Università degli Studi di Perugia Facoltà di Medicina Veterinaria Istituto di Produzioni Animali

APPUNTI DI MIGLIORAMENTO GENETICO DEGLI ANIMALI IN PRODUZIONE ZOOTECNICA

Anno Accademico 1994-'95

LE ANOMALIE GENETICHE DEL CAVALLO.

Gli studi sulle anomalie genetiche del cavallo sono resi particolarmente difficili da molti fattori, quali il sempre più ridotto numero dei soggetti, il lungo intervallo di generazione, l'elevato costo degli animali e la relativa rarità delle anomalie stesse: senza contare i riassorbimenti del prodotto del concepimento o gli aborti, le stime parlano di un 4-20% di anomalie alla nascita dei puledri, ma solo una piccola parte di queste riconosce una esclusiva eziologia genetica. Generalmente, nell'impossibilità di ricorrere ad accoppiamenti sperimentali, la diagnosi di anomalia genetica viene fatta con studi genealogici. Per molte anomalie ritenute comunemente di origine genetica mancano delle valide conferme scientifiche. Nel capitolo delle anomalie genetiche del cavallo rientrano sicuramente le anomalie cromosomiche e delle anomalie a comportamento mendeliano (comprese alcune di eziologia non definitivamente accertata), ma probabilmente in futuro si potranno avere delle conferme ai sospetti sull'eziologia genetica di alcune forme dal modello ereditario complesso, per le quali si è parla comunemente di *predisposizione* ("caratteri a soglia"): ad esempio, nel Maremmano è stata dimostrata una predisposizione alle anomalie del garretto.

Il cavallo ha un corredo genetico composto da 64 cromosomi (62 autosomi e 2 eterocromosomi). I 62 autosomi sono distinguibili in 7 coppie (quattro delle quali di grandi dimensioni) di cromosomi metacentrici (da alcuni autori considerati submetacentrici), 6 coppie di cromosomi submetacentrici (una delle quali molto grande) e 18 coppie di cromosomi acrocentrici (molto variabili per dimensione); l'eterocromosoma X è un cromosoma submetacentrico di grandi dimensioni, mentre quello Y è in assoluto il più piccolo degli acrocentrici.

Le <u>anomalie cromosomiche</u> hanno frequenza molto bassa e sono quasi interamente costituite da anomalie di numero degli eterocromosomi. Generalmente si tratta di femmine sterili, spesso di taglia inferiore alla norma, con genitali esterni normali ma genitali interni ipoplasici: il loro cariotipo è X0, assimilabile quindi (anche come conseguenze) alla *sindrome di Turner* dell'uomo; in alcuni casi, oltre a questo cariotipo, l'animale presenta contemporaneamente un cariotipo normale (femminile o, più raramente, maschile): si tratta quindi di un mosaico. Le forme di *pseudoermafroditismo* sono più rare e riguardano individui maschi nel cui patrimonio genetico viene riscontrata una (o più raramente 2) X in eccesso rispetto al patrimonio XY del maschio normale: a volte anche questi soggetti presentano un mosaicismo con altri cariotipi (fra cui, oltre al quello normale, anche il cariotipo X0); si tratta di soggetti dal comportamento maschile ma con genitali maschili ipoplasici e genitali esterni femminili rudimentali. Molto rari sia il *vero ermafroditismo* che la *sindrome del triplo X*. A differenza di quanto accertato per la donna, non è stato dimostrato che all'aumentare dell'età della giumenta aumenti anche la comparsa di queste anomalie cromosomiche.

La femminilizzazione testicolare ("testicular feminization) è un'anomalia mendeliana che influenza lo sviluppo dell'apparato genitale: si tratta di un gene dominante, situato sul cromosoma X, che provoca la mancanza dei recettori per il testosterone. L'animale, cariologicamente di sesso maschile (cioè XY), ha un'interruzione dello sviluppo maschile e lo sviluppo di tratti dell'apparato femminile: fenotipicamente viene classificato come femmina, ma è sterile; anche nella femmina (XX) il gene provoca la mancanza dei recettori per il testosterone (gene dominante), per cui sia il maschio femminilizzato che la femmina con il gene responsabile della femminilizzazione testicolare non rispondono ad una somministrazione di testosterone. Nell'eziologia di questa anomalia altri studiosi hanno chiamato in causa un gene recessivo legato al sesso oppure un gene autosomico.

La paralisi periodica da ipercaliemia (HYPP) è la più recente fra le anomalie mendeliane scoperte nel cavallo ed è omologa ad una patologia dell'uomo; la causa è la sostituzione di una molecola di fenilalanina con una di leucina in una proteina dei canali del

sodio della superficie della membrana citoplasmatica. La patologia è presente nei Quarter Horse, ed ha colpito fra i 30000 ed i 60000 animali, tutti compresi fra i quasi 3 milioni di discendenti di un famoso stallone. Si tratta di soggetti dalla muscolatura particolarmente apprezzata, presumibilmente perché l'alterazione provoca delle microcontrazioni muscolari che rappresentano un vero e proprio esercizio fisico continuo: eccessi di potassio nella dieta e soprattutto l'esercizio fisico causano paralisi, convulsioni, collassi cardio-respiratori a volte letali; le crisi possono essere evitate controllando il razionamento, limitando gli sforzi e ricorrendo a diuretici. Sono stati messi a punto dei metodi diagnostici mediante PCR in grado di identificare i portatori.

L'immunodeficienza combinata (CID) dei linfociti T e B è una patologia che colpisce con una frequenza superiore al 2% i puledri di razza Araba, i quali vengono generalmente a morte intorno a 3-5 mesi, spesso per infezioni da adenovirus all'apparato respiratorio. Si tratta di un'anomalia autosomica recessiva, nota anche nell'uomo, che causa linfocitopenia (sono assenti i linfociti B, ma anche la funzionalità dei linfociti T è compromessa), assenza di IgM e basse concentrazioni di IgG, soprattutto dopo i 3 mesi (in precedenza sono presenti quelle di origine colostrale). La diagnosi differenziale deve essere fatta con la deficienza del trasporto passivo (FPT) (cioè il mancato passaggio degli anticorpi dal colostro al sangue del puledro: la patologia si verifica in puledri con età inferiore ai 3 mesi, ed in questo caso il numero e la funzionalità dei linfociti sono normali, anche la concentrazione di IgM è normale, mentre fino ai 3 mesi è ridotta la concentrazione di IgG), con l'agammaglobulinemia (il numero di linfociti è normale, mentre i linfociti B e le IgM sono assenti: quando sono stati catabolizzati gli anticorpi di origine colostrale anche le IgG sono ridotte o assenti) e con la deficienza selettiva di IgM (nelle quali numero e funzionalità dei linfociti sono normali, le IgG sono in concentrazione normale ma le IgM sono ridotte o assenti).

L'emofilia è una rara anomalia recessiva legata al sesso, omologa alla patologia dell'uomo e di altri animali: è dovuta alla deficienza del fattore VIII della coagulazione. Una giumenta portatrice, fenotipicamente sana, trasmette la malattia a metà dei suoi figli maschi, mentre la metà delle figlie saranno a loro volta portatrici sane.

Il gene letale *White* (W) è un gene dominante che conferisce al cavallo un mantello bianco (alla nascita il puledro ha peli bianchi su cute rosa, per cui non può essere confuso con il gene dell'ingrigimento): in doppia dose, causa la morte precoce dell'embrione; accoppiando fra loro soggetti White (i quali sono eterozigoti), si nota riduzione della fertilità ed il rapporto alla nascita fra soggetti bianchi e colorati è 2:1.

Il gene letale *Roano* (Rn) è un gene dominante letale in doppia dose. I cavalli roani p.d. (riconoscibili per la testa più scura) sono degli eterozigoti che, se accoppiati fra loro, mostrano ipofertilità e danno prole formata da roani e non roani in rapporto di 2:1. L'allele Rn è frequente nelle razze pesanti del Nord-Europa ed in alcune razze statunitensi: in Italia è presente nel TPR e nel Murgese (c.d. "grigio ferro-testa di moro").

La sindrome del puledro bianco (white foal syndrome) è dovuta ad un allele del locus Overo, responsabile della pezzatura recessiva (riconoscibile per i bordi frastagliati: la pezzatura a bordi più regolari è dovuta ad un allele dominante del locus Tobiano). Accoppiando soggetti con pezzatura overo possono nascere dei puledri bianchi affetti da atresia coli, ma una simile patologia è stata prodotta anche da accoppiamenti di soggetti non pezzati: si ritiene che fra i soggetti overo (oo) siano presenti dei portatori (oo°), i quali accoppiandosi producono i puledri affetti (o°o°); i casi di atresia coli in puledri bianchi nati da altri accoppiamenti sono imputabili ad accoppiamenti fra portatori non pezzati (Oo° x Oo°).

L'ingrigimento è dovuto ad un allele dominante G. Nei cavalli grigi i melanomi sono particolarmente frequenti e si manifestano inizialmente alla base della coda, per poi invadere i

polmoni ed altri organi: la frequenza della neoplasia aumenta con l'età, al punto che i soggetti di oltre 15 anni sono per la maggior parte affetti da questa patologia. Si stima che la vita media dei cavalli grigi sia inferiore di circa due anni a quella dei soggetti che hanno il mantello di altro colore.

L'isoeritrolisi neonatale dei puledri è una patologia la cui eziologia è sovrapponibile alla incompatibilità da fattore Rh nell'uomo. Cavalle negative per alcuni gruppi sanguigni (in genere Aa e Qa), se coperte da stalloni positivi per questi stessi gruppi, possono concepire feti positivi: se durante il parto (in tal caso la patologia si potrà verificare solo al parto successivo) o in seguito a emorragie placentari la giumenta viene in contatto con gli eritrociti del feto, allora la madre produce anticorpi contro questi antigeni (altre volte la sensibilizzazione avviene attraverso vaccini o trasfusioni). Nell'insorgenza della sensibilizzazione sembrano influire anche altri gruppi sanguigni (per analogia, ricordiamo che nell'uomo la malattia Rh è più frequente in caso in cui ci sia compatibilità per il gruppo ABO, forse perché in tal caso le emazie del feto non vengono immediatamente attaccate dalle difese materne). Gli anticorpi materni non passano, a differenza di quanto si verifica nell'uomo, la barriera placentare: il puledro positivo nasce sano, ma può assumere gli anticorpi contro i propri eritrociti con il colostro: ciò causa la malattia emolitica, che compare in 12-36 ore e conduce a morte il puledro in pochi giorni. Per profilassi, oltre ad evitare gli accoppiamenti fra cavalla negativa e stallone positivo (cosa difficile, soprattutto per l'allele Aa, che è in alcune razze molto frequente), si può verificare poco prima del parto se il siero della cavalla è in grado di agglutinare le emazie dello stallone: in caso affermativo, utilizzare una balia o del colostro ricostituito per le prime 36 ore (lasciando però il puledro con la madre, per evitare che quest'ultima successivamente lo rifiuti).

L'epiteliogenesi imperfetta è una rara anomalia autosomica recessiva (segnalata con identico meccanismo ereditario anche nel bovino e nel suino). La mancanza di vaste aree di pelle, soprattutto nel posteriore, accompagnata a volte da mancanza dello zoccolo o di parti di questo, provoca la morte in pochi giorni per cause infettive.

L'esostosi multipla ereditaria è una patologia dovuta ad un gene autosomico dominante con espressività variabile: è stata segnalata, con un identico meccanismo ereditario, anche nell'uomo. Le esostosi si evidenziano prevalentemente alle ossa lunghe, a volte alle coste ed al bacino, e possono essere causa di zoppie.

L'ingrandimento della fibula è una malattia autosomica recessiva presente nei pony: la fibula si presenta eccessivamente lunga e, per motivi meccanici, provoca una zoppia con deviazione verso l'esterno dei posteriori a partire dal garretto.

L'aniridia con cataratta è una mutazione dominante comparsa in cavalli Belgi, tutti figli di uno stallone, caratterizzata da aniridia bilaterale ed insorgenza di cataratta a circa 2 mesi di età, con conseguente cecità.

Il *criptorchidismo* (mono o bilaterale, caso quest'ultimo in cui il soggetto colpito è sterile) è la mancata discesa di uno (in genere il sinistro) o entrambi i testicoli nella cavità scrotale. In alcune specie (suino, capra, cane) è stata dimostrata un'eziologia genetica e ciò giustifica l'esclusione dei monorchidi dalla riproduzione, prevista nei vari standard di razza.

L'*ernia ombelicale* è una patologia attribuita da alcuni ad un gene recessivo; regredisce in genere spontaneamente e, in caso contrario, beneficia della terapia chirurgica.

Il wobbles ("barcollamenti") è una patologia per la quale non si è riusciti a dimostrare con certezza l'eziologia genetica, nè come eredità mendeliana (autosomica dominante o recessiva, oppure legata al sesso) nè come predisposizione: tuttavia nel Purosangue molti casi sono riconducibili ad uno solo dei tre stalloni fondatori, ed alcune giumente hanno prodotto più di un puledro affetto. Si tratta di una sintomatologia da atassia spinale, con

incoordinazione e barcollamenti bilaterali al posteriore, che colpisce prevalentemente soggetti giovani: la causa è la degenerazione nervosa per la compressione esercitata da un'ipertrofia dei processi articolari delle vertebre cervicali (in genere C3-C4, a volte C4-C5 o C5-C6); la sintomatologia appare improvvisamente e progredisce rapidamente, ed è tanto più grave quanto più è alta la localizzazione. In alcuni casi fenomeni algici al collo inducono il cavallo a piegarlo lateralmente.

L'*ipoplasia cerebellare* è una patologia particolarmente frequente nel cavallo Arabo. Barcollamenti, incoordinazione motoria, raggiungimenti, tremore della testa (soprattutto se l'animale viene eccitato) sono i sintomi. La diagnosi differenziale viene fatta con il <u>wobbles</u>: rispetto al <u>wobbles</u>, colpisce animali più giovani (4 mesi massimo), e l'animale bendato dimostra meno difficoltà nel retrocedere e nel camminare.

La *contrazione degli arti anteriori* provoca una flessione a partire delle pastoie: segnalata in diverse razze, viene attribuita ad un gene recessivo.

La *displasia dell'anca* è una patologia rara di sospetta origine genetica, sovrapponibile a quella segnalata nel cane (per la però l'eziologia genetica è stata dimostrata con certezza). L'acetabolo appiattito e sfuggente causa una zoppia con passi brevi.

Il *mal del luna* (iridociclocoroidite recidivante) è una patologia per la cui eziologia si sono susseguite numerose interpretazioni (leptospirosi, fattori nutrizionali, autoimmunità): si tratta di una infiammazione oculare ricorrente, che esita in cataratta e conseguente cecità; contemporaneamente all'esclusione dalla riproduzione degli stalloni colpiti, nel secolo scorso si verificò in Gran Bretagna una sensibile riduzione della frequenza della malattia (dal 20-30% del 1840 al 7% del 1900), per cui, nonostante in un simile periodo siano sicuramente migliorate anche le condizioni ambientali, almeno un sospetto di eziologia genetica è comprensibile.

