ITEA (1998), Vol. 94A N.º 2, 141-171

USO DE LA PROGRAMACIÓN LINEAL EN ESQUEMAS DE CONSERVACIÓN O MEJORA ANIMAL

J. Fernández
M.A. Toro

Área de Mejora Genética Animal
Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias
Crta. Coruña Km 7
28040 Madrid
España

RESUMEN

La programación lineal es una herramienta de optimización que ha sido utilizada en diferentes aspectos dentro de la producción animal. Pero su uso en la selección de reproductores, en la confección de los esquemas de apareamiento o en la elección conjunta de ambos (selección de apareamientos o *mate selection*) no está todo lo extendida que debiera en parte por los problemas computacionales que supone.

En este trabajo se realiza una revisión de las situaciones más habituales dentro del campo de la mejora y la conservación genéticas en las que el uso de técnicas de programación lineal sería recomendable comparándolas con otros métodos propuestos. En cada caso se sugiere el algoritmo más eficiente y sencillo para obtener la solución. También se presenta un pequeño resumen de programas y rutinas disponibles para resolver problemas de programación lineal.

Palabras clave: Programación lineal, Selección de apareamientos, Control de la consanguinidad.

SUMMARY
THE USE OF LINEAR PROGRAMMING IN CONSERVATION AND ANIMAL BREEDING SCHEMES

Linear programming is an optimization tool widely used in animal production. But it is not so commonly used when selecting parents for next generation, deciding the mate scheme or in the joint election (mate selection). In part this is due to computing difficulties to carry on this analysis.

In this work we review the most frequent situations in animal breeding and conservation genetics where the use of linear programming techniques should be recommended. In every case we suggest the most efficient and easiest algorithm to get the solution. A short summary of programmes and routines available to solve linear programmes is also presented.

Key words: Linear programming, Mate selection, Inbreeding control.

Introducción

Aunque las técnicas de programación lineal se han utilizado ampliamente en el contexto de la producción animal, por ejemplo en la elaboración de las raciones nutricionales óptimas, en el ámbito de la mejora genética animal su utilización ha sido mucho más restringida habiéndose realizado las primeras aplicaciones en el contexto de la utilización óptima de semen en vacuno lechero (SCHENEEBERGER *et al.*, 1981).

En el área más específica de la optimización de los apareamientos una de las primeras aplicaciones fue en el diseño de apareamientos de mínimo parentesco (TORO *et al.*, 1988). La otra área importante de aplicación de la programación lineal es la selección de apareamientos (mate selection) que puede definirse como la selección simultánea tanto de los reproductores de la siguiente generación como de la forma en que van a aparearse. El término fue acuñado por ALLAIRE (1977) quien puso en cuestión la separación tradicional de la actividad de la mejora genética en dos etapas consecutivas, primero la selección y luego el apareamiento de los individuos previamente seleccionados y señaló que en muchas situaciones es preferible realizar una única etapa en la que se seleccionan los mejores apareamientos de todos los posibles.

Posteriormente y en diferentes ocasiones (ALLAIRE, 1980; JANSEN y WILTON, 1984; JANSEN y WILTON, 1985; SMITH y ALLAIRE, 1985; KINGHORN, 1987; ALLAIRE, 1993) se ha puesto de manifiesto que las técnicas de programación lineal son el método óptimo para llevar a cabo la elección de reproductores o la manera de realizar los apareamientos entre ellos. Pero cuando a nivel práctico un mejorador se plantea usar éstas en su esquema de selección se encuentra ante un problema: la mayoría de los programas comerciales o rutinas de uso corriente están orientados a resolver casos muy generales a través de algoritmos complejos. Si no se dispone de una estación de trabajo potente posiblemente no habrá suficiente memoria para manejar las matrices que requieren los programas en cuanto el número de animales en el esquema sea moderado. El problema se agudiza si lo que pretendemos es realizar estudios de simulación donde la lentitud de estos algoritmos, unida al número de repeticiones necesario para obtener resultados fiables, limitan en exceso la potencialidad del método. Es por ello que en la mayoría de los casos se deja de lado la programación lineal aún sabiendo que es el método óptimo.

En el presente estudio revisamos algunas de las aplicaciones de la programación lineal indicando los algoritmos que pueden ser más eficientes para su implementación en ordenadores y su uso en programas de mejora.

En el Apéndice se hace un resumen del software disponible tanto para ordenadores personales como para estaciones de trabajo con los que resolver problemas de programación lineal.

Modelización del problema

Un esquema de mejora se reduce a elegir un conjunto de combinaciones entre los machos y hembras disponibles para obtener la siguiente generación. Si, por ejemplo, deseamos seleccionar y aparear d hembras con s machos ($d > s$) a partir de un número S y D de candidatos de cada sexo el número de combinaciones posibles es

$$\binom{S}{s} \cdot \binom{D}{d} \cdot d! \qquad (1)$$

lo que, obviamente, requiere un algoritmo eficiente para su solución. Un acercamiento muy simple al problema sería la ordenación de las posibles parejas por su valor y la elección correlativa de las mismas (eliminando los elementos implicados en las combinaciones ya utilizadas); pero esta forma de actuar no tiene por qué rendir el mejor resultado conjunto (y en algunos casos no lo hará). De aquí la necesidad de utilizar sistemas de elección que garanticen un resultado global óptimo en cualquier situación.

Programación lineal

Se denomina programación lineal al conjunto de procedimientos y algoritmos enfocados a la resolución de un programa lineal. La formulación general del mismo es la siguiente

maximizar (minimizar) la función $\sum_{i=1}^{n} c_i x_i$

sujeta a

$$\begin{aligned} &\sum_{i=1}^{n} a_{1i} x_i \geq b_1 \\ &\sum_{i=1}^{n} a_{2i} x_i \geq b_2 \\ &\vdots \\ &\sum_{i=1}^{n} a_{mi} x_i \geq b_m \\ &x_1, x_2, \ldots, x_n \geq 0 \end{aligned} \qquad (2)$$

La función a maximizar es de tipo lineal y se denomina *función objetivo*; cada una de las x_i se denominan *variables de decisión* y lo que buscamos son los valores para los que el problema se optimiza; las constantes c_i son los coeficientes que indican el beneficio (si maximizamos) o coste (si minimizamos) de cada una de las variables de decisión. Las ecuaciones o inecuaciones que aparecen a continuación, también lineales, se denominan *restricciones* del programa lineal y suponen las condiciones adicionales que debe cumplir la solución; todas las a_{ij} son distintos coeficientes que afectan a cada variable. La última de las restricciones hace referencia a que ninguna de las variables tomará valores negativos.

La resolución de un programa lineal general se aborda habitualmente a través del *método simplex*, desarrollado en 1947 por George B. Dantzig, ya que cualquier problema, una vez reformulado y tras añadir ciertas variables auxiliares, puede ser resuelto con este algoritmo (DE LA FUENTE, 1993; RÍOS, 1988).

Programación lineal entera

La solución obtenida por la aplicación del método simplex sobre un problema lineal es un vector de números reales. Pero en muchas ocasiones las variables de decisión no serán continuas pudiendo tomar realmente sólo valores enteros. Se deberá incluir en nuestro programa lineal una restricción que tenga en cuenta esta propiedad.

Así ocurre en los programas de mejora cuando se intenta optimizar la elección de reproductores o el esquema de apareamientos dado que un animal sólo puede ser utilizado un número entero de veces. Se impone pues el uso de métodos de programación lineal entera. Los algoritmos más corrientes son los denominados de *ramificación y acotación (branch and bound)* y suponen un grado más de complejidad matemática y computacional (DE LA FUENTE, 1993; RÍOS, 1988).

Problemas de transporte

Un caso especial, dentro de la última categoría, es el de asociar una serie de orígenes con una serie de destinos (minimizando o maximizando el proceso) sujeto a la restricción de las disponibilidades o demandas de cada origen o destino; a este tipo se denomina *problema de transporte* porque los primeros estudios se realizaron sobre la estrategia de coste mínimo para abastecer una serie de fábricas desde unos puntos de almacenaje determinados. Como cualquier programa lineal entero podemos formularlo de manera genérica, pero su estructura característica aconseja representarlo en notación matricial con tantas filas como orígenes y tantas columnas como destinos; cada una de las casillas resultantes llevará el coste o beneficio de unir un origen y un destino determinado. Por último se añaden una fila y una columna adicional en la que se encontrarán las disponibilidades y las demandas respectivamente.

Aunque más simples que los métodos para resolver problemas de programación entera general, los métodos de transporte siguen siendo relativamente complejos para programar y no se encuentran implementados en programas comerciales.

Problema de asignación

Si en un problema tipo transporte ocurre que las disponibilidades y demandas de todos los orígenes y destinos son iguales a la unidad la nueva tabla puede prescindir de la última fila/columna y los únicos valores que podrá tomar una variable serán cero y uno. Esta situación corresponde a un *problema de asignación*.

En bastantes situaciones de optimización en la elección de reproductores o del esquema de apareamientos podemos asimilar el proceso a un problema de asignación. De esta forma los orígenes serían los machos disponibles y los destinos las hembras con que contamos. En cada casilla de la matriz formada por tantas filas como machos y tantas columnas como hembras tendríamos el valor de aparear un macho y una hembra determinados (que obtendríamos según el criterio de valoración elegido). La variable de decisión asociada a esa casilla valdría uno si ese apareamiento fuera elegido o cero si no se incluye en la combinación óptima.

La resolución de problemas de asignación puede abordarse perfectamente por los métodos citados en el apartado de programación lineal entera o por algoritmos característicos de los problemas de transporte, pero esta estrategia resultaría poco eficiente y por tanto lenta. En 1954 Kuhn propuso el *método húngaro* (DANTZIG, 1963): una heurística que resuelve problemas de asignación de forma muy eficiente. Aunque con variantes que se han ido introduciendo para mejorarlo el método húngaro tiene las siguientes características:

– La asignación óptima no se ve afectada si sumamos o restamos una misma constante a todos los elementos de una fila o columna de la matriz de asignación.

– Si todos los elementos de la matriz (costes) son no negativos una asignación óptima equivalente será aquella que tenga tantos ceros independientes (pertenecen a filas y columnas diferentes) como elementos origen o destino.

– En la situación anterior el valor de la función objetivo será cero (límite inferior para cualquier vector solución).

El método húngaro es pues un algoritmo de minimización que busca una asignación

de ceros independientes: las posiciones en que queden esos ceros serán las relaciones (apareamientos) elegidas. Si lo que queremos es maximizar la función objetivo solo tendremos que transformar la matriz de asignación multiplicando todos los costes por -1 o sustituyendo cada elemento por la diferencia con el mayor de los costes de la matriz (Ríos, 1988).

La implementación en un ordenador del método húngaro es sencilla y la velocidad de resolución muy superior a la de algoritmos generales de programación lineal entera ya que se limita a la suma o resta de valores a filas y columnas de la matriz de asignación (matriz de costes o beneficios de todos los apareamientos posibles).

Un inconveniente que presentan los problemas de asignación es que deben ser equilibrados (mismo número de orígenes que de destinos). Pero esta cuestión se puede obviar fácilmente con la inclusión de individuos ficticios que "completen" la matriz (en un apartado posterior se explicará cómo se realiza este proceso).

