de las hembras.

A modo ilustrativo se presenta un ejemplo con una genealogía sencilla de seis individuos y la matriz T de relaciones entre los ambientes permanentes maternos correspondientes.

1 0 0 MACHO	$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & \lambda & 0 & \lambda^2 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda & 0 & 1 & 0 & \lambda \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & \lambda^2 & 0 & \lambda & 0 & 1 \end{bmatrix}$
2 0 0 HEMBRA	
3 1 2 MACHO	
4 1 2 HEMBRA	
5 3 4 MACHO	
6 3 4 HEMBRA	

Muestreo de Gibbs.

El Muestreo de Gibbs es un proceso de cadenas de Markov estocásticas que permite la obtención de muestras correlacionadas de la distribución conjunta de todos los parámetros del modelo, y permite, por lo tanto, calcular las distribuciones marginales posteriores tratando las observaciones de cada parámetro por separado.

El planteamiento de un procedimiento de Muestreo de Gibbs exige, en primer lugar, el desarrollo de la distribución conjunta de las observaciones fenotípicas y los parámetros de modelo:

$$f(y, \beta, u_d, u_m, u_p, G_0, \lambda, \sigma_{E_p}^2) =$$

$$f(y|\beta, u_d, u_m, u_p, \sigma_e^2) f(\beta) f(u_d, u_m | G_0) f(G_0) f(u_p | \lambda, \sigma_{E_p}^2) f(\lambda) f(\sigma_{E_p}^2) f(\sigma_e^2)$$

Las distribuciones condicionales implicadas en el proceso de muestreo se obtienen directamente de esta expresión fijando todos los parámetros excepto aquel que sea objeto de extracción de un valor aleatorio de su distribución condicional de probabilidad.

De este modo, las distribuciones condicionales de los niveles de efectos sistemáticos, genéticos directos, maternos y permanentes maternos son normales univariantes.

Las distribución condicional de la matriz de varianzas y covarianzas de efectos de origen genético es proporcional a una distribución Wishart.

Las distribuciones condicionales de los componentes de varianza residual y permanente materno son proporcionales a distribuciones chi-cuadrado invertidas.

Estas distribuciones condicionales son similares a las utilizadas en un análisis del modelo de efectos maternos sin tener en cuenta la correlación ambiental materna (Sorensen et al., 1994).

La distribución condicional de probabilidad del parámetro de correlación ambiental entre hembras (λ) es:

$$f(\lambda | u_p, \sigma_{E_p}^2) \propto \frac{1}{|\Gamma|^{1/2} \sigma_{E_p}^2} e^{-\frac{u_p' \Gamma^{-1} u_p}{\sigma_{E_p}^2}}$$

Esta distribución no es proporcional a ninguna distribución conocida de la que se disponga de generadores de números pseudoaleatorios. Por lo tanto, es necesario recurrir a generadores de distribuciones desconocidas (Gilks et al., 1992). La obtención de valores aleatorios de esta distribución es complejo e involucra un importante coste computacional, dado que es necesario disponer del determinante y la inversa de la matriz T de relaciones. Pese a todo este esfuerzo computacional puede ser reducido al ser posible obtenerlos a partir del cálculo del determinante y la inversa de la matriz de relaciones de las madres que tengan algún pariente femenino con descendientes.

Bibliografía

- Benyshek et al., 1988. *J. Dairy Sci.* 71:35-53.
 Cantet, 1990. Ph. D. Thesis, University of Illinois. Urbana, Illinois.
 Gelfand y Smith, 1990. *J.A. S.A.* 85:398-409.
 Geman y Geman, 1984. *IEEE Trans. Pattn. Anal. Mach. Intell.* 6, 721-741.
 Gilks et al., 1992. *J. R. Statist. Soc. C.* 41, 337-348.
 Henderson. 1988. *J. Dairy Sci.* 71 (Suppl 2): 1-16.
 Hohenboken y Brinks, 1971. *J. Anim. Sci.* 32; 26-34.
 Mangus y Brinks, 1971. *J. Anima. Sci.* 32:17-25.
 Meyer. 1992. *Genet. Sel. Evol.* 24: 487-509.
 Quaas y Pollak. 1980. *J. Anim. Sci.* 51: 1277-1287.
 Robinson. 1994. *V WCGALP, Guelph.* Vol 18: 378-381.
 Sorensen et al. 1994. *V WCGALP, Guelph.* Vol 18: 321-328.
 Willham. 1963. *Biometrics.* 19: 18-27