La *cecità notturna* non va confusa con la patologia da carenza di vit. A.: è una patologia analoga ad una malattia dell'uomo di origine genetica, segnalata negli Appaloosa e, con minor frequenza, nei Quarter Horse e nei Purosangue. Un'anomalia della trasmissione nervosa provoca, in cavalli dalla vista normale, una cecità in condizioni di luce insufficiente. L'esame clinico dell'occhio non rivela anormalità e la malattia non si aggrava nel tempo.

Altre malattie per le quali si sospetta una eziologia genetica non meglio definita sono l'atresia coli (in puledri non bianchi) e l'atresia ani (le quali difficilmente beneficiano della terapia chirurgica, forse perché esistono contemporaneamente anche altre anomalie), l'idrocefalo, lo schistosoma reflexum. Per altre patologie congenite l'eziologia genetica è stata invece indicata senza alcun reale riscontro scientifico: fra queste abbiamo le sindromi convulsive, l'epilessia, l'abrachia, l'artrogrifosi, la ciclopia, l'assenza delle orbite, l'ipoplasia corneale, la cataratta congenita, il distacco della retina, l'entropion e l'ectropion, l'ameloblastoma, le cisti dentogene, le dislocazioni dei molari, la palatoschisi, la prognatia e la brachignatia, le alterazioni faringee, l'atresia del dotto parotideo, il polmone accessorio, i difetti cardiaci (come difetti del setto interventricolare, pervietà del dotto arterioso, persistenza del forame ovale, anomalie delle arterie polmonari o coronarie), l'agenesia renale, l'uraco pervio, l'ernia scrotale, la fusione dell'atlante con l'occipitale, la lordosi, l'agenesia della rotula, la lussazione della rotula, la polidattilia.

Anche per la *malattia broncopolmonare cronica ostruttiva* e per la *dermatite iperreattiva* alle punture di insetti, due patologie su base immunitaria, si hanno concreti elementi per sospettare un determinismo genetico (le due malattie sono più frequenti nei figli di un animale affetto che nella popolazione, ed ancora più frequenti sono nei figli di due genitori entrambi affetti): per la malattia broncopolmonare cronica ostruttiva sembrano avere

poca importanza fattori ambientali fino a poco tempo fa considerati determinanti, quali ad esempio la pulverulenza dell'alimento.

IL CALCOLO MATRICIALE.

scalare -4

vettore riga
$$y' = \begin{bmatrix} 2 & 7 & -1 \end{bmatrix}$$

vettore colonna
$$y = \begin{bmatrix} 4 \\ 5 \\ 2 \end{bmatrix}$$

matrice
$$Y = \begin{bmatrix} 3 & 4 & 3 \\ 1 & -5 & 1 \\ 2 & 6 & 4 \end{bmatrix}$$

Addizione: è la somma algebrica degli elementi corrispondenti

$$\begin{bmatrix} 2 & 4 & -3 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 3 & 4 & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 5 & 8 & -2 \end{bmatrix}$$

$$A + B = C \begin{bmatrix} 3 & -5 & 1 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 3 & 2 & 2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 6 & -3 & 3 \end{bmatrix}$$

$$\begin{bmatrix} 2 & 4 & -3 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 7 & 6 & -5 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 9 & 2 & -4 \end{bmatrix}$$

Sottrazione: è la differenza algebrica degli elementi corrispondenti

$$\begin{bmatrix} 3 & 4 & 4 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 2 & 3 & 6 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 & 1 & -2 \end{bmatrix}$$

$$A - B = C \begin{bmatrix} 6 & -5 & 2 \end{bmatrix} - \begin{bmatrix} 3 & 2 & 8 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 3 & -7 & -6 \end{bmatrix}$$

$$\begin{bmatrix} 5 & -7 & 3 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 3 & -8 & 5 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 2 & 1 & -2 \end{bmatrix}$$

Moltiplicazione (regola generale): $A_{m,n} \times B_{n,p} = C_{m,p}$

a)- matrice_{m,p} x matrice_{n,p} = matrice_{m,p}

$$\begin{bmatrix} 3 & 4 & 4 \\ 16 & -5 & 2 \\ 2 & 3 & 6 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 2 & 3 & 6 \\ 3 & 2 & 4 \\ 2 & 3 & 2 & 8 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 3x2+4x3+4x3 & 3x3+4x2-4x8 & 3x6+4x8+4x5 \\ 6x2-5x3+2x3 & 6x3-5x2-2x8 & 6x6-5x8+2x5 \\ 5x2-7x3+3x3 & 5x3-7x2-3x8 & 5x6-7x8+3x5 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 30 & -15 & 70 \\ 3 & -8 & 6 \\ -2 & -23 & -11 \end{bmatrix}$$

b)- vettore $riga_{l,n} x$ matrice_{n,n} = vettore $riga_{l,n}$

$$\begin{bmatrix} 4 & 3 & -6 \\ [3 & -4 & 7] & x & 5 & 1 & 3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 3x4-4x5+7x3 & 3x3-4x1+7x(-8) & 3x(-6)-4x3+7x5 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 13 & -51 & 5 \\ 2 & -8 & 5 \end{bmatrix}$$

c)- matrice_{m,n} x vettore colonna_{n,1} = vettore colonna_{m,1}

$$\begin{bmatrix} 1 & 3 & -4 \\ 3 & -4 & 3 \\ 2 & -1 & 5 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 3 \\ 5 \\ -2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1x3+3x5-4x(-2) \\ 3x3-4x5+3x(-2) \\ 2x3-1x5+5x(-2) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 26 \\ -17 \\ -9 \end{bmatrix}$$

d)- vettore riga_{1,n} x vettore colonna_{n,1} = scalare_{1,1}

$$\begin{bmatrix} -2 & 3 & 5 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} -1 \\ 4 \\ -2 \end{bmatrix} = -2x(-1)+3x4+5x(-2) = 4$$

e)- vettore colonna_{m,1} x vettore riga_{1,p} = matrice_{m,p}

$$\begin{bmatrix} -2 \\ 5 \\ 8 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 3 \\ -2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -2x3 \\ 5x3 \\ 6x3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -2x4 \\ 5x3 \\ 6x3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -6 \\ 4 \\ 5x4 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -6 \\ 4 \\ 15 \\ -10 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -6 \\ 4 \\ 18 \end{bmatrix} =$$

Trasposta: le righe di una matrice sono le colonne dell'altra e viceversa

 $A_{_{m,n}} \quad A'_{_{n,m}} \quad \text{(ne consegue che una matrice è sempre moltiplicabile per la sua trasposta)}$

$$A = \begin{bmatrix} 3 & 4 & 3 \\ 1 & -5 & 1 \\ 2 & 6 & 4 \end{bmatrix} \qquad A' = \begin{bmatrix} 3 & 1 & 2 \\ 4 & -5 & 6 \\ 3 & 1 & 4 \end{bmatrix}$$

Matrice inversa: la matrice inversa, moltiplicata per la matrice data, dà per risultato la matrice identità (una matrice formata da tutti 1 in diagonale e 0 in tutti gli elementi fuori della diagonale). Le matrici quadrate nelle quali una o più righe o colonne non sono combinazioni lineari di altre righe o colonne hanno una ed una sola inversa. Il calcolo della matrice inversa è operazione particolarmente laboriosa, per la quale non forniremo regole.

$$A^{-1} x A = I$$

$$\begin{bmatrix} 2 & -2 & 2 \\ 1 & 1 & 3 \\ 5 & 1 & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0,05 & -0,1 & 0,2 \\ -0,35 & 0,2 & 0,1 \\ 0,1 & 0,3 & -0,1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

IL BLUP (Best Linear Unbiased Prediction)

Prima dell'introduzione del BLUP, le valutazioni genetiche venivano effettuate attraverso gli indici genetici, la cui teoria ed applicazione sono state sviluppate soprattutto da J. J. Lush negli anni precedenti la seconda guerra mondiale. Le performance venivano preaggiustate per tenere conto degli effetti del sesso, dell'età, dell'azienda, etc. e poi, a seconda dei casi, si procedeva al calcolo degli indici ponderando le varie performance in base all'ereditabilità ed alle parentele fra gli animali e, se era presente più di un record per animale, tenendo conto anche della ripetibilità; la metodica consentiva di ottenere dei valori, detti appunto indici genetici, le cui principali proprietà erano di avere una graduatoria con la massima corrispondenza alla graduatoria dei veri ed immisurabili valori genetici degli animali, di avere la massima variabilità possibile (anche se inferiore alla variabilità dei veri valori genetici) e di essere massimamente correlati al vero valore genetico. Nel caso si avessero a disposizione più caratteri, si poteva tenere conto anche delle correlazioni fra i caratteri stessi al fine di migliorare la stima dell'indice per ciascun carattere, oppure ricavare un unico indice del valore economico degli animali (con sostanziale miglioramento del progresso genetico rispetto alla selezione per più caratteri effettuata attraverso il metodo tandem oppure con il metodo dei livelli di scarto indipendenti). Punto debole degli indici genetici è proprio la necessità di preaggiustare le performance per tenere conto dei differenti fattori che le hanno influenzate; questo preaggiustamento può essere calcolato con precisione in base a dei modelli statistici, i quali però non tengono conto del fatto che i diversi patrimoni genetici non sono distribuiti indipendentemente dai fattori che si vuole correggere: ad esempio, se i tori migliori avessero più figlie negli allevamenti migliori (cosa molto

plausibile), la correzione per l'effetto dell'allevamento eliminerebbe anche parte delle differenze dovute alla componente genetica.

Il BLUP, la cui teoria ed applicazione sono state principalmente sviluppate da C. R. Henderson dalla metà degli anni '50 alla fine degli anni '80, non è altro che un perfezionamento del metodo degli indici genetici: nel BLUP non si ha un preaggiustamento delle performance ed una successiva elaborazione degli indici genetici, bensì una contemporanea valutazione degli effetti genetici e non genetici. Grazie al BLUP, si possono calcolare differenze fra gli effetti non genetici che sono "purificate" dagli effetti genetici e, viceversa, i valori genetici sono "purificati" dagli effetti non genetici: il BLUP consente quindi, rispetto agli indici genetici, di tenere conto della covarianza fra genotipo ed ambiente (generalmente i genotipi più produttivi sono allevati in ambienti migliori), ma continua a non correggere le stime dei valori genetici per l'interazione genotipo-ambiente (diverso valore del genotipo a seconda dell'ambiente) o per il trattamento preferenziale (come il miglior trattamento dei soggetti geneticamente migliori da parte dell'allevatore).

Nei tradizionali modelli statistici, (siano essi a *classificazione fattoriale*, *gerarchica* o *mista*, e comprendenti covariate o meno) i fattori sono considerati *fissi*, ovvero essi incidono sull'osservazione sempre nella stessa misura: tutta la variabilità fra osservazioni formate dall'incidenza degli stessi fattori e delle stesse variabili indipendenti è spiegata dall'errore.

Indicando con X la *matrice di incidenza* dei fattori e delle variabili indipendenti, con b le soluzioni cercate dei livelli dei fattori e delle variabili indipendenti e con y le osservazioni si può scrivere

$$X b = y$$

La matrice X è formata da 0 (quando il fattore non incide nell'osservazione), 1 (quando il fattore viceversa incide) o, nel caso siano presenti variabili continue (come nel caso di regressioni o covariate), dalle quantità delle variabili indipendenti. Premoltiplicando entrambi i termini dell'equazione matriciale per X' (cioè per la trasposta di X) si ha

$$X'X b = X'y$$

Le soluzioni cercate, che minimizzano la varianza dell'errore (da cui "metodo dei minimi quadrati"), si ricavano da

$$b = (X'X)^T X'y$$

Poiché la matrice X'X è singolare (ammette cioè più di una inversa), le soluzioni trovate non sono uniche, ma consentono comunque di calcolare le medie stimate (BLUE, Best Linear Unbiased Estimator) dei fattori che interessano.

Nel BLUP invece, insieme agli effetti fissi, si utilizzano degli effetti *random* (cioè *casuali*) ed il modello viene detto *misto*, perché formato da fattori fissi e fattori casuali (cioè effetti che manifestano una variabilità, come ad esempio, il valore genetico additivo, l'effetto ambientale permanente, l'effetto materno, etc.); attenzione dunque a non confondere un *modello a classificazione mista* con un *modello misto*: classificazione mista significa che nel modello sono presenti sia fattori fattoriali (*crossed*, cioè "incrociati") che fattori gerarchici (*nested*, cioè "annidati"), mentre nel modello misto sono presenti effetti fissi (*fixed*) ed effetti casuali (*random*).

Si è soliti distinguere, anche nella scrittura, fra gli effetti fissi b (la cui porzione della matrice di incidenza è indicata con X) e gli effetti casuali u (la cui porzione della matrice di incidenza è indicata con Z)

$$X b + Z u = y$$

$$\begin{bmatrix} x \\ b \end{bmatrix}$$

$$\begin{bmatrix} y \\ z \end{bmatrix} \begin{bmatrix} y \\ u \end{bmatrix}$$

$$(XZ)'XZ bu = (ZX)' y$$

Il sistema di equazioni matriciali che si ricava può essere schematizzato in

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} X'y \end{bmatrix} \\ & & \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \end{bmatrix} \\ Z'X & Z'Z \end{bmatrix} \begin{bmatrix} u \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} Z'y \end{bmatrix}$$

Per trasformare queste equazioni (del tutto sovrapponibili a quelle di un normale modello a fattori fissi) nelle equazioni del modello misto (MME, Mixed Model Equations) occorre addizionare alla sottomatrice Z'Z (cioè alla parte che riguarda gli effetti casuali) il rapporto fra la varianza dell'errore (σ^2) e l'inversa della matrice di varianza-covarianza fra gli effetti casuali. Questa trasformazione si può spiegare immaginando che, al sistema di equazioni normali, vengano dapprima aggiunte delle ulteriori equazioni: sono le equazioni che impongono alle soluzioni degli effetti casuali di rispettare determinati valori di varianze e covarianze; queste equazioni aggiunte possono però, con una tecnica di calcolo matriciale, essere "assorbite" nelle equazioni normali, le quali risultano pertanto modificate: le MME, sebbene preparate direttamente (sommando cioè alla sottomatrice Z'Z degli effetti casuali una matrice che contiene le informazioni relative a varianze e covarianze fra gli effetti casuali), sono il risultato dell'aggiunta al sistema di equazioni normali delle equazioni relative ai valori di varianze e covarianze e del loro successivo assorbimento. Nel modello misto, le soluzioni degli effetti fissi saranno uno degli infiniti set di soluzioni possibili, mentre quelle degli effetti casuali saranno uniche (e quindi non più soluzioni, ma stime): infatti sono le sole che rispettano i valori di varianze e covarianze introdotti nel sistema.

