

Optimización del esquema de mejora de la raza Latxa: análisis del modelo de valoración e introducción de nuevos caracteres en el objetivo de selección

24 de enero de 2002 11:38

**Alumno:** Andrés Legarra Albizu

**Título de la tesis:** Optimización del esquema de mejora de la raza Latxa: análisis del modelo de valoración e introducción de nuevos caracteres en el objetivo de selección.

**Departamento:** Producción Agraria

### **AUTORIZACIÓN DEL DIRECTOR DE LA TESIS**

**Dra.:** Eva Ugarte Sagastizabal

Autorizo la presentación de la citada Tesis Doctoral, dado que reúne las condiciones necesarias para su defensa.

En Arkaute, a        de        de  
LA DIRECTORA DE LA TESIS

Firmado: Eva Ugarte Sagastizabal

**Tutor Dr.:** Leopoldo Alfonso Ruiz

Ratifico la autorización de la Directora para la presentación de la citada Tesis Doctoral, dado que reúne las condiciones necesarias para su defensa.

En Pamplona, a        de        de  
EL TUTOR DEL ALUMNO

Firmado: Leopoldo Alfonso Ruiz

“Si yo alguna vez tuviera autoridad sobre jóvenes con deseos ardientes de saber, les diría: Estudiad las hierbas y flores de los campos, la vida de los animales y de los hombres, las rocas y los ríos, averiguad cuantas cosas raras y sin utilidad alguna se os antojen, embriagaos con vuestros conocimientos, estropeadlos si viene al caso. Pero no terminéis vuestra experiencia escribiendo un ensayito discreto para adquirir fama de sabios, o de sabihondos por lo menos.”

Julio Caro Baroja, *Los peligros del ensayismo*

“Al pie de Intzeko Torrea, en la muga de las dos provincias y en la zona llana conocida como Igaratza o Perileku, donde se ubica una importante estación megalítica, se celebraba el 22 de junio una feria anual en la que se reunían los pastores de todo Aralar, donde, entre otras cosas, se intercambiaban carneros para mejorar genéticamente cada rebaño, se entregaba un donativo para los franciscanos de Arantzazu, se contaban los últimos chascarrillos, las nuevas bodas, la defunción de algún conocido y todas esas cosas cotidianas que se echan en falta cuando se vive en soledad.”

Imanol Goikoetxea, *Gailurrak eta goi lurrak*

Este trabajo se ha realizado con la ayuda de una beca de tipo predoctoral del Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA).

Cuando uno se mete, un tanto ingenuamente, a hacer una tesis doctoral no sabe lo que le espera por delante. Mucho trabajo, sí, pero también mucha gente sin la que todo sería más difícil y, lo que es peor, menos humano. Lo siento si me dejo a alguien, pero sois demasiados.

En primer lugar a Eva por su gentileza, buen humor y contagioso optimismo, su sabio criterio y sentido común y su constante apoyo.

A mi familia. Para qué poner más.

Mendi me envenenó con el vicio de querer saber más y me introdujo en este mundo de la mejora y los ordenadores. Tenemos pendiente un cursillo acelerado de inferencia bayesiana aplicada a la valoración de bienes inmuebles.

Gracias a Yoni, que me avisó, conseguí esta beca, en uno de esos casuales encuentros que pueden determinar tu futuro. Le debo una cerveza.

A Jesús, Martín, Carlos y Félix les agradezco tantas cosas, entre ellas comidas, cenas, farras (moderadas), conversaciones, viajes. Vaya eso que se llama amistad. Furi pronto va a alcanzar un grado mucho mejor que el de doctor, el de padre.

A Paola no sé por qué no le he metido con los de arriba, quizás porque esa cuadrilla es un poco ruda.

A mis compañeros del IAMZ les debo haber pasado tres meses inolvidables, y tantos buenos ratos después, en especial a la “pandilla maravilla” y a Geles, Gema, Javier, Txavier, María José, Tati y Ana.

Deben estar aquí todos mis compañeros y amigos de Arkaute. Con especial mención para Nerea, paciente e infatigable compañera de despacho todo este tiempo, así como Roberto, Elena, Aser y Ainhoa que lo han sido por temporadas. Con Ina y Josune he compartido madrugones, fríos y almuerzos mientras calificábamos (calificaban más bien) ubres. Feli (paisana) por tantas enseñanzas y comidas compartidas. Luis, María Eugenia, David, Lutxi, Txelo, Lourdes, Ana, Itziar, Arantza, Henar, Fernando, Ane Miren, Evangelina...

Quiero agradecerle a Leo su gran ayuda en todo momento, y especialmente su minuciosa corrección del borrador de esta tesis. Este agradecimiento lo quiero extender a toda la gente del área de producción animal de la Universidad por su ayuda y compañía.

A Pedro López Romero, por dejarme sus programas y enseñarme a usarlos y por las discusiones sobre la comparación de modelos. A Luis Varona, María Jesús, Luis Fernando, Malena y Noureddine, por diferentes comentarios y preguntas. Le agradezco en especial a Luis Alberto que me prestara los CD de GNU/Linux y me enseñara los rudimentos de ese lío, con el que paradójicamente todo es más fácil.

También quiero dar las gracias públicamente a toda la gente que se dedica a hacer programas y apuntes y los hace públicos en Internet. Me han sido de gran ayuda.

# Índice de contenidos

|  |           |
|--|-----------|
| <b>INDICE DE CONTENIDOS</b>  | <b>I</b>  |
| <b>INDICE DE TABLAS</b>  | <b>V</b>  |
| <b>INDICE DE GRÁFICOS</b>  | <b>IX</b> |
| <b>1 INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS</b>  | <b>1</b>  |
| <b>1.1 Introducción: los esquemas de selección de ovino lechero</b>  | <b>1</b>  |
| 1.1.1 Los esquemas de selección del ovino lechero en Europa  | 1         |
| 1.1.2 Las especificidades del ovino lechero en relación a los programas de selección                       | 2         |
| 1.1.3 El control de producciones   | 3         |
| 1.1.4 El esquema de selección de la raza Latxa   | 4         |
| 1.1.4.1 Cronología del programa de mejora  | 5         |
| 1.1.4.2 El control lechero en la raza Latxa  | 9         |
| 1.1.4.2.1 Control de genealogías   | 9         |
| 1.1.4.2.2 Control de producciones  | 9         |
| 1.1.4.3 Estructura del esquema de selección  | 10        |
| 1.1.4.3.1 Descripción del proceso de selección   | 10        |
| 1.1.4.3.2 Organismos implicados  | 12        |
| <b>1.2 Objetivos del trabajo</b>   | <b>13</b> |
| 1.2.1 La modificación del actual modelo de valoración genética   | 13        |
| 1.2.2 La inclusión de otros caracteres en el objetivo de selección   | 13        |
| <b>1.3 Estructura de la tesis</b>  | <b>14</b> |
| <b>2 ANÁLISIS DEL ESQUEMA DE MEJORA DE LA RAZA LATXA BAJO EL ACTUAL OBJETIVO DE MEJORA: LACTACIÓN TIPO</b> | <b>15</b> |
| <b>2.1 Estimación de parámetros y progresos genéticos</b>  | <b>15</b> |
| 2.1.1 Parámetros genéticos de lactación tipo   | 15        |
| 2.1.1.1 Material   | 15        |
| 2.1.1.2 Métodos  | 16        |
| 2.1.1.2.1 Modelo utilizado   | 16        |
| 2.1.1.2.2 Consideración de grupos genéticos  | 17        |
| 2.1.1.3 Resultados   | 18        |
| 2.1.2 Estimación de los progresos genéticos teóricos y realizados en el esquema de mejora                  | 19        |
| 2.1.2.1 Análisis de las vías de progreso genético en el esquema de selección de la raza Latxa              | 22        |
| 2.1.2.1.1 Vía hembra   | 22        |
| 2.1.2.1.2 Vía macho  | 23        |
| 2.1.2.2 Cálculo y comparación de los progresos genéticos teóricos y “reales”                               | 24        |
| 2.1.3 Conclusiones   | 27        |
| <b>3 COMPARACIÓN DE MODELOS DE VALORACIÓN GENÉTICA PARA LACTACIÓN TIPO DESDE UNA PERSPECTIVA BAYESIANA</b> | <b>29</b> |
| <b>3.1 Introducción</b>  | <b>29</b> |
| <b>3.2 Material y métodos</b>  | <b>29</b> |
| 3.2.1 Modelo de valoración actual. Otros modelos estudiados  | 29        |

|            |  |           |
|------------|--|-----------|
| 3.2.2      | Datos utilizados   | 31        |
| 3.2.3      | La comparación y selección de modelos en la inferencia bayesiana. Criterios utilizados   | 32        |
| 3.2.3.1    | Los factores de Bayes  | 34        |
| 3.2.3.2    | El uso de las distribuciones predictivas   | 40        |
| 3.2.3.3    | Otros criterios utilizados   | 42        |
| 3.2.4      | Desarrollo mediante cadenas de Markov de Monte Carlo   | 43        |
| 3.2.4.1    | Implementación del muestreo de Gibbs   | 43        |
| 3.2.4.2    | Criterios de convergencia  | 46        |
| 3.2.4.3    | Computación de la probabilidad de los datos dado el vector de parámetros   | 47        |
| 3.2.4.4    | Computación de las densidades marginal y posterior de los datos  | 47        |
| 3.2.4.5    | Estimación de las distribuciones predictivas univariantes  | 48        |
| <b>3.3</b> | <b>Resultados</b>  | <b>51</b> |
| 3.3.1      | Convergencia   | 51        |
| 3.3.2      | Estimas de parámetros genéticos  | 51        |
| 3.3.3      | Criterios de comparación de modelos  | 53        |
| 3.3.3.1    | Factores de Bayes y densidades de los datos  | 53        |
| 3.3.3.1.1  | Densidad marginal de los datos   | 53        |
| 3.3.3.1.2  | Densidad posterior de los datos  | 59        |
| 3.3.3.1.3  | Pseudo-densidad predictiva de los datos  | 60        |
| 3.3.3.2    | Distribuciones predictivas   | 60        |
| 3.3.3.3    | Otros criterios utilizados   | 62        |
| 3.3.3.3.1  | DIC (“Deviance Information Criteria”)  | 62        |
| 3.3.3.3.2  | Otros criterios de ajuste  | 63        |
| <b>3.4</b> | <b>Discusión de los criterios utilizados</b>   | <b>65</b> |
| <b>3.5</b> | <b>Conclusiones</b>  | <b>66</b> |
| <b>4</b>   | <b>ESTUDIO DE UN NUEVO CRITERIO DE SELECCIÓN</b>   | <b>67</b> |
| <b>4.1</b> | <b>Los caracteres nuevos a mejorar: descripción y problemática</b>   | <b>67</b> |
| 4.1.1      | Composición de leche   | 67        |
| 4.1.1.1    | Su interés   | 67        |
| 4.1.1.2    | La metodología en la medición de la composición de la leche en ovino: el problema de la simplificación del control lechero y la precorrección de los caracteres. | 69        |
| 4.1.2      | Morfología mamaria   | 72        |
| 4.1.2.1    | Su interés   | 72        |
| 4.1.2.2    | Metodología para la medida de caracteres morfológicos de ubre  | 74        |
| <b>4.2</b> | <b>Algunos aspectos de la selección sobre varios caracteres.</b>   | <b>79</b> |
| <b>4.3</b> | <b>Cálculo de los parámetros genéticos y efectos ambientales de los caracteres considerados</b>  | <b>83</b> |
| 4.3.1      | Composición de leche   | 83        |
| 4.3.1.1    | Material   | 83        |
| 4.3.1.1.1  | Depuración de los datos  | 84        |
| 4.3.1.1.2  | Cálculo y precorrección de los caracteres  | 84        |
| 4.3.1.2    | Métodos  | 87        |
| 4.3.1.3    | Resultados y discusión   | 89        |
| 4.3.1.3.1  | Parámetros genéticos   | 89        |
| 4.3.1.4    | Conclusiones   | 94        |
| 4.3.2      | Morfología mamaria   | 95        |
| 4.3.2.1    | Material   | 95        |
| 4.3.2.2    | Métodos  | 97        |
| 4.3.2.2.1  | Estudio de los efectos ambientales   | 97        |
| 4.3.2.2.2  | Estimación de parámetros genéticos   | 98        |
| 4.3.2.3    | Resultados y discusión   | 101       |
| 4.3.2.3.1  | Efectos ambientales  | 101       |
| 4.3.2.3.2  | Parámetros genéticos   | 106       |

|            |   |            |
|------------|---|------------|
| 4.3.2.4    | Conclusiones  | 111        |
| 4.3.3      | Estimación conjunta para caracteres de producción y morfología mamaria  | 111        |
| 4.3.3.1    | Material y métodos  | 111        |
| 4.3.3.2    | Resultados  | 113        |
| 4.3.3.3    | Conclusiones  | 115        |
| 4.3.4      | Conclusiones de la estima de parámetros genéticos   | 116        |
| <b>4.4</b> | <b>Búsqueda de un criterio de selección para una selección conjunta de lactación tipo, contenidos y morfología mamaria.</b> | <b>117</b> |
| 4.4.1      | Criterio incluyendo lactación tipo y contenidos   | 117        |
| 4.4.1.1    | Definición del objetivo de selección  | 118        |
| 4.4.1.2    | Material y métodos  | 120        |
| 4.4.1.3    | Respuestas genéticas correlacionadas a selección para cantidad de leche   | 122        |
| 4.4.1.4    | Respuestas genéticas para diferentes criterios de selección   | 122        |
| 4.4.1.5    | Utilización de criterios de selección que sólo incluyen cantidad de leche y contenido de proteína                           | 126        |
| 4.4.2      | Criterio incluyendo lactación tipo y caracteres de morfología mamaria   | 129        |
| 4.4.2.1    | Definición del objetivo de selección  | 129        |
| 4.4.2.2    | Material y métodos  | 130        |
| 4.4.2.3    | Respuestas genéticas correlacionadas a selección para cantidad de leche   | 130        |
| 4.4.2.4    | Respuestas genéticas para diferentes criterios de selección   | 131        |
| 4.4.2.5    | Elección del criterio de selección  | 134        |
| 4.4.3      | Criterio global incluyendo lactación tipo, contenidos y morfología mamaria  | 135        |
| 4.4.4      | Conclusiones de la búsqueda de un criterio de selección   | 138        |
| <b>5</b>   | <b>DISCUSIÓN GENERAL</b>  | <b>139</b> |
|            | <b>CONCLUSIONES</b>   | <b>141</b> |
|            | <b>RESUMEN</b>  | <b>143</b> |
|            | <b>LABURPENA</b>  | <b>146</b> |
|            | <b>SUMMARY</b>  | <b>149</b> |
|            | <b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>   | <b>153</b> |





## Índice de tablas

|   |    |
|---|----|
| Tabla 1-1. <i>Producción de leche de oveja en el mundo (toneladas de leche anuales).</i> .....  | 1  |
| Tabla 1-2. <i>Características de las principales razas europeas de ovino de leche con esquema de selección.</i> .....   | 2  |
| Tabla 2-1. <i>Heredabilidades estimadas para algunas razas con esquema de mejora.</i> .....   | 15 |
| Tabla 2-2. <i>Características de los datos de lactación tipo.</i> .....   | 16 |
| Tabla 2-3. <i>Evolución del porcentaje de genealogía conocida en los datos de lactación tipo recogidos en cada campaña.</i> .....   | 16 |
| Tabla 2-4. <i>Parámetros genéticos (<math>\pm</math> error estándar) de lactación tipo: varianzas aditiva, permanente y residual (en litros<sup>2</sup>) y ratios (heredabilidad y repetibilidad).</i> .....                                  | 18 |
| Tabla 2-5. <i>Parámetros vía madre de macho.</i> .....  | 22 |
| Tabla 2-6. <i>Parámetros vía madre de hembra.</i> .....   | 22 |
| Tabla 2-7. <i>Parámetros vía macho en testaje-hembra.</i> .....   | 23 |
| Tabla 2-8. <i>Parámetros vía macho mejorante-hembra.</i> .....  | 24 |
| Tabla 2-9. <i>Parámetros vía macho –macho.</i> .....  | 24 |
| Tabla 2-10. <i>Estima del progreso genético en Latxa Cara Rubia.</i> .....  | 25 |
| Tabla 2-11. <i>Estima del progreso genético en Latxa Cara Negra.</i> .....  | 25 |
| Tabla 2-12. <i>Importancia relativa de cada vía de progreso genético en diferentes especies y razas lecheras.</i> .....   | 25 |
| Tabla 2-13. <i>Comparación de los progresos genéticos teóricos y estimados según valoraciones BLUP.</i> .....   | 26 |
| Tabla 3-1. <i>Tipificación de la interacción edad-número de parto.</i> .....  | 31 |
| Tabla 3-2. <i>Características de los ficheros utilizados en la comparación de modelos de valoración.</i> .....  | 31 |
| Tabla 3-3. <i>Número y porcentaje respecto al total de grupos de comparación según el número de animales que comprenden, en Latxa Cara Rubia.</i> .....   | 32 |
| Tabla 3-4. <i>Número y porcentaje respecto al total de grupos de comparación según el número de animales que comprenden, en Latxa Cara Negra.</i> .....   | 32 |
| Tabla 3-5. <i>Escala de evidencia del factor de Bayes de dos modelos <math>M_1</math> y <math>M_2</math> según Kass y Raftery (1995).</i> .....   | 36 |
| Tabla 3-6. <i>Parámetros genéticos estimados mediante muestreo de Gibbs para Latxa Cara Rubia, utilizando un a priori vago para los efectos fijos.</i> .....  | 52 |
| Tabla 3-7. <i>Parámetros genéticos estimados mediante muestreo de Gibbs para Latxa Cara Negra, utilizando un a priori vago para los efectos fijos.</i> .....  | 52 |
| Tabla 3-8. <i>Estimas del logaritmo de la densidad marginal de los datos, <math>\log[\hat{p}(\mathbf{y}   M)]</math>, según diferentes modelos y distribuciones a priori de los efectos fijos.</i> .....                                      | 55 |
| Tabla 3-9. <i>Factores de Bayes <math>[p(\mathbf{y}   \text{Modelo 1})/p(\mathbf{y}   \text{Modelo 2})]</math> para diferentes modelos, utilizando diferentes distribuciones a priori de los efectos fijos, para Latxa Cara Rubia.</i> .....  | 56 |
| Tabla 3-10. <i>Factores de Bayes <math>[p(\mathbf{y}   \text{Modelo 1})/p(\mathbf{y}   \text{Modelo 2})]</math> para diferentes modelos, utilizando diferentes distribuciones a priori de los efectos fijos, para Latxa Cara Negra.</i> ..... | 56 |
| Tabla 3-11. <i>Estimas del logaritmo de la densidad posterior de los datos, <math>\log[\hat{p}(\mathbf{y}   \mathbf{y}, M)]</math>, según diferentes modelos y diferentes distribuciones a priori de los efectos fijos.</i> .....             | 59 |

|  |    |
|--|----|
| Tabla 3-12. <i>Estimas del logaritmo de la pseudo-densidad predictiva de los datos, según diferentes modelos y diferentes distribuciones a priori de los efectos fijos.</i> .....  | 60 |
| Tabla 3-13. <i>Resultados de las funciones de chequeo de las distribuciones predictivas en Latxa Cara Rubia con diferentes distribuciones a priori de los efectos fijos.</i> .....   | 61 |
| Tabla 3-14. <i>Resultados de las funciones de chequeo de las distribuciones predictivas en Latxa Cara Negra.</i> .....   | 61 |
| Tabla 3-15. <i>DIC para los distintos modelos en Latxa Cara Rubia, utilizando un a priori vago para los efectos fijos.</i> .....   | 62 |
| Tabla 3-16. <i>DIC para los distintos modelos en Latxa Cara Rubia, utilizando un a priori informativo para los efectos fijos.</i> .....  | 62 |
| Tabla 3-17. <i>DIC para los distintos modelos en Latxa Cara Negra, utilizando un a priori vago para los efectos fijos.</i> .....   | 63 |
| Tabla 3-18. <i>DIC para los distintos modelos en Latxa Cara Negra, utilizando un a priori informativo para los efectos fijos.</i> .....  | 63 |
| Tabla 3-19. <i>Otras medidas de ajuste dada la estima de <math>\theta</math> para los distintos modelos con diferentes distribuciones a priori de los efectos fijos, Latxa Cara Rubia.</i> .....                           | 64 |
| Tabla 3-20. <i>Otras medidas de ajuste dada la estima de <math>\theta</math> para los distintos modelos con diferentes distribuciones a priori de los efectos fijos, Latxa Cara Negra.</i> .....                           | 64 |
| Tabla 4-1. <i>Precisión en la estima de cantidad de leche con diferentes alternativas de simplificación del control lechero (Barillet, 1990b).</i> .....   | 70 |
| Tabla 4-2. <i>Precisión en la estima de caracteres de composición de leche con muestreo parcial en esquema AC de mañana (3-4 controles en el centro de la lactación) (Barillet, 1990b).</i> .....                          | 71 |
| Tabla 4-3. <i>Distribución de controles con muestra de leche a lo largo de la lactación y efecto de su combinación (CTC) en los porcentajes de grasa y proteína.</i> .....   | 85 |
| Tabla 4-4. <i>Estadísticos de los datos.</i> .....   | 86 |
| Tabla 4-5. <i>Descripción del fichero de datos.</i> .....  | 87 |
| Tabla 4-6. <i>Distribución de los datos según el grado de conocimiento de genealogía del animal.</i> .....   | 87 |
| Tabla 4-7. <i>Estimas REML de los componentes de varianza de los caracteres de lactación tipo (litros<sup>2</sup>), cantidades de grasa y proteína (kg) y porcentajes de grasa y proteína (partes por diez mil).</i> ..... | 89 |
| Tabla 4-8. <i>Varianza aditiva estimada para los caracteres de composición en otras razas europeas.</i> .....  | 89 |
| Tabla 4-9. <i>Estimas REML de las correlaciones genéticas entre caracteres. En la diagonal y en negrita, heredabilidades de los mismos.</i> .....  | 90 |
| Tabla 4-10. <i>Heredabilidades estimadas en otras razas europeas.</i> .....  | 91 |
| Tabla 4-11. <i>Estimas de las correlaciones genéticas entre caracteres de composición de leche para otras razas europeas. En la diagonal y en negrita, heredabilidades de los mismos.</i> .....                            | 91 |
| Tabla 4-12. <i>Estimas REML de las correlaciones entre caracteres para el efecto permanente. En la diagonal y en negrita, cantidad de varianza explicada por este efecto.</i> .....  | 92 |
| Tabla 4-13. <i>Estimas REML de las correlaciones entre caracteres para el residuo. En la diagonal y en negrita, cantidad de varianza explicada por este efecto.</i> .....  | 93 |
| Tabla 4-14. <i>Estimas REML de las correlaciones fenotípicas corregidas entre caracteres.</i> .....  | 93 |
| Tabla 4-15. <i>Repetibilidades de cada carácter.</i> .....   | 93 |
| Tabla 4-16. <i>Principales características de los datos de morfología mamaria.</i> .....   | 96 |
| Tabla 4-17. <i>Descripción del fichero de datos.</i> .....   | 96 |

|  |     |
|--|-----|
| Tabla 4-18. <i>Distribución de los animales en datos según el grado de conocimiento de genealogía del animal.</i> .....  | 96  |
| Tabla 4-19. <i>Distribución de padres según el número de hijas en datos.</i> .....   | 96  |
| Tabla 4-20. <i>Distribución de los datos según la campaña, el índice edad-número de parto (IEDNP) y el mes de lactación (ML).</i> .....  | 98  |
| Tabla 4-21. <i>Diferencia máxima (<math>\pm</math> error estándar) entre estimas del efecto Rebaño-año, cuando se incluyó la covariable PEDC en el modelo de análisis.</i> .....   | 101 |
| Tabla 4-22. <i>Efecto (medias mínimo-cuadráticas<sup>*</sup>) del factor combinado edad-número de parto, cuando se incluyó la covariable PEDC en el modelo de análisis.</i> .....  | 102 |
| Tabla 4-23. <i>Coefficientes de regresión (<math>\pm</math> error estándar, en puntos/litro) de los caracteres de ubre en la covariable PEDC respecto a los caracteres de morfología mamaria.</i> 102  |     |
| Tabla 4-24. <i>Diferencia máxima (<math>\pm</math> error estándar) entre estimas del efecto Rebaño-campaña, cuando no se incluyó la covariable PEDC en el análisis.</i> .....  | 103 |
| Tabla 4-25. <i>Efecto (medias mínimo-cuadráticas<sup>*</sup>) del factor combinado edad-número de parto, cuando no se incluyó la covariable PEDC en el análisis.</i> .....   | 104 |
| Tabla 4-26. <i>Estimas REML de los componentes de varianza de los caracteres de ubre (puntos<sup>2</sup>) y lactación tipo (litros<sup>2</sup>), para los efectos aditivo (a), permanente entre lactaciones (bpe), permanente intralactación (wpe) y residual (e).</i> ..... | 106 |
| Tabla 4-27. <i>Estimas REML de las correlaciones genéticas entre caracteres. En la diagonal y en negrita, heredabilidades de los caracteres.</i> .....   | 107 |
| Tabla 4-28. <i>Heredabilidades de los caracteres de morfología mamaria estimadas en otras razas europeas.</i> .....  | 107 |
| Tabla 4-29. <i>Correlaciones de los caracteres de morfología mamaria con el carácter cantidad de leche estimadas en otras razas europeas.</i> .....  | 107 |
| Tabla 4-30. <i>Estimas REML de las correlaciones entre caracteres para el efecto permanente interlactación (bpe). En la diagonal y en negrita, cantidad de varianza explicada por este efecto aleatorio.</i> .....   | 109 |
| Tabla 4-31. <i>Estimas REML de las correlaciones para el efecto permanente intralactación (wpe) entre caracteres. En la diagonal y en negrita, cantidad de varianza explicada por este efecto aleatorio.</i> .....   | 109 |
| Tabla 4-32. <i>Estimas REML de las correlaciones entre caracteres para el residuo. En la diagonal y en negrita, cantidad de varianza explicada por el mismo.</i> .....   | 110 |
| Tabla 4-33. <i>Estimas REML de las correlaciones fenotípicas corregidas entre caracteres.</i> .....  | 110 |
| Tabla 4-34. <i>Repetibilidades de los caracteres entre lactaciones sucesivas y dentro de la misma lactación.</i> .....   | 111 |
| Tabla 4-35. <i>Principales características de los datos de la estima conjunta de parámetros genéticos para caracteres de producción y morfología mamaria.</i> .....  | 112 |
| Tabla 4-36. <i>Descripción del fichero de datos de la estima conjunta de parámetros genéticos para caracteres de producción y morfología mamaria.</i> .....  | 113 |
| Tabla 4-37. <i>Distribución de los datos de la estima conjunta de parámetros genéticos para caracteres de producción y morfología mamaria, según el grado de conocimiento de genealogía del animal.</i> .....  | 113 |
| Tabla 4-38. <i>Estimas REML de los componentes de varianza de lactación tipo, caracteres de ubre y caracteres de composición para los efectos aditivo (a) y residual (e).</i> .....  | 114 |
| Tabla 4-39. <i>Estimas REML de las correlaciones genéticas entre lactación tipo, caracteres de ubre y caracteres de composición. En la diagonal y en negrita, heredabilidades de los mismos.</i> .....   | 114 |

|   |     |
|---|-----|
| Tabla 4-40. <i>Estimas REML , estimadas en los apartados anteriores, de las correlaciones genéticas entre lactación tipo, caracteres de ubre y caracteres de composición. En la diagonal y en negrita, heredabilidades de los mismos. ....</i>  | 115 |
| Tabla 4-41. <i>Estimas REML de las correlaciones residuales entre lactación tipo, caracteres de ubre y caracteres de composición. ....</i>  | 115 |
| Tabla 4-42. <i>Un baremo real de pago por calidad de la leche de oveja.....</i>   | 120 |
| Tabla 4-43. <i>Respuestas a diferentes criterios globales de selección para todos los caracteres considerados.....</i>  | 137 |
| Tabla 4-44. <i>Respuestas (medias y desviaciones estándar) a diferentes criterios globales de selección para todos los caracteres considerados, utilizando la varianza estimada para calcular los índices y una varianza “verdadera” obtenida al azar para calcular las respuestas.....</i> | 138 |

## Índice de gráficos

|  |     |
|--|-----|
| Gráfico 1-1. <i>Distribución de razas y ecotipos de ovino lechero en la CAPV y Navarra.</i> .....  | 5   |
| Gráfico 1-2. <i>Evolución del censo de hembras en control lechero.</i> .....   | 8   |
| Gráfico 1-3. <i>Evolución del número de rebaños inscritos en control lechero.</i> .....  | 8   |
| Gráfico 1-4. <i>Evolución del número de lactaciones calculadas cada año dentro del programa de Control Lechero.</i> .....  | 9   |
| Gráfico 1-5. <i>Descripción del esquema de selección de la raza Latxa *</i> .....  | 11  |
| Gráfico 2-1 <i>Tendencia genética de Latxa Cara Rubia. Medias de los valores aditivos estimados de las hembras nacidas en el año de referencia.</i> .....  | 27  |
| Gráfico 2-2 <i>Tendencia genética de Latxa Cara Negra. Medias de los valores aditivos estimados de las hembras nacidas en el año de referencia.</i> .....  | 27  |
| Gráfico 3-1. <i>Secuencia del muestreo de la heredabilidad según el método de las “cadenas paralelas” para las 1000 primeras iteraciones del muestreo de Gibbs en el modelo RAM, en Latxa Cara Rubia.</i> .....  | 51  |
| Gráfico 3-2. <i>Densidad posterior de la heredabilidad para el modelo RAM en Latxa Cara Rubia, utilizando un a priori vago para los efectos fijos.</i> .....   | 53  |
| Gráfico 3-3. <i>Distribución posterior de los valores del logaritmo de la verosimilitud, dado el vector de parámetros <math>\theta_i</math> muestreado en cada iteración del muestreo de Gibbs, en el modelo RAM, Latxa Cara Rubia, utilizando un a priori vago para los efectos fijos.</i> ..                 | 54  |
| Gráfico 3-4. <i>Evolución de la estima del logaritmo de la densidad marginal de los datos a lo largo del proceso de muestreo para cada modelo, con dos cadenas diferentes por modelo (1 y 2), en Latxa Cara Rubia, utilizando un a priori “vago” para los efectos fijos.</i> .....                             | 58  |
| Gráfico 3-5. <i>Evolución de la estima del logaritmo de la densidad marginal de los datos a lo largo del proceso de muestreo para cada modelo, en Latxa Cara Negra, utilizando un a priori “vago” para los efectos fijos.</i> .....  | 58  |
| Gráfico 4-1. <i>Destino de la leche de oveja producida en la CAPV.</i> .....   | 67  |
| Gráfico 4-2. <i>Evolución de los porcentajes de grasa y proteína de leche de tanque en los rebaños del control lechero en los últimos años.</i> .....  | 68  |
| Gráfico 4-3. <i>Escalas lineales para los caracteres de morfología mamaria.</i> .....  | 76  |
| Gráfico 4-4. <i>Comparación de escalas lineales para los caracteres de morfología mamaria en diferentes países.</i> .....  | 78  |
| Gráfico 4-5. <i>Distribución de los caracteres de morfología mamaria.</i> .....  | 97  |
| Gráfico 4-6. <i>Efecto (medias mínimo-cuadráticas*) del mes de lactación en los caracteres de morfología mamaria, cuando se incluyó la covariable PEDC en el modelo de análisis.</i> .....   | 105 |
| Gráfico 4-7. <i>Efecto (medias mínimo-cuadráticas*) del mes de lactación en los caracteres de morfología mamaria, cuando no se incluyó la covariable PEDC en el modelo.</i> .  | 105 |
| Gráfico 4-8. <i>Descripción del progreso genético a 10 años del carácter lactación tipo, según un criterio de selección estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo, <math>k_1</math> para porcentaje de grasa (PG) y <math>k_2</math> para porcentaje de proteína (PP).</i> .....           | 123 |
| Gráfico 4-9. <i>Descripción del progreso genético a 10 años del carácter porcentaje de grasa (PG), según un criterio de selección estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo, <math>k_1</math> para porcentaje de grasa (PG) y <math>k_2</math> para porcentaje de proteína (PP).</i> ..... | 123 |
| Gráfico 4-10. <i>Descripción del progreso genético a 10 años del carácter porcentaje de proteína (PP), según un criterio de selección estandarizado que combina unos pesos</i>   |     |

|  |     |
|--|-----|
| de 1 para lactación tipo, $k_1$ para porcentaje de grasa (PG) y $k_2$ para porcentaje de proteína (PP). .....  | 124 |
| Gráfico 4-11. Descripción del progreso genético a 10 años para los ingresos por venta de leche, según un criterio de selección estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo, $k_1$ para porcentaje de grasa (PG) y $k_2$ para porcentaje de proteína (PP). El sistema de pagos considerado por venta de leche se ha expuesto en la Tabla 4-42. .... | 124 |
| Gráfico 4-12. Descripción del progreso genético a 10 años del carácter lactación tipo, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo, $k_1$ para porcentaje de grasa (PG) y $k_2$ para porcentaje de proteína (PP), cuando no se conoce el contenido en grasa. ....   | 127 |
| Gráfico 4-13. Descripción del progreso genético a 10 años del carácter porcentaje de grasa, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo, $k_1$ para porcentaje de grasa (PG) y $k_2$ para porcentaje de proteína (PP), cuando no se conoce el contenido en grasa. ....  | 128 |
| Gráfico 4-14 Descripción del progreso genético a 10 años del carácter porcentaje de proteína, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo, $k_1$ para porcentaje de grasa (PG) y $k_2$ para porcentaje de proteína (PP), cuando no se conoce el contenido en grasa. ....  | 128 |
| Gráfico 4-15. Descripción del progreso genético a 10 años para los ingresos por venta de leche, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo, $k_1$ para porcentaje de grasa (PG) y $k_2$ para porcentaje de proteína (PP), cuando no se conoce el contenido en grasa. ....  | 129 |
| Gráfico 4-16. Descripción del progreso genético a 10 años del carácter lactación tipo, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo, $k_1$ para inserción y $k_2$ para posición de pezón. ....   | 132 |
| Gráfico 4-17. Descripción del progreso genético a 10 años del carácter profundidad de ubre, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo, $k_1$ para inserción y $k_2$ para posición de pezón. ....  | 132 |
| Gráfico 4-18. Descripción del progreso genético a 10 años del carácter inserción de ubre, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo, $k_1$ para inserción y $k_2$ para posición de pezón. ....  | 133 |
| Gráfico 4-19. Descripción del progreso genético a 10 años del carácter posición de pezón, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo, $k_1$ para inserción y $k_2$ para posición de pezón. ....  | 133 |
| Gráfico 4-20. Descripción del progreso genético a 10 años del carácter tamaño de pezón, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo, $k_1$ para inserción y $k_2$ para posición de pezón. ....  | 134 |

# 1 Introducción y objetivos

## 1.1 Introducción: los esquemas de selección de ovino lechero

### 1.1.1 Los esquemas de selección del ovino lechero en Europa

Históricamente, la producción de ovino lechero se ha concentrado principalmente en la cuenca mediterránea y algunos países asiáticos (especialmente de Oriente Medio) y africanos. En la Tabla 1-1 se presentan las producciones estimadas en el año 2000 de los principales países y continentes (FAOSTAT, 2001).

**Tabla 1-1.** Producción de leche de oveja en el mundo (toneladas de leche anuales).

|         |           | Mundo      | 8.171.842 |          |           |
|---------|-----------|------------|-----------|----------|-----------|
| Africa  | 1.629.448 | Asia       | 3.630.605 | Europa   | 2.876.369 |
| Argelia | 465.000   | China      | 925.000   | Rumanía  | 348.000   |
| Sudán   | 430.000   | Afganistán | 265.500   | Bulgaria | 106.200   |
| Somalia | 220.000   | Irán       | 549.000   | Grecia   | 670.000   |
|         |           | Iraq       | 157.500   | Italia   | 850.000   |
|         |           | Siria      | 475.000   | Francia  | 246.700   |
|         |           | Turquía    | 785.000   | España   | 306.000   |
|         |           |            |           | Portugal | 98.000    |

A diferencia del vacuno lechero, el ovino lechero se caracteriza por la gran diversidad de sus sistemas de producción, tanto a nivel de razas empleadas como de manejo. En general, y tras algunas experiencias realizadas en los años 60-70 en las que se trabajó sobre cruzamientos, importación de razas foráneas y cruces por absorción, se ha llegado a una situación de equilibrio en la que cada región de producción mantiene su raza local. Sin embargo se dan algunas excepciones, como la creación de la raza Assaf en Israel (Barillet, 1997; Hojman, 2000) y su fuerte implantación en España (Ugarte *et al.*, 2001a). El mantenimiento de las razas locales se ve justificado por dos razones principales: la fuerte interacción genotipo-ambiente, que frecuentemente provoca la inadaptación de razas foráneas lo que hace necesario un fuerte cambio de manejo, y la menor relevancia económica del ovino lechero, que ha inhibido tanto los grandes movimientos de material genético (como sucedió con el vacuno frisón) como los citados cambios de manejo para adaptarse a las exigencias de las diferentes razas (como ocurre en el porcino intensivo).

El hecho de que la casi totalidad de la leche de oveja se destina a la fabricación de quesos de alta calidad y frecuentemente amparados bajo distintivos de calidad (D.O., AOC, etc.) es otro aspecto importante a tener en cuenta, aunque no sea zootécnico. Este hecho determina tanto los posibles métodos como los objetivos de selección. De hecho, numerosas denominaciones de origen establecen en su normativa que los quesos sólo podrán ser elaborados con leche de razas locales, lo que ocasiona que en algunas áreas se impida o dificulte la introducción de razas foráneas.

También es interesante destacar que el ovino lechero, aunque de baja importancia económica en relación al resto de subsectores agrarios, presenta otros valores añadidos. El mantenimiento del sector ovino ayuda al sostenimiento de la población rural y al



mantenimiento de la biodiversidad característica de las zonas de pastoreo. Esto no se indica de forma explícita en la formulación de los objetivos de selección, pero es algo que se ha procurado tomar en cuenta en la creación y funcionamiento de los esquemas ya que dichos programas se han planteado para realizar la selección y mejora manteniendo el sistema de producción.

En cualquier caso, actualmente la tendencia en la mejora genética del ovino lechero en los países europeos es la selección de razas locales dentro de su propio medio de producción. Sólo unas pocas razas están siendo objeto de un esquema de selección riguroso y que implique a un amplio sector del censo y a un amplio número de animales.

Estas razas son: en Francia, la Lacaune y las razas pirenaicas (Manech, en sus ecotipos de Tête Noire y Tête Rousse, y Basco-Bearnaise); en Italia, la raza Sarda; en España, las razas Latxa (en sus ecotipos de Cara Negra y Cara Rubia), la raza Manchega y la raza Churra.

Existen numerosas publicaciones donde se describen los diferentes esquemas de selección (Astruc y Barillet, 1998; Barillet, 1997; Astruc *et al.*, 1997; Ugarte *et al.*, 1996b; Pérez-Guzmán *et al.*, 1996; De la Fuente *et al.*, 1996b; Sanna *et al.*, 2001; San Primitivo y De la Fuente, 2000), así como las periódicas encuestas del International Committee for Animal Recording o ICAR, de la que la más reciente corresponde al año 2000 (Astruc y Barillet, 2000). En la Tabla 1-2 se muestran las principales características de dichas razas según la encuesta citada.

**Tabla 1-2.** Características de las principales razas europeas de ovino de leche con esquema de selección.

| Raza                        | Censo total | En control lechero<br>(% de la población) | Nº de IA<br>anuales | Nº de machos<br>testados por año |
|-----------------------------|-------------|---|---------------------|----------------------------------|
| Lacaune                     | 825.000     | 165.932 (20%)                             | 135.000             | 470                              |
| Manech &<br>Basco-bearnaise | 470.000     | 98.673 (21%)                              | 53.300              | 190                              |
| Sarda                       | 4.700.000   | 195.610 (4%)                              | 23.100              | 80                               |
| Churra                      | 750.000     | 27.150 (4%)                               | 14.685              | 40                               |
| Latxa Cara Negra            | 277.400     | 61.747 (22%)                              | 14.491              | 58                               |
| Latxa Cara Rubia            | 160.800     | 21.659 (14%)                              | 6.097               | 26                               |
| Manchega                    | 925.000     | 38.844 (4,2%)                             | 16.974              | 43                               |

### 1.1.2 Las especificidades del ovino lechero en relación a los programas de selección

La especie ovina presenta varias características biológicas y zootécnicas que condicionan el desarrollo de un esquema o programa de selección, siendo necesario adaptar las herramientas de selección desarrolladas en un principio en el vacuno lechero a la especie ovina (Barillet, 1997). A continuación se exponen algunas de ellas:

- En el sistema de manejo más habitual los corderos son amamantados por sus madres durante aproximadamente un mes, y éstas son ordeñadas una vez

destetados los corderos y, en ocasiones, simultáneamente. Es necesario tener en cuenta estos aspectos dentro del programa de control de producciones.

- Habitualmente, las parideras son estacionales. Esto tiene importantes repercusiones a la hora de la planificación reproductiva, el control de producciones e incluso la evaluación genética.
- El gran número de animales productivos por rebaño y sus relativamente bajas producciones encarecen el control de producciones individual en relación a los ingresos. Por tanto, es necesario buscar estrategias de simplificación del control de producciones y/o esquemas piramidales de selección donde solamente una parte de los rebaños de la población son sometidos a control lechero y valoraciones genéticas.
- La inseminación artificial (IA) está fuertemente condicionada por la fisiología del aparato reproductivo de la hembra. En los esquemas de selección citados habitualmente se realiza inseminación cervical con semen refrigerado a 15° C (a excepción de la raza Churra, que realiza inseminaciones intrauterinas con semen congelado). La concentración de espermatozoides por dosis debe ser mucho mayor que con semen congelado, lo cual reduce la capacidad de difusión de los machos. Sin embargo, el coste es muy inferior y no es necesario material quirúrgico ni personal especializado para realizar la inseminación. Todas estas razones explican la poca relevancia de la IA (Tabla 1-2) en el ganado ovino lechero en relación al vacuno lechero, donde la inseminación artificial con semen congelado no requiere una especialización técnica del personal.
- Se insemina simultáneamente un gran número de animales del mismo rebaño cuyos celos han sido previamente sincronizados. A diferencia del vacuno, y dada la dificultad práctica de detección de celos de forma individual, no se repiten inseminaciones sobre un mismo animal, y los celos de retorno son cubiertos en monta natural por los moruecos presentes en el rebaño. De esta manera, solamente una parte de los animales nacidos proviene de los machos de inseminación, teniendo la monta natural un papel muy importante.

### 1.1.3 El control de producciones

El control de producciones en ovino lechero está regulado por la normativa elaborada por la ICAR (ICAR, 1995b; ICAR, 1995a). La normativa específica del control lechero ovino se puede resumir en los siguientes puntos:

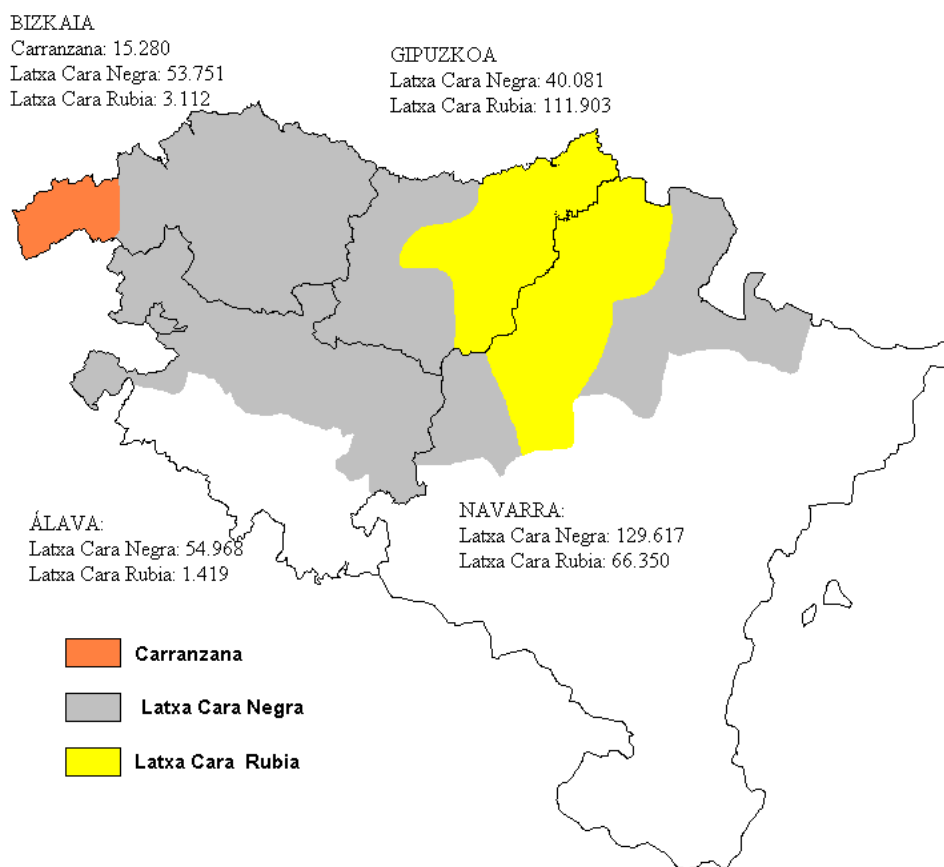
- El primer control lechero del rebaño se realizará entre los días 4 a 15 después del inicio del ordeño del rebaño. Estos controles se realizan aproximadamente cada 30 días, oscilando este intervalo entre 28 y 34.
- Actualmente sólo se admite el control de producción a los animales que están en ordeño exclusivo, esto es, que no amamantan corderos. El primer control lechero para un animal debe haber tenido lugar antes de los 52 días desde el completo destete de los corderos.
- Se admite un intervalo entre controles sucesivos de una misma oveja de hasta 70 días. De esta manera se pretende evitar que la ausencia del registro de un control lechero para dicha oveja conlleve la pérdida de todos sus datos.

- La producción a lo largo de la lactación puede ser calculada desde el parto o bien desde el destete completo de los corderos, a criterio del organismo responsable del control lechero, y es en la presentación de resultados donde se debe indicar cuál es el período considerado. La longitud de dicho período, atendiendo a la diversidad de sistemas de producción, depende del criterio de cada organismo. El cálculo de la producción total será realizado por el método de Fleischmann u otro de precisión equivalente.
- Se aceptan dos métodos de simplificación del control lechero de cantidad de leche producida. En uno de ellos (AC), se controla exclusivamente uno de los dos ordeños diarios (bien por la mañana, bien por la tarde), controlando también la cantidad de leche ordeñada en el rebaño el día de control. En el otro método (AT), se alternan las visitas del controlador de forma que una sea por la mañana, otra por la tarde, etc. Mediante estos sistemas simplificados, se aligera el trabajo de control con sólo una ligera pérdida de precisión respecto al control de los dos ordeños diarios, suponiendo además un importante ahorro económico.
- Para el control lechero cualitativo no existe una normativa específica, pero se recomienda que si se intenta simplificar de alguna manera se debe intentar controlar al menos todas las ovejas presentes pertenecientes a la misma categoría o clase de edad, para realizar un muestreo representativo.

