



## UN MÉTODO DE CÁLCULO DE COEFICIENTES DE IDENTIDAD GENÉTICA SOBRE GENEALOGÍAS EXTENSAS (A method of computation of identity coefficients on extended pedigrees)

Pedro Alfonso Ponce\*

\* Unidad Docente de Genética y Mejora animal. Facultad de Veterinaria. Universidad de Murcia. Espinardo (Murcia).

Recibido: 28 marzo

### RESUMEN

Según la revisión y clasificación de BOYCE (1983) de métodos de coeficientes de consanguinidad, de parentesco y de identidad sobre genealogías extensas, se propone dentro del grupo de métodos que utilizan un algoritmo de búsqueda de caminos de parentesco, la lógica de un programa de cálculo por ordenador de coeficientes de identidad genética, basado en algunas relaciones entre posibles casos de ascendencia y situaciones de identidad que pueden simplificar el tratamiento por ordenador.

**Palabras clave:** coeficientes de identidad genética, consanguinidad, parentesco, programas de computador, análisis de genealogías extensas.

### SUMMARY

According to BOYCE's (1983) review and classification of methods for computing inbreeding, kinship and identity coefficients of extended pedigrees, it is proposed a new method for computing identity coefficients that is related to those that detect common ancestors by path searching methods. The method is based on some relationships between possible combinations of origin of the genes and identity situations from which the simplification of calculations are possible by using a computer.

**Keywords:** Coefficients of identity, inbreeding, kinship, computer programs, extended pedigrees analysis.

### INTRODUCCIÓN

Los principales métodos de cálculo de coeficientes de parentesco y consanguinidad sobre genealogías que se han propuesto durante 60 años, desde que Wright dio su original definición de medida de la consanguinidad, se revisan por BOYCE (1983) donde se clasifican en cinco grupos: 1.º los que hacen detección de antepasados comunes por comparación de líneas ancestrales (WRIGHT, 1922; HAZEL and LUSH, 1950; KUDO, 1962; MAC CLUER et al, 1967; MANGE, 1964 y 1969; MAC LEAN, 1969; ABE and NISHIDA, 1971; SCHAAP and COHEN, 1977);

2.º los que hacen detección de antepasados comunes por medio de algoritmos de búsqueda de caminos de parentesco, casos de ascendencia y situaciones de identidad genética (REH-FELD et al, 1967; ALFONSO PONCE, 1971; STE-VENS, 1975; JACQUARD, 1966; KHANG et al, 1979; NADOT, 1971; NADOT and VAYSSEIX, 1973); 3.º los que utilizan métodos iterativos de cálculo de coeficientes de parentesco en sistemas regulares de apareamientos (CRUDEN, 1949; EMIK and TERRILL, 1949; PLUM, 1954; HOEN and GRANDAGE, 1960; LI and RODERICK, 1970; GARCON and JACQUARD, 1971; HENDERSON, 1976; QUAAS, 1976; TER HEIJDEN et al,

1977; HUDSON et al, 1982); 4.<sup>o</sup>) los que aplican conceptos de la teoría de grafos (GILLOIS, 1964; MARUYANA and YASUDA, 1970; ALFONSO PONCE, 1971); y 5.<sup>a</sup>) los que utilizan métodos de aproximación (WRIGHT and MC PHEE, 1925; COOK and HARTL, 1976; EDWARDS, 1968 y 1969; CHEVALET, 1971; CILLIERS, 1976).

BOYCE (1983) en su experiencia sobre el incremento de los coeficientes de consanguinidad en función de la extensión que alcancen las genealogías de caballos de carreras, concluye que pueden producirse incrementos sustanciales hasta la 10-12 generación, y que las curvas de esa función llegan, en todos los casos, a una meseta a partir de la 12 generación; por ello, los métodos que limitan la exploración genealógica

a muy pocas generaciones (3 ó 4) tienen el riesgo de subestimar considerablemente el grado de consanguinidad de los individuos. Antes de la utilización de computadores, naturalmente muchos de los métodos que se han clasificado antes en el grupo 1.<sup>o</sup> sólo se podían realizar sobre pequeñas genealogías con muy pocos antepasados. Pero a pesar de la llegada de los ordenadores los problemas de cálculo continuaron en muchos de ellos; así, los procedimientos iterativos, clasificados en el grupo 3.<sup>o</sup> y de los que son un buen ejemplo el algoritmo de QUAAS (1976) y de HENDERSON (1976) proporcionan un medio rápido de cálculo de coeficientes de consanguinidad con requerimientos mínimos de almacenamiento; sin embargo, el