La differenza fra un indice genetico "tradizionale" ed un indice BLUP è nel considerare contemporaneamente effetti ambientali (fissi) ed effetti genetici (casuali): si può dimostrare che, nel caso non ci siano effetti fissi da correggere nel modello BLUP (e quindi l'indice genetico "tradizionale" sia ricavato senza necessità di preaggiustare le performance) il BLUP e l'indice genetico sono esattamente la stessa cosa (anche se la notazione matriciale del BLUP rende le cose molto più comprensibili della notazione algebrica con cui vengono generalmente spiegati gli indici genetici).

Senza addentrarsi in dimostrazioni, è intuitivo che la matrice di varianze e covarianze viene a collegare le osservazioni che hanno in comune "qualcosa di genetico"; ad esempio, nel caso della ricerca di un valore genetico additivo, sappiamo che tale matrice è pari a σ_A^2 A, dove σ_A^2 è la varianza genetica additiva ed A è la matrice delle relazioni genetiche additive fra gli animali: bisogna dunque addizionare alla sottomatrice Z'Z

$$\sigma_{\varepsilon}^{2}$$
---- = $(\sigma_{\varepsilon}^{2} / \sigma_{A}^{2}) A^{-1}$

$$\sigma_{A}^{2} A$$

In pratica, semplicisticamente parlando, nel modello misto le equazioni (cioè le osservazioni) degli animali parenti vengono "collegate" in base al fatto che animali parenti

hanno in comune parti del loro patrimonio genetico, e tenendo conto delle proporzioni della variabilità del carattere imputabili alla variabilità additiva ed a tutti gli altri fattori di variabilità non considerati nel modello (l'errore). Tranne modelli particolari (soprattutto il BLUP "Multiple traits") si assume che non ci sia covarianza fra gli errori: le MME sarebbero altrimenti più complicate di quelle illustrate. Per convincersi che il valore additivo è un fattore casuale basta riflettere sul fatto che, da genitore a figlio, passa sì il 50% del patrimonio genetico, ma in questo 50% di patrimonio genetico parentale è compresa una quota variabile di carattere additivo: mediamente, il genitore passa al figlio metà del suo valore additivo, ma la quota che effettivamente è passata ai diversi figli varia, in proporzione alla variabilità additiva del carattere.

Le regole per calcolare A, proposte da Emik e Terrill, sono semplici ed un computer può calcolare facilmente A per un gran numero di animali, ordinati cronologicamente: tuttavia l'inversione di una matrice, anche se simmetrica come è A, è operazione talmente lunga che l'applicazione del BLUP su larga scala è stata possibile solo dopo che, grazie a delle regole trovate nel 1976 da Henderson e Quaas, si è riusciti a calcolare direttamente l'inversa di A, cioè A⁻¹, senza prima calcolare A; si tratta di regole utilizzate anche per il calcolo della consanguineità: infatti, nel corso del calcolo di A⁻¹, viene anche calcolata la consanguineità di tutti gli animali.

Per calcolare direttamente A^{-1} è necessario, analogamente a quanto si fa per calcolare A, che gli animali siano ordinati cronologicamente e che di ogni animale siano noti i genitori: per quest'ultimo motivo compaiono nel BLUP delle equazioni di animali che, pur non avendo *performance*, è necessario includere perché genitori di animali a loro volta già inclusi; gli indici genetici di questi animali senza *performance* vengono forniti grazie alle parentele con gli animali con *performance*. L'ordinamento cronologico non è necessario se, a prezzo di una leggera imprecisione, si decide di trascurare la consanguineità; in questo caso, indicando con i la riga e la colonna di un animale e con p_i e m_i le righe e le colonne rispettivamente di suo padre e di sua madre (nel caso siano noti), le regole possono essere riassunte in:

per ogni animale aggiungere ad A⁻¹:

colonna

	C	oioiiia	
riga	i	$p_{_i}$	$m_{_i}$
i	d	-½d	-½d
$p_{_i}$	-½d	¹⁄4d	¹⁄4d
$m_{_i}$	-½d	¹⁄4d	1/4d

dove

d = 2 se l'animale *i* ha entrambi i genitori noti;

d = 4/3 se l'animale *i* ha un solo genitore noto;

d = 1 se i genitori di *i* sono ignoti.

Se si fosse tenuto conto della consanguineità i valori di d sarebbero stati superiori, e precisamente:

$$d = 1 / (1 - \frac{1}{4}a_{p^ip^i} - \frac{1}{4}a_{m^im^i})$$

In pratica, trascurando la consanguineità, per ogni animale incluso nel modello, sia esso stato incluso perché fornito di *performance* o semplicemente per completare le informazioni genealogiche, occorre aggiungere ad A⁻¹:

se entrambi i genitori sono noti:

	C	colonna	
riga	i	p_{i}	$m_{_i}$
i	2	-1	-1
p_{i}	-1	1/2	1/2
$m_{_{i}}$	-1	1/2	1/2

se un solo genitore è noto:

	colo	onna	oppure		colo	onna
riga	i	$p_{_i}$		riga	i	$m_{_i}$
i	4/3	-2/3		i	4/3	-2/3
$p_{_i}$	-2/3	1/3		$m_{_i}$	-2/3	1/3

se entrambi i genitori sono ignoti:

colonna

riga i
i 1

Pur senza addentrarsi nella dimostrazione delle regole per calcolare A⁻¹, è possibile intuire che cosa provoca la introduzione di A⁻¹ nel modello. Nel caso un animale abbia entrambi i genitori noti, le sue performance vengono collegate con quelle dei genitori stessi, senza introdurre altre informazioni nel modello (la riga e la colonna dell'animale i hanno somma 0); anche la riga e la colonna di ciascun genitore hanno somma uguale a 0: ciascun genitore, insieme all'altro, determina il patrimonio genetico del figlio; i valori 2 ed 1 possono essere compresi se si pensa che il valore genetico additivo del figlio diploide è formato da un patrimonio aploide paterno ed un patrimonio aploide materno, con i rispettivi valori additivi, mentre un patrimonio aploide del padre ed uno della madre non passano al figlio (da cui il segno -): analogamente, per comprendere il valore ½ nella riga e nella colonna di un genitore, si può considerare che metà del valore genetico additivo di un genitore si ritrova nel figlio. Nel caso un animale abbia un solo genitore noto, la sua equazione e quella del genitore vengono "collegate" in maniera simile, ma con coefficienti diversi, espressi in terzi a ragione del fatto che a concorrere nell'osservazione del figlio sono 3 patrimoni aploidi con i rispettivi valori additivi: quello aploide che il genitore ignoto ha passato al figlio e che si ritrova nel figlio stesso, quello che il figlio ha ricevuto dal genitore noto (e che si ritrova quindi sia nel figlio che nel genitore) ed infine quello che il genitore noto non ha trasmesso al figlio (e quindi ha il segno meno); anche nel caso in cui un solo genitore è noto, questi contribuisce con metà del suo valore genetico additivo al valore genetico additivo del figlio: ciò è quanto si ritrova, sempre espresso in terzi, nell'equazione del genitore. Nel caso in cui l'animale sia figlio di genitori ignoti, in A viene aggiunto semplicemente 1, cioè il valore genetico additivo dell'animale i. Poiché poi A viene moltiplicata per il rapporto fra la varianza

dell'errore e la varianza genetica additiva, le equazioni dei genitori e quelle dei figli vengono "allontanate" (i segni sono opposti) tanto più quanto meno importante è la componente genetica rispetto a quella non genetica, e viceversa.

Si capisce quindi perché le associazioni di razza che utilizzano il BLUP generalmente effettuano di routine il disconoscimento di paternità: al di là del problema frode (presente soprattutto negli equini) le errate attribuzioni provocano una diminuzione della correlazione fra le stime ed i valori genetici (un animale viene infatti "collegato" erroneamente ad altri), e quindi rallentano il progresso genetico.

Henderson ha dimostrato che il BLUP è in grado di fornire risultati corretti anche in presenza di selezione, purché nel modello siano inserite tutte le osservazioni in base alle quali è stata effettuata la selezione e le parentele risalgano fino ad una popolazione "basale", costituita da animali non selezionati, non parenti e non consanguinei.

Nel caso in cui si abbia modo di ritenere che i vari genitori ignoti non siano tutti appartenenti ad una medesima popolazione, ma facciano parte di diverse popolazioni che hanno raggiunto diversi livelli di selezione, (e quindi contengono quantità differenti di variabilità genetica additiva), è possibile introdurre nel modello dei *gruppi genetici*. I genitori ignoti vengono distinti in gruppi che geneticamente si suppone omogenei, ad esempio in base all'area di provenienza del loro figlio (animali di nazioni diverse appartengono a popolazioni differentemente selezionate), in base al periodo di tempo in cui il figlio stesso è nato (la selezione ha causato nel tempo riduzioni della variabilità genetica additiva), oppure in base al sesso (i padri sono in genere più selezionati delle madri). Nel 1988 Westell ha dimostrato delle semplici regole per tenere conto dell'effetto dei gruppi genetici, simili a quelle già illustrate; i valori di *d* sono sempre 2 nel caso in cui entrambi i genitori siano noti, oppure 4/3 o 1 nel caso in cui rispettivamente uno o entrambi i genitori siano ignoti: in questi ultimi due casi però, se si utilizzano i gruppi genetici, le frazioni di *d* che non potrebbero essere assegnate al genitore ignoto vengono assegnate alle righe ed alle colonne relative al gruppo genetico di cui il genitore ignoto fa parte.

Il rapporto fra le varianze, necessario per allestire le MME, è calcolabile in base ai valori di ereditabilità e di ripetibilità del carattere quantitativo. Attualmente i valori di ereditabilità non vengono più ricavati mediante esame della regressione genitore-figlio o della correlazione fra fratelli o fra mezzi fratelli, né quelli di ripetibilità mediante correlazione fra le produzioni di un soggetto. I valori di ereditabilità e ripetibilità vengono oggi ricavati mediante una stima diretta delle componenti della varianza, generalmente mediante REML (REstricted Maximum Likelyhood: "massima verosimiglianza ristretta"); in pratica, utilizzando una quantità di osservazioni relativamente ridotta, vengono allestite le MME utilizzando degli ipotetici rapporti fra le varianze: le MME vengono risolte e le componenti della varianza stimate; la stima delle componenti della varianza viene utilizzata per allestire nuovamente le stesse MME, le quali vengono di nuovo risolte e forniscono una nuova stima delle componenti della varianza: il processo viene continuato fino a quando le soluzioni delle MME non raggiungono il valore massimo di una funzione che rappresenta la probabilità del verificarsi delle osservazioni.

Per ottenere le soluzioni del BLUP teoricamente bisognerebbe invertire le MME; questa lunga operazione viene aggirata con una tecnica, che consiste nell'introdurre nel sistema di equazioni delle soluzioni iniziali e nel ricavare grazie a queste, per sostituzione, delle nuove soluzioni da introdurre nuovamente nel sistema: l'operazione viene continuata fino a quando le differenze fra soluzioni immesse nel sistema e soluzioni ricavate non scende sotto un livello accettabile. La mancata inversione delle MME non consente di calcolare l'errore standard della stima del valore genetico: al posto di questo parametro vengono calcolate da altre misure con esso correlate, ad esempio il "numero delle figlie effettive" o l'"attendibilità". Le soluzioni

delle MME sono BLUE per gli effetti fissi e BLUP per gli effetti genetici; le soluzioni BLUP, pur essendo uniche, *non rappresentano dei valori assoluti*: esse fanno riferimento alla *base genetica* della popolazione in cui sono state calcolate (cfr. l'effetto medio di un gene).

BLUP "Sire Model" e "S-MGS Model"

Il BLUP "Sire Model" è stato il primo modello di BLUP utilizzato (inizio anni '80) ed ha consentito grandi progressi nella stima del valore genetico additivo dei tori da latte. Le osservazioni erano costituite dalla stima della prima lattazione delle figlie: così facendo, si utilizzavano i primi dati disponibili (con conseguente riduzione dell'intervallo di generazione), dati non selezionati (la maggior parte delle figlie viene conservata per la prima lattazione) e ben correlati con le produzioni successive. Poiché la F.A. ha ridotto il numero di tori, la matrice delle relazioni additive da utilizzare nelle MME è relativamente piccola e può essere invertita; se si rinuncia alle parentele per vie femminili (che del resto sono poche, poiché ogni femmina ha un numero ridotto di figli), sono anche disponibili delle regole per allestire direttamente la matrice A⁻¹.

$$\begin{bmatrix} x'x & x'z \\ | & | & | & | \\ Z'x & Z'Z + \delta A^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b \\ u \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x'y \\ | & | \\ Z'y \end{bmatrix}$$

dove
$$\delta = (4-h^2)/h^2$$

Questo valore deriva dal fatto che le bovine figlie di uno stesso toro, essendo mezze sorelle, hanno un coefficiente di relazione pari a $\frac{1}{4}$: infatti le bovine, figlie dei tori di cui si vuol calcolare il valore additivo u, ricevono dal padre $\frac{1}{2}$ del valore additivo, per cui la varianza additiva fra i tori (σ_s^2) è $\frac{1}{4}$ della varianza genetica additiva (la varianza è una misura quadratica: dimezzando la variabile la varianza della variabile stessa si riduce a $\frac{1}{2}x \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$).