### 1.1.4 El esquema de selección de la raza Latxa

Los esquemas de selección de las razas Latxa y Carranzana se iniciaron en la Comunidad Autónoma del País Vasco (CAPV) en 1984 y en Navarra (sólo para la raza Latxa) en 1986. Numerosas publicaciones describen el esquema de selección (Armendáriz y Mendizábal, 1993; Hanocq *et al.*, 1993; Hanocq, 1993; Hanocq *et al.*, 1993; Ugarte *et al.*, 1994; Ugarte *et al.*, 1995a; Ugarte *et al.*, 1995b; Ugarte *et al.*, 1996b; Ugarte *et al.*, 1997a; Urarte *et al.*, 1999).

Dentro de la raza Latxa existen dos ecotipos: Latxa Cara Negra y Latxa Cara Rubia. Ambos están distribuidos por la CAPV y Navarra, si bien los ecotipos de Latxa Cara Negra de la CAPV y Navarra forman esquemas de selección diferenciados, debido principalmente a las notorias diferencias en morfología entre ambos. El ecotipo de Navarra presenta ausencia de lana en la frente, faneros de color negro y presencia general de cuernos bien desarrollados en las hembras, mientras que en la CAPV es frecuente la presencia de lana en la frente (llamada “txufa”), el color de faneros es más claro y la presencia de cuernos en las hembras, así como el tamaño de los mismos, es mucho menor. En cambio, la Latxa Cara Rubia presenta un único esquema de selección para ambas comunidades. En el Gráfico 1-1 se presentan los censos y distribuciones para cada raza y ecotipo, si bien los límites son más difusos de lo que se puede representar en un mapa.



**Gráfico 1-1.** *Distribución de razas y ecotipos de ovino lechero en la CAPV y Navarra.*

En el presente trabajo se estudiarán el ecotipo de Latxa Cara Rubia y el ecotipo de Latxa Cara Negra de la CAPV. Así, cuando en el texto se hable de Cara Negra se debe entender que se refiere a Latxa Cara Negra de la CAPV.

Es importante destacar que la raza Latxa está presente también en la contigua región del País Vasco-Francés (departamento de Pyrénées Atlantiques) donde la raza es llamada Manech, y los ecotipos de Cara Rubia y Cara Negra son llamados respectivamente Tête Rousse y Tête Noire. Ambos ecotipos, así como la raza Basco-Bearnaise, tienen implantado un programa de selección efectivo desde 1975, fecha en que se creó la cooperativa de inseminación ovina de los Pirineos, CIOP (Barillet y Roussely, 1987).

#### 1.1.4.1 Cronología del programa de mejora

Cronológicamente los puntos más importantes del esquema de selección son:

1981- 1982: Creación de las asociaciones de criadores de raza Latxa de Álava, Gipuzkoa y Bizkaia. Redacción y discusión del programa de Control Lechero.

1982: Puesta en marcha del control lechero.

1983: Presentación y discusión del plan de selección.

1984: Comienza el plan de selección. Selección por ascendencia de 60 machos.

1985: Sustitución del método completo de control lechero (mañana y tarde) por el método alternado (Gabiña *et al.*, 1986).

Inicio del estudio sobre la utilización de métodos simplificados de control lechero cualitativo (María, 1988).

Inicio de la utilización de la inseminación artificial con semen refrigerado (Uarte *et al.*, 1987). Se realizaron 1.300 I.A. procedentes de 35 moruecos, de cuyos partos se guardaron para reposición 500 corderas. Con ellas, comienza el testaje de sementales sobre descendencia.

Convenio con el Departamento de Genética y Biología Animal de la Universidad del País Vasco para realizar el control de las genealogías mediante polimorfismos bioquímicos. Desde 2000 se realiza este control mediante marcadores moleculares.

1986: Convenio con el Departamento de Genética Cuantitativa y Mejora Animal del INIA para adoptar la metodología de comparación directa (BLUP) en la evaluación de reproductores.

1988: Primer catálogo de machos valorados.

Constitución de ARDIEKIN, S.A., sociedad encargada de la gestión del programa de selección.

Estudio sobre congelación de semen y su aplicación en inseminación artificial (Beltrán de Heredia *et al.*, 1989).

1989: Se constituye CONFELAC (Confederación de asociaciones de ovino Latxo y Carranzana) para la gestión del libro genealógico.

Se comienzan a registrar los datos sobre composición de leche para una experiencia de valoración genética para caracteres cualitativos. En 1992 se abandonó la experiencia debido a la incongruencia de los resultados.

1990: El Ministerio de Agricultura reconoce oficialmente el Libro Genealógico de las razas Latxa y Carranzana y encarga su gestión a CONFELAC.

Adquisición de 10 moruecos de Manech Tête Rousse para utilizar en Latxa Cara Rubia (Ugarte *et al.*, 1996a). Estos moruecos fueron puestos en testaje entre 1991 y 1992, utilizándose posteriormente también como mejorantes. También fueron importadas dosis de semen en los años 1985, 1988, 1992 y 1997, de forma que existen un total de 69 moruecos de este ecotipo en genealogía, si bien la mayoría con muy pocas hijas.

Inicio de las experiencias con implantes de melatonina en moruecos adultos para la eliminación de la estacionalidad reproductiva (Beltrán de Heredia, 1995).

1991: La asociación de criadores de Latxa de Navarra entra a participar con el 12,5% del capital en ARDIEKIN, que pasa a ser sociedad limitada, para trabajar en la selección de Latxa Cara Rubia.

Extensión de lactaciones a partir de datos incompletos (Gabiña *et al.*, 1991).

1993: Creación del programa informático que prepara los apareamientos dirigidos en la I.A.

1994: Utilización de tratamientos lumínicos en moruecos adultos para eliminación de la estacionalidad reproductiva (Beltrán de Heredia, 1995; Beltrán de Heredia *et al.*, 2001; Beltrán de Heredia *et al.*, 1995).

1995: Inclusión de grupos genéticos en el modelo de valoración (Ugarte *et al.*, 1997a; Ugarte *et al.*, 1996a).

Tratamientos lumínicos en corderos para testaje (Beltrán de Heredia, 1995; Beltrán de Heredia y Arranz, 2001; Beltrán de Heredia *et al.*, 1998).

1997: Comienzan los estudios para la incorporación de otros caracteres en el esquema de selección: morfología mamaria (Legarra *et al.*, 1999; Legarra *et al.*, 2001; Ugarte *et al.*, 2001b) y composición de leche (Legarra y Ugarte, 2001).

Intercambio de material genético (semen) con el esquema de Latxa Cara Negra en Navarra, de 1997 a 2000.

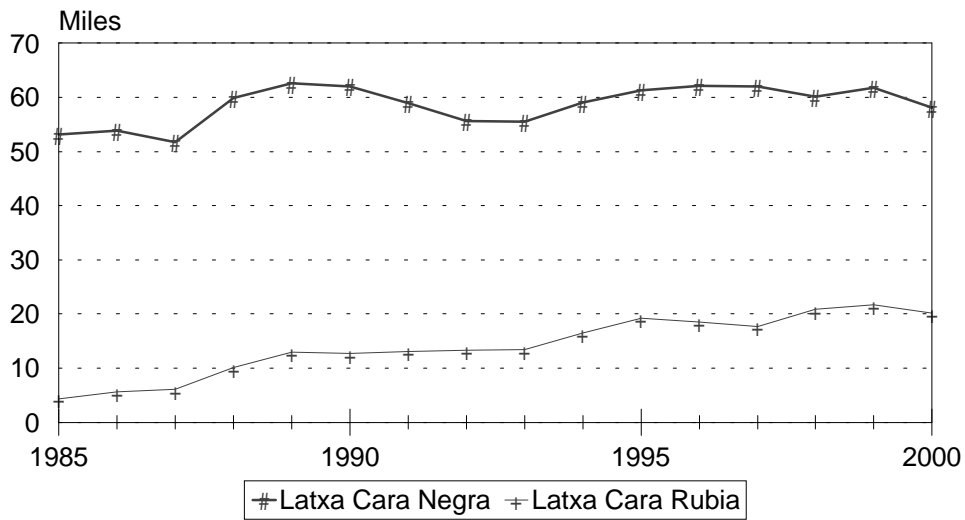
Experiencias mediante combinación de tratamientos con luz y melatonina en corderos para testaje (Beltrán de Heredia y Arranz, 2001; Beltrán de Heredia *et al.*, 1998; Beltrán de Heredia *et al.*, 2001). A partir de 2001 estos tratamientos se hacen de rutina.

1999: Comienza el control lechero cualitativo en una parte de los rebaños en control lechero. Para ello, en dichos rebaños se cambió del método simplificado alterno AT al método AC.

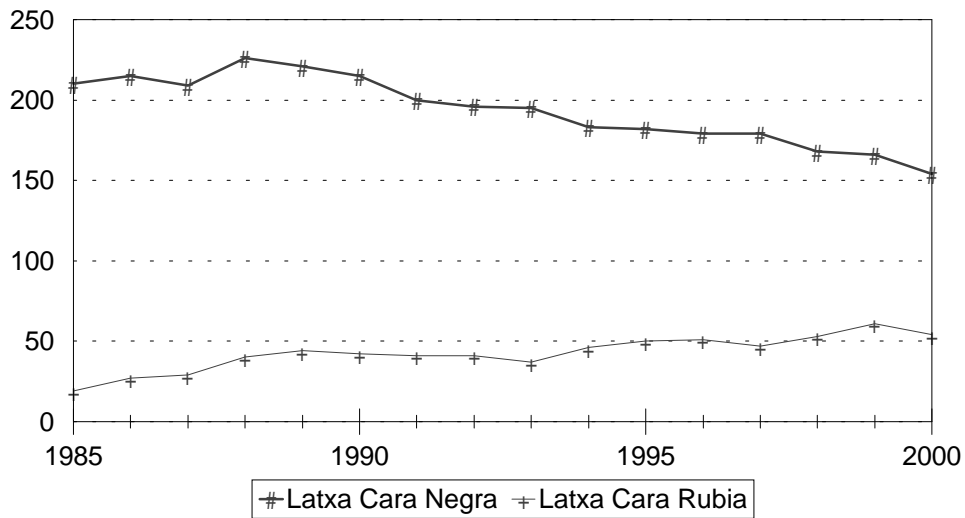
2001: Comienza el control de caracteres de morfología mamaria en una parte de los rebaños en control lechero.

Otros proyectos de interés, pero no tan directamente relacionados con el esquema de selección para producción de leche son el proyecto de selección preventiva contra susceptibilidad al prurito lumbar o “Scrapie” (Sanz-Parra *et al.*, 2001) y el estudio sobre la variabilidad genética de la estacionalidad reproductiva (Beltrán de Heredia *et al.*, 2001).

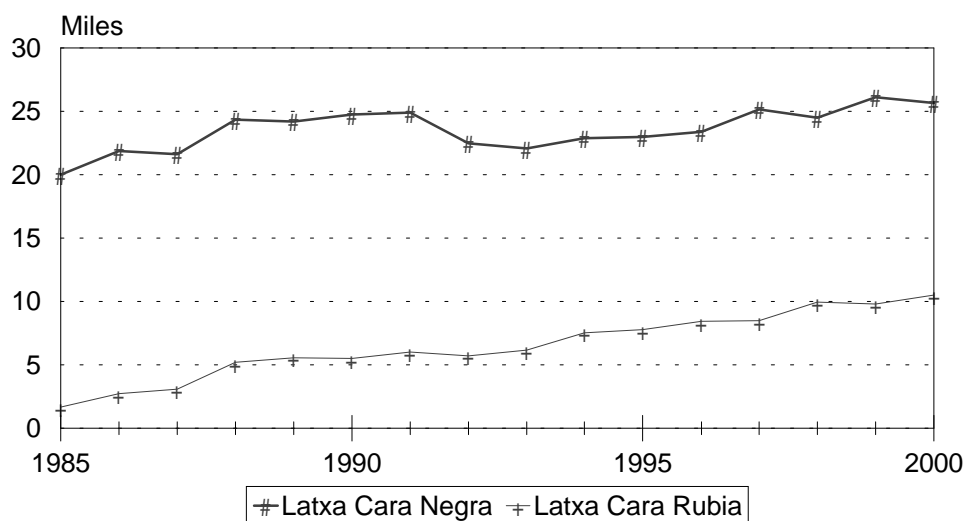
La evolución de los diferentes parámetros del esquema de mejora se puede apreciar del Gráfico 1-2 al Gráfico 1-4. En Latxa Cara Rubia, se observa un incremento paulatino del número de animales y una posterior estabilización, mientras que en Latxa Cara Negra el número de animales se ha mantenido más constante. En cuanto al número de rebaños, se puede observar un descenso en Latxa Cara Negra, debido principalmente a la retirada de rebaños poco implicados en el esquema. En cuanto a Latxa Cara Rubia, el número de rebaños ha aumentado paulatinamente. Para ambos ecotipos se puede apreciar el aumento de lactaciones calculadas cada año, que se debe no sólo al aumento del censo de animales en control lechero, sino también a una mayor fertilidad (hembras paridas sobre presentes) y a una mejor recogida de los datos de control lechero (mayor número de controles lecheros, etc.).



**Gráfico 1-2.** Evolución del censo de hembras en control lechero.



**Gráfico 1-3.** Evolución del número de rebaños inscritos en control lechero.



**Gráfico 1-4.** Evolución del número de lactaciones calculadas cada año dentro del programa de Control Lechero.

#### 1.1.4.2 El control lechero en la raza Latxa

Siempre dentro de la normativa de la ICAR citada en el apartado 1.1.3, la raza Latxa tiene sus propios puntos específicos, que se describen a continuación.

##### 1.1.4.2.1 Control de genealogías

La herramienta fundamental del control de genealogías es el “libro de partos”. Este es un cuaderno donde el ganadero apunta para cada parto el crotal de la oveja, la fecha, el número y sexo de los corderos nacidos y los crotales transitorios de cada cordero, así como otro tipo de información que considere oportuna.

En cuanto a la paternidad de dichos corderos, si el parto es de inseminación artificial se toma como padre el morueco con cuyo semen fue inseminada la hembra. Se considera que el parto ha sido de inseminación artificial cuando entra en las fechas adecuadas: 153 días desde la inseminación  $\pm$  6 días. Para evitar partos de monta natural simultáneos a los de inseminación, no se introducen los moruecos en el lote de ovejas inseminadas hasta 7 días después de la inseminación. Además, en los corderos seleccionados para testaje por ARDIEKIN, se controlan las paternidades mediante marcadores moleculares.

También, de forma excepcional, se reconocen paternidades de monta natural cuando ésta ha sido controlada y en condiciones que permitan asegurarlo: lotes de cubrición de un morueco con unas pocas ovejas.

##### 1.1.4.2.2 Control de producciones

Se calculan tres medidas de producción para cada lactación:

1. Lactación tipo. Mide la cantidad de leche desde el parto hasta el día 120 de lactación. Si el último control lechero conocido para una oveja tuvo lugar antes



del día 120, se calcula hasta el día en el que se registró este control más 14 días (la mitad del intervalo mínimo entre controles lecheros).

2. Lactación real. Se calcula como la cantidad de leche producida entre el parto y el final de lactación, que se estima como el día en el que se registró el último control lechero más 14 días.
3. Leche ordeñada. Se considera como la cantidad de leche efectivamente ordeñada, es decir, como la lactación real a la que se le ha restado la cantidad de leche tomada por el cordero. Se estima que la duración de la lactancia es de 30 días, salvo en los rebaños en los que se realiza el ordeño desde el parto, donde es nula.

El carácter que se utiliza como criterio de selección en el esquema de mejora es la lactación tipo, ya que en el mismo no influyen las prácticas de manejo que influyen en los otros dos, y la alta correlación con lactación ordeñada indica que se selecciona para el objetivo económicamente interesante (Gabiña *et al.*, 1989; Gabiña *et al.*, 2000).

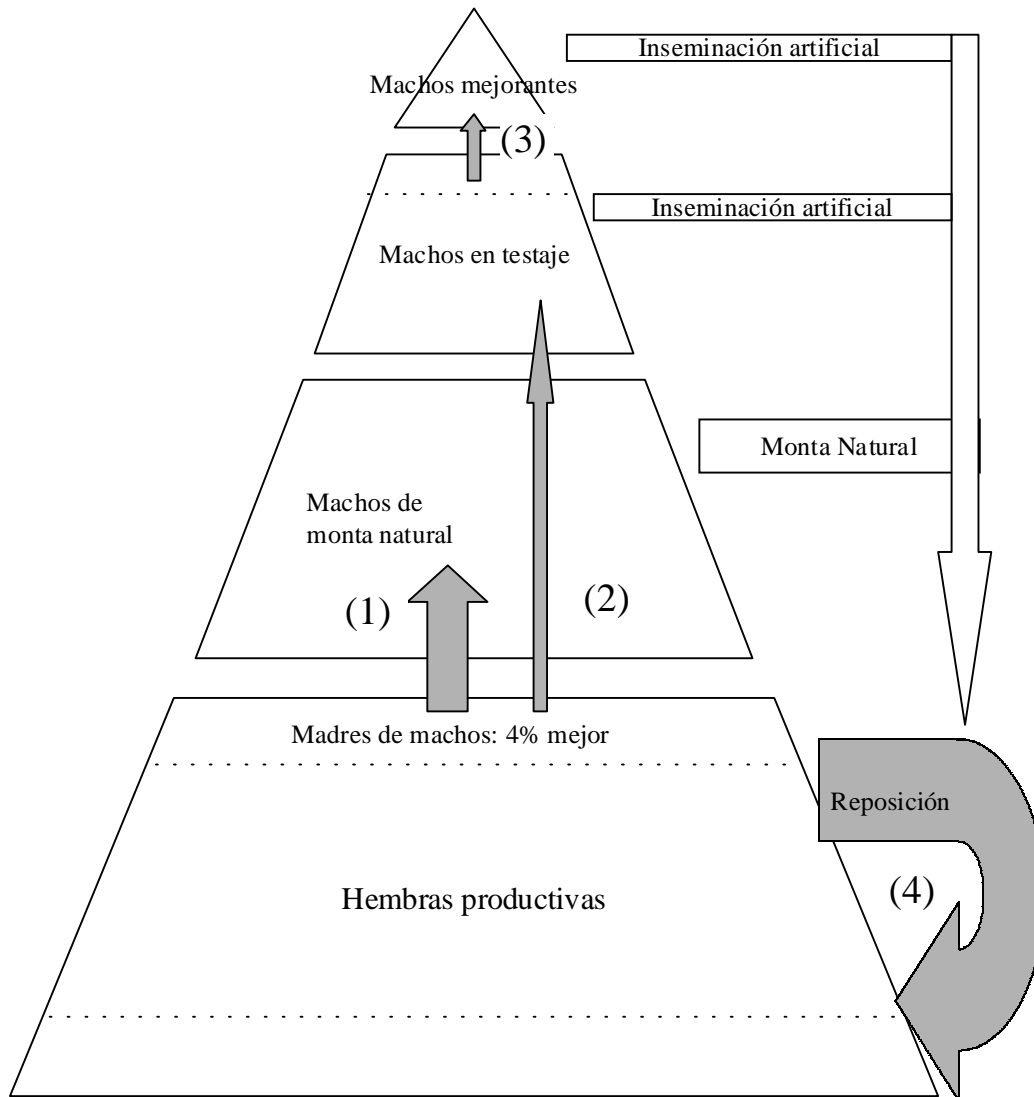
Además de la normativa ICAR ya citada, se aplican las siguientes normas, más restrictivas, en el control lechero (Ugarte *et al.*, 1995b):

- No se permite un intervalo entre controles sucesivos mayor de 66 días. Como los controles lecheros son mensuales, esto permite no desechar lactaciones por errores técnicos (pérdida transitoria de crotal, error de anotación, etc).
- El intervalo máximo admitido entre el parto y el primer control lechero para cada oveja es de 78 días, considerando hasta 45 días de amamantamiento y 33 de intervalo entre dos controles sucesivos del rebaño.
- Para las ovejas de 2 o más años de edad, el número mínimo de controles lecheros para que su lactación sea calculada es de 3; para las de 1 año, atendiendo a la menor duración de sus lactaciones, es de 2.

### 1.1.4.3 Estructura del esquema de selección

#### 1.1.4.3.1 Descripción del proceso de selección

La organización del esquema de selección se presenta en el Gráfico 1-5. En dicho gráfico se presentan las vías de selección y difusión de la mejora genética.



**Gráfico 1-5.** Descripción del esquema de selección de la raza Latxa\*.

\*Las vías donde se realiza selección están dibujadas en gris. Las vías donde se realiza difusión de genes, en blanco. Los números indican los pasos en los que se realiza selección y están explicados en el texto.

El proceso de selección se realiza como sigue: en la época de partos (noviembre-abril) se eligen los mejores corderos, que serán llamados "Candidatos a machos", en base a su índice de pedigrí (1 y 2). De estos corderos, los mejores son elegidos para ser puestos en testaje (2), y son llevados al centro de selección de ARDIEKIN. El resto se utilizan como machos de monta natural (1). De esta forma también se asegura el progreso genético por esta vía, si bien menor, ya que la intensidad de selección es menor y la precisión en las valoraciones por índice de pedigrí, inferior. En algunos casos se realizan valoraciones por progenie para estos moruecos, pero solamente si está garantizada la paternidad (Monta Natural Controlada).

En el centro de selección sufren una nueva selección y se desechan aquellos que presentan defectos conformacionales, falta de aptitud a la recogida de semen o inadecuado desarrollo fisiológico. Además, una comisión de selección formada por ganaderos y técnicos deciden en función del índice de pedigrí y características raciales y funcionales cuáles de ellos se pondrán en testaje, de tal forma que al final del proceso se testan aproximadamente un 50%.

La mayoría de los corderos se ponen en testaje a los 18 meses de edad, aunque en algunos de ellos, mediante la combinación de tratamientos lumínico e implantes de melatonina se consigue adelantar el testaje a los 7 meses. Estos últimos corderos son los nacidos en otoño, ya que para que los que nacen en invierno no hay tiempo material de que lleguen a su madurez sexual a tiempo para la parte más intensa de la campaña de inseminación, que es entre junio y agosto.

En el testaje de cada macho se insemina un mínimo de 100 ovejas en un mínimo de 10 rebaños. Posteriormente, estos moruecos permanecen a la espera de sus resultados de testaje, que se calculan en el momento en que tienen un mínimo de 5 hijas con lactación calculada repartidas en un mínimo de 5 rebaños. En función de los resultados genéticos estos moruecos pasarán a ser considerados mejorantes (3), permaneciendo en ARDIEKIN. Estos mejorantes se usan en función de su valor genético, de forma que en la medida de lo posible, teniendo en cuenta que se utiliza semen fresco y que la capacidad de difusión es limitada, se utilizan más en las inseminaciones aquellos animales de mayor valor genético, evitando siempre la consanguinidad a la hora de realizar los apareamientos. Además, la evaluación genética se realiza dos veces al año, una de ellas antes de iniciar la campaña de inseminaciones y otra al terminar la campaña de lactaciones. En esta segunda evaluación puede haber cambios debido a la nueva información recogida, aunque rara vez estos cambios son importantes. Los machos mejorantes se utilizan de nuevo sobre las hembras de la población para producir las hembras de reposición, los machos para el centro de selección y los machos para monta natural.

Por último, para la reposición de hembras también existe una ligera presión de selección en la población de hembras (4).

### 1.1.4.3.2 Organismos implicados

Urarte *et al.* (1999) expusieron el complejo entramado de organizaciones y actividades asociadas al sector de la oveja Latxa, ciñéndose a la CAPV. Los aspectos más interesantes relacionados con el esquema de selección de la raza Latxa en la CAPV y en Navarra se exponen a continuación.

Los promotores del esquema de selección son las asociaciones de criadores. Existe una por territorio histórico (AGORALA en Álava, ACOL en Bizkaia, ELE en Gipuzkoa y ASLANA en Navarra), y todas ellas están agrupadas en CONFELAC (Confederación de Asociaciones de Ovino Latxo y Carranzano), que es la entidad reconocida por el Ministerio de Agricultura como titular del libro genealógico de las razas Latxa y Carranzana. ARDIEKIN es el organismo encargado de la gestión del esquema de selección y es una sociedad participada por las cuatro asociaciones de criadores. En el caso particular de Navarra, 1/8 del capital de ARDIEKIN es propiedad de la asociación de criadores de Navarra (ASLANA), ya que ARDIEKIN en Navarra sólo trabaja en el esquema de selección de Latxa Cara Rubia. Las asociaciones de criadores son las encargadas de la recogida, gestión, control, verificación de los datos del Control Lechero respectivo, mientras que en cada territorio histórico de la CAPV existe un centro de gestión (SERGAL, LORRA y LURGINTZA, respectivamente) encargado de la informatización. Estos centros de gestión tienen el soporte informático y de servicios de IKT, empresa que da servicios al Gobierno Vasco. Por otra parte, las valoraciones genéticas y aquellos aspectos científicos relacionados con el esquema de selección se llevan a cabo en NEIKER, Instituto Vasco de Investigación y Desarrollo Agrario. Las pruebas de paternidades por marcadores genéticos se realizan en el Departamento de Genética y Biología Animal de la Universidad del País

Vasco. Todas estas entidades están soportadas o ayudadas por las administraciones públicas (Diputaciones y Gobierno Vasco).

También existen otras organizaciones implicadas en aspectos como el saneamiento, la elaboración de queso, etc. que no serán descritas aquí.

## **1.2 Objetivos del trabajo**

Los problemas asociados al esquema de selección de la raza Latxa han sido descritos (Ugarte *et al.*, 1996b) y se puede decir que a nivel de progresos genético son problemas derivados de su implantación práctica: número de animales y rebaños dentro del esquema de selección, criterios de reposición, utilización de la inseminación artificial, etc. Sin embargo en este trabajo se pretenden abordar algunos problemas asociados a aspectos científicos. Concretamente se pretenden abordar dos cuestiones:

- ❖ La modificación del actual modelo de valoración genética.
- ❖ La inclusión de otros caracteres en el objetivo global de selección.

### **1.2.1 La modificación del actual modelo de valoración genética**

Las valoraciones de los animales se realizan en la raza Latxa mediante metodología BLUP. Sin embargo, las interesantes propiedades de esta metodología no se cumplen si el modelo es incorrecto; de ahí el interés en la búsqueda de un modelo adecuado (Bidanel, 1998). El modelo estadístico utilizado actualmente, algo complejo, incluye dos grupos de comparación, de manera que existe riesgo de desconexión (Hanocq, 1993) o de poca precisión en la estimación de sus efectos debido a su pequeño tamaño. Se pretende realizar una comparación de este modelo con otros dos conceptualmente más sencillos y por tanto considerados como más interesantes a efectos prácticos.

Deliberadamente se ha utilizado un marco de inferencia bayesiano (Gianola y Fernando, 1986). La razón principal es la novedad del enfoque bayesiano que ha sido poco abordado dentro de la mejora genética animal para estos fines, y que posee una serie de criterios muy intuitivos para la comparación de modelos. Por otra parte, la reciente utilización de los métodos de Monte Carlo por cadenas de Markov permite una implementación relativamente sencilla de los métodos bayesianos. En cambio, los métodos frecuentistas presentan algunas dificultades esencialmente prácticas, como el cálculo de la máxima verosimilitud con grandes masas de datos.

### **1.2.2 La inclusión de otros caracteres en el objetivo de selección**

Actualmente se selecciona exclusivamente por lactación tipo, carácter que presenta una fuerte correlación con la rentabilidad de la explotación (Gabiña *et al.*, 2000). Sin embargo, debido a las correlaciones genéticas de este carácter con los caracteres de composición de leche (Barillet, 1997), a largo plazo es de esperar un descenso en los contenidos de la misma, descenso no deseable en tanto en cuanto el contenido de la leche está íntimamente relacionado con su rendimiento quesero.

Por otra parte, un tipo de caracteres que cada vez tienen más peso en los esquemas de mejora genética son los caracteres funcionales (Groen *et al.*, 1997). La inclusión de dichos caracteres permite un aumento de la rentabilidad de las explotaciones sin pasar necesariamente por un aumento de producción que pueda llegar a saturar el mercado (no es el caso en el área de producción de la raza Latxa, pero por ejemplo sí que es un problema en el área de la raza Lacaune), o conducir a cambios no deseados, bien sea en el propio

genotipo del animal (Rauw *et al.*, 1998), bien hacia sistemas de producción más intensivos, que podrían llevar asociados cambios no deseados desde el punto de vista social y ecológico.

Dentro de los caracteres funcionales, los caracteres de morfología mamaria son en el ovino lechero de gran interés, ya que el ordeño de los animales es una de las tareas más ingratas y que más tiempo lleva al pastor. Una buena ubre no sólo permite la producción de una alta cantidad de leche durante más tiempo, sino que presenta una mayor facilidad de ordeño que redundaría en un mejor rendimiento del operario y en una mayor calidad de vida del mismo. En este sentido, se estudia la introducción de los caracteres de morfología mamaria por la relación que puedan tener con características tanto funcionales como productivas (Fernández, 1995; Fernández *et al.*, 1997).

### **1.3 Estructura de la tesis**

El presente trabajo se estructura como sigue:

En el apartado 2 se analizará el actual esquema de selección para el carácter lactación tipo, para ambos ecotipos Cara Negra y Cara Rubia. Para ello, se realizará una estima de los parámetros genéticos del mismo y del progreso genético debido a selección, asumiendo un modelo simplificado del esquema de selección. Este progreso será comparado con el estimado a través de valoraciones BLUP, tanto para analizar si ambos tienen valores similares, como para disponer de una herramienta que modelice de una manera sencilla el progreso genético del esquema de selección.

En el apartado 3 se proponen tres modelos diferentes de valoración genética. Los tres se comparan de acuerdo a criterios bayesianos obtenidos a partir de un muestreo de Gibbs. Se calculan numerosos criterios para poder disponer de diferentes herramientas de comparación de modelos y de acuerdo a dichos criterios se elige uno como el más adecuado.

En el apartado 4 se estudia la introducción de otros caracteres en el objetivo de selección del esquema de selección de la raza Latxa. Para ello, se estudian los caracteres considerados (composición de la leche y morfología mamaria), estimándose los parámetros genéticos de los mismos, así como su relación con lactación tipo. Posteriormente, de acuerdo con el modelo simplificado del esquema de selección utilizado en el apartado 2 se estudia su posible evolución a largo plazo según una selección exclusiva por lactación tipo, y se proponen diversos criterios de selección que incluyan dichos caracteres, de tal forma que las respuestas genéticas obtenidas sean adecuadas tanto desde un punto de vista productivo (cantidad y composición de leche) como funcional (caracteres de ubre).

## 2 Análisis del esquema de mejora de la raza Latxa bajo el actual objetivo de mejora: lactación tipo

### 2.1 Estimación de parámetros y progresos genéticos

#### 2.1.1 Parámetros genéticos de lactación tipo

Las estimas de parámetros genéticos de lactación tipo publicadas hasta ahora se encuentran en Gabiña *et al.* (1989) y Ugarte *et al.* (1997b; 1996a). Las heredabilidades de esta y otras razas europeas se presentan en la Tabla 2-1. Para este trabajo, se volvieron a calcular los parámetros genéticos para los ecotipos de Latxa Cara Negra y Latxa Cara Rubia.

**Tabla 2-1.** Heredabilidades estimadas para algunas razas con esquema de mejora.

|                                    | Heredabilidad |
|------------------------------------|---------------|
| Churra <sup>1</sup>                | 0,18          |
| Lacaune <sup>2</sup>               | 0,30          |
| Latxa (Negra y Rubia) <sup>3</sup> | 0,29          |
| Latxa Cara Rubia <sup>4</sup>      | 0,22          |
| Latxa Cara Negra <sup>5</sup>      | 0,18          |
| Manchega <sup>6</sup>              | 0,29          |
| Sarda <sup>7</sup>                 | 0,26          |

<sup>1</sup>(El Saied *et al.*, 1998a) <sup>2</sup>(Barillet, 1997) <sup>3</sup>(Gabiña *et al.*, 1989) <sup>4</sup>(Ugarte *et al.*, 1996a) <sup>5</sup>(Ugarte *et al.*, 1997b) <sup>6</sup>(Serrano *et al.*, 1996) <sup>7</sup>(Carta *et al.*, 1998b)

##### 2.1.1.1 Material

Los datos con los que se trabajó fueron los datos recogidos para lactación tipo dentro del programa de control lechero ovino de la CAPV recogidos entre los años 1984 y 2001. En la Tabla 2-2 se describen los datos por cada ecotipo. A pesar del gran número de datos recogido, a efectos de estimación de parámetros genéticos la información contenida en los mismos se ve condicionada por el grado de conocimiento genealógico, ya que como se indicó en el epígrafe 1.1.2, debido a condicionantes zootécnicos es difícil tener toda la reposición procedente de inseminación artificial y prácticamente sólo en ese caso se reconocen paternidades. Con todo, se considera que el número de padres de ovejas en datos y de relaciones existentes vía hembra es lo suficientemente alto para garantizar una buena precisión en la estima de dichos parámetros. En la Tabla 2-3 se ve el progreso en el tipo de información genealógica que se encuentra en los datos. En los primeros años, el número de animales de los que se desconoce su genealogía es muy alto, dado que muchos de los animales son rebaños recién incorporados al esquema y que no disponen de ningún tipo de información genealógica. Posteriormente, y una vez estabilizado el grupo de rebaños del esquema de mejora, empieza a aumentar el grado de conocimiento de genealogías, tanto más cuanto que el número de inseminaciones es cada vez mayor.

**Tabla 2-2.** Características de los datos de lactación tipo.

|  | Latxa Cara Rubia | Latxa Cara Negra |
|--|------------------|------------------|
| Número de datos  | 117.918          | 363.979          |
| Media (litros)   | 121,78           | 117,09           |
| Desviación estándar  | 50,18            | 45,00            |
| Porcentaje de lactaciones según su grado de genealogía conocida: |                  |                  |
| Padre y madre desconocidos                                       | 50%              | 41%              |
| Padre desconocido, madre conocida                                | 32%              | 49%              |
| Padre y madre conocidos  | 18%              | 10%              |
| Total de animales en datos                                       | 46.904           | 150.081          |
| Total de animales en genealogía                                  | 49.841           | 158.712          |
| Número de grupos genéticos                                       | 18               | 19               |
| Número de moruecos padres de animales en datos                   | 379              | 747              |
| Número de hijas en datos por morueco                             | 22,47            | 21,89            |
| Madres en datos con hija(s) en datos                             | 12.943           | 50.401           |
| Número de rebaños  | 233              | 399              |

**Tabla 2-3.** Evolución del porcentaje de genealogía conocida en los datos de lactación tipo recogidos en cada campaña.

|      | Latxa Cara Rubia        |                                   | Latxa Cara Negra        |                                   |
|------|-------------------------|-----------------------------------|-------------------------|-----------------------------------|
|      | Padre y madre conocidos | Padre desconocido, madre conocida | Padre y madre conocidos | Padre desconocido, madre conocida |
| 1985 | 0%                      | 12%                               | 0%                      | 34%                               |
| 1990 | 8%                      | 44%                               | 5%                      | 63%                               |
| 1995 | 20%                     | 38%                               | 16%                     | 62%                               |
| 2000 | 33%                     | 38%                               | 31%                     | 48%                               |

### 2.1.1.2 Métodos

#### 2.1.1.2.1 Modelo utilizado

El modelo utilizado para la estimación de los parámetros genéticos fue el mismo que se utiliza en la valoración genética de rutina:

$$y_{ijklmn} = RA_i + RMNE_j + NCV_k + IP1C_l + a_m + p_m + e_{ijklmn}$$

donde se consideran los siguientes efectos fijos: RA (rebaño-año, con 3908 niveles en Cara Negra y 1513 en Cara Rubia), RMNE (rebaño-mes de parto-número de parto-edad al parto, con 7430 niveles en Cara Negra y 3368 en Cara Rubia), NCV (número de corderos nacidos vivos, con 3 niveles, 1, 2 o más), IP1C (intervalo entre parto y primer control lechero, con 8 niveles, cada uno comprendiendo 10 días), que corrige las diferencias obtenidas en el cálculo de la lactación dependiendo del momento de la misma en el que se tome el primer control (ICAR, 1995a); y los efectos aleatorios aditivo (a) y permanente (p) además del residuo e. Dicho modelo incluye grupos genéticos (Quaas, 1988; Westell *et al.*, 1988), cuya formación se explicará más adelante.

En notación matricial, el modelo es:

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{Z}\mathbf{a} + \mathbf{W}\mathbf{p} + \mathbf{e}$$

donde  $\mathbf{y}$  es el vector de datos,  $\mathbf{b}$ ,  $\mathbf{a}$  y  $\mathbf{p}$  son los efectos fijos, genético aditivo y el efecto permanente (ambiental y genético no aditivo), y  $\mathbf{X}$ ,  $\mathbf{Z}$  y  $\mathbf{W}$  son las respectivas matrices de incidencia. Se supone:

$$\mathbf{a} \sim N(\mathbf{Q}\mathbf{g}, \mathbf{A}\sigma_a^2); \mathbf{p} \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{I}\sigma_p^2); \mathbf{e} \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{I}\sigma_e^2)$$

donde  $\mathbf{Q}$  es la matriz de incidencia de los grupos genéticos en relación a los animales, de tal forma que  $q_{ij}$  es la proporción de genes del animal  $i$  procedente del grupo genético  $j$ ;  $\mathbf{g}$  es el vector de efectos de los grupos genéticos;  $\mathbf{A}$  es la matriz de parentesco y  $\sigma_a^2$ ,  $\sigma_p^2$  y  $\sigma_e^2$  son las varianzas aditiva, del efecto permanente y residual, respectivamente. La estimación de los parámetros genéticos se realizó mediante el programa VCE 4.2.5 y el método REML de los gradientes analíticos (Neumaier y Groeneveld, 1998), en un Pentium II 400 con 256 Mb de memoria RAM y sistema operativo GNU/Linux, con un tiempo de computación de unas 9 horas para Cara Negra y 1 hora para Cara Rubia.

#### 2.1.1.2.2 Consideración de grupos genéticos

Como se ha descrito en el apartado anterior, en la estimación de parámetros genéticos se incluyeron, al igual que en la valoración genética de rutina, grupos genéticos (Quaas, 1988; Westell *et al.*, 1988). Las razones por las que se introdujeron los grupos genéticos son las siguientes:

- ❖ En Latxa Cara Negra, mediante la introducción de grupos genéticos, se pretende reflejar el hecho de que el proceso de selección a lo largo de los años hace que los valores aditivos de los ancestros desconocidos sea superior en generaciones sucesivas, especialmente en el caso de los moruecos, ya que aunque tanto machos como hembras para reposición se seleccionan según su índice de pedigrí, la intensidad de selección en el caso de los machos es superior.
- ❖ En Latxa Cara Rubia, además, se quiere contemplar el hecho de que entre 1985 y 1992, se introdujo material genético desde la población francesa de Manech Tête Rousse (el ecotipo Latxa Cara Rubia presente al otro lado de la frontera) en forma de diferentes dosis de semen y de 10 moruecos que fueron importados y sometidos a testaje. Un total de 69 moruecos figuran en los ficheros de pedigrí. Esto se hizo dado que el esquema de selección francés de Manech inició su trabajo antes que el de Latxa y se consideró que la introducción de sus genes produciría un salto en el nivel genético de la población de Latxa. La no consideración de este hecho en las valoraciones produciría sesgos en las estimas de los valores genéticos de los individuos.

Las estrategias de formación de grupos genéticos son las siguientes:

1. En Latxa Cara Negra, se consideran dos tipos de grupos genéticos: “hermafroditas”, que actúan a la vez como padres y como madres de los animales sin ninguna genealogía conocida; y grupos genéticos “machos” que actúan como padres de aquellos animales de los que se conoce la madre pero no el padre. Además en ambos tipos de grupos se consideran diferentes grupos según el año de nacimiento del animal considerado, modelizando así el proceso de selección. Se considera, para ambos tipos, un grupo cada 3 años. De esta manera se obtienen 19 grupos.



2. En Latxa Cara Rubia, se procede de la misma manera pero además se considera el origen de los animales para tener en cuenta la población de Manech; por tanto, existe un grupo adicional en el que se incluyen los machos Manech. Se obtienen 18 grupos.

Hay que indicar que para la estima de parámetros genéticos, los grupos genéticos “hermafroditas” fueron a su vez descompuestos en grupos padre y grupos madre, ya que el programa VCE 4.2.5 utilizado dio resultados absurdos, lo que probablemente se deba a que no considera este caso a la hora de construir la inversa de la matriz de parentesco. Sin embargo, como la información y las matrices de incidencia para ambos grupos genéticos son equivalentes, las soluciones de los valores aditivos de los individuos son idénticas a cuando se resuelven las ecuaciones del modelo mixto considerando los grupos genéticos hermafroditas.

### 2.1.1.3 Resultados

Los resultados obtenidos se presentan en la Tabla 2-4. Las estimas de heredabilidades son similares a las descritas anteriormente para la raza Latxa (Ugarte *et al.*, 1996a; Ugarte *et al.*, 1997b), que fueron de 0,18 para Cara Negra y 0,22 en Cara Rubia. Las ligeras diferencias encontradas pueden deberse a que tanto el método de estima (REML en las presentes estimas y estimas bayesianas mediante muestreo de Gibbs en los citados en bibliografía) como los datos difieren. Las heredabilidades obtenidas son ligeramente inferiores a las descritas para la mayoría de razas europeas indicadas en la Tabla 2-1, a excepción del valor de 0,18 citado para la raza Churra.

**Tabla 2-4.** Parámetros genéticos ( $\pm$  error estándar) de lactación tipo: varianzas aditiva, permanente y residual (en litros<sup>2</sup>) y ratios (heredabilidad y repetibilidad).

|                         | Latxa Cara Negra    | Latxa Cara Rubia    |
|-------------------------|---------------------|---------------------|
| $\sigma_a^2$            | 265                 | 306                 |
| $\sigma_p^2$            | 276                 | 318                 |
| $\sigma_e^2$            | 750                 | 881                 |
| heredabilidad ( $h^2$ ) | 0,21 ( $\pm 0,03$ ) | 0,20 ( $\pm 0,05$ ) |
| Repetibilidad           | 0,42 ( $\pm 0,03$ ) | 0,41 ( $\pm 0,05$ ) |

### 2.1.2 Estimación de los progresos genéticos teóricos y realizados en el esquema de mejora

En el presente apartado se pretende estimar, mediante un modelo simplificado del esquema de mejora y basándonos en los parámetros del esquema utilizados en la práctica, el progreso genético anual del esquema de mejora de la oveja Latxa de forma teórica para luego compararlo con el progreso estimado mediante la evaluación BLUP de los animales. Se va a asumir un esquema de selección que funcione según índices de selección. Además, se van a suponer unas relaciones de parentesco concretas en cada grupo de animales considerado. Este modelo se utilizará a la hora de calcular las respuestas genéticas a diferentes criterios de selección. Es necesario indicar que muchos de los parámetros zootécnicos necesarios para el cálculo del progreso genético son de difícil estima y muy variables de un año a otro, fundamentalmente las intensidades de selección y además, siempre existe una imprecisión ligada al hecho de que muchas decisiones de desvieje y reposición están ligadas a otro tipo de causas diferentes a las estrictamente productivas, como problemas sanitarios (mamitis, etc.) estándares raciales, calidad de semen en machos y otros.

El cálculo del progreso genético (medido como respuesta anual,  $R$ ) de un programa de mejora genética por selección se puede calcular según el método del Flujo de genes o "Geneflow" (Hill, 1974 citado por Gibson (1992)) que describe el flujo de genes de unos progenitores seleccionados en un momento dado a lo largo de sucesivas generaciones de la población. Para un programa de selección establecido y en equilibrio, este método es equivalente a la también utilizada fórmula de Rendel y Robertson (1950, citados por Gibson (1992)). Bijma y Woolliams (2000) indican que las proporciones asintóticas de genes predichos por el método de Flujo de genes no son correctas, pero que aun así, como método de estima de ganancias genéticas sigue siendo correcto.

La fórmula de Rendel y Robertson trabaja distinguiendo los progresos genéticos en cuatro vías de selección: padre de hembra, madre de hembra, padre de macho y madre de macho. La razón de distinguir estas cuatro vías de selección es que en cada una de ellas los parámetros son (o pueden ser) diferentes. La ecuación es como sigue:

$$R = \frac{\sum_{i=1}^{4 \text{ vías}} \Delta G_i}{\sum_{i=1}^{4 \text{ vías}} L_i}$$

donde  $\Delta G_i$  es el progreso genético en cada vía, y  $L_i$  es el intervalo generacional en cada vía, definido como la media de la edad de los progenitores al nacimiento de su descendencia. El progreso genético en cada vía se calcula como  $\Delta G_i = i_i r_{g,i} \sigma_{ai}$  en la que se tienen en cuenta las intensidades de selección  $i_i$ , las precisiones  $r_{g,i}$  en la estimación de los valores aditivos mediante índices de selección  $I_i$ , y la desviación estándar aditiva  $\sigma_{ai}$ . Si expresamos el progreso genético en unidades de la desviación estándar aditiva del carácter de interés,  $\Delta G_i = i_i r_{g,i}$ .

En los esquemas de selección de ovino en general (Barillet y Elsen, 1978) y también en la raza Latxa, y debido a los condicionantes de manejo citados en el apartado 1.1.2, es difícil conseguir que toda la cría provenga de inseminación artificial, de tal forma que parte de ella viene de monta natural. Además, es necesario tomar en cuenta que

gran número de hembras van a provenir de machos en testaje, cuyos valores aditivos son estimados con menor precisión que en machos ya testados.

Barillet y Elsen (1978) utilizaron la modificación de la fórmula de Rendel y Robertson propuesta por Lindhe (1968) para calcular los parámetros óptimos para un esquema de selección mediante selección de moruecos por test de progenie en ovino lechero, jugando con las variables “Número de hijas por morueco” y “Porcentaje de hembras inseminadas con machos en testaje respecto al total”. Sin embargo, en su estudio consideraron que toda la cría provenía de inseminación artificial, sin tener en cuenta la existencia de la monta natural. María (María, 1988; María *et al.*, 1990) planteó la misma situación para estimar los progresos genéticos en un hipotético esquema de mejora de la raza Latxa para los caracteres de composición de la leche. En este estudio se utilizará también este método de cálculo del progreso genético pero se tendrá en cuenta la existencia de la monta natural.

Los parámetros del esquema de selección se van a calcular de acuerdo a los datos del año 1998, que se consideró como representativo del esquema en la actualidad, aunque todos los años se producen ligeras variaciones entre el número de machos testados, ovejas inseminadas, etc. Se van a distinguir las 4 vías de selección que han sido explicadas con anterioridad. El intervalo generacional se calcula como la media de la edad de los progenitores al nacimiento de su descendencia (en este caso de los animales para reposición del año 1998), mientras que la intensidad de selección se calcula a partir de la proporción de animales seleccionados. La organización del esquema se describió en el apartado 1.1.4.3.1.