Programación cuadrática

La propia naturaleza de los esquemas de mejora conduce en muchos casos, como se verá posteriormente, a la formulación de programas que incluyen términos no lineales de las variables de decisión (cuadrados o productos concretamente). Este tipo de problemas tienen una mayor complejidad y no existe un algoritmo "universal" como ocurría en la programación lineal que permita abordar cualquier caso (Ríos, 1988). Por ello buscaremos transformaciones para situaciones específicas que permitan evitar los programas no lineales.

Aplicaciones prácticas

Vamos a exponer a continuación una revisión de situaciones usuales dentro del campo de la mejora en las que las técnicas de programación lineal pueden suponer beneficios sobre los métodos convencionales.

Apareamiento

Aunque cronológicamente la elección de reproductores (selección) es anterior a la determinación de los apareamientos a realizar, por razones didácticas, abordaremos en primer lugar aquellos casos en los que los individuos reproductores están escogidos (por cualquier criterio) y tenemos que encontrar el esquema de apareamientos idóneo.

Tradicionalmente los programas de selección ponen un mayor énfasis en los criterios de elección de reproductores y una vez realizada ésta se asume que los apareamientos se determinan al azar. Pero existen circunstancias en las que el mérito genético de la siguiente generación depende del sistema de apareamiento. Alguna de ellas son a) aprovechamiento de la heterosis si se trabaja con varias razas, b) existencia de efectos no aditivos, c) mérito combinación no lineal de varios caracteres, d) elegir un sistema de apareamiento que produzca otro tipo de beneficios como una menor consanguinidad o una menor varianza de la respuesta. En estos casos es conveniente realizar apareamientos dirigidos (KINGHORN, 1987). El criterio para organizar los mismos, en el caso de que las peculiaridades del carácter (baja heredabilidad, etc) lo aconsejen, puede ser alguno de los expuestos a continuación.

* Mínimo parentesco

WRIGHT (1921) denominó apareamientos de máxima evitación de la consanguinidad a un sistema regular de apareamientos que evita aparear los parientes en la medida que sea posible en una población de censo 2^k (k= 2, 3, 4, ...). De forma más general en una población de cualquier censo se denominan apareamientos de mínima consanguinidad a aquellos en los que, una vez elegidos los machos y hembras reproductores por el criterio correspondiente, se realizan los apareamientos que minimicen el parentesco medio entre las parejas (y por tanto la consanguinidad de su descendencia). TORO *et al.* (1988) y TORO y PÉREZ-ENCISO (1990) han sugerido que este tipo de apareamientos pueden implementarse mediante técnicas de programación lineal. CABALLERO *et al.* (1996) consideran que este es un buen sistema para controlar la consanguinidad sobre todo en situaciones que, por sus características, tiendan a aumentos grandes de este parámetro (evaluaciones BLUP en poblaciones de censo pequeño). En ese mismo trabajo se propone una mejora del sistema acoplando la elección de los apareamientos de mínima consanguinidad a un esquema de apareamiento compensatorio (GRUNDY *et al.*, 1994; SANTIAGO y CABALLERO, 1995; CABALLERO *et al.*, 1996).

En programas de conservación el control de la consanguinidad se convierte en el factor crítico ya que habitualmente se trabaja con poblaciones de censo reducido y no hay un interés por seleccionar para un carácter sino más bien por mantener los niveles actuales de todos ellos. Por tanto un esquema de apareamientos de mínimo parentesco parece una medida adecuada para estas situaciones como se ha puesto de manifiesto en programas de conservación de cerdo Ibérico (RODRIGÁÑEZ *et al.*, 1994). El esquema característico en este tipo de problemas supone un número menor de machos que de hembras apareando cada una de ellas una vez y los machos un número fijo de veces (igualando al máximo el número de apareamientos en los que participa cualquiera de los machos para minimizar la varianza del tamaño familiar). Aunque no sea lo habitual se podría proponer un esquema más general en el que se permite participar a cada macho en un número variable de apareamientos (al menos uno); en forma de programa lineal sería donde f_{ij} es el parentesco entre el macho i y la hembra j, las variables x_{ij} son cero o uno según se elija o no ese apareamiento y el número total de apareamientos será igual al número de hembras (d) que tenemos seleccionadas.

$$\min \quad \sum_{i=1}^{s}\sum_{j=1}^{d} f_{ij}x_{ij}$$

$$s.a.$$

$$\begin{cases} \sum_{j=1}^{d} x_{1j} \geq 1 \\ \vdots \\ \sum_{j=1}^{d} x_{sj} \geq 1 \end{cases}$$

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^{s} x_{i1} = 1 \\ \vdots \\ \sum_{i=1}^{s} x_{id} = 1 \end{cases} \qquad (3)$$

$$\sum_{i=1}^{s}\sum_{j=1}^{d} x_{ij} = d$$

$$x_{ij} \Rightarrow entera \quad i = 1,\ldots,s \quad j = 1,\ldots,d$$

$$0 \leq x_{ij} \leq 1 \quad i = 1,\ldots,s \quad j = 1,\ldots,d$$

El esquema tradicional igualando el número de apareamientos en los que participan los machos se presenta en el apartado de ejemplos de esta misma sección.

* Máximo parentesco, máxima (o mínima) aptitud combinatoria específica (A. C. E.)

Recientemente varios autores han propuesto sistemas de apareamiento que permiten aprovechar los efectos genéticos no aditivos. Así TORO (1993) ha sugerido combinar un apareamiento de máxima consanguinidad para perpetuar la población junto con apareamiento de mínima consanguinidad para producir los animales comerciales. FUERST *et al.* (1997) consideran que la mejor respuesta se obtiene si se maximiza la A. C. E. (entendida como el valor esperado de la descendencia de un apareamiento concreto). Cualquiera de los esquemas anteriores puede implementarse a través de la programación lineal. De hecho los autores del último trabajo reconocen que este método es el óptimo pero no lo abordan por problemas de computación (al igual que ya se comentó que ocurre en muchos programas de mejora).

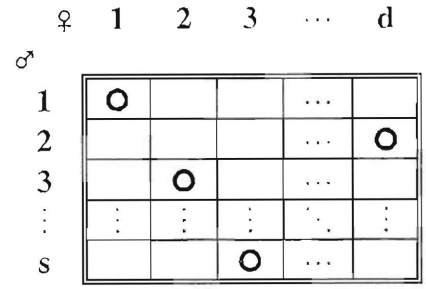
Cuando hay acción génica sobredominante podría utilizarse la programación lineal en un esquema con doble criterio: obtención de la siguiente generación buscando la mínima A. C. E. (se obtendrán muchos homocigotos) y apareamiento de máxima A. C. E. para generar la población comercial (se elegirán las combinaciones que rindan muchos heterocigotos).

* Ejemplos

Cualquiera de los casos presentados tienen la misma estructura para implementarlos mediante programación lineal. Sólo se diferencian en el valor que se va a dar a cada uno de los apareamientos, si queremos maximizar o minimizar el resultado así como en la relación entre el número de machos y hembras y el número de veces que apareará cada individuo. Para cada una de las posibilidades se explica cuál es el algoritmo más simple de programación lineal que debería ser utilizado (asignación siempre que se pueda). En general podemos encontrarnos las siguientes situaciones.

– El número de machos (s) es igual al número de hembras (d) apareando cada uno de ellos una vez.

Esta situación corresponde a un problema de asignación pura y la matriz a introducir en el algoritmo será directamente la que contenga los valores de comparación para cada cruce, bien sea el parentesco o la A. C. E.. (multiplicado por -1 si lo que queremos es maximizar). En la salida los apareamientos elegidos serán los que posean ceros marcados (representados aquí por círculos) que equivale a decir que las varia-

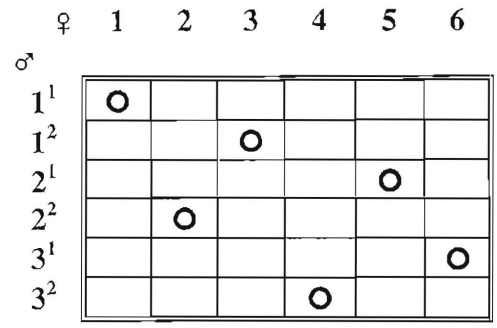


bles de decisión asociadas a esas casillas son igual a uno y el resto cero.

– El número de machos (s) es menor que el número de hembras (d); cada hembra se aparea una sola vez y cada macho se aparea r = d/s veces.

Se convierte en problema de asignación repitiendo cada macho el número de veces que se vaya a aparear (r); de esta manera igualamos las dimensiones de la matriz dejándola cuadrada. En la salida cada fila tendrá un apareamiento elegido y por tanto todos los machos se aparearan el número de veces r que habíamos supuesto.

$s = 3, d = 6, r = 2$



Si por alguna razón queremos que machos determinados apareen más o menos veces que los demás sólo tendremos que repetirlos tantas veces como queramos que esto ocurra. El número r ahora no será igual para cada macho pero como de todas las filas se escoge un apareamiento se mantendrá el objetivo pretendido.

En la práctica puede que queramos evitar el uso de un apareamiento concreto (diferencia de edad entre el macho y la hembra, costes de transporte, etc.). Esto se consigue asociando a su casilla en la matriz de asignación un valor mucho menor que el de cualquiera de las otras combinaciones con lo que nos aseguramos que no se elegirá el apareamiento.

– El número de machos (s) es menor que el número de hembras (d) no siendo múltiplos el uno del otro; cada hembra se aparea una sola vez.

Cuando el número de hembras no es múltiplo del número de machos éstos últimos intervendrán en un número diferente de apareamientos. Si no tenemos preestablecido qué macho se apareará más (como en el párrafo anterior) el problema deja de ser de asignación y, siendo a_{ij} el valor que asignemos al apareamiento del macho i y la hembra j (ya sea el parentesco, la A. C. E., etc.), pasaría a formularse como

$$max(min) \quad \sum_{i=1}^{s} \sum_{j=1}^{d} a_{ij} x_{ij}$$

s. a.

$$\begin{cases} \sum_{j=1}^{d} x_{1j} \geq g \\ \vdots \\ \vdots \\ \sum_{j=1}^{d} x_{sj} \geq g \end{cases} \qquad (4)$$

donde g es el número mínimo de veces que cada macho aparea (habitualmente se hace

g igual a la parte entera de s/d de manera que se iguala en la medida de lo posible el número de apareamientos en los que participa cada macho y las hembras sobrantes se asignan a los machos que tengan un mayor valor)

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^{s} x_{i1} = 1 \\ \vdots \\ \vdots \\ \sum_{i=1}^{s} x_{id} = 1 \end{cases} \qquad (5)$$

para garantizar que cada hembra se escoge una vez

$$\sum_{i=1}^{s} \sum_{j=1}^{d} x_{ij} = d \qquad (6)$$

porque el número de apareamientos total va a ser el número de hembras disponible

$$x_{ij} \Rightarrow entera \quad i = 1,\ldots,s \quad j = 1,\ldots,d$$

$$0 \leq x_{ij} \leq 1 \quad i = 1,\ldots,s \quad j = 1,\ldots,d \qquad (7)$$

para que cada combinación de macho y hembra se elija una sola vez o no se elija.