Sappiamo che l'ereditabilità (h²) "*in senso stretto*" (cioè senza considerare fenomeni di dominanza fra geni allo stesso <u>locus</u> o di interazione fra geni di <u>loci</u> diversi) è il rapporto fra la varianza genetica additiva σ_A^2 e la varianza totale σ_T^2 , ovvero

$$h^2 = \sigma_A^2 / \sigma_T^2$$

da cui

$$\sigma_A^2 = h^2 \sigma_T^2$$

e quindi, poiché la varianza fra tori è un ¼ della varianza genetica additiva

$$\sigma_{S}^{2} = \frac{1}{4} h^{2} \sigma_{T}^{2}$$

La varianza dell'errore (σ_{ϵ}^2) è quella parte della varianza totale non spiegata dalla varianza fra i tori (tutti gli altri effetti sono considerati fissi), per cui

$$\sigma_{_{\epsilon}}^{2} = \sigma_{_{T}}^{2} - \frac{1}{4} h^{2} \sigma_{_{T}}^{2}$$

e per ricavare δ

$$\delta = \sigma_{_{E}}^{2} \, / \, \sigma_{_{S}}^{2} = (\sigma_{_{T}}^{2} \, - \, {}^{1}\!\!/_{\!\!4} \, \, h^{2} \, \sigma_{_{T}}^{2}) \, / \, ({}^{1}\!\!/_{\!\!4} \, \, h^{2} \, \sigma_{_{T}}^{2}) = (1 \, - \, {}^{1}\!\!/_{\!\!4} \, h^{2}) \, / \, ({}^{1}\!\!/_{\!\!4} \, \, h^{2} \, \sigma_{_{T}}^{2}) = (1 \, - \, {}^{1}\!\!/_{\!\!4} \, h^{2}) \, / \, ({}^{1}\!\!/_{\!\!4} \, \, h^{2} \, \sigma_{_{T}}^{2}) = (1 \, - \, {}^{1}\!\!/_{\!\!4} \, h^{2}) \, / \, ({}^{1}\!\!/_{\!\!4} \, h^{2} \, \sigma_{_{T}}^{2}) = (1 \, - \, {}^{1}\!\!/_{\!\!4} \, h^{2}) \, / \, ({}^{1}\!\!/_{\!\!4} \, h^{2} \, \sigma_{_{T}}^{2}) \, / \, ({}^{1}\!\!/_{\!\!4} \, h^{2} \, \sigma_{_{T}}^{2}) = (1 \, - \, {}^{1}\!\!/_{\!\!4} \, h^{2}) \, / \, ({}^{1}\!\!/_{\!\!4} \, h^{2} \, \sigma_{_{T}}^{2}) \, / \, ({}^{1}\!\!/_{\!$$

Una delle principali imprecisioni del modello era quella di non tenere conto del fatto che i tori migliori sono oggetto di accoppiamento preferenziale: in altre parole, i tori migliori non vengono accoppiati a caso, bensì con femmine migliori, per cui il semplice sire model provoca una sovrastima dei soggetti geneticamente più validi (alle lattazioni delle figlie di tori migliori concorre il patrimonio genetico delle madri migliori). Per ovviare all'errore introdotto dall'accoppiamento preferenziale venne introdotto il Sire-Maternal Grand Sire Model (S-MGS): in questo modello, oltre ai tori padri delle bovine, sono considerati anche i nonni materni delle bovine (le madri migliori sono a loro volta figlie dei tori migliori), i quali concorrono per ¼ al patrimonio genetico che determina la produzione lattea. La matrice delle relazioni additive è solo leggermente più grande di quella del sire model, ed anche in questo caso può essere calcolata direttamente l'inversa con delle semplici regole dimostrate da Henderson, a patto che si rinunci alle poche parentele per via femminile. Più complicato risulta nel S-MGS Model il calcolo dei rapporti fra varianze, perché la variabilità fra i padri, che contribuiscono per ½ al patrimonio additivo delle figlie, rappresenta come già visto ½2=1/4 della variabilità genetica additiva, mentre la variabilità fra i nonni, che contribuiscono per 1/4 al patrimonio genetico delle nipoti, rappresenta (1/4)²=1/16 della variabilità genetica additiva: per di più, in alcuni casi, il padre della bovina può essere anche il nonno materno. Il S-MGS model è stato utilizzato fino alla fine degli anni '80.

BLUP "Animal Model"

Il progresso degli elaboratori elettronici ed il perfezionamento delle tecniche matematiche ha consentito, sul finire degli anni '80, l'introduzione del *BLUP-Animal Model* (AM-BLUP), sia con una sola performance per animale (cioè la sola prima lattazione: *single record*) che con più lattazioni per bovina (*multiple records*). Il BLUP-Animal Model risolve il problema dell'accoppiamento preferenziale.

Infatti i valori additivi u cercati sono quelli delle bovine che hanno esplicato le prime lattazioni y: la variabilità di u è la variabilità additiva delle bovine

$$\begin{aligned} h^2 &= \sigma_A^2 / \sigma_T^2 = \sigma_A^2 / (\sigma_A^2 + \sigma_\epsilon^2) \\ da cui \\ h^2 (\sigma_A^2 + \sigma_\epsilon^2) &= \sigma_A^2 \\ (\sigma_A^2 + \sigma_\epsilon^2) / \sigma_A^2 &= 1/h^2 \\ (\sigma_A^2 / \sigma_A^2) + (\sigma_\epsilon^2 / \sigma_A^2) &= 1/h^2 \\ \sigma_\epsilon^2 / \sigma_A^2 &= (1/h^2) - 1 &= (1-h^2)/h^2 = \delta \end{aligned}$$

Nel caso del BLUP "*Animal Model*" con effetto ambientale permanente (ovvero con più di una lattazione per bovina)

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'Z & \Big] \begin{bmatrix} b \\ & [X'y] \\ & & \Big] \end{bmatrix}$$

$$\begin{bmatrix} Z'X & Z'Z + \delta A^{-1} & Z'Z & \Big] \begin{bmatrix} u \\ & \Big] = \Big[Z'y \Big]$$

$$\begin{bmatrix} Z'X & Z'Z & Z'Z + \delta'I^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} p \\ & \Big[Z'y \Big]$$

dove p rappresenta l'effetto ambientale permanente, che è un effetto casuale, permanentemente presente (cioè inscindibile) nelle lattazioni di ogni bovina, effetto che non viene trasmesso geneticamente e che è proprio di ogni bovina (è praticamente impossibile fare un esempio pratico, perché qualsiasi effetto ambientale si possa immaginare, esso potrebbe essere separato dall'animale: forse rende più l'idea la definizione *effetto permanente di origine ambientale*). Poiché, oltre a non essere correlati con i valori genetici additivi, gli effetti ambientali permanenti p non sono correlati fra le diverse bovine, alla sottomatrice Z'Z (che è uguale a quella degli effetti additivi: in ogni lattazione c'è contemporaneamente l'effetto genetico additivo e l'effetto ambientale permanente) si aggiunge (σ^2/σ^2_{PE}) I; σ^2_{PE} rappresenta la varianza ambientale permanente; I rappresenta una matrice identità (cioè una matrice con tutti gli elementi della diagonale pari ad 1 e tutti quelli fuori della diagonale pari a 0: ciò proprio perché gli effetti ambientali permanenti non sono correlati): l'inversa di I è sempre I.

$$\delta = (1-r)/h^2$$
$$\delta' = (1-r)/(r-h^2)$$

dove r rappresenta la ripetibilità del carattere.

Infatti

$$\sigma_{T}^{2} = \sigma_{A}^{2} + \sigma_{PE}^{2} + \sigma_{\epsilon}^{2}$$

$$h^2 = \sigma_A^2 / \sigma_T^2$$

$$r = (\sigma_A^2 + \sigma_{PE}^2) / \sigma_T^2$$

per cui

$$r\text{-}h^2 = \sigma^2_{_{PE}} / \sigma^2_{_{T}}$$

$$\sigma^{2}_{_{PE}}=(\text{r-h}^{2})\;\sigma^{2}_{_{T}}$$

I rapporti cercati δ e δ ' sono rispettivamente pari a

$$h^2 = \sigma_{_A}^2 / \sigma_{_T}^2$$

$$\sigma_{T}^{2}/\sigma_{\Lambda}^{2}=1/h^{2}$$

$$(\sigma_{\Lambda}^{2}/\sigma_{\Lambda}^{2}) + (\sigma_{DE}^{2}/\sigma_{\Lambda}^{2}) + (\sigma_{\Lambda}^{2}/\sigma_{\Lambda}^{2}) = 1/h^{2}$$

$$\delta = \sigma_{_{E}}^{2}/\sigma_{_{A}}^{2} = 1/h^{2}-1-\sigma_{_{PE}}^{2}/\sigma_{_{A}}^{2} = (1-h^{2})/h^{2}-(r-h^{2})\sigma_{_{T}}^{2}/h^{2}\sigma_{_{T}}^{2} = (1-h^{2}-r+h^{2})/h^{2} = (1-r)/h^{2}$$

e

$$\begin{split} &\sigma_{_{PE}}^{2} / \sigma_{_{T}}^{2} = r - h^{2} \\ &(\sigma_{_{A}}^{2} + \sigma_{_{PE}}^{2} + \sigma_{_{E}}^{2}) / \sigma_{_{PE}}^{2} = 1/(r - h^{2}) \\ &(\sigma_{_{A}}^{2} / \sigma_{_{DE}}^{2}) + (\sigma_{_{DE}}^{2} / \sigma_{_{DE}}^{2}) + (\sigma_{_{A}}^{2} / \sigma_{_{DE}}^{2}) = 1/(r - h^{2}) \end{split}$$

$$\begin{split} (\sigma_{_{A}}^2/\sigma_{_{PE}}^2) + 1 + (\sigma_{_{\xi}}^2/\sigma_{_{PE}}^2) &= 1/(r\text{-}h^2) \\ \delta' &= (\sigma_{_{\xi}}^2/\sigma_{_{PE}}^2) = 1/(r\text{-}h^2)\text{-}1\text{-}\sigma_{_{A}}^2/\sigma_{_{PE}}^2 = (1\text{-}r\text{+}h^2)/(r\text{-}h^2)\text{-}h^2\sigma_{_{T}}^2/(r\text{-}h^2)\sigma_{_{T}}^2 = \\ &= (1\text{-}r\text{+}h^2\text{-}h^2)/(r\text{-}h^2) = (1\text{-}r)/(r\text{-}h^2) \end{split}$$

Una notevole riduzione della complessità dei calcoli richiesti dal BLUP-AM può essere ottenuta nel caso in cui si sia interessati a conoscere i valori genetici solo dei soggetti che hanno avuto figli (RAM: *Reduced Animal Model*, introdotto da Quaas e Pollak): in molti casi, infatti, i riproduttori costituiscono una piccola frazione della popolazione; se poi, eventualmente, si volessero conoscere anche gli indici genetici di animali che non sono genitori, sarà possibile ricavarli in base ai legami di parentela con individui indicizzati.

Oltre ai modelli illustrati, che sono quelli più utilizzati nella pratica, ne sono stati suggeriti molti altri.

Nel modello di dominanza e/o di interazione sono introdotte, accanto all'effetto additivo ed alla sua variabilità, gli effetti e relative variabilità di dominanza e/o di interazione: dal punto di vista pratico l'interesse per un simile modello è relativo; la sua applicazione su larga scala potrebbe essere adesso possibile grazie alla recente scoperta di regole sia per il calcolo diretto della matrice inversa delle relazioni di dominanza, sia per il calcolo diretto della matrice inversa delle relazioni di interazione.

Nel *modello di eredità citoplasmatica*, sempre oltre all'additività, si tiene conto di un effetto casuale citoplasmatico (spiegabile con l'eredità citoplasmatica del DNA mitocondriale) che ogni animale riceve dalla propria madre: si ha una matrice di relazioni citoplasmatiche che risale alle femmine fondatrici.

Nel *modello ad effetto materno* il carattere viene determinato, oltre che dal valore genetico del carattere nel soggetto che effettua la performance, anche da un altro valore genetico additivo, quello della madre: questo modello si presta all'analisi di caratteri produttivi che risentono delle capacità materne (ad esempio, il peso allo svezzamento di un animale dipende sia dal suo genotipo per l'accrescimento che dal genotipo della madre per quanto riguarda l'allattamento); fra l'effetto additivo e l'effetto materno può non esserci covarianza (i due valori additivi non sono cioè correlati) oppure può esserci covarianza (positiva oppure negativa, come nel caso di capacità di accrescimento del figlio e produzione lattea della madre).

Nel modello ad effetto fetale il carattere, misurato in una femmina, dipende non solo dal patrimonio genetico della femmina stessa, ma anche dal patrimonio genetico del feto (e quindi per metà ancora dal patrimonio genetico della femmina e per metà dal patrimonio genetico dell'animale con cui la femmina stessa è stata accoppiata): una evidente applicazione di un simile modello è la difficoltà al parto, che dipende sia dai diametri materni che dai diametri fetali.

Il *BLUP-Multiple traits* è un modello particolarmente complesso, nel quale vengono contemporaneamente cercati i valori genetici per più caratteri, dei quali si conosce la covarianza genetica e non genetica: in questo caso le stime ottenute sono più precise proprio perché nei calcoli si tiene conto di queste covarianze. Il BLUP-multiple traits potrebbe essere utilizzato per i parametri quali-quantitativi della lattazione (i quali attualmente sono tutti elaborati, ma ciascuno separatamente), oppure per parametri morfologici: la complessità dei calcoli e la difficoltà nell'ottenere stime accurate delle covarianze non rendono al momento questo modello applicabile nella pratica.

I parametri morfologici possono essere utilizzati per delle valutazioni genetiche, purché siano rilevati con una valutazione lineare. Per capire meglio questo concetto, si pensi che le metodiche BLUP possono essere applicate, oltre che alla produzione lattea, a tutte le altre produzioni espresse su di una scala lineare (peso, incremento ponderale, altezza, vincite, velocità) e con una distribuzione approssimativamente normale o comunque "normalizzabile" (ad esempio, la distribuzione delle vincite nei cavalli diviene sufficientemente normale se trasformata su scala logaritmica). Se, come molto spesso succede, la valutazione è invece un voto, la metodica non è applicabile: ad esempio, una mammella potrebbe avere un voto insufficiente perché con capezzoli troppo divergenti o troppo convergenti, oppure un appiombo essere insufficiente perché l'animale è mancino oppure cagnolo. Ecco quindi la necessità di misurare, o comunque esprimere su una scala lineare che va da un estremo biologico all'altro, il valore del fenotipo osservato: in altri termini, così come si misura l'altezza (e non si dà semplicemente un voto elevato all'altezza desiderata e voti inferiori ad animali troppo alti o troppo bassi), occorre misurare la divergenza fra i capezzoli, la rotazione dell'estremità degli arti, etc.. Se la misurazione è improponibile nella pratica, una sorta di misurazione si può effettuare indicando la posizione dell'animale su di una scala lineare che va, per i capezzoli, dal divergente al convergente o, per gli appiombi, dal mancino al cagnolo. Se dall'accoppiamento fra un animale pesante ed uno leggero ci si aspetta per i nostri modelli teorici la nascita di un animali intermedi, non è un paradosso attendersi dall'accoppiamento di un animale mancino con uno cagnolo la nascita di un animale con appiombi corretti! A parte ciò, la valutazione morfologica lineare consente uno studio delle correlazioni fra i caratteri, elimina parte della soggettività del giudizio e consente, nel caso si decida di mutare l'obiettivo della selezione, di non rinunciare ai dati già raccolti. La valutazione morfologica lineare è da alcuni anni applicata nelle bovine da latte e si sta estendendo alle razze da carne ed ai cavalli (TPR, Avelignese, Maremmano e Sella Italiano in genere).