Dado que los tres tipos de machos en reproducción (Monta Natural, Testaje, y Mejorantes) no difunden sus genes a la población en la misma proporción, dentro de la vía padre-hembra se distinguen tres sub-vías, que corresponden a:

- Hembras hijas de Padre de Monta Natural
- Hembras hijas de Padre en Testaje
- Hembras hijas de Padre Mejorante

Cada una de ellas debe ser adecuadamente ponderada según el número de animales en cada una. También hay que tener en cuenta que cada grupo de animales se beneficia de la selección que ha sufrido el precedente: así, el progreso genético en los padres mejorantes será la suma del realizado al seleccionar los animales en testaje de entre los candidatos y los machos mejorantes de entre los machos testados.

Los padres de los futuros machos son en general, salvo casos muy puntuales, machos mejorantes.

Asumiendo que la varianza aditiva es la misma para todos los grupos de animales considerados, expresando  $\Delta G_i$  en unidades de desviación estándar aditiva e incluyendo las consideraciones expuestas, la fórmula de Rendel y Robertson se ve modificada de la siguiente manera:

$$R = \frac{\Delta G_{H-M} + \Delta G_{H-H} + p\Delta G_{MM-H} + q\Delta G_{MT-H} + (1-p-q)\Delta G_{MN-H} + \Delta G_{MM-M}}{L_{H-M} + L_{H-H} + pL_{MM-H} + qL_{MT-H} + (1-p-q)L_{MN-H} + L_{MM-M}} \sigma_a$$

donde:

$p$  es la proporción de hembras de reposición que nacen de machos mejorantes,  $q$  es la proporción de hembras de reposición que nace de machos en testaje y  $(1-p-q)$  la de

hembras de reposición nacidas de machos de monta natural. Los subíndices se refieren a las vías hembra-macho o hembra madre de macho (H-M), hembra-hembra o hembra madre de hembra (H-H), macho mejorante-hembra o macho mejorante padre de hembra (MM-H), macho en testaje-hembra o macho en testaje padre de hembra (MT-H), macho de monta natural-hembra o macho de monta natural padre de hembra (MN-H) y macho mejorante-macho o macho mejorante padre de macho (MM-M).

Por otra parte los progresos genéticos en cada vía ( $\Delta G_i = i_i r_{g,i}$ ) se calculan utilizando fórmulas derivadas para índices de selección, asumiendo que la evaluación genética utiliza índices de selección, cuando en realidad se realizan valoraciones BLUP, pero el error derivado de esta asunción normalmente se considera despreciable, si los índices de selección utilizan una cantidad de información similar a la que utiliza el BLUP. En cualquier caso, deliberadamente se han utilizado índices relativamente simples, ya que uno de los objetivos de este apartado es modelizar el proceso de selección de forma sencilla para poder estimar respuestas genéticas a objetivos de selección que incluyan varios caracteres. Es posible estimar para cada tipo de animal las precisiones en la evaluación genética a partir de los parámetros genéticos de heredabilidad ( $h^2$ ) y repetibilidad ( $r$ ) que se estimaron en el apartado 2.1.1.3, mediante las fórmulas que se indican a continuación (Van Vleck *et al.*, 1987; Minvielle, 1990):

- Ovejas: evaluadas por fenotipo propio repetido durante varias lactaciones

$$r_g = h \sqrt{\frac{n}{1 + (n-1)r}}, \text{ donde } n \text{ es el número de mediciones. En nuestro caso se}$$

asumió que  $n=3$ .

- Moruecos mejorantes: testados a través de sus hijas,

$$r_g = \sqrt{\frac{ph^2}{4 + (p-1)h^2}}, \text{ donde } p \text{ es el número de hijas. Se asumió que } p=20.$$

- Corderos: se valoran según la media del valor estimado para sus padres, de acuerdo a lo ya descrito. Por tanto la estima de su valor genético se realiza a través de 20 hijas medias hermanas y el fenotipo de la madre, medido en 3 ocasiones.

$$r_g = \sqrt{\frac{nh^2}{4(1 + (n-1)r)} + \frac{ph^2}{4(4 + (p-1)h^2)}}.$$

Se va a tomar como varianza aditiva ( $\sigma_a^2$ ) del carácter lactación tipo la estima REML univariante calculada en el apartado 2.1.1.3 que resultó de 306 l<sup>2</sup> para Latxa Cara Rubia y 265 l<sup>2</sup> para Latxa Cara Negra. A continuación se calcularán el resto de parámetros necesarios dentro de cada vía de selección. Se han considerado las siguientes restricciones de índole práctico que afectan a la recogida de corderos para selección (Arrese, comunicación personal): no se recogen hermanos (es decir, si dos gemelos poseen un alto índice de pedigrí se elige solamente uno de ellos) y el período que se considera adecuado para la recogida de los mismos es el período central de paridera de cada rebaño, que se estimó como la Fecha Media de Parto del rebaño  $\pm 30$  días, lo que reduce ligeramente el número de corderos elegibles.

2.1.2.1 *Análisis de las vías de progreso genético en el esquema de selección de la raza Latxa*

2.1.2.1.1 *Vía hembra*

2.1.2.1.1.1 *Vía hembra-macho*

La población que constituyó el grupo de “Candidatos a machos” es la suma de los corderos recogidos para testaje (83 en Cara Negra y 51 en Cara Rubia) y de aquellos que se guardaron para machos de monta natural, que fueron 302 corderos en Cara Negra y 125 en Cara Rubia. Por tanto, los animales elegidos para el grupo de “Candidatos a machos” fueron 385 en Cara Negra y 176 en Cara Rubia, provenientes de otras tantas madres. La selección de estos animales se realizó entre todas las hembras paridas en el período antes citado. De acuerdo a estas restricciones, el número de corderos elegibles se estima en 11.954 en Cara Negra y 5.173 en Cara Rubia, que provinieron del mismo número de madres. Los parámetros correspondientes a esta vía se muestran en la Tabla 2-5.

**Tabla 2-5.** *Parámetros vía madre de macho.*

|              | <u>Cara Rubia</u> | <u>Cara Negra</u> |
|--------------|-------------------|-------------------|
| <i>p</i> (%) | 3,40              | 3,22              |
| <i>i</i>     | 2,22              | 2,24              |
| <i>r</i>     | 0,58              | 0,58              |
| <i>L</i>     | 4,58              | 4,64              |
| $\Delta G$   | 1,41              | 1,41              |

2.1.2.1.1.2 *Vía hembra-hembra*

Las corderas para reposición se eligen entre las corderas nacidas en la misma época indicada para los moruecos. En este caso no se aplica la restricción de que no se pueden elegir ambas gemelas para reposición, de tal manera que el número de corderas elegibles es superior al de corderos, siendo de 14.046 para Cara Negra y 5.990 para Cara Rubia. En el año 1998 se crotaló para reposición un total de 8.429 hembras en Latxa Cara Negra y 4.542 en Latxa Cara Rubia. Las madres de estas hembras fueron 7.174 madres elegidas de 11.954 posibles en Cara Rubia, y 3.922 elegidas de 5.173 en Cara Rubia. Los parámetros correspondientes a esta vía se muestran en la Tabla 2-6.

**Tabla 2-6.** *Parámetros vía madre de hembra.*

|              | <u>Cara Rubia</u> | <u>Cara Negra</u> |
|--------------|-------------------|-------------------|
| <i>p</i> (%) | 75,83             | 60,01             |
| <i>i</i>     | 0,41              | 0,64              |
| <i>r</i>     | 0,58              | 0,58              |
| <i>L</i>     | 4,96              | 4,96              |
| $\Delta G$   | 0,24              | 0,37              |

## 2.1.2.1.2 Vía macho

En esta vía hay que tener en cuenta, como se ha comentado anteriormente, aquellos animales que efectivamente pasan a ser testados, cuyo número es menor al de machos que entraron al centro de inseminación debido a la selección que sufren en el mismo (crecimiento, conformación, falta de líbido, mala calidad seminal, etc). En 1998 se utilizaron en inseminación un total de 38 y 64 moruecos en Cara Rubia y Cara Negra respectivamente, de los que 14 y 21 eran machos mejorantes, y el resto machos en testaje.

## 2.1.2.1.2.1 Vía macho-hembra

Aquí es necesario detallar las tres vías diferentes de selección mencionadas anteriormente: padre mejorante, padre de testaje, y padre de monta natural. Los porcentajes respectivos de hijas en la población son de 19, 17 y 64% en Cara Negra y 21, 19 y 60% en Cara Rubia.

- En la vía padre de testaje, se realiza una presión de selección al elegir de los “candidatos a machos” aquellos que serán sometidos a testaje. Fueron 83 corderos elegidos de 385 y 51 corderos de entre 176 corderos en Cara Negra y Cara Rubia, respectivamente. Dichos corderos se eligen según su índice de pedigrí, que se obtiene a su vez del fenotipo de la madre (3 mediciones) y del test de progenie del padre con 20 hijas (por tanto medias hermanas del cordero considerado). Los parámetros correspondientes a esta vía se muestran en la Tabla 2-7.

**Tabla 2-7.** Parámetros vía macho en testaje-hembra.

|            | Cara Rubia | Cara Negra |
|------------|------------|------------|
| $p(\%)$    | 28,98%     | 21,56%     |
| $i$        | 1,18       | 1,36       |
| $r$        | 0,46       | 0,46       |
| $L$        | 1,96       | 2,03       |
| $\Delta G$ | 0,54       | 0,63       |

- En la vía padre mejorante, existe una presión adicional de selección al seleccionar los animales, en base a su test de progenie, de entre los machos en testaje. No obstante, al provenir de una población ya seleccionada, la varianza aditiva sobre la que se realiza la selección es inferior (Robertson, 1977; Gibson, 1992). Dicha varianza disminuye en una proporción  $(1 - k r_g^2)$  donde  $k = i(i - x)$ , siendo  $i$  la intensidad de selección y  $x$  la abscisa de la distribución normal estándar en el punto de truncamiento de la proporción seleccionada, y  $r_g$  es la precisión en la estima de los valores aditivos de los individuos seleccionados, valores todos ellos que se toman de la Tabla 2-7. Además, hay que añadir el progreso descrito por selección en el párrafo anterior. Los parámetros correspondientes a esta vía se muestran en la Tabla 2-8.

**Tabla 2-8.** *Parámetros vía macho mejorante-hembra.*

|                 | Cara Rubia         | Cara Negra         |
|-----------------|--------------------|--------------------|
| $p(\%)$         | 36,84%             | 32,81%             |
| $i$             | 1,02               | 1,10               |
| $r$             | 0,72               | 0,72               |
| $L$             | 5,14               | 5,03               |
| $(1 - k r_g^2)$ | 0,84               | 0,84               |
| $\Delta G$      | $0,62+0,54^a=1,16$ | $0,66+0,63^a=1,29$ |

<sup>a</sup> Esta ganancia viene de la selección de candidato a testaje

- En la vía padre de monta natural ya se ha considerado toda la presión ejercida, ya que se realiza en sus padres por la vía padre de macho y madre de macho (que ya fue descrita). Por tanto  $\Delta G=0$ . El intervalo generacional  $L$  fue de 4,15 y 4,59 en Cara Rubia y Cara Negra, respectivamente. Este intervalo se calculó, ante el desconocimiento de las paternidades vía monta natural, como la media de la edad de los moruecos vivos.

#### 2.1.2.1.2.2 Vía macho-macho

Los moruecos de los que se seleccionan corderos para candidatos a futuros mejorantes se eligieron exclusivamente de padres mejorantes: en Cara Negra, 21 de los 64 posibles; en Cara Rubia se utilizaron los 14 mejorantes de 38 moruecos totales. Por tanto, la presión de selección se calcula de la misma forma que en el párrafo anterior. Los parámetros correspondientes a esta vía se muestran en la Tabla 2-9.

**Tabla 2-9.** *Parámetros vía macho –macho.*

|                 | Cara Rubia         | Cara Negra         |
|-----------------|--------------------|--------------------|
| $p(\%)$         | 36,84%             | 32,81%             |
| $i$             | 1,02               | 1,10               |
| $r$             | 0,72               | 0,72               |
| $L$             | 5,14               | 4,28               |
| $(1 - k r_g^2)$ | 0,84               | 0,84               |
| $\Delta G$      | $0,62+0,54^a=1,16$ | $0,66+0,63^a=1,29$ |

<sup>a</sup> Esta ganancia viene de la selección de candidato a testaje

#### 2.1.2.2 Cálculo y comparación de los progresos genéticos teóricos y “reales”

En la Tabla 2-10 y la Tabla 2-11 se presentan los progresos genéticos totales para Cara Rubia y Cara Negra estimados a partir de la fórmula de Rendel y Robertson ya presentada, asumiendo como ya se indicó los parámetros del esquema del año 1998.

**Tabla 2-10.** *Estima del progreso genético en Latxa Cara Rubia.*

| Vía   | $\Delta G$ | L    | ponderación |
|---|------------|------|-------------|
| Hembra-Macho  | 1,28       | 4,58 | 1           |
| Hembra-Hembra   | 0,24       | 4,76 | 1           |
| Macho de Monta Natural-Hembra                         | 0          | 4,15 | 0,60        |
| Macho en Testaje-Hembra                               | 0,54       | 1,96 | 0,19        |
| Macho mejorante-Hembra                                | 1,16       | 5,14 | 0,21        |
| Macho-Macho   | 1,16       | 5,14 | 1           |
| Ganancia genética total anual (medida en $\sigma_a$ ) | 0,165      |      |             |

**Tabla 2-11.** *Estima del progreso genético en Latxa Cara Negra.*

| Vía   | $\Delta G$ | L    | ponderación |
|---|------------|------|-------------|
| Hembra-Macho  | 1,30       | 4,64 | 1           |
| Hembra-Hembra   | 0,37       | 4,96 | 1           |
| Macho de Monta Natural-Hembra                         | 0          | 4,59 | 0,64        |
| Macho en Testaje-Hembra                               | 0,63       | 2,03 | 0,17        |
| Macho mejorante-Hembra                                | 1,29       | 5,03 | 0,19        |
| Macho-Macho   | 1,29       | 4,28 | 1           |
| Ganancia genética total anual (medida en $\sigma_a$ ) | 0,183      |      |             |

En la Tabla 2-12 se presenta la importancia relativa de las diferentes vías de selección para la raza Latxa, la raza Lacaune (Barillet, 1990b) y la raza Holstein de vacuno lechero (Charffeddine, 1998; Charffeddine y Alenda, 1998). Todos estos autores calcularon las vías de progreso genético en esquemas simplificados como el aquí presentado, de ahí que sea difícil decir si existen verdaderas diferencias entre unos esquemas y otros. Aparentemente, existe una menor importancia en la raza Latxa de la vía macho-hembra. Esto es debido a la menor utilización de la inseminación artificial y por tanto una menor presión de selección por esa vía. También es interesante notar el menor peso de la vía macho-macho en ovino respecto al vacuno lechero, debido a la menor capacidad de difusión de los machos y, por tanto, menor intensidad de selección en esta vía.

**Tabla 2-12.** *Importancia relativa de cada vía de progreso genético en diferentes especies y razas lecheras.*

|                | Hembra-macho | Hembra-hembra | Macho-Macho | Macho-hembra |
|----------------|--------------|---------------|-------------|--------------|
| Cara Negra     | 39%          | 11%           | 39%         | 11%          |
| Cara Rubia     | 38%          | 11%           | 42%         | 8%           |
| Lacaune        | 39%          | 13%           | 31%         | 17%          |
| Vacuno lechero | 33%          | 6%            | 43%         | 18%          |

En la Tabla 2-13 se comparan las estimas de progreso genético realizadas a partir de los parámetros del esquema con las estimas obtenidas a partir de la valoración genética



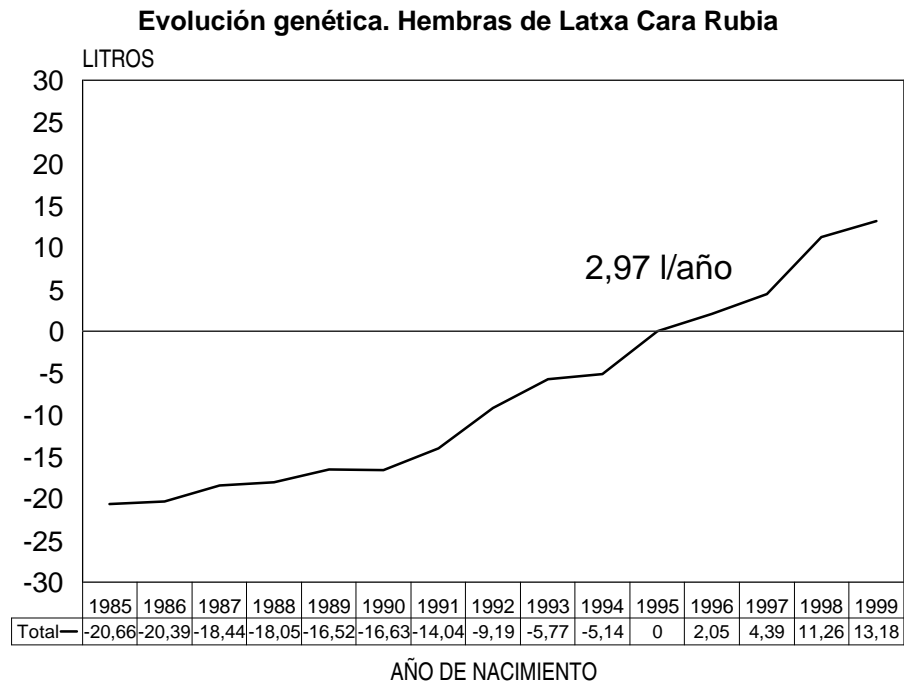
de mayo de 2001. Este progreso se calculó simplemente como la diferencia entre los valores aditivos estimados medios de los animales nacidos en el año 1989 y 1999, dividiendo entre 10 años. En el Gráfico 2-2 y el Gráfico 2-1 se presentan las tendencias genéticas para los 2 ecotipos. Hay que comentar que dichas estimas pueden estar influidas por la inclusión o no de grupos genéticos, especialmente en los primeros años dado que numerosos animales tiene uno, o ambos, ancestros asignados a grupos genéticos, como se puede deducir de la Tabla 2-3. La introducción de grupos genéticos introduce un aumento de la tendencia estimada, ya que de otra manera se estima que todos los animales de genealogía desconocida se asignan a la población base, penalizando sus valores estimados (Ugarte *et al.*, 1996a; Ugarte *et al.*, 1997b). Se considera que la inclusión de grupos genéticos es más correcta.

**Tabla 2-13.** Comparación de los progresos genéticos teóricos y estimados según valoraciones BLUP.

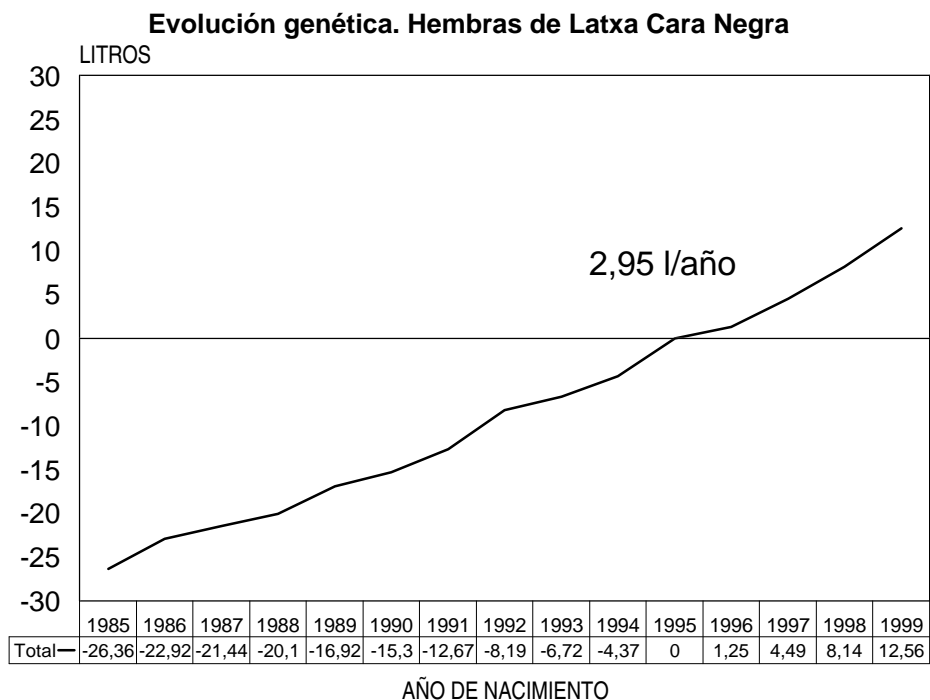
|   | Latxa Cara Rubia | Latxa Cara Negra |
|---|------------------|------------------|
| Varianza aditiva ( $\sigma_a^2$ ), l <sup>2</sup>                                   | 306              | 265              |
| Progreso teórico genético anual, medido en desviaciones estándar ( $R/\sigma_a^2$ ) | 0,165            | 0,183            |
| Progreso genético teórico (R), l/año  | 2,88             | 2,97             |
| Progreso genético estimado en las valoraciones BLUP, l/año, en los últimos 10 años  | 2,97             | 2,95             |
| “Eficiencia”  | 103%             | 101%             |

En la Tabla 2-13 se puede observar que los progresos genéticos esperados y realizados son bastante parecidos; esto es lógico ya que para la estima de la ganancia genética según la fórmula de Rendel y Robertson se han utilizado los parámetros “reales” del esquema que están muy influidos por la aplicación práctica del mismo. En cualquier caso, no se considera el parámetro de “eficiencia” como una medida rigurosa de la eficiencia del esquema de selección, dada la cantidad de asunciones que se han tenido que realizar.

Dado que los valores obtenidos de progreso genético son similares, se considera que la descripción simplificada del esquema de selección es válida para calcular respuestas genéticas dentro del mismo, que era uno de los objetivos de este apartado.



**Gráfico 2-1** Tendencia genética de Latxa Cara Rubia. Medias de los valores aditivos estimados de las hembras nacidas en el año de referencia.



**Gráfico 2-2** Tendencia genética de Latxa Cara Negra. Medias de los valores aditivos estimados de las hembras nacidas en el año de referencia.

### 2.1.3 Conclusiones

La estima de parámetros genéticos que se obtuvo en la Tabla 2-4 indica valores similares tanto a los descritos en bibliografía como a los que se estimaron hace algunos

años con los datos disponibles hasta ese momento. Por otra parte, la comparación de los progresos genéticos teóricos, asumiendo un esquema de selección simplificado, con aquellos estimados en las valoraciones BLUP (Tabla 2-13) indica que el esquema asumido puede ser una descripción válida para el cálculo teórico de la respuesta a la selección.

### 3 Comparación de modelos de valoración genética para lactación tipo desde una perspectiva bayesiana

#### 3.1 Introducción

Es evidente que la elección del modelo es un punto crítico en cualquier análisis estadístico y, por supuesto, en la valoración genética de reproductores (Bidanel, 1998). En el presente trabajo se pretende comparar modelos que incluyan diferentes combinaciones de efectos fijos, y más concretamente diferentes grupos de comparación de contemporáneas. La inclusión de los efectos de dichos grupos ha sido ampliamente estudiada en el campo de la evaluación genética de reproductores, tal y como se describe en la revisión realizada por Van Bebber *et al.* (1997).

Como se expone en los artículos recogidos en dicha revisión, la consideración de un grupo de comparación correcto es difícil, dado que hay que encontrar un equilibrio entre robustez y precisión, que se pueden reflejar respectivamente, tal y como hace notar Van Vleck (1987) en los términos de sesgo y varianza del error de predicción, de los cuales el primero es inestimable en una valoración genética. Así, aunque habitualmente se pueden identificar aquellos factores de manejo que influyen en los datos, en muchas ocasiones su registro no es posible (p. ej. raciones) o también puede ocurrir frecuentemente que se definan grupos de comparación muy pequeños. Aun sabiendo que numerosos grupos de comparación de pequeño tamaño conducen a disminuir la varianza del error de predicción, siempre existe la posibilidad de que las estimas del efecto de cada grupo sean erróneas (sesgadas) debido a error de muestreo en sus datos. Por ejemplo, en porcino el efecto grupo de comparación para los registros reproductivos (número de lechones nacidos) sería una combinación de rebaño-año-estación-tipo de inseminación que puede dar lugar a grupos de comparación muy pequeños (Bidanel, 1998), en cuyo caso puede ser recomendable considerarlos como aleatorios (Estany y Sorensen, 1995; Frey *et al.*, 1997; Sorensen *et al.*, 2000). Además, existe un riesgo adicional de sesgo si, como suele suceder, los apareamientos no son al azar, sino que los mejores animales tienen descendencia en los mejores grupos de manejo (el caso más típico es el del vacuno de leche). En principio, este fenómeno se evita al considerar los grupos de comparación como efectos fijos, ya que la esperanza del vector de estimas de los valores aditivos según las ecuaciones del modelo mixto de Henderson no incluye ningún término dependiente de los efectos fijos. Sin embargo, para grupos de comparación pequeños, este sesgo se corrige mejor utilizando grupos de comparación aleatorios (Ugarte *et al.*, 1992).

En general al definir los grupos de comparación se deberían tener en cuenta tanto la adecuación a los efectos biológicos y de manejo considerados como el tamaño de dichos grupos.

#### 3.2 Material y métodos

##### 3.2.1 Modelo de valoración actual. Otros modelos estudiados

Tal y como se explica en el apartado 2.1.1.2.1, en la evaluación genética de la raza Latxa se utiliza desde 1990 el siguiente modelo:

$$y_{ijklmn} = RA_i + RMNE_j + NCV_k + IP1C_l + a_m + p_m + e_{ijklmn}$$

donde se consideran como efectos fijos los efectos RA (rebaño-año), RMNE (rebaño-mes de parto-número de parto-edad al parto), NCV (número de corderos nacidos

vivos, con 3 niveles: 1, 2 o más de 2), IP1C (intervalo entre parto y primer control lechero, 8 niveles), y los efectos aleatorios aditivo (a) y permanente (p) además del residuo (e). Dicho modelo incluye además grupos genéticos (Quaas, 1988). En adelante se abreviará este modelo como “RMNE”.

El objeto de los dos diferentes grupos de comparación que se incluyen en el modelo es contemplar los diferentes manejos que influyen en el carácter. Por una parte, el efecto RA es la combinación de un efecto “climático” y de manejo que pretende reflejar los cambios en fechas de paridera, clima, alimentación... que son diferentes entre rebaños.

Por otra parte, el efecto RMNE pretende reflejar el estado fisiológico del animal (mediante la interacción edad-número de parto) y su interacción (biológica o intencionada) con un efecto de manejo del ganadero. Así, se contempla el hecho de que el pastor maneja el ganado de forma diferente según la época de parto de los animales, y además puede diferenciar entre ganado de diferentes edades; y además, biológicamente, el ganado de diferentes categorías de edad no se ve afectado de la misma manera por el manejo realizado. Sin embargo, no está del todo clara la importancia de dicha interacción, ya que si bien se conocen casos puntuales de tratamientos “individualizados” a animales jóvenes, en pocos casos se realiza un manejo específico por lotes (Oregui *et al.*, 2001b; Oregui *et al.*, 2001a). Por otra parte está claro que la misma alimentación (variable según la época del año) no tendrá el mismo efecto en animales todavía en crecimiento que en animales adultos. Además, este grupo de comparación no es un “verdadero” grupo de contemporáneas, ya que se agrupan de la misma manera animales paridos en toda la historia productiva del rebaño del mismo mes y edad. Sin embargo, es difícil pensar que el manejo dado a estos animales no haya cambiado en, por ejemplo, 10 años.

Además, un problema asociado a este grupo y que fue indicado por Hanocq (1993) es el hecho de que existen desconexiones y dependencias (efectos confundidos) debido al pequeño tamaño de los grupos de comparación. El pequeño tamaño de los grupos de comparación considerados se puede observar en la Tabla 3-3. En efecto, dado el escaso número de partos en alguno de los meses considerados en el efecto anterior, algunos de los grupos RMNE son muy pequeños, llegando a haber numerosos casos de grupos formados por un solo animal, aunque estos no tienen excesiva importancia ya que estos animales no tienen peso específico en el esquema de selección. De hecho Hanocq *et al.* (1996) estimaron mediante simulación que la respuesta a selección en una población es positiva y similar siempre que exista conexión entre subpoblaciones independientemente del grado de la misma, mientras que en ausencia de conexión es prácticamente nula.

Otro problema asociado a este modelo es que es muy poco intuitivo. Por una parte se utiliza dos veces el mismo efecto (rebaño). Por otra parte, a la hora de analizar resultados extraños en la valoración, es laborioso conocer rápidamente si ambos grupos de comparación resultaron correctamente evaluados y sus valores.

Ante esta situación, se consideró de interés analizar si modelos que contemplen diferentes combinaciones de efectos fijos que eviten el problema de la pequeña dimensión de los grupos y que sean conceptualmente más sencillos se adecuarían mejor a los datos existentes y permitirían estimas más precisas tanto de los efectos fijos como de los valores genéticos. Los modelos estudiados son los siguientes:

$$y_{ijklmn} = RAM_i + NE_j + NCV_k + IP1C_l + a_m + p_m + e_{ijklmn} \quad (\text{modelo “RAM”})$$

$$y_{ijklmno} = RA_i + M_j + NE_k + NCV_l + IP1C_m + a_n + p_n + e_{ijklmno} \quad (\text{modelo “RA”})$$

donde RAM es un grupo de comparación rebaño-año-mes móvil, similar al que se utiliza en vacuno lechero o en la raza Manchega (Serrano *et al.*, 1996), y NE es el efecto

número de parto-edad, con 9 niveles que se reflejan en la Tabla 3-1. En el otro modelo, se ha considerado el efecto del mes de parto (6 categorías, de noviembre a abril) sin interacción con el de Rebaño-año. Para la inclusión del efecto Rebaño-año-mes móvil se ha procedido a la agrupación de meses de parto de la siguiente manera: se agrupan meses consecutivos si el número de animales en dicho grupo es menor de 10. Esto se realiza desde el final de paridera hacia el principio (ya que la paridera es estacional y suele tener la cola de partos hacia el final de la misma). No existe un límite al número de meses a agrupar, pero sólo se agrupan dentro de un mismo rebaño-año. Todos los grupos de comparación descritos se consideraron como fijos, ya que los apareamientos no son al azar y de hecho los rebaños más productivos son los que más inseminaciones realizan, y por otra parte la mayor parte de los animales se encuadran en grupos de tamaños más que aceptables.

**Tabla 3-1.** Tipificación de la interacción edad-número de parto.

|                       | <u>1 año</u> | <u>2 años</u> | <u>3 años</u> | <u>4 o más años</u> |
|-----------------------|--------------|---------------|---------------|---------------------|
| Primer parto          | 1            | 2             | 5             | 9                   |
| 2º parto              |              | 3             | 6             | 9                   |
| 3 <sup>er</sup> parto |              | 4             | 7             | 9                   |
| 4º y siguientes       |              |               | 8             | 9                   |

### 3.2.2 Datos utilizados

Para este estudio se utilizaron todos los datos disponibles del control lechero desde 1984 hasta el año 2000 inclusive. Sus características se reflejan en la Tabla 3-2.

**Tabla 3-2.** Características de los ficheros utilizados en la comparación de modelos de valoración.

|                                | <u>Latxa Cara Rubia</u> | <u>Latxa Cara Negra</u> |
|--------------------------------|-------------------------|-------------------------|
| Número de datos                | 105.206                 | 345.621                 |
| Media                          | 120,61                  | 116,04                  |
| Desviación estándar fenotípica | 49,89                   | 44,31                   |
| Animales en datos              | 42.433                  | 144.627                 |
| Animales en genealogía         | 45.233                  | 153.070                 |

La distribución de los grupos de comparación según su tamaño se refleja en las Tabla 3-3 y Tabla 3-4. En ellas se puede apreciar que el modelo RAM en relación a los modelos RMNE y RA presenta valores intermedios en cuanto al número de animales incluidos en cada grupo. Es decir, la mayoría de los grupos RAM presentan un número de animales entre 10 y 100, mientras que el tipo de grupo RMNE tiene numerosos grupos de comparación de menos de 10 individuos, y el tipo de grupo RA presenta numerosos grupos de comparación mayores de 100 individuos.

**Tabla 3-3.** Número y porcentaje respecto al total de grupos de comparación según el número de animales que comprenden, en Latxa Cara Rubia.

| Tamaño del grupo                      | Tipo de grupo de comparación |     |      |     |      |     |
|---------------------------------------|------------------------------|-----|------|-----|------|-----|
|                                       | RMNE                         |     | RAM  |     | RA   |     |
| 1                                     | 611                          | 19% | 187  | 7%  | 187  | 13% |
| 2-4                                   | 703                          | 22% | 223  | 8%  | 221  | 15% |
| 5-9                                   | 493                          | 16% | 143  | 5%  | 136  | 9%  |
| 10-19                                 | 481                          | 15% | 694  | 24% | 110  | 8%  |
| 20-49                                 | 447                          | 14% | 936  | 33% | 172  | 12% |
| 50-99                                 | 220                          | 7%  | 457  | 16% | 222  | 15% |
| >100                                  | 219                          | 7%  | 216  | 8%  | 392  | 27% |
| Número total de grupos de comparación | 3174                         |     | 2856 |     | 1440 |     |

**Tabla 3-4.** Número y porcentaje respecto al total de grupos de comparación según el número de animales que comprenden, en Latxa Cara Negra.

| Tamaño del grupo                      | Tipo de grupo de comparación |     |      |     |      |     |
|---------------------------------------|------------------------------|-----|------|-----|------|-----|
|                                       | RMNE                         |     | RAM  |     | RA   |     |
| 1                                     | 1265                         | 17% | 199  | 3%  | 199  | 5%  |
| 2-4                                   | 1432                         | 20% | 163  | 2%  | 154  | 4%  |
| 5-9                                   | 1019                         | 14% | 112  | 1%  | 102  | 3%  |
| 10-19                                 | 978                          | 13% | 1994 | 25% | 184  | 5%  |
| 20-49                                 | 1114                         | 15% | 2883 | 37% | 658  | 17% |
| 50-99                                 | 599                          | 8%  | 1781 | 23% | 1094 | 29% |
| >100                                  | 862                          | 12% | 715  | 9%  | 1386 | 37% |
| Número total de grupos de comparación | 7269                         |     | 7847 |     | 3777 |     |

### 3.2.3 La comparación y selección de modelos en la inferencia bayesiana. Criterios utilizados

Los fundamentos de la teoría estadística están basados en la teoría de la decisión y en el uso de las funciones de utilidad. Estas funciones permiten, dados unos conocimientos del estado actual de la naturaleza y las consecuencias de una serie de opciones de actuación, elegir una de ellas. Ante este tipo de situaciones el enfoque bayesiano presenta un desarrollo matemático y teórico diferente al más conocido enfoque frecuentista. Ya se indicó en la introducción que deliberadamente se ha decidido trabajar en un contexto bayesiano. Sin embargo, a continuación se exponen algunos criterios más utilizados desde

puntos de vista frecuentistas o simplemente intuitivos para la comparación de modelos, que como se verá posteriormente son muy similares a las propuestas bayesianas. Algunos de dichos criterios fueron recogidos recientemente por Thompson (2001).

A la hora de elegir los efectos fijos a incluir en un modelo es necesario testar la significación de los mismos para situaciones en las que simultáneamente hay que estimar componentes de varianza (Kennedy, 1991; Welham y Thompson, 1997). Sin embargo, ante este problema, a la hora de distinguir diferentes modelos y dado el gran número de datos disponible, en cualquiera de los diferentes modelos analizados cualquier efecto mínimamente influyente resultaría estadísticamente significativo, sin ofrecer criterios sobre la mejor o peor adecuación de unos modelos frente a otros.

Uno de los criterios principalmente utilizados para la comparación de modelos es el test de cociente de verosimilitudes o LRT, que pone a prueba la hipótesis de que un modelo simplificado ofrece el mismo ajuste respecto a uno más complejo. A la hora de aplicar un criterio de este estilo a modelos no jerarquizados, como es el caso, se han utilizado clásicamente criterios como el de Akaike o el criterio de Schwartz (Atkinson, 1981; McCullagh y Nelder, 1989; Wada y Kashiwagi, 1990; SAS, 1996). Dichos criterios se basan en estimas de máxima verosimilitud penalizadas según el número de parámetros del modelo. Por ejemplo, estos criterios fueron utilizados por Ducrocq (2000) para comparar modelos de valoración genética del carácter facilidad de parto, y por Huisman *et al.* (2001) trabajando en modelos de curvas de crecimiento de porcino. La principal dificultad inherente al uso de estos criterios es de índole práctica: las estimas a realizar son máximo verosímiles (ML, en la literatura) y no máximo-verosímiles residuales (REML), y esto conduce a que los programas usuales de estima de parámetros genéticos (VCE, DFREML... ) no puedan utilizarse a estos fines. Otro problema más teórico es que en mejora genética es frecuente que el número de parámetros del modelo tienda a aumentar junto con el número de datos, violando la asunción de que el número de parámetros se mantiene fijo mientras que el número de datos tiende a infinito. Este problema fue citado por Gelfand (1996).

Otra enfoque clásico y ampliamente utilizado en mejora genética animal, es el de la validación cruzada. Dicho enfoque es muy intuitivo y se basa en utilizar un subconjunto de datos para estimar los parámetros y otro para validar la eficacia de dicha estima. Tanto Estany y Sorensen (1995) como Frey *et al.* (1997) utilizaron validación cruzada para elegir entre grupos de comparación fijos o aleatorios en tamaño de camada en porcino. Sin embargo, para este trabajo dicho enfoque presenta un problema: uno de los modelos de valoración a comparar contempla dos grupos de comparación diferentes, ambos con grupos en numerosas ocasiones de pequeño tamaño. Una partición de los datos al azar dentro del primer grupo reduciría a un número muy pequeño el número de datos del segundo y viceversa. En general, al trabajar sólo con una parte de los datos se pierde precisión en la estima de los parámetros del modelo. Este problema fue reconocido en los grupos de comparación de tamaño de camada por Frey *et al.* (1997), y lo abordaron eliminando unos pocos datos al azar dentro de cada grupo de comparación y repitiendo el análisis numerosas veces, lo que conlleva un alto coste computacional.

Boichard *et al.* (1995) propusieron tres métodos para validar la estima de tendencia genética en el vacuno lechero. INTERBULL utiliza y recomienda estos métodos (Interbull, 2002). El primero de ellos consiste en el cálculo de la tendencia genética utilizando exclusivamente las producciones en primer parto, eliminando de esta manera efectos debidos a la edad y al desvieje, y compararla con la tendencia estimada utilizando todos los datos. Aquel modelo en el que más se parecan ambas estimas de la tendencia será el mejor.



El segundo método estudia el fenotipo corregido de las hijas del toro, eliminando el efecto aditivo de la madre y los diferentes efectos fijos. Este valor, que incluye el valor aditivo del padre, el muestreo mendeliano propio del animal y un término de error en cada medición, debe permanecer en promedio estable con el tiempo. El tercer método consiste en el estudio de las sucesivas evaluaciones genéticas de un toro, que deben permanecer estables. Estos métodos fueron utilizados para comparar dos modelos de valoración genética en el vacuno lechero francés. El primer método se ha utilizado en este trabajo en un análisis preliminar que no se muestra aquí. Los resultados obtenidos no permitieron discriminar modelos y por eso se desechó este método. Los dos siguientes métodos son además difíciles de aplicar cuando no existe un gran número de hijas por macho.

Otra proposición realizada por Reverter *et al.* (1994) y que está en el origen del método R de estimación de componentes de varianza es estimar valores genéticos de acuerdo a todos los registros productivos (pasados y actuales) y compararlos con aquellos valores genéticos estimados solamente son los registros productivos pasados. Esta aproximación es similar a una validación cruzada, pero es posible desarrollar algebraicamente el valor esperado de diversos criterios estadísticos, de tal manera que su óptimo es conocido.

Por último, Laloë *et al.* (1996) presentan algunos criterios propuestos anteriormente por diferentes autores para estudiar la precisión global en una evaluación genética, con especial incidencia en la desconexión. Dichos criterios se aplican a posibles comparaciones entre estimadores de valores genéticos de diferentes animales y son la varianza del error de predicción (VEP) y el coeficiente de determinación generalizado (CD). La VEP se define como la varianza del error de predicción de un contraste  $x$  de unos valores aditivos  $a$ , de tal manera que a mayor varianza del error de predicción, mayor error. CD corresponde al “coeficiente de determinación generalizado”, y se define como el cuadrado de la correlación entre el valor verdadero y el valor estimado del mismo de este contraste. Aunque estos criterios se desarrollaron dentro del estudio de la conexión son atractivos para la comparación de modelos, y se puede relacionar el valor de dichos criterios con el progreso genético. Sin embargo, presentan el problema de que para su cálculo es necesario utilizar elementos fuera de la diagonal de la inversa de las ecuaciones del modelo mixto, lo que lo hace computacionalmente muy difícil incluso para pequeñas cantidades de datos.

A continuación se explica la metodología y problemática de la comparación de modelos bajo la inferencia bayesiana. Esta tiene una amplia bibliografía, gran parte de la cual ha sido recogida por Kuha (2001). Otras referencias interesantes son Raftery (1996), Gelfand (1996), Bernardo y Smith (1994) y Key *et al.* (1999). En este trabajo se han utilizado dos criterios básicos: el factor de Bayes (y sus derivaciones como el factor de Bayes posterior y el pseudo-factor de Bayes) y criterios basados en las distribuciones predictivas de un dato dado el resto de los datos y el modelo.

### 3.2.3.1 Los factores de Bayes

Esta es la aproximación bayesiana al test de hipótesis, que se basa en la estimación de las diferentes probabilidades de unos modelos o hipótesis dados los datos realmente observados. Así, dado un vector de datos  $y$ , desde un punto de vista científico se pretende utilizar una herramienta estadística para ver cuál de los diferentes modelos en competencia  $M_i$  ( $i = 1 \dots n$ ) es el “más adecuado” a dichos datos. La herramienta clásica utilizada en la escuela bayesiana es el uso de la probabilidad del modelo dados los datos,  $p(M_i | y)$ . Jeffreys (1935, 1961, citado por Kass y Raftery, (1995)) desarrolló en este contexto la

aproximación bayesiana al test de hipótesis y así, para comparar dos modelos se utilizaría el cociente de sus probabilidades posteriores (la probabilidad del modelo dados los datos observados), que se desarrolla aplicando el teorema de Bayes:

$$\frac{p(M_1 | \mathbf{y})}{p(M_2 | \mathbf{y})} = \frac{\frac{p(\mathbf{y} | M_1)p(M_1)}{p(\mathbf{y})}}{\frac{p(\mathbf{y} | M_2)p(M_2)}{p(\mathbf{y})}} = \frac{p(\mathbf{y} | M_1)}{p(\mathbf{y} | M_2)} \cdot \frac{p(M_1)}{p(M_2)}$$

El primer cociente es el denominado Factor de Bayes o “Bayes Factor”, en inglés, y el segundo representa el cociente de las probabilidades *a priori* consideradas para cada modelo de forma que si se considera que ambos modelos son *a priori* equiprobables, el cociente de probabilidades posteriores de los modelos se reduce a:

$$\frac{p(\mathbf{y} | M_1)}{p(\mathbf{y} | M_2)}$$

donde  $p(\mathbf{y} | M_i)$  es la probabilidad de los datos dado el modelo *i*-ésimo, que a menudo se cita en bibliografía como “marginal density of the data” o también como “predictive distribution” y que será llamada **densidad marginal de los datos**. Puede explicarse más concretamente como “la probabilidad, de acuerdo al modelo *M*, de que ocurrieran los datos antes de que dichos datos fueran observados”. La densidad marginal de los datos dado un modelo *M* se describe como:

$$p(\mathbf{y} | M) = \int p(\mathbf{y} | \theta) p(\theta | M) d\theta$$

es decir, como la integral de la distribución de los datos *y* dado el vector de parámetros  $\theta$  considerados en el modelo *M*, a lo largo de la distribución *a priori* de dichos parámetros.  $\theta$  contiene todos los parámetros del modelo: varianzas, efectos fijos y efectos aleatorios.

El factor de Bayes es similar al test de cociente de verosimilitudes (LRT), pero existen algunas diferencias fundamentales: la primera, que el factor de Bayes como tal es un cociente de probabilidades, mientras que el LRT es un estadístico que sirve para testar la hipótesis nula de que un modelo reducido da el mismo ajuste que un modelo más complejo. La segunda es que en el cálculo del LRT se utilizan las estimas máximo-verosímiles de los parámetros ( $\hat{\theta}$ ) mientras que en el factor de Bayes se integran. Además, el LRT sólo se puede utilizar como tal para modelos jerarquizados.

En Kass y Raftery (1995) puede encontrarse una detallada revisión bibliográfica sobre los factores de Bayes, donde se trata de su interpretación y cálculo. En dicho trabajo se presenta una relación entre diferentes valores observados para el factor de Bayes y la evidencia a favor de uno de los dos modelos (Tabla 3-5).

**Tabla 3-5.** Escala de evidencia del factor de Bayes de dos modelos  $M_1$  y  $M_2$  según Kass y Raftery (1995).

| Factor de Bayes $M_1/M_2$ | Evidencia a favor de $M_1$ |
|---------------------------|----------------------------|
| 1-3                       | Apenas reseñable           |
| 3-20                      | Positiva                   |
| 20-150                    | Fuerte                     |
| >150                      | Muy fuerte                 |

Dicha relación es una modificación de la elaborada por Jeffreys, quien sugirió de forma arbitraria una escala que toma valores en una escala logarítmica de base 10. Los mismos autores indican que la interpretación puede depender del contexto.

La calibración de dicho factor no tiene el mismo sentido que la significación estadística de un test (por ejemplo el LRT). En el caso del test de hipótesis, la significación está relacionada con si se han obtenido los datos “por azar” y “qué ocurriría si se utilizaran otras muestras de datos”. En cambio en la escuela bayesiana considera que el conjunto de datos es único, por tanto no se consideran los muestreos conceptuales repetidos, y la calibración pretende asignar un valor de uso “psicológico” en el proceso de inferencia científica. No obstante, las diferencias entre ambas escuelas son más teóricas que prácticas. Los niveles de significación considerados en la inferencia frecuentista (0,05, 0,01, etc.) son valores arbitrarios y que a veces se consideran más o menos informativos según la cantidad de datos. A su vez, ha habido intentos en la escuela bayesiana de calibrar estos mismos factores de Bayes considerando cuántas veces el factor de Bayes apoyaría el modelo 1 frente al 2 cuando el modelo 1 es cierto (y viceversa), mediante simulación (Vlachos y Gelfand, 2001), lo que en la práctica es lo mismo que considerar la distribución de un estadístico para un test de significación. A su vez, la tabla presentada de los factores de Bayes se aproxima a la de significación de un LRT que se distribuya según una chi-cuadrado de 1 grado de libertad.