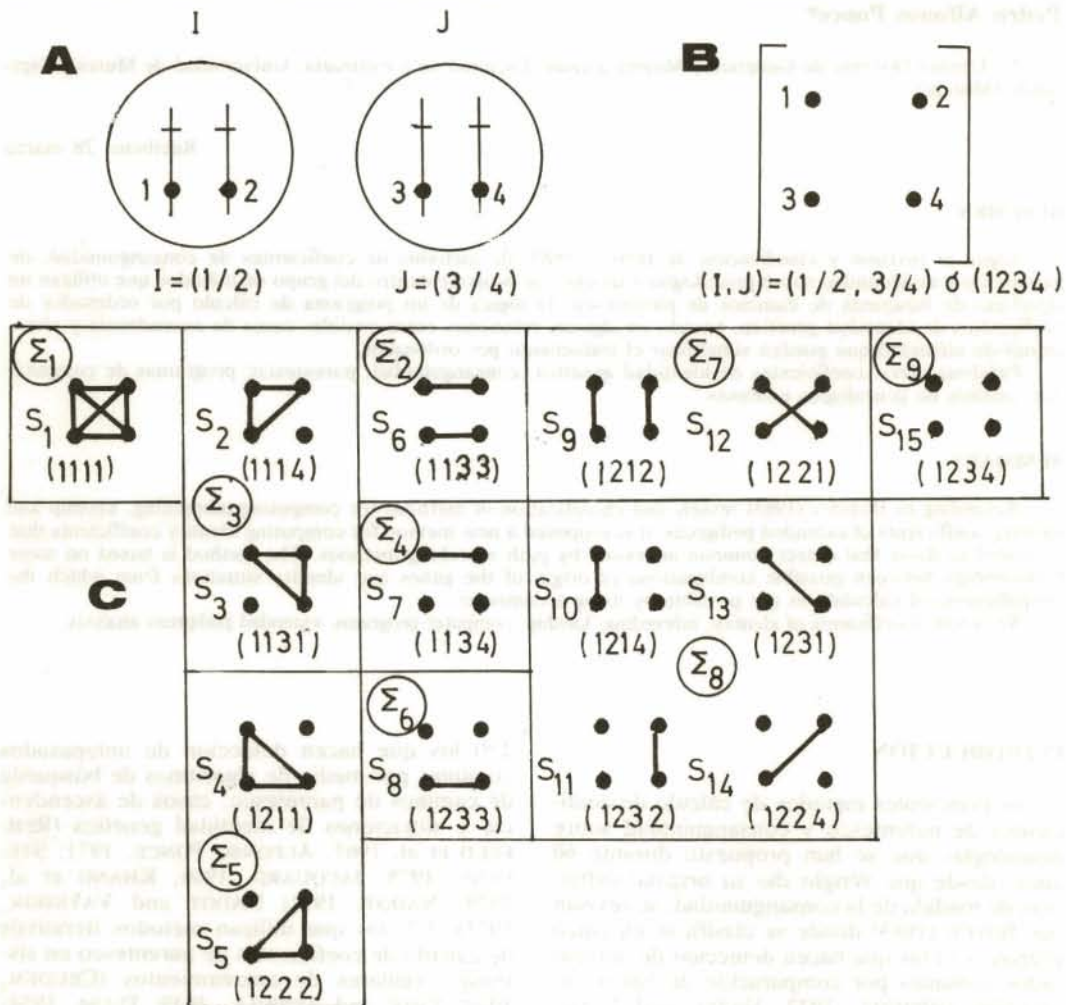


FIGURA 1. A) Los cuatro genes homólogos de dos individuos emparentados I y J. B) Disposición de los cuatro genes homólogos en una matriz. C) Situaciones de identidad detalladas,  $S_i$ , y contraídas,  $\Sigma_i$ , entre los cuatro genes homólogos (dos genes idénticos están unidos por un trazo).

cálculo de coeficientes de parentesco se hace laborioso y costoso si la matriz de parentescos se refiere a genealogías extensas (10-12 generaciones) y con gran densidad de antepasados conocidos. Ahora que está ampliamente difundido el uso de ordenadores (macro y microordenadores) los métodos de aproximación clasificados antes en el grupo 5.º, parece que no ofrecen ninguna ventaja sobre los métodos de computación de coeficientes de parentesco y consanguinidad, siguen destacando los clasificados en el grupo 2.º, los que utilizan un algoritmo de búsqueda de caminos de parentesco o de casos de ascendencia, porque pueden hacerlo con gran seguridad, sobre genealogías extensas, densas y complejas (de 10-12 generaciones) y con gran economía de almacenamiento de información; y por ello, son los que merecen la pena seguir desarrollando de cara a la generalización de coeficientes de consanguinidad y parentesco en coeficientes de identidad GILLOIS (1964), los cuales contienen una mayor riqueza de información genética que los anteriores.

El presente trabajo propone la lógica de un nuevo método de computación de coeficientes de identidad genética, basado en algunas relaciones entre casos de ascendencia y situaciones de identidad que puede simplificar la detección y cálculo de las probabilidades de éstas últimas, las cuales constituyen los llamados coeficientes de identidad.

#### COEFICIENTES DE IDENTIDAD GENÉTICA

En un locus o en una clase de homólogos, dos individuos diploides, I y J, tiene un conjunto de 4 genes (figura 1) que por simplificar llamaremos:

- 1: gen transmitido a I por su padre
- 2: gen transmitido a I por su madre
- 3: gen transmitido a J por su padre
- 4: gen transmitido a J por su madre

dos de estos genes se dicen idénticos si son copias, por duplicaciones sucesivas de generación en generación y en ausencia de mutación, de un mismo gen antepasado. Esta relación binaria de identidad es transitiva, es decir, dos genes idénticos a un tercero son idénticos entre sí; por ello GILLOIS (1964) definió 15 situaciones de identidad posibles,  $S_i$  (figura 1,C) donde se representan al modo de JACQUARD (1966) los cuatro genes homólogos en forma de matriz, uniendo por trazos los que son idénticos, y donde también se representan por un vector de cuatro componentes para permitir su fácil manejo en tareas de almacenamiento y cálculo en el ordenador.

Lo más corriente es que sólo interese el ge-

notipo de un individuo y no el origen paterno y materno de sus genes; así, el genotipo  $I = (1/2)$  es único, tanto si el gen 1 proviene del padre y el 2 de la madre, o viceversa. Entonces, si no se hace diferencia en función del origen paterno o materno, habrá situaciones de identidad equivalentes que JACQUARD (1970) resumió en 9 situaciones de identidad contraída,  $\Sigma_i$ , donde, por ejemplo, las situaciones detalladas de GILLOIS:  $S_{10}$ ,  $S_{11}$ ,  $S_{13}$  y  $S_{14}$ , son equivalentes a la situación contraída de JACQUARD,  $\Sigma_4$  (figura 1,C).

Según las genealogías de I y J se pueden calcular las probabilidades correspondientes a las situaciones de identidad detalladas y contraídas, llamados coeficientes de identidad. La relación entre coeficientes de identidad detallados,  $\delta_i$ , y contraídos,  $\Delta_i$ , se muestran en el cuadro 1, así como las relaciones entre coeficientes de identidad y coeficientes de parentesco,  $\phi_{ij}$ , y de consanguinidad,  $f_i$  y  $f_j$ , en el sentido de COTTERMAN (1940) y de MALECOT (1948).

Así, según las necesidades, la relación entre las estructuras genética de dos individuos emparentados se pueden medir de manera más o menos precisa. La menor precisión corresponde al coeficiente de parentesco en el que sólo se está interesado en la presencia de un gen tomado aisladamente. Una mayor riqueza de información la proporcionan los coeficientes de identidad detallados y contraídos porque permiten definir la estructura genotípica en probabilidad para un locus del individuo I, conocida la de su emparentado J. Esto tiene especial interés en su aplicación a problemas médicos de «consejo genético» (DENNISTON, 1975); también al análisis del modo de herencia de sistemas de polimorfismo bioquímico y sanguíneo, y además con el fin de mejorar el análisis probabilístico de la comprobación de filiaciones o de paternidad (JACQUARD et SALMON, 1971), generalizándolo a la comprobación de parentescos colaterales. También, en su relación complementaria a las distancias genéticas entre poblaciones JACQUARD (1974) y CHEVALET (1980). Otra área de aplicación sería aportar información valiosa para incrementar la precisión de las estimaciones de componentes de varianza y de covarianza que se utilizan en las matrices de ecuaciones de modelos mixtos de valoración genética de toros de I.A. por el método BLUP (Best Linear Unbiased Predictor) de HENDERSON (1973 y 1975). Apunta ROUVIER (1980) que todavía no está completamente resuelto el problema de la incidencia o importancia que tiene la estimación de las componentes de varianza y de covarianza sobre la precisión del índice de selección y el consiguiente progreso genético alcanzado debido a los sesgos que se produzcan por ser la población pequeña, cerrada o con-

sanguínea, y seleccionada, de manera que, como señalan RAZUNGLES (1974) y ROUVIER (1977), no se debe olvidar el tomar muy en cuenta en tales poblaciones (como suelen ser los rebaños, establos, cuadras o ganaderías) la consanguinidad, o mejor, la identidad genética, y que esto puede conducir a una nueva teoría de la estimación del valor genético de los reproductores. Quisiéramos señalar también otra posible aplicación de los coeficientes de identidad genética a la verificación de la hipótesis de RODERO et al. (1983) de herencia recesiva autosómica simple del carácter caída del toro de lidia, donde se postula la 3.<sup>a</sup> condición: de que el riesgo de tener un descendiente con caídas (colapsos) debe ser mayor en cruces consanguíneos que en cruces con animales no emparentados en lo que parece haber inconsistencia con resultados experimentales sobre no

asociación entre consanguinidad y caída en ganaderías bravas GARCÍA MARTÍN y JORDANO (com. pers.), inconsistencia quizás debida, como se dijo anteriormente, a la subestimación de coeficientes de consanguinidad porque se limita la exploración genealógica a muy pocas generaciones (3 ó 4).