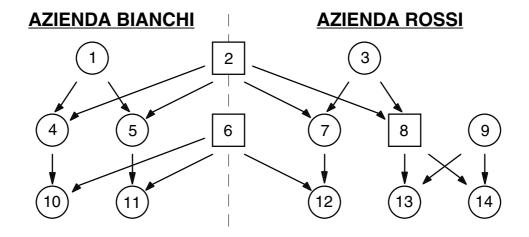
ESEMPI DI PROGRAMMI

Anche se il linguaggio correntemente utilizzato da chi lavora in genetica quantitativa è il FORTRAN, si ritiene opportuno riportare alcuni esempi di programmi in linguaggio BASIC (sicuramente molto più diffuso): i programmi stessi non hanno lo scopo di servire da modello, ma vogliono semplicemente aiutare nella comprensione di alcuni procedimenti.

```
' CALCOLO DELLA MATRICE DELLE RELAZIONI ADDITIVE
' SECONDO EMIK E TERRILL
CLS
CLEAR
INPUT "Numero di animali? ", n%
DIM padre%(n%), madre%(n%), a(n%, n%) ' a è la matrice A
FOR i% = 1 TO n% ' richiesta dei dati di pedigree (0 = ignoto)
   PRINT i%;
   INPUT padre%(i%), madre%(i%)
' riga e colonna 0 contengono 0
FOR i\% = 1 TO n\%
   FOR j% = i% TO n% ' è una matrice simmetrica
    IF i% = j% THEN ' è l'elemento in diagonale
        a(i\%, j\%) = 1 + a(padre\%(i\%), madre\%(i\%)) / 2
    ELSE ' fuori della diagonale
        a(i\%, j\%) = (a(i\%, padre\%(j\%)) + a(i\%, madre\%(j\%))) / 2
        a(j\%, i\%) = a(i\%, j\%) ' simmetrica
    END IF
   NEXT j%
NEXT i%
FOR i% = 1 TO n% ' stampa a video dei risultati
        FOR j\% = 1 TO n\%
                PRINT a(i%, j%);
        NEXT j%
        PRINT
NEXT i%
```

```
' CALCOLO DELL'INVERSA DI A SECONDO HENDERSON & QUAAS
' TRASCURANDO LA CONSANGUINEITA'
CLS
CLEAR
INPUT "Numero di animali? ", n%
DIM padre%(n%), madre%(n%), a(n%, n%) ' N.B.: a è A**(-1)
FOR i\% = 1 TO n\%
        PRINT i%;
        INPUT padre%(i%), madre%(i%)
NEXT i%
FOR i\% = 1 TO n\%
' impostare d in base al numero di genitori noti
  d = 1
  IF ((padre%(i%) <> 0) OR (madre%(i%) <> 0)) THEN d = 4 / 3
  IF ((padre%(i%) <> 0) AND (madre%(i%) <> 0)) THEN d = 2
' sommare adesso le opportune frazioni di d in A**(-1)
 per semplicità anche in riga e colonna 0
  a(i\%, i\%) = a(i\%, i\%) + d
  a(i\%, padre\%(i\%)) = a(i\%, padre\%(i\%)) - d / 2
  a(padre\%(i\%), i\%) = a(padre\%(i\%), i\%) - d / 2
  a(i%, madre%(i%)) = a(i%, madre%(i%)) - d / 2
a(madre%(i%), i%) = a(madre%(i%), i%) - d / 2
  a(padre%(i%), padre%(i%)) = a(padre%(i%), padre%(i%)) + d / 4
  a(padre%(i%), madre%(i%)) = a(padre%(i%), madre%(i%)) + d / 4
  a(madre%(i%), madre%(i%)) = a(madre%(i%), madre%(i%)) + d / 4
  a(madre%(i%), padre%(i%)) = a(madre%(i%), padre%(i%)) + d / 4
NEXT i%
FOR i% = 1 TO n% ' stampa a video dei risultati
        FOR j\% = 1 TO n\%
                 PRINT a(i%, j%);
        NEXT j%
        PRINT
NEXT i%
```

```
' RISOLUZIONE DI UN SISTEMA DI EQUAZIONI MEDIANTE ITERAZIONE
CLS
CLEAR
INPUT "Numero di equazioni? ", n%
DIM XPX (n%, n%), b(n%), XPy (n%)
PRINT
' richiesta dei dati
FOR i\% = 1 TO n\%
        FOR j\% = i\% TO n\%
                PRINT "elemento"; i%; ","; j%; "= ";
                INPUT "", XPX(i%, j%)
                XPX(j%, i%) = XPX(i%, j%) ' simmetrica
        NEXT j%
        PRINT
        PRINT "XPy dell'equazione"; i%; "= ";
        INPUT "", XPy(i%)
        PRINT
NEXT i%
' le soluzioni iniziali sono 0
inizio:
FOR i% = 1 TO n%
' calcolo della sommatoria dei contributi fuori della diagonale
   somma = 0
   FOR j\% = 1 TO n%
           IF i\% \ll j\% THEN somma = somma + XPX(i\%, j\%) * b(j\%)
   b(i\%) = (XPy(i\%) - somma) / XPX(i\%, i\%) ' la nuova soluzione
NEXT i%
FOR i% = 1 TO n% ' stampa delle soluzioni attuali
        PRINT b(i%),
NEXT i%
PRINT
INPUT "O.K.? ", ok$ ' condizione per interrompere le iterazioni
PRINT
IF ok$><"S" THEN GOTO inizio:</pre>
```



PEI	IGREE			PROD	UZIONI	
ANIMALE	PADRE	MADRE	ALLEVAMENTO	I LATTAZIONE	II LATTAZIONE	III LATTAZIONE
1	-	-	-	-	-	-
2	-	-	-	-	-	-
3	-	-	ROSSI	60	63	64
4	2	1	BIANCHI	62	62	-
5	2	1	BIANCHI	68	66	-
6	-	-	-	-	-	-
7	2	3	ROSSI	58	62	-
8	2	3	-	-	-	-
9	-	-	ROSSI	70	71	67
10	6	4	BIANCHI	70	-	-
11	6	5	BIANCHI	65	-	-
12	6	7	ROSSI	66	-	-
13	8	9	ROSSI	66	-	-
14	8	9	ROSSI	65	-	-

	1.000	0.000	0.000	.500	.500	0.000	0.000	0.000	0.000	.250	.250	0.000	0.000	0.000	
A -	0.000	1.000	0.000	.500	.500	0.000	.500	.500	0.000	.250	.250	.250	.250	.250	
	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	.500	.500	0.000	0.000	0.000	.250	.250	.250	
	.500	.500	0.000	1.000	.500	0.000	.250	.250	0.000	.500	.250	.125	.125	.125	
	.500	.500	0.000	.500	1.000	0.000	.250	.250	0.000	.250	.500	.125	.125	.125	
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	.500	.500	.500	0.000	0.000	
A =	0.000	.500	.500	.250	.250	0.000	1.000	.500	0.000	.125	.125	.500	.250	.250	
	0.000	.500	.500	.250	.250	0.000	.500	1.000	0.000	.125	.125	.250	.500	.500	
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	.500	.500	
	.250	.250	0.000	.500	.250	.500	.125	.125	0.000	1.000	.375	.3 13	.063	.063	
	.250	.250	0.000	.250	.500	.500	.125	.125	0.000	.375	1.000	.3 13	.063	.063	
	0.000	.250	.250	.125	.125	.500	.500	.250	0.000	.3 13	.3 13	1.000	.125	.125	
	0.000	.250	.250	.125	.125	0.000	.250	.500	.500	.063	.063	.125	1.000	.500	
	0.000	.250	.250	.125	.125	0.000	.250	.500	.500	.063	.063	.125	.500	1.000	

SIRE MODEL

$$Xb + Zu = y$$

Il sistema di equazioni normali

X'X	X'Z		b		X'y	
Z'X	Z'Z	х	u	=	Z'y	

$$\mathbf{A} = \begin{vmatrix} 1 & 0 & 0.5 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0.5 & 0 & 1 \end{vmatrix}$$

$$\mathbf{A}^{\bullet}(-1) = \begin{vmatrix} 1.333 & 0.000 & -.667 \\ 0.000 & 1.000 & 0.000 \\ -.667 & 0.000 & 1.333 \end{vmatrix}$$

$$\mathbf{h}^{2} = \begin{vmatrix} 0.25 \\ \mathbf{Se/Ss} = \end{vmatrix}$$

$$\mathbf{x} \mathbf{Se} \mathbf{/Ss} = \begin{vmatrix} 20 & 0 & -10 \\ 0 & 15 & 0 \\ -10 & 0 & 20 \end{vmatrix}$$

Le equazioni del modello misto (MME)

X'X	X'Z		b		X'y	
ZX	ZZ+[Se/(SsA)]	х	u	=	Z'y	

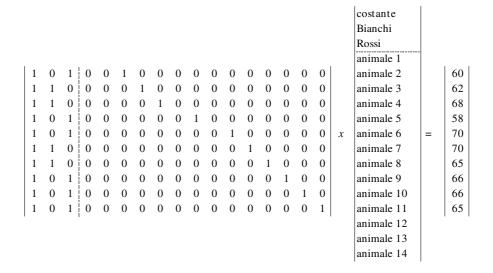
8	4	4	3	3	2		COSTANTE		520
4	4	0	2	2	0		BIANCHI		265
4	0	4	1	1	2		ROSSI		255
 3	2	1	23	0	-10	x	TORO 2	=	188
3	2		0	18	0		TORO 6		201
2	0	2	-10	0	22		TORO 8		131

SOLUZIONI ESTIME

COSTANTE		0.000
BIANCHI		66.308
ROSSI		63.785
TORO 2	=	371
TORO 6		.256
TORO 8		013

(Individual) ANIMAL MODEL

Xb + Zu = y



Il sistema di equazioni normali

X'X	X'Z		b		X'y	
Z'X	Z'Z	x	u	=	Z'y	

10)	4	6	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1		costante		650	
4	ļ	4	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0		Bianchi		265	
(-	0	6	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1		Rossi		385	
(0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		animale 1		0	
()	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		animale 2		0	
1		0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		animale 3		60	
1		1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		animale 4		62	
1		1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		animale 5		68	
()	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	animale 6	=	0	
1		0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0		animale 7		58	
()	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		animale 8		0	
1		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0		animale 9		70	
1		1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0		animale 10		70	
1		1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0		animale 11		65	
1		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0		animale 12		66	
1		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0		animale 13		66	
1	l	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1		animale 14		65	

	2.000	1.000	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	1.000	3.000	1.000	-1.000	-1.000	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	0.000	1.000	2.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	-1.000	-1.000	0.000	2.500	0.000	.500	0.000	0.000	0.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	-1.000	-1.000	0.000	0.000	2.500	.500	0.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	0.000	0.000	0.000
	0.000	0.000	0.000	.500	.500	2.500	.500	0.000	0.000	-1.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000
$\mathbf{A}^{\wedge}(-1) =$	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	.500	2.500	0.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	0.000	0.000
	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	3.000	1.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	-1.000
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	2.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	-1.000
	0.000	0.000	0.000	-1.000	0.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	2.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	0.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	2.000	0.000	0.000	0.000
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	2.000	0.000	0.000
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	2.000	0.000
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	2.000

 $h^2 = 0.25$

Se/Sa = 3

0.00 0.00 3.00 9.00 0.00 0.00 0.00 3.00 -3.00 -3.00 0.00 -3.00 -3.00 0.00 0.00 0.00 0.00 3.00 6.00 0.00 0.00 0.00 -3.00 -3.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 -3.00 -3.00 0.00 7.50 0.00 1.50 0.00 0.00 0.00 -3.00 0.00 0.00 0.00 0.00 -3.00 0.00 0.00 7.50 0.00 0.00 0.00 0.00 -3.00 1.50 0.00 0.00 0.00 -3.00 0.00 0.00 1.50 -3.00 0.00 0.00 0.00 1.50 7.50 1.50 0.00 0.00 -3.00 -3.00 $A^{(-1)} \times Se/Sa =$ 0.00 -3.00 -3.00 0.00 0.00 1.50 7.50 0.00 0.00 0.00 0.00 -3.00 0.00 0.00 0.00 -3.00 -3.00 0.00 0.00 0.00 0.00 9.00 3.00 0.00 0.00 0.00 -3.00 -3.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 3.00 6.00 0.00 0.00 -3.00 -3.00 0.00 0.00 0.00 -3.00 0.00 -3.00 0.00 0.00 6.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 -3.00 -3.00 0.00 0.00 0.00 6.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 6.00 0.00 0.00 0.00 0.00 -3.00 -3.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 -3.00 -3.00 0.00 0.00 0.00 6.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 -3.00 -3.00 0.00 0.00 0.00 0.00 6.00

Le equazioni del modello misto (MME)

X'X	X'Z		b		X'y	
ZX	ZZ+[Se/(SaA)]	х	u	=	Z'y	

1	0	4	6	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	costante		650	
	4	4	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	Bianchi		265	
	6	0	6	 0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	Rossi		385	Ţ
	0	0	0	6	3	0	-3	-3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	animale 1		0	
	0	0	0	3	9	3	-3	-3	0	-3	-3	0	0	0	0	0	0	animale 2		0	
	1	0	1	0	3	7	0	0	0	-3	-3	0	0	0	0	0	0	animale 3		60	
	1	1	0	3	-3	0	8.5	0	1.5	0	0	0	-3	0	0	0	0	animale 4		62	
	1	1	0	3	-3	0	0	8.5	L5	0	0	0	0	-3	0	0	0	animale 5		68	
	0	0	0	0	0	0	1.5	1.5	7.5	1.5	0	0	-3	_3	-3	0	0 x	animale 6	=	0	
	1	0	1	0	-3	-3	0	0	1.5	8.5	0	0	0	0	-3	0	0	animale 7		58	
	0	0	0	0	-3	-3	0	0	0	0	9	3	0	0	0	-3	-3	animale 8		0	
	1	0	1	0	0	0	0	0	0	- 0	3	7	0	0	0	-3	.3	animale 9		70	
	1	1	0	0	0	0	-3	0	-3	0	0	0	7	0	0	0	0	animale 10		70	
	1	1	0	0	0	0	0	-3	-3	0	0	0	0	7	0	0	0	animale 11		65	
	1	0	1	0	0	0	0	0	-3	-3	0	0	0	0	7	0	0	animale 12		66	
	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-3	-3	0	0	0	7	0	animale 13		66	
	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-3	-3	0	0	0	0	7	animale 14		65	

SOLUZIONI ESTIME

costante		0.00000
Bianchi		66.37312
Rossi		64.28995
animale 1		15039
animale 2		64072
animale 3		-1.44023
animale 4		73808
animale 5		20343
animale 6	=	.61901
animale 7		-1.65402
animale 8		91726
animale 9		1.61234
animale 10		.46710
animale 11		01805
animale 12		19928
animale 13		.54218
animale 14		.39933