Algunos de los principales puntos que Kass y Raftery (1995) resaltan sobre los factores de Bayes son los siguientes:

- Los factores de Bayes ofrecen evidencia a favor de la hipótesis nula (al contrario de lo que ocurre con los tests frecuentistas de hipótesis).
- Se pueden aplicar de forma general, sin necesidad de que los modelos o hipótesis estén jerarquizados.
- Es importante la comprobación de la sensibilidad de las conclusiones a los diferentes *a priori* que se pueden utilizar.

Bernardo y Smith (1994) distinguen 3 posibles situaciones a la hora de la selección de modelos:

- ❖ Uno de los modelos propuesto es el “verdadero”.
- ❖ Existe un modelo “verdadero” pero por diversas razones (excesiva complejidad, por ejemplo) no está incluido entre la colección de modelos a testar.
- ❖ No se considera que exista un modelo “verdadero”. Este será el caso más frecuente.

Según los mismos autores (Bernardo y Smith, 1994),  $p(\mathbf{y})$ , esto es, la probabilidad de los datos independientemente de cualquier modelo, es inestimable salvo que uno de los

modelos considerados sea el “verdadero”. En efecto, si ningún modelo es verdadero, la probabilidad *a priori* de cada modelo,  $p(M_i)$  no tiene sentido, y la integral a lo largo de todos los modelos

$$p(\mathbf{y}) = \int_{i \in I} p(M_i) p(\mathbf{y} | M_i)$$

donde  $I$  es el subconjunto de modelos considerados, tampoco tiene sentido. Por tanto,  $p(\mathbf{y})$  es inestimable y, por ende, también lo es  $p(M_i | \mathbf{y})$ .

Considerando las funciones de utilidad, Bernardo y Smith (1994) sólo consideran apropiado el uso de factores de Bayes para la elección de modelos en el primer caso (uno de los modelos es verdadero). Para el resto de casos, recomiendan algún tipo de validación cruzada, puesto que el criterio de utilidad dependerá de la calidad de la predicción de las observaciones futuras. Lo mismo indican Gelfand y Ghosh (1998) aunque esta forma de utilizar las funciones de utilidad no es quizás la más ajustada a los propósitos de los modelos de valoración en mejora (Alfonso, 1997).

Por otra parte, Bayarri en la discusión del artículo de Key *et al.* (1999) puntualiza la dificultad de calibración de los diferentes criterios utilizados para la selección de modelos. En teoría, se realizaría a partir de funciones de utilidad, pero éstas son muy dependientes de cada análisis específico y lo mismo sucede con los criterios en sí ya que la consideración de diferentes funciones de utilidad conduce a diferentes criterios de selección de modelos.

En la discusión del trabajo de Gelfand *et al.* (1992), Raftery propone el uso de los factores de Bayes como criterio para la selección de modelos, como una herramienta intuitiva y próxima al lenguaje y pensamiento común, mientras que los autores del trabajo, si bien no rechazan el uso de los factores de Bayes, consideran que su uso puede ser excesivamente rígido y que también existen aproximaciones a través de funciones de utilidad. Además Gelfand (1996) cita el problema de que al utilizar para los parámetros distribuciones *a priori* vagas o no-informativas (que procuran dar la misma probabilidad a todos los posibles valores del parámetro), usualmente se utilizan distribuciones impropias (esto es, cuya integral no está definida). En ese caso, el término

$$p(\mathbf{y} | M_i) = \int p(\mathbf{y} | \theta_i) p(\theta_i | M_i) d\theta_i$$

queda indefinido, ya que si se multiplica la distribución *a priori*  $p(\theta | M_i)$  por una constante  $c$ ,  $p(\mathbf{y} | M_i)$  se multiplica a su vez por dicha constante, y esto hace que, arbitrariamente, podamos obtener cualquier factor de Bayes modificando las distribuciones *a priori*. No obstante, no parece que esto pueda plantear un serio problema práctico si se piensa en la relativa facilidad que existe para especificar distribuciones *a priori* poco informativas pero propias de los parámetros e hiperparámetros de las ecuaciones del modelo mixto de Henderson.

El cálculo de  $p(\mathbf{y} | M)$  no es trivial. Raftery (1996) hace una exposición de algunos de los diferentes métodos utilizados dentro de los métodos de cadenas de Markov de Monte Carlo. Estos métodos también fueron descritos por Gianola (1999) y también son interesantes las referencias de Newton y Raftery (1994), Gelfand y Dey (1994), Chib (1995), Carlin y Chib (1995), Kass y Raftery (1995), Gamerman (1997) y Han y Carlin (2000). Varona *et al.* (2001) presentan un método de test de hipótesis de presencia de QTL's pero que es específico del problema planteado.

La alternativa “clásica” que se describe en las referencias anteriormente citadas es muy directa: la integral

$$p(\mathbf{y} | M) = \int p(\mathbf{y} | \theta) p(\theta | M) d\theta$$

se aproxima por el siguiente estimador de Monte Carlo:

$$\hat{p}(\mathbf{y} | M) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n p(\mathbf{y} | \theta_i, M)$$

donde  $\theta_i \sim p(\theta | M)$ , es decir: Se extrae una muestra del vector de parámetros  $\theta$  de la distribución *a priori* del mismo, dado el modelo planteado para los datos. Se computa para cada muestra la probabilidad de los datos dados dichos parámetros. Se repite el proceso  $n$  veces y por último se promedian estas probabilidades para las  $n$  muestras utilizadas. El problema de esta aproximación es que al ser las distribuciones *a priori* poco informativas, muestrear aquellas regiones del espacio paramétrico que aportan valores algo diferentes de 0 al sumatorio requiere un desmesurado esfuerzo computacional en tiempo.

Uno de los métodos más utilizados para el cálculo de  $p(\mathbf{y} | M)$  por su sencillez, y el que se utilizará en el presente trabajo, es el propuesto por Newton y Raftery (1994). Este método fue utilizado en el campo de la mejora genética animal por Sorensen *et al.* (2000) para analizar la adecuación de modelos incluyendo efectos de grupos de comparación fijo o aleatorio; por López-Romero *et al.* (2001) para la comparación de modelos de análisis de datos longitudinales de producción de leche; y también ha sido utilizado en la detección de QTL en genética vegetal por Satagopan *et al.* (1996). Existen varios desarrollos, descritos por Newton y Raftery (1994), Gelfand y Dey (1994), Raftery (1996) y Gamerman (1997). Aquí se presenta el descrito por Gianola (1999), que es notablemente más simple.

Partimos de la identidad siguiente, desarrollada por el teorema de Bayes:

$$p(\theta | \mathbf{y}, M) = \frac{p(\mathbf{y} | \theta, M)p(\theta | M)}{p(\mathbf{y} | M)}$$

por tanto,

$$\frac{p(\theta | M)}{p(\mathbf{y} | M)} = \frac{p(\theta | \mathbf{y}, M)}{p(\mathbf{y} | \theta, M)}$$

y si integramos ambos lados respecto a la distribución *a priori* de  $\theta$ , asumiendo que es propia:

$$\frac{1}{p(\mathbf{y} | M)} \int_{\theta} p(\theta | M) d\theta = \int_{\theta} \frac{1}{p(\mathbf{y} | \theta, M)} p(\theta | \mathbf{y}, M) d\theta$$

Como  $\int_{\theta} p(\theta | M) d\theta$  integra a 1:

$$[p(\mathbf{y} | M)]^{-1} = \mathbb{E}_{\theta|\mathbf{y},M} [p^{-1}(\mathbf{y} | \theta, M)]$$

donde E indica “esperanza”. Por tanto:

$$p(\mathbf{y} | M) = \mathbb{E}_{\theta|\mathbf{y},M}^{-1} [p^{-1}(\mathbf{y} | \theta, M)]$$

Por último, una estima de Monte Carlo de esta última cantidad es:

$$\hat{p}(\mathbf{y} | M) = \left[ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n p^{-1}(\mathbf{y} | \theta_i, M) \right]^{-1}$$

donde  $\theta_i \sim p(\theta | \mathbf{y}, M)$  esto es, son  $n$  muestras del vector de parámetros extraídas de la distribución posterior de los parámetros (usualmente mediante una cadena de Markov). Esta expresión es la media armónica de los valores de la verosimilitud, o dicho de otro modo, es la media armónica de la probabilidad de los datos dado el vector  $\theta_i$  de parámetros muestreados en cada iteración  $i$ -ésima de la cadena de Markov de Monte Carlo.

En resumen: se implementa una cadena de Markov para resolver el modelo (por ejemplo, un muestreo de Gibbs), de la que se ejecutan  $n$  iteraciones. En cada iteración  $i$ -ésima, se obtiene un vector de parámetros  $\theta_i$ . Se calcula la probabilidad de los datos dado dicho vector. Por último, se calcula la media de los inversos de dichas probabilidades, y se invierte. El valor obtenido es una estima de la densidad marginal de los datos.

De acuerdo a Kass y Raftery (1995), este estimador puede ser muy inestable, dado que a lo largo del proceso de muestreo pueden aparecer términos de muy baja verosimilitud, que al ser invertidos condicionan enormemente el resultado dentro del sumatorio. Satagopan *et al.* (1996) indican este problema en uno de los modelos utilizados, mientras que Sorensen (2001, comunicación personal) no observó una especial inestabilidad en su trabajo (Sorensen *et al.*, 2000). Gamerman (1997) recomienda este estimador “si la muestra es suficientemente grande”.

Se han propuesto numerosas modificaciones del factor de Bayes, de las que citaremos dos que pueden ser obtenidas fácilmente del proceso de muestreo descrito.

- Factor de Bayes posterior. Aitkin (1991) propone la integración de la probabilidad de los datos dados los parámetros y el modelo,  $p(\mathbf{y} | \theta, M)$  a lo largo de la distribución posterior de estos últimos. Es decir:

$$p_{posterior}(\mathbf{y} | M) = \int p(\mathbf{y} | \theta) p(\theta | \mathbf{y}, M) d\theta = p(\mathbf{y} | \mathbf{y}, M).$$

Este valor será llamado **densidad posterior de los datos**. Se puede entender mediante el siguiente ejemplo: se realiza un experimento y se obtienen unos datos  $\mathbf{y}$ , que se analizan mediante un modelo  $M$ . Por tanto se pueden estimar los parámetros  $\theta$  del modelo  $M$ , es decir que se cuenta con más información sobre dichos parámetros que *antes* del experimento. Posteriormente, se vuelve a realizar dicho experimento. La densidad posterior de los datos es la probabilidad de obtener exactamente los mismos datos  $\mathbf{y}$ , de acuerdo al modelo  $M$  y a lo que ahora se conoce sobre los parámetros  $\theta$ .

De esta forma, se obtiene un criterio más estable computacionalmente y además evita algunas paradojas descritas en el artículo citado. Sin embargo, este criterio presenta numerosas críticas (que se pueden encontrar en la discusión posterior al artículo citado) debido al hecho de “usar los datos dos veces”, una para estimar la distribución posterior de  $\theta$  y otra para calcular las verosimilitudes a integrar a lo largo de dicha distribución. Puede entenderse como un compromiso entre las escuelas frecuentista y bayesiana, al ajustar primero los parámetros, y luego calcular (integrando a lo largo de la distribución posterior de los mismos) una probabilidad, de un modo similar a los métodos de máxima verosimilitud. Un estimador de Monte Carlo de esta cantidad es:

$$\hat{p}_{posterior}(\mathbf{y} | M) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n p(\mathbf{y} | \theta_i, M).$$

donde, al igual que antes,  $\theta_i \sim p(\theta | \mathbf{y}, M)$  esto es, son  $n$  muestras del vector de parámetros extraídas de la distribución posterior de los parámetros (usualmente mediante una cadena de Markov).

En relación a la estima de la densidad marginal de los datos citada en el párrafo precedente, la única diferencia es que se trata de la media aritmética en lugar de la media armónica. Teóricamente, este estimador debe verse libre de los problemas de estabilidad que afectan al método de Newton y Raftery, ya que los valores obtenidos de la verosimilitud no deben ser invertidos.

- El pseudo factor de Bayes (Gelfand y Dey, 1994). Este criterio calcula para cada dato  $y_r$  del vector  $\mathbf{y}$  su probabilidad respecto a su distribución marginal dados el resto de elementos, pero no él mismo, lo que se indica como  $\mathbf{y}_{-r}$  y el modelo, es decir  $p(y_r | \mathbf{y}_{-r}, M)$ . Posteriormente calcula la probabilidad conjunta de todos ellos. Suponiendo que son condicionalmente independientes (aunque no es cierto) multiplica cada probabilidad individual a lo largo del conjunto de  $m$  datos, para obtener una medida de la probabilidad conjunta de los datos que llamaremos **pseudo-densidad predictiva de los datos**. Por tanto:

$$p_{pseudo}(\mathbf{y} | M) = \prod_{r=1}^m p(y_r | \mathbf{y}_{-r}, M)$$

Para calcular la probabilidad marginal de cada dato dado el resto de datos,  $p(y_r | \mathbf{y}_{-r}, M)$  se podría eliminar dicho elemento de los datos, implementar un muestreo de Gibbs y generar la distribución del elemento  $y_r$ . Sin embargo esto es inviable, ya que habría que ejecutar un muestreo de Gibbs completo para cada elemento. En lugar de eso, se utiliza la siguiente expresión (Gelfand, 1996):

$$\hat{p}(y_r | \mathbf{y}_{-r}, M) = \left( \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n p^{-1}(y_r | \theta_i) \right)^{-1}$$

donde  $\theta_i \sim p(\theta | \mathbf{y}, M)$  son las muestras extraídas del vector de parámetros en el proceso de muestreo de Gibbs. Esta expresión es similar a la utilizada para la estimación de la densidad marginal de los datos.

### 3.2.3.2 El uso de las distribuciones predictivas

El uso de distribuciones predictivas está ampliamente tratado en la literatura (Gelfand, 1996). Genéricamente, se podría decir que un posible objetivo de un modelo estadístico es la predicción de unos datos  $\mathbf{y}_2$  a partir de unos datos  $\mathbf{y}_1$ . Por tanto, una aproximación a la utilidad de un modelo estadístico sería la medida de su capacidad de predecir unas observaciones a partir de otras. En ese sentido, la estadística bayesiana no añade nada especialmente nuevo conceptualmente a la característica “validación cruzada”, obtenida estimando los parámetros a partir de una partición de datos  $\mathbf{y}_1$  y comprobando su bondad en otra partición de datos  $\mathbf{y}_2$ . Sin embargo, sí lo hace en su implementación, al integrar sobre la distribución posterior de los parámetros del modelo. También es similar al análisis ya citado propuesto por Reverter *et al.* (1994) en la que se estiman valores aditivos de acuerdo a datos “antiguos” y “antiguos más nuevos” y se comparan ambas estimaciones.

Gelfand *et al.* (1992) discuten dos tipos de distribuciones predictivas: aquellas en las que se predicen sucesivamente el dato  $r$ -ésimo  $y_r$  (cuya predicción se indica como  $Y_r$ ) a

partir de los datos observados  $\mathbf{y}$ ; y aquellas otras en las que se predice  $y_r$  a partir del vector de datos  $\mathbf{y}_{-r}$  en el que se ha eliminado el elemento  $r$ -ésimo. Ambas distribuciones tienen el interés de que son univariantes y por tanto cómodas para trabajar. Los mismos autores indican que para los propósitos de verificar la exactitud del modelo ante futuras predicciones, es más lógico trabajar con la distribución  $p(Y_r | \mathbf{y}_{-r}, M)$ .

Existe una conexión de las distribuciones predictivas con el factor de Bayes y sus modificaciones citadas anteriormente. Gelfand y Dey (1994) indican que el factor de Bayes y sus modificaciones implican densidades predictivas de tipo  $p(\mathbf{y}_1 | \mathbf{y}_2, M)$ , donde  $\mathbf{y}_1$  e  $\mathbf{y}_2$  son grupos de datos. Así, según los casos:

- $\mathbf{y}_1 = \mathbf{y}$  e  $\mathbf{y}_2 = \{\phi\}$  (conjunto vacío), se obtiene la densidad marginal de los datos,  $p(\mathbf{y} | M)$
- $\mathbf{y}_1 = \mathbf{y}$  e  $\mathbf{y}_2 = \mathbf{y}$  se obtiene la densidad posterior de los datos  $p(\mathbf{y} | \mathbf{y}, M)$ , que es uno de los términos del factor de Bayes posterior.
- $\mathbf{y}_1 = y_r$  e  $\mathbf{y}_2 = \mathbf{y}_{-r}$  el resultante es la pseudo-densidad predictiva de los datos, uno de los términos del pseudo-factor de Bayes arriba indicado.

Para la comparación de modelos, se proponen (Gelfand *et al.*, 1992; Gelfand, 1996) el uso de unas “funciones de chequeo”  $g(Y_r, y_r)$  que sean función de la predicción del dato y el dato “verdadero”, y proponen 4 funciones de chequeo, en función de diferentes medidas de la diferencia entre la predicción del dato  $r$ -ésimo,  $Y_r | \mathbf{y}_{-r}$ , y la propia realización del dato,  $y_r$ . Para ninguna de ellas es necesario generar explícitamente la predicción  $Y_r$ , sino que se pueden calcular directamente a partir del residuo. En cierta manera, es un estudio de la distribución de residuos. Estas funciones han sido utilizadas por Varona (1997), Rekaya (1997) y Piles (2000). En este trabajo se han utilizado 2 de dichas funciones de chequeo para cada observación  $y_r \in \mathbf{y}$ , calculando posteriormente el promedio para todas las observaciones. Dichas funciones son:

- A partir del residuo,  $d_1 = (y_r - Y_r)$ , se calculan su esperanza,  $E(d_1)$ , la esperanza de su valor absoluto  $E|d_1|$  y la esperanza de su cuadrado,  $E[(d_1)^2]$ . Esta última cantidad, promediada para todas las observaciones, es el error cuadrático medio. Estos criterios deben tender a 0, aunque normalmente el primero de ellos será poco definitorio debido a fenómenos de compensación de unos residuos con otros.
- Si se considera la probabilidad de que  $Y_r$  sea mayor que  $y_r$ , o lo que es equivalente, la probabilidad de que el residuo sea menor de 0, se observa que el valor de este criterio debería ser 0,5, de tal manera que aproximadamente  $Y_r$  sea la mitad de las veces menor y la mitad mayor. Así, este criterio se define como sigue:  $d_2 = [p(Y_r < y_r) - 0,5]$ . De acuerdo a lo expuesto, este criterio debe dar un valor en torno a 0. Se va a computar la esperanza de este criterio, promediándola para su valor real,  $E(d_2)$ , absoluto,  $E|d_2|$ , y para su cuadrado,  $E[(d_2)^2]$ . Como en el caso anterior la primera de estas esperanzas será poco definitoria.

La medida  $d_1$  es una medida de la amplitud de la distribución de  $Y_r$  o de su precisión, mientras que  $d_2$  sería una medida de la posición de  $Y_r$  respecto a  $y_r$ , o dicho de otra manera, de su sesgo. Por ejemplo, una distribución de  $Y_r$  que estuviera centrada en torno a  $y_r$  daría un valor de  $d_2$  pequeño o nulo, pero una distribución de  $Y_r$  que no estuviera



centrada en torno a  $y_r$ , y fuera más estrecha (de menor varianza) daría un valor de  $d_1$  más pequeño y un valor de  $d_2$  más alto.

También se va a calcular para cada dato su probabilidad respecto a su distribución marginal dado el resto de elementos  $p(y_r | \mathbf{y}_{-r}, M)$ , como se describió en el apartado anterior sobre la pseudo-densidad predictiva de los datos.

### 3.2.3.3 Otros criterios utilizados

Spiegelhalter *et al.* (1998) y Spiegelhalter *et al.* (2001) de forma más detallada, proponen el uso de un criterio llamado “Deviance Information Criteria” o DIC. Este criterio ha sido utilizado por Rekaya *et al.* (2001). Se plantea este criterio como una generalización bayesiana del criterio de Akaike o AIC. El AIC pretende minimizar la distancia llamada de Kullback-Leibler entre el modelo “verdadero” que origina los datos y el modelo considerado (Wada y Kashiwagi, 1990). El DIC, al igual que el AIC, el criterio de Schwarz (BIC) u otros criterios similares (Atkinson, 1981; McCullagh y Nelder, 1989), propone un compromiso entre capacidad de ajuste y complejidad del modelo. Su formulación es como sigue:

$$DIC = \bar{D} + p_D$$

donde  $\bar{D} = E_{\theta|\mathbf{y},M} [D(\theta)]$  es la esperanza posterior de la “desviación” bayesiana y se toma como el criterio de “ajuste” de forma que

$D(\theta) = -2 \log p(\mathbf{y} | \theta) + p(\mathbf{y})$  donde  $p(\mathbf{y})$  depende exclusivamente de los datos y es constante entre diferentes modelos, por lo cual se trabajará con  $D(\theta) = -2 \log p(\mathbf{y} | \theta)$ .

$p_D$ , el “número efectivo de parámetros”, es:

$$p_D = \bar{D} - D(\hat{\theta})$$

donde  $\hat{\theta} = E_{\theta|\mathbf{y},M}(\theta)$  es la media posterior de los parámetros del modelo.

Un valor pequeño de  $DIC$  indica un mejor modelo, tomando en cuenta tanto ajuste como parsimonia del mismo. Algunos aspectos que se enfatizan por Spiegelhalter *et al.* (2001) son:

- Es similar a una aproximación de validación cruzada
- Se aproxima a minimizar una función de riesgo de tipo logarítmico
- Es sencillo de computar y no presenta problemas para distribuciones *a priori* impropias.

Un estimador de  $\bar{D}$  es

$$\hat{\bar{D}} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n -2 \log [p(\mathbf{y} | \theta_i, M)]$$

donde  $\theta_i \sim p(\theta | \mathbf{y}, M)$  esto es, son muestras extraídas de la distribución posterior de los parámetros, al igual que se hizo para el cálculo de la densidad marginal de los datos y de la densidad posterior de los datos.

También se han utilizado otros criterios de ajuste utilizando  $\hat{\theta} = E_{\theta | \mathbf{y}, M}(\theta)$  (la media posterior del vector de parámetros del modelo) aunque estos criterios no contienen ninguna información sobre el grado de complejidad del modelo. Los criterios utilizados son:

- ◆ Media del error de predicción
- ◆ Media del valor absoluto del error de predicción
- ◆ Varianza del error de predicción
- ◆ Porcentaje de sesgo cuadrático o PSB (Percentage of squared bias) (Ali y Schaeffer, 1987), que se define de forma similar al error cuadrático medio, pero trabajando con errores relativos en lugar de absolutos.

$$PSB = \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2}{\sum_{i=1}^n y_i^2}$$

- ◆ Correlación entre vector de predictores del dato,  $\hat{\mathbf{y}} | \hat{\theta}$ , y vector de datos,  $\mathbf{y}$ .
- ◆ Correlación lineal de Pearson y correlación de rango de Spearman entre las estimas del valor aditivo obtenidas, es decir de  $\hat{\mathbf{a}} = E(\mathbf{a} | \mathbf{y}, M)$ , tanto para el conjunto de animales en pedigrí, como para los moruecos con más de 10 hijas. Dichos valores se calcularon para comprobar la diferencia práctica que puede producir la utilización de un modelo u otro.

### 3.2.4 Desarrollo mediante cadenas de Markov de Monte Carlo

Los métodos bayesianos utilizando cadenas de Markov de Monte Carlo han sido ampliamente utilizados en mejora genética animal en los últimos años, debido a su sencillez computacional y la relativa facilidad con la que es posible abordar problemas de difícil enfoque desde el marco de la máxima verosimilitud (Wang, 1998; Blasco, 2001). En el presente trabajo, dichos métodos se han utilizado para calcular los criterios de comparación de modelos citados en los apartados precedentes.

#### 3.2.4.1 Implementación del muestreo de Gibbs

Se ha utilizado un programa realizado por Pedro López Romero (López-Romero *et al.*, 2001). Dicho programa calcula la densidad marginal de los datos, y fue modificado para adecuarlo al modelo utilizado, incluir grupos genéticos y calcular el resto de criterios de interés (densidad posterior, pseudo-densidad marginal, densidades predictivas, DIC...). El programa realiza un muestreo de la distribución posterior  $p(\theta | \mathbf{y}, M)$  mediante la metodología del muestreo de Gibbs habitual en mejora genética (Sorensen, 1999; Van Tassell *et al.*, 1995).

Los modelos utilizados son modelos animales con medidas repetidas con las asunciones usuales:

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Za} + \mathbf{Wp} + \mathbf{e}$$

donde  $\mathbf{y}$  es el vector de datos,  $\mathbf{b}$ ,  $\mathbf{a}$  y  $\mathbf{p}$  son los efectos fijos, genético aditivo y el efecto permanente (ambiental y genético no aditivo), y  $\mathbf{X}$ ,  $\mathbf{Z}$  y  $\mathbf{W}$  son las respectivas matrices de incidencia. Para cada modelo de los tres que se comparan la matriz  $\mathbf{X}$  es diferente, así como el vector  $\mathbf{b}$  tanto en tamaño como en interpretación (en un modelo algunos de los efectos son grupos de comparación RMNE, en otros grupos RAM, etc.). Se supone:

$$\mathbf{a} \sim N(\mathbf{Q}\mathbf{g}, \mathbf{A}\sigma_a^2); \mathbf{p} \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{I}\sigma_p^2); \mathbf{e} \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{I}\sigma_e^2)$$

donde  $\mathbf{Q}$  es la matriz de incidencia de los grupos genéticos en relación a los animales, de tal forma que  $q_{ij}$  es la proporción de genes del animal  $i$  procedente del grupo genético  $j$ ;  $\mathbf{g}$  es el vector de efectos de los grupos genéticos;  $\mathbf{A}$  es la matriz de parentesco y  $\sigma_a^2, \sigma_p^2$  y  $\sigma_e^2$  son las varianzas aditiva, del efecto permanente y residual, respectivamente.

A la hora de incluir grupos genéticos se utilizaron las ecuaciones equivalentes que utilizan una ligera modificación de las reglas de Henderson para el cálculo de la inversa de la matriz  $\mathbf{A}$  (Quaas, 1988; Westell *et al.*, 1988).

Por tanto el vector de parámetros  $\theta' = (\mathbf{b}' \mathbf{a}' \mathbf{p}' \sigma_a^2 \sigma_p^2 \sigma_e^2)$  incluye efectos fijos, valores de los grupos genéticos, valores aditivos para todos los animales, valores del efecto aleatorio permanente para aquellos animales que se encuentran en el fichero de datos, y valores de las varianzas aditiva, permanente y residual.

Por último, es necesario detallar las distribuciones *a priori* de los parámetros e hiperparámetros  $\mathbf{b}$ ,  $\sigma_e^2$ ,  $\sigma_a^2$  y  $\sigma_p^2$ . Ya se ha indicado anteriormente que el uso de distribuciones *a priori* impropias, elimina el sentido de la densidad marginal de los datos, que puede ser arbitrariamente modificado al multiplicar la distribución *a priori* por una constante. Por esta razón se utilizaron distribuciones propias, aunque poco informativas:

$p(\mathbf{b}) \propto N(\mathbf{0}, \mathbf{I}\sigma_b^2)$ ;  $\sigma_b^2 = 10^6$ , de tal manera que es equivalente a utilizar distribuciones *a priori* “planas” para estos parámetros y a considerarlos como “efectos fijos”.  $\sigma_b^2$  es un parámetro fijo y no se modifica en el proceso de muestreo, a diferencia de  $\sigma_e^2$ ,  $\sigma_a^2$  y  $\sigma_p^2$ .

$$p(\sigma_e^2) \propto \chi^{-2}(v_e, S_e^2); p(\sigma_a^2) \propto \chi^{-2}(v_a, S_a^2); p(\sigma_p^2) \propto \chi^{-2}(v_p, S_p^2)$$

donde  $\chi^{-2}(v, S^2)$  indica una distribución chi-cuadrado escalada invertida de  $v$  grados de libertad y factor de escala  $S^2$ .  $v_e = v_a = v_p = 5$ ;  $S_e^2 = 2400$ ;  $S_a^2 = S_p^2 = 900$ . De tal manera que las esperanzas de las distribuciones *a priori* de estos parámetros fueran parecidas a las estimas obtenidas en el apartado 2.1.1:

$$E(\sigma_e^2) = 800; E(\sigma_a^2) = 300; E(\sigma_p^2) = 300$$

Dada la gran cantidad de información utilizada y el bajo grado de libertad de la distribución *a priori*, la modificación de estos parámetros no produjo ninguna variación en los resultados.

De acuerdo a estas especificaciones, las ecuaciones del modelo mixto son:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} + \mathbf{I}\sigma_b^{-2} & \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} & \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} + \mathbf{A}^{-1}\sigma_a^{-2} & \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W} \\ \mathbf{W}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{W}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} & \mathbf{W}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W} + \mathbf{I}\sigma_p^{-2} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\mathbf{b}} \\ \hat{\mathbf{a}} \\ \hat{\mathbf{p}} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \\ \mathbf{W}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \end{bmatrix}$$

donde  $\mathbf{R} = \mathbf{I}\sigma_e^{-2}$ . Obsérvese que cuando  $\sigma_b^2 \rightarrow \infty$ ,  $\mathbf{I}\sigma_b^{-2} \rightarrow \mathbf{0}$  y las ecuaciones se reducen a las del modelo mixto más habitual que se utiliza en el BLUP.

Las distribuciones condicionales de los diferentes parámetros son, de acuerdo a lo señalado (Sorensen, 1999):

$$\bullet \quad b_i \mid \mathbf{b}_{-i}, \mathbf{a}, \mathbf{p}, \sigma_e^2, \sigma_a^2, \sigma_p^2, \sigma_b^2, \mathbf{y} \sim N\left(\hat{b}_i, \left(\frac{\mathbf{x}'_i\mathbf{x}_i}{\sigma_e^2} + \sigma_b^{-2}\right)^{-1}\right) \text{ donde}$$

$$\hat{b}_i = \left(\frac{\mathbf{x}'_i\mathbf{x}_i}{\sigma_e^2} + \sigma_b^{-2}\right)^{-1} \frac{\mathbf{x}'_i}{\sigma_e^2} (\mathbf{y} - \mathbf{X}_{-i}\mathbf{b}_{-i} - \mathbf{Z}\mathbf{a} - \mathbf{W}\mathbf{p})$$

$$\bullet \quad a_i \mid \mathbf{b}, \mathbf{a}_{-i}, \mathbf{p}, \sigma_e^2, \sigma_a^2, \sigma_p^2, \sigma_b^2, \mathbf{y} \sim N\left(\hat{a}_i, \left(\frac{\mathbf{z}'_i\mathbf{z}_i}{\sigma_e^2} + \frac{\mathbf{A}_{i,i}^{-1}}{\sigma_a^2}\right)^{-1}\right) \text{ donde}$$

$$\hat{a}_i = \left(\frac{\mathbf{z}'_i\mathbf{z}_i}{\sigma_e^2} + \frac{\mathbf{A}_{i,i}^{-1}}{\sigma_a^2}\right)^{-1} \frac{\mathbf{z}'_i}{\sigma_e^2} (\mathbf{y} - \mathbf{X}\mathbf{b} - \mathbf{Z}_{-i}\mathbf{a}_{-i} - \mathbf{W}\mathbf{p})$$

$$\bullet \quad p_i \mid \mathbf{b}, \mathbf{a}, \mathbf{p}_{-i}, \sigma_e^2, \sigma_a^2, \sigma_p^2, \sigma_b^2, \mathbf{y} \sim N\left(\hat{p}_i, \left(\frac{\mathbf{w}'_i\mathbf{w}_i}{\sigma_e^2} + \sigma_p^{-2}\right)^{-1}\right) \text{ donde}$$

$$\hat{p}_i = \left(\frac{\mathbf{w}'_i\mathbf{w}_i}{\sigma_e^2} + \sigma_p^{-2}\right)^{-1} \frac{\mathbf{w}'_i}{\sigma_e^2} (\mathbf{y} - \mathbf{X}\mathbf{b} - \mathbf{Z}\mathbf{a} - \mathbf{W}_{-i}\mathbf{p}_{-i})$$

$$\bullet \quad \sigma_e^2 \mid \mathbf{b}, \mathbf{a}, \mathbf{p}, \sigma_a^2, \sigma_p^2, \sigma_b^2, \mathbf{y} \sim \chi^{-2}(n + v_e, \mathbf{e}'\mathbf{e} + v_e S_e^2) \text{ donde } n \text{ es el número de datos y } \mathbf{e} = (\mathbf{y} - \mathbf{X}\mathbf{b} - \mathbf{Z}\mathbf{a} - \mathbf{W}\mathbf{p})$$

$$\bullet \quad \sigma_a^2 \mid \mathbf{b}, \mathbf{a}, \mathbf{p}, \sigma_e^2, \sigma_p^2, \sigma_b^2, \mathbf{y} \sim \chi^{-2}(q + v_a, \mathbf{a}'\mathbf{A}^{-1}\mathbf{a} + v_a S_a^2) \text{ donde } q \text{ es el número de animales en genealogía.}$$

$$\bullet \quad \sigma_p^2 \mid \mathbf{b}, \mathbf{a}, \mathbf{p}, \sigma_e^2, \sigma_a^2, \sigma_b^2, \mathbf{y} \sim \chi^{-2}(p + v_p, \mathbf{p}'\mathbf{p} + v_p S_p^2) \text{ donde } p \text{ es el número de animales en datos.}$$

Los programas se ejecutaron, para el ecotipo de Latxa Cara Rubia en un Pentium III de 700 Mhz y 64 Mb de RAM bajo Windows 95, durando cada ejecución del mismo aproximadamente 20 horas. Para el ecotipo de Latxa Cara Negra, se ejecutaron en un ordenador SUN de la Universidad Pública de Navarra de 1Gb de RAM trabajando en SUN-OS, donde cada ejecución costó alrededor de 7 días.

Para los tres diferentes modelos y los dos ecotipos se lanzaron diferentes cadenas de muestreo de Gibbs. Dichas cadenas constaron de 105.000 iteraciones, desechándose las primeras 5.000. En Latxa Cara Rubia se lanzaron 5 cadenas para cada modelo, utilizando semillas diferentes del generador de números pseudo-aleatorios. En Latxa Cara Negra sólo

se lanzó una cadena para cada modelo debido al largo período computacional. En ambos ecotipos se lanzaron también cadenas paralelas, mucho más cortas, para comprobar convergencia.

Por último, para comprobar la robustez de las conclusiones a diferentes distribuciones *a priori*, se lanzaron en Latxa Cara Rubia y en Latxa Cara Negra cadenas para los mismos modelos, pero con una distribución diferente de los efectos fijos  $p(\mathbf{b}) \propto N(\mathbf{0}, \mathbf{I}\sigma_b^2)$ ;  $\sigma_b^2 = 500$ . Esto es equivalente a suponer que los efectos fijos son efectos aleatorios no correlacionados entre sí, con una varianza de 500. Esta distribución *a priori* restringe ligeramente la estima de diferencias extremas entre los diferentes niveles de los efectos fijos. A este *a priori* se le llamará “informativo”, mientras que al otro se le llamará “vago”.

#### 3.2.4.2 Criterios de convergencia

A pesar de que como ya se ha indicado el período de calentamiento se estableció arbitrariamente en 5000 muestras, la convergencia del muestreo se comprobó mediante la inspección visual de las secuencias, el método de las cadenas paralelas (García-Cortés *et al.*, 1998), y los criterios incluidos en el conjunto de programas CODA (Best *et al.*, 1995; Best *et al.*, 1997) modificados (Plummer, 2001) para su uso en el entorno de programación R (Venables *et al.*, 2001). Las variables observadas fueron los componentes de varianza muestreados en cada iteración. A continuación se describen estos criterios de convergencia.

El método de las cadenas paralelas (García-Cortés *et al.*, 1998) utiliza dos cadenas que utilizan la misma semilla generadora de la secuencia pseudo-aleatoria, si bien comienzan desde valores iniciales diferentes de los parámetros del modelo. Por tanto, las diferencias entre ambas cadenas vienen dadas exclusivamente por esta diferencia, y su efecto decrece hasta que ambas cadenas convergen a los mismos muestreos. En este momento se considera que se ha alcanzado la distribución posterior. El método es muy atractivo, ya que sólo requiere dos cadenas, y de hecho una vez se ha alcanzado la convergencia sólo una de ellas es necesaria.

Los criterios utilizados en CODA son (Best *et al.*, 1995):

- Geweke: propone un diagnóstico de convergencia basado en análisis de series temporales. Divide la cadena en dos partes, usualmente un 10% inicial y el resto de la cadena. Si se ha alcanzado la convergencia, la media de la variable considerada debe ser similar en ambas partes, y esto se testa mediante un parámetro,  $Z$ , que es la diferencia entre ambas medias dividida por el error estándar asintótico de la diferencia.  $Z$  se distribuye según una normal estándar,  $Z \sim N(0,1)$ . Si  $Z$  cae en las colas de la distribución normal estándar es posible que el tramo inicial considerado no pertenezca a la distribución posterior.

- Gelman y Rubin: el test se basa en la comparación de diferentes cadenas iniciadas desde diferentes puntos. El método se basa en la comparación de la varianza de cada variable dentro de cadenas y entre diferentes cadenas, de tal manera que la varianza entre cadenas sea despreciable comparada con aquella dentro de cadenas.

- Raftery y Lewis: el método se basa en la varianza de una distribución binomial, y da el límite inferior de la iteración a partir de la que se puede estimar un percentil de la distribución de la variable de interés con una precisión determinada, así como el período de iteración necesario.

- Heidelberg y Welch: utiliza un estadístico que indica si la distribución considerada proviene de una distribución estacionaria, probando con diferentes tramos de la cadena.

### 3.2.4.3 Computación de la probabilidad de los datos dado el vector de parámetros

Para el cálculo de dicha probabilidad  $p(\mathbf{y} | \theta, M)$ , a partir de unos datos  $\mathbf{y}$ , un vector de parámetros  $\theta$  un modelo  $M$ , es necesario tener en cuenta que, de acuerdo al modelo,  $\mathbf{y} = \mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{Z}\mathbf{a} + \mathbf{W}\mathbf{p} + \mathbf{e}$ , donde  $\mathbf{b}$ ,  $\mathbf{a}$  y  $\mathbf{p}$  son parámetros contenidos en el vector  $\theta$  y son conocidos. Por tanto, en la distribución de  $\mathbf{y}$  el único componente estocástico es el residuo,  $\mathbf{e} = (\mathbf{y} - \mathbf{X}\mathbf{b} - \mathbf{Z}\mathbf{a} - \mathbf{W}\mathbf{p})$ . Como  $\mathbf{e} | \mathbf{R} \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{R})$ :

$$p(\mathbf{y} | \theta, M) = p(\mathbf{e} | \mathbf{R}) = |2\pi \mathbf{R}|^{-1/2} \exp\left(-\frac{1}{2} \mathbf{e}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{e}\right)$$

$$\text{Como } \mathbf{R} = \mathbf{I}\sigma_e^2 \text{ entonces } |\mathbf{R}| = \prod_{i=1}^m \sigma_e^2 \text{ y } \mathbf{e}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{e} = \frac{\mathbf{e}'\mathbf{e}}{\sigma_e^2}$$

y tomando logaritmos, la expresión se puede simplificar de la siguiente manera:

$$\log p(\mathbf{y} | \theta, M) = -\frac{1}{2} m \log(2\pi\sigma_e^2) - \frac{1}{2\sigma_e^2} (\mathbf{e}'\mathbf{e})$$

donde  $m$  es el número de datos. Esta es la expresión que se ha utilizado en la computación, calculándola al final de cada iteración para cada  $\theta_i$  muestreado (donde están contenidos los vectores  $\mathbf{b}$ ,  $\mathbf{a}$  y  $\mathbf{p}$  necesarios para el cálculo de los residuos  $\mathbf{e}$ , y el valor de  $\sigma_e^2$ ).

### 3.2.4.4 Computación de las densidades marginal y posterior de los datos

Para computar la densidad marginal de los datos, como se ha expuesto, se calcula la media armónica de las densidades para cada vector de parámetros muestreado  $\theta_i$  en  $n$  iteraciones.

$$\hat{p}(\mathbf{y} | M) = \left[ \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n p^{-1}(\mathbf{y} | \theta_i, M) \right]^{-1}; \text{ tomando logaritmos:}$$

$$\log[\hat{p}(\mathbf{y} | M)] = -\log\left[\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n p^{-1}(\mathbf{y} | \theta_i, M)\right] = \log(n) - \log \sum_{i=1}^n p^{-1}(\mathbf{y} | \theta_i, M)$$

Sin embargo, esta expresión es intratable computacionalmente debido al altísimo orden de magnitud. Si se toma simultáneamente un exponencial y un logaritmo:

$$\begin{aligned} \log[\hat{p}(\mathbf{y} | M)] &= \log(n) - \log \sum_{i=1}^n \exp\{\log[p^{-1}(\mathbf{y} | \theta_i, M)]\} = \\ &= \log(n) - \log \sum_{i=1}^n \exp\{-\log[p(\mathbf{y} | \theta_i, M)]\} \end{aligned}$$

Llamando  $\ell_i$  al logaritmo de la verosimilitud,  $\log[p(\mathbf{y} | \theta_i, M)]$ :

$$\log[\hat{p}(\mathbf{y} | M)] = \log(n) - \log \sum_{i=1}^n \exp\{-\ell_i\}$$

Para computar esta expresión sería necesario exponenciar una serie de verosimilitudes, lo cual es computacionalmente complicado. El término  $\ell_i$  tendrá un mínimo entre las  $n$  iteraciones realizadas que llamaremos  $\min_{i=1}^n(\ell_i)$ ; se suma y resta este término a la vez:

$$\log[\hat{p}(\mathbf{y} | M)] = \log(n) - \log \sum_{i=1}^n \exp\left\{-\ell_i + \min_{i=1}^n(\ell_i) - \min_{i=1}^n(\ell_i)\right\}$$

$$\log[\hat{p}(\mathbf{y} | M)] = \log(n) + \min_{i=1}^n(\ell_i) - \log \sum_{i=1}^n \exp\left\{\min_{i=1}^n(\ell_i) - \ell_i\right\}$$

Donde el término dentro del exponencial es mucho menor y puede ser manejado numéricamente con más facilidad.

Para la computación de la densidad posterior de los datos que se utiliza en el factor de Bayes posterior, hay que realizar un desarrollo matemático similar, con el siguiente resultado:

$$\log[\hat{p}(\mathbf{y} | \mathbf{y}, M)] = -\log(n) + \max_{i=1}^n(\ell_i) + \log \sum_{i=1}^n \exp\left(\ell_i - \max_{i=1}^n(\ell_i)\right)$$

### 3.2.4.5 Estimación de las distribuciones predictivas univariantes

La estimación de las distribuciones predictivas univariantes citadas en el epígrafe 3.2.3.2,  $p(Y_r | \mathbf{y}_{-r}, M)$  también presenta problemas computacionales, ya que para cada dato  $r$ -ésimo habría que eliminar este dato, ejecutar un muestreo completo mediante el muestreo de Gibbs para obtener la distribución de parámetros  $p(\theta | \mathbf{y}_{-r}, M)$  de la que generar a su vez la distribución  $p(Y_r | \theta, M)$ , que es inmediata ya que es una distribución normal de media la suma de los parámetros de posición del modelo y de varianza la varianza residual del mismo. Sin embargo, dado el tamaño del fichero de datos, esto es inviable.

Gelfand *et al.* (1992) proponen utilizar una densidad de muestreo por importancia  $h(\theta)$  para  $p(\theta | \mathbf{y}_{-r}, M)$ , sugiriendo  $h(\theta) = p(\theta | \mathbf{y}, M)$ , lo que facilita el cálculo y de esta manera se puede realizar a la vez que se estiman el resto de criterios de comparación. De esta densidad se extraen muestras  $\theta_i$ ,  $i = 1 \dots n$ . Posteriormente, la distribución  $p(\theta | \mathbf{y}_{-r}, M)$  se obtiene extrayendo muestras con reemplazo del conjunto de  $\theta_i$  de la distribución  $h(\theta)$ , pero cada muestra lleva asociada una probabilidad o peso  $v_{r,i}$  de ser extraída. Este peso se debe calcular mientras se genera la distribución  $h(\theta)$  y tiene como valor el cociente de ambas densidades,  $h(\theta)$  y  $p(\theta | \mathbf{y}_{-r}, M)$ , en cada iteración  $i$ -ésima. Estos pesos se suman y se estandarizan para que sumen 1, de tal forma que

$$v_{r,i} = \frac{p(\theta_i | \mathbf{y}_{-r}, M)}{h(\theta_i)} \cdot \frac{1}{\sum_{i=1}^n \frac{p(\theta_i | \mathbf{y}_{-r}, M)}{h(\theta_i)}}$$

En lugar de realizar el remuestreo explícitamente, a la hora de calcular los valores  $d_r$  de las funciones de chequeo  $g(Y_r, y_r)$  para cada dato es suficiente con utilizar una estima de Monte Carlo  $\hat{d}_r = \sum_{i=1}^n g(Y_{r,i}, y_r) \cdot v_{r,i}$  o  $\hat{d}_r = \sum_{i=1}^n g(e_{r,i}) \cdot v_{r,i}$ , donde  $e_{r,i}$  es el error para el dato  $r$ -ésimo obtenido en la iteración  $i$ -ésima del muestreo de Gibbs.