Selección de apareamientos

Cuando el mérito de la progenie no es la media de los méritos de los padres se puede imponer una elección simultánea de los individuos que contribuirán a la próxima generación y el esquema de apareamientos entre ellos. Como señalábamos en la introducción en esta situación ALLAIRE (1977) propuso realizar una selección de apareamientos (*mate selection*) de manera que lo que se seleccionan no son individuos sino parejas de individuos con respecto al mérito específico de su apareamiento. Varios autores han comparado diferentes métodos de aplicación de la selección de apareamientos (JANSEN y WILTON, 1984; ALLAIRE, 1980; ALLAIRE 1993) llegando a la conclusión de que las técnicas de programación lineal ofrecen mejores resultados que otras técnicas convencionales cuando hay interacción entre machos y hembras a la hora de calcular el mérito (las mismas consideraciones que en el caso de los apareamientos).

La selección direccional sobre un carácter lleva al aumento de la consanguinidad en una población ya que si un individuo presenta un valor elevado para el criterio de selección sus parientes probablemente también lo presentarán coseleccionando individuos emparentados que aparearemos entre sí; esto es más importante en métodos de evaluación como el BLUP en el que la información familiar tiene un gran peso (sobre todo si la heredabilidad del carácter es pequeña o si está limitada a un solo sexo). En ocasiones se ha tratado de paliar este efecto reduciendo la importancia de la información familiar en el BLUP o realizando las evaluaciones suponiendo una heredabilidad del carácter mayor que la real (TORO y PÉREZ-ENCISO, 1990; GRUNDY *et al.*, 1997 para la última revisión). Una alternativa es incluir consideraciones sobre la consanguinidad en el programa de selección utilizando la selección de apareamientos de forma que se maximice el progreso genético pero con la restricción adicional de que el valor de la consanguinidad no sobrepase un determinado valor prefijado de antemano (TORO y PÉREZ-ENCISO, 1990; TORO *et al.*, 1991).

* Maximizar respuesta con restricción en la consanguinidad

Por comodidad, y para simplificar los esquemas, habitualmente se considera que cada individuo contribuye a la siguiente

generación con el mismo número de hijos que otro individuo seleccionado de su mismo sexo. Pero podría ejercerse un mejor control simultáneo del carácter a mejorar y la consanguinidad si permitimos una contribución diferencial de los parentales, siguiendo el mismo razonamiento que utilizan TORO y NIETO (1984) y que se expondrá más tarde. Esta contribución diferencial se consigue permitiendo que cada individuo participe en un número diferente de apareamientos, que de cada apareamiento se obtengan un número diferente de hijos o ambas cosas a la vez.

Si disponemos de S machos y D hembras como candidatos a la selección y deseamos seleccionar y aparear un número no prefijado de individuos de forma que se maximice el progreso genético pero controlando el incremento en consanguinidad por generación el programa lineal sería

$$\begin{aligned} max \quad & \sum_{i=1}^{S}\sum_{j=1}^{D} x_{ij}\,\hat{a}_{ij} \\ s.a. \quad & \sum_{i=1}^{S}\sum_{j=1}^{D} x_{ij} = N \\ & \sum_{i=1}^{S}\sum_{j=1}^{D} \frac{x_{ij} f_{ij}}{N} \le F + \Delta F \\ & x_{ij} \quad entera \quad i = 1,\ldots,n\,,\, j = 1,\ldots,m \\ & x_{ij} \ge 0 \quad i = 1,\ldots,n\,,\, j = 1,\ldots,m \end{aligned} \tag{8}$$

donde $\hat{a}_{ij}$ es el mérito medio predicho de los descendientes del apareamiento entre el individuo i y el j. f_{ij} el parentesco entre ambos y $N = S + D$ es el número total de individuos que tenemos que obtener para que el tamaño de la población se mantenga constante (igual al número de machos más hembras de partida); las variables pueden tomar un valor mayor que uno por lo que cada apareamiento rinde un número variable de hijos y, como no hay restricciones para la suma de las variables a lo largo de filas ni de columnas, cada individuo puede formar parte de diferente número de parejas. El valor de las variables en la solución nos dice el número de hijos a obtener de cada apareamiento pero no cuál va a ser su sexo. Se puede completar el modelo sustituyendo todas las x_{ij} por $(x_{ij} + y_{ij})$ siendo x el número de hijos macho e y el número de hijos hembra; en la práctica puede ser conveniente poner límite superior a las variables para conseguir una solución realista en cuanto al número de hijos que hay que obtener de un mismo apareamiento. Para asegurar no sólo el mismo número de individuos en la siguiente generación (N) sino también la misma relación de sexos (S y D) debemos incluir las restricciones

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^{S}\sum_{j=1}^{D} x_{ij} &= S \\ \sum_{i=1}^{S}\sum_{j=1}^{D} y_{ij} &= D \end{aligned} \tag{9}$$

El caso expuesto podría ser la situación más general ya que permitimos una contribución diferencial de machos y hembras en cuanto al número de hijos que obtenemos de cada individuo y en cuanto al número de apareamientos en que participa cada padre. Este esquema factorial no podía ser abordado en la práctica por las limitaciones en el uso de las hembras (menor tasa reproductiva) excepto en acuicultura. Pero las nuevas técnicas de transplante de embriones y de fecundación *in vitro* amplían el número de apareamientos en los que puede intervenir una hembra.

Una forma de encontrar la solución óptima que cumpla la restricción impuesta (ya sea sobre la consanguinidad u otro carácter) sería modificando la función objetivo de manera que resulte:

$$max \quad \left(\sum_{i=1}^{S} \sum_{j=1}^{D} \hat{a}_{ij} \; x_{ij} \right) - \lambda \left(\sum_{i=1}^{S} \sum_{j=1}^{D} f_{ij} x_{ij} \right) \qquad (10)$$

donde λ es un coeficiente que indica la importancia relativa que va a tener el control del criterio restrictivo y que dependerá del problema concreto que consideremos. Si operamos en la última expresión llegamos a

$$max \quad \sum_{i=1}^{S} \sum_{j=1}^{D} \left(\hat{a}_{ij} - \lambda f_{ij} \right) x_{ij} \qquad (11)$$

que nos indica que la corrección respecto del condicionante podemos hacerla directamente sobre los coeficientes en un paso previo a la programación lineal en sí simplificando la formulación. Así el problema podría resolverse por métodos de asignación como se explicará con detalle en los ejemplos al final de este apartado.

Tanto el incluir la limitación en las restricciones como el hacerlo en la función objetivo precisa del conocimiento previo de un factor (máximo incremento permitido por generación o valor del parámetro λ que corresponde a dicho límite).

Si se puede calcular la pérdida económica que tiene el incremento de consanguinidad se puede construir un programa lineal con la función objetivo (11) donde el factor de ponderación λ será precisamente el peso económico y no habrá que imponer más restricciones que las necesarias para mantener la estructura deseada de la población.

Con objeto de controlar la consanguinidad no sólo en la siguiente generación sino a más largo plazo podemos considerar el parentesco de los hijos en vez del parentesco de los padres (consanguinidad de los hijos). Pero, obviamente, el parentesco medio de los hijos va a depender sólo de la contribución de cada padre y no de la forma en que estos se apareen. De esta manera el problema se reduce a la elección de los reproductores y sus contribuciones pudiendo posteriormente imponer alguno de los esquemas de apareamiento explicados con anterioridad, por ejemplo el de mínimo parentesco.

TORO *et al.* (1991) y TORO y PÉREZ-ENCISO (1990) estudiaron situaciones más sencillas en las que se fijaba el número de apareamientos y se forzaba una contribución igual para las hembras (en el primer trabajo) o para machos y hembras (en el segundo). En este último caso cada individuo sólo participa en uno de los k apareamientos escogidos para generar la siguiente generación y de cada apareamiento se obtiene un número fijo de hijos (S/k) e hijas (D/k) a través de un programa lineal de este tipo

$$\begin{aligned}
max \quad & \sum_{i=1}^{S} \sum_{j=1}^{D} x_{ij} \hat{a}_{ij} \\
& \sum_{i=1}^{S} \sum_{j=1}^{D} x_{ij} = k \\
& \sum_{i=1}^{S} \sum_{j=1}^{D} \frac{x_{ij} f_{ij}}{k} \leq F + \Delta F \\
& \begin{cases} \sum_{j=1}^{D} x_{1j} \leq 1 \\ \vdots \\ \vdots \\ \sum_{j=1}^{D} x_{Sj} \leq 1 \end{cases} \qquad (12) \\
& \begin{cases} \sum_{i=1}^{S} x_{i1} \leq 1 \\ \vdots \\ \vdots \\ \sum_{i=1}^{S} x_{iD} \leq 1 \end{cases} \\
& x_{ij} \Rightarrow entera \quad i = 1,\ldots,S \quad j = 1,\ldots,D \\
& 0 \leq x_{ij} \leq 1 \quad i = 1,\ldots,S \quad j = 1,\ldots,D
\end{aligned}$$

donde S y D son el número de machos y hembras evaluados respectivamente, k es el número de apareamientos que vamos a elegir (cada macho o hembra sólo puede intervenir en un apareamiento), f_{ij} es el parentesco del padre i y la madre j, F es el coeficiente de consanguinidad de la población en la generación en que nos encontramos y ΔF es el máximo incremento de la consanguinidad que permitimos por generación. Si cambiamos el grupo de restricciones que limitan el número de apareamientos para cada macho (primera llave) poniendo como límite un número mayor que uno el esquema sería el planteado por TORO *et al.* (1991) en el que se permite más de un apareamiento para cada macho. Este número se determina usualmente por razones prácticas de manejo, pero es un factor que puede afectar críticamente al aumento de la consanguinidad en la población. Simulaciones por ordenador han puesto de manifiesto la superioridad de este tipo de esquema frente a otras alternativas. Además bajo este planteamiento se pueden obtener respuestas para el carácter de interés comparables a las de selección sin restricciones manteniendo un grado de consanguinidad pequeño.

El caso en el que el número de individuos seleccionados por sexo no es igual, aunque fijo, implica que la contribución de machos y hembras será diferente. La resolución del mismo a través de un programa lineal se puede ver en la sección de ejemplos al final de este apartado.

NOMURA y YOMEZAWA (1994) construyeron un programa lineal similar a los ya explicados pero incluyendo restricciones (tantas como posibles apareamientos) del tipo

$$x_{ij} f_{ij} \leq fMAX \qquad (13)$$

asegurando que, además de mantener la consanguinidad media baja, el parentesco de cualquier pareja de padres será menor que $fMAX$. Este grupo de restricciones puede hacer que apareamientos con un mérito muy alto queden automáticamente descartados por pasar el umbral de parentesco impuesto; en el esquema precedente esto no ocurre dando oportunidad a que exista compensación entre los dos criterios opuestos (mejora y consanguinidad).

Todo lo explicado tiene la misma aplicación cuando el factor restrictivo no es la consanguinidad sino la evolución de otro carácter. Aún cuando en el criterio de mejora sólo incluyamos el carácter de interés cualquier otro correlacionado con el primero sufrirá una modificación en el proceso. Si estamos interesados en que alguno de estos caracteres no se modifique (mantenga niveles bajos) tendremos que incluir restricciones en el modelo que tengan en cuenta esta situación.