MULTIPLE RECORDS ANIMAL MODEL

Xb + Zu + Zp = y

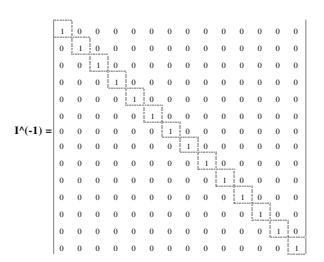
																															1 1			
																															costante			
																															B ianchi			
																															Rossi			
																															add.1			
																															add.2			
																															add.3			
		_														_															add.4			
1	0	1 0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add.5		60	
1	0	1 0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add.6		63	
1	0	1 0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add.7		64	
1	1	0 0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add.8		62	
1	1	0 0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add.9		62	
1	1	0 0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add.10		68	
1	1	0 0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add.11		66	
1	0	1 0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	x	add.12	=	58	
1	0	1 0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0		add.13		62	
1	0	1 0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0		add.14		70	
1	0	1 0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0		pe.1		71	
1	0	1 0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0		pe.2		67	
1	1	0 0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0		pe.3		70	
1	1	0 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0		pe.4		65	
1	0	1 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0		p.e.5		66	
1	0	1 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0		p.e.6		66	
1	0	1 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1		pe.7		65	
		-														-															pe.8			
																															pe.9			
																															pe.10			
																															pe.11			
																															pe.12			
																															pe.13			
																															pe.14			

Il sistema di equazioni normali

X'X	X'Z	X'Z		b		X'y
Z'X	Z'Z	Z'Z	x	u	=	Z'y
Z'X	Z'Z	Z'Z		р		Z'y

1	7	6	11	0	0	3	2	2	0	2	0	3	1	1	1	1	1	0	0	3	2	2	0	2	0	3	1	1	1	1	1		costante		1105	
6	5	6	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0		Bianchi		393	
1		0	11		0	3	0	0	0	2	0	3	0	0	1	1	1			3	0	0	0	2	0	3	0	0	1	1	1		Rossi		712	
(0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add. 1		0	Ì
()	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add. 2		0	
3	3	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add.3		187	
2	2	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add.4		124	
2	2	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add.5		134	
()	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add.6		0	
2	2	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0		add.7		120	
()	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add. 8		0	
3	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0		add. 9		208	
	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0		ad d. 10		70	
	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0		ad d. 11		65	
	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	х	add. 12	=	66	
	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0		add. 13		66	
	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1		ad d. 14		65	J
()	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		p.e. 1		0	
()	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		p.e. 2		0	
3	3	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		p.e. 3		187	
2		2		0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		p.e. 4		124	
2		2		0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0		p.e. 5		134	
()	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		p.e. 6		0	
2	2	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0		p.e. 7		120	
(0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		p.e. 8		0	
3	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0		p.e. 9		208	
	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0		p.e. 10		70	
	1	1	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0		p.e. 11		65	
	1	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0		p.e. 12		66	
	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	- 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0		p.e. 13		66	
	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1		p.e. 14		65	

	2.000	1.000	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	2.000	1.000	0.000	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	1.000	3.000	1.000	-1.000	-1.000	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	0.000	1.000	2.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	-1.000	-1.000	0.000	2.500	0.000	.500	0.000	0.000	0.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	-1.000	-1.000	0.000	0.000	2.500	.500	0.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	0.000	0.000	0.000
	0.000	0.000	0.000	.500	.500	2.500	.500	0.000	0.000	-1.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000
A^(-1) =	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	.500	2.500	0.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	0.000	0.000
	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	3.000	1.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	-1.000
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	2.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	-1.000
	0.000	0.000	0.000	-1.000	0.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	2.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	0.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	2.000	0.000	0.000	0.000
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	2.000	0.000	0.000
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	2.000	0.000
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-1.000	-1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	2.000



$$\mathbf{h}^2 = 0.25$$

$$\mathbf{r} = 0.4$$

Se/Sa = 2,4 Se/Spe = 4

	4.8	2.4	0	-2.4	-2.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2.4	7.2	2.4	-2.4	-2.4	0	-2.4	-2.4	0	0	0	0	0	0
	0	2.4	4.8	0	0	0	-2.4	-2.4	0	0	0	0	0	0
	-2.4	-2.4	0	6	0	1.2	0	0	0	-2.4	0	0	0	0
	-2.4	-2.4	0	0	6	1.2	0	0	0	0	-2.4	0	0	0
	0	0	0	1.2	1.2	6	1.2	0	0	-2.4	-2.4	-2.4	0	0
$A^{(-1)} \times Se/Sa =$	0	-2.4	-2.4	0	0	1.2	6	0	0	0	0	-2.4	0	0
	0	-2.4	-2.4	0	0	0	0	7.2	2.4	0	0	0	-2.4	-2.4
	0	0	0	0	0	0	0	2.4	4.8	0	0	0	-2.4	-2.4
	0	0	0	-2.4	0	-2.4	0	0	0	4.8	0	0	0	0
	0	0	0	0	-2.4	-2.4	0	0	0	0	4.8	0	0	0
	0	0	0	0	0	-2.4	-2.4	0	0	0	0	4.8	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	-2.4	-2.4	0	0	0	4.8	0
	0	0	0	0	0	0	0	-2.4	-2.4	0	0	0	0	4.8

	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				U	U	U	U	U	U	U	U	U	U	0
	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	4		0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
$I^{(-1)} \times Se/Spe =$	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0		4		0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4 0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4

Le equazioni del modello misto (MME) $\,$

X'X	X'Z	X'Z		b		X'y
ZX	ZZ+[Se/(Sa A)]	ZZ	x	u	=	Z'y
ZX	ZZ	ZZ+[Se/(Spe I)]		р		Z'y

1	7	6	11	() (0	3	2	2	0	2	0	3	1	1	1	1	1	0	0	3	2	2	0	2	0	3	1	1	1	1	1		costante		1105	
-	5	6	0	() (0	0	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0		Bianchi		393	
1	1 0	0	11 0	4.8) (; 2.,	0 4	3 0	0 -2	0 • 2	0 0	2	0	3 0	0 0	0	1 0	1 0			0 """"							3		0			1 0		Rossi add. 1		712 0	
		0	0	2.4		2 2	.4	-2	-2	0	-2	-2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add. 2		0	
	3	0	3	£) 2.	4	7.8	0	0	0	~2	-2	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add.3		187	
	2	2	0			2	0	8	0	1.2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add.4		124	
	2	2	0			2	0	0	8	1.2	0	0	0	0	-2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add.5		134	
- 1	0	0	0	() (0	0	1.2	1.2	6	1.2	0	0	-2	-2	-2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add.6		0	
1	2	0	2	(ı .	2	. 2	O	0	1.2	S	0	0	0	Ø	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0		add.7		120	
- 1	0	0	0	()	2	.2	0	0	0	0	7.2	2.4	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		add.8		0	
	3	0	3	() (0	0	0	0	0	0	2.4	7.8	0	0	0	-2	-2	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0		add.9		208	
	1	1	0	(i (0	O	<u>. 2</u>	0	2	0	0	0	5.8	Ø	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0		add. 10		70	
	1	1	0	. () (0	0	0	-2	-2	0	0	0	0	5.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0		add. 11		65	
	1	0	1	ſ) (0	0	0	0	-2	~2	0	0	0	0	5.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	х	add. 12	=	66	
	1	0	1	C	1	0	0	0	0	0	0	-2	-2	0	0	0	5.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0		add. 13		66	
	1	0	1	t	1 (0	0	0	0	0	0	-2	-2	0	0	0	0	5.8	0	0	0	0			0	0	0	0	0	0	0	1		add. 14		65	
- [7)	0	0	() (0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		p.e. 1		0	Ï
- 1)	0	0	() (0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		p.e. 2		0	
	3	0	3	() (0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		p.e. 3		187	
	2	2	0	() (0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	()	()	6	()	()	()	()	()	()	()	()	()	()		p.e. 4		124	
- 1	2	2	0	() (0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0		p.e. 5		134	
- 1)	0	0	() (0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0		p.e. 6		0	
	2	0	2	() (0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0		p.e. 7		120	
- 1)	0	0	() (0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0		p.e. 8		0	
	3	0	3	() (0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0		p.e. 9		208	
	1	1	0	() (0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0		p.e. 10		70	
	1	1	0	() (0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0		p.e. 11		65	
	1	0	1	8 ') (0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0		p.e. 12		66	
	1	0	1	8 1) (0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0		p.e. 13		66	
	1	0	1	() (0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5		p.e. 14		65	

SOLUZIONI ESTIME

costante		0.00000
Bianchi		65.95688
Rossi		64.88857
add. 1		21930
add. 2		89621
add. 3		-1.45954
add. 4		-1.06015
add. 5		27465
add. 6		.68346
add. 7		-1.88873
add. 8		-1.14393
add. 9		1.89159
add. 10		.41615
add. 11		.03851
add. 12	=	35777
add. 13		.47920
add. 14		.33634
p.e. 1		0.00000
p.e. 2		0.00000
p.e. 3		46958
p.e. 4		96558
p.e. 5		.43926
p.e. 6		0.00000
p.e. 7		99994
p.e. 8		0.00000
p.e. 9		1.09422
p.e. 10		.72539
p.e. 11		19908
p.e. 12		.29384
p.e. 13		.12645
p.e. 14		04498

Calcolo dell'ereditabilità della produzione di latte in prima lattazione mediante regressione delle figlie sulle madri (risposta alla selezione).

n. bovina	n. madre	prod. bovina	prod. madre
7	3	58	60
10	4	70	62
11	5	65	68
12	7	66	58
13	9	66	70
14	9	65	70

$$X b = y$$

$$X'X b = X'y$$

$$b = (X'X)^{(-1)} X'y$$

ereditabilità = pendenza / (parentela madre-figlia)

$$h^2 = 0.12736 / 0.5 = 0.25472$$

Calcolo dell'ereditabilità della produzione di latte in prima lattazione mediante correlazione intraclasse fra mezze sorelle paterne.

bovina	padre	q latte
4	2	62
5	2	68
7	2	58
10	6	70
11	6	65
12	6	66
13	8	66
14	8	65

$$X b = y$$

$$X'X b = X'y$$

$b = (X'X)^{\wedge}(-) X'y$

Calcolo delle componenti della varianza

varianza dell'errore = (y'y - b'X'y) / (n - rango(X'X))

$$SS_tori = var_errore + [(n - 3^2/n - 3^2/n - 2^2/n) / (ntori-1)] * var_tori$$

$$(n - 3^2/n - 3^2/n - 2^2/n) / (ntori-1) = 2.625$$

2.625 è la media ponderata delle figlie per toro

correlazione intraclasse = var_tori / (var_tori + var_errore) = 0.038

ereditabilità = correlazione intraclasse / parentela fra figlie = 0.038 / 0.25 = 0.155

Calcolo dell'ereditabilità della produzione di latte in prima lattazione mediante REML - Sire Model BLUP.

bovina	padre	q latte
4	2	62
5	2	68
7	2	58
10	6	70
11	6	65
12	6	66
13	8	66
14	8	65

$$Xb + Zu = y$$

1	1	0	1	0	0		62
1	1	0	1	0	0	COSTANTE	68
1	0	1	1	0	0	BIANCHI	58
1	1	0	0	1	0	x ROSSI =	70
1	1	0	0	1	0	TORO 2	65
1	0	1	0	1	0	TORO 6	66
1	0	1	0	0	1	TORO 8	66
1	0	1	0	0	1		65

Il sistema di equazioni normali

X'X	X'Z		b		X'y	
Z'X	Z'Z	х	u	=	Z'y	

$$\mathbf{A} = \begin{vmatrix} 1 & 0 & 0.5 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0.5 & 0 & 1 \end{vmatrix}$$

$$\mathbf{A}^{\wedge}(-1) = \begin{vmatrix} 1.333 & 0.000 & -.667 \\ 0.000 & 1.000 & 0.000 \\ -.667 & 0.000 & 1.333 \end{vmatrix}$$

$$\mathbf{Se/Ss} = 15$$

$$\mathbf{A^{(-1)} \times Se/Ss} = \begin{vmatrix} 20 & 0 & -10 \\ 0 & 15 & 0 \\ -10 & 0 & 20 \end{vmatrix}$$

Le equazioni del modello misto (MME)

X'X	X'Z		b		X'y
ZX	ZZ+[Se/(SsA)]	х	u	=	Z'y

8	4	4	3	3	2		COSTANTE		520
4	4	0	2	2	0		BIANCHI		265
4	0	4	1	1	2		ROSSI		255
3	2	1	23	0	-10	X	TORO 2	=	188
3	2	1	0	18	0		TORO 6		201
2	0	2	-10	0	22		TORO 8		131

COSTANTE		0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000		520		0.0000
BIANCHI		0.0000	.2831	.0252	0333	0329	0174		265		66.3076
ROSSI		0.0000	.0252	.2827	0320	0185	0402		255		63.7851
TORO 2	=	0.0000	0333	0320	.0611	.0055	.0307	x	188	=	3707
TORO 6		0.0000	0329	0185	.0055	.0602	.0042		201		.2555
TORO 8		0.0000	0174	0402	.0307	.0042	.0631		131		0126

 $var_errore = (y'y - b'X'y) / (n - rango_matriceeffettifissi)$

$$y'y = 33894$$

$$n = 8$$

 $rango_matriceeffettifissi = 2$

$$var_errore = (33894 - 33816.728) / (8-2) = 12.789$$

var_tori = ((u'u) + var_errore*traccia(inversa_partetori)) / numero_tori

$$u'u = 0.203$$

traccia(inversa_tori) = 0.184

 $var_tori = 0.859$

var_errore / var_tori = 14.989

Il valore trovato del rapporto fra varianza dell'errore e varianza dei tori viene utilizzato per la preparare le MME della successiva iterazione.

8	4	4		3	3	2	2	CO	ST A	NTE			520	
4	4	0		2 2		(0		ANC	HI			265	
4	0	4	1		1		2 R		SSI				255	
3	2	1	22.984	18 O.	0000	-9.9924	X X	TC	RO :	2	=		188	
3	2	1	0.000	0 17.	9886	0.0000		TO	RO	6			201	
2	0	2	-9.992	24 0.	0000	21.9848		TC	RO	8			131	
		-												
COSTA	NTE		0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000		520		0.	.0000	
BIANC	НІ		0.0000	.2831	.0253	0333	0329	0174		265		66	.3076	
ROSSI			0.0000	.0253	.2828	0320	0185	0403		255		63	.7851	
TORO 2		=	0.0000	0333	0320	.0611	.0055	.0307	x	188	=	-	.3709	
TORO 6			0.0000	0329	0185	.0055	.0603	.0042		201			.2557	
TORO 8			0.0000	0174	0403	.0307	.0042	.0631		131		-	.0126	

Le MME vengono nella successiva iterazione preparate utilizzando il nuovo valore del rapporto fra le varianze, ed il processo continua fino a quando due successive iterazioni non forniscono lo stesso risultato: si dice allora che si è raggiunta la convergenza; con le stime delle varianze ottenute quando il sistema è giunto a convergenza si calcola il valore di ereditabilità [h² = 4*var_tori / (var_tori + var_errore)]: nell'esempio illustrato la convergenza viene raggiunta dopo alcune centinaia di iterazioni e fornisce una stima di h²=0.27. A tale valore di ereditabilità si sarebbe giunti, ovviamente con un numero diverso di iterazioni, anche partendo da ipotesi iniziali diverse da h²=0.25.