Ahora bien, es necesario calcular el peso  $v_{r,i}$ . Según señalan los mismos autores:

$$p(\theta | \mathbf{y}_{-r}, M) \propto \frac{p(\mathbf{y} | \theta, M)p(\theta, M)}{p(y_r | \theta, \mathbf{y}_{-r}, M)}$$

Por tanto, el peso  $v_{r,i}$  se desarrolló como sigue:

$$\frac{p(\theta_i | \mathbf{y}_{-r}, M)}{h(\theta_i)} \propto \frac{p(\mathbf{y} | \theta_i, M)p(\theta_i, M)}{p(y_r | \theta_i, \mathbf{y}_{-r}, M)p(\theta_i | \mathbf{y}, M)}$$

Si desarrollamos el denominador según el teorema de Bayes:

$$\frac{\frac{p(\mathbf{y} | \theta_i, M)p(\theta_i, M)}{p(y_r | \theta_i, \mathbf{y}_{-r}, M)}}{\frac{p(\mathbf{y} | \theta_i, M)p(\theta_i, M)}{p(\mathbf{y}, M)}} = \frac{p(\mathbf{y}, M)}{p(y_r | \theta_i, \mathbf{y}_{-r}, M)}$$

y como el término de  $p(\mathbf{y}, M)$ , si esta densidad es propia, es una constante, se puede utilizar:

$$v_{r,i} = \frac{1}{p(y_r | \theta_i, \mathbf{y}_{-r}, M)} \cdot \frac{1}{\sum_{i=1}^n \frac{1}{p(y_r | \theta_i, \mathbf{y}_{-r}, M)}}$$

donde  $p(y_r | \theta_i, \mathbf{y}_{-r}, M)$  se entiende en este contexto como la probabilidad del dato  $y_r$  dados los parámetros muestreados  $\theta_i$ , el vector del resto de datos,  $\mathbf{y}_{-r}$ , y el modelo  $M$ . Como dados los parámetros,  $y_r$  e  $\mathbf{y}_{-r}$  son independientes, esta expresión es simplemente la probabilidad del dato dados los parámetros, o lo que es equivalente, la probabilidad del residuo  $e_{r,i}$  dada la varianza residual  $\sigma_{e(i)}^2$  en esa iteración, teniendo en cuenta que  $e \sim N(0, \sigma_e^2)$ . Por tanto:

$$p(y_r | \theta_i, M) = p(e_{r,i} | \sigma_{e(i)}^2); e \sim N(0, \sigma_e^2)$$

$$p(e_{r,i} | \sigma_{e(i)}^2) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma_{e(i)}^2}} \exp\left(-\frac{1}{2} \frac{e_{r,i}^2}{\sigma_{e(i)}^2}\right).$$

Por tanto, la manera de computar estas funciones de chequeo es la siguiente. Se realiza un muestreo de Gibbs “convencional” con todos los datos. En cada iteración  $i$ -ésima y para cada dato  $r$ -ésimo se calcula dentro de dicho muestreo el error  $e_{r,i}$ , lo que es necesario en cualquier caso en la implementación del muestreo de Gibbs. Se calcula  $\frac{1}{p(y_r | \theta_i, \mathbf{y}_{-r}, M)}$  y se acumula en un sumatorio  $a_r$ . Se computa la función de chequeo  $g(e_{r,i})$ . El resultado de esta función de chequeo  $g(e_{r,i})$  se pondera según

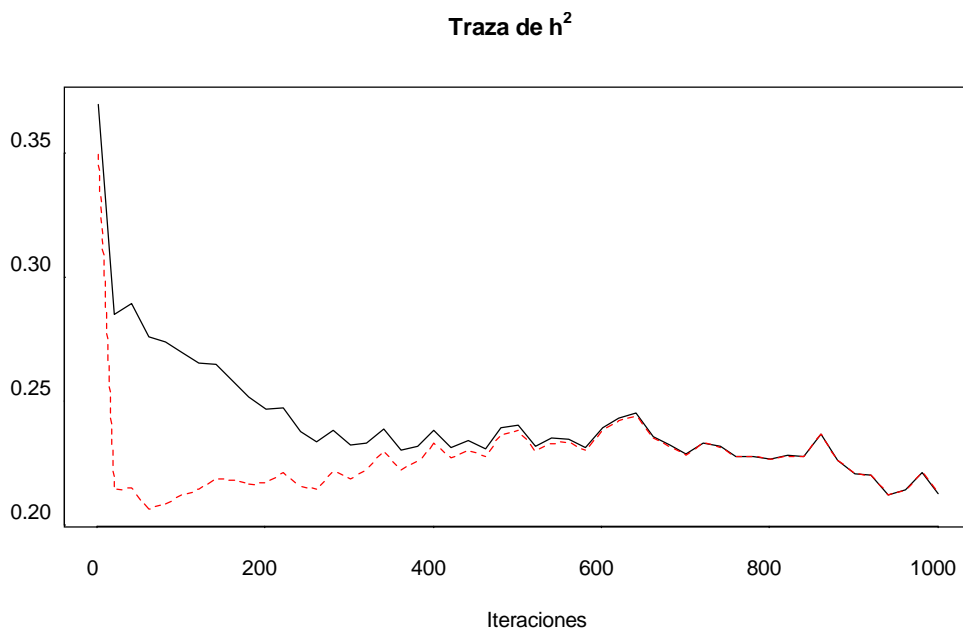


$\frac{1}{p(y_r | \theta_i, \mathbf{y}_{-r}, M)}$  y se acumula en otro sumatorio  $b_r$ . Esto se realiza para cada dato, y los resultados de cada dato deben guardarse en sumatorios separados. Al final del muestreo de Gibbs se computa para cada dato el valor  $\frac{b_r}{a_r}$ . El resultante será el valor de la función de chequeo  $g$  para el dato  $r$ -ésimo. Por último, se promedian dichas funciones de chequeo para todos los valores.

### 3.3 Resultados

#### 3.3.1 Convergencia

Todas las cadenas convergieron según los criterios descritos en el apartado 3.2.4.2 antes de las 5.000 iteraciones que se establecieron de forma arbitraria como período de calentamiento, aunque en cualquier caso estas iteraciones iniciales se desecharon. Esto era de esperar ya que el modelo analizado es sencillo y no presenta especiales dificultades. En el Gráfico 3-1 se muestra un ejemplo de la convergencia de las cadenas mediante el método de las cadenas paralelas.



**Gráfico 3-1.** *Secuencia del muestreo de la heredabilidad según el método de las “cadenas paralelas” para las 1000 primeras iteraciones del muestreo de Gibbs en el modelo RAM, en Latxa Cara Rubia.*

#### 3.3.2 Estimaciones de parámetros genéticos

Aunque este no es el objetivo de este apartado, como un subproducto del mismo se obtienen estimaciones bayesianas de parámetros genéticos, que se presentan en la Tabla 3-6 y la Tabla 3-7 para Latxa Cara Rubia y Cara Negra respectivamente. La distribución de la estimación de la heredabilidad para el modelo RAM en Latxa Cara Rubia se presenta a modo de ejemplo en el Gráfico 3-2. Como se puede observar en dicho gráfico, dada la gran simetría de las distribuciones posteriores, la media y la moda son muy parecidas y de ahí que sólo se indique la primera. Se observa en dichas tablas que las estimaciones son similares a los valores que se estimaron por REML en el apartado 2.1.1.3 (Tabla 2-4) y que, a pesar de que las distribuciones *a priori* utilizadas fueron poco informativas, la cantidad de datos es tal que la distribución posterior de estos parámetros es muy informativa. Es interesante

observar que la varianza del efecto permanente es inferior a la del efecto aditivo, mientras que en las estimas realizadas previamente (Tabla 2-4) son prácticamente idénticas. No se ha encontrado una razón lógica para este hecho.

En estas mismas tablas (Tabla 3-6 y Tabla 3-7) se pueden observar los valores de la varianza residual que pueden considerarse un indicador de la capacidad de ajuste del modelo a los datos. El modelo que minimiza la media de la varianza residual es el RAM en Cara Rubia, mientras que en Cara Negra son el RMNE y el RAM. Como ya se describió, los modelos con un número elevado de parámetros tienden a reducir la varianza residual. Sin embargo, en nuestro caso y en Latxa Cara Rubia, el modelo RAM da menores estimas de la varianza residual que el RMNE a pesar de ser un modelo con menos parámetros.

**Tabla 3-6.** *Parámetros genéticos estimados mediante muestreo de Gibbs para Latxa Cara Rubia, utilizando un a priori vago para los efectos fijos.*

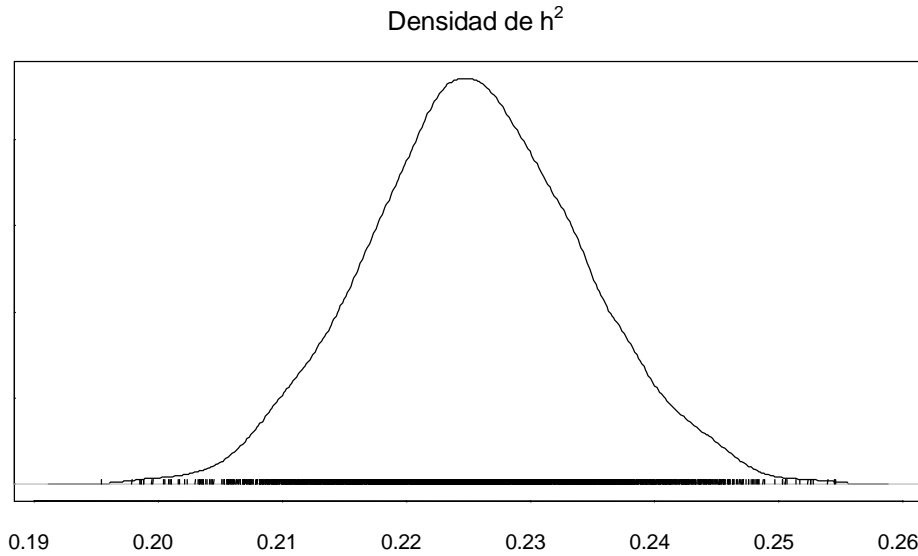
| Parámetro    | Modelo utilizado |           |       |           |       |           |
|--------------|------------------|-----------|-------|-----------|-------|-----------|
|              | RMNE             |           | RAM   |           | RA    |           |
|              | Media            | IC 95% *  | Media | IC 95% *  | Media | IC 95% *  |
| $\sigma_a^2$ | 312              | 289-336   | 310   | 287-334   | 302   | 279-327   |
| $\sigma_p^2$ | 231              | 205-256   | 234   | 209-259   | 257   | 230-282   |
| $\sigma_e^2$ | 851              | 842-861   | 830   | 821-839   | 876   | 866-886   |
| $h^2$        | 0,22             | 0,21-0,24 | 0,23  | 0,21-0,24 | 0,21  | 0,19-0,23 |

\*IC 95%: Intervalo de cobertura del 95% de la distribución posterior

**Tabla 3-7.** *Parámetros genéticos estimados mediante muestreo de Gibbs para Latxa Cara Negra, utilizando un a priori vago para los efectos fijos.*

| Parámetro    | Modelo utilizado |           |       |           |       |           |
|--------------|------------------|-----------|-------|-----------|-------|-----------|
|              | RMNE             |           | RAM   |           | RA    |           |
|              | Media            | IC 95% *  | Media | IC 95% *  | Media | IC 95% *  |
| $\sigma_a^2$ | 250              | 240-261   | 246   | 235-256   | 246   | 235-257   |
| $\sigma_p^2$ | 223              | 211-234   | 231   | 220-242   | 240   | 228-251   |
| $\sigma_e^2$ | 725              | 721-730   | 723   | 719-728   | 741   | 737-746   |
| $h^2$        | 0,21             | 0,20-0,22 | 0,20  | 0,20-0,21 | 0,20  | 0,19-0,21 |

\*IC 95%: Intervalo de cobertura del 95% de la distribución posterior



**Gráfico 3-2.** Densidad posterior de la heredabilidad para el modelo RAM en Latxa Cara Rubia, utilizando un a priori vago para los efectos fijos.

### 3.3.3 Criterios de comparación de modelos

#### 3.3.3.1 Factores de Bayes y densidades de los datos

##### 3.3.3.1.1 Densidad marginal de los datos

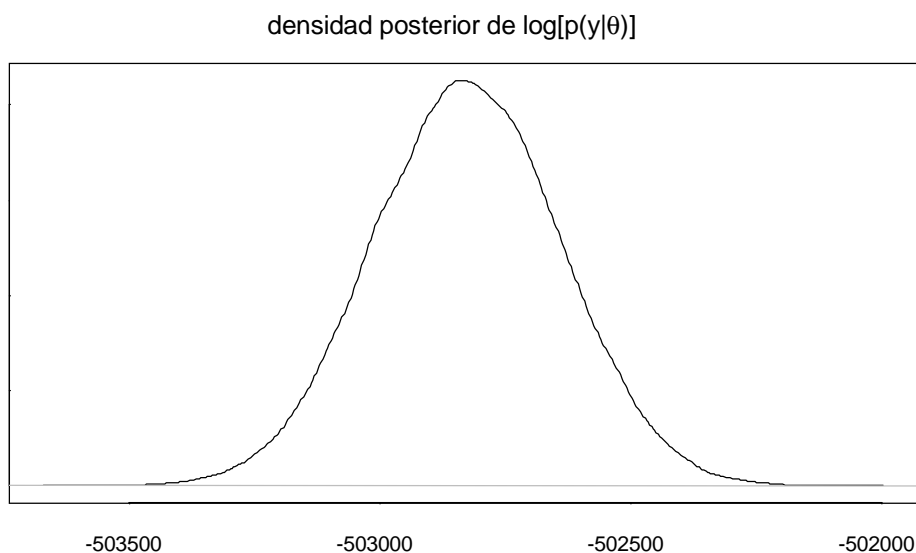
Como se explicó en el apartado 3.2.4.4, para el cálculo de la densidad marginal de los datos dado el modelo  $M$  es necesario utilizar la siguiente expresión:

$$\log[\hat{p}(\mathbf{y} | M)] = \log(n) + \min_{i=1}^n(\ell_i) - \log \sum_{i=1}^n \exp\left\{ \min_{i=1}^n(\ell_i) - \ell_i \right\}$$

Donde  $n$  es el número de iteraciones (en este caso 100.000),  $\ell_i$  es el logaritmo de la probabilidad de los datos en cada iteración  $i$ -ésima del muestreo de Gibbs dado el vector de parámetros  $\theta_i$  obtenido en dicha iteración, y  $\min_{i=1}^n(\ell_i)$  es el valor mínimo que alcance  $\ell_i$  en el muestreo. Las diferencias entre el valor de  $\ell_i$  en las diferentes iteraciones y su mínimo  $\min_{i=1}^n(\ell_i)$ , son de un orden de magnitud relativamente alto (en torno a 1000). Por tanto,  $\left\{ \min_{i=1}^n(\ell_i) - \ell_i \right\}$  tiene un valor negativo y alto, y el término  $\exp\left\{ \min_{i=1}^n(\ell_i) - \ell_i \right\}$  es prácticamente nulo para todas las iteraciones. Sólo en aquella iteración donde  $\ell_i$  alcanza el valor de  $\min_{i=1}^n(\ell_i)$ , el valor de  $\left\{ \min_{i=1}^n(\ell_i) - \ell_i \right\}$  es 0 y por tanto  $\exp\left\{ \min_{i=1}^n(\ell_i) - \ell_i \right\}$  es igual a 1. Así, la fórmula anterior se ve reducida en la práctica a la siguiente expresión:

$$\log[\hat{p}(\mathbf{y} | M)] = \log(100.000) + \min_{i=1}^n(\ell_i) - \log(1)$$

y depende *exclusivamente* de la muestra del vector de parámetros  $\theta_i$  menos verosímil. Esto, que en principio puede parecer muy arbitrario, no lo es tanto, ya que los diferentes  $\ell_i$  forman una distribución fuertemente centrada (ver como ejemplo el Gráfico 3-3), y a lo largo del proceso iterativo se encuentra que el valor  $\min_{i=1}^n(\ell_i)$  (el situado más a la izquierda de la distribución representada en el Gráfico 3-3), y por tanto la estima de  $\log[\hat{p}(\mathbf{y} | M)]$ , desciende de forma asintótica. Es decir, para obtener un valor de  $\ell_i$  inferior al mínimo encontrado hasta ese momento son necesarias cada vez más iteraciones, y además las diferencias entre los sucesivos mínimos que se encuentran son cada vez más pequeñas. Al no realizarse en la práctica ninguna media armónica no se observa la inestabilidad que se indica a veces en la bibliografía para este método.



**Gráfico 3-3.** Distribución posterior de los valores del logaritmo de la verosimilitud, dado el vector de parámetros  $\theta_i$  muestreado en cada iteración del muestreo de Gibbs, en el modelo RAM, Latxa Cara Rubia, utilizando un a priori vago para los efectos fijos.

Se podría pensar que en algún momento del proceso el vector  $\theta_i$ , al provenir de un muestreo aleatorio, podría alcanzar valores completamente absurdos y su verosimilitud fuera indistinguible de 0, pero como su distribución es la distribución posterior de los parámetros,  $p(\theta | \mathbf{y}, \text{Modelo})$ , la probabilidad de que alcance esos valores es prácticamente nula.

Sin embargo, sí existe una cierta inestabilidad en el cálculo de la densidad marginal de los datos aunque de un tipo diferente al descrito. Al lanzar las cadenas del muestreo de Gibbs con diferentes semillas del generador de números pseudo-aleatorios, las estimas finales de la densidad marginal difieren ligeramente (en el orden de las decenas) de unas cadenas a otras, ya que el vector de parámetros  $\theta_i$  difiere entre ambas cadenas y el vector de parámetros  $\theta_i$  menos verosímil es también diferente. No obstante como se ha dicho esta diferencia es muy pequeña comparada con el valor de la densidad marginal de los datos.

En la Tabla 3-8 se reflejan los valores del logaritmo de la densidad marginal de los datos. Se consideró que la diferencia entre de las estimas de la densidad predictiva entre diferentes cadenas con el mismo modelo era despreciable, ya que la desviación estándar (estimada con 5 cadenas para cada modelo) fue de 9,80 para el modelo RA, 15,01 para el modelo RAM y 47,95 para el RMNE. Por esta razón sólo se presentan los valores estimados por una de las cadenas lanzadas en Latxa Cara Rubia.

**Tabla 3-8.** *Estimas del logaritmo de la densidad marginal de los datos,  $\log[\hat{p}(\mathbf{y} | M)]$ , según diferentes modelos y distribuciones a priori de los efectos fijos.*

| Modelo | Ecotipo y distribución <i>a priori</i> * |             |                  |             |
|--------|--|-------------|------------------|-------------|
|        | Latxa Cara Rubia                         |             | Latxa Cara Negra |             |
|        | Vaga                                     | Informativa | Vaga             | Informativa |
| RMNE   | -504.965                                 | -504.825    | -1.630.257       | -1.630.319  |
| RAM    | -503.610                                 | -503.436    | -1.629.610       | -1.629.540  |
| RA     | -506.451                                 | -506.294    | -1.633.922       | -1.633.880  |

\*  $p(\mathbf{b}) \propto N(\mathbf{0}, \mathbf{I}\sigma_b^2)$ ; *a priori* vago:  $\sigma_b^2 = 10^6$ ; *a priori* informativo:  $\sigma_b^2 = 500$

A partir de la tabla, el factor de Bayes de dos modelos 1 y 2 se calcula mediante la siguiente expresión:

$$FB = \exp \left\{ \log \left( \frac{p(\mathbf{y} | M_1)}{p(\mathbf{y} | M_2)} \right) \right\} = \exp \{ \log[p(\mathbf{y} | M_1)] - \log[p(\mathbf{y} | M_2)] \}$$

y se presenta en la Tabla 3-9 para Cara Rubia y Tabla 3-10 para Cara Negra. En dicha tabla se han expresado como potencias de base 10 y no de base  $e$  para facilitar su interpretación.

**Tabla 3-9.** Factores de Bayes [  $p(\mathbf{y} \mid \text{Modelo 1})/p(\mathbf{y} \mid \text{Modelo 2})$  ] para diferentes modelos, utilizando diferentes distribuciones a priori de los efectos fijos, para Latxa Cara Rubia.

| Modelo 1 $\Rightarrow$<br>Modelo 2<br>$\Downarrow$ | Distribución a priori* |             |                       |                      |             |                       |
|--|------------------------|-------------|-----------------------|----------------------|-------------|-----------------------|
|  | Vaga                   |             |                       | Informativa          |             |                       |
|  | RMNE                   | RAM         | RA                    | RMNE                 | RAM         | RA                    |
| RMNE   | 1                      | $10^{588}$  | $\frac{1}{10^{645}}$  | 1                    | $10^{603}$  | $\frac{1}{10^{638}}$  |
| RAM  | $\frac{1}{10^{588}}$   | 1           | $\frac{1}{10^{1234}}$ | $\frac{1}{10^{603}}$ | 1           | $\frac{1}{10^{1241}}$ |
| RA   | $10^{645}$             | $10^{1234}$ | 1                     | $10^{638}$           | $10^{1241}$ | 1                     |

\*  $p(\mathbf{b}) \propto N(\mathbf{0}, \mathbf{I}\sigma_b^2)$ ; a priori vago:  $\sigma_b^2 = 10^6$ ; a priori informativo:  $\sigma_b^2 = 500$

**Tabla 3-10.** Factores de Bayes [  $p(\mathbf{y} \mid \text{Modelo 1})/p(\mathbf{y} \mid \text{Modelo 2})$  ] para diferentes modelos, utilizando diferentes distribuciones a priori de los efectos fijos, para Latxa Cara Negra.

| Modelo 1 $\Rightarrow$<br>Modelo 2<br>$\Downarrow$ | Distribución a priori* |             |                       |                      |             |                       |
|--|------------------------|-------------|-----------------------|----------------------|-------------|-----------------------|
|  | Vaga                   |             |                       | Informativa          |             |                       |
|  | RMNE                   | RAM         | RA                    | RMNE                 | RAM         | RA                    |
| RMNE   | 1                      | $10^{281}$  | $\frac{1}{10^{1592}}$ | 1                    | $10^{338}$  | $\frac{1}{10^{1547}}$ |
| RAM  | $\frac{1}{10^{281}}$   | 1           | $\frac{1}{10^{1873}}$ | $\frac{1}{10^{338}}$ | 1           | $\frac{1}{10^{1885}}$ |
| RA   | $10^{1592}$            | $10^{1873}$ | 1                     | $10^{1547}$          | $10^{1885}$ | 1                     |

\*  $p(\mathbf{b}) \propto N(\mathbf{0}, \mathbf{I}\sigma_b^2)$ ; a priori vago:  $\sigma_b^2 = 10^6$ ; a priori informativo:  $\sigma_b^2 = 500$

Se puede observar en dicha tabla que el factor de Bayes entre dos modelos cualesquiera es muy alto, y de un orden de magnitud muy superior a los comprendidos en la Tabla 3-5, propuesta para la calibración del factor de Bayes por Kass y Raftery (1995). Nuestra opinión personal es que dado el alto orden de magnitud de estas cantidades, la calibración mediante la tabla citada no es adecuada a efectos de “escala de evidencia” para problemas que presentan la magnitud de datos que se da en este caso.

Por otra parte, se puede observar la poca influencia de las distribuciones *a priori* de los efectos fijos sobre el resultado final, resultando que hay más diferencia entre dos modelos cualesquiera que entre diferentes especificaciones *a priori* del mismo modelo. Además, el modelo que incluye la distribución *a priori* más informativa es más ajustado. Esto es lógico puesto que integra sobre un espacio parámétrico de posibles valores de los efectos fijos más restringido; o dicho de otra manera, la probabilidad de obtener valores poco verosímiles del vector de parámetros  $\theta$  en el proceso de muestreo es más baja.

El modelo RAM es el que mejor se ajusta en ambos ecotipos. De acuerdo a la Tabla 3-8, en Latxa Cara Rubia para el *a priori* “vago” de los efectos fijos, este modelo es  $10^{588}$  veces más probable que el modelo RMNE y  $10^{1234}$  veces más probable que el modelo RA. Aunque estos números parezcan absurdos, hay que tener en cuenta que la estima de la densidad marginal de los datos dado el modelo RAM es:

$$\hat{p}(\mathbf{y} \mid \text{Modelo} = \text{RAM}) = \frac{1}{10^{218715}}.$$

Este valor tan pequeño y que quizás pueda parecer absurdo es lógico, dada la alta cantidad de datos y el gran número de parámetros incluidos en el modelo. A modo de comparación, los valores de la densidad marginal de los datos

presentados por Sorensen (2000) fueron de en torno a  $\frac{1}{10^{9938}}$ , donde la base de datos utilizada solamente constó de 8988 datos. Las diferencias entre modelos también

resultaron altas (factores de Bayes de  $\frac{1}{10^{31}}$  entre considerar un efecto como fijo o aleatorio

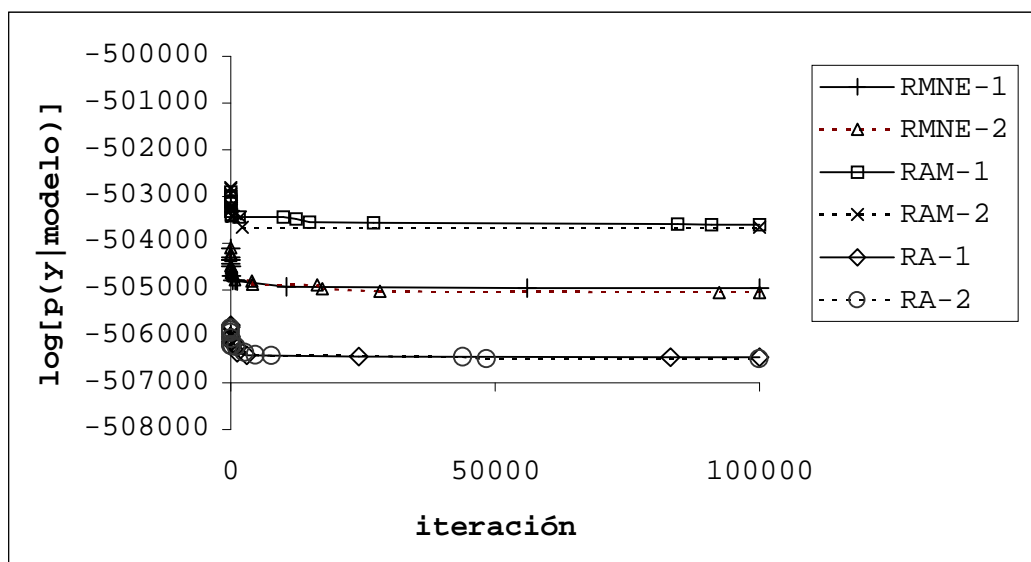
y  $\frac{1}{10^{1142}}$  entre dos modelos muy diferentes). Se puede observar en la Tabla 3-8 que el

logaritmo de la densidad marginal es proporcional (en un factor de  $\approx 4,7$ ) al número de datos utilizado en cada análisis, que se presentó en la Tabla 3-2. Es lógico que el valor de la densidad marginal de los datos se incremente de forma vagamente geométrica (y por tanto su logaritmo de forma aritmética) con la cantidad de datos, ya que si dos registros son completamente independientes, la densidad marginal conjunta de ambos será el producto de sus respectivas densidades marginales. Valores similares se pueden encontrar en la literatura estadística cuando los datos considerados tienen un volumen grande (véase por ejemplo Raftery (1996) o Han y Carlin, (2000)).

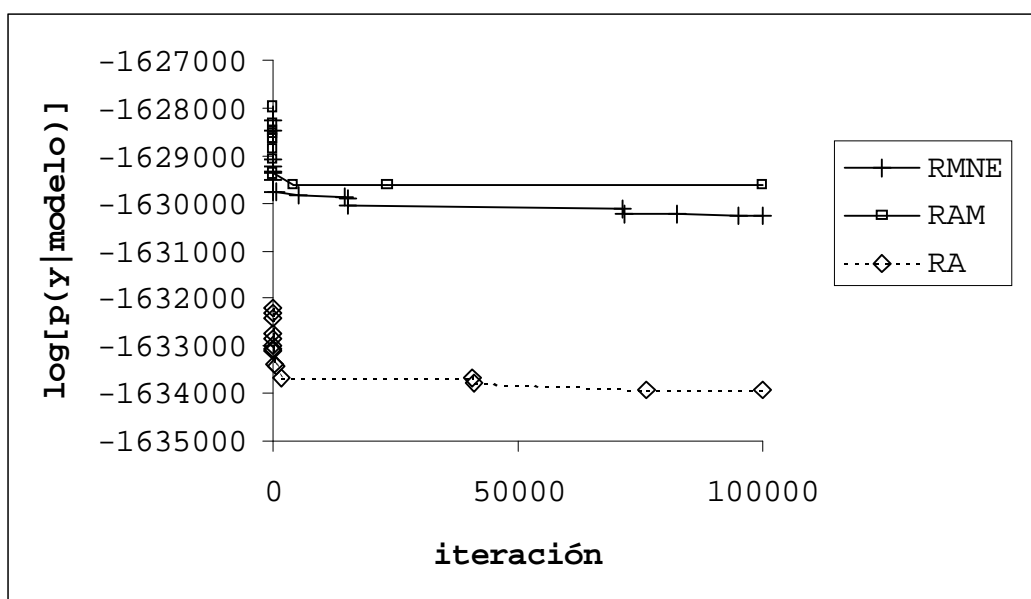
En cuanto al ecotipo de Cara Negra, para el mismo *a priori*, también el modelo RAM es el que mejor se ajusta a los datos, siendo  $10^{281}$  veces más probable que el modelo RMNE y  $10^{1873}$  veces más probable que el modelo RA. Los resultados con el *a priori* “informativo” son muy similares.

Como se ha descrito, en la práctica el valor de la densidad marginal de los datos viene dado por la mínima verosimilitud obtenida en el proceso de muestreo. Por esta razón podría pensarse que la diferencia entre los modelos es debida al azar y que en otro momento de las cadenas sería diferente. Esto no es así, y para verlo se ha dibujado la estima de las densidades marginales a lo largo del proceso de iteración, que se puede observar para Latxa Cara Rubia en el Gráfico 3-4. En dicho gráfico se han representado los tres modelos en competición, con dos cadenas para cada uno de ellos, cadenas que utilizan diferentes semillas del generador de números pseudo-aleatorios y que dieron resultados de la densidad marginal de los datos ligeramente diferentes. En el Gráfico 3-5 se presenta lo mismo para Cara Negra, pero solamente con una cadena para cada modelo.





**Gráfico 3-4.** Evolución de la estima del logaritmo de la densidad marginal de los datos a lo largo del proceso de muestreo para cada modelo, con dos cadenas diferentes por modelo (1 y 2), en Latxa Cara Rubia, utilizando un a priori “vago” para los efectos fijos.



**Gráfico 3-5.** Evolución de la estima del logaritmo de la densidad marginal de los datos a lo largo del proceso de muestreo para cada modelo, en Latxa Cara Negra, utilizando un a priori “vago” para los efectos fijos.

De la observación de los gráficos se pueden extraer varias conclusiones importantes:

- (a) En Latxa Cara Rubia, diferentes modelos presentan tendencias paralelas y netamente diferentes en todo momento y por tanto la comparación entre ellos es válida en cualquier punto de la cadena.
- (b) En Latxa Cara Negra no se observa una diferencia tan marcada como en Cara Rubia entre los modelos RAM y RMNE, aunque al final del muestreo sí parece clara. Esto podría deberse a que efectivamente ambos modelos tengan capacidades de ajuste similares. De hecho el factor de Bayes entre ambos

modelos es menor en Cara Negra que en Cara Rubia, a pesar del mayor número de datos.

- (c) La tendencia es aparentemente asintótica y el número de iteraciones efectuado parece ser suficiente.
- (d) En Latxa Cara Rubia, para un mismo modelo, los resultados de cadenas con diferentes semillas son a efectos prácticos iguales. En Latxa Cara Negra no se pudo realizar esta comprobación.

3.3.3.1.2 Densidad posterior de los datos

Este criterio calcula la probabilidad de los datos dados los propios datos y el modelo,  $p(\mathbf{y} | \mathbf{y}, M)$ . En su estima, ocurre algo similar a lo que ocurre con la estima de la densidad marginal de los datos: a efectos prácticos depende exclusivamente de la muestra del vector de parámetros  $\theta$  más verosímil. Su expresión es:

$$\log [\hat{p}(\mathbf{y} | \mathbf{y}, M)] = -\log(n) + \max_{i=1}^n(\ell_i) + \log \sum_{i=1}^n \exp\left(\ell_i - \max_{i=1}^n(\ell_i)\right)$$

pero a efectos prácticos se reduce a:

$$\log [\hat{p}(\mathbf{y} | \mathbf{y}, M)] = -\log(100.000) + \max_{i=1}^n(\ell_i) + \log(1)$$

Observando el Gráfico 3-3,  $\max_{i=1}^n(\ell_i)$  es el punto situado más a la derecha. En la Tabla 3-11 se muestran las estimas de la densidad posterior de los datos. Dada su definición, era de esperar, como efectivamente sucede, que estas densidades sean más altas que las densidades marginales, ya que ahora se cuenta, para la predicción de los datos, con la información que los propios datos aportan.

**Tabla 3-11.** *Estimas del logaritmo de la densidad posterior de los datos,  $\log[\hat{p}(\mathbf{y} | \mathbf{y}, M)]$ , según diferentes modelos y diferentes distribuciones a priori de los efectos fijos.*

| Modelo | Ecotipo y distribución a priori* |             |                  |             |
|--------|----------------------------------|-------------|------------------|-------------|
|        | Latxa Cara Rubia                 |             | Latxa Cara Negra |             |
|        | Vaga                             | Informativa | Vaga             | Informativa |
| RMNE   | -504.859                         | -503.220    | -1.627.057       | -1.627.102  |
| RAM    | -502.057                         | -501.877    | -1.626.716       | -1.626.660  |
| RA     | -503.361                         | -504.711    | -1.630.782       | -1.630.741  |

\*  $p(\mathbf{b}) \propto N(\mathbf{0}, \mathbf{I}\sigma_b^2)$ ; a priori vago:  $\sigma_b^2 = 10^6$ ; a priori informativo:  $\sigma_b^2 = 500$

Al igual que con las densidades marginales, según estas estimas el modelo más ajustado es el modelo RAM para ambos ecotipos. A diferencia de lo ocurrido con la densidad marginal de los datos, sí que existe en Cara Rubia una diferencia al usar diferentes distribuciones a priori en cuanto al ranking de los modelos RMNE y RA. Una de las razones de que esto ocurra puede ser el hecho de que la densidad posterior de los datos, al utilizar los datos primero para el ajuste y luego para la validación, tiende

ligeramente a utilizar modelos más parametrizados que la densidad marginal. En ese sentido, conceptualmente es más parecido a los tests utilizando máxima verosimilitud que el Factor de Bayes.

3.3.3.1.3 Pseudo-densidad predictiva de los datos

Esta medida de la probabilidad de los datos dado el modelo trabaja a partir de las distribuciones univariantes predictivas, que predicen el dato r-ésimo,  $y_r$ , a partir de todos los demás,  $\mathbf{y}_{-r}$ . Posteriormente se computa la probabilidad de que dichos datos sucedieran de forma simultánea como si fueran independientes:

$$p_{pseudo}(\mathbf{y} | M) = \prod_{r=1}^m p(y_r | \mathbf{y}_{-r}, M)$$

Los resultados se presentan en la Tabla 3-12. Se observa que el valor de esta densidad es aún menor que el de la densidad marginal o el de la densidad posterior; esto se debe a la asunción de que los datos son independientes, que no es cierta.

**Tabla 3-12.** Estimaciones del logaritmo de la pseudo-densidad predictiva de los datos, según diferentes modelos y diferentes distribuciones a priori de los efectos fijos.

| Modelo | Ecotipo y a priori* |             |                  |             |
|--------|---------------------|-------------|------------------|-------------|
|        | Latxa Cara Rubia    |             | Latxa Cara Negra |             |
|        | Vaga                | Informativa | Vaga             | Informativa |
| RMNE   | -1.731.479          | -1.730.332  | -5.660.820       | -5.658.954  |
| RAM    | -1.729.354          | -1.728.967  | -5.658.809       | -5.658.290  |
| RA     | -1.731.230          | -1.730.918  | -5.660.527       | -5.660.234  |

\*  $p(\mathbf{b}) \propto N(\mathbf{0}, \mathbf{I}\sigma_b^2)$ ; a priori vago:  $\sigma_b^2 = 10^6$ ; a priori informativo:  $\sigma_b^2 = 500$

A efectos de selección de modelos, esta tabla también indica el mejor ajuste del modelo RAM sobre los demás, con cualquiera de los dos a priori.

3.3.3.2 Distribuciones predictivas

Las distribuciones predictivas son aquellas distribuciones que predicen el valor realizado de un dato,  $y_r$ , a partir del resto de datos,  $\mathbf{y}_{-r}$  y el modelo  $M$ . La predicción de  $y_r$  se representa como  $Y_r$ , donde  $Y_r \sim p(Y_r | \mathbf{y}_{-r}, M)$ .

Los resultados relativos a las funciones de chequeo de las distribuciones predictivas se muestran en la Tabla 3-13 para Cara Rubia y la Tabla 3-14 para Cara Negra. La interpretación de estas tablas no es tan directa como la de las densidades de los apartados anteriores. En efecto, si nos atenemos a las funciones de chequeo que trabajan sobre la magnitud del residuo ( $d_1$ ), se observa que el mejor modelo es el RAM. En cambio, si se observan las funciones que indican la probabilidad de que dicho residuo sea menor que 0 ( $d_2$ ) el modelo mejor valorado es el RMNE. Ya se explicó que  $d_1$  es una medida de la amplitud de la distribución de  $Y_r$  o de su precisión, mientras que  $d_2$  sería una medida de la posición de  $Y_r$  respecto a  $y_r$ , o dicho de otra manera, de su sesgo, aunque aquí no hay que tomar sesgo en el sentido usual que se refiere al valor “verdadero” de un efecto.

Los mismos resultados fueron observados por Frey *et al.* (1997): los modelos que se ajustaban bien para el error cuadrático medio se ajustaban peor para el sesgo, y viceversa. En su trabajo utilizaron un enfoque de validación cruzada eliminando al azar dentro de cada grupo algunos datos, que se puede considerar similar al utilizado aquí.

**Tabla 3-13.** Resultados de las funciones de chequeo de las distribuciones predictivas en Latxa Cara Rubia con diferentes distribuciones a priori de los efectos fijos.

| Función de chequeo** | Modelo y tipo de distribución a priori* |         |         |             |         |         |
|----------------------|---|---------|---------|-------------|---------|---------|
|                      | Vaga                                    |         |         | Informativa |         |         |
|                      | RMNE                                    | RAM     | RA      | RMNE        | RAM     | RA      |
| $E(d_1)$             | -0,2904                                 | -0,2968 | -0,3040 | -0,3130     | -0,3209 | -0,3179 |
| $E( d_1 )$           | 25,86                                   | 25,52   | 26,00   | 25,79       | 25,48   | 25,98   |
| $E(d_1^2)$           | 1503,05                                 | 1411,76 | 1446,60 | 1432,33     | 1393,87 | 1429,81 |
| $E(d_2)$             | 0,0109                                  | 0,0101  | 0,0118  | 0,0121      | 0,0116  | 0,0125  |
| $E( d_2 )$           | 0,3389                                  | 0,3412  | 0,3454  | 0,3418      | 0,3419  | 0,3459  |
| $E(d_2^2)$           | 0,1396                                  | 0,1408  | 0,1436  | 0,1411      | 0,1412  | 0,1438  |

\*  $p(\mathbf{b}) \propto N(\mathbf{0}, \mathbf{I}\sigma_b^2)$ ; a priori vago:  $\sigma_b^2 = 10^6$ ; a priori informativo:  $\sigma_b^2 = 500$

\*\* E: esperanza;  $d_1$ : residuo.  $d_1 = y_r - Y_r$ , dado que  $Y_r \sim p(Y_r | \mathbf{y}_{-r}, M)$ ;  
 $d_2 = [p(d_1 < 0) - 0,5]$

**Tabla 3-14.** Resultados de las funciones de chequeo de las distribuciones predictivas en Latxa Cara Negra.

| Función de chequeo** | Modelo y tipo de distribución a priori* |         |         |             |         |         |
|----------------------|---|---------|---------|-------------|---------|---------|
|                      | Vaga                                    |         |         | Informativa |         |         |
|                      | RMNE                                    | RAM     | RA      | RMNE        | RAM     | RA      |
| $E(d_1)$             | -0,2612                                 | -0,2502 | -0,2596 | -0,2777     | -0,2633 | -0,2667 |
| $E( d_1 )$           | 24,12                                   | 24,08   | 24,23   | 24,11       | 24,06   | 24,22   |
| $E(d_1^2)$           | 1272,95                                 | 1241,52 | 1243,50 | 1242,11     | 1234,59 | 1238,93 |
| $E(d_2)$             | 0,0103                                  | 0,0099  | 0,0110  | 0,0111      | 0,0110  | 0,0114  |
| $E( d_2 )$           | 0,3399                                  | 0,3411  | 0,3445  | 0,3415      | 0,3416  | 0,3448  |
| $E(d_2^2)$           | 0,1402                                  | 0,1408  | 0,1429  | 0,1410      | 0,1410  | 0,1430  |

\*  $p(\mathbf{b}) \propto N(\mathbf{0}, \mathbf{I}\sigma_b^2)$ ; a priori vago:  $\sigma_b^2 = 10^6$ ; a priori informativo:  $\sigma_b^2 = 500$

\*\* E: esperanza;  $d_1$ : residuo.  $d_1 = y_r - Y_r$ , dado que  $Y_r \sim p(Y_r | \mathbf{y}_{-r}, M)$ ;  
 $d_2 = [p(d_1 < 0) - 0,5]$

3.3.3.3 Otros criterios utilizados

3.3.3.3.1 DIC (“Deviance Information Criteria”)

En relación a este criterio es de interés mostrar la forma de la distribución posterior del logaritmo de la verosimilitud,  $\ell_i = \log [p(\mathbf{y} | \theta_i, M)]$ , ya que su esperanza se utiliza para la estima del DIC, tanto en el término  $\bar{D}$  como en el  $p_D$ . Un ejemplo de esta distribución se presenta en el Gráfico 3-3. El valor que se usa en el DIC es la esperanza de  $\ell_i$ , y en ese sentido se observa que la densidad está fuertemente concentrada y por tanto la estima de su esperanza será muy estable.

Los resultados de la computación del DIC se presentan de la Tabla 3-15 a la Tabla 3-18 para Latxa Cara Rubia y Latxa Cara Negra con diferentes *a priori*s para los efectos fijos. Se aprecia cómo el término de complejidad,  $p_D$ , es efectivamente un indicador de la complejidad del modelo y concuerda con lo que se sabe del número de grupos de comparación incluido en los efectos fijos (véase Tabla 3-3), y cómo el término de ajuste  $\bar{D}$  que mide el grado de ajuste del modelo a los datos coincide con los resultados expuestos en los apartados anteriores. Así, el modelo que mejor se ajusta a los datos es el RAM.

**Tabla 3-15.** DIC para los distintos modelos en Latxa Cara Rubia, utilizando un *a priori* vago para los efectos fijos.

| Términos del DIC              | Modelo    |           |           |
|-------------------------------|-----------|-----------|-----------|
|                               | RMNE      | RAM       | RA        |
| Término de ajuste, $\bar{D}$  | 1.008.355 | 1.005.652 | 1.011.408 |
| Término de complejidad, $p_D$ | 27.549    | 26.691    | 25.205    |
| $DIC = \bar{D} + p_D$         | 1.035.904 | 1.032.343 | 1.036.613 |

**Tabla 3-16.** DIC para los distintos modelos en Latxa Cara Rubia, utilizando un *a priori* informativo para los efectos fijos.

| Términos del DIC              | Modelo    |           |           |
|-------------------------------|-----------|-----------|-----------|
|                               | RMNE      | RAM       | RA        |
| Término de ajuste, $\bar{D}$  | 1.008.082 | 1.005.306 | 1.011.132 |
| Término de complejidad, $p_D$ | 27.277    | 26.486    | 24.929    |
| $DIC = \bar{D} + p_D$         | 1.035.359 | 1.031.792 | 1.036.060 |

**Tabla 3-17.** DIC para los distintos modelos en Latxa Cara Negra, utilizando un a priori vago para los efectos fijos.

| Términos del DIC              | Modelo    |           |           |
|-------------------------------|-----------|-----------|-----------|
|                               | RMNE      | RAM       | RA        |
| Término de ajuste, $\bar{D}$  | 3.257.267 | 3.256.368 | 3.264.772 |
| Término de complejidad, $p_D$ | 90.744    | 89.004    | 85.315    |
| $DIC = \bar{D} + p_D$         | 3.348.012 | 3.345.371 | 3.350.088 |

**Tabla 3-18.** DIC para los distintos modelos en Latxa Cara Negra, utilizando un a priori informativo para los efectos fijos.

| Términos del DIC              | Modelo    |           |           |
|-------------------------------|-----------|-----------|-----------|
|                               | RMNE      | RAM       | RA        |
| Término de ajuste, $\bar{D}$  | 3.257.338 | 3.256.216 | 3.264.692 |
| Término de complejidad, $p_D$ | 88.881    | 88.562    | 85.094    |
| $DIC = \bar{D} + p_D$         | 3.346.619 | 3.344.777 | 3.349.787 |

3.3.3.3.2 Otros criterios de ajuste

Aquí se presentan el resto de criterios que se presentaron en el apartado 3.2.3.3 (Tabla 3-19 y Tabla 3-20). Estos criterios utilizan la estima bayesiana de los diferentes parámetros del modelo,  $\hat{\theta} = E_{\theta|y,M}(\theta)$ , obtenida del proceso de muestreo de Gibbs. La media del error de predicción no se presenta porque fue prácticamente nula en todos los casos.

La observación de dichas tablas confirma que en Latxa Cara Rubia el modelo RAM es el que mejor se ajusta a los datos. En cambio en Latxa Cara Negra según el *a priori* “vago”, de acuerdo a estos criterios, es el modelo RMNE el que mejor se ajusta a los datos. Ya se comentó que utilizar la estima de los parámetros,  $\hat{\theta}$ , de acuerdo al conjunto de datos **y** para posteriormente validar el modelo con esos mismos datos **y**, tiende a sobreparametrizar el modelo, y es posible que ésta sea la causa de esta superioridad. No obstante, el *a priori* “informativo” da como mejor al modelo RAM.

**Tabla 3-19.** Otras medidas de ajuste dada la estima de  $\theta$  para los distintos modelos con diferentes distribuciones a priori de los efectos fijos, Latxa Cara Rubia.

|   | Modelo y tipo de distribución a priori* |        |        |             |        |        |
|---|---|--------|--------|-------------|--------|--------|
|   | Vaga                                    |        |        | Informativa |        |        |
|   | RMNE                                    | RAM    | RA     | RMNE        | RAM    | RA     |
| Media del valor absoluto del error de predicción  | 19,05                                   | 19,00  | 19,73  | 19,23       | 19,01  | 19,74  |
| Varianza del error de predicción  | 628,34                                  | 619,17 | 666,37 | 634,62      | 618,75 | 665,77 |
| Porcentaje de sesgo cuadrático  | 3,6885                                  | 3,6347 | 3,9118 | 3,7254      | 3,6322 | 3,9082 |
| Correlación entre predictor, $\hat{\mathbf{y}}   \hat{\theta}$ , y predicho, $\mathbf{y}$ | 0,8701                                  | 0,8722 | 0,8622 | 0,8700      | 0,8737 | 0,8630 |

\*  $p(\mathbf{b}) \propto N(\mathbf{0}, \mathbf{I}\sigma_b^2)$ ; a priori vago:  $\sigma_b^2 = 10^6$ ; a priori informativo:  $\sigma_b^2 = 500$

**Tabla 3-20.** Otras medidas de ajuste dada la estima de  $\theta$  para los distintos modelos con diferentes distribuciones a priori de los efectos fijos, Latxa Cara Negra.

|   | Modelo y tipo de distribución a priori* |        |        |             |        |        |
|---|---|--------|--------|-------------|--------|--------|
|   | Vaga                                    |        |        | Informativa |        |        |
|   | RMNE                                    | RAM    | RA     | RMNE        | RAM    | RA     |
| Media del valor absoluto del error de predicción  | 17,72                                   | 17,80  | 18,16  | 17,83       | 17,82  | 18,17  |
| Varianza del error de predicción  | 534,83                                  | 537,08 | 558,22 | 538,85      | 537,77 | 558,56 |
| Porcentaje de sesgo cuadrático  | 3,4664                                  | 3,4809 | 3,6179 | 3,4924      | 3,4854 | 3,6202 |
| Correlación entre predictor, $\hat{\mathbf{y}}   \hat{\theta}$ , y predicho, $\mathbf{y}$ | 0,8607                                  | 0,8602 | 0,8547 | 0,8609      | 0,8616 | 0,8553 |

\*  $p(\mathbf{b}) \propto N(\mathbf{0}, \mathbf{I}\sigma_b^2)$ ; a priori vago:  $\sigma_b^2 = 10^6$ ; a priori informativo:  $\sigma_b^2 = 500$

Por último, las estimas de los valores aditivos obtenidas mediante el muestreo de Gibbs en los diferentes modelos fueron muy similares. Las correlaciones, de Pearson y de Spearman, entre las estimas de dichos valores según diferentes modelos fueron superiores a 0,97, tanto como para los moruecos con más de 10 hijas como para el conjunto de animales en genealogía, así como en ambos ecotipos. Esto es positivo ya que no son deseables grandes cambios en el “ranking” de los animales en un eventual cambio de modelo de valoración.