#### COMPUTACIÓN DE COEFICIENTES DE IDENTIDAD. DESCRIPCIÓN DEL PROGRAMA

El cálculo de coeficientes de identidad sobre genealogías con más de tres generaciones y con solapamiento entre ellas resulta siempre muy complejo por lo que es indispensable recurrir a un ordenador. Seguidamente se van a describir los pasos de la lógica de un programa para su

CUADRO 1  
RELACIÓN ENTRE COEFICIENTES DE IDENTIDAD DETALLADOS,  $\delta_i$ , Y CONTRAÍDOS,  $\Delta_i$ , Y ENTRE COEFICIENTES DE IDENTIDAD Y PARENTESCO,  $\phi_{ij}$ , Y DE CONSANGUINIDAD,  $f_i$  Y  $f_j$  (EN EL SENTIDO DE COTTERMAN, 1940 Y MALECOT, 1948)

Relaciones entre coeficientes de identidad contraídos y detallados

SITUACIONES DE IDENTIDAD	COEFICIENTES DE IDENTIDAD
$\Sigma_1$	$\Delta_1 = \delta_1$
$\Sigma_2$	$\Delta_2 = \delta_6$
$\Sigma_3$	$\Delta_3 = \delta_2 + \delta_3$
$\Sigma_4$	$\Delta_4 = \delta_7$
$\Sigma_5$	$\Delta_5 = \delta_4 + \delta_5$
$\Sigma_6$	$\Delta_6 = \delta_8$
$\Sigma_7$	$\Delta_7 = \delta_9 + \delta_{12}$
$\Sigma_8$	$\Delta_8 = \delta_{10} + \delta_{11} + \delta_{13} + \delta_{14}$
$\Sigma_9$	$\Delta_9 = \delta_{15}$

Relaciones entre coeficientes de identidad y coeficientes de parentesco y consanguinidad

$$f_i = P(\text{Gen 1} = \text{Gen 2}) = \delta_1 + \delta_2 + \delta_3 + \delta_6 + \delta_7 = \Delta_1 + \Delta_2 + \Delta_3 + \Delta_4$$

$$f_j = P(\text{Gen 3} = \text{Gen 4}) = \delta_1 + \delta_4 + \delta_5 + \delta_6 + \delta_8 = \Delta_1 + \Delta_2 + \Delta_5 + \Delta_6$$

$$\phi_{ij} = 1/4 P(\text{Gen 1} = \text{Gen 3}) + 1/4 P(\text{Gen 1} = \text{Gen 4}) + 1/4 P(\text{Gen 2} = \text{Gen 3}) + 1/4 P(\text{Gen 2} = \text{Gen 4})$$

donde:

$$P(\text{Gen 1} = \text{Gen 3}) = \delta_1 + \delta_2 + \delta_4 + \delta_9 + \delta_{10};$$

$$P(\text{Gen 1} = \text{Gen 4}) = \delta_1 + \delta_3 + \delta_4 + \delta_{12} + \delta_{13};$$

$$P(\text{Gen 2} = \text{Gen 3}) = \delta_1 + \delta_2 + \delta_5 + \delta_{12} + \delta_{14};$$

$$P(\text{Gen 2} = \text{Gen 4}) = \delta_1 + \delta_3 + \delta_5 + \delta_9 + \delta_{11};$$

sumando:

$$\phi_{ij} = \delta_1 + 1/2 (\delta_2 + \delta_3 + \delta_4 + \delta_5 + \delta_9 + \delta_{12}) + 1/4 (\delta_{10} + \delta_{11} + \delta_{13} + \delta_{14}) = \Delta_1 + 1/2 (\Delta_3 + \Delta_5 + \Delta_7) + 1/4 \Delta_8$$

computación en un ordenador. La descripción la haremos sobre un ejemplo sencillo y muy conocido: la genealogía del toro «Roan-Gauntlet», tomada de LI (1955) y estudiada también por JACQUARD (1966).

### 1.º Lectura y codificación de redes genealógicas

En primer lugar el ordenador lee las genealogías de I y J en forma de dos series de ascendencia o vectores de N componentes, los cuales son los antepasados de cada genealogía, en las que los números pares de código parental son machos, y los impares, hembras (figura 2,A).

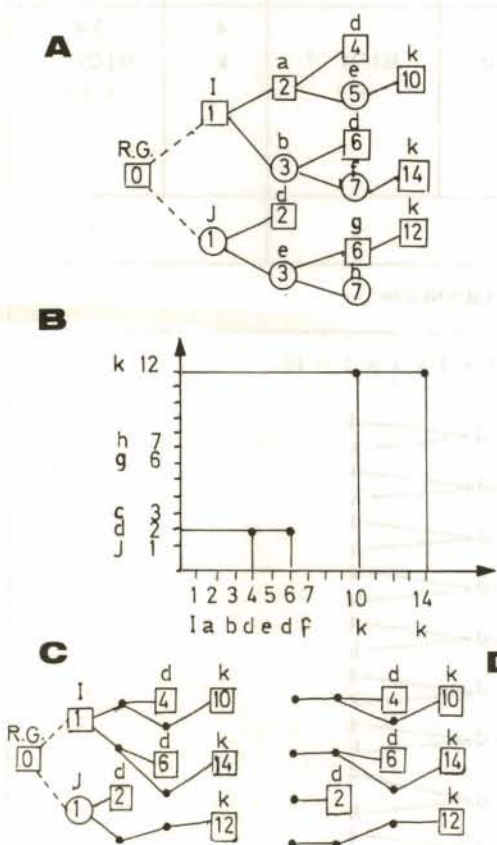


FIGURA 2. A) Red genealógica del toro «Roan-Gauntlet» (LI, 1955). B) Comparación de antepasados y contracción de la red genealógica de «Roan-Gauntlet». C) Red genealógica contraída de «Roan-Gauntlet». D) Caminos de procedencia de los cuatro genes homólogos (1/2) y (3/4) de I y J.

### 2.º Contracción de redes genealógicas

En segundo lugar, se realizan todas las comparaciones posibles entre antepasados de la genealogía de I con la de J, así como de la genealogía de I consigo misma y las de J consigo misma, buscando aquellos antepasados que tengan al menos dos descendientes inmediatos (figura 2,B).