INDICE DI SELEZIONE (basato sulla prima lattazione)

	3	4	5	7	9	10	11	12	13	14
	1.000 0.000 0.000 .500	0.000 1.000 .500 .250	0.000 .500 1.000 .250	.500 .250 .250 1.000	0.000 0.000 0.000 0.000	0.000 .500 .250 .125	0.000 .250 .500 .125	.250 .125 .125 .500	.250 .125 .125 .250	.250 .125 .125 .250
A =	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	.500	.500
	0.000 0.000	.500 .250	.250 .500	.125 .125	0.000 0.000	1.000	.375 1.000	.313 .313	.063 .063	.063
	.250	.125	.125	.500	0.000	.313	.313	1.000	.125	.125
	.250	.125	.125	.250	.500	.063	.063	.125	1.000	.500
	.250	.125	.125	.250	.500	.063	.063	.125	.500	1.000

				F	•						w			
1.000	0.000	0.000	.125	0.000	0.000	0.000	.063	.063	.063		b(3)		s_3T	
0.000	1.000	.125	.063	0.000	.125	.063	.031	.031	.031		b(4)		s_4T	l
0.000	.125	1.000	.063	0.000	.063	.125	.031	.031	.031		b(5)		s_5T	l
.125	.063	.063	1.000	0.000	.031	.031	.125	.063	.063		b (7)		s_7T	
0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	.125	.125	x	b(9)	=	s_9T	
0.000	.125	.063	.031	0.000	1.000	.094	.078	.016	.016		b(10)		s_10T	
0.000	.063	.125	.031	0.000	.094	1.000	.078	.016	.016		b(11)		s_11T	
.063	.031	.031	.125	0.000	.078	.078	1.000	.031	.031		b(12)		s_12T	
.063	.031	.031	.063	.125	.016	.016	.031	1.000	.125		b(13)		s_13T	
.063	.031	.031	.063	.125	.016	.016	.031	.125	1.000		b(14)		s_14T	l

P è la matrice delle correlazioni fenotipiche

w sono i pesi da attribuire alle osservazioni

 ${\bf s}$ è la correlazione fra le osservazioni ed il valore T che si vuole stimare

Calcolo dell'indice di selezione del toro 6

a	6
3	0
4	0
5	0
7	0
9	0
10	0.5
11	0.5
12	0.5
13	0
14	0

	1.000)	0.000	0.000	.125	0.000	0.000	0.	000	.063	.063	.063		b(3)			0.000	
	0.000)	1.000	.125	.063	0.000	.12	5.	063	.031	.031	.031		b(4)			0.000	
	0.000)	.125	1.000	.063	0.000	.063	3	.125	.031	.031	.031		b(5)			0.000	
	.12	5	.063	.063	1.000	0.000	.03	1	.031	.125	.063	.063		b(7)			0.000	
	0.000)	0.000	0.000	0.000	1.000	0.00	0.	000	0.000	.125	.12.5	х	b(9)	=		0.000	
	0.000)	.125	.063	.031	0.000	1.000) .	094	.078	.016	.0 16		b(10)			.125	
	0.000)	.063	.125	.031	0.000	.094	1 1.	000	.078	.016	.0 16		b(11)			.125	
	.063		.031	.031	.125	0.000	.078		.078	1.000	.031	.031		b(12)			.12.5	
	.063		.031	.031	.063	.125	.010		.0 16	.031	1.000	.12.5		b(13)			0.000	
	.063	3	.031	.031	.063	.125	.010	5	.0 16	.031	.125	1.000		b(14)			0.000	
1.		l	1										I	I	. 1	- 1		ı
l	(3)		1.02	.01	.01	12	.01	.01	.01	05	05	05		0.00	0		004	
t	(4)		.01	1.04	11	05	.01	12	04	01	02	02		0.00	0		020	
t	(5)		.01	11	1.04	05	.01	04	12	01	02	02		0.00	0		020	
t	(7)		12	05	05	1.04	.01	01	01	12	05	05		0.00	0		0 17	
t	(9)	=	.01	.01	.01	.01	1.03	.00	.00	.00	12	12	x	0.00	0 =	=	.001	
t	(10)		.01	12	04	01	.00	1.03	08	07	01	01		.12	5		.110	
t	(11)		.01	04	12	01	.00	08	1.03	07	01	01		.12	5		.110	
t	(12)		05	01	01	12	.00	07	07	1.03	02	02		.12	.5		.112	
t	(13)		05	02	02	05	12	01	01	02	1.04	11		0.00	0		004	
t	(14)		05	02	02	05	12	01	01	02	11	1.04		0.00	0		004	

bovina	q latte
3	60
4	62
5	68
7	58
9	70
10	70
11	65
12	66
13	66
14	65

media = 65

bovina	q latte corretti
3	-5
4	-3
5	3
7	-7
9	5
10	5
11	0
12	1
13	1
14	0

$$\mathbf{I(6)} = \begin{vmatrix} -.004 & -.020 & -.020 & -.017 & .001 & .110 & .110 & .112 & -.004 & -.004 |_{x} \begin{vmatrix} -.5 \\ -.3 \\ 3 \\ -.7 \\ 5 \\ 0 \\ 1 \\ 1 \\ 0 \end{vmatrix} = .80732$$

Calcolo dell'indice di selezione della bovina 7

a	7
3	.500
4	.250
5	.250
7	1.000
9	0.000
10	.125
11	.125
12	.500
13	.250
14	.250

.0625
0625
.0023
.2500
.0000
.0313
.0313
.1250
.0625
.0625
.0

$$\mathbf{I(7)} = \begin{vmatrix} .088 & .038 & .038 & .219 & -.009 & .009 & .009 & .086 & .035 & .035 \end{vmatrix} x \begin{vmatrix} -.5 \\ -.3 \\ 3 \\ -.7 \\ 5 \\ 0 \\ 1 \\ 1 \\ 0 \end{vmatrix} = -1.84888$$

Equivalenza fra BLUP ed Indice di selezione (in assenza di effetti fissi)

media = 65

$\mathbf{Z}\mathbf{u} = \mathbf{y}\text{-}\mathbf{media}$

															I(1)					
															I(2)					
0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		I(3)		60-65		-5	
0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		I(4)		62-65		-3	
0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		I(5)		68-65		3	
0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0		I(6)		58-65		-7	
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	x	I(7)	=	70-65	=	5	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0		I(8)		70-65		5	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0		I(9)		65-65		0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0		I(10)		66-65		1	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0		I(11)		66-65		1	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1		I(12)		65-65		0	
'															I(13)					
															I(14)					

Z'Z 11	$= \mathbf{Z'}(\mathbf{v} - \mathbf{z})$	media)

0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		I(1)		0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		I(2)		0	
0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		I(3)		-5	
0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		I(4)		-3	
0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		I(5)		3	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		I(6)		0	
0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	x	I(7)	=	-7	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		I(8)		0	
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0		I(9)		5	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0		I(10)		5	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0		I(11)		0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0		I(12)		1	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0		I(13)		1	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1		I(14)		0	

	1.000	0.000	0.000	.500	.500	0.000	0.000	0.000	0.000	.250	.250	0.000	0.000	0.000	
	0.000	1.000	0.000	.500	.500	0.000	.500	.500	0.000	.250	.250	.250	.250	.250	
	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	.500	.500	0.000	0.000	0.000	.250	.250	.250	
	.500	.500	0.000	1.000	.500	0.000	.250	.250	0.000	.500	.250	.125	.125	.125	
	.500	.500	0.000	.500	1.000	0.000	.250	.250	0.000	.250	.500	.125	.125	.125	
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	.500	.500	.500	0.000	0.000	
A =	0.000	.500	.500	.250	.250	0.000	1.000	.500	0.000	.125	.125	.500	.250	.250	
	0.000	.500	.500	.250	.250	0.000	.500	1.000	0.000	.125	.125	.250	.500	.500	
	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	.500	.500	
	.250	.250	0.000	.500	.250	.500	.125	.125	0.000	1.000	.375	.3 13	.063	.063	
	.250	.250	0.000	.250	.500	.500	.125	.125	0.000	.375	1.000	.3 13	.063	.063	
	0.000	.250	.250	.125	.125	.500	.500	.250	0.000	.3 13	.3 13	1.000	.125	.125	
	0.000	.250	.250	.125	.125	0.000	.250	.500	.500	.063	.063	.125	1.000	.500	
	0.000	.250	.250	.125	.125	0.000	.250	.500	.500	.063	.063	.125	.500	1.000	

0.000 2.000 1.000 0.000 -1.000 0.000 0.000 0.000 -1.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 1.000 3.000 -1.000 -1.000 -1.000 -1.000 0.000 0.000 0.000 0.000 1.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 1.000 2.000 0.000 0.000 0.000 -1.000 -1.000 0.000 0.000 0.000 0.000 -1.000 -1.000 0.000 2.500 0.000 .500 0.000 0.000 0.000 -1.000 0.000 0.000 0.000 0.000 -1.000 -1.000 0.000 0.000 2.500 .500 0.000 0.000 0.000 0.000 -1.000 0.000 0.000 0.000 .500 .500 0.000 0.000 0.000 .500 2.500 0.000 0.000 -1.000 -1.000 -1.000 0.000 $A^{(-1)} =$ 0.000 0.000 -1.000 -1.000 0.000 0.000 .500 2.500 0.000 0.000 0.000 0.000 -1.000 0.000 0.000 -1.000 -1.000 -1.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 -1.000 0.000 3.000 1.000 0.000 0.000 -1.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 -1.000 0.000 1.000 2.000 0.000 0.000 0.000 -1.000 0.000 2.000 0.000 0.000 0.000 -1.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 2.000 0.000 -1.000 -1.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 -1.000 -1.000 0.000 0.000 0.000 2.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 -1.000 -1.000 0.000 0.000 0.000 2.000 0.000 2.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 -1.000 -1.000 0.000 0.000 0.000 0.000

 $h^2 = 0.25$

s(e) / s(a) = 3

	6.0	3.0	0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	3.0	9.0	3.0	-3.0	-3.0	0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	0.0	3.0	6.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	-3.0	-3.0	0.0	7.5	0.0	1.5	0.0	0.0	0.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	-3.0	-3.0	0.0	0.0	7.5	1.5	0.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	0.0	0.0	0.0
	0.0	0.0	0.0	1.5	1.5	7.5	1.5	0.0	0.0	-3.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0
$A^{(-1)*s(e)/s(a)} =$	0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	1.5	7.5	0.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	0.0	0.0
	0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9.0	3.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	-3.0
	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.0	6.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	-3.0
	0.0	0.0	0.0	-3.0	0.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	6.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	0.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.0	0.0	0.0	0.0
	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.0	0.0	0.0
	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	6.0	0.0
	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.0

$[\mathbf{Z'Z} + \mathbf{s(e)/s(a)*A^{(-1)}}]\mathbf{u} = \mathbf{Z'(y\text{-media})}$

6.0	3.0	0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0		I(1)		0	
3.0	9.0	3.0	-3.0	-3.0	0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0		I(2)		0	
0.0	3.0	7.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0		I(3)		-5	
-3.0	-3.0	0.0	8.5	0.0	1.5	0.0	0.0	0.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	0.0		I(4)		-3	
-3.0	-3.0	0.0	0.0	8.5	1.5	0.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	0.0	0.0	0.0		I(5)		3	
0.0	0.0	0.0	1.5	1.5	7.5	1.5	0.0	0.0	-3.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0		I(6)		0	
0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	1.5	8.5	0.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	0.0	0.0	х	I(7)	=	-7	
0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9.0	3.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	-3.0		I(8)		0	
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.0	7.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	-3.0		I(9)		5	
0.0	0.0	0.0	-3.0	0.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	7.0	0.0	0.0	0.0	0.0		I(10)		5	
0.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	7.0	0.0	0.0	0.0		I(11)		0	
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	7.0	0.0	0.0		I(12)		1	
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	7.0	0.0		I(13)		1	
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	-3.0	-3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	7.0		I(14)		0	

$\mathbf{u} = [\mathbf{Z'Z+s(e)/s(a)*A^{(-1)}]^{(-1)}} * \mathbf{Z'(y\text{-}media)}$

I(1)		.29	04	.00	.11	.11	01	01	02	.00	.04	.04	01	01	01		0		.27429	
I(2)		04	.27	02	.10	.10	02	.10	.12	01	.03	.03	.04	.04	.04		0		42415	
I(3)		.00	02	.23	01	01	00	.09	.10	01	00	00	.04	.04	.04		-5		-1.77383	
I(4)		.11	.10	01	.22	.08	02	.04	.04	00	.09	.03	.01	.02	.02		-3		20511	
I(5)		.11	.10	01	.08	.22	02	.04	.04	00	.03	.09	.01	.02	.02		3		.32955	
I(6)		01	02	00	02	02	.28	02	01	.00	.11	.11	.11	00	00		0		.80732	
I(7)	=	01	.10	.09	.04	.04	02	.22	.09	01	.01	.01	.09	.03	.03	x	-7	=	-1.84888	
I(8)		02	.12	.10	.04	.04	01	.09	.26	02	.01	.01	.03	.10	.10		0		-1.04753	
I(9)		.00	01	01	00	00	.00	01	02	.23	00	00	00	.09	.09		5		1.32718	
I(10)		.04	.03	00	.09	.03	.11	.01	.01	00	.23	.06	.05	.01	.01		5		.97238	
I(11)		.04	.03	00	.03	.09	.11	.01	.01	00	.06	.23	.05	.01	.01		0		.48723	
I(12)		01	.04	.04	.01	.01	.11	.09	.03	00	.05	.05	.23	.01	.01		1		30353	
I(13)		01	.04	.04	.02	.02	00	.03	.10	.09	.01	.01	.01	.22	.08		1		.26271	
I(14)		01	.04	.04	.02	.02	00	.03	.10	.09	.01	.01	.01	.08	.22		0		.11985	

INDICE

Le anomalie genetiche del cavallo p	cag.	. 3
Il calcolo matriciale	II	7
II BLUP (Best Linear Unbiased Prediction)	II	8
BLUP "Sire Model" e "S-MGS Model"	II	14
BLUP "Animal Model"	11	15
Esempi di programmi	11	19
ESEMPI		22

Questi appunti, preparati da Camillo Pieramati, sono stati ricavati da lezioni svolte da diversi Docenti durante il corso di "*Miglioramento genetico degli animali in produzione zootecnica*" degli AA. AA. 1993-'94 e 1994-'95.

Copyright ^o 1994-1995 Camillo PIERAMATI and Maurizio SILVESTRELLI.

E' CONSENTITA LA LIBERA RIPRODUZIONE DI QUESTI APPUNTI MEDIANTE COPIA FOTOSTATICA PURCHE' IL MATERIALE CONSERVI L'INDICAZIONE DEL COPYRIGHT E LA RIPRODUZIONE NON ABBIA FINE DI LUCRO.