TORO y SILIÓ (1992) compararon mediante simulación un programa lineal en el que se buscaba la mejora del peso al destete en vacuno de carne limitando las ganancias en peso al nacimiento con otros sistemas como el uso de un índice restringido, BLUP restringido o simplemente selección por truncamiento en machos y hembras que no superasen un valor máximo de peso al nacimiento. De nuevo la programación lineal consigue respuestas similares a otros métodos con un control eficiente del carácter restrictivo y, además, presenta mayor robustez frente a errores en las estimas de la correlación genética entre los caracteres opuestos.

* Minimizar consanguinidad con restricciones

Un acercamiento alternativo al problema del aumento de la consanguinidad fue pro-

puesto por KLIEVE *et al.* (1994). Cuando nuestro objetivo principal no es el aumento de la expresión de un carácter sino su mantenimiento a niveles aceptables dentro de una población se puede plantear un programa lineal en que tengamos que minimizar una función objetivo que representa el parentesco medio de los padres apareados

$$min \qquad \sum_{i=1}^{s}\sum_{j=1}^{D} f_{ij}x_{ij} \qquad (14)$$

La restricción que aparecería ahora (además de todas las relativas al número de machos y hembras elegidos, la no negatividad, etc.) impondría que el mérito genético medio de los apareamientos elegidos no bajase de un mínimo

$$\sum_{i=1}^{s}\sum_{j=1}^{D}\frac{\hat{a}_{ij}x_{ij}}{k} \geq M \qquad (15)$$

donde M es el valor medio mínimo que queremos que mantenga el carácter en la población y k el número de apareamientos. Argumentando de la misma manera que en el primer caso de selección de apareamientos la restricción que refiere al carácter puede incluirse directamente en la función objetivo ponderada por un factor, permitiendo el uso de algoritmos de asignación.

Este esquema podría ser usado en programas de conservación pues en ellos el censo suele ser pequeño (lo que hace necesario un control estricto de la consanguinidad) pero no buscamos otra cosa que mantener las características de la población (no hay selección direccional).

Cuando realmente tenemos interés en maximizar un objetivo y minimizar otro (no sólo mantenerlo por debajo o por encima de un límite) deberíamos utilizar técnicas de programación multicriterio (ROMERO, 1993) que se escapan de los planteamientos del presente trabajo. En estas condiciones se obtiene toda una serie de soluciones de compromiso y las reducciones en uno de los criterios que lleva el aumento en una unidad del otro criterio (*trade-offs*).

* Selección de apareamientos con dominancia

Si lo que se trata es de aprovechar en el proceso de mejora los efectos no aditivos que pueda tener el carácter ya comentamos en el apartado de los apareamientos que lo mejor es utilizar como criterio la A. C. E. FUERST *et al.* (1997) apuntan que la estrategia óptima debe ser la de utilizar este criterio para seleccionar los parentales y para dirigir los apareamientos simultáneamente. Se impone pues el uso de la selección de apareamientos a través de un programa lineal.

* Ejemplos

Al igual que hicimos en los apareamientos vamos a explicar cómo resolver los diferentes casos que se presentan cuando no hay criterios opuestos o ambos se conjugan en la función objetivo de manera que ninguno aparece en las restricciones. Las proporciones de machos y hembras tanto a nivel de individuos evaluados como de individuos seleccionados así como la igualdad o no de las contribuciones por padre van a determinar la estrategia para resolver cada una de las situaciones.

En este método conjunto para elegir los reproductores y los apareamientos a realizar la dificultad que encontramos, si queremos tratarlo como un problema de asignación, es la de que no todos los individuos van a ser escogidos por lo que se precisa la inclusión de individuos ficticios.

– El número de machos candidatos (S) es igual al número de hembras candidatas (D); número de individuos seleccionados (s) igual en los dos sexos (un apareamiento por individuo).

El número de machos y hembras que no van a ser elegidos será (S - s) por tanto añadiremos ese número de filas y columnas de individuos ficticios (F). El valor dado al apareamiento entre un individuo real y uno ficticio será mayor que cualquiera de los reales para que se asignen el máximo de apareamientos posibles de ese tipo (S - s). Sin embargo el valor del apareamiento entre individuos ficticios debe ser menor que cualquiera de los reales para que nunca sean escogidos (no tendría sentido haber incluido esos individuos). En la salida sólo utilizaremos los apareamientos elegidos entre individuos reales siendo los (S - s) apareamientos sobrantes entre un individuo real y uno ficticio.

$S = 6$, $s = 4$, $(S - s) = 2$

♂ \ ♀	1	2	3	4	5	6	F1	F2
1	O						+	+
2							+	O
3							O	+
4				O			+	+
5		O					+	+
6					O		+	+
F1	+	+	O	+	+	+	-	-
F2	+	+	+	+	+	O	-	-

– El número de machos candidatos (S) es menor que el número de hembras candidatas (D); número de individuos seleccionados (s) igual en los dos sexos (un apareamiento por individuo).

El proceso previo sobre la matriz de coeficientes incluye ahora dos pasos. Primero tendremos que añadir (D - S) machos de relleno (R) para igualar dimensiones y después (S - s) machos y hembras ficticios para absorber los apareamientos sobrantes (F). Al final habremos añadido tantas filas como hembras sobran y tantas columnas como machos sobran (norma de aplicación general). La asignación de valores a las casillas de cruces en los que está implicado un individuo ficticio se realizará según el criterio expuesto en el caso anterior.

$S = 5$, $D = 6$, $s = 4$

♂ \ ♀	1	2	3	4	5	6	F1
1	O						+
2					O		+
3							O
4				O			+
5		O					+
R1	+	+	O	+	+	+	-
F1	+	+	+	+	+	O	-

– *El número de machos candidatos (S) es igual o diferente al número de hembras candidatas (D); d hembras seleccionadas que aparean una sola vez y un número variable de machos seleccionados que aparean un máximo de r veces.*

Repetimos cada macho r veces; igualamos dimensiones añadiendo ($r*S$ - D) hembras o (D - $r*S$) machos (dependiendo cuál de las cantidades es mayor); por último añadimos (D - d) machos y hembras o ($r*S$ - d) machos y hembras dependiendo del paso anterior para que absorban los apareamientos sobrantes (la asignación de valores ficticios se explicó anteriormente). En la salida obtenida para este esquema observaremos que habrá machos que no se apareen (no seleccionados), otros se aparearán una, dos, ... hasta r veces.

No es práctico poner el número máximo de apareamientos por macho (r) muy alto porque podríamos encontrarnos con situaciones en las que la asignación óptima fuera la de aparear un sólo macho con todas las hembras seleccionadas (lo que no es muy conveniente si tratamos de mantener la consanguinidad en valores moderados).

$S = 5$, $D = 6$, $d = 4$, $r = 2$

♂ \ ♀	1	2	3	4	5	6	R1	R2	R3	R4	F1	F2
1^1	O						+	+	+	+	+	+
1^2							O	+	+	+	+	+
2^1						O	+	+	+	+	+	+
2^2					O		+	+	+	+	+	+
3^1							+	O	+	+	+	+
3^2			O				+	+	+	+	+	+
4^1							+	+	+	+	O	+
4^2							+	+	+	O	+	+
5^1							+	+	+	+	+	O
5^2							+	+	O	+	+	+
F1	+	O	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
F2	+	+	+	O	+	+	-	-	-	-	-	-

– *S machos candidatos y D hembras candidatas; número variable de machos y hembras seleccionados que contribuyen un máximo de r hijos (los machos) y t hijos (las hembras). Se obtiene un total de N descendientes.*

Este es el esquema general de contribuciones diferenciales. Repetimos cada macho r veces y cada hembra t veces; igualamos dimensiones añadiendo ($r*S$ - $t*D$) hembras o ($t*D$ - $r*S$) machos (dependiendo cuál de las cantidades es mayor); por

último añadimos (t*D - N) machos y hembras o (r*S - N) machos y hembras dependiendo del paso anterior absorbiendo tantos apareamientos como se precise. El resultado conseguido en esta ocasión presentará todas las posibilidades: desde machos y hembras que no se aparean (no seleccionados), hasta aquellos que se aparean r y t veces con un mismo individuo o con varios.

$S = 5$, $D = 6$, $d = 4$, $r = 2$

♂ \ ♀	1^1	1^2	2^1	2^2	3^1	3^2	4^1	4^2	R1	F1
1^1	O								+	+
1^2									O	+
1^3								O	+	+
2^1					O				+	+
2^2						O			+	+
2^3			O						+	+
3^1									+	O
3^2							O		+	+
3^3		O							+	+
F1	+	+	+	O	+	+	+	+	-	-

– *El número de machos candidatos (S) es igual o diferente al número de hembras candidatas (D); d hembras seleccionadas que aparean una sola vez y un número determinado de machos seleccionados (s) que aparean $r = d/s$ veces cada uno.*

Esta situación no es posible abordarla como un problema de asignación ya que los machos o no se aparean o se van a aparear un número concreto de veces (r) sin posibles intermedios. Se impone la utilización de métodos de programación lineal entera. La función objetivo a maximizar (minimizar) será

$$\textit{maximizar (minimizar)} \sum_{i=1}^{S} \sum_{j=1}^{D} \hat{a}_{ij}\, x_{ij} \quad (16)$$

donde $\hat{a}_{ij}$ es el valor asignado al apareamiento del macho i con la hembra j y x_{ij} son las variables de decisión que indicarán si el apareamiento concreto es elegido o no (1, 0). Las restricciones que debemos imponerle precisan de la introducción de unas variables auxiliares (z_i), tantas como machos más hembras tengamos, que indicarán si el animal ha sido escogido (1, 0). Podemos ahora codificar todas las restricciones a cumplir de la siguiente manera:

$$\begin{cases} \sum_{j=1}^{D} x_{1j} - \left(\frac{d}{s}\right) z_1 = 0 \\ \vdots \\ \vdots \\ \sum_{j=1}^{D} x_{Sj} - \left(\frac{d}{s}\right) z_S = 0 \end{cases} \quad (17)$$

para garantizar que cada macho se escoge $d/s = r$ veces o no se escoge

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^{S} x_{i1} - z_{1+S} = 0 \\ \vdots \\ \sum_{i=1}^{S} x_{iD} - z_{S+D} = 0 \end{cases} \qquad (18)$$

para garantizar que cada hembra se escoge una vez (z aparece ahora multiplicada por uno) o no se escoge

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^{S} z_i &= d \\ \sum_{i=S+1}^{S+D} z_i &= s \end{aligned} \qquad (19)$$

asegurando que el número de machos y hembras seleccionados es el que esperábamos. Finalmente tenemos que exigir que todas las variables (x y z) únicamente tomen los valores cero o uno. Esto se consigue imponiendo que sean enteras y que estén en el intervalo [0 , 1]

$$\begin{aligned} &x_{ij} \Rightarrow entera \quad i = 1,...,S \quad j = 1,...,D \\ &z_i \Rightarrow entera \quad i = 1,...,S + D \\ &0 \le x_{ij} \le 1 \quad i = 1,...,S \quad j = 1,...,D \\ &0 \le z_i \le 1 \quad i = 1,...,S + D \end{aligned} \qquad (20)$$

Selección

Desde que se desarrolló la metodología de evaluación BLUP este ha sido el criterio de selección más utilizado; siguiendo el mismo los individuos se ordenan según su mérito genético realizándose posteriormente una selección por truncamiento. Pero los problemas de coselección apuntados anteriormente llevaron a diferentes autores a plantear esquemas que tuviesen en cuenta el control de la consanguinidad.