### 3.4 *Discusión de los criterios utilizados*

Se han presentado numerosos criterios, para la comparación de modelos, la mayoría de ellos bajo un enfoque bayesiano. Sin embargo, muchos de ellos son similares a otros criterios, bien frecuentistas, bien simplemente intuitivos, como la validación cruzada. La razón para utilizar diferentes criterios fue doble: por una parte, siempre es interesante utilizar más de un criterio y ver si coinciden en sus resultados o difieren. Por otra parte, una vez implementados algunos de ellos en el programa, el resto se calcula de forma sencilla.

Para el cálculo de la densidad marginal, posterior y el DIC es necesario introducir en el programa el cálculo del logaritmo de la verosimilitud de los datos dado el vector de parámetros  $\theta_i$  muestreado en cada iteración,  $\log [p(\mathbf{y} | \theta_i, M)]$ . Para ello solamente es necesario disponer del vector de residuos y la varianza residual muestreada en dicha iteración. Ambas cosas son necesarias en la programación de un muestreo de Gibbs, independientemente de que se calculen estos criterios o no. La programación de las densidades predictivas es algo más compleja, debido a la presencia de los pesos

$$v_{r,i} = \frac{1}{p(y_r | \theta_i, \mathbf{y}_{-r}, M)} \cdot \frac{1}{\sum_{i=1}^n \frac{1}{p(y_r | \theta_i, \mathbf{y}_{-r}, M)}},$$

ya que el almacenaje de dichos pesos a

lo largo de todo el proceso de iteración es inviable, pero en cualquier caso es relativamente sencillo. Son necesarios unos vectores de trabajo que vayan almacenando de forma parcial las funciones de chequeo, y por tanto si se introduce una nueva función de chequeo es necesario ejecutar de nuevo el programa. La pseudo-densidad marginal de los datos se obtiene como un subproducto de este proceso. Por último, el cálculo de los “otros criterios” es trivial una vez obtenidas las soluciones del programa. En cuanto a facilidad práctica, lo más complejo de implementar es el uso de las funciones de chequeo de las distribuciones predictivas.

La mayoría de los criterios utilizados dan resultados similares. Esto es hasta cierto punto lógico ya que en la mayoría de ellos entra de forma importante el error, en forma de  $e^2$ . La excepción son las funciones de chequeo que toman en consideración la probabilidad de que el dato predicho ( $Y_r$ ) se muestre sesgado respecto al verdadero ( $y_r$ ), a través de  $d_2 = [p(Y_r < y_r) - 0,5]$ . Y en efecto, es el criterio que más discrepa de los demás.

Es difícil establecer cuál de los criterios utilizados es más interesante a efectos prácticos. Las densidades marginales y posterior de los datos son muy intuitivas, ya que representan probabilidades. En cambio, desde un punto de vista de cálculo, el DIC presenta la ventaja de que al utilizar la esperanza de  $\log [p(\mathbf{y} | \theta, M)]$  es un criterio fuertemente convergente, ya que la distribución posterior de este valor está fuertemente concentrada en torno a un punto, a diferencia de la densidad marginal y posterior que aparentemente son convergentes en un número asequible de iteraciones, pero de forma asintótica. Una ventaja de las funciones de chequeo es que se obtienen en una escala mucho más intuitiva. Por otra parte, como las funciones de chequeo se pueden calcular para cada dato, podría revelar otro tipo de anomalías del modelo que no sean claras a través de los criterios (densidad marginal, posterior, y DIC) que consideran exclusivamente probabilidades del vector de datos en conjunto, anomalías que podrían ser la presencia de outliers, etc. De hecho en este trabajo se hizo dicha búsqueda de outliers pero no condujo a ninguna conclusión reseñable y no se ha presentado aquí, ya que todos los modelos dieron resultados similares.

Por último, ninguno de estos criterios indica otra cosa que un orden de preferencia. Algunos de ellos como el factor de Bayes indican la probabilidad de unos modelos



respecto a otros. Según la literatura bayesiana, esta es la herramienta lógica para tratar estos casos de incertidumbre; no obstante, es práctico disponer de una escala de evidencia como la que se presentó en el cuadro Tabla 3-5. Una aproximación interesante sería el uso de simulación o “bootstrap”.

### **3.5 Conclusiones**

- No existen diferencias entre las conclusiones obtenidas con los dos tipos de distribuciones *a priori* utilizadas para los efectos fijos.
- En Latxa Cara Rubia, el modelo RAM es el que mejor se ajusta a los datos, seguido del modelo RMNE y el modelo RA.
- En Latxa Cara Negra, la mayoría de criterios muestran como mejor al modelo RAM aunque el modelo RMNE aparece como el más ajustado para algunos criterios. El modelo RA es siempre inferior a estos dos.
- En general, el modelo RAM consigue el adecuado equilibrio entre ajuste y complejidad, ya que en la mayoría de los casos se ajusta mejor que el modelo RMNE (más parametrizado) y mucho mejor que el RA (excesivamente simplificado).

## 4 Estudio de un nuevo criterio de selección

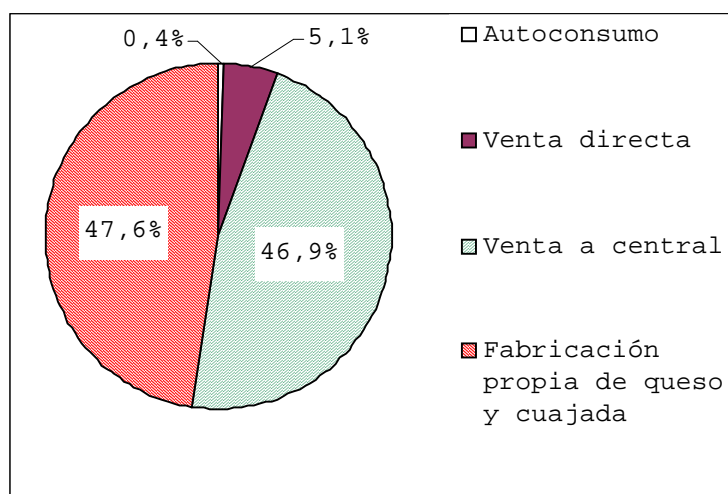
### 4.1 Los caracteres nuevos a mejorar: descripción y problemática

#### 4.1.1 Composición de leche

##### 4.1.1.1 Su interés

La producción de leche de oveja en la CAPV tiene varios destinos, que se especifican en el Gráfico 4-1 (EUSTAT, 2000). A partir de la leche de oveja se obtienen dos productos básicos: la cuajada y el queso. Aunque las estadísticas consultadas no diferencian ambos productos, hay que señalar que el porcentaje de cuajadas dentro de los apartados “venta a central” y “fabricación propia” es muy pequeño. En cuanto a la venta directa, a precios más altos que los obtenidos por venta a central, su práctica totalidad se destina a la fabricación de cuajadas en el domicilio del comprador, y aunque como media este porcentaje es bajo, en determinadas zonas como la provincia de Gipuzkoa este porcentaje alcanza el 8,5%.

Si bien como se ha indicado el porcentaje de leche destinado a la venta directa no es despreciable, la leche de oveja se dedica en su mayor parte (en torno a un 95%), a la elaboración de queso de alta calidad que en su mayoría se encuentran acogidos a la Denominación de Origen de Queso Idiazabal en el caso de la CAPV, y en el caso de Navarra, a ésta y a la D.O. Roncal. Dichas denominaciones utilizaron, respectivamente, 6,2 millones de litros en 2001 y 2,4 millones de litros en 2000. Por esta razón, el interés en la producción de leche de oveja no está solamente en la cantidad de leche producida, sino también en su rendimiento quesero.



**Gráfico 4-1.** Destino de la leche de oveja producida en la CAPV.

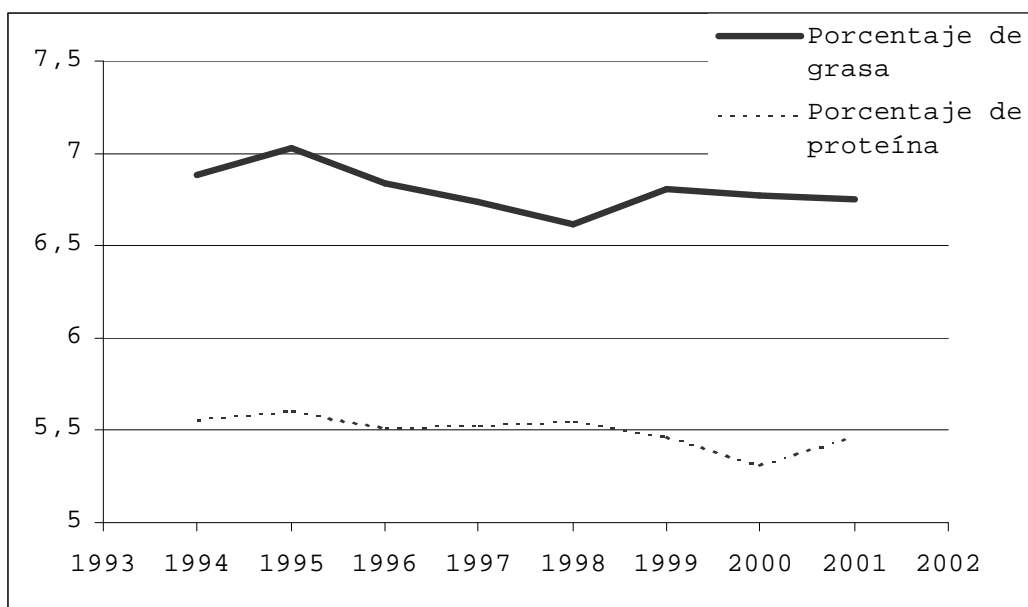
La Denominación de Origen de Queso Idiazabal, producto a cuya elaboración se destina el 60% de la producción de leche de oveja de la CAPV, exige que para amparar el queso bajo su etiqueta de calidad éste tenga un mínimo de un 45% de grasa sobre extracto seco total. Esto está relacionado con el cociente grasa/proteína de la leche cruda que sirve de punto de partida (Barillet, 1985; SICA-CREOM, 1999). Aunque actualmente esto no ha constituido ningún problema en Idiazabal (Pérez Elortondo, comunicación personal), ha

sido descrito excepcionalmente en quesos de Roquefort, elaborados con leche de la raza Lacaune, y en el queso Ossau-Iraty (SICA-CREOM, 1999), muy similar al Idiazabal.

La relación entre la composición de leche de oveja y su rendimiento quesero ha sido frecuentemente estudiada. Tanto Pirisi *et al.* (1994) como Pellegrini *et al.* (1996, citado por Barillet *et al.* (1998a)), obtienen conclusiones claras: la suma de las concentraciones de la leche en grasa y proteína es un buen predictor del rendimiento quesero. Desde el punto de vista de la mejora genética, este hecho es muy interesante, ya que seleccionar para composición en grasa y proteína sería una forma de seleccionar para rendimiento quesero. Desde aproximadamente 1997 la mayoría de los fabricantes de queso que compran leche a pastores pagan la leche según composición en grasa y proteína, bien sea pagando directamente por cantidad de materia útil (kilogramos de grasa + kilogramos de proteína) o bien pagando por volumen de leche, pero fijando su precio en función de los contenidos de la misma en grasa y proteína.

En los últimos años se han desarrollado experiencias para intentar estimar el rendimiento quesero individual de la leche de cada oveja a través de pequeñas muestras de leche, bien mediante medidas reológicas de su coagulación en aparatos comerciales como el Formagraph (Foss Electric SA) (Delacroix-Buchet *et al.*, 1994), bien sea mediante microfabricación en tubo de ensayo (Othmane, 1995; Othmane *et al.*, 1995; Aramburu *et al.*, 1998). Sin embargo, estos tests no son excesivamente satisfactorios debido principalmente a dos problemas: la escasa repetibilidad de sus resultados y su alto coste, especialmente la microfabricación, que imposibilita su aplicación a gran escala. Así, ante la imposibilidad de poder medir individualmente el rendimiento quesero de cada animal, la selección para este carácter se hace a través de la selección de los componentes de la leche.

La evolución de los porcentajes de grasa y proteína de leche de tanque recogidas en el control lechero ovino de la CAPV se muestran en el Gráfico 4-2. No se observa una tendencia clara, sino que por ahora se vienen manteniendo los contenidos.



**Gráfico 4-2.** Evolución de los porcentajes de grasa y proteína de leche de tanque en los rebaños del control lechero en los últimos años.

En cualquier caso, desde el punto de vista de la mejora genética, y según las estimas de parámetros genéticos conocidas para estos caracteres (Barillet, 1997; Sanna *et al.*, 1997), una selección exclusiva para cantidad de leche conduciría a largo plazo a una respuesta correlacionada en composición de la misma, de tal forma que si bien aumentaría la cantidad de leche, grasa y proteína producida en cada lactación, disminuiría el contenido de la leche en grasa y proteína. Como se ha descrito, esto no es deseable, siendo necesario estudiar estos aspectos dentro de los esquemas de selección de cada raza. Como Barillet (1997) señaló, en los primeros pasos de un programa de mejora no es acertado incluir demasiados caracteres a mejorar. Para la especie ovina, la relación entre el coste del control de producciones y los ingresos es mucho más alta que en vacuno. Por esta razón, al principio es mucho más práctico seleccionar exclusivamente por el carácter “cantidad de leche” hasta que el esquema esté sólidamente implantado y los progresos genéticos anuales sean importantes. Sólo a partir de ese momento pueden ser de importancia los caracteres de composición de la leche, ya que (como sucede con la raza Latxa) los contenidos medios en la leche de las razas ovinas europeas son, antes de iniciar cualquier programa de mejora, suficientes para resistir un descenso correlacionado por selección para producción de leche durante varios años.

En el caso de la raza Latxa el objetivo que se plantea en el estudio de estos caracteres es la estimación conjunta de parámetros genéticos para los caracteres lactación tipo, cantidad de grasa y proteína por lactación de 120 días, y composición en grasa y proteína, asimismo a 120 días.

#### 4.1.1.2 *La metodología en la medición de la composición de la leche en ovino: el problema de la simplificación del control lechero y la precorrección de los caracteres.*

Debido al alto coste que supone el control lechero completo en ovino se han estudiado formas de control lechero simplificado (Barillet *et al.*, 1986; Barillet, 1997), tanto para la cantidad de leche como para su composición, de forma que con un coste económico inferior permitan medir los caracteres de forma precisa.

Estos tipos de control lechero simplificado aparecen descritos en la normativa ICAR (1995b; 1995a).

**En relación a la cantidad de leche**, se ha pasado de un control lechero mensual completo, controlando los 2 ordeños diarios (llamado A4), a una de las dos alternativas siguientes:

- En el denominado control simplificado tipo AC, el ordeño controlado es siempre el mismo, bien el de tarde o bien el de mañana. Para estimar la producción diaria de cada oveja a partir de su producción en uno solo de los ordeños, se corrige según el ratio producción total diaria de las ovejas controladas rebaño/producción de las mismas en el control lechero.
- En el control simplificado tipo AT, se realiza un control alterno en el que se controla un mes por la mañana y otro por la tarde, multiplicando posteriormente por un factor relacionado con el intervalo entre ordeños. Si este último es de 12 horas, el factor tendrá un valor de 2. Se considera que la existencia de la variación mañana/tarde entre las cantidades de leche de un animal está suficientemente corregida, ya que a lo largo de la lactación cada animal tendrá como promedio la mitad de los controles por la mañana y la mitad por la tarde. Sin embargo existen problemas derivados del hecho de que el primer control es más productivo que el segundo, éste que el tercero, y así sucesivamente; por tanto, según los controles

lecheros de cada animal sean el primero de mañana o el primero de tarde, hay un pequeño sesgo.

Como se describe en la Tabla 4-1, el método AC es más exacto que el AT, pero su implantación presenta problemas de tipo práctico ya que es necesario un estricto control de la leche total producida por las ovejas en control lechero en el día del control. Esto generalmente se mide a través de la leche recogida en el tanque por lo que es necesario que no haya ningún tipo de aporte de leche adicional (por ejemplo de animales sometidos a amamantamiento y ordeño simultáneo, que no son sometidos a control) ni tampoco ninguna retirada de leche del tanque a lo largo del día (por ejemplo para fabricación de queso, venta de leche cruda...). En el control lechero de la raza Latxa se ha utilizado exclusivamente el método AT (asumiendo un intervalo entre ordeños de 12 h) hasta la campaña 1999-2000; a partir de entonces en algunos rebaños se comenzó a utilizar un método AC.

**Tabla 4-1.** *Precisión en la estima de cantidad de leche con diferentes alternativas de simplificación del control lechero (Barillet, 1990b).*

| Tipo de control           | Comparación con el carácter medido en un control lechero A4 |                      |                     | Correlación genética |
|---------------------------|---|----------------------|---------------------|----------------------|
|                           | Sesgo   | Pérdida de precisión | Heredabilidad       |                      |
| AT sin factores de ajuste | Sí*   | 1-3%                 | similar (0,25-0,30) | 0,98                 |
| AT con factores de ajuste | No  | 1-2%                 | similar (0,25-0,30) | 0,99                 |
| AC                        | No  | 1-2%                 | similar (0,25-0,30) | 0,99                 |

\*Sin ajuste, existe una sobrestima en torno al 3% para los animales con el primer control lechero de mañana, y opuesta para aquellos con el primer control lechero de tarde.

**En cuanto al control lechero de composición,** la normativa ICAR no indica una metodología concreta. Sin embargo, especifica los siguientes puntos:

- (a) que dentro de los esquemas de mejora, los controles lecheros cualitativos y cuantitativos deben hacerse simultáneamente.
- (b) que es admisible el tomar muestra sólo en algunos meses.
- (c) que para evitar sesgos deben ser controlados todos los animales presentes en al menos una categoría de edad.

Hay que indicar también la dificultad de una correcta toma de muestra de leche dentro de la rutina del control lechero. Arranz y Legarra (2001) mostraron que con una mala agitación de la masa de leche antes de muestrear se obtenía un resultado no sólo impreciso, sino sesgado. La desviación estándar del error de predicción del contenido de grasa con poca agitación resultó ser de 4,63 g/kg, por encima de la normativa ICAR (ICAR, 1995a), que es de 2 g/kg. Una correcta agitación redujo esta desviación a 0,68 g/kg. Además, sistemáticamente se infravaloraba el contenido de grasa para volúmenes altos de leche. Ambos errores se deben seguramente a que la fracción grasa tiende a flotar sobre el resto de la leche y sin una buena agitación no se recoge una muestra homogénea.

El problema de la estima de la composición de la leche en la lactación a partir de un muestreo parcial se estudió por primera vez en ovino lechero para la implantación de selección para leche y contenidos en la raza Lacaune (Barillet, 1985; Barillet, 1989; Barillet, 1990a; Barillet, 1997). En dichos trabajos se demostró que, a efectos prácticos de selección, un muestreo parcial (3 controles con toma de muestra para composición en lugar de 4 o 5) a lo largo de la lactación era lo suficientemente preciso, en relación con un esquema de selección que midiera los mismos caracteres en todos los controles lecheros. ¿Por qué es interesante el muestreo parcial? En la mayor parte de las explotaciones de

ovino de leche, el sistema de producción es estacional, motivo por el que los animales tienden a coincidir en el mismo estadio de lactación. Por esta razón, en unas pocas visitas se consigue realizar la toma de muestra a todos los animales de interés, ahorrando tanto en mano de obra como en análisis. Esto no sería posible en vacuno lechero, donde los partos están más espaciados a lo largo del año.

Según se muestra en la Tabla 4-2, tanto la estimación de parámetros genéticos como la estimación de valores aditivos para caracteres de composición de la leche es similar tanto si los datos se toman dentro de un control lechero completo como si se toman dentro de un control lechero simplificado. Sin embargo, estos resultados sólo son totalmente válidos dentro de un tipo de control lechero muy estricto: control AC controlando el ordeño de la mañana. La variabilidad genética de los caracteres de composición de grasa se mide mejor a la mañana que a la tarde (Barillet, 1985; Barillet, 1989), y por tanto un método AT o un método AC de tarde son más imprecisos. Además, también hay que tener en cuenta que los controles más representativos de los animales son los controles centrales de la lactación, lo que se refleja en el hecho de que la heredabilidad de los contenidos del primer control es más baja que las de los siguientes (Barillet, 1985; Barillet y Boichard, 1994).

**Tabla 4-2.** *Precisión en la estima de caracteres de composición de leche con muestreo parcial en esquema AC de mañana (3-4 controles en el centro de la lactación) (Barillet, 1990b).*

| Carácter               | Comparación con el carácter medido en un control lechero A4 |                      |                      | Correlación genética |
|------------------------|---|----------------------|----------------------|----------------------|
|                        | Sesgo   | Pérdida de precisión | Heredabilidad        |                      |
| Cantidad de grasa      | Si*   | 3-5%                 | similar (0,25-0,30)  | 0,99                 |
| Cantidad de proteína   | Si*   | 2-3%                 | similar (0,25-0,30)  | 0,99                 |
| Porcentaje de grasa    | Si*   | 15-20%               | inferior (0,40-0,45) | 0,96                 |
| Porcentaje de proteína | Si*   | 10-15%               | inferior (0,40-0,45) | 0,98                 |

\*Un ajuste según el estado de lactación en el que se tomaron las muestras a cada animal puede eliminar el sesgo.

María (1988) trabajando a nivel fenotípico, encontró que dentro de un control AT con toma de muestras en 3 controles a lo largo de la lactación era posible obtener predicciones suficientemente precisas de los caracteres como si hubieran sido medidos a lo largo de toda la lactación. Sin embargo, la imposibilidad de estimar parámetros genéticos en su trabajo no permitió conocer si a nivel genético se podía obtener la misma precisión.

En cualquier caso ambos autores evidencian que es útil, especialmente para la valoración de las hembras, una precorrección de los datos en función del momento de la lactación en el que se tomaron a cada oveja las muestras para composición de leche. Tanto Barillet (1985) como María (1988) calcularon una corrección de los porcentajes de grasa y proteína de la siguiente manera:

$$Tasa_{lactacion} = a_i + b_i \cdot Tasa_{parcial}$$

donde los coeficientes a y b dependen de la i-ésima combinación de controles con toma de muestra para composición (primero y tercero, segundo, tercero y cuarto, etc), y Tasa<sub>parcial</sub> es la tasa en el tramo de lactación del que se conoce la lactación. Una alternativa a este dispositivo de ajuste es utilizar directamente la Tasa<sub>parcial</sub> y corregir mediante la introducción de un efecto fijo dentro de las ecuaciones del modelo mixto, que correspondería al término a<sub>i</sub>. Por tanto el término b<sub>i</sub> se desprecia. Barillet (1989) utilizó esta alternativa con resultados satisfactorios.

## 4.1.2 Morfología mamaria

### 4.1.2.1 Su interés

El ordeño es probablemente una de las tareas más ingratas y laboriosas en las explotaciones de ovino de leche. Debido a ello, ya desde la década de los 60 se iniciaron trabajos enfocados simultáneamente al diseño de máquinas de ordeño para ovino de leche, y a la vez a la comprensión de la morfología mamaria y su repercusión sobre la facilidad de ordeño, la leche ordeñada, la emisión de leche, etc. Los inicios de este proceso han sido descritos (Flamant, 1998) y se encuentran numerosos artículos sobre el tema principalmente en las actas de los sucesivos Simposium internacionales de ordeño de pequeños rumiantes. Además, este proceso fue impulsado dentro de la sub-red de ovinos del Mediterráneo de la FAO, a través del proyecto M4 sobre el ordeño mecánico de ovinos. Los artículos más representativos de este período son los de Labussière (1983; 1988). También en este período se realizó un trabajo de descripción de la morfología mamaria en la raza Latxa y estudio de los factores que la afectaban (Arranz *et al.*, 1989). Recientemente, Marie-Etancelin *et al.* (2001) realizaron una revisión sobre los caracteres relacionados con la ubre (sanidad, morfología mamaria y facilidad de ordeño). Igualmente se puede encontrar una extensa revisión bibliográfica en la tesis doctoral de Fernández (1995) en la que se desarrolló el sistema de calificación lineal de morfología mamaria para la raza Churra.

Como consecuencia de los trabajos descritos, se describieron los caracteres morfológicos óptimos para una ubre en ordeño mecánico (Labussière, 1988): ubres profundas y bien insertadas, que puedan soportar una cantidad alta de leche cisternal; pezones de un tamaño adecuado a las pezoneras y tendentes a la verticalidad, de tal forma que las pezoneras sean fáciles de colocar y queden en una posición correcta.

Hay una morfología de ubre característica e indeseable para el ordeño que los pastores que trabajan en la raza Latxa llaman ubres “en bolsa”. Este tipo de ubre se da cuando se presentan ubres de pequeña inserción, muy profundas, con los pezones en posición horizontal, y que presentan la parte inferior de la cisterna por debajo de la línea de los esfínteres de los pezones. Presenta una gran dificultad de ordeño, ya que por una parte la puesta de pezoneras es difícil al ser los pezones horizontales, y por otra una parte de la leche (la que se encuentra en la cisterna, pero bajo el esfínter del pezón) no es ordeñada salvo intervención del operario. En este sentido, una raza muy productiva como la Assaf, en la que cabría esperar que las ubres de ordeño difícil hubieran sido eliminadas por los inconvenientes que conllevan, presenta una alta frecuencia de ubres en bolsa cuyo ordeño ha dejado de ser problemático gracias al uso generalizado de ganchos de sujeción de la ubre (Marie-Etancelin *et al.*, 2001). Mediante el uso del gancho se consigue que los pezones permanezcan verticales durante el ordeño, y que la parte inferior de la cisterna quede por encima de los esfínteres del pezón y sea ordeñada fácilmente. Parece que el uso de estos ganchos ha impedido el desvío de animales con malas características de morfología mamaria.

Por otra parte, según Casu *et al.* (2000) existe una correlación positiva entre la leche obtenida en repaso y la horizontalidad de los pezones. Es decir, una ubre con pezones verticales evacuará más fácilmente la leche sin la ayuda del repaso en el ordeño.

Por otra parte, otra característica interesante en el ordeño mecánico es la cinética de ordeño, que agrupa numerosos caracteres como velocidad de ordeño, tiempo de latencia, y

otros. Se ha descrito para la raza Lacaune (Marie *et al.*, 1998) que la relación entre algunos caracteres de morfología mamaria y la cinética de ordeño es escasa, y podrían ser considerados como dos grupos de caracteres diferenciados. Además, del mismo estudio se deduce que la selección para lactación tipo ha mejorado esta cinética de ordeño (mayor velocidad de ordeño, menor tiempo de latencia... ). Esto también está descrito en una experiencia en las que se compararon las cinéticas de ordeño de las razas Lacaune y Milchschaf (Bruckmaier *et al.*, 1997), que resultaron mejores para la raza Lacaune, a pesar de que tenían las mismas producciones que la raza Milchschaf. Sin embargo, independientemente de la relación que la morfología mamaria pueda tener con otros caracteres, la mejora de la ubre por sí misma con el objetivo de facilitar el trabajo del ordeñador tiene gran interés (Marie-Etancelin *et al.*, 2001).

Desde el punto de vista de la rentabilidad económica, los caracteres de morfología mamaria son interesantes porque inciden en cuatro caracteres de interés económico, fuertemente ligados entre sí:

- Cantidad de leche producida.
- Facilidad de ordeño. Este carácter se puede descomponer en dos: facilidad para el operario en la rutina de ordeño (puesta de pezoneras, etc), y facilidad de que la oveja expulse su leche, lo que se mide a través de la cinética de ordeño.

La relación de estos dos caracteres con la morfología mamaria ha sido descrita. Además, los otros dos caracteres serían:

- Sanidad de ubre (o resistencia a mamitis). En el trabajo realizado en la raza Churra (Fernández *et al.*, 1997), no se consiguió encontrar las correlaciones genéticas entre el logaritmo del recuento de células somáticas (LSCC) y las características morfológicas de la ubre, ya que según describen los autores las estimas REML incluyendo LSCC no convergieron ni siquiera para estimas univariantes. Sin embargo, es un hecho bien conocido en vacuno de leche que ubres bien implantadas, de pezones bien colocados y poco profundas, son más resistentes a mamitis tanto a nivel de recuento de células somáticas, que se utiliza habitualmente como indicador de mamitis subclínicas, (Groen *et al.*, 1997; Boettcher *et al.*, 1998; Charffeddine, 1998; Charffeddine y Pena, 2000a), como de mamitis clínicas (Sorensen *et al.*, 2000).
- Longevidad funcional, en el sentido de evitar el desecho de los animales buenos productores debido a que presenten malas características funcionales (Dekkers, 1993). La relación entre caracteres funcionales, y más concretamente de ubre, y la longevidad es actualmente una materia sujeta a fuerte investigación en vacuno lechero (Dekkers y Jairath, 1994; Groen *et al.*, 1997; Essl, 1998; Charffeddine, 1998; Mrode *et al.*, 2000; Larroque y Ducrocq, 2001; Buenger *et al.*, 2001).

El primero de estos caracteres, la cantidad de leche, sería obviamente seleccionado al seleccionar para cantidad de leche. También el componente de cinética de ordeño en la facilidad de ordeño sería mejorado por respuesta correlacionada. Sin embargo no es así para el carácter “facilidad de rutina de ordeño para el operario”. En ese sentido, Barillet *et al.* (1997; 1998b) indican que en un programa de selección sobre cantidad de leche, en una raza en cuyos rebaños se efectúe una rutina de ordeño simplificada sin repaso, se seleccionaría indirectamente animales con mayor facilidad de ordeño, al no vaciar completamente la ubre de aquellos animales difíciles de ordeñar, y por tanto restringir, de alguna manera, su producción lechera y su valoración genética. Sin embargo, no siempre



se cumple esta situación, ya que a menudo los pastores efectúan rutinas de ordeño más complejas tendentes a la completa evacuación de la ubre. Un ejemplo ya citado sería el uso de ganchos de sujeción de la ubre como en la raza Assaf.

En cuanto a la sanidad de ubre, existen pocos estudios sobre el tema en el área de mejora genética, y sus resultados son a veces contradictorios (Baró *et al.*, 1994; El Saied *et al.*, 1999; El Saied *et al.*, 1998b; Barillet *et al.*, 2001a; Marie-Etancelin *et al.*, 2001). En todos ellos se ha estudiado principalmente el carácter logaritmo del recuento de células somáticas. De dichos estudios se pueden extraer las siguientes conclusiones:

- a) Los parámetros genéticos no son concluyentes. Parece que la heredabilidad de dicho carácter es media-baja, entre 0,04 y 0,15, pero depende del modelo y tipo de análisis realizado (una sola medida lactacional, consideración de los días de control como caracteres correlacionados o bien como repeticiones del mismo carácter) y de la raza (Churra o Lacaune, en estos estudios).
- b) La correlación genética estimada con la cantidad de leche oscila entre valores positivos y negativos, y podría depender del momento de lactación considerado. En cualquier caso, no es muy alta, oscilando las diferentes estimas entre  $-0,34$  y  $+0,11$ .
- c) Por último, es de destacar el caso del rebaño experimental de La Fage de raza Lacaune (Barillet *et al.*, 2001b), donde existen dos líneas seleccionadas de forma pseudo-divergente para alta y baja producción. De acuerdo al umbral establecido de recuento para poder afirmar que una oveja tiene mamitis subclínica, la línea alta tiene una mayor incidencia de la misma. Sin embargo, la presencia de mamitis clínicas es similar en ambas líneas. Queda la duda de si usar el mismo umbral para ambas líneas es adecuado.
- d) Tanto este último hecho, como los diferentes resultados encontrados para la correlación genética, indican que no se conoce aún el efecto de la selección para cantidad de leche sobre la resistencia a mamitis.

Hasta los años 90, los esquemas de selección de las razas ovinas lecheras no han incidido sobre la morfología mamaria. ¿Por qué? Existen dos causas principales: la primera es que la rentabilidad por animal está muy fuertemente relacionada con la cantidad de leche producida por dicho animal (Gabiña *et al.*, 2000), y éste ha sido el carácter a seleccionar durante todo este tiempo. La segunda, porque hasta la generalización de las máquinas de ordeño (Marie-Etancelin *et al.*, 2001; Ugarte *et al.*, 2001b) la facilidad de ordeño no ha sido un tema preocupante entre los pastores, ya que el ordeño manual, a diferencia del mecánico, permite el tratamiento individualizado para cada animal según las características de su ubre. Actualmente existen numerosos equipos trabajando sobre el tema en las diferentes razas (Marie-Etancelin *et al.*, 2001): las tres razas españolas con esquemas de selección sólidamente establecidos: Churra, Latxa y Manchega (De la Fuente *et al.*, 1998; Ugarte *et al.*, 2001b; Serrano *et al.*, 2001); Lacaune (Marie *et al.*, 1998; Marie-Etancelin *et al.*, 2001), Manech (SICA-CREOM, 2000) y Sarda (Carta *et al.*, 2000; Carta *et al.*, 2001; Carta *et al.*, 1998a; Casu *et al.*, 2000).

### 4.1.2.2 Metodología para la medida de caracteres morfológicos de ubre











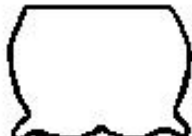

Un problema importante de la mejora genética para morfología mamaria en ovino es la definición y medición de los caracteres. Este problema fue ya descrito por De la Fuente *et al.* (1996a). El método propuesto por Labussière (1981), basado en mediciones

objetivas (profundidad de la ubre, altura de la cisterna, ángulo de los pezones... medidos con transportadores de ángulos, reglas, pies de rey y otras herramientas análogas), aunque riguroso y adecuado para las metodologías estadísticas en uso en mejora genética cuantitativa (Mavrogenis *et al.*, 1988), es terriblemente laborioso y totalmente inviable en condiciones de control lechero de rutina. A su vez, se propusieron otro tipo de metodologías basadas en la clasificación por tipos, con las que el trabajo más extenso se realizó en la raza Sarda (Casu *et al.*, 1989). Este método permite la rápida evaluación de grandes poblaciones de animales. Sin embargo, el uso de clasificaciones dificulta reconocer estos caracteres no sólo como continuos sino también como cuantitativos, impidiendo el uso de las herramientas clásicas de la mejora como los tests de progenie, el uso de índices de selección, las estimas de parámetros genéticos, etc., métodos todos ellos que trabajan con caracteres cuantitativos.

Este problema fue resuelto hace numerosos años en el vacuno lechero mediante la adopción de escalas de puntuación lineales que describen un carácter como cuantitativo, midiéndose mediante la apreciación de un calificador entrenado y no mediante aparatos de medición como cintas métricas y similares que harían muy complicado el trabajo. Inspirados en dichos sistemas de calificación, el grupo de investigadores de la Universidad de León que trabajan en la raza Churra desarrollaron un método (De la Fuente *et al.*, 1996a; De la Fuente y San Primitivo, 1997; Fernández, 1995; Fernández *et al.*, 1997) para la calificación de ubres, adecuado tanto para su introducción dentro de la rutina del control lechero propio de un esquema de selección como para su uso posterior para evaluar reproductores mediante las herramientas habituales tipo BLUP. Este sistema considera cuatro caracteres, todos ellos evaluados por un calificador entrenado, con la ubre llena de leche y previamente al ordeño, en una escala lineal de 1 a 9, de la manera reflejada en el Gráfico 4-3. Los caracteres calificados son:


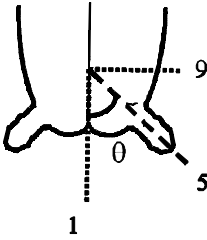

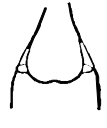
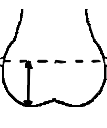
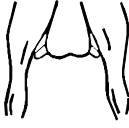
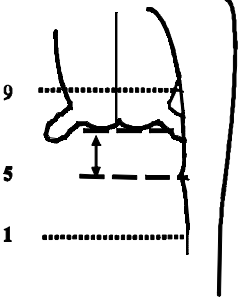







- ✓ Profundidad de ubre: se define como la distancia entre la pared abdominal y el punto más bajo del ligamento suspensor medio de la ubre. No es fácil indicar cuál es el óptimo para este carácter. En efecto, si bien una ubre profunda es adecuada para retener gran cantidad de leche, en cambio si es demasiado profunda es más difícil de ordeñar y puede sufrir heridas y desgarros con mayor facilidad en el pastoreo. Además ya se indicó en el punto 4.1.2.1 que en vacuno lechero se ha observado que la profundidad de ubre presenta una correlación genética positiva con el recuento de células somáticas, es decir, es más sensible a mamitis. Es verosímil que esto suceda también en el ovino.
- ✓ Inserción de ubre: se determina según el perímetro de la inserción de la ubre a la pared abdominal. El valor óptimo para este carácter es un 9 (máxima inserción), ya que permite almacenar una gran cantidad de leche dentro de la ubre y además es más fácil de ordeñar.
- ✓ Posición de pezón: se define según el ángulo que forma el pezón en su unión con la ubre, el 1 representa un pezón horizontal y el 9 un pezón vertical. Para la máquina de ordeño la posición ideal del pezón es vertical, sin embargo esta posición es mala para el amamantamiento de los corderos, ya que les cuesta mucho trabajo mamar. En la raza Latxa el sistema de manejo habitual incluye amamantamiento de los corderos durante aproximadamente un mes, de tal manera que es necesario tomar este período en consideración. Según esto, se ha considerado que un valor óptimo podría estar en torno a 7 u 8. Hay que considerar en un futuro, de todos modos, que existe una tendencia al amamantamiento artificial de los corderos, en cuyo caso el óptimo sería un 9.

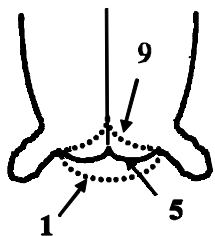

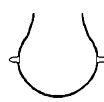


- ✓ Tamaño de pezón: se mide según la longitud del pezón. Para el ordeño mecánico, el pezón debe adaptarse bien a la talla de las pezoneras, siendo un valor óptimo el de 5.

| Puntos<br>Carácter     | 1 p   | 5 p  | 9 p   |
|------------------------|---|--|---|
| Profundidad de la ubre |    |    |    |
| Inserción de la ubre   |    |    |    |
| Posición del pezón     |  |  |  |
| Tamaño de los pezones  |  |  |  |

**Gráfico 4-3.** Escalas lineales para los caracteres de morfología mamaria.

En las razas Sarda y Lacaune se utilizan sistemas similares de calificación. Todos los sistemas utilizados pueden observarse en el Gráfico 4-4 (Marie-Etancelin *et al.*, 2001).

| CARACTERES GENERALES       | Escala lineal española<br>De la Fuente <i>et al.</i><br>1996                          | Escala lineal francesa<br>Marie <i>et al.</i><br>1998  | Escala lineal italiana  |
|----------------------------|---|--|---|
| <b>POSICIÓN DE PEZÓN</b>   |  9   |  9<br>0<br>5<br>1  |  1   |
|                            |  1   |  |  9   |
|                            | Posición de pezón   |  | Angulo del pezón derecho  |
| <b>PROFUNDIDAD DE UBRE</b> |  1  |  9<br>9<br>5<br>1 |  9  |
|                            |  9 |  |  1 |
|                            | Profundidad de ubre respecto al suelo   |  | Distancia entre la base de la ubre y el corvejón  |
| <b>INSERCIÓN DE UBRE</b>   |  9 | NO SE CALIFICA   |  9 |
|                            |  1 |  |  1 |
|                            | Perímetro de la inserción a la pared abdominal  |  | Relación entre la altura de ubre y la anchura de inserción                              |

| CARACTERES GENERALES | Escala lineal española<br>De la Fuente <i>et al.</i><br>1996                         | Escala lineal francesa<br>Marie <i>et al.</i><br>1998                              | Escala Lineal italiana  |
|----------------------|--|--|---|
| Separación de mamas  | NO SE CALIFICA   |  |  9 |
|                      |  |  |  1 |
|                      |  | Surco intermamario   | Separación de mamas   |
| TAMAÑO DE PEZÓN      |  1  | NO SE CALIFICA   | NO SE CALIFICA  |
|                      |  9 |  |   |
|                      | Tamaño de pezón  |  |   |

**Gráfico 4-4.** Comparación de escalas lineales para los caracteres de morfología mamaria en diferentes países.

#### 4.2 Algunos aspectos de la selección sobre varios caracteres.

En el artículo de Harris y Newman (1994), citando a Hazel, se dice lo siguiente: “La idea de una guía o índice de selección para medir el mérito global de los animales de cría es probablemente tan vieja como el propio arte de la mejora. En la práctica, en el valor práctico de un animal influyen varios, incluso muchos caracteres, aunque lo hacen en grado diferente. La información para estos diferentes caracteres puede variar ampliamente, proviniendo del propio animal o de sus parientes, y siendo expresados estos caracteres una o varias veces en la vida del animal. Todos estos factores hacen la selección correcta un proceso complicado e incierto.”

Hazel, en su desarrollo del índice de selección, propuso simplemente ponderar la ganancia genética conseguida para cada carácter por el valor económico que dicha ganancia implicaría. La suma ponderada de los valores aditivos de los caracteres ( $\mathbf{a}$ ) por sus valores económicos ( $\mathbf{v}$ ) daría un criterio global de selección para los individuos en una población sometida a selección. Este criterio se denomina como genotipo agregado ( $H = \mathbf{v}'\mathbf{a}$ ), que vendría a ser el valor económico genético de un animal.

La teoría de los índices de selección desarrollada por el mismo Hazel pretende aproximar  $H$  (el genotipo agregado) a través de un estimador  $I$  (llamado índice de selección). Dicho estimador se define como una suma ponderada según unos pesos  $b_i$  ( $i=1, \dots, m$ ) de  $m$  diferentes mediciones realizadas  $x_i$ , de tal forma que  $I = \mathbf{b}'\mathbf{x}$ . Estas mediciones pueden ser mediciones fenotípicas directas, medias de ellas, mediciones en parientes, etc.

Según esta teoría, maximizando la correlación entre ambos índices ( $I$  y  $H$ ) se obtiene el siguiente resultado (Brascamp, 1984; Gibson, 1992; Weller, 1994; Cameron, 1997):

$$\mathbf{Pb} = \mathbf{Cv}$$

Donde:

$\mathbf{C}_{m \times n}$  : Matriz formada por las varianzas y covarianzas genéticas entre los  $n$  caracteres involucrados en el genotipo agregado  $H$  y sus  $m$  estimadores  $x_i$ , que forman el índice de selección  $I$ .

$\mathbf{P}_{m \times m}$  : Matriz formada por las varianzas y covarianzas entre las mediciones utilizadas ( $x_i$ ) para estimar el valor genético de los individuos.

$\mathbf{v}_n$  : vector formado por los pesos económicos de los  $n$  caracteres del genotipo agregado  $H$ .

$\mathbf{b}_m$  : vector formado por los  $m$  coeficientes  $b_i$  del índice  $I$  que se utiliza para seleccionar los animales

Otra manera de estimar este valor  $H$  para cada individuo es utilizar un estimador  $\hat{H} = \mathbf{v}'\hat{\mathbf{a}}$ , donde los diferentes estimadores de los caracteres considerados,  $\hat{\mathbf{a}}$ , fueran ponderados por su valor económico. Habitualmente en los esquemas de selección  $\hat{\mathbf{a}}$  se obtiene a través de la metodología del modelo mixto (BLUP modelo animal).

A pesar de que puedan parecer dos metodologías diferentes, de hecho existe un marco unificado. Los índices de selección y la metodología BLUP son dos formas diferentes de presentar la misma operación matemática de estimación de valores aditivos a partir de registros fenotípicos y datos de parentesco, aunque en la metodología de índices

de selección no se contempla la existencia de los llamados “efectos fijos”. Véase por ejemplo Gibson (1992) y Schneeberger *et al.* (1992).

Las razones por las que se presenta aquí la teoría de los índices de selección son las siguientes:

- (a) Permiten predecir de forma sencilla la respuesta genética a selección cuando se han definido los pesos económicos en el genotipo agregado,  $\mathbf{v}$ . Por tanto permite evaluar a priori la respuesta de diferentes valores del mismo.
- (b) Existe numerosa bibliografía presentada bajo la teoría de índices de selección sobre el cálculo y uso del vector de pesos económicos,  $\mathbf{v}$ . Dicha bibliografía resulta de interés para el problema del establecimiento de un criterio de selección global que se estudia aquí.

Existe una amplia bibliografía sobre el uso y cálculo de índices de selección, especialmente desde el punto de vista económico (Blasco, 1995; Brascamp, 1984; Brascamp *et al.*, 1985; Cameron, 1997; Charffeddine y Alenda, 1998; Dekkers *et al.*, 1996; Dekkers y Gibson, 1998; Gibson, 1992; Goddard, 1998; Groen y Van Arendonk, 1995; Groen *et al.*, 1997; Weller, 1994; Weller *et al.*, 1996).

A continuación se presentarán algunos de los aspectos recogidos en bibliografía que se consideran más interesantes para el presente trabajo.

*(a) Progreso genético*

Trabajando en un índice de selección con varios caracteres el progreso genético se puede estimar según la siguiente fórmula (Gibson, 1992):

$$\mathbf{R}_g = i \frac{\mathbf{b}'\mathbf{C}}{\sqrt{\mathbf{b}'\mathbf{P}\mathbf{b}}}$$

donde  $\mathbf{R}_g$  es el vector de respuestas,  $i$  es la intensidad de selección,  $\mathbf{b}$  es el vector de pesos en el índice de selección,  $\mathbf{P}$  es la matriz formada por las varianzas y covarianzas entre las diferentes observaciones utilizadas para predecir el valor aditivo de los individuos. Estas mediciones,  $x_i$ , pueden ser medias de progenie, fenotipo propio, etc. Por último,  $\mathbf{C}$  es la matriz de (co)varianzas genéticas entre las observaciones incluidas en el índice y los caracteres incluidos en el genotipo agregado. Este progreso se puede estimar por cada vía de selección de acuerdo a un método de flujo de genes (Gibson, 1992) que en equilibrio es equivalente a la fórmula de Rendel y Robertson.

Otra posibilidad de estimar la respuesta a selección hubiera sido la simulación estocástica del esquema de selección, aunque no se ha utilizado aquí, debido a que una implementación adecuada de la misma es complicada en una población tan abierta, en la que existe monta natural, numerosos rebaños, etc.