La codificación parental utilizada es más sencilla que la de JACQUARD (1966) y además, ahorra la mitad de comparaciones porque puede hacerlas entre individuos del mismo sexo. También permite encontrar descendientes y ascendientes partiendo de un número cualquiera de código parental; dividiendo tal número por 2 en cada generación se encuentran descendientes en línea directa, y si el número es impar, tomando sólo la parte entera de tales divisiones. En sentido inverso, la serie de ascendientes masculinos es una progresión geométrica de razón 2, en cuyo sentido los ascendientes hembras son el número resultante de la progresión más uno. Una vez contraídas las series de ascendencia de I y J, tenemos definidos los caminos de procedencia de los cuatro genes homólogos (figura 2,C y D).

### 3.º Orígenes y probabilidades de los caminos de procedencia de los cuatro genes

En la tercera etapa el ordenador calcula las probabilidades de que los nudos de la red contraída no reciban genes de nudos situados por encima de ellos, es decir, de que sean fuente de genes, y la probabilidad de los caminos de procedencia hacia cada uno de los cuatro genes homólogos de la base de las dos redes (cuadro 2).

### 4.º Número de casos de ascendencia

En la cuarta etapa se determina el número de casos de ascendencia posibles. Un caso de ascendencia es un conjunto de cuatro caminos de procedencia a los cuatro genes homólogos de la base. Por ello es el producto del número de caminos de procedencia del gen 1,  $n_1$ , por los de los genes 2, 3 y 4:  $n_2$ ,  $n_3$  y  $n_4$ . En este ejemplo, relativamente sencillo, el número de casos de ascendencia es 18 (cuadro 2).

### 5.º Probabilidad de los casos de ascendencia

En quinto lugar, el ordenador calcula la probabilidad de cada caso de ascendencia, te-

**CUADRO 2**  
**ORÍGENES Y PROBABILIDADES DE LOS CAMINOS DE PROCEDENCIA DE 4 GENES, Y**  
**NÚMERO DE CASOS DE ASCENDENCIA**

PROBABILIDADES DE QUE LOS NUDOS DE LA RED GENEALÓGICA CONTRAÍDA SEAN FUENTES DE GENES:							
$p_d = 1; p_k = 1; p_1 = 1 - [(1/2)^{2-1} + (1/2)^{3-1}] = 1/4;$ $p_2 = 1 - [(1/2)^{2-1} + (1/2)^{3-1}] = 1/4;$ $p_3 = 1 - (1/2)^{1-1} = 0; p_4 = 1 - (1/2)^{3-1} = 3/4$							
ORÍGENES Y PROBABILIDADES DE LOS CAMINOS DE PROCEDENCIA DE LOS CUATRO GENES:							
GEN 1		GEN 2		GEN 3		GEN 4	
ORI-GEN	PROBA-BILIDAD	ORI-GEN	PROBA-BILIDAD	ORI-GEN	PROBA-BILIDAD	ORI-GEN	PROBA-BILIDAD
l	1/4	2	1/4	d	$1(1/2)^{1-1}$ = 1	4	3/4
d	$1(1/2)^{2-1}$ = 1/2	d	$1(1/2)^{2-1}$ = 1/2			k	$1(1/2)^{3-1}$ = 1/4
k	$1(1/2)^{3-1}$ = 1/4	k	$1(1/2)^{3-1}$ = 1/4				
Totales 1		1		1		1	
NÚMERO DE CASOS DE ASCENDENCIA:							
$N = n_1 \times n_2 \times n_3 \times n_4 = 3 \times 3 \times 1 \times 2 = 18$							