Una de las estrategias que se ha propuesto para controlar la consanguinidad es la de actuar sobre la distribución del tamaño familiar, esto es, sobre el número de individuos seleccionados que contribuye cada familia (TORO y PÉREZ-ENCISO, 1990). En el caso extremo de selección intrafamiliar la varianza de los tamaños familiares es mínima y por tanto el censo efectivo máximo mientras que si hacemos selección familiar la varianza es máxima y el censo efectivo el menor posible. Entre ambos métodos, como señalaron los autores del trabajo citado, existe toda una gama de posibilidades que siguen una distribución multi-hipergeométrica (todas las maneras de distribuir los k individuos seleccionados entre las k familias disponibles con un número máximo de n individuos por familia).

En el caso de que cada familia tenga un padre y una madre diferentes (el número de machos y hembras es igual, sólo se permite participar en un apareamiento a cada individuo seleccionado) el esquema que habría que plantear es el que minimiza la suma del cuadrado de los individuos que seleccionamos de cada familia (minimizar la varianza de la contribución por familias) con la restricción de que el mérito genético de la siguiente generación no baje de un valor determinado

$$\begin{aligned} &min \quad \sum_{i=1}^{k} x_i^2 \\ &s.a. \quad \sum_{i=1}^{k} \frac{x_i \overline{m}_i}{k} \ge M \\ &\qquad \sum_{i=1}^{k} x_i = k \\ &\qquad x_i \quad entera \quad i = 1,...,k \\ &\qquad x_i \ge 0 \quad i = 1,...,k \end{aligned} \qquad (21)$$

donde $\bar{m}_i$ es la media de los x_i individuos elegidos de la familia i (que son los mejores de dicha familia) y M el mínimo valor genético que esperamos alcanzar en la siguiente generación. Pero de esta manera, además de ser un programa cuadrático, observamos que las $\bar{m}_i$ no son constantes sino variables dependientes del valor que tome x_i en cada familia.

Este esquema se puede convertir en un programa lineal suponiendo que ahora tenemos variables de decisión x_{ij} que tomarán el valor uno cuando la familia i contribuya j individuos a los seleccionados ($j = 0, \ldots, k$) o cero si su contribución es diferente. La formulación sería la siguiente

$$\begin{aligned} &\min \quad \sum_{i=1}^{k}\sum_{j=0}^{k} x_{ij} j^2 \\ &s.a. \\ &\sum_{i=1}^{k}\sum_{j=0}^{k} \frac{x_{ij} j m_{ij}}{k} \geq M \\ &\sum_{i=1}^{k}\sum_{j=0}^{k} x_{ij} j = k \\ &\begin{cases} \sum_{j=0}^{k} x_{1j} = 1 \\ \vdots \\ \vdots \\ \sum_{j=0}^{k} x_{Nj} = 1 \end{cases} \\ &x_{ij} \quad entera \quad i = 1,\ldots,k \quad j = 0,\ldots,k \\ &0 \leq x_i \leq 1 \quad i = 1,\ldots,k \quad j = 0,\ldots,k \end{aligned} \tag{22}$$

de manera que no sólo conseguimos poner todo en forma lineal sino que ahora las m_{ij} son constantes que representan la media de los j mejores individuos elegidos en la familia i.

Cuando el número de machos y hembras es diferente el modelo se complica pues ahora para controlar el censo efectivo hay que tener en cuenta las varianzas del número de hijos macho que se selecciona de cada macho, del número de hijos hembra que se selecciona de cada macho y lo mismo respecto de las hembras según la fórmula de HILL (1979)

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{16N_m}\left[2 + S^2_{mm} + 2\left(\frac{N_m}{N_f}\right)S_{mm,mf} + \left(\frac{N_m}{N_f}\right)^2 S^2_{mf}\right] + \frac{1}{16N_f}\left[2 + S^2_{ff} + 2\left(\frac{N_f}{N_m}\right)S_{ff,fm} + \left(\frac{N_f}{N_m}\right)^2 S^2_{fm}\right] \tag{23}$$

siendo N_m el número de machos, N_f el número de hembras, S^2_{mm}, S^2_{mf}, S^2_{fm}, S^2_{ff} la varianza del número de machos que deja cada macho, del número de hembras que deja cada macho, del número de machos que deja cada hembra o del número de hembras que deja cada hembra y $S_{mm,mf}$, $S_{ff,fm}$ las correspondientes covarianzas.

Si se opera en la fórmula (23) se puede alcanzar la siguiente expresión

$$\frac{1}{Ne} = \frac{1}{16N_m^2}\left(\frac{N_m}{\mu_{mm}} + \frac{N_m}{\mu_{mf}} - 4N_m + \frac{\sum_{i=1}^{N_m} x_{mm}^2}{\mu_{mm}^2} + \frac{2\sum_{i=1}^{N_m} x_{mm}\, x_{mf}}{\mu_{mm}\,\mu_{mf}} + \frac{\sum_{i=1}^{N_m} x_{mf}^2}{\mu_{mf}^2}\right) + \frac{1}{16N_f^2}\left(\frac{N_f}{\mu_{ff}} + \frac{N_f}{\mu_{fm}} - 4N_f + \frac{\sum_{i=1}^{N_f} x_{ff}^2}{\mu_{ff}^2} + \frac{2\sum_{i=1}^{N_f} x_{ff}\, x_{fm}}{\mu_{ff}\,\mu_{fm}} + \frac{\sum_{i=1}^{N_f} x_{fm}^2}{\mu_{fm}^2}\right) \quad (24)$$

que depende de la suma de los cuadrados de las contribuciones o de los productos de contribuciones. Minimizando la parte variable de esta fórmula se consigue el máximo *Ne*.

En forma lineal este problema puede resolverse asignando variables 0, 1 a todas las combinaciones de familia de macho o familia de hembra con el número de hijos e hijas que puede contribuir. Suponiendo un esquema en el que cada macho seleccionado aparea con dos hembras seleccionadas, el programa lineal adquiere entonces la siguiente estructura:

$$\frac{1}{16N_m^2}\left[\sum_{i=1}^{N_m}\sum_{j=0}^{r}\sum_{k=0}^{r} y_{ijk}\left(\frac{j^2}{\mu_{mm}^2} + \frac{2jk}{\mu_{mm}\,\mu_{mf}} + \frac{k^2}{\mu_{mf}^2}\right)\right] + \frac{1}{16N_f^2}\left[\sum_{i=1}^{N_f}\sum_{j=0}^{t}\sum_{k=0}^{t} x_{ijk}\left(\frac{j^2}{\mu_{ff}^2} + \frac{2jk}{\mu_{ff}\,\mu_{fm}} + \frac{k^2}{\mu_{fm}^2}\right)\right]$$

s.a.

$$\textbf{RESP} \quad \sum_{i=1}^{N_f}\sum_{j=0}^{t}\sum_{k=0}^{t} x_{ijk}\cdot \overline{m}_{ijk} \geq 2N_f \cdot EBV_{i+1} \quad (25)$$

$$\textbf{UNIX1} \quad \sum_{j=0}^{t}\sum_{k=0}^{t} x_{1jk} = 1 \qquad \textbf{UNIY1} \quad \sum_{j=0}^{r}\sum_{k=0}^{r} y_{1jk} = 1$$

$$\vdots \qquad\qquad \vdots \qquad\qquad \vdots \qquad\qquad \vdots$$

$$\textbf{UNIXN}_f \quad \sum_{j=0}^{t}\sum_{k=0}^{t} x_{N_f jk} = 1 \qquad \textbf{UNIXN}_f \quad \sum_{j=0}^{r}\sum_{k=0}^{r} y_{N_m jk} = 1$$

$$\textbf{TOTXM} \quad \sum_{i=1}^{N_f}\sum_{j=0}^{t}\sum_{k=0}^{t} x_{ijk}\cdot j = N_m \qquad \textbf{TOTYM} \quad \sum_{i=1}^{N_m}\sum_{j=0}^{r}\sum_{k=0}^{r} y_{ijk}\cdot j = N_m$$

$$\textbf{TOTXF} \quad \sum_{i=1}^{N_f}\sum_{j=0}^{t}\sum_{k=0}^{t} x_{ijk}\cdot k = N_f \qquad \textbf{TOTYF} \quad \sum_{i=1}^{N_m}\sum_{j=0}^{r}\sum_{k=0}^{r} y_{ijk}\cdot k = N_f$$

$$\begin{cases} \sum_{j=0}^{r}\sum_{k=0}^{r} y_{1jk}\cdot j - \sum_{i=1}^{2}\sum_{j=0}^{t}\sum_{k=0}^{t} x_{ijk}\cdot j = 0 \\ \sum_{j=0}^{r}\sum_{k=0}^{r} y_{1jk}\cdot j - \sum_{i=3}^{4}\sum_{j=0}^{t}\sum_{k=0}^{t} x_{ijk}\cdot j = 0 \\ \text{M} \\ \sum_{j=0}^{r}\sum_{k=0}^{r} y_{1jk}\cdot j - \sum_{i=N_f-1}^{N_f}\sum_{j=0}^{t}\sum_{k=0}^{t} x_{ijk}\cdot j = 0 \end{cases} \qquad \begin{cases} \sum_{j=0}^{r}\sum_{k=0}^{r} y_{1jk}\cdot k - \sum_{i=1}^{2}\sum_{j=0}^{t}\sum_{k=0}^{t} x_{ijk}\cdot k = 0 \\ \sum_{j=0}^{r}\sum_{k=0}^{r} y_{1jk}\cdot k - \sum_{i=3}^{4}\sum_{j=0}^{t}\sum_{k=0}^{t} x_{ijk}\cdot k = 0 \\ \text{M} \\ \sum_{j=0}^{r}\sum_{k=0}^{r} y_{1jk}\cdot k - \sum_{i=N_f-1}^{N_f}\sum_{j=0}^{t}\sum_{k=0}^{t} x_{ijk}\cdot k = 0 \end{cases}$$

$$0 \le x_{ijk} \le 1 \quad i = 1,..N_f \quad j = 0,..t, \quad k = 0,..t,$$
$$x_{ijk} \text{ entera} \quad i = 1,..N_f \quad j = 0,..t, \quad k = 0,..t,$$

$$0 \le y_{ijk} \le 1 \quad i = 1,..N_m \quad j = 0,..r, \quad k = 0,..r,$$
$$y_{ijk} \text{ entera} \quad i = 1,..N_m \quad j = 0,..r, \quad k = 0,..r,$$

donde las *x* se refiere a las familias de hembras y las *y* a las de machos. $\bar{m}_{ijk}$ es la media de los EBV de las mejores k hembras y los mejores j machos (multiplicados por dos ya que los machos contribuyen el doble) de la familia de hembras *i*. EBV_{t+1} es el mínimo EBV medio esperado en la siguiente generación. Las restricciones llamadas UNIxx controlan que se obtenga una solución única para cada familia y las llamadas TOTxx aseguran que se selecciona un total de N_m machos y N_f hembras. Los dos últimos grupos de restricciones hacen que una familia de machos contribuya el mismo número de individuos de cada sexo que las dos familias de hembras que tiene asociadas.