*(b) Cálculo de los pesos económicos*

Otro problema es el calcular el valor de los pesos económicos,  $\mathbf{v}$ , de los diferentes caracteres que se consideran de interés y conforman el genotipo agregado. De acuerdo a la teoría económica, el valor de un carácter sería la ganancia marginal que se obtiene por la ganancia de una unidad en dicho carácter. Dicha ganancia marginal es la derivada parcial de la función de beneficio respecto al carácter considerado, y puede ser obtenida, bien explícitamente, bien a través de simulación o de modelización. Cuando se tienen en cuenta todas las variables económicas de una explotación, como son consumos, etc. éste es el método más realista.

Existen tres problemas principales asociados al cálculo de los pesos económicos de los caracteres:

- (1) Debido a la falta de datos o a la complejidad del problema, a menudo es difícil establecer las funciones de beneficio del sistema de explotación considerado en función del valor genético de los individuos.
- (2) La existencia de numerosos caracteres puede introducir una gran complejidad en el cálculo de los pesos económicos.
- (3) La existencia de caracteres cuyo óptimo económico es intermedio (esto es, la ganancia marginal producida por un aumento en el valor del carácter es nula) introduce una complicación adicional.

#### (1) Problemas en el establecimiento de la función de beneficio

El establecimiento de la función de beneficio requiere un detallado conocimiento del sistema de manejo y la posibilidad de su modelización. No es este el caso en las explotaciones de ovino lechero, ya que en relación al vacuno los factores que se reconocen como importantes para el rendimiento económico de una explotación son de difícil cuantificación y han sido poco estudiados. Aun así existen metodologías para asignar pesos económicos a caracteres con pesos económicos complicados de modelizar, como los siguientes:

-pH en carne de cerdo, con un sistema de pago dual: un precio alto para carnes comprendidas en un rango y uno bajo para carnes fuera del mismo (Hovenier *et al.*, 1993).

-caracteres no directamente económicos como temperamento mediante su relación con la longevidad del animal (Wickham, 1979; Bowman *et al.*, 1996).

-caracteres de manejo como la facilidad de ordeño en vacuno, imputando el tiempo de ordeño como un coste según el salario del ordeñador (Bowman *et al.*, 1996).

La dificultad de calcular pesos económicos en ovino lechero es especialmente cierta en los caracteres de morfología mamaria en tanto en cuanto los intentos de cuantificar su relación con algún carácter económicamente interesante no han sido concluyentes. Así, la relación genética con la mamitis (o más exactamente con el recuento de células somáticas, que a su vez es un indicador de mamitis) no pudo ser establecida (Fernández *et al.*, 1997). La relación con el tiempo de ordeño tampoco ha podido ser establecida. Marie *et al.* (1998) indican en ese sentido que el tiempo de ordeño presenta poca relación con características individuales de la oveja y que es más función de la organización del ordeño en sala. Una aproximación interesante sería calcular su relación con la longevidad funcional, sin embargo es un trabajo que no se ha realizado todavía.

Lo mismo sucede en parte con el contenido en grasa y proteína de la leche, ya que aunque como se comentó existe una relación lineal entre la suma de ambos y el rendimiento quesero, también es cierto que es necesario mantener tanto su nivel como su cociente en torno a los valores actuales.

Ante la difícil asignación de una función de beneficio para el conjunto de caracteres, es habitual el uso de índices empíricos para lograr unos objetivos determinados en un plazo concreto, y al cabo del tiempo rectificarlos si es necesario. Newman y Ponzoni (1994) proponen el uso de estos índices cuando la estimación de valores económicos es complicada y sobre todo teniendo en cuenta que “hay situaciones en las que no existe una asociación clara entre la dirección de los cambios generalmente percibidos y aceptados



como deseables, y el sistema de pago al productor” y que “los productores probablemente mostrarán una mayor afinidad con este enfoque que con los objetivos económicos”. Groen *et al.* (1997) indican que esta aproximación puede ser útil para explorar los límites del espacio de respuestas posibles. Ponzoni *et al.* (1998) explican su uso en el índice utilizado para la mejora del merino australiano.

Este tipo de índices se han utilizado habitualmente en los esquemas de mejora genética, aunque no se encuentran muy citados en bibliografía. En el ovino lechero, se procedió así en el establecimiento y posterior corrección del índice de selección incluyendo los caracteres de composición en grasa y proteína para la raza Lacaune (Barillet y Roussely, 1986; Barillet *et al.*, 1998a). El objetivo de este índice fue mantener el ratio grasa/proteína en leche cruda y no empeorar e incluso mejorar los contenidos de la leche, siempre procurando maximizar los ingresos por venta de leche para el productor. La misma aproximación fue tomada en la definición del índice de selección para las cabras lecheras de razas Alpina y Saanen, pasando de una selección por niveles independientes de contenido y cantidad de proteína a un índice compuesto de ambos (Piacère y Bouloc, 1996) y posteriormente a otro índice incluyendo también contenido y materia grasa (Belichon *et al.*, 1999).

### (2) Numerosos caracteres complican el cálculo

En cualquier especie, aunque donde más se ha estudiado es en vacuno lechero, se plantea un problema de interpretación del índice de selección desde el momento en el que éste incluye numerosos caracteres. Para lograr una interpretación más fácil de los pesos asignados a cada carácter, se puede proceder mediante un proceso de dos pasos (Dekkers y Gibson, 1998) que consiste en agrupar los caracteres en los llamados “supercaracteres”, de tal manera que los caracteres en el objetivo de selección se subdividen en sub-objetivos, a los que se asignan los caracteres individuales con los pesos adecuados según la teoría habitual de índices de selección ya expuesta, para posteriormente agrupar los subíndices así formados en un único índice global, también según la metodología de índices de selección. Por ejemplo, actualmente (Charffeddine y Pena, 2000a; Charffeddine y Pena, 2000b), en el índice de selección ICO del vacuno lechero en España se combinan 4 subíndices: tipo (con 14 caracteres), patas y pies (con 4 caracteres), ubre (con 5 caracteres), y producción (con 3 caracteres).

Los autores citados exponen varias ventajas de esta forma de trabajo, también indicadas por Wilmlink (1996) de las que algunas son computacionales (más sencillez de cálculo) y otras prácticas (índices más intuitivos y mayor sencillez a la hora de plantearlos).

### (3) Los caracteres de óptimo intermedio

Existe otro problema para los caracteres de óptimo intermedio (Goddard, 1983), ya que cuando la población está situada en el óptimo para dicho carácter, éste tiene un peso económico nulo. Por tanto su peso en el vector  $\mathbf{v}$  es nulo. En el momento en el que por la correlación genética con otros caracteres seleccionados su valor salga del óptimo, el carácter pasará a tener un valor económico, de manera que oscilaría alrededor del óptimo en las sucesivas generaciones de selección, como muestran Dekkers *et al.* (1995) en un ejemplo de gallinas de puesta. Estos mismos autores indican que una vez llegado a este punto en el esquema de mejora, se puede identificar el problema y corregirlo. No existe una “única” solución al problema de óptimos de selección intermedios, aunque en general

se aboga por el cálculo de valores económicos  $v$  para medias de los diferentes caracteres en generaciones futuras, que a su vez dependen de la intensidad de selección. De esta forma se obtiene un sistema de ecuaciones iterativas (Pasternak y Weller, 1993; Groen *et al.*, 1994; Dekkers *et al.*, 1995; Weller, 1994). Sin embargo, todos estos autores concluyen también que un índice lineal, con pesos económicos evaluados en función de las medias actuales de los caracteres y corregido cada cierto tiempo está muy cercano al óptimo económico.

Ante este problema planteado por el óptimo intermedio, a veces se ha propuesto la utilización de índices de ganancias restringidas. Varios autores (Brascamp, 1984; Weller, 1994) asumiendo un modelo infinitesimal han demostrado que es posible construir índices de selección restringida y/o deseada, para anular el cambio debido a selección en determinados caracteres o predeterminedar su cambio relativo. Esta metodología fue extendida al BLUP, llamándose BLUP restringido (Quaas y Henderson, 1976). Gibson y Kennedy (1990) intentaron demostrar que el uso de índices restringidos no es recomendable, indicando que implícitamente se asumen unos pesos económicos, que podrían haber sido mejor calculados según una función de beneficio. De hecho, estos autores, haciendo explícita una función de beneficio económico, obtuvieron en un ejemplo de gallina de puesta mejor resultado económico que con el índice restringido. Sin embargo, como indica Yamada (1995), el problema estriba en el establecimiento de dicha función, y puede no ser adecuado utilizarlas si no las conocemos profundamente. En cualquier caso, los pesos  $b$  del índice de ganancias restringidas equivaldrían a los estimados para unos pesos económicos  $v$  que se pueden considerar como unos pesos “pseudo económicos”, siendo interesante su estudio.

Existen también otros métodos para mantener el óptimo intermedio, como la programación lineal, los apareamientos dirigidos o la selección por niveles independientes. En Díaz *et al.* (1999) se puede encontrar una comparación de diferentes estrategias de selección restringida. Sin embargo, y aunque se ha propuesto su uso en avicultura (Yamada, 1995; Shultz, 1986; Gibson y Kennedy, 1990), no se ha encontrado en la literatura el uso de índices restringidos en ningún esquema de mejora (sí en experimentos).

### **4.3 Cálculo de los parámetros genéticos y efectos ambientales de los caracteres considerados**

#### **4.3.1 Composición de leche**

##### **4.3.1.1 Material**

Se han utilizado los datos recogidos dentro del programa de control lechero del esquema de selección de la raza Latxa, datos recogidos en las campañas 1999-2000 y 2000-2001. En campañas anteriores, y debido a su alto coste, la toma de muestras para caracteres de composición de leche no se realizó dentro del control lechero. Sin embargo, se cuenta con datos de estos caracteres como un resultado de diferentes experiencias realizadas en varios años. Estos datos fueron utilizados en una estima de parámetros genéticos anterior (Legarra y Ugarte, 2001). Dicha estima se realizó con datos del ecotipo Cara Negra. Los resultados no fueron del todo concluyentes por dos razones: primero, se utilizó un método AT de control lechero, que hace más difícil una medición precisa de los contenidos en grasa a lo largo de la lactación (Barillet, 1985; Barillet, 1989); la segunda razón fue el origen diverso de los datos, ya que unos provinieron de un control lechero

experimental entre los años 1989 a 1991 y otros de una experiencia de control de mamicos en los años 1996 a 1998. Por esta razón se ha considerado más adecuado utilizar solamente los datos más recientes para estimar los parámetros genéticos, es decir, las dos últimas campañas.

El control lechero con toma de muestra realizado en estas campañas, dado su alto coste tanto en tiempo como en mano de obra, se ha realizado solamente en una fracción de los rebaños en control lechero. Se han elegido aquellos con mayor porcentaje de genealogía conocida en cada territorio histórico, de tal manera que se maximice el número de hijas de machos de inseminación. El número de rebaños elegidos fue de 34 (26 de Cara Negra y 8 de Cara Rubia). Los datos recogidos consisten en una sucesión de controles lecheros en los que se midió cantidad de leche y se tomaron muestras de leche para el cálculo de los porcentajes de grasa y proteína, si bien en algunos de los controles, a criterio del controlador no se recogió muestra. En este trabajo sólo se utilizarán los datos de Cara Negra, ya que se consideró que los de Cara Rubia eran insuficientes. El método de control lechero y recogida de muestras fue el AC de mañana, de mayor precisión que el AT.

### 4.3.1.1.1 Depuración de los datos

Este conjunto de datos recogido fue sometido a la siguiente depuración:

1. Se desecharon todas aquellas lactaciones que no cumplieran la normativa del control lechero para el carácter lactación tipo, que se describió en el apartado 1.1.4.2.
2. Se desecharon aquellos datos de porcentajes de grasa y proteína que no estuvieran comprendidos entre 30 g/l y 150 g/l para porcentaje de grasa y 30 a 90 g/l para porcentaje de proteína. Tampoco se permitió que en un mismo control lechero uno de los porcentajes fuera conocido y el otro no.
3. Sólo se consideraron aquellas lactaciones que tuvieran controles conocidos para composición en al menos 2 de los 4 períodos en los que se recogen los controles lecheros correspondientes a una lactación estandarizada a 120 días. Estos períodos reflejan el estado de lactación y se repartieron en los siguientes intervalos:
  - Tramo 1: 1-45 días desde el parto
  - Tramo 2: 46-75 días desde el parto
  - Tramo 3: 76-105 días desde el parto
  - Tramo 4: 106-135 días desde el parto

Como resultado de este proceso de depuración, el número de lactaciones válidas con caracteres de calidad fue de 7.599 frente a las 8.162 que se recogieron de la base de datos.

### 4.3.1.1.2 Cálculo y precorrección de los caracteres

#### 4.3.1.1.2.1 Porcentajes de grasa y proteína (PG, PP)

El método exacto para calcular los porcentajes de grasa y proteína a lo largo de la lactación consistiría en realizar las sumas parciales de las cantidades de grasa y proteína según el método del día centrado a lo largo de la lactación, para posteriormente dividirlo por la cantidad total de leche producida durante la lactación (ICAR, 1995a). Sin embargo, en la práctica esto es difícil de realizar, ya que normalmente sólo una parte de cada

lactación posee datos de composición. Solamente el 18% de las lactaciones presenta datos de PP y PG en toda su longitud. Para resolver este problema, tal y como se ha mencionado en el apartado 4.1.1.2 es posible utilizar una precorrección que tome en cuenta el momento de la lactación del que se conoce su composición (Barillet, 1985; Barillet, 1990a; María, 1988). Para este trabajo no se dispone de dichos factores, ya que los calculados por María resultaron inapropiados (aplicados en lactaciones con todos sus resultados conocidos no dieron resultados satisfactorios) y la estructura de los datos no permite calcularlos, ya que la mayoría de los animales con todos los controles conocidos son adultos que han parido en los meses de noviembre a enero. Si se utilizaran estos como patrón para estimar los factores de corrección, se introduciría un error derivado de la diferencia entre las curvas de lactación entre unas épocas de parto y otras.

Ante esta situación, se procedió de la siguiente manera:

Los porcentajes de grasa y proteína se calcularon mediante la siguiente fórmula:

$$PP, PG = \frac{\sum_{i=1}^n \text{leche}_i \cdot \text{porcentaje}_i \cdot \text{dias}_i}{\sum_{i=1}^n \text{leche}_i \cdot \text{dias}_i}$$

donde el sumatorio se extiende solamente a los  $n$  controles lecheros para los que se ha recogido muestra de leche.

*Leche* representa la cantidad de leche registrada para el control lechero  $i$ -ésimo, *porcentaje* es el porcentaje de grasa, o proteína, medido en ese control lechero y *días* representa el intervalo de tiempo representado por el control  $i$ -ésimo de acuerdo al método del día centrado, es decir la mitad del período transcurrido hasta (y desde) el siguiente (y anterior) control lechero, siempre teniendo en cuenta que la lactación se trunca a 120 días.

El factor de corrección se incorporó al modelo de análisis en forma de un efecto fijo llamado “Combinación de Tramos de lactación Conocidos” (CTC) que recoge, para cada lactación, la combinación de períodos en los que se conoce la composición de la leche. Esta aproximación es similar a la que fue utilizada por Barillet (1989), como se ha indicado anteriormente. En la Tabla 4-3 se presentan las diferentes combinaciones existentes, así como la frecuencia con la que se presenta cada una de ellas.

**Tabla 4-3.** Distribución de controles con muestra de leche a lo largo de la lactación y efecto de su combinación (CTC) en los porcentajes de grasa y proteína.

| Tramo de lactación |   |   |   | Número de datos | Efecto |       |
|--------------------|---|---|---|-----------------|--------|-------|
| 1                  | 2 | 3 | 4 |                 | PG     | PP    |
|                    |   | x | x | 564             | 0,44   | 0,38  |
|                    | x |   | x | 326             | 0,08   | 0,11  |
|                    | x | x |   | 968             | 0,10   | 0,09  |
|                    | x | x | x | 2120            | 0,06   | 0,15  |
| x                  |   |   | x | 18              | 0,47   | -0,15 |
| x                  |   | x |   | 138             | 0,01   | 0,03  |
| x                  |   | x | x | 214             | -0,04  | 0,02  |
| x                  | x |   |   | 290             | -0,10  | -0,04 |
| x                  | x |   | x | 214             | -0,13  | -0,10 |
| x                  | x | x |   | 833             | -0,14  | 0,02  |
| x                  | x | x | x | 1914            | 0      | 0     |

4.3.1.1.2.2 *Cantidades de grasa y proteína (CMG y CMP)*

Para calcular la cantidad de grasa y proteína que se produce en una lactación, se calcula primero la cantidad correspondiente a cada control, a través del producto de la cantidad de leche y sus porcentajes de grasa y proteína. Después se multiplica dicha cantidad por los días representados para cada control, y se procede a la suma a lo largo de los diferentes controles. Este es el procedimiento estándar en vacuno lechero aceptado por la ICAR (1995a).

Sin embargo, en este trabajo, y debido a la estructura de los datos en la que faltan los datos de porcentajes de grasa y proteína para muchos de los controles, se procedió de manera diferente. Primero se obtuvieron valores para el efecto CTC descrito anteriormente. Una vez obtenida la estima de los diferentes CTC, se corrigieron los valores brutos de PG y PP de la lactación de acuerdo al efecto CTC que tuviera su lactación. Una vez corregida, se utilizaron estas nuevas estimas de porcentaje de grasa y porcentaje de proteína para calcular la cantidad de grasa y de proteína, multiplicándolas por la lactación tipo. Las estimas para CTC se obtuvieron mediante una estima REML multivariante que incluyó los caracteres lactación tipo, porcentaje de grasa y porcentaje de proteína, aplicando un modelo mixto como el que luego se describirá para la estima de parámetros genéticos.

Las estimas para CTC se presentan en la Tabla 4-3. Los valores son coherentes con lo que se podría esperar: si los controles están bien repartidos a lo largo de la lactación, el efecto de la corrección es ligero ya que se acercan bastante al valor verdadero. En cambio, en el caso de que los controles estén concentrados al principio (1° y 2°) o al final (3° y 4°) de la lactación, se producen sesgos negativos o positivos, respectivamente, dados por el hecho de que a lo largo de la lactación el porcentaje de grasa y el de proteína tienen una tendencia ascendente.

De la Tabla 4-4 a la Tabla 4-6 se describen las principales características de los datos. Cabe destacar el hecho, reflejado en la Tabla 4-5, de que solamente un 27% de los animales presentan medidas repetidas. Esto puede dificultar la estimación del efecto aleatorio permanente. También se refleja en la Tabla 4-5 la buena conexión entre los diferentes grupos de comparación.

Por otra parte, en la Tabla 4-6 se puede observar que el grado de conocimiento de genealogía es bastante superior al que se reflejó en la Tabla 2-3 para la misma época (año 2000), lo que refleja el hecho de que estos rebaños se eligieron entre aquellos más genealogía conocida.

**Tabla 4-4.** *Estadísticos de los datos.*

|                                   | Media  | Desviación<br>estándar |
|-----------------------------------|--------|------------------------|
| Lactación tipo (l)                | 148,15 | 52,39                  |
| Cantidad de materia grasa (kg)    | 8,15   | 2,90                   |
| Cantidad de materia proteica (kg) | 7,58   | 2,61                   |
| Porcentaje de grasa (%)           | 5,67   | 1,10                   |
| Porcentaje de proteína (%)        | 5,23   | 0,41                   |

**Tabla 4-5.** Descripción del fichero de datos.

|  | Número |
|--|--------|
| Número total de datos  | 7.599  |
| Animales en datos  | 5.990  |
| Animales en genealogía   | 13.204 |
| Machos de IA padres de hembras en datos                                    | 366    |
| Machos de referencia: machos con hijas en 2 o más grupos de contemporáneas | 290    |
| Número de hijas en datos por morueco                                       | 8,15   |
| Madres en datos con hija(s) en datos                                       | 1036   |
| Número de grupos de contemporáneas rebaño-año-mes móvil                    | 130    |

**Tabla 4-6.** Distribución de los datos según el grado de conocimiento de genealogía del animal.

| Tipo de genealogía                | Animales |
|-----------------------------------|----------|
| Padre y madre desconocidos        | 10%      |
| Padre desconocido, madre conocida | 40%      |
| Padre y madre conocidos           | 50%      |

#### 4.3.1.2 Métodos

Previamente a la estima de parámetros genéticos, los efectos fijos fueron estudiados mediante un análisis de varianza con el procedimiento GLM del SAS (SAS, 1987). Todos los efectos considerados fueron significativos. Anteriormente, para el carácter lactación tipo, dichos efectos fueron estudiados y descritos por Gabiña *et al.* (1993).

Se consideraron dos modelos diferentes según los caracteres:

$$\text{LTIPO CMG CMP}_{ijklmn} = \text{RAM}_i + \text{IEDNP}_j + \text{NCV}_k + \text{IP1C}_l + a_m + p_m + e_{ijklmn}$$

$$\text{PG PP}_{ijklmn} = \text{RAM}_i + \text{IEDNP}_j + \text{NCV}_k + \text{CTC}_l + a_m + p_m + e_{ijklmn}$$

donde:

LTIPO, CMG y CMP son cantidades de leche, de materia grasa y de materia proteica, a 120 días; PG y PP son porcentajes de grasa y de proteína a 120 días; RAM (130 niveles) es el efecto de grupo de comparación rebaño-año-mes móvil, similar al que se utiliza en vacuno lechero o en la raza Manchega (Serrano *et al.*, 1996). Para la inclusión de este efecto se ha procedido a la agrupación de meses de parto, de manera que si el número de animales en un grupo es menor de 10 se une al mes siguiente. IEDNP (6 niveles) es el índice combinado Edad-número de parto; los niveles de dicho efecto se reflejan en la Tabla 3-1, si bien las categorías 3,4 y 8 no se encontraban presentes en los datos. NCV (3 niveles) es el número de corderos nacidos vivos (1, 2 y más); IP1C (8 niveles) es el intervalo parto-primer control, en intervalos de 10 días; CTC es el efecto de “Combinación de Tramos de lactación Conocidos” que ha sido descrito antes, con 11 niveles. a es el efecto genético aditivo y p es el efecto aleatorio de ambiente permanente, mientras que e es el residuo. Se asume que dichos efectos aleatorios siguen las siguientes distribuciones:

- ◆  $\mathbf{a}' = [\mathbf{a}'_1 \mathbf{a}'_2 \mathbf{a}'_3 \mathbf{a}'_4 \mathbf{a}'_5] \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{G} \otimes \mathbf{A})$ , donde  $\mathbf{G}$  es la matriz de covarianzas genéticas aditivas de los diferentes caracteres, y  $\mathbf{A}$  es la matriz de parentesco.
- ◆  $\mathbf{p}' = [\mathbf{p}'_1 \mathbf{p}'_2 \mathbf{p}'_3 \mathbf{p}'_4 \mathbf{p}'_5] \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{D} \otimes \mathbf{I})$ , donde  $\mathbf{D}$  es la matriz de covarianzas entre los caracteres para este efecto aleatorio.
- ◆  $\mathbf{e}' = [\mathbf{e}'_1 \mathbf{e}'_2 \mathbf{e}'_3 \mathbf{e}'_4 \mathbf{e}'_5] \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{R}_0 \otimes \mathbf{I})$ , donde  $\mathbf{R}_0$  es la matriz de covarianzas entre los caracteres para el residuo.

En notación matricial, el modelo para el carácter  $i$ -ésimo se puede expresar como:

$\mathbf{y}_i = \mathbf{X}_i \mathbf{b}_i + \mathbf{Z}_i \mathbf{a}_i + \mathbf{W}_i \mathbf{p}_i + \mathbf{e}_i$ , donde  $\mathbf{X}_i$ ,  $\mathbf{Z}_i$  y  $\mathbf{W}_i$  son las matrices de incidencia de los efectos fijos, aditivo y permanente, respectivamente, para el carácter  $i$ -ésimo.

Las ecuaciones del modelo mixto serían:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} & \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} + \mathbf{G}^{-1} \otimes \mathbf{A}^{-1} & \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W} \\ \mathbf{W}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{W}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} & \mathbf{W}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W} + \mathbf{D}^{-1} \otimes \mathbf{I} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\mathbf{b}} \\ \hat{\mathbf{a}} \\ \hat{\mathbf{p}} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \\ \mathbf{W}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \end{bmatrix}$$

donde:

$$\mathbf{X} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}_1 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{X}_2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{X}_3 & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{X}_4 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{X}_5 \end{bmatrix}, \quad \mathbf{Z} = \begin{bmatrix} \mathbf{Z}_1 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{Z}_2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{Z}_3 & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{Z}_4 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{Z}_5 \end{bmatrix}, \quad \mathbf{W} = \begin{bmatrix} \mathbf{W}_1 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{W}_2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{W}_3 & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{W}_4 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{W}_5 \end{bmatrix},$$

$$\hat{\mathbf{b}} = \begin{bmatrix} \hat{\mathbf{b}}_1 \\ \hat{\mathbf{b}}_2 \\ \hat{\mathbf{b}}_3 \\ \hat{\mathbf{b}}_4 \\ \hat{\mathbf{b}}_5 \end{bmatrix}, \quad \hat{\mathbf{a}} = \begin{bmatrix} \hat{\mathbf{a}}_1 \\ \hat{\mathbf{a}}_2 \\ \hat{\mathbf{a}}_3 \\ \hat{\mathbf{a}}_4 \\ \hat{\mathbf{a}}_5 \end{bmatrix}, \quad \hat{\mathbf{p}} = \begin{bmatrix} \hat{\mathbf{p}}_1 \\ \hat{\mathbf{p}}_2 \\ \hat{\mathbf{p}}_3 \\ \hat{\mathbf{p}}_4 \\ \hat{\mathbf{p}}_5 \end{bmatrix} \text{ y } \mathbf{R} = \mathbf{R}_0 \otimes \mathbf{I}$$

La estimación de los parámetros genéticos se realizó mediante el programa VCE 4.2.5 y el método REML de los gradientes analíticos (Neumaier y Groeneveld, 1998), en un Pentium II 400 con 256 Mb de memoria RAM y sistema operativo GNU/Linux, con un tiempo de computación de unas 8 horas.

Dado que la matriz de parentesco  $\mathbf{A}$  no es completa y que, como se observa en la Tabla 4-5, existen pocos animales con medidas repetidas, es posible que al estimar simultáneamente efecto aditivo y permanente haya una confusión entre ambos. Se realizó otra estima de parámetros genéticos que no incluía el efecto permanente, y con sólo un dato por animal. Los resultados obtenidos para la varianza aditiva fueron idénticos, y la varianza residual estimada fue igual a la suma de la aquí estimada para el efecto permanente y el residuo. Se utilizó la primera de estas estimas, dado que así se dispuso de una estima de la repetibilidad de los caracteres, que también es de interés.

4.3.1.3 Resultados y discusión

4.3.1.3.1 Parámetros genéticos

Las estimas de parámetros genéticos se presentan de la Tabla 4-7 a la Tabla 4-14. En la Tabla 4-7 se presentan los componentes de varianza para los caracteres analizados. El programa VCE no fue capaz de estimar los errores estándar en la estima de parámetros genéticos debido a que las matrices de componentes de varianza rozan los límites del espacio paramétrico, esto es, que ligeras modificaciones de las mismas dan matrices no semipositivas-definidas. Por esta razón, no es posible aproximar la matriz de segundas derivadas de la verosimilitud. En estimas REML bi- o trivariantes para grupos de estos caracteres, los errores estándares de los ratios (heredabilidades, correlaciones, etc) fueron siempre inferiores a 0,1.

**Tabla 4-7.** *Estimas REML de los componentes de varianza de los caracteres de lactación tipo (litros<sup>2</sup>), cantidades de grasa y proteína (kg) y porcentajes de grasa y proteína (partes por diez mil).*

|              | Lactación tipo | Cantidad de grasa | Cantidad de proteína | Porcentaje de grasa | Porcentaje de proteína |
|--------------|----------------|-------------------|----------------------|---------------------|------------------------|
| $\sigma_a^2$ | 356,56         | 1,12              | 0,84                 | 0,1498              | 0,0621                 |
| $\sigma_p^2$ | 746,23         | 2,14              | 1,74                 | 0,0617              | 0,0193                 |
| $\sigma_e^2$ | 804,49         | 3,16              | 2,05                 | 0,6506              | 0,0514                 |

**Tabla 4-8.** *Varianza aditiva estimada para los caracteres de composición en otras razas europeas.*

| Raza                 | Lactación tipo | Cantidad de grasa | Cantidad de proteína | Porcentaje de grasa | Porcentaje de proteína |
|----------------------|----------------|-------------------|----------------------|---------------------|------------------------|
| Lacaune <sup>1</sup> | 408            | 1,39              | 0,88                 | 0,221               | 0,063                  |
| Sarda <sup>2</sup>   | 536            | 1,73              | 1,37                 | 0,160               | 0,063                  |
| Latxa <sup>3</sup>   | 277            | 0,78              | 0,63                 | 0,109               | 0,071                  |

<sup>1</sup>(Barillet y Boichard, 1987) <sup>2</sup>(Sanna et al., 1997) <sup>3</sup>(Legarra y Ugarte, 2001)

La varianza aditiva del carácter lactación tipo es muy superior a la que se estimó en el epígrafe 2.1.1.3, que resultó de 265 l<sup>2</sup>. Seguramente esto se debe a un efecto de escala que produce heterogeneidad de varianza entre rebaños (Visscher *et al.*, 1991) debido a una relación lineal entre la media y la varianza de este carácter, reflejando el hecho de que los rebaños elegidos son de una media notablemente superior a la de la población. Esta media es de 148 l en los presentes datos frente a una media en el conjunto de los rebaños de Cara Negra de 117 l en el histórico y 131 l en las campañas 1999-2000 y 2000-2001. Efectos similares han sido citados en vacuno lechero (Meyer, 1984), y en ovino lechero (Barillet, 1989). En la Tabla 4-8 se presentan los componentes de varianza aditiva recogidos de la bibliografía para las razas Lacaune, Sarda y Latxa. Tanto para lactación tipo como para las cantidades de grasa y proteína, los componentes de varianza aditiva son inferiores a los descritos tanto para la raza Lacaune como para la Sarda; esto se puede relacionar con el hecho de que ya en origen (por ejemplo, en los años 60) eran razas de producción superior, especialmente la Sarda. En cuanto a los porcentajes de grasa y proteína, la varianza aditiva del contenido de proteína es similar, sin embargo la estimada para la grasa es inferior. En relación a la estima ya existente para la raza Latxa, todos los componentes de varianza



estimados son superiores a excepción del correspondiente al porcentaje de proteína, reflejando tanto la mayor producción existente en estos rebaños como la más precisa medición del contenido en grasa de la leche en el método AC.

La varianza aditiva del porcentaje de grasa es mayor que la del porcentaje de proteína, como ha sido descrito tanto para la raza Lacaune (Barillet, 1985; Barillet y Boichard, 1987) como para la Sarda (Sanna *et al.*, 1997).

Si se comparan las heredabilidades estimadas con las de otras razas (Tabla 4-10), se aprecia que, a excepción del porcentaje de proteína, las aquí estimadas para la Latxa son sistemáticamente inferiores, especialmente en el caso del contenido en grasa. La heredabilidad del carácter lactación tipo es ligeramente inferior al valor de 0,21 que se estimó para este ecotipo (apartado 2.1.1.3). Para el contenido en grasa es posible que exista una infraestima de la varianza aditiva, si bien es muy similar al valor estimado para la raza Sarda. Una razón para esta infraestima puede ser el hecho de que se han calculado los caracteres de composición mediante un muestreo parcial de contenidos a lo largo de la lactación, lo cual puede ser menos preciso, si bien numerosos trabajos realizados en la raza Lacaune en similares condiciones (Barillet, 1985; Barillet y Boichard, 1987; Barillet, 1989; Barillet y Boichard, 1994; Barillet, 1997) encontraron heredabilidades muy superiores. Es posible que exista una variabilidad extra asociada al sistema de explotación en relación a los datos de las razas Lacaune o Sarda utilizados en las estimas indicadas. Otra posible fuente de error sería la dificultad de tomar correctamente la muestra de leche y que sería mayor en estos primeros momentos de establecimiento de control lechero con toma de muestras. También se puede observar que las heredabilidades aquí estimadas son más altas en los caracteres de composición que las estimadas por Legarra y Ugarte (2001) reflejando, como se indicó previamente, el hecho de que el control tipo AC mide con mayor precisión los contenidos de la leche respecto al AT utilizado en dicho artículo.

Todas las poblaciones descritas han sufrido selección para el carácter cantidad de leche durante varios años previamente a la estima de parámetros genéticos, selección cuyo proceso no ha sido incluido en la estima de los mismos. Por esta razón, es verosímil que en todos ellos exista un sesgo debido a selección (Robertson, 1977; Meyer y Thompson, 1984) en los componentes de varianza estimados. Por selección para lactación tipo, se habría reducido la heredabilidad de los diferentes caracteres, así como la magnitud de la correlación genética de este carácter con los demás. La correlación entre el resto de caracteres también se habría modificado ligeramente.

**Tabla 4-9.** *Estimas REML de las correlaciones genéticas entre caracteres. En la diagonal y en negrita, heredabilidades de los mismos.*

|                        | Lactación tipo | Cantidad de grasa | Cantidad de proteína | Porcentaje de grasa | Porcentaje de proteína |
|------------------------|----------------|-------------------|----------------------|---------------------|------------------------|
| Lactación tipo         | <b>0,187</b>   | 0,858             | 0,933                | -0,272              | -0,350                 |
| Cantidad de grasa      |                | <b>0,174</b>      | 0,891                | 0,251               | -0,099                 |
| Cantidad de proteína   |                |                   | <b>0,181</b>         | -0,057              | 0,009                  |
| Porcentaje de grasa    |                |                   |                      | <b>0,174</b>        | 0,564                  |
| Porcentaje de proteína |                |                   |                      |                     | <b>0,467</b>           |

**Tabla 4-10.** Heredabilidades estimadas en otras razas europeas.

| Raza                  | Lactación tipo | Cantidad de grasa | Cantidad de proteína | Porcentaje de grasa | Porcentaje de proteína |
|-----------------------|----------------|-------------------|----------------------|---------------------|------------------------|
| Manchega <sup>1</sup> | 0,33           |                   |                      | 0,23                | 0,35                   |
| Lacaune <sup>2</sup>  | 0,32           | 0,28              | 0,27                 | 0,49                | 0,47                   |
| Lacaune <sup>3</sup>  | 0,30           | 0,28              | 0,29                 | 0,35                | 0,46                   |
| Sarda <sup>4</sup>    | 0,30           | 0,24              | 0,26                 | 0,48                | 0,55                   |
| Manech <sup>5</sup>   | 0,35           | 0,32              | 0,35                 | 0,31                | 0,48                   |
| Latxa <sup>6</sup>    | 0,20           | 0,16              | 0,18                 | 0,14                | 0,38                   |

<sup>1</sup>(Serrano et al., 1996) <sup>2</sup>(Barillet y Boichard, 1987) <sup>3</sup>(Barillet, 1997) <sup>4</sup>(Sanna et al., 1997) <sup>5</sup>(SICA-CREOM, 1999) <sup>6</sup>(Legarra y Ugarte, 2001)

**Tabla 4-11.** Estimaciones de las correlaciones genéticas entre caracteres de composición de leche para otras razas europeas. En la diagonal y en negrita, heredabilidades de los mismos.

|                      | Cantidad de grasa | Cantidad de proteína | Porcentaje de grasa | Porcentaje de proteína | Raza                 |
|----------------------|-------------------|----------------------|---------------------|------------------------|----------------------|
| Lactación tipo       | 0,83              | 0,91                 | -0,31               | -0,40                  | Lacaune <sup>1</sup> |
|                      | 0,89              | 0,94                 | -0,42               | -0,46                  | Sarda <sup>2</sup>   |
|                      | 0,92              | 0,95                 | -0,29               | -0,41                  | Manech <sup>3</sup>  |
|                      | 0,89              | 0,93                 | -0,45               | -0,51                  | Latxa <sup>4</sup>   |
| Cantidad de grasa    |                   | 0,89                 | 0,26                | -0,04                  | Lacaune              |
|                      |                   | 0,93                 | 0,06                | -0,14                  | Sarda                |
|                      |                   | 0,92                 | 0,11                | -0,22                  | Manech               |
|                      |                   | 0,88                 | 0,02                | -0,36                  | Latxa                |
| Cantidad de proteína |                   |                      | -0,06               | -0,03                  | Lacaune              |
|                      |                   |                      | -0,25               | -0,13                  | Sarda                |
|                      |                   |                      | -0,15               | -0,11                  | Manech               |
|                      |                   |                      | -0,28               | -0,15                  | Latxa                |
| Porcentaje de grasa  |                   |                      |                     | 0,63                   | Lacaune              |
|                      |                   |                      |                     | 0,69                   | Sarda                |
|                      |                   |                      |                     | 0,52                   | Manech               |
|                      |                   |                      |                     | 0,41                   | Latxa                |

<sup>1</sup>(Barillet, 1997) <sup>2</sup>(Sanna et al., 1997) <sup>3</sup>(SICA-CREOM, 1999) <sup>4</sup>(Legarra y Ugarte, 2001)

Las correlaciones genéticas observadas en la Tabla 4-9 son similares a las descritas para las razas Lacaune, Sarda y Manech que se muestran en la Tabla 4-11. Son positivas y próximas a la unidad entre cantidades y moderadamente negativas entre cantidad de leche y contenidos, aunque en una magnitud inferior a la estimada para otras razas. La correlación genética entre cantidad de grasa y porcentaje de la misma es media, como está descrito para la raza Lacaune, y a diferencia de la Sarda y la Manech. Entre cantidad y porcentaje de proteína la correlación es baja, como en la raza Lacaune y a diferencia de la Sarda y la Manech. La correlación entre los porcentajes de grasa y proteína es moderadamente positiva, e inferior a la descrita para la Lacaune y la Sarda pero similar a la Manech. Se

observa que la correlación de contenidos con cantidad de leche es inferior a la estimada por Legarra y Ugarte (2001), aunque no se ha encontrado una razón para este fenómeno.

Analizando estas estimas, conviene destacar que:

- La correlación tan alta entre cantidades de leche, grasa y proteína implica una difícil selección diferencial para una de ellas. A efectos prácticos, al seleccionar para una de ellas se selecciona para las otras.
- Las correlaciones genéticas entre las cantidades y sus porcentajes respectivos son relativamente bajas.
- La correlación genética entre porcentaje de grasa y proteína es media. Por tanto, es factible seleccionar diferencialmente contenidos de leche (por ejemplo, más porcentaje de grasa que de proteína).
- La correlación negativa entre cantidad de leche y porcentajes de grasa y proteína implica que en un esquema de selección para lactación tipo, a largo plazo se reduce la composición de la leche.

En las tablas siguientes (Tabla 4-12 a Tabla 4-14) se muestran las correlaciones estimadas para el efecto permanente, el residuo y las correlaciones fenotípicas corregidas por los efectos fijos. Es notable la poca importancia, respecto a la cantidad de varianza total, de la componente de varianza del efecto permanente en los caracteres de contenidos de grasa y proteína (0,07 para el porcentaje de grasa y 0,15 para el de proteína). Sin embargo, este hecho está descrito en bibliografía, oscilando estos valores en torno a 0,10 para ambos porcentajes (Barillet, 1985; Serrano *et al.*, 1996; Sanna *et al.*, 1997). También es notable el alto valor de este efecto para el carácter lactación tipo.

**Tabla 4-12.** *Estimas REML de las correlaciones entre caracteres para el efecto permanente. En la diagonal y en negrita, cantidad de varianza explicada por este efecto.*

|                        | Lactación tipo | Cantidad de grasa | Cantidad de proteína | Porcentaje de grasa | Porcentaje de proteína |
|------------------------|----------------|-------------------|----------------------|---------------------|------------------------|
| Lactación tipo         | <b>0,391</b>   | 0,963             | 0,987                | -0,286              | -0,388                 |
| Cantidad de grasa      |                | <b>0,333</b>      | 0,948                | -0,040              | -0,376                 |
| Cantidad de proteína   |                |                   | <b>0,376</b>         | -0,325              | -0,260                 |
| Porcentaje de grasa    |                |                   |                      | <b>0,072</b>        | -0,027                 |
| Porcentaje de proteína |                |                   |                      |                     | <b>0,146</b>           |

**Tabla 4-13.** *Estimas REML de las correlaciones entre caracteres para el residuo. En la diagonal y en negrita, cantidad de varianza explicada por este efecto.*

|                        | Lactación tipo | Cantidad de grasa | Cantidad de proteína | Porcentaje de grasa | Porcentaje de proteína |
|------------------------|----------------|-------------------|----------------------|---------------------|------------------------|
| Lactación tipo         | <b>0,422</b>   | 0,712             | 0,969                | -0,234              | -0,166                 |
| Cantidad de grasa      |                | <b>0,493</b>      | 0,698                | 0,454               | -0,085                 |
| Cantidad de proteína   |                |                   | <b>0,443</b>         | -0,219              | 0,056                  |
| Porcentaje de grasa    |                |                   |                      | <b>0,755</b>        | 0,119                  |
| Porcentaje de proteína |                |                   |                      |                     | <b>0,387</b>           |

**Tabla 4-14.** *Estimas REML de las correlaciones fenotípicas corregidas entre caracteres.*

|                      | Cantidad de grasa | Cantidad de proteína | Porcentaje de grasa | Porcentaje de proteína |
|----------------------|-------------------|----------------------|---------------------|------------------------|
| Lactación tipo       | 0,83              | 0,97                 | -0,23               | -0,26                  |
| Cantidad de grasa    |                   | 0,82                 | 0,31                | -0,15                  |
| Cantidad de proteína |                   |                      | -0,19               | -0,03                  |
| Porcentaje de grasa  |                   |                      |                     | 0,22                   |

Por último, en la Tabla 4-15 se presentan las repetibilidades de cada carácter. También son similares a las descritas en bibliografía (Barillet, 1985; Serrano *et al.*, 1996; Sanna *et al.*, 1997), a excepción de la repetibilidad de la lactación tipo que es más alta (y de hecho más alta que la obtenida para Cara Negra en la Tabla 2-4) y la del porcentaje de grasa que es más baja.

**Tabla 4-15.** *Repetibilidades de cada carácter.*

|                        |      |
|------------------------|------|
| Lactación tipo         | 0,58 |
| Cantidad de grasa      | 0,51 |
| Cantidad de proteína   | 0,56 |
| Porcentaje de grasa    | 0,25 |
| Porcentaje de proteína | 0,61 |

#### 4.3.1.4 Conclusiones

- Los resultados de las estimas de parámetros confirman lo que ya se suponía por los trabajos realizados en otras razas: las correlaciones genéticas entre caracteres son tales que una selección exclusiva para cantidad de leche produciría una respuesta genética correlacionada de descenso en los caracteres de composición de leche. Por tanto, es necesario considerar su introducción en el esquema de selección de la raza Latxa.

- Por otra parte, se han obtenido unas estimas de parámetros genéticos (heredabilidad y repetibilidad) del carácter porcentaje de grasa más bajas de lo citado en bibliografía. Esto puede deberse, bien a la dificultad asociada a la toma de muestra de leche en el control lechero, bien a una mayor variabilidad ambiental asociada a diferentes sistemas de explotación.

### 4.3.2 Morfología mamaria

#### 4.3.2.1 *Material*

Los datos de morfología mamaria utilizados en el presente trabajo para la raza Latxa provinieron de dos fuentes.

En primer lugar, durante los años 1997 a 1999 se obtuvieron dentro de un proyecto conjunto para las razas Churra, Latxa y Manchega financiado por la CICYT (Proyecto AGF93-0273). Los datos se recogieron durante 3 años consecutivos, de las campañas 1996-97 a la 1998-99, en un total de 11 rebaños del esquema de selección de la raza (durante la campaña 1996-97 sólo se trabajó en tres de estos rebaños). Se eligieron aquellos rebaños que presentaban mayor porcentaje de genealogía conocida, de tal manera que se pudiera disponer posteriormente del máximo número de relaciones de parentesco, especialmente padres-hijas, y poder obtener una estima más precisa de los parámetros genéticos. Durante el período de ordeño, cada dos meses se hizo una visita a cada explotación calificándose todos los animales presentes en ese momento en el ordeño salvo aquellos que hubieran sufrido algún proceso mamítico o aquellas ubres que fueran irregulares. En el epígrafe 4.1.2.2 se ha descrito la metodología para la descripción de los caracteres de morfología mamaria. Aunque para poner a punto el sistema de calificación se trabajó conjuntamente entre varios calificadores, para el análisis se han utilizado solamente las calificaciones de uno de ellos.

Posteriormente, en la campaña 2000-2001 se ha introducido dentro del control lechero la calificación morfológica de ubre con carácter experimental. Para ello, un solo calificador ha realizado las puntuaciones en 26 rebaños, que fueron elegidos también como aquellos con mayor porcentaje de genealogía conocida. Se realizaron dos visitas a cada rebaño, con el objetivo de realizar al menos una calificación al máximo de animales posibles.

Hay que indicar que en el esquema de selección se valora el fenotipo de la madre para este carácter a la hora de seleccionar los corderos que van a ser sometidos a testaje, y en ese sentido se establece una ligera presión de selección, no cuantificable, en los caracteres de ubre.

Para realizar los análisis se utilizaron exclusivamente los datos del ecotipo Latxa Cara Negra (18 rebaños en total). Se eliminaron aquellos animales a los que no se les hubiera calculado la lactación tipo y se trabajó con los datos correspondientes a 6.010 hembras. Al repetirse la experiencia tanto entre años sucesivos como dentro de un mismo año, hubo animales con calificaciones repetidas, tanto dentro de una misma lactación como entre lactaciones sucesivas. El total de calificaciones fue de 13.038, y el total de lactaciones (o de animales-año) fue de 7.893. No hubo datos faltantes para ninguno de los caracteres de morfología mamaria.

Las principales características de los datos se explican en la Tabla 4-16 y Tabla 4-17. Para algunos de los caracteres de morfología mamaria los valores actuales de los caracteres están lejos de ser óptimos. Concretamente, la inserción, con un valor medio de 4,80, está muy lejos de su punto óptimo (9 puntos). Además, la profundidad presenta una nota media más alta (6,23) con lo que la ubre se presenta un tanto descompensada. Aunque el tamaño de pezón es adecuado ( $\bar{x}=4,77$ ), estando muy próximo a 5, su posición ( $\bar{x}=4,00$ ) es francamente mejorable, ya que como se ha indicado previamente el óptimo estaría en torno a 7 u 8. Obsérvese que la media del carácter lactación tipo es superior a la

del conjunto de datos de la raza (Tabla 2-2), aunque en ambos casos el coeficiente de variación es muy parecido.