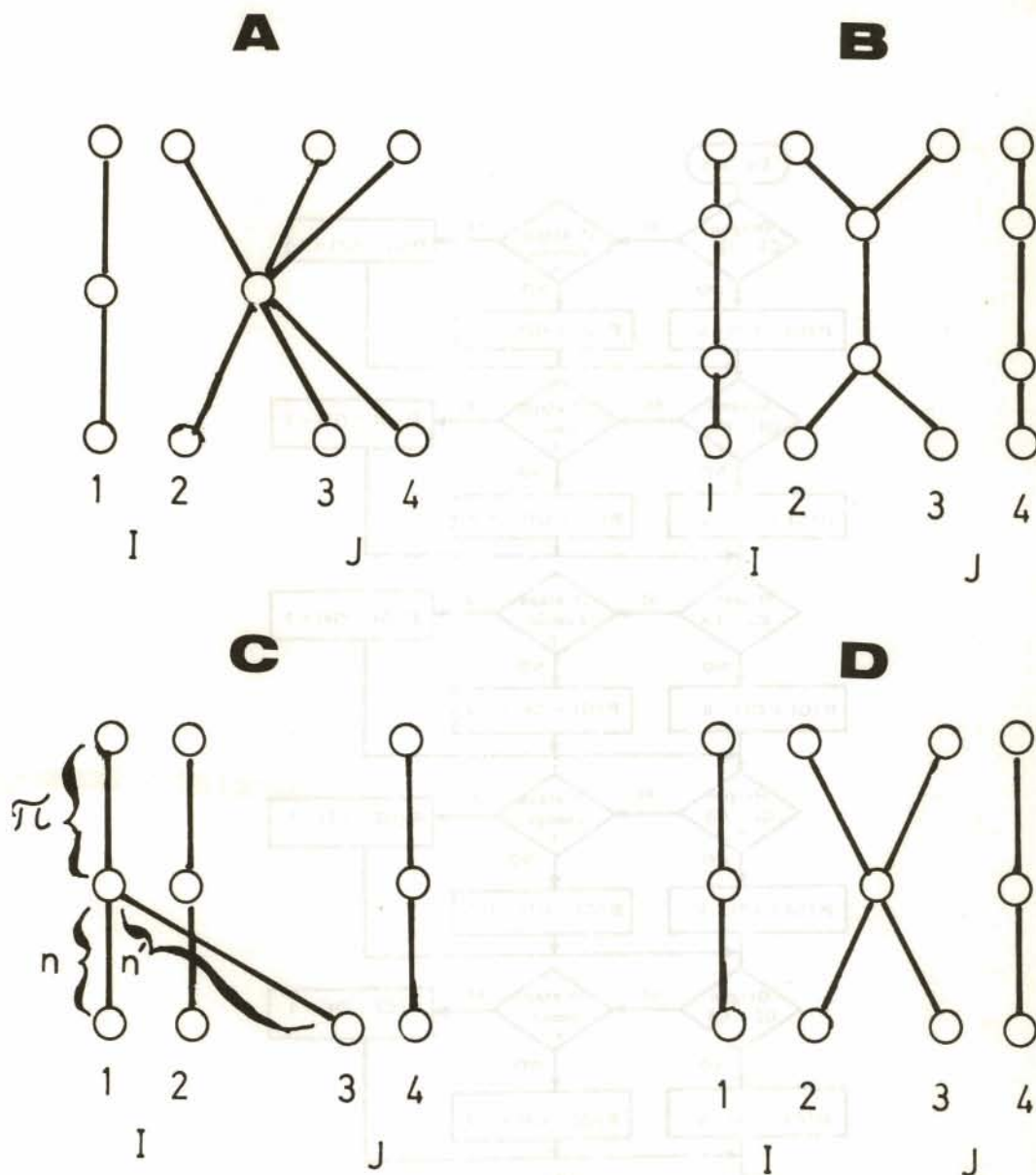


FIGURA 3. Probabilidad de un camino de procedencia:  $p_c = p_0 (1/2)^{n-1}$ . Probabilidad de un caso de ascendencia,  $P(CA)$ ; A)  $P(CA) = 0$ ; B)  $P(CA) = 0$ ; C)  $P(CA) = p_n \cdot 1/2 \cdot \pi (1/2)^{n-1} (1/2)^{n-1} p_{c2} p_{c4} = p_{c1} (1/2)^{n-1} p_{c2} p_{c4} = p_{c1} (1/2)_n \cdot p_{c2} p_{c4}$ ; D)  $P(CA) = p_{c1} p_{c2} p_{c3} p_{c4}$ .

niendo en cuenta para ello si los cuatro caminos de procedencia son compatibles o incompatibles, dependientes o independientes. Así, hay cuatro casos posibles (figura 3): A) si más de dos caminos de procedencia inciden en un mismo nudo, resulta imposible que las clases de genes transmitidos por este nudo sean más de

dos, hay por tanto una incompatibilidad entre caminos de procedencia y por ello la probabilidad del caso de ascendencia es nula; B) si dos caminos de procedencia tienen una etapa común precedida de dos distintas, entonces es imposible que el gen único que ha discurrido por la etapa común pueda provenir de dos ori-



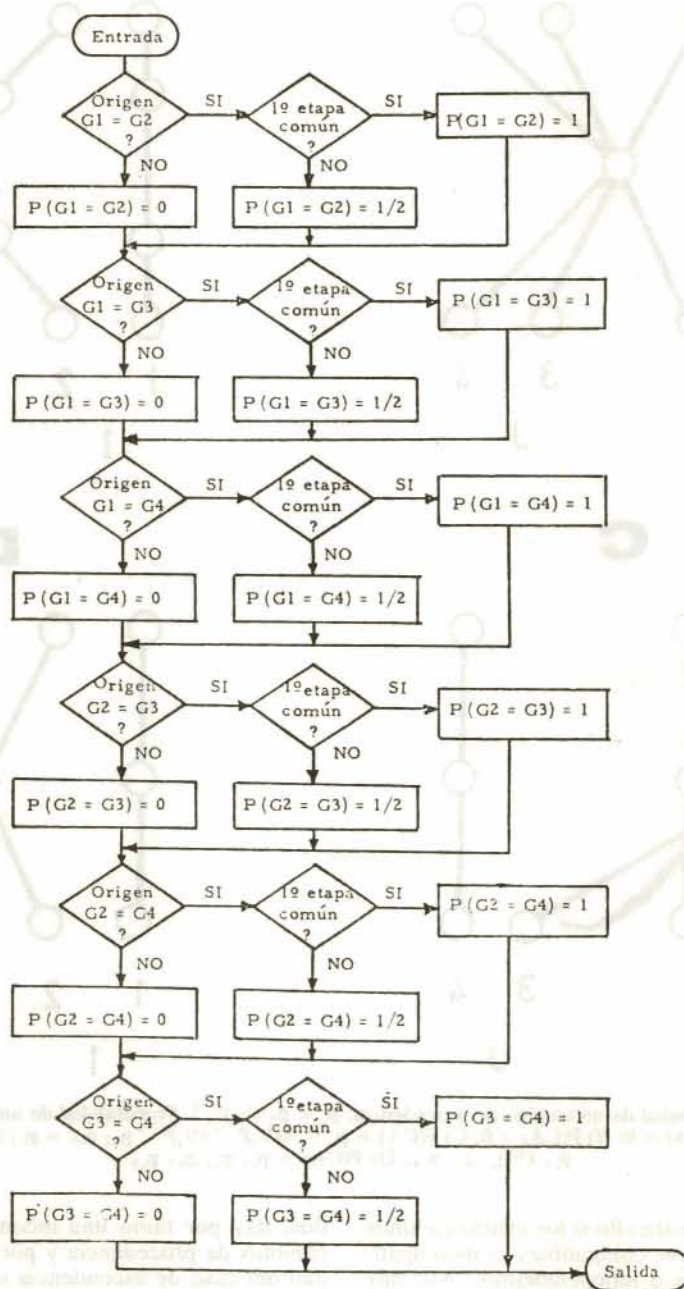


FIGURA 4. Comparación de los orígenes de los cuatro genes homólogos y determinación del vector de probabilidades. En el organigrama, G1 y G2 representan los genes 1 y 2 del individuo I; G3 y G4, los genes 3 y 4 del individuo J.

genes distintos, también hay incompatibilidad entre caminos de procedencia y por ello la probabilidad del caso de ascendencia es nula; C) si dos o más caminos de procedencia tienen una primera etapa común, en tal caso son dependientes y si  $\pi$  es la probabilidad atribuida a la etapa común, entonces contribuye como  $\frac{1}{2}\pi$  y no como  $\pi^2$  a la probabilidad del caso de ascendencia; y por último, D) si no se dan ninguna de las anteriores circunstancias, entonces los caminos de procedencia son independientes y la probabilidad del caso de ascendencia es el producto de las probabilidades correspondientes a

los cuatro caminos de procedencia. En el ejemplo sencillo que estamos examinando los 18 casos de ascendencia están todos formados por caminos de procedencia independientes.

#### 6.º) Relaciones entre casos de ascendencia y situaciones de identidad

En una sexta etapa, el ordenador determina las situaciones de identidad posibles que implican cada caso de ascendencia. Para ello realiza sistemáticamente las 6 comparaciones posibles

CUADRO 3

RELACIONES ENTRE CASOS DE ASCENDENCIA Y SITUACIONES DE IDENTIDAD. SE INDICAN EJEMPLOS DE CASOS DE ASCENDENCIA, SE REPRESENTA EL VECTOR DE PROBABILIDAD DE CADA CASO Y EL DESARROLLO DE ÁRBOLES DE PROBABILIDAD, SEGÚN EL PROCEDIMIENTO SEGUIDO PARA OBTENER EL CUADRO 4.