BRISBANE y GIBSON (1995a, 1995b) proponen un esquema de selección que maximice la función

$$M = \frac{1}{2}\overline{EBV}_s + \frac{1}{2}\overline{EBV}_d - k\left(\bar{f}\right) \qquad (26)$$

donde $\overline{EBV}_s$ y $\overline{EBV}_d$ son, respectivamente, la media de los valores estimados en un BLUP para machos y hembras seleccionados, *k* una constante arbitraria que denota la importancia de la consanguinidad y $\bar{f}$ la media de los parentescos que será

$$\bar{f} = \frac{1}{4}\bar{f}_s + \frac{1}{2}\bar{f}_{sd} + \frac{1}{4}\bar{f}_d \qquad (27)$$

siendo $\bar{f}_s$, $\bar{f}_{sd}$ y $\bar{f}_d$ la media de los parentescos entre machos, entre machos y hembras y entre hembras. El proceso de maximización que postula comienza con una selección por truncamiento respecto de los valores obtenidos por un BLUP sin restricciones; a partir de entonces se sigue un proceso iterativo en el que se intercambian el último de los seleccionados y el primero de los no seleccionados y se reevalúa comprobando si el resultado mejora el valor de la función *M* o no. No se ha podido probar que este criterio de selección optimice el proceso, además supone un esquema bastante complejo de iteraciones.

La forma ideal de abordar este problema sería a través de programación cuadrática. Pero dada la dificultad de encontrar programas que realicen programación cuadrática entera vamos a adaptar este tipo de esque-

mas a la metodología lineal que estamos abordando en este trabajo. Si ordenamos los individuos en un vector con N posiciones donde los S primeros son los machos evaluados y los D siguientes son las hembras podríamos formular el problema

$$max \quad \frac{d/s}{2d}\sum_{i=1}^{S}\hat{a}_i x_i + \frac{1}{2d}\sum_{j=S+1}^{N}\hat{a}_j x_j$$

$$s.a. \quad \frac{1}{4}\sum_{i=1}^{S}\sum_{j=1}^{S}\frac{x_i x_j f_{ij}}{s^2} + \frac{1}{2}\sum_{i=1}^{S}\sum_{j=S+1}^{N}\frac{x_i x_j f_{ij}}{sd} + \frac{1}{4}\sum_{i=S+1}^{N}\sum_{j=S+1}^{N}\frac{x_i x_j f_{ij}}{d^2} \le F + \Delta F \qquad (28)$$

$$\sum_{i=1}^{S} x_i = s$$

$$\sum_{i=S+1}^{N} x_i = d$$

$$0 \le x_i \le 1 \quad i = 1,\ldots,N$$

$$x_i \quad entera \quad i = 1,\ldots,N$$

donde $\hat{a}_i$ es el valor estimado por un BLUP del individuo i, s el número de machos que vamos a seleccionar, d lo mismo para hembras y f_{ij} el parentesco entre los individuos i y j; el parentesco medio viene descompuesto de la manera antes indicada de forma que si el número de machos seleccionado es diferente al número de hembras se pondera la contribución dando más importancia a los individuos del sexo del que se seleccionan menos. Restringimos que las variables de decisión x_{ij} sean cero o uno pues sólo cabe la posibilidad de que se elija o no se elija un individuo determinado. Como dentro de sexos las contribuciones de los individuos seleccionados van a ser las mismas S y D deben ser múltiplos tanto de s como de d. En el caso extremo de que cada uno contribuya con dos hijos a la siguiente generación realmente no haríamos selección pues todos los individuos tendrían que utilizarse.

Hay que hacer notar que si el único parentesco que considerásemos fuera el que existe dentro de familias este método sería equivalente al propuesto por TORO y PÉREZ-ENCISO (1990).

Tal y como lo hemos formulado, este problema entraría en la programación no lineal ya que en la restricción que controla el incremento de la consanguinidad aparece un producto de variables. Pero como los posibles valores de ambas son sólo cero o uno lo mismo ocurrirá con el producto. Si sustituimos el producto por una variable auxiliar z_{ij} (uno si ambos individuos van a ser elegidos cero en el resto de casos) y añadimos las siguientes restricciones el problema tiene una nueva formulación

$$\frac{1}{4}\sum_{i=1}^{S}\sum_{j=1}^{S}\frac{z_{ij}f_{ij}}{s^2}+\frac{1}{2}\sum_{i=1}^{S}\sum_{j=S+1}^{N}\frac{z_{ij}f_{ij}}{sd}+\frac{1}{4}\sum_{i=S+1}^{N}\sum_{j=S+1}^{N}\frac{z_{ij}f_{ij}}{d^2}\leq F+\Delta F$$

$$\sum_{i=1}^{N}\sum_{i=1}^{N}z_{ij}=(s+d)^2$$

$$\begin{cases}\sum_{i=1}^{N}z_{i1}-(s+d)x_1=0\\ \vdots\\ \vdots\\ \sum_{i=1}^{N}z_{iN}-(s+d)x_N=0\end{cases}\qquad(29)$$

$$\begin{cases}\sum_{j=1}^{N}z_{1j}-(s+d)x_1=0\\ \vdots\\ \vdots\\ \sum_{j=1}^{N}z_{Nj}-(s+d)x_N=0\end{cases}$$

$$0\leq z_{ij}\leq 1\quad i=1,\ldots,N\quad j=1,\ldots,N$$

$$z_{ij}\quad \textit{entera}\quad i=1,\ldots,N\quad j=1,\ldots,N$$

Las restricciones dentro de la llave indican que de un individuo tendremos en cuenta su parentesco con $(s + d)$ individuos de la población si es elegido y con ninguno si no lo es.

Ahora ya tenemos todo en forma lineal y puede ser resuelto como en casos anteriores. Pero si el número de candidatos es elevado la cantidad de variables podría hacer poco manejable el modelo. Aprovechando que la matriz de variables z es simétrica podemos prescindir de las que estén por debajo de la diagonal principal y expresar el modelo como

$$\textit{max}\quad \frac{d/s}{2d}\sum_{i=1}^{S}\hat{a}_i x_i+\frac{1}{2d}\sum_{j=S+1}^{N}\hat{a}_j x_j$$

$$\textit{s.a.}\quad \frac{1}{4s^2}\sum_{i=1}^{S}\left(z_{ii}f_{ii}+2\sum_{j=i+1}^{S}z_{ij}f_{ij}\right)+\frac{1}{2sd}\sum_{i=1}^{S}\sum_{j=S+1}^{N}z_{ij}f_{ij}+\frac{1}{4d^2}\sum_{i=S+1}^{N}\left(z_{ii}f_{ii}+2\sum_{j=i+1}^{S}z_{ij}f_{ij}\right)\leq F+\Delta F$$

$$\sum_{i=1}^{S}x_i=s$$

$$\sum_{i=S+1}^{N}x_i=d\qquad(30)$$

$$\sum_{i=1}^{N}\left(z_{ii}+2\sum_{i=i+1}^{N}z_{ij}\right)=(s+d)^2$$

$$\begin{cases}\sum_{i=1}^{1}z_{i1}+\sum_{i=2}^{N}z_{1i}-(s+d)x_1=0\\ \sum_{i=1}^{2}z_{i2}+\sum_{i=3}^{N}z_{2i}-(s+d)x_2=0\\ \vdots\\ \vdots\\ \sum_{i=1}^{N}z_{iN}-(s+d)x_N=0\end{cases} \qquad (30)$$

$$0\le z_{ij}\le 1 \quad i=1,\ldots,N \quad j=i,\ldots,N$$
$$z_{ij} \quad entera \quad i=1,\ldots,N \quad j=i,\ldots,N$$

$$0\le x_i\le 1 \quad i=1,\ldots,N$$
$$x_i \quad entera \quad i=1,\ldots,N$$

En programas de conservación, como ya se ha señalado, el factor limitante es la consanguinidad y puede ser más práctico seleccionar los reproductores atendiendo únicamente a este criterio. De esta manera la restricción sobre los parentescos pasaría a ser la función objetivo que tendríamos que minimizar y las restricciones que consideraríamos serían las referentes a garantizar la elección del número de machos y hembras determinado. LACY (1995) propone un esquema similar al último expuesto pero con generaciones solapadas. En el mismo los parentescos se calculan entre todos los individuos vivos que en ese momento estén en la población ponderando cada uno por el valor reproductivo de su grupo de edad de manera que un individuo joven (que va a tener oportunidades en otras temporadas de cría) tenga menos probabilidad de aparear que uno adulto; esta ponderación es más importante en especies con un intervalo generacional corto. Cada vez que se elige un hijo de una pareja la matriz de parentescos se vuelve a recalcular con respecto a los individuos de la siguiente generación (BALLOU y LACY, 1995). El programa Genes creado por el mismo autor realiza todos los cálculos relacionados con esta estrategia de selección.

* Selección ponderada

En los programas de mejora se suele considerar que todos los individuos seleccionados contribuyen el mismo número de descendientes a la población que van a ser candidatos en la siguiente generación; pero si escogemos un número mayor de padres permitiendo una contribución diferencial de cada uno se puede conseguir mantener la intensidad de selección pero con un censo efectivo mayor (y por tanto menor aumento de la consanguinidad). Con esta idea TORO y NIETO (1984) propusieron un método de selección ponderada en el que, al ser el censo efectivo inversamente proporcional a la suma de los cuadrados de las contribu-

ciones de cada individuo, el objetivo será minimizar esa suma de cuadrados imponiendo la restricción de mantener la intensidad de selección.

De esta manera lo que tendríamos es un problema de programación cuadrática (no lineal); pero si lo planteamos de una forma alternativa este inconveniente se puede obviar. Establecemos un número máximo de hijos por individuo (r) y creamos una matriz en la que en las filas aparecen los números naturales desde cero a r y en las columnas los individuos evaluados ($N = S + D$ que son respectivamente los machos y a continuación las hembras que consideramos). Cada casilla será una variable de decisión x_{ij} que tomará el valor uno si el individuo j contribuye un número de hijos a los individuos candidatos de la siguiente generación que es igual al encabezamiento de la fila i o cero si su contribución es diferente. El programa lineal asociado, cuando $S = D = N/2$, sería por tanto

$$
\begin{aligned}
&\textit{min} \quad \sum_{i=0}^{r}\sum_{j=1}^{N} i^2 x_{ij} \\
&\textit{s.a.} \quad \sum_{i=0}^{r}\sum_{j=1}^{N} \frac{\hat{a}_j x_{ij} i}{2N} \geq M_t + \Delta M \\
&\qquad \sum_{i=0}^{r}\sum_{j=1}^{N} i x_{ij} = 2N \\
&\qquad \begin{cases} \sum_{i=0}^{r} x_{i1} = 1 \\ \vdots \\ \vdots \\ \sum_{i=0}^{r} x_{iN} = 1 \end{cases} \qquad (31) \\
&\qquad \sum_{i=0}^{r}\sum_{j=1}^{S} i x_{ij} - \sum_{i=0}^{r}\sum_{j=S+1}^{N} i x_{ij} = 0 \\
&\qquad 0 \leq x_{ij} \leq 1 \quad i = 0,\ldots r \quad j = 1,\ldots,N \\
&\qquad x_{ij} \quad \textit{entera} \quad i = 0,\ldots r \quad j = 1,\ldots,N
\end{aligned}
$$

siendo $\hat{a}_j$ el valor estimado del individuo j. El control de la intensidad de selección se ejerce a través del incremento en el valor medio (ΔM) que esperamos obtener en la siguiente generación. Se exige que la suma de todas las variables sea $2N$ para que se mantenga el tamaño poblacional ya que cada nuevo individuo es hijo de dos de la generación anterior, que la suma de las contribuciones de los machos sea igual a la de las hembras y que las variables de decisión tomen valores enteros cero o uno. Como el número de machos y hembras candidatos en la siguiente generación es el mismo sólo calculamos el número de descendientes sin hacer consideraciones sobre su sexo.