**Tabla 4-16.** Principales características de los datos de morfología mamaria.

|                         | Número de datos | Media  | Desviación estándar |
|-------------------------|-----------------|--------|---------------------|
| Profundidad de ubre     | 13.038          | 6,24   | 1,11                |
| Inserción de ubre       | 13.038          | 4,79   | 1,34                |
| Posición de pezón       | 13.038          | 4,00   | 1,66                |
| Tamaño de pezón         | 13.038          | 4,77   | 1,31                |
| Lactación tipo (litros) | 7.893           | 148,42 | 53,71               |

**Tabla 4-17.** Descripción del fichero de datos.

|   | Número |
|---|--------|
| Animales en datos   | 6.010  |
| Animales en genealogía  | 12.171 |
| Machos de IA padres de hembras en datos                                 | 412    |
| Machos de referencia: machos con hijas en 2 o más grupos rebaño-año-mes | 375    |
| Número de hijas en datos por morueco                                    | 7,63   |
| Madres en datos con hija(s) en datos                                    | 1.313  |
| Número de grupos de contemporáneas rebaño-año                           | 37     |
| Número de grupos de contemporáneas rebaño-año-mes                       | 185    |

En la Tabla 4-18 se muestra el grado de conocimiento de genealogía. Se puede observar que es muy superior a la media de los datos de control lechero (Tabla 2-2 y Tabla 2-3) y por tanto es de esperar que esta estructura de datos aumente la precisión de la estima de parámetros genéticos. El número de padres de los animales en datos fue de 412, y su distribución según el número de hijas se muestra en la Tabla 4-19.

**Tabla 4-18.** Distribución de los animales en datos según el grado de conocimiento de genealogía del animal.

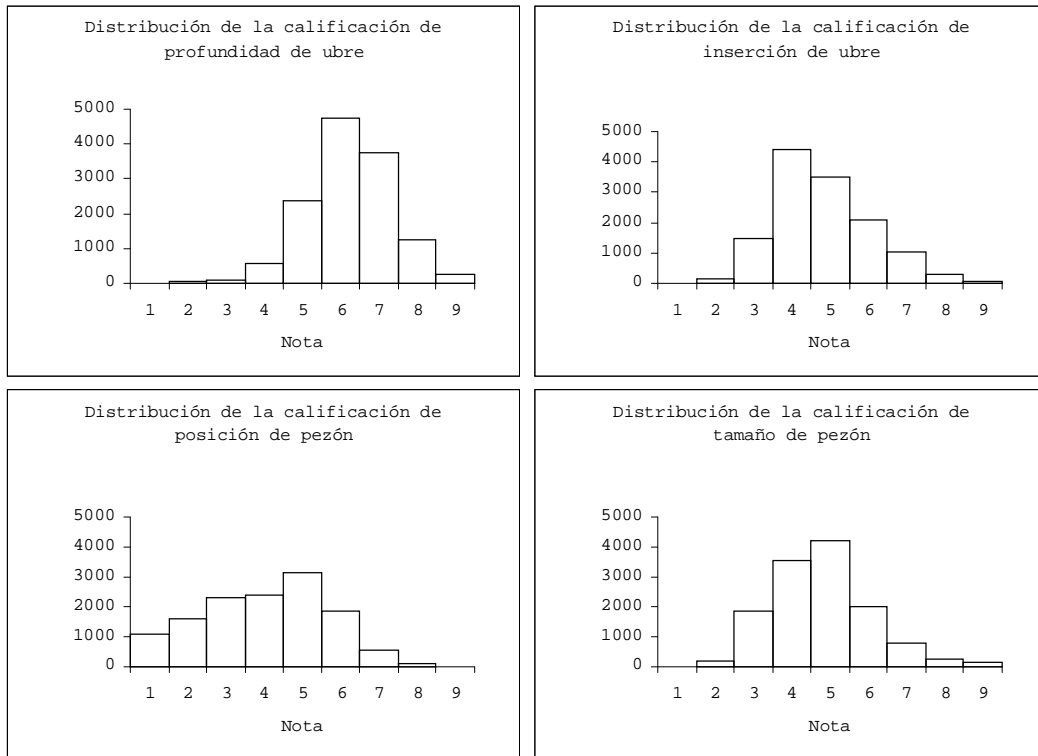
| Tipo de genealogía                | Animales |
|-----------------------------------|----------|
| Padre y madre desconocidos        | 8%       |
| Padre desconocido, madre conocida | 40%      |
| Padre y madre conocidos           | 52%      |

**Tabla 4-19.** Distribución de padres según el número de hijas en datos.

| Nº de hijas | Padres |
|-------------|--------|
| 1-10        | 342    |
| 11-20       | 41     |
| 21-30       | 15     |
| 22-40       | 4      |
| >41         | 10     |

En el Gráfico 4-5 se presenta la distribución de los diferentes caracteres de morfología mamaria.

El valor mínimo para profundidad es de 2. La razón de esto es que sería difícil encontrar animales en ordeño que tuvieran un valor de 1 tal como está definida la escala, ya que tendrían muy poca leche. Sin embargo, aunque no se aprecie en el gráfico, el rango de notas de 1 a 9 está cubierto totalmente en el resto de caracteres.



**Gráfico 4-5.** Distribución de los caracteres de morfología mamaria.

#### 4.3.2.2 Métodos

##### 4.3.2.2.1 Estudio de los efectos ambientales

Los efectos fijos fueron estudiados mediante el procedimiento GLM del paquete estadístico SAS (SAS, 1987), considerando un modelo lineal multicarácter de efectos fijos en el que se incluyeron los cuatro caracteres de morfología mamaria. Se consideraron diferentes combinaciones de efectos fijos, incluyendo los efectos de rebaño-año, edad y número de parto, número de corderos nacidos totales o vivos, mes de lactación, ronda de calificación, y la covariable “producción estimada en el día de control” (PEDC). Dicha covariable se estimó mediante interpolación lineal a partir de los datos de control lechero. De todos estos efectos, fueron eliminados de la ecuación del modelo el número de corderos nacidos, que no resultó significativo en ningún caso, y el efecto de ronda o día de calificación, ya que por la estacionalidad de las parideras de la raza Latxa y la sistemática de trabajo seguida, se producía una confusión entre la ronda y el estado de lactación.

La consideración del efecto producción en el día de control se debe al hecho de que existe un efecto de la leche llenando la ubre que debe ser tenido en cuenta. Sin embargo este efecto es parte de la información reunida en el carácter lactación tipo, y el cálculo e interpretación de las correlaciones entre los caracteres de ubre y lactación tipo se hace difícil. Por ejemplo, para la raza Lacaune, se encontró que para la misma cantidad de leche, ubres menos profundas daban cinéticas de ordeño mejores al estar la ubre menos descolgada (Marie *et al.*, 1998). Por estos motivos, se realizaron estimas diferentes, tanto



con como sin este efecto, para poder comparar las estimas de los diferentes niveles de los efectos fijos y ver cuales resultan más intuitivas. Una aproximación igual se tomó en el análisis de caracteres de tipo en caprino lechero Alpino y Saanen (Piacère *et al.*, 1998).

El modelo definitivo que se utilizó para el análisis de los efectos fijos fue el siguiente:

$$y_{ijkl} = RA_i + ML_j + IEDNP_k + [b \cdot PEDC_{ijkl}] + e_{ijkl}$$

donde  $y_{ijkl}$  son los caracteres de morfología mamaria considerados (profundidad de ubre, inserción de ubre, posición de pezón y tamaño de pezón),  $RA_i$  es el efecto del rebaño-año (con 37 niveles),  $ML_j$  es el efecto del mes de lactación (con 6 niveles),  $IEDNP_k$  es el efecto de la combinación edad-número de parto (6 niveles, como se representa en la Tabla 3-1, ya que los valores 4, 5 y 8 no se encuentran en estos datos) y  $PEDC_{ijkl}$  es la covariable producción en el día de control. Como se ha indicado, esta covariable se incluyó en uno de los análisis y se excluyó en el otro.

El reparto de las calificaciones dentro de algunos efectos fijos se representa en la Tabla 4-20. Para la distribución de los grupos de comparación Rebaño-año, la tabla no se presenta debido a su tamaño, pero su tamaño medio fue de 347 animales, con un máximo de 777 y un mínimo de 45 animales en el grupo de comparación. En general, se puede apreciar que el reparto de los datos en los diferentes niveles de los efectos fijos es relativamente equilibrado.

**Tabla 4-20.** Distribución de los datos según la campaña, el índice edad-número de parto (IEDNP) y el mes de lactación (ML).

| Campaña | n    | IEDNP | n    | ML | n    |
|---------|------|-------|------|----|------|
| 1996-97 | 829  | 1     | 1628 | 1  | 522  |
| 1997-98 | 3584 | 2     | 991  | 2  | 1918 |
| 1998-99 | 3919 | 3     | 1795 | 3  | 3031 |
| 2000-01 | 6391 | 6     | 1398 | 4  | 3320 |
|         |      | 7     | 1421 | 5  | 2597 |
|         |      | 9     | 5805 | 6  | 1650 |

Este modelo se puede formular en notación matricial, para el carácter  $i$ , como:

$$y_i = X_i b_i + e_i$$

Donde  $X_i$  son las matrices de incidencia que relacionan el dato registrado en el carácter  $i$ -ésimo con los efectos fijos. Estas matrices son idénticas para todos los caracteres. El error sigue una distribución normal multivariante  $e' = [e_1' e_2' e_3' e_4'] \sim N(0, R_0 \otimes I)$  donde  $R_0$  es la matriz de covarianzas residual entre los cuatro caracteres.

#### 4.3.2.2.2 Estimación de parámetros genéticos

Para la estimación de los parámetros genéticos se incluyó en la estima de componentes de varianza el carácter lactación tipo, totalizando 5 caracteres. Para los caracteres de morfología mamaria se utilizó el mismo modelo que para analizar los efectos fijos, incluyendo el efecto PEDC. Además se incluyeron los siguientes efectos aleatorios:

- ◆ Efecto genético aditivo (**a**), bajo un modelo animal clásico,  $\mathbf{a}' = [\mathbf{a}'_1 \mathbf{a}'_2 \mathbf{a}'_3 \mathbf{a}'_4 \mathbf{a}'_5] \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{G} \otimes \mathbf{A})$ , donde **G** es la matriz de covarianzas genéticas aditivas de los diferentes caracteres, y **A** es la matriz de parentesco.
- ◆ Efecto permanente interlactacional (**bpe**, “between-lactations permanent environment”), que toma en cuenta la estructura de medidas repetidas entre lactaciones. Este efecto es clásico en el análisis de datos repetidos (por ejemplo, en la valoración genética para cantidad de leche en vacuno u ovino).  $\mathbf{bpe}' = [\mathbf{bpe}'_1 \mathbf{bpe}'_2 \mathbf{bpe}'_3 \mathbf{bpe}'_4 \mathbf{bpe}'_5] \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{D}_{\mathbf{bpe}} \otimes \mathbf{I})$ , donde  $\mathbf{D}_{\mathbf{bpe}}$  es la matriz de covarianzas entre los caracteres para este efecto aleatorio.
- ◆ Efecto permanente intralactacional (**wpe**, “within-lactations permanent environment”), que toma en cuenta el hecho de que existen medidas repetidas del carácter a lo largo de una misma lactación. Por ejemplo, se podría considerar como tal un efecto del amamantamiento que ha sufrido el animal, que es diferente entre lactaciones sucesivas pero se mantendría dentro de una misma lactación. Este efecto habría podido modelizarse mediante algún tipo de función que describiera su evolución a lo largo del tiempo como una función de covarianza o un modelo jerárquico bayesiano. Sin embargo, la escasez de datos, la falta de un interés real en los parámetros de este hipotético modelo y la ausencia también de una teoría biológica subyacente que sugiriera la forma de la curva, hizo descartar esta aproximación. Así,  $\mathbf{wpe}' = [\mathbf{wpe}'_1 \mathbf{wpe}'_2 \mathbf{wpe}'_3 \mathbf{wpe}'_4] \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{D}_{\mathbf{wpe}} \otimes \mathbf{I})$  donde  $\mathbf{D}_{\mathbf{wpe}}$  es la matriz de covarianzas entre los caracteres para este efecto aleatorio. Sólo se consideran aquí los caracteres de morfología mamaria.

A efectos prácticos, la aproximación que se ha tomado es la de considerar todas las mediciones como medidas repetidas del mismo carácter, considerando ambos efectos permanentes. De esta forma, además, se obtiene una estima del parámetro de repetibilidad del carácter, que indica la precisión en la medición del carácter.

Para el carácter de lactación tipo se utilizó el siguiente modelo:

$$y_{ijklmn} = \text{RAM}_i + \text{IEDNP}_j + \text{NCV}_k + \text{IP1C}_l + a_m + \text{bpe}_m + e_{ijklmn}$$

donde se consideran los efectos RAM (rebaño-año-mes de parto, con 185 niveles), IEDNP (índice edad-número de parto, con 6 niveles), NCV (número de corderos nacidos vivos, con 3 niveles), IP1C (intervalo entre parto y primer control lechero, con 8 niveles) y los efectos aditivo (a) y permanente entre lactaciones sucesivas (bpe) además del residuo e. En este carácter, el efecto permanente intralactación no tiene sentido.

Por tanto, el modelo para el carácter *i*-ésimo es:

$$\mathbf{y}_i = \mathbf{X}_i \mathbf{b}_i + \mathbf{Z}_i \mathbf{a}_i + \mathbf{W}_{\mathbf{bpe}(i)} \mathbf{bpe}_i + \mathbf{W}_{\mathbf{wpe}(i)} \mathbf{wpe}_i + \mathbf{e}_i$$

Donde  $\mathbf{X}_i$ ,  $\mathbf{Z}_i$ ,  $\mathbf{W}_{\mathbf{bpe}(i)}$  y  $\mathbf{W}_{\mathbf{wpe}(i)}$  son las matrices de incidencia que relacionan el dato con los efectos fijos, el valor aditivo de los individuos, el efecto permanente interlactación y el efecto permanente intralactación, respectivamente. El error sigue una distribución  $\mathbf{e}' = [\mathbf{e}'_1 \mathbf{e}'_2 \mathbf{e}'_3 \mathbf{e}'_4 \mathbf{e}'_5] \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{R})$  donde  $\mathbf{R} = \mathbf{R}_0 \otimes \mathbf{I}$  y  $\mathbf{R}_0$  es la matriz de covarianzas residual entre los caracteres.

En el caso de lactación tipo (el 5º carácter) la ecuación se reduce a:

$$\mathbf{y}_5 = \mathbf{X}_5 \mathbf{b}_5 + \mathbf{Z}_5 \mathbf{a}_5 + \mathbf{W}_{\mathbf{bpe}(5)} \mathbf{bpe}_5 + \mathbf{e}_5$$

Para los caracteres de morfología mamaria (numerados de 1 a 4), los efectos fijos considerados, como se ha detallado previamente, son los mismos para todos ellos y por tanto las matrices  $\mathbf{X}_i$ ,  $\mathbf{Z}_i$ ,  $\mathbf{W}_{bpe(i)}$  y  $\mathbf{W}_{wpe(i)}$  son idénticas. En cambio, para el carácter de lactación tipo la matriz  $\mathbf{X}_5$  es diferente,  $\mathbf{Z}_5$  y  $\mathbf{W}_{bpe(5)}$  son idénticas a las de los demás caracteres, y como ya se ha descrito, la matriz  $\mathbf{W}_{wpe(5)}$  no se utiliza.

Para el análisis multicarácter, las ecuaciones del modelo mixto son:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} & \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W}_{bpe} & \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W}_{wpe} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} + \mathbf{G}^{-1} \otimes \mathbf{A}^{-1} & \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W}_{bpe} & \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W}_{wpe} \\ \mathbf{W}'_{bpe}\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{W}'_{bpe}\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} & \mathbf{W}'_{bpe}\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W}_{bpe} + \mathbf{D}_{bpe}^{-1} \otimes \mathbf{I} & \mathbf{W}'_{bpe}\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W}_{wpe} \\ \mathbf{W}'_{wpe}\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{W}'_{wpe}\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} & \mathbf{W}'_{wpe}\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W}_{bpe} & \mathbf{W}'_{wpe}\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W}_{wpe} + \mathbf{D}_{wpe}^{-1} \otimes \mathbf{I} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\mathbf{b}} \\ \hat{\mathbf{a}} \\ \mathbf{b}\hat{p}\mathbf{e} \\ \mathbf{w}\hat{p}\mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \\ \mathbf{W}'_{bpe}\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \\ \mathbf{W}'_{wpe}\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \end{bmatrix}$$

donde:

$$\mathbf{X} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}_1 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{X}_2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{X}_3 & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{X}_4 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{X}_5 \end{bmatrix}, \quad \mathbf{Z} = \begin{bmatrix} \mathbf{Z}_1 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{Z}_2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{Z}_3 & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{Z}_4 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{Z}_5 \end{bmatrix},$$

$$\mathbf{W}_{bpe} = \begin{bmatrix} \mathbf{W}_{bpe(1)} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{W}_{bpe(2)} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{W}_{bpe(3)} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{W}_{bpe(4)} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{W}_{bpe(5)} \end{bmatrix}, \quad \mathbf{W}_{wpe} = \begin{bmatrix} \mathbf{W}_{wpe(1)} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{W}_{wpe(2)} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{W}_{wpe(3)} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{W}_{wpe(4)} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \end{bmatrix},$$

$$\hat{\mathbf{b}} = \begin{bmatrix} \hat{\mathbf{b}}_1 \\ \hat{\mathbf{b}}_2 \\ \hat{\mathbf{b}}_3 \\ \hat{\mathbf{b}}_4 \\ \hat{\mathbf{b}}_5 \end{bmatrix}, \quad \hat{\mathbf{a}} = \begin{bmatrix} \hat{\mathbf{a}}_1 \\ \hat{\mathbf{a}}_2 \\ \hat{\mathbf{a}}_3 \\ \hat{\mathbf{a}}_4 \\ \hat{\mathbf{a}}_5 \end{bmatrix}, \quad \mathbf{b}\hat{p}\mathbf{e} = \begin{bmatrix} \mathbf{b}\hat{p}\mathbf{e}_1 \\ \mathbf{b}\hat{p}\mathbf{e}_2 \\ \mathbf{b}\hat{p}\mathbf{e}_3 \\ \mathbf{b}\hat{p}\mathbf{e}_4 \\ \mathbf{b}\hat{p}\mathbf{e}_5 \end{bmatrix} \quad \text{y} \quad \mathbf{w}\hat{p}\mathbf{e} = \begin{bmatrix} \mathbf{w}\hat{p}\mathbf{e}_1 \\ \mathbf{w}\hat{p}\mathbf{e}_2 \\ \mathbf{w}\hat{p}\mathbf{e}_3 \\ \mathbf{w}\hat{p}\mathbf{e}_4 \\ \mathbf{0} \end{bmatrix} \quad \text{y} \quad \mathbf{R} = \mathbf{R}_0 \otimes \mathbf{I}$$

La estimación de los parámetros genéticos se realizó mediante el programa VCE 4.2.5 y el método REML de los gradientes analíticos (Neumaier y Groeneveld, 1998), en un Pentium II 400 con 256 Mb de memoria RAM y sistema operativo GNU/Linux, con un tiempo de computación de unas 4 horas.

4.3.2.3 *Resultados y discusión*

4.3.2.3.1 Efectos ambientales

4.3.2.3.1.1 *Modelo que incluye corrección según PEDC*

Todos los efectos incluidos en el modelo fueron estadísticamente significativos ( $p < 0,001$ ) a excepción del efecto de PEDC para el carácter posición y tamaño de pezón ( $p > 0,05$ ). Sin embargo, se siguió considerando este efecto para todos los caracteres por simplicidad en el cálculo. El coeficiente  $R^2$  fue de 0,39 0,42 0,12 y 0,13 para los caracteres de profundidad, inserción, posición y tamaño de pezón, respectivamente.

4.3.2.3.1.1.1 Rebaño-año

Al analizar las estimas obtenidas para este efecto no se ha conseguido encontrar una relación entre este efecto y el historial de los rebaños, el criterio de desvieje que han seguido, el tipo de máquina de ordeño u otros aspectos de manejo que podrían haber condicionado la morfología mamaria. Así, se considera que este efecto incluye básicamente un componente en cierta manera subjetivo similar al efecto “ronda de calificación” que se utiliza en las caracterizaciones de tipo del vacuno lechero; y también reflejaría las preferencias de cada ganadero en cuanto a morfología. Una medida de la importancia de este efecto puede ser la máxima diferencia entre diferentes niveles del efecto rebaño-año. Esta se muestra en la Tabla 4-21.

**Tabla 4-21.** *Diferencia máxima ( $\pm$  error estándar) entre estimas del efecto Rebaño-año, cuando se incluyó la covariable PEDC en el modelo de análisis.*

|                     |                |
|---------------------|----------------|
| Profundidad de ubre | 1,1 $\pm$ 0,13 |
| Inserción de ubre   | 1,1 $\pm$ 0,13 |
| Posición de pezón   | 1,7 $\pm$ 0,24 |
| Tamaño de pezón     | 1,8 $\pm$ 0,17 |

4.3.2.3.1.1.2 Edad-número de parto

Las medias mínimo-cuadráticas obtenidas mediante el procedimiento GLM del SAS (SAS, 1987) se presentan en la Tabla 4-22. Profundidad de ubre y, más ligeramente, tamaño de pezón aumentaron con la edad y el número de parto; en cambio, inserción de ubre y posición de pezón no se vieron claramente afectados. Excepto para la profundidad de ubre, los efectos observados fueron pequeños. Los resultados del análisis del número de parto no son uniformes para las diferentes razas lecheras. En la raza Churra (De la Fuente *et al.*, 1996a) mientras que profundidad aumentó con el número de parto, la inserción y la posición de pezón disminuyeron, mientras que el tamaño de pezón no mostró una tendencia uniforme. Para la raza Chios, se encontraron (Mavrogenis *et al.*, 1988) efectos similares del efecto número de parto en los caracteres profundidad y circunferencia de ubre (que en su experiencia fueron medidos objetivamente). Circunferencia de ubre creció del primer al segundo parto para luego detenerse, y profundidad de ubre creció hasta el cuarto parto.

**Tabla 4-22.** Efecto (medias mínimo-cuadráticas\*) del factor combinado edad-número de parto, cuando se incluyó la covariable PEDC en el modelo de análisis.

| Profundidad de ubre |      |      |      |        | Inserción de ubre |      |      |      |        |
|---------------------|------|------|------|--------|-------------------|------|------|------|--------|
| Parto               | Edad |      |      |        | Parto             | Edad |      |      |        |
|                     | 1    | 2    | ≥3   | ≥4     |                   | 1    | 2    | 3    | ≥4     |
| 1                   | 5,59 | 5,55 |      |        | 1                 | 4,61 | 5,18 |      |        |
| 2                   |      | 5,76 | 6,02 | 6,61** | 2                 |      | 4,79 | 5,11 | 4,90** |
| ≥4                  |      |      | 6,14 | 6,61** | 3                 |      |      | 4,87 | 4,90** |
| ≥4                  |      |      |      | 6,61** | ≥4                |      |      |      | 4,90** |

| Posición de pezón |      |      |      |        | Tamaño de pezón |      |      |      |        |
|-------------------|------|------|------|--------|-----------------|------|------|------|--------|
| Parto             | Edad |      |      |        | Parto           | Edad |      |      |        |
|                   | 1    | 2    | 3    | ≥4     |                 | 1    | 2    | 3    | ≥4     |
| 1                 | 3,89 | 4,52 |      |        | 1               | 4,22 | 4,46 |      |        |
| 2                 |      | 4,12 | 4,34 | 3,99** | 2               |      | 4,63 | 4,88 | 4,99** |
| 3                 |      |      | 3,95 | 3,99** | 3               |      |      | 4,77 | 4,99** |
| ≥4                |      |      |      | 3,99** | ≥4              |      |      |      | 4,99** |

\*El error estándar en las estimas fue siempre inferior a los siguientes valores: profundidad: 0,03; inserción: 0,03; posición: 0,05; tamaño: 0,04.

\*\*Estas celdas se agruparon en el modelo de cálculo en una sola clase edad-número de parto.

#### 4.3.2.3.1.1.3 Covariable PEDC

Los coeficientes de regresión de la covariable PEDC se presentan en la Tabla 4-23. Claramente, profundidad e inserción de ubre están fuertemente influidos por PEDC, lo cual concuerda con lo descrito en bibliografía (Labussière *et al.*, 1981; Labussière, 1988; Mavrogenis *et al.*, 1988; Arranz *et al.*, 1989; Seldas *et al.*, 1998; Marie *et al.*, 1998). En cambio, la influencia sobre los caracteres de pezón fue pequeña, coincidiendo con otros estudios (Labussière, 1988; Mavrogenis *et al.*, 1988; Marie *et al.*, 1998).

**Tabla 4-23.** Coeficientes de regresión ( $\pm$  error estándar, en puntos/litro) de los caracteres de ubre en la covariable PEDC respecto a los caracteres de morfología mamaria.

|                     |                  |
|---------------------|------------------|
| Profundidad de ubre | 1,12 $\pm$ 0,021 |
| Inserción de ubre   | 1,20 $\pm$ 0,024 |
| Posición de pezón   | 0,02 $\pm$ 0,024 |
| Tamaño de pezón     | 0,07 $\pm$ 0,017 |

#### 4.3.2.3.1.1.4 Mes de lactación

El efecto del estado de lactación se muestra en el Gráfico 4-6. A lo largo de la lactación aumenta la profundidad de ubre, mientras que disminuye la inserción; en cualquier caso, estos cambios son pequeños y no alcanzan el rango de 1 punto. Hay una tendencia a que el pezón suba, seguramente debida al cambio descrito en profundidad e inserción que indica un cambio global en la forma de la ubre. En cambio, el tamaño de pezón se mantiene estable a lo largo de la lactación. Estos resultados concuerdan con lo indicado para las razas Churra y Manchega (De la Fuente *et al.*, 1996a; Seldas *et al.*, 1998). En la raza Sarda no se han observado cambios tan claros según el estado de

lactación, a excepción de la posición de pezón, que tiende a ser más horizontal a medida que avanza la lactación (Carta *et al.*, 1998a; Casu *et al.*, 2000).

4.3.2.3.1.2 *Modelo que no incluye corrección según PEDC*

Todos los efectos incluidos fueron estadísticamente significativos ( $p < 0,001$ ) para todos los caracteres. El coeficiente  $R^2$  fue de 0,26 0,30 0,12 y 0,13 para los caracteres de profundidad, inserción, posición y tamaño de pezón, respectivamente. El cambio en  $R^2$  respecto al modelo que incluye PEDC, que fue despreciable para los caracteres de pezón, fue muy importante para los de profundidad e inserción, disminuyendo en ambos casos respecto al valor indicado en el apartado 4.3.2.3.1.1. (0,39 0,42 0,12 y 0,13 para cada carácter). Aunque el motivo de la inclusión de la covariable PEDC en el modelo fue una consideración *a priori* de su efecto biológico, este resultado reafirma la idea de que su introducción en el modelo lo hace más explicativo.

4.3.2.3.1.2.1 *Rebaño-año*

En la Tabla 4-24 se observa que las estimas del efecto rebaño-año aumentan en importancia para los caracteres profundidad e inserción de ubre respecto a la Tabla 4-21 (hay más diferencias). Esto reflejaría el hecho de que parte del efecto explicado por PEDC se estaría estimando por el grupo de comparación, al haber diferencias entre los niveles productivos de los rebaños.

**Tabla 4-24.** *Diferencia máxima ( $\pm$  error estándar) entre estimas del efecto Rebaño-campaña, cuando no se incluyó la covariable PEDC en el análisis.*

|                     |                |
|---------------------|----------------|
| Profundidad de ubre | 1,7 $\pm$ 0,14 |
| Inserción de ubre   | 1,6 $\pm$ 0,14 |
| Posición de pezón   | 1,7 $\pm$ 0,24 |
| Tamaño de pezón     | 1,8 $\pm$ 0,17 |

4.3.2.3.1.2.2 *Edad-número de parto*

Las medias mínimo-cuadráticas se presentan en la Tabla 4-25. Son muy parecidas a las estimadas incluyendo la covariable PEDC (Tabla 4-22). Si bien la mayoría de las estimas en ambas tablas son parecidas, se observa que las estimas para los caracteres profundidad e inserción cuando edad=1 y número de parto=1 son inferiores si no se introduce la covariable PEDC en el análisis. Esto probablemente se debe a que al ser animales muy jóvenes son menos productivos (109 l de media de lactación tipo frente a 155 del resto, mientras que PEDC toma unos valores medios de 0,92 y 0,99, respectivamente). Esto se ha podido reflejar en calificaciones inferiores, al tener la ubre menos llena de leche.

**Tabla 4-25.** Efecto (medias mínimo-cuadráticas\*) del factor combinado edad-número de parto, cuando no se incluyó la covariable PEDC en el análisis.

| Profundidad de ubre |      |      |      |        | Inserción de ubre |      |      |      |        |
|---------------------|------|------|------|--------|-------------------|------|------|------|--------|
| Parto               | Edad |      |      |        | Parto             | Edad |      |      |        |
|                     | 1    | 2    | 3    | ≥4     |                   | 1    | 2    | 3    | ≥4     |
| 1                   | 5,36 | 5,56 |      |        | 1                 | 4,36 | 5,19 |      |        |
| 2                   |      | 5,81 | 6,15 | 6,73** | 2                 |      | 4,86 | 5,26 | 5,03** |
| 3                   |      |      | 6,29 | 6,73** | 3                 |      |      | 5,02 | 5,03** |
| ≥4                  |      |      |      | 6,73** | ≥4                |      |      |      | 5,03** |

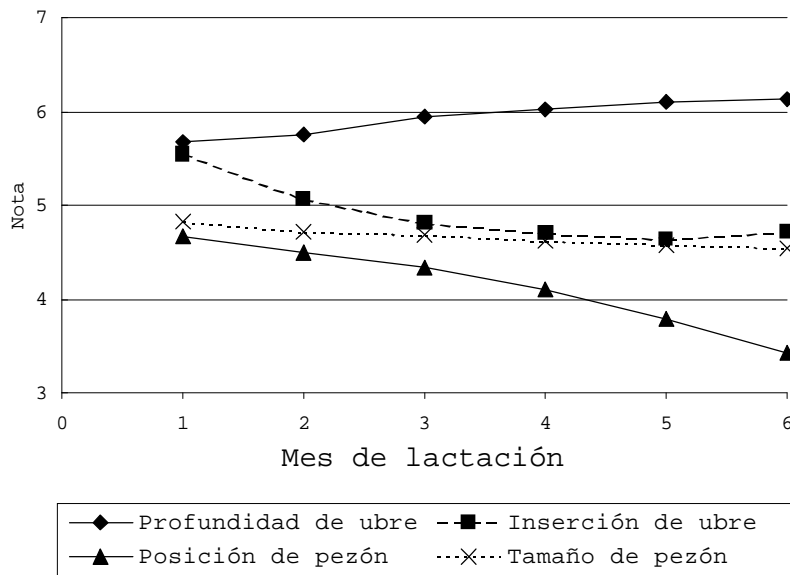
| Posición de pezón |      |      |      |        | Tamaño de pezón |      |      |      |        |
|-------------------|------|------|------|--------|-----------------|------|------|------|--------|
| Parto             | Edad |      |      |        | Parto           | Edad |      |      |        |
|                   | 1    | 2    | 3    | ≥4     |                 | 1    | 2    | 3    | ≥4     |
| 1                 | 3,88 | 4,52 |      |        | 1               | 4,21 | 4,46 |      |        |
| 2                 |      | 4,12 | 4,34 | 4,00** | 2               |      | 4,64 | 4,89 | 5,00** |
| 3                 |      |      | 3,95 | 4,00** | 3               |      |      | 4,77 | 5,00** |
| ≥4                |      |      |      | 4,00** | ≥4              |      |      |      | 5,00** |

\*El error estándar en las estimas fue siempre inferior a los siguientes valores: profundidad: 0,03; inserción: 0,04; posición: 0,05; tamaño: 0,04.

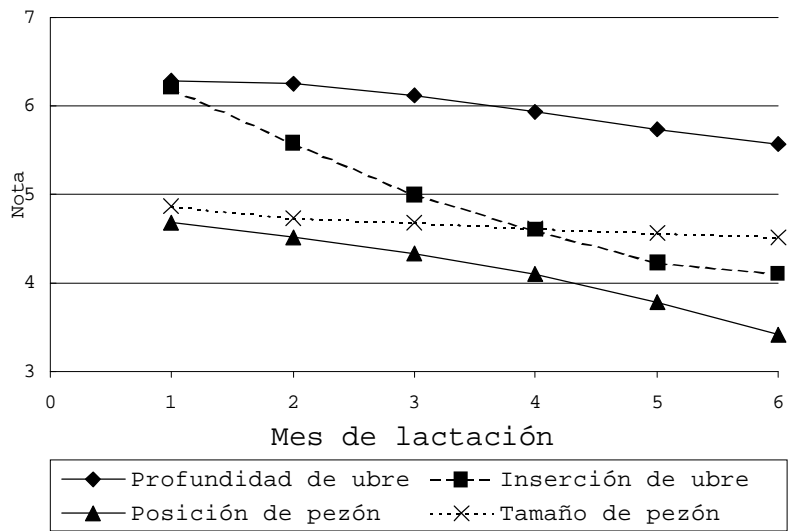
\*\*Estas celdas se agruparon en el modelo de cálculo en una sola clase edad-número de parto.

#### 4.3.2.3.1.2.3 Mes de lactación

El efecto del estado de lactación se muestra en el Gráfico 4-7. Comparando con el Gráfico 4-6, se observa que la exclusión de la covariable PEDC produce cambios notables en la estima del efecto del mes de lactación sobre inserción y sobre profundidad. Ahora el efecto sobre profundidad ha cambiado su sentido, pasando a ser profundidad decreciente a lo largo de la lactación; esto puede deberse a que, si bien por una parte los tejidos mamarios quedan más laxos, por otra la cantidad de leche producida experimenta un descenso que produce una disminución del tamaño de la ubre. En el caso de la inserción, el efecto del estado de lactación y el efecto de PEDC se acumulan y el efecto conjunto alcanza un rango de hasta dos puntos. Estos resultados concuerdan con lo indicado para las razas Churra y Manchega (De la Fuente *et al.*, 1996a; Seldas *et al.*, 1998). Sin embargo, no hay grandes cambios entre un análisis y otro cuanto a los caracteres de pezón; la razón es que el efecto de PEDC es tan pequeño para estos caracteres que no se llegan a apreciar diferencias.



**Gráfico 4-6.** Efecto (medias mínimo-cuadráticas\*) del mes de lactación en los caracteres de morfología mamaria, cuando se incluyó la covariable PEDC en el modelo de análisis.  
 \*El error estándar fue inferior a los siguientes valores: profundidad: 0,04; inserción: 0,05; posición: 0,07; tamaño: 0,06.



**Gráfico 4-7.** Efecto (medias mínimo-cuadráticas\*) del mes de lactación en los caracteres de morfología mamaria, cuando no se incluyó la covariable PEDC en el modelo.  
 \*El error estándar fue inferior a los siguientes valores: profundidad: 0,04; inserción: 0,05; posición: 0,07; tamaño: 0,06.



4.3.2.3.2 Parámetros genéticos

Ya se indicó previamente que para la estima de parámetros genéticos se incluyó la covariable PEDC en el modelo para los caracteres de morfología mamaria. Las estimas de las varianzas de los efectos aleatorios aditivo (a), permanente interlactación (bpe), permanente intralactación (wpe), y residual (e) se presentan en la Tabla 4-26. Asimismo, los ratios entre los diferentes caracteres para las respectivas matrices de covarianzas  $\mathbf{G}$ ,  $\mathbf{D}_{bpe}$ ,  $\mathbf{D}_{wpe}$  y  $\mathbf{R}_0$  se presentan de la Tabla 4-26 a la Tabla 4-33. En todos los casos, el error estándar que estimó el programa VCE para estos ratios fue inferior a 0,04.

Al igual que se comentó para la estima de los parámetros genéticos de calidad, es probable que exista un sesgo debido a selección para lactación tipo que haría obtener estimas ligeramente infravaloradas tanto de varianzas aditivas como de correlaciones genéticas con el carácter seleccionado (lactación tipo). Por otra parte es posible que dentro de los rebaños haya existido una selección de los animales para el desvieje por sus características de ubres, aunque se cree que ésta ha sido débil, y se cree que no ha sido diferente en estos rebaños respecto al conjunto de la raza. La alternativa de trabajar solamente con animales en primer parto no se ha utilizado debido al escaso número de animales que se obtendría en ese caso, y a que se perderían numerosas relaciones madre/hija que son de interés en la estima.

**Tabla 4-26.** *Estimas REML de los componentes de varianza de los caracteres de ubre (puntos<sup>2</sup>) y lactación tipo (litros<sup>2</sup>), para los efectos aditivo (a), permanente entre lactaciones (bpe), permanente intralactación (wpe) y residual (e).*

|                  | Lactación tipo | Profundidad de ubre | Inserción de ubre | Posición de pezón | Tamaño de pezón |
|------------------|----------------|---------------------|-------------------|-------------------|-----------------|
| $\sigma_a^2$     | 424            | 0,184               | 0,198             | 1,006             | 0,535           |
| $\sigma_{bpe}^2$ | 490            | 0,169               | 0,134             | 0,559             | 0,338           |
| $\sigma_{wpe}^2$ |                | 0,095               | 0,093             | 0,262             | 0,029           |
| $\sigma_e^2$     | 1032           | 0,348               | 0,531             | 0,704             | 0,608           |

Las estimas de los componentes de varianza de la Tabla 4-26 admiten varios comentarios. Para empezar, en cuanto a magnitud, la varianza aditiva estimada para el carácter lactación tipo es superior a la que se estima para el conjunto de la raza Latxa, que en las estimas univariadas del apartado 2.1 con todos los datos disponibles resultaron ser de 265 litros<sup>2</sup>, mientras que aquí son de 424 litros<sup>2</sup>. Al igual que se indicó en el apartado 4.3.1.3.1, posiblemente este hecho sea debido a un efecto de escala, ocasionado por el hecho de que los rebaños en los que fue realizada la calificación mamaria son rebaños de alta producción. De hecho, los coeficientes de variación de lactación tipo en ambos grupos de datos muy similares (36% y 38%).

En cuanto a los componentes de varianza para los caracteres de morfología mamaria, se observa que la varianza aditiva para posición y tamaño de pezón es superior a la estimada para profundidad e inserción de ubre. Esto indica que son más susceptibles de mejora por selección. No se encuentran en bibliografía otras estimas de componentes de varianza con el mismo sistema de calificación.

Las heredabilidades y correlaciones genéticas de los diferentes caracteres se observan en la Tabla 4-27. Los resultados concuerdan con los trabajos realizados anteriormente por Fernández (1995) y Fernández *et al.* (1997) dentro del mismo sistema de calificación en la raza Churra, y por Carta *et al.* (1998a) y Carta (2000), en la raza Sarda y Mavrogenis *et al.* (1988) en la raza Chios en otros sistemas de medición de ubres.

**Tabla 4-27.** *Estimas REML de las correlaciones genéticas entre caracteres. En la diagonal y en negrita, heredabilidades de los caracteres.*

|                     | Lactación tipo | Profundidad de ubre | Inserción de ubre | Posición de pezón | Tamaño de pezón |
|---------------------|----------------|---------------------|-------------------|-------------------|-----------------|
| Lactación tipo      | <b>0,223</b>   | 0,568               | 0,074             | -0,386            | -0,113          |
| Profundidad de ubre |                | <b>0,228</b>        | -0,435            | -0,334            | 0,007           |
| Inserción de ubre   |                |                     | <b>0,199</b>      | 0,294             | 0,142           |
| Posición de pezón   |                |                     |                   | <b>0,401</b>      | 0,377           |
| Tamaño de pezón     |                |                     |                   |                   | <b>0,357</b>    |

Las heredabilidades encontradas fueron medias para los caracteres de inserción y profundidad de ubre, y medias-altas para los caracteres de posición y tamaño de pezón. En relación a las estimas realizadas para otras razas europeas (Tabla 4-28), se observa que son parecidas en todas ellas, aunque existe una variabilidad derivada del hecho de que los sistemas de calificación no son exactamente iguales.

**Tabla 4-28.** *Heredabilidades de los caracteres de morfología mamaria estimadas en otras razas europeas.*

| Raza                  | Profundidad de ubre | Inserción de ubre | Posición de pezón | Tamaño de pezón | Surco intermamario |
|-----------------------|---------------------|-------------------|-------------------|-----------------|--------------------|
| Churra <sup>1</sup>   | 0,16                | 0,17              | 0,24              | 0,18            |                    |
| Manchega <sup>2</sup> | 0,19                | 0,06              | 0,20              | 0,10            |                    |
| Lacaune <sup>3</sup>  | 0,32                |                   | 0,49              |                 | 0,55               |
| Sarda <sup>4</sup>    | 0,26                | 0,27              | 0,37              |                 | 0,20               |

<sup>1</sup>(Fernández *et al.*, 1997) <sup>2</sup>(Serrano *et al.*, 2001) <sup>3</sup>(Marie-Etancelin *et al.*, 2001) <sup>4</sup>(Carta *et al.*, 2001)

**Tabla 4-29.** *Correlaciones de los caracteres de morfología mamaria con el carácter cantidad de leche estimadas en otras razas europeas.*

| Raza                  | Profundidad de ubre | Inserción de ubre | Posición de pezón | Tamaño de pezón | Surco intermamario |
|-----------------------|---------------------|-------------------|-------------------|-----------------|--------------------|
| Churra <sup>1</sup>   | 0,82                | -0,02             | -0,34             | -0,16           |                    |
| Manchega <sup>2</sup> | 0,64                | 0,14              | 0,01              | -0,05           |                    |
| Lacaune <sup>3</sup>  | 0,38                |                   | -0,16             |                 | -0,07              |
| Sarda <sup>4</sup>    | 0,46                | -0,09             | -0,14             |                 | -0,01              |

<sup>1</sup>(Fernández, 1995) <sup>2</sup>(Serrano *et al.*, 2001) <sup>3</sup>(Marie-Etancelin *et al.*, 2001) <sup>4</sup>(Carta *et al.*, 2001)

En relación a sistemas de medición exacta de las ubres, en la raza Chios se obtuvieron (Mavrogenis *et al.*, 1988) heredabilidades más altas para los caracteres de profundidad de ubre (0,50) perímetro de ubre (0,54) y tamaño de pezón (0,64-0,83). En la raza Polish Lowland, Charon (1987) estimó heredabilidades de 0,43 y 0,28 para profundidad y perímetro de ubre y 0,6 para posición y tamaño de pezón. Sin embargo, en ambas experiencias, los datos fueron obtenidos mediante instrumentos de medida granjas experimentales, y por ello es verosímil considerar que las mayores heredabilidades reflejen una mayor precisión en las mediciones.

Un análisis detallado de las correlaciones genéticas entre caracteres hace destacar los siguientes puntos:

- ◆ La correlación genética negativa entre profundidad e inserción de ubre es indicativa del fenómeno que ya se citó de las “ubres en bolsa”, ubres caídas que tienden a estrangular su inserción.
- ◆ La correlación de posición de pezón es negativa con profundidad y positiva con inserción, lo que también es indicativo del fenómeno ya citado.
- ◆ La correlación positiva entre posición y tamaño de pezón se podría explicar por el hecho de que pezones más grandes pesan más y quedan más verticales.

En la raza Churra las correlaciones entre estos caracteres fueron en general similares (Fernández *et al.*, 1997), mientras que en la raza Manchega, la correlación entre profundidad e inserción fue positiva y débil (+0,13) (Serrano *et al.*, 2001). En la raza Sarda, la correlación entre profundidad e inserción fue positiva (Carta *et al.*, 2001), aunque los caracteres son ligeramente diferentes. En la raza Chios se indica (Mavrogenis *et al.*, 1988) una correlación de signo contrario (+0,75) entre profundidad de ubre y perímetro de la misma.

Otro apartado de interés en esta misma tabla es el análisis de correlaciones genéticas de lactación tipo con todos estos caracteres. Estas estimas indican cuál sería el efecto sobre los otros caracteres de seleccionar exclusivamente por lactación tipo. Las correlaciones son positivas con profundidad, nulas con inserción de ubre, y negativas con tamaño y verticalidad de pezón. Es decir: seleccionar exclusivamente por lactación tipo produciría por respuesta genética correlacionada ubres más grandes, no más insertadas y con pezones peor colocados y ligeramente más cortos. El hecho de que a nivel fenotípico la cantidad de leche que almacenan las ubres está positivamente correlacionado con su profundidad e inserción (o circunferencia) ha sido descrito en numerosas ocasiones, entre las que se pueden citar a modo de resumen a Labussière (1988). Aquí se ha procurado corregir este efecto mediante la covariable PEDC, procurando retener el carácter morfológico independientemente de la producción lechera. En la Tabla 4-29 se muestran las correlaciones con el carácter cantidad de leche para diferentes razas europeas. La mayoría de los resultados son similares a los aquí presentados, a excepción de la correlación tan alta que se encuentra en la raza Churra, entre profundidad y cantidad de leche. Cabría pensar que con una correlación tan alta entre lactación tipo y profundidad, la selección por lactación tipo hubiera conducido a ubres muy profundas. Sin embargo, esto no se ha descrito en razas como Lacaune con más de 30 años de selección.

**Tabla 4-30.** *Estimas REML de las correlaciones entre caracteres para el efecto permanente interlactación (bpe). En la diagonal y en negrita, cantidad de varianza explicada por este efecto aleatorio.*

|                     | Lactación tipo | Profundidad de ubre | Inserción de ubre | Posición de pezón | Tamaño de pezón |
|---------------------|----------------|---------------------|-------------------|-------------------|-----------------|
| Lactación tipo      | <b>0,249</b>   | 0,499               | -0,014            | -0,197            | -0,016          |
| Profundidad de ubre |                | <b>0,217</b>        | -0,266            | -0,521            | 0,062           |
| Inserción de ubre   |                |                     | <b>0,146</b>      | 0,502             | -0,214          |
| Posición de pezón   |                |                     |                   | <b>0,218</b>      | 0,459           |
| Tamaño de pezón     |                |                     |                   |                   | <b>0,222</b>    |

En cuanto al resto de las correlaciones entre los diferentes efectos aleatorios, se muestran de la Tabla 4-31 a la Tabla 4-33. Analizando el conjunto de correlaciones estimadas, el aspecto más destacable es que las correlaciones fenotípicas son bastante similares a las genéticas. Esto es positivo a la hora de elaborar un índice de selección, ya que será más robusto a fallos en su elaboración (Gibson, 1992).

**Tabla 4-31.** *Estimas REML de las correlaciones para el efecto permanente intralactación (wpe) entre caracteres. En la diagonal y en negrita, cantidad de varianza explicada por este efecto aleatorio.*

|                     | Profundidad de ubre | Inserción de ubre | Posición de pezón | Tamaño de pezón |
|---------------------|---------------------|-------------------|-------------------|-----------------|
| Profundidad de ubre | <b>0,121</b>        | -0,019            | -0,463            | -0,069          |
| Inserción de ubre   |                     | <b>0,099</b>      | 0,323             | -0,234          |
| Posición de pezón   |                     |                   | <b>0,104</b>      | 0,134           |
| Tamaño de pezón     |                     |                   |                   | <b>0,020</b>    |

**Tabla 4-32.** *Estimas REML de las correlaciones entre caracteres para el residuo. En la diagonal y en negrita, cantidad de varianza explicada por el mismo.*

|                        | Lactación<br>