CASOS DE ASCENDENCIA		SITUACIONES Y COEFICIENTES DE IDENTIDAD				
N.º de la tabla	Vector de probabilidad	Genes de I		Genes de J		d = copia del gen paterno del antepasado d; d' = copia del gen materno del antepasado d
		1	2	3	4	
1	(222222)					
6	(122221)	d	$\frac{1}{2}$	d	$\frac{1}{2}$ -d $\Rightarrow$ S <sub>1</sub> ; $\delta_1 = 1/2$ $\frac{1}{2}$ -d' $\Rightarrow$ S <sub>6</sub> ; $\delta_6 = 1/2$	
9	(122222)	d	$\frac{1}{2}$	d	$\frac{1}{2}$ -d $\Rightarrow$ S <sub>1</sub> ; $\delta_1 = 1/4$ $\frac{1}{2}$ -d' $\Rightarrow$ S <sub>2</sub> ; $\delta_2 = 1/4$ $\frac{1}{2}$ -d $\Rightarrow$ S <sub>3</sub> ; $\delta_3 = 1/4$ $\frac{1}{2}$ -d' $\Rightarrow$ S <sub>6</sub> ; $\delta_6 = 1/4$	
44	(100000)	d	$\frac{1}{2}$	d	$\Rightarrow$ S <sub>7</sub> ; $\delta_7 = 1$	

entre los orígenes de los caminos de procedencia de los cuatro genes homólogos de I y J, según la lógica expresada en el diagrama de flujo de la figura 4. Por ejemplo, si el origen del gen 1 es el mismo que el del gen 2 pasa a analizar si la primera etapa la tienen en común, etapa que puede ser de varias generaciones; si es común, la probabilidad de que los genes 1 y 2 sean idénticos es uno; si no es común, esta probabilidad es  $1/2$ ; y si tienen orígenes distintos, tal probabilidad será cero. Y así sucesivamente en las restantes comparaciones. De esta forma el ordenador define un vector de probabilidades de 6 componentes, en el que el número 2 representa a la probabilidad  $1/2$ .

Con tal representación de un caso de ascendencia, por medio de un vector de probabilidades, podemos encontrar a través de un árbol de probabilidades las situaciones de identidad posibles que implican y calcular sus probabilidades. En el cuadro 3 pueden verse cuatro ejemplos de casos de ascendencia con la representación en cada una del vector de probabilidades. En el primer ejemplo: vector (222222) implica 8 situaciones de identidad posibles, cada una de probabilidad  $1/8$ . En el segundo, implica dos si-

tuaciones de identidad; en el tercero, cuatro; y en el cuarto, una.

Para ahorrar al ordenador que deduzca en cada caso las situaciones de identidad que implican nos parece más sencillo, más directo, almacenar en la memoria del ordenador una tabla de los 55 casos de ascendencia posibles que aparecen clasificados en el cuadro 4 por el número de «arborescencias» (ALFONSO PONCE, 1971) que contienen: 1, 2, 3 ó 4, pero que en el ordenador son almacenados solamente los vectores de probabilidad, por orden de magnitud, con la serie de situaciones de identidad posibles que implican cada uno.

#### 7.º) Coeficientes de identidad

En la séptima y última etapa se van acumulando los productos de la probabilidad de cada caso de ascendencia por la de cada situación de identidad que implican (cuadro 5).

Las dos últimas etapas del cálculo, se pueden simplificar en el ordenador considerablemente, si se determinan directamente los coeficientes de identidad contraídos  $\Sigma_i$  (cuadro 6).

CUADRO 4  
COEFICIENTES DE IDENTIDAD CORRESPONDIENTES A CASOS DE ASCENDENCIA POSIBLES

CASOS DE ASCENDENCIA		COEFICIENTES DE IDENTIDAD														
N.º	Vector	$\delta_1$	$\delta_2$	$\delta_3$	$\delta_4$	$\delta_5$	$\delta_6$	$\delta_7$	$\delta_8$	$\delta_9$	$\delta_{10}$	$\delta_{11}$	$\delta_{12}$	$\delta_{13}$	$\delta_{14}$	$\delta_{15}$
1	(222222)	1/8	1/8	1/8	1/8	1/8	1/8			1/8			1/8			
2	(112122)	1/2	1/2													
3	(121212)	1/2		1/2												
4	(211221)	1/2			1/2											
5	(222111)	1/2				1/2										
6	(122221)	1/2					1/2									
7	(212212)	1/2								1/2						
8	(221122)	1/2											1/2			
9	(122222)	1/4	1/4	1/4			1/4									
10	(212222)	1/4	1/4		1/4					1/4						
11	(221222)	1/4		1/4	1/4								1/4			
12	(222122)	1/4	1/4			1/4								1/4		
13	(222212)	1/4		1/4		1/4				1/4						
14	(222221)	1/4			1/4	1/4	1/4									
15	(220200)		1/4					1/4			1/4					1/4
16	(120200)		1/2					1/2								
17	(210200)		1/2								1/2					
18	(220100)		1/2												1/2	

CUADRO 4 (continuación)

CASOS DE ASCENDENCIA		COEFICIENTES DE IDENTIDAD														
N.º	Vector	$\delta_1$	$\delta_2$	$\delta_3$	$\delta_4$	$\delta_5$	$\delta_6$	$\delta_7$	$\delta_8$	$\delta_9$	$\delta_{10}$	$\delta_{11}$	$\delta_{12}$	$\delta_{13}$	$\delta_{14}$	$\delta_{15}$
19	(202020)			1/4				1/4				1/4		1/4		
20	(102020)			1/2				1/2								
21	(202010)			1/2								1/2				
22	(201020)			1/2											1/2	
23	(022002)				1/4				1/4		1/4				1/4	
24	(022001)				1/2				1/2							
25	(012002)				1/2						1/2					
26	(021002)				1/2										1/2	
27	(000222)					1/4			1/4			1/4		1/4		
28	(000221)					1/2			1/2							
29	(000212)					1/2						1/2				
30	(000122)				1/2										1/2	
31	(200002)						1/4	1/4	1/4							1/4
32	(100001)						1									
33	(100002)						1/2	1/2								
34	(200001)						1/2		1/2							
35	(020020)									1/4	1/4	1/4				1/4
36	(010010)									1						
37	(010020)									1/2	1/2					
38	(020010)									1/2		1/2				
39	(002200)												1/4	1/4	1/4	1/4
40	(001100)												1			
41	(001200)												1/2	1/2		
42	(002100)												1/2		1/2	
43	(200000)							1/2								1/2
44	(100000)							1								
45	(000002)								1/2							1/2
46	(000001)								1							
47	(020000)										1/2					1/2
48	(010000)										1					
49	(000020)											1/2				1/2
50	(000010)											1				
51	(002000)												1/2			1/2
52	(001000)												1			
53	(000200)														1/2	1/2
54	(000100)														1	
55	(000000)															1

CUADRO 5  
CÁLCULO DE COEFICIENTES DE IDENTIDAD DETALLADOS,  $\delta_i$ , DE LOS PADRES DEL TORO «ROAN-GAUNTLET»