La selección ponderada puede ser también útil cuando los apareamientos a realizar ya se han decidido, por ejemplo para que sean de mínimo parentesco (Toro *et al.*, 1988), y se quiere buscar la contribución óptima de cada uno de ellos. En este caso cada columna equivaldría a uno de los apareamientos escogidos, cada fila a la contribución de un apareamiento (desde cero a r), la suma de todas las variables de decisión igualaría ahora N (consideramos parejas) y desaparecería la restricción para la igualdad de contribuciones entre sexos.

Wray y Goddard (1994), insistiendo en la contribución diferencial de los individuos, proponen abordar la cuestión planteando objetivos de mejora a un plazo determinado que incluyan un término (negativo) dependiente de la consanguinidad que se acumula. El esquema es similar al que presenta Meuwissen (1997); éste último postula la optimización de la elección de reproductores mediante la maximización de la expresión

$$
\begin{aligned}
H_t = {} & c_t' EBV_t - \lambda_0 (c_t' A_t c_t - \\
& - 2\overline{C}_{t+1}) - (c_t' Q - (1/2)')\lambda
\end{aligned} \qquad (32)
$$

que tiene en cuenta los méritos de cada individuo con restricciones para la consanguinidad producida; en dicha expresión c_t es el vector de las contribuciones de cada individuo, EBV_t el vector de los valores mejorantes estimados de una evaluación BLUP, A_t la matriz de relaciones aditivas, Q una matriz de dos columnas con cero o uno indicando el sexo de cada individuo, $1/2$ un vector que indica que la contribución genética de los machos es la mitad del total (igual para las hembras) y por tanto se cumple

$$Q' c_t = 1/2 \tag{33}$$

$\overline{C}_{t+1}$ es la máxima consanguinidad que permitimos en la próxima generación tal que

$$\overline{C}_{t+1} = \frac{c_t' A_t c_t}{2} \tag{34}$$

y λ_0 y λ son, respectivamente, un multiplicador de LaGrange y un vector de dos multiplicadores de LaGrange. El máximo se alcanzará para el vector de contribuciones solución de igualar a cero la derivada de la expresión; sustituyendo la ecuación resultante en las restricciones obtenemos expresiones para calcular λ_0 y λ independientes del vector de contribuciones (desarrollo completo en MEUWISSEN, 1997). Así los factores de ponderación λ se calculan automáticamente aunque siguen dependiendo del valor de consanguinidad máximo permitido que es un dato empírico. El proceso puede realizarse por ordenador mediante el programa GENCONT creado por Meuwissen.

El inconveniente que tiene este método es el de que el vector de contribuciones contendrá valores reales que obligará a un proceso de redondeo en el que se puede perder precisión. También pueden aparecer contribuciones negativas que harán necesarias reevaluaciones sucesivas eliminando en cada una los individuos afectados (uno a uno).

Si consideramos un vector con las contribuciones de los individuos de un sexo en primer lugar (por ejemplo machos) y los del otro a continuación ($S = D = N/2$) el problema se reduciría a maximizar la siguiente función objetivo

$$max \quad \sum_{i=1}^{N} x_i \cdot EBV_i$$

sujeta a

$$\sum_{i=1}^{N} \sum_{j=1}^{N} \frac{f_{ij} x_i x_j}{(2N)^2} \leq F_t + \Delta F \tag{35}$$

$$\sum_{i=1}^{N} x_i = 2N$$

$$\sum_{i=1}^{S} x_i - \sum_{i=S+1}^{N} x_i = 0$$

$$0 \leq x_i \quad i = 1,\ldots,N$$

$$x_i \quad entera \quad i = 1,\ldots,N$$

donde x_i es la contribución, en número de hijos, del individuo i a la siguiente generación, lo mismo para x_j, EBV_i es el valor del individuo según la evaluación BLUP y f_{ij} el parentesco entre dos individuos de la presente generación. Aparece pues un término no lineal producto de las contribuciones. Aunque teóricamente las contribuciones podrían ser todo lo grande que quisiésemos en la práctica, por limitaciones de potencial reproductivo u otros motivos, las variables de decisión tendrán un límite superior que usualmente será mayor en machos que en hembras.

Podríamos realizar una transformación sobre el esquema anterior para obtener un

programa lineal. Construimos una matriz en la que las columnas son todas las posibles parejas de individuos candidatos (N^2 columnas pues consideramos el producto del individuo i con el j como diferente del formado por el individuo j con el i) y las filas los posibles resultados diferentes del producto de las contribuciones de dos individuos (C); si r es el número máximo de contribuciones por individuo el número máximo de filas será

$$C = 1 + CR_r^2 \tag{36}$$

donde el uno aparece por todas las combinaciones en las que uno de los individuos tiene contribución nula y el otro término son las combinaciones con repetición de r posibles contribuciones tomadas de dos en dos.

	1 1	1 2	⋯	1 (S+D)	⋯	(S+D) 1	⋯	(S+D) (S+D)
0			⋯		⋯		⋯	
1			⋯		⋯		⋯	
⋮	⋮	⋮	⋱	⋮	⋱	⋮	⋱	⋮
$\mathbf{r^2}$			⋯		⋯		⋯	

Las variables de decisión asociadas a cada una de las casillas de la matriz anterior valdrán uno cuando el producto de contribuciones de los individuos de esa columna sea igual al encabezamiento de la fila y cero cuando el producto sea otra cifra. El problema se formularía entonces como

$$\max \sum_{i=1}^{C}\sum_{j=1}^{N^2} EBV_j x_{ij} c_i$$

$$\text{s.a.} \quad \sum_{i=1}^{C}\sum_{j=1}^{N^2} \frac{f_{ij} x_{ij} c_i}{(2N)^2} \le F_t + \Delta F \tag{37}$$

$$\sum_{i=1}^{C}\sum_{j=1}^{N^2} x_{ij} c_i = (2N)^3$$

$$\sum_{i=1}^{C}\left(\sum_{j=1}^{S\cdot N} c_i x_{ij} - \sum_{j=S\cdot N+1}^{N^2} c_i x_{ij}\right) = 0$$

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^{C} x_{i1} = 1 \\ \quad \vdots \\ \sum_{i=1}^{C} x_{iN^2} = 1 \end{cases} \tag{37}$$

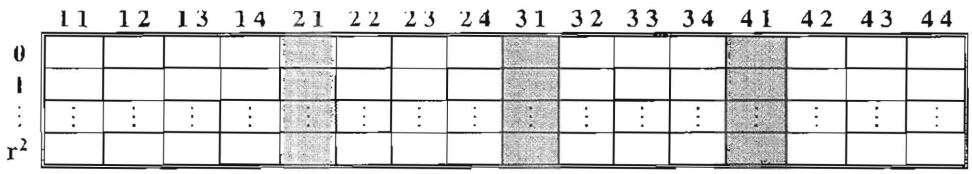
$$\begin{cases} \sum_{i=1}^{C}\left(\sum_{j=1}^{N-1} c_i x_{i\alpha(1)_j} - \sum_{j=1}^{N-1} c_i x_{i\beta(1)_j}\right) = 0 \\ \quad \vdots \\ \sum_{i=1}^{C}\left(\sum_{j=1}^{N-1} c_i x_{i\alpha(N)_j} - \sum_{j=1}^{N-1} c_i x_{i\beta(N)_j}\right) = 0 \end{cases}$$

$$0 \le x_{ij} \le 1 \quad i = 0,\ldots r \quad j = 1,\ldots,N$$

$$x_{ij} \quad \textit{entera} \quad i = 0,\ldots r \quad j = 1,\ldots,N$$

donde las restricciones de la primera llave aseguran que cada combinación sólo tiene un producto de contribuciones y las segun-

das que las combinaciones en las que un individuo k aparece en primera posición, $\alpha(k)$, contribuyen lo mismo que cuando lo hace en segunda, $\beta(k)$. Para ilustrarlo supongamos el caso de dos machos y dos hembras



Las contribuciones cuando consideramos el individuo 1 en primera posición (columnas sombreadas más claras) deben ser las misma que cuando lo consideramos en la segunda posición (sombreado más oscuro), y lo mismo para el resto de individuos.

Las demás restricciones se refieren al total de productos de contribuciones y a que se repartan equitativamente las mismas entre sexos. Una vez obtenida la solución del programa la contribución de cada individuo se calcularía como la raíz cuadrada del encabezamiento de la fila para la que la variable de decisión de la columna combinación del individuo consigo mismo sea uno.

El caso simplificado en el que cada individuo seleccionado contribuye el mismo número de hijos corresponde al esquema propuesto por BRISBANE y GIBSON y esquematizado en (28 - 30).

Cualquiera que sea el método elegido (derivación o programación lineal) al final tenemos un número de machos y hembras con unos porcentajes (o número de hijos) de contribución a la descendencia. El apareamiento se realizaría al azar con probabilidades de usar un individuo iguales a su contribución o repitiendo cada individuo tantas veces como descendientes debe tener y tomando aleatoriamente éstos hasta que se acaben. El planteamiento es adecuado si el carácter tiene un comportamiento aditivo (hemos supuesto que el mérito de los hijos es la media del mérito de los padres) pero da respuestas subóptimas si, como se explicó con anterioridad, hay efectos no aditivos.

* Apareamiento corrector

Un caso intermedio sería lo que se conoce como apareamiento corrector (ALLAIRE, 1977). En este esquema los progenitores de un sexo (por ejemplo las hembras) se eligen siguiendo un criterio tradicional (evaluación BLUP o combinada con la contribución diferencial) y luego se decide el macho que produce la mejor descendencia con cada hembra. Implementando la programación lineal en el segundo paso se puede encontrar el conjunto de machos que proporcione la mejor respuesta para las hembras escogidas.

Conclusiones

Una vez asumido que las técnicas de programación lineal son una herramienta

muy útil para optimizar cualquier programa de selección, de apareamientos o de ambos conjuntamente sólo cuestiones prácticas justifican que su empleo no esté todo lo extendido que debiera.

En este trabajo se ha demostrado como muchas de las situaciones de interés para el mejorador pueden ser resueltas mediante algoritmos simples perfectamente abordables con un material informático mínimo. Esto es así al menos para los casos de diseño de los apareamientos y en algunos de los de elección conjunta de reproductores y esquema de apareamiento.

Cuando haya que recurrir a métodos más complejos (del tipo *branch and bound*) puede que la mejora que de ello se derive en nuestro programa de selección compense el esfuerzo económico de solicitar la evaluación a un centro que disponga de estaciones de trabajo adecuadas. Si la memoria de nuestro ordenador no es el factor limitante (porque el número de animales no es excesivo) sólo tendremos el problema del tiempo de ejecución del programa. Esto puede no ser importante si el esquema implicado no precisa muchas evaluaciones por generación (el apareamiento de todos los individuos se hace a la vez, no se eliminan reproductores con mucha frecuencia) y el intervalo generacional es relativamente grande.