ATTENZIONE. Gli esercizi contenuti nei seguenti appunti sono stati svolti considerando un numero di decimali superiore a quello che, per necessità tipografiche, viene riportato: bisogna tener conto di questo per comprendere le apparenti incongruenze di arrotondamento.

GLM: General Linear Model

costante		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	520		0.000
Bianchi		0.000	1.250	.500	-1.000	-1.000	0.000	265		69.750
Rossi	=	0.000	.500	.500	500	500	0.000	255	=	65.500
Toro 2		0.000	-1.000	500	1.167	.833	0.000	188		-5.667
Toro 6		0.000	-1.000	500	.833	1.167	0.000	201		-1.333
Toro 8		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	131		0.000

BLUP

costante		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	520		0.000
Bianchi		0.000	.283	.025	033	033	017	265		66.308
Rossi	=	0.000	.025	.283	032	019	040	255	=	63.785
Toro 2		0.000	033	032	.061	.005	.031	188		371
Toro 6		0.000	033	019	.005	.060	.004	201		.256
Toro 8		0.000	017	040	.031	.004	.063	131		013

VALORI ATTESI

$$\begin{array}{c|cccc} E & y & Xb & \\ u & = & 0 & \\ 0 & 0 & \\ \end{array}$$

$$\begin{array}{c|ccccc} y & ZGZ'+R & ZG & R \\ E(var) & u & = & GZ' & G & 0 \\ \end{array}$$

$$\begin{aligned} \text{var}(y) &= \mathsf{E}\{[y\text{-}\mathsf{E}(y)][y\text{-}\mathsf{E}(y)]'\} = \\ &= \mathsf{E}[(Xb + Zu + e - Xb)(Xb + Zu + e - Xb)'] = \\ &= \mathsf{E}[(Zu + e)(Zu + e)'] = \\ &= \mathsf{E}[(Zu + e)(e' + Z'u')] = \\ &= \mathsf{E}[Zuu'Z' + ee' + Zue' + eu'Z')] = \\ &= \mathsf{Z} \ \mathsf{E}[uu'] \ Z' + \ \mathsf{E}[ee'] + \ \mathsf{Z} \ \mathsf{E}[ue'] + \ \mathsf{E}[eu'] \ Z = \\ &= \mathsf{Z} \ \mathsf{E}[uu'] \ Z' + \ \mathsf{E}[ee'] + \ \mathsf{Q} + \ \mathsf{Q} = \\ &= \mathsf{Z} \ \mathsf{G} \ Z' + \ \mathsf{R} \end{aligned}$$

е

$$Var(y) = V$$

X' V'(-1) X b = X' V'(-1) y Nel modello fisso V = I : OLS (Ordinary Least Squares)

GLS (Generalized Least Squares) degli effetti fissi

1	0	0.5		
0	1	0	Var(tori)/Var(err) =	0.06667
0.5	0	1		

Poichè in genere si conosce l'ereditabilità e non le varianze, tutto viene diviso per la varianza d'errore

.067 0.000 .033		0.000 .067 0.000	.033 0.000 .067	= 0	G / var(e)						
1	0	0						.067	0.000	.033	
1	0	0						.067	0.000	.033	
1	0	0	.06	7	0.000	.033		.067	0.000	.033	
0	1	0	0.00	00	.067	0.000	=	0.000	.067	0.000	
0	1	0	.03	3	0.000	.067		0.000	.067	0.000	
0	1	0						0.000	.067	0.000	
0	0	1			G / var(e)			.033	0.000	.067	
0	0	1						.033	0.000	.067	

ZG / var(e)

.067	0.000	.033										.067	.067	.067	0.000	0.000	0.000	.033	.033
.067	0.000	.033										.067	.067	.067	0.000	0.000	0.000	.033	.033
.067	0.000	.033	1	1	1	0	0	0	0	0		.067	.067	.067	0.000	0.000	0.000	.033	.033
0.000	.067	0.000	0	0	0	1	1	1	0	0	=	0.000	0.000	0.000	.067	.067	.067	0.000	0.000
0.000	.067	0.000	0	0	0	0	0	0	1	1		0.000	0.000	0.000	.067	.067	.067	0.000	0.000
0.000	.067	0.000										0.000	0.000	0.000	.067	.067	.067	0.000	0.000
.033	0.000	.067				7	Z'					.033	.033	.033	0.000	0.000	0.000	.067	.067
.033	0.000	.067										.033	.033	.033	0.000	0.000	0.000	.067	.067

ZG / var(e) [1/var(e)] ZGZ'

.067	.067	.067	0.000	0.000	0.000	.033	.033		1	0	0	0	0	0	0	0		1.067	.067	.067	0.000	0.000	0.000	.033	.033	
.067	.067	.067	0.000	0.000	0.000	.033	.033		0	1	0	0	0	0	0	0		.067	1.067	.067	0.000	0.000	0.000	.033	.033	l
.067	.067	.067	0.000	0.000	0.000	.033	.033		0	0	1	0	0	0	0	0		.067	.067	1.067	0.000	0.000	0.000	.033	.033	
0.000	0.000	0.000	.067	.067	.067	0.000	0.000	+	0	0	0	1	0	0	0	0	=	0.000	0.000	0.000	1.067	.067	.067	0.000	0.000	
0.000	0.000	0.000	.067	.067	.067	0.000	0.000		0	0	0	0	1	0	0	0		0.000	0.000	0.000	.067	1.067	.067	0.000	0.000	
0.000	0.000	0.000	.067	.067	.067	0.000	0.000		0	0	0	0	0	1	0	0		0.000	0.000	0.000	.067	.067	1.067	0.000	0.000	
.033	.033	.033	0.000	0.000	0.000	.067	.067		0	0	0	0	0	0	1	0		.033	.033	.033	0.000	0.000	0.000	1.067	.067	
.033	.033	.033	0.000	0.000	0.000	.067	.067		0	0	0	0	0	0	0	1		.033	.033	.033	0.000	0.000	0.000	.067	1.067	I

[1/var(e)] ZGZ' [1/var(e)] R [1/var(e)](ZGZ'+R)

1.067	.067	.067	7	0.000	(0.000	0.0	000	.033	.(033	
.067	1.067	.067	7	0.000	(0.000	0.0	000	.033	.(033	
.067	.067	1.06	7	0.000	(0.000	0.0	000	.033	.(033	
0.000	0.000	0.00	0	1.067		.067	.0	67	0.000	0.	000	
0.000	0.000	0.00	0	.067	-	1.067	.0	67	0.000	0.	000	
0.000	0.000	0.00	0	.067		.067	1.0	067	0.000	0.	000	
.033	.033	.033	3	0.000	(0.000	0.0	000	1.067	.(067	
.033	.033	.033	3	0.000	(0.000	0.0	000	.067	1.	067	
				V	/var(e)							
										1		
	1.067	.067	.067	0.00			.000	.033	.033			
	.067	1.067	.067	0.00			.000	.033	.033			
/ \ +	.067	.067	1.067	0.00			.000	.033	.033		. ,	
var(e) *	0.000	0.000	0.000	1.06 .06			067 067	0.000	0.000	=	V	
		0.000	0.000	.06			.067	0.000	0.000			
	0.000 0.000 .033			0.00			.000	1.067	.067			
				0.00			.000	.067	1.067			
	.000	.033	.033	0.00	JO 0.	500 0	.000	.007	1.007	I		
		.94	16 -	054	054	0.000	0.00	00 00	0000	025	025	
		0		946	054	0.000				025	025	
		0		054	.946	0.000				025	025	
		0.0		000	0.000	.944	05			000	0.000	
V^(-1) = [1/	'var(e)] *	0.0		.000	0.000	056				000	0.000	
(/ -	` /-	0.0		.000	0.000	056	05	.94	44 0.	000	0.000	
		02	25	025	025	0.000	0.00	0.0	9. 000	943	057	
		02	25	025	025	0.000	0.00	0.0	000	057	.943	
X' V^(-1) X b = X' V^(-1) y	e	e quindi			[1/va	ır(e)] X	۷′(-1) ک	Kb = [1/	var(e)]] X' V^(-	1) y
				.946	054	054	0.000	0.000	0.000	025	025	
1				054	.946	054	0.000	0.000	0.000	025	025	
1 1 1 1	1 1	1 1	1	054	054	.946	0.000	0.000	0.000	025	025	
1 1 0 1	1 0	0	0	0.000	0.000	0.000	.944	056	056	0.000	0.000	=
0 0 1 0	0 1	l 1	1	0.000	0.000	0.000	056	.944	056	0.000	0.000	
	241			0.000	0.000	0.000	056	056	.944	0.000	0.000	
	X'			025	025	025	0.000	0.000	0.000	.943	057	
				025	025	025	0.000	0.000	0.000	057	.943	
						_		+ \/^/ 4\				

var(e) * V^(-1)

X

costante		0.000	0.000	0.000	422.155		0.000
Bianchi	=	0.000	.283	.025	215.839	=	66.308
Rossi		0.000	.025	.283	206.316		63.785

e ricavare poi le u dalle osservazioni corrette

TORO2	TORO6	TORO8		LATT	Έ		LATTE	
1	0	0	62	-	66.308	=	-4.308	
1	0	0	68	-	66.308	=	1.692	
1	0	0	58	-	63.785	=	-5.785	
0	1	0	70	-	66.308	=	3.692	
0	1	0	65	-	66.308	=	-1.308	
0	1	0	66	-	63.785	=	2.215	
0	0	1	66	-	63.785	=	2.215	
0	0	1	65	-	63.785	=	1.215	

$$[Z' R^{(-1)} Z + (s^2aA)^{(-1)}] u = Z' R^{(-1)} y$$

come
$$X' V'(-1) X b = X' V'(-1) y$$

... moltiplicando per s2e ...

$$[Z'Z + s^2e/(s^2aA)^{(-1)}] u = Z' y$$

ASSORBIMENTO SULLE MME

 $s1 = A ^{-}(-) (R1-Bs2)$ $C s2 = R2 - B' A^{-}(-) (R1-Bs2) = R2 - B' A^{-}(-) R1 + B' A^{-}(-) Bs2 = (C - B' A^{-}(-) B) s2 = R2 - B' A^{-}(-) R1$

 $u = (Z'Z)^{-1} (Z'y-Z'Xb)$ $X'Xb + X'Z (Z'Z)^{-1} (Z'y-Z'Xb) = X'y$

 $X'Xb + X'Z (Z'Z)^{(-1)} Z' ('y-Xb) = X'y$

 $X'Xb + X'Z (Z'Z)^{(-1)} Z'y - X'Z (Z'Z)^{(-1)} Z'Xb = X'y$

 $X'Xb - X'Z (Z'Z)^{(-1)} Z'Xb = X'y - X'Z (Z'Z)^{(-1)} Z'y$

 $b = (X'X - X'Z (Z'Z)^{\wedge}(-1) Z'X) ^{(-1)} (X'y - X'Z (Z'Z)^{\wedge}(-1) Z'y)$

8	4 4	4 0	3 2	3 2	2 0	520 265	
4	0	4	1	1	2	255	
	X'X			Χ'Z	X'y		
3	2	1	23	0	-10	188	
3	2	1	0	18	0	201	
2	0	2	-10	0	22	131	
	Z'X			Z'Z		Z'y	

 $(Z'Z)^{(-1)}$

.025

.054

0.000

.025

0.000

 $(Z'Z)^{(-1)}$

0.000

.056

0.000

 $(Z'Z)^{(-1)}$

.057

.025

0.000

.057

131.000

Z'y

-8.400

4.600

3.430

Z'y - Z'Xb

127.570 **Z'Xb**

-.371

.256

-.013

u

BLUP y = Xb + Zu + e

MME (non semplificate)

X' R^(-1) X	X' R^(-1) Z	b	=	X' R^(-1) y	
Z' R^(-1) X	Z' R^(-1) Z + (s ² aA)^(-1)	u		Z' R^(-1) y	

i cui valori attesi sono:

AGGIUNGENDO IL TORO 15, figlio del toro 6

0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	;	520		0.000
0.000	.283	.025	033	033	017	016	:	265		66.308
0.000	.025	.283	032	019	040	009	:	255		63.785
0.000	033	032	.061	.005	.031	.003		188	=	371
0.000	033	019	.005	.060	.004	.030	:	201		.256
0.000	017	040	.031	.004	.063	.002		131		013
0.000	016	009	.003	.030	.002	.065		0		.128

MME (semplificate, aumentate degli animali senza record)

A = inversa 1 = con record a = diretta 0 = senza record

assorbendo si ha:

per cui bisogna dimostrare che $A^{(-1)} = [A11-A10(A00)^{(-1)}A01]$

A11 A01	A10 A00		a11 a01	a10 a00	=	0 0	0 I	
(a)	A11	a11	+	A10	a01	=	I	
(b)	A11	a10	+	A10	a00	=	0	
(c)	A01	a11	+	A00	a01	=	0	
(d)	A01	a10	+	A00	a00	=	I	

dalla (c)

a01 = $-(A00)^{1/2}$ A01 a11

e sostituendo in (a)

A11 a11 A10 (A00)^(-1) A01 a11 [A11 A10 (A00)^(-1) A01] a11 [A11 A10 (A00)^(-1) A01] (a11)^(-1)

STIMA ITERATIVA DELLE COMPONENTI DELLA VARIANZA

```
option ls=72;
proc iml;
X = \{1 \ 1 \ 0,
     1 1 0,
     1 0 1,
     1 1 0,
     1 1 0,
     1 0 1,
     1 0 1,
     1 0 1};
Z = \{1 \ 0 \ 0,
     1 0 0,
     1 0 0,
     0 1 0,
     0 1 0,
     0 1 0,
     0 0 1,
     0 0 1};
Y = \{62, 68, 58, 70, 65, 66, 66, 65\};
XPX = X^* * X;
XPY = X` * Y;
XPZ = X^* * Z;
ZPX = Z` * X;
ZPZ = Z^* * Z;
ZPY = Z' * Y;
RHS=XPY//ZPY;
A=\{1 \ 0 \ .5, \ 0 \ 1 \ 0, \ .5 \ 0 \ 1\};
vare=7.5; vart=.5; maxit=2000;
do volta=1 to maxit by 1;
 vareG = vare/vart * (INV(A));
 ZPZG = ZPZ + vareG;
 MATR = (XPX | XPZ) / (ZPX | ZPZG);
 inve=ginv(matr);
 sol=inve*rhs;
 olde=vare;
 oldt=vart;
 vare=((y^*y)-sol^*rhs)/(8-2);
 u=sol[{4 5 6},{1}];
 vart=((u`*u)+vare*trace(inve[{4 5 6}, {4 5 6}]))/3;
 scarte=abs(vare-olde);
 scartt=abs(vart-oldt);
 print volta vare vart scarte scartt;
 if (scarte < .000001) then do;
  if (scartt < .000001) then volta=maxit;
 end;
end;
hsq=4*vart/(vart+vare);
print hsq;
```