CASO DE ASCENDENCIA				SITUACIONES DE IDENTIDAD DETALLADAS																
N.º	ORÍGENES	PROBA- BILIDAD	VECTOR	S <sub>1</sub>	S <sub>2</sub>	S <sub>3</sub>	S <sub>4</sub>	S <sub>5</sub>	S <sub>6</sub>	S <sub>7</sub>	S <sub>8</sub>	S <sub>9</sub>	S <sub>10</sub>	S <sub>11</sub>	S <sub>12</sub>	S <sub>13</sub>	S <sub>14</sub>	S <sub>15</sub>		
1	1,2,d,4	3(1/2) <sup>6</sup>	(000000)															1		
2	1,2,d,k	(1/2) <sup>6</sup>	(000000)															1		
3	1,d,d,4	3(1/2) <sup>5</sup>	(000200)														1/2	1/2		
4	1,d,d,k	(1/2) <sup>5</sup>	(000200)														1/2	1/2		
5	1,k,d,4	3(1/2) <sup>6</sup>	(000000)															1		
6	1,k,d,k	(1/2) <sup>6</sup>	(000020)											1/2				1/2		
7	d,2,d,4	3(1/2) <sup>5</sup>	(020000)										1/2					1/2		
8	d,2,d,k	(1/2) <sup>5</sup>	(020000)										1/2					1/2		
9	d,d,d,4	3(1/2) <sup>4</sup>	(220200)		1/4					1/4							1/4			
10	d,d,d,k	(1/2) <sup>4</sup>	(220200)		1/4					1/4							1/4			
11	d,k,d,4	3(1/2) <sup>5</sup>	(020000)										1/2					1/2		
12	d,k,d,k	(1/2) <sup>5</sup>	(020020)									1/4	1/4	1/4				1/4		
13	k,2,d,4	3(1/2) <sup>6</sup>	(000000)															1		
14	k,2,d,k	(1/2) <sup>6</sup>	(002000)													1/2		1/2		
15	k,d,d,4	3(1/2) <sup>5</sup>	(000200)														1/2	1/2		
16	k,d,d,k	(1/2) <sup>5</sup>	(002200)												1/4	1/4	1/4	1/4		
17	k,k,d,4	3(1/2) <sup>6</sup>	(200000)							1/2								1/2		
18	k,k,d,k	(1/2) <sup>6</sup>	(202020)				1/4			1/4				1/4		1/4		1/2		
TOTALES				1		0	(1/2) <sup>4</sup>	(1/2) <sup>8</sup>	0	0	0	23(1/2) <sup>8</sup>	0	(1/2) <sup>7</sup>	23(1/2) <sup>7</sup>	5(1/2) <sup>8</sup>	(1/2) <sup>7</sup>	5(1/2) <sup>8</sup>	23(1/2) <sup>7</sup>	55(1/2) <sup>7</sup>
COEFICIENTES DE IDENTIDAD					$\delta_1$	$\delta_2$	$\delta_3$	$\delta_4$	$\delta_5$	$\delta_6$	$\delta_7$	$\delta_8$	$\delta_9$	$\delta_{10}$	$\delta_{11}$	$\delta_{12}$	$\delta_{13}$	$\delta_{14}$	$\delta_{15}$	

CUADRO 6  
 CÁLCULO DE COEFICIENTES DE IDENTIDAD CONTRAÍDOS,  $\Delta$ , DE LOS PADRES DEL TORO «ROAN-GAUNTLET»

CASO DE ASCENDENCIA				SITUACIONES DE IDENTIDAD CONTRAÍDAS								
N.º	ORÍGENES	PROBABILIDAD	VECTOR	$\Sigma_1$	$\Sigma_2$	$\Sigma_3$	$\Sigma_4$	$\Sigma_5$	$\Sigma_6$	$\Sigma_7$	$\Sigma_8$	$\Sigma_9$
1	1,2,d,4	$3(1/2)^6$	(00000)									1
2	1,2,d,k	$(1/2)^6$	(00000)									1
3	1,d,d,4	$3(1/2)^5$	(00020)								1/2	1/2
4	1,d,d,k	$(1/2)^5$	(00020)								1/2	1/2
5	1,k,d,4	$3(1/2)^6$	(00000)									1
6	1,k,d,k	$(1/2)^6$	(00002)								1/2	1/2
7	d,2,d,4	$3(1/2)^5$	(02000)								1/2	1/2
8	d,2,d,k	$(1/2)^5$	(02000)								1/2	1/2
9	d,d,d,4	$3(1/2)^4$	(22020)			1/4	1/4				1/2	
10	d,d,d,k	$(1/2)^4$	(22020)			1/4	1/4				1/2	
11	d,k,d,4	$3(1/2)^5$	(02000)							1/4	1/2	1/2
12	d,k,d,k	$(1/2)^5$	(02002)							1/4	1/2	1/4
13	k,2,d,4	$3(1/2)^6$	(00000)								1	
14	k,2,d,k	$(1/2)^6$	(00200)								1/2	1/2
15	k,d,d,4	$3(1/2)^5$	(00200)								1/2	1/2
16	k,d,d,k	$(1/2)^5$	(00220)							1/4	1/2	1/2
17	k,k,d,4	$3(1/2)^6$	(20000)				1/2				1/2	1/2
18	k,k,d,k	$(1/2)^6$	(20202)			1/4	1/4				1/2	
TOTALES		1		0	0	$17(1/2)^8$	$23(1/2)^8$	0	0	$(1/2)^7$	$51(1/2)^5$	$55(1/2)^7$
COEFICIENTES DE IDENTIDAD				$\Delta_1$	$\Delta_2$	$\Delta_3$	$\Delta_4$	$\Delta_5$	$\Delta_6$	$\Delta_7$	$\Delta_8$	$\Delta_9$