Sería recomendable, pues, la implantación de métodos de programación lineal para mejorar la eficiencia de un esquema de selección o conservación, aunque el beneficio obtenido dependerá de la heredabilidad del carácter objeto de selección (mejor si es baja), del tamaño de la población sobre la que se actúe (de tamaño no muy grande) y de la importancia económica relativa del aumento de consanguinidad.

Agradecimientos

Nuestro agradecimiento a C. Romero por su asesoramiento y a IBM España por facilitar recursos informáticos. Este trabajo fue financiado por una beca del Programa Sectorial de Investigación y Desarrollo Agrario y Alimentario del MAPA.

Apéndice

En la actualidad existen muchos programas o paquetes comerciales, tanto para ordenador personal como para estación de trabajo, que permiten la resolución de problemas de programación lineal entera.

LINDO e HIPERLINDO, comercializados por Lindo System, Inc. Chicago, están disponibles para distintas plataformas; en las versiones para ordenadores personales aceptan problemas de hasta 200 y 2000 variables respectivamente. De la misma compañía es el programa GINO que resuelve programas lineales y no lineales pero con variables continuas.

IBM tiene disponible un paquete de rutinas (el idóneo desde el punto de vista de los autores) bajo el nombre genérico de OSL (Optimization Subroutine Library) que dan una gran flexibilidad en la definición y resolución de programas lineales y enteros y además permiten su inclusión en aplicaciones propias como pueden ser simulaciones. También puede resolver programación cuadrática entera pero con restricciones lineales. Es compatible con los lenguajes C, FORTRAN, PL/I y APL2 y existen versiones para ordenadores personales (bajo diferentes sistemas operativos) y para las estaciones de trabajo más corrientes.

Numerical Algorithms Group Ltd., Oxford (NAG) ha desarrollado un conjunto de rutinas en FORTRAN 77 y FORTRAN 90 que resuelven todo tipo de programas lineales y enteros; se comercializan conjuntamente con un paquete de más de 1000 algoritmos numéricos.

También puede recurrirse a las rutinas en FORTRAN creadas por A. H. Land y S. Powell (LAND y POWELL, 1973) o las que incluye J. L. de la Fuente en su libro (DE LA FUENTE, 1993).

Una relación más exhaustiva de programas y rutinas de libre uso y comerciales que resuelven programas lineales y enteros puede encontrarse en la página web

http://www.mcs.anl.gov/home/otc/Guide/faq/linear-programming-faq.html

En el caso de los problemas de asignación no se ha encontrado un programa que específicamente resolviera esta cuestión por lo que se ha programado una pequeña rutina en FORTRAN que está disponible contactando con el primer autor.

En forma de subrutina la llamada se realiza mediante

CALL HUNGARO
(*asi*, *isi*, *nfil*, *max*, *ncer*, *ifm*, *icm*, *ale*)

donde *asi* es la matriz de asignación propiamente dicha; debe tener ya añadidas las columnas o filas accesorias (si las necesita) y venir premultiplicada por -1 si lo que buscamos es la maximización. La subrutina se encarga de hacer que todos los elementos sean no negativos.

Nfil es el número de filas (columnas) de la matriz tal y como entra en la subrutina. *Max* debe tener un valor mayor o igual que cualquiera de los de las casillas de la matriz (incluso de las que pertenecen a individuos ficticios) y se utiliza para inicializar la búsqueda del menor elemento en una parte del programa. *Ncer*, *ifm* y *icm* son vectores auxiliares, de dimensión *nfil*, que registran el número de ceros por fila y la situación de cada fila o columna respectivamente. *Ale* es una matriz de números aleatorios (dimensionada desde cero hasta el número de filas) que sirve, en uno de los pasos del proceso, para elegir la fila que se marca cuando varias filas tienen el mismo número de ceros sin tachar.

Los resultados en la salida se obtienen de la matriz *isi*, con las mismas dimensiones que la matriz de asignación, donde los elementos elegidos tendrán el valor 1 y el resto 0 ó -1.

Si la matriz de entrada fuera

$$asi\begin{pmatrix} 4 & 8 & 12 & 3 \\ 9 & 1 & 6 & 4 \\ 14 & 3 & 6 & 8 \\ 6 & 5 & 7 & 9 \end{pmatrix}$$

la subrutina nos devolvería las matrices

$$asi\begin{pmatrix} 0 & 6 & 7 & 0 \\ 6 & 0 & 2 & 2 \\ 9 & 0 & 0 & 4 \\ 0 & 1 & 0 & 4 \end{pmatrix} \qquad isi\begin{pmatrix} -1 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & -1 & 1 & 0 \\ 1 & 0 & -1 & 0 \end{pmatrix}$$

con lo que los apareamientos elegidos son (1, 4), (2, 2), (3, 3) y (4, 1) que minimizan el conjunto; si alguna de las filas/columnas perteneciese a un individuo ficticio sus combinaciones serían descartadas.

El programa GENES y otros relacionados, desarrollados por R. C. LACY, pueden obtenerse de Internet en la dirección

http://pw1.netcom.com/~lacy/index.html

El programa GENCONT está disponible comercialmente para su uso por empresas aunque hay posibilidad de obtener una copia gratis, contactando con su autor, si su uso va a ser sólo para la investigación.

Bibliografía

ALLAIRE F.R., 1977. Corrective mating methods in context of breeding theory. J. Dairy Sci. 60: 1799.

ALLAIRE F.R., 1980. Mate selection by selection index theory. Theor. Appl. Genet. 57: 267-272.

ALLAIRE F.R., 1993. Intrabreed mating pair selection methods for improvement of nonlinear merit from additive genetic inheritance: a review. J. Dairy Sci. 76: 117-92.

BALLOU J.D., LACY R.C., 1995. Identifying genetically important individuals for management of genetic diversity in pedigreed populations. Pag. 76-111 in J. D. Ballou, M. Gilpin, and T. J. Foose (eds.). Population Management for Survival & Recovery. Analytical Methods and Strategies in Small Population Conservation. Columbia University Press, New York.

BRISBANE J.R., GIBSON J.P., 1995a. Balancing selection response and inbreeding by including predicted stabilised genetic contributions in selection decisions. Genet. Sel. Evol. 27: 541-549.

BRISBANE J.R., GIBSON J.P., 1995b. Balancing selection response and rate of inbreeding by including genetic relationships in selection decisions. Theor. Appl. Genet. 91: 421-431.

CABALLERO A., SANTIAGO E., TORO, M.A., 1996. Systems of mating to reduce inbreeding in selected populations. Animal Science 62: 431-442.

DANTZIG G.B., 1963. Linear programming and extensions. Princeton University Press. Princeton.

DE LA FUENTE J.L., 1993. Tecnologías computacionales para sistemas de ecuaciones, optimización lineal y entera. Editorial Reverté, S. A. Barcelona.

FUERST C., HOESCHELE I., SÖLKNER J., ESSL A., 1997. Selection for specific combining ability in small simulated populations. Proc. 48th Annual Meeting of the EAAP, Vienna, p. 21.

FUERST C., JAMES J.W., SÖLKNER J., ESSL, A., 1997. Impact of dominance and epistasis on the genetic make-up of simulated populations under selection: a model development. J. Anim. Breed. Genet. 114: 163-175.

GRUNDY B., CABALLERO A., SANTIAGO E., HILL W.G., 1994. A note on using biased parameter values and non-random mating to reduce rates of inbreeding in selection programmes. Anim. Prod. 59: 465-468.

GRUNDY B., LUO Z.W., VILLANUEVA B., VOOLIANS J.A., 1997. The use of mendelian indices to reduce the rate of inbreeding in selection programmes. J. Anim. Breed. Genet. 115: 39-51.

HILL W.G., 1979. A note on effective population size with overlapping generations. Genetics 92: 317-591.

JANSEN G.B., WILTON J.W., 1984. Linear programming in selection of livestock. J. Dairy Sci. 67: 897-901.

JANSEN G.B., WILTON J.W., 1985. Selecting mating pairs with linear programming techniques. J. Dairy Sci. 68: 1302-1305.

KINGHORN B., 1987. On computing strategies for mate allocation. J. Anim. Breed. Genet. 104: 12-22.

KLIEVE H.M., KINGHORN B., BARWICK S.A., 1994. The joint regulation of genetic gain and inbreeding under mate selection. J. Anim. Breed. Genet. 111: 81-88.

LACY R.C., 1995. Clarification of genetic terms and their use in the management of captive populations. Zoo Biology 14: 565-578.

LAND A.H., POWELL S., 1973. FORTRAN codes for mathematical programming: linear, quadratic and discrete. John Wiley & Sons. London.

MEUWISSEN T.H.E., 1997. Maximizing the response of selection with a predefined rate of inbreeding. J. Anim. Sci. 75: 934-940.

NOMURA T., YOMEZAWA K., 1994. The merits of mate selection with a limited maximum inbreeding coefficient for progeny animals. Anim. Sci. Technol. (Jpn.) 65(7): 647-651.

RÍOS S., 1988. Investigación operativa. Optimización. Editorial Centro de Estudios Ramón Areces, S.A. Madrid.

RODRIGÁÑEZ J., SILIÓ L., TORO M.A., RODRÍGUEZ M.C., 1994. Conservation programmes of two

strains of Iberian pigs. Proc. of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Vol. 21: 524-527.

ROMERO C., 1993. Teoría de la decisión multicriterio: conceptos, técnicas y aplicaciones. Alianza Editorial, S. A. Madrid.

SANTIAGO E., CABALLERO A., 1995. Effective size of populations under selection. Genetics 139: 1013-1030.

SCHENEEBERGER M., FREEMAN A.E., BOEHLJE M.D., 1981. Estimation of a utility function from semen purchases from Holstein sires. J. Dairy Sci. 64: 1713.

SMITH C., ALLAIRE F.R., 1985. Efficient selection rules to increase non-linear merit: application in mate selection. Genet. Sel. Evol. 17: 387-406.

TORO M.A., 1993. A new method aimed at using the dominance variance in closed breeding populations. Genet. Sel. Evol. 25: 63-74.

TORO M.A., NIETO B., 1984. A simple method for increasing the response to artificial selection. Genet. Res. Camb. 44: 347-349.

TORO M.A., NIETO B., SALGADO C., 1988. A note on minimization of inbreeding in small-scale selection programmes. Livestock Production Science 20: 317-323.

TORO M.A., PÉREZ-ENCISO M., 1990. Optimization of selection response under restricted inbreeding. Genet. Sel. Evol. 22: 93-107.

TORO M.A., SILIO L., 1992. An alternative to restricted BLUP based on mate selection. Livestock Production Science 32: 181-187.

TORO M.A., SILIÓ L., PÉREZ-ENCISO M., 1991. A note on the use of mate selection in closed MOET breeding schemes. Anim. Prod. 53: 403-406.

WRAY N.R., GODDARD M.E., 1994. Increasing long-term response to selection. Genet. Sel. Evol. 26: 431-451.

WRIGHT S., 1921. System of mating. Genetics 6: 111-178.

(Aceptado para publicación el 23 de junio de 1998)