## BIBLIOGRAFÍA

- ABE, T. and A. NISHIDA (1971): A method of calculating coefficients of inbreeding and relationship based on pedigree lines. *Jap. Poultry Sci.* 8: 245-249.
- ALFONSO PONCE, P. (1971): Redes genealógicas y computación de coeficientes de parentesco y consanguinidad. *Arch. Zootec.* 20: 257-299.
- BOYCE, A. J. (1983): Computation of inbreeding and kinship coefficients on extended pedigrees. *J. Hered.* 74: 400-404.
- CHEVALET, C. (1971): Calcul automatique des coefficients d'identité. *Ann. Génét. Sél. anim.* 3: 449-462.
- CHEVALET, C. (1980): Calcul des coefficients d'identité, inégalités et distances génétiques. Dans *Biométrie et Génétique*. J. M. LEGAY et al Edit. pp. 42-49.
- CILLIERS, B. A. (1976): A generalisation of an approximate method to calculate inbreeding coefficients. *S. A. J. Animal Sci.* 6: 191-193.
- COOK, R. D. and HARTL, D. L. (1976): Estimation of inbreeding by random walks in pedigrees. *TAG* 48: 171-178.
- COTTERMAN, C. W. A. (1940): A calculus for statistico-genetics. Ph. D. Thesis. Ohio State Univ.
- CRUDEN, D. (1949): The computation of inbreeding coefficients for closed populations. *J. Hered.* 40: 248-251.
- DENNISTON, C. (1974): An extension of the probability approach to genetic relationship: one locus. *Theoret. Pop. Biol.* 6: 58-75.
- DENNISTON, C. (1975): Probability and genetic relationship: two loci. *Ann. Hum. Genet. London* 39: 89-104.
- EDWARDS, A. W. F. (1968): Simulation studies of genealogies. *Heredity* 23: 628.
- EDWARDS, A. W. F. (1969): Discussion. In *Computer Applications in Genetics*. MORTON, N. E. Ed. University of Hawaii Press, Honolulu. p. 81.
- EMIK, L. O. and TERRILL, C. E. (1949): Systematic procedures for calculating inbreeding coefficients. *J. Hered.* 40: 51-55.
- GARCON, C. and JACQUARD, A. (1971): Programmes de calcul des structures génétiques et des coefficients de consanguinité. Dans *Génétique et Populations. Hommage à Jean Sutter*, Presses Universitaires de France. Paris, p. 111-117.
- GILLOIS, M. (1964): La relation d'identité génétique. *These Faculté des Sciences de Paris*, p. 294.
- HAZEL, L. N. and LUSH, J. L. (1950): Computing inbreeding and relationship coefficients from punched cards. *J. Hered.* 41: 301-306.
- HENDERSON, C. R. (1973): Sire evaluation and genetic trends. In *Proceedings of the Animal Breeding and Genetics Symposium in Honor of Dr. J. L. Lush*. American Society of Animal Science and the American Dairy Science Association, pp. 10-41. Champaign, Illinois.
- HENDERSON, C. R. (1976): A simple method for computing the inverse of a numerator relationship matrix used in the prediction of breeding values. *Biometrics* 32: 69-83.
- HOEN, K. and GRANDAGE, A. H. E. (1960): Calculation of inbreeding in family selection studies on the IBM-650 data processing machine. *Biometrics* 16: 292-296.
- HUDSON, G. F. S.; QUAAS, R. L. and VAN VLECK, L. D. (1982): Computer algorithm for the recursive method of calculating large numerator relationship matrices. *J. Dairy Sci.* 65: 2.018-2.022.
- JACQUARD, A. (1966): Logique du calcul des coefficients d'identité entre deux individus. *Populations* 21: 751-776.
- JACQUARD, A. (1970): Structures génétiques des populations. Masson et Cie. Paris.
- JACQUARD, A. (1974): Genealogies et distance entre populations. Dans *Genetic Distance*. Compiled by J. F. Crow and C. Denniston. Plenum Press. New York, pp. 23-40.
- JACQUARD, A. et SALMON, O. (1971): Sur le diagnostic de paternité. *Population*, 26: 677-690.
- KHANG, J. V. T., ROCHAMBEAU, DE, H.; CHEVALET, C. and GILLOIS, M. (1979): Analysis of pedigrees and calculation of coefficients of identity by genetic trees. *Biometrical J.* 21: 367-387.
- KUDO, A. (1962): A method for calculating the inbreeding coefficient. *Am. J. Human Genet.* 14: 426-432.
- LI, C. C. (1955): *Populations Genetics*. The University of Chicago Press. Chicago.
- LI, F. H. F. and RODERICK, T. H. (1970): Computer calculation of Wright's inbreeding coefficient by Cruden's method. *J. Hered.* 61: 37-38.
- MAC CLUER, J. W.; GRIFFITH, R.; SING, C.F. and SCHULL, W. J. (1967): Some genetic programs to supplement self-instruction in FORTRAN. *Am. J. Human Genet.* 19: 189-231.
- MAC LEAN, C. (1969): Computer analysis of pedigree data. In *Computer Applications in Genetics*, N. E. Morton. Ed. University of Hawaii Press, Honolulu, p. 82-86.
- MALECOT, G. (1948): *Les Mathématiques de l'hérédité*. Masson et Cie. Paris.
- MANGE, A. P. (1964): FORTRAN programs for computing Wright's coefficient of inbreeding in human and nonhuman pedigrees. *Am. J. Human Genet.* 16: 484.
- MANGE, A. P. (1969): Wright's coefficient of inbreeding, F, for human pedigrees. In *Computer Applications in Genetics*, N. E. Norton, Ed. University of Hawaii Press, Honolulu, p. 72-78.
- MARUYANA, T. and YASUDA, N. (1970): Use of graph theory in computation of inbreeding and kinship coefficients. *Biometrics* 26: 209-219.
- NADOT, R. (1971): Les coefficients d'identité. Une méthode de calcul. In *Génétique et Populations. Hommage à Jean Sutter*. Presses Universitaires de France. Paris, p. 111-117.
- NADOT, R. and VAYSSEIX, G. (1973): Apparentement et identité. *Biometrics* 29: 347-359.
- PLUM, M. (1954): Computation of inbreeding and relationship coefficients in populations with relatively small number of different male ancestors. *J. Hered.* 45: 92-94.
- QUAAS, R. L. (1976): Computing the diagonal elements and inverse of a large numerator relationship matrix. *Biometrics* 32: 949-953.
- RAZUNGLAS, J. (1974): Espérance et précision du progrès génétique. I. Précision de l'estimation des coefficients de regression dans l'index de sélection. *Ann. Génét. Sél. anim.* 6: 415-426.

- REHFELD, C. E.; BACUS, J. W.; PAGELS, J. A. and DIPERT, M. H. (1967): Computer calculation of Wright's inbreeding coefficient. *J. Hered.* 58: 81-84.
- RODERO, A.; GARCÍA MARTÍN, J. y JORDANO, D. (1983): Simple autosomic recessive inheritance of cataplexy in fighting bulls. *Arch. Zootec.* 32, 123: 173-180.
- ROUVIER, R. (1977): Mise au point sur le modèle classique d'estimation de la valeur génétique. *Ann. Génét. Sél. anim.* 9, 1: 17-26.
- ROUVIER, R. (1980): Modèle d'estimation de la valeur génétique des animaux reproducteurs. Dans *Biometrie et Génétique*. LEGAY, J. M. et al, Edit. pp. 119-126.
- SCHAAP, T. and COHEN, M. M (1977): A simple non graphic method for pedigree description and analysis. *J. Med. Genet.* 14: 25-29.
- STEVENS, A. (1975): An elementary computer algorithm for the calculation of the coefficient of inbreeding. *Inf. Processing Lett.* 3: 153-163.
- TER HEIJDEN; CHESNAIS, J. P. and HICKMAN, C. G. (1977): An efficient method of computing the numerator relationship matrix and its inverse matrix with inbreeding for large sets of animals. *TAG* 49: 237-241.
- WRIGHT, S. (1922): Coefficients of inbreeding and relationship. *Am. Nat.* 56: 330-338.
- WRIGHT, S. and MC PHEE, H. C. (1925): An approximate method of calculating coefficients of inbreeding and relationship from livestock pedigrees. *J. Agr. Res.* 31: 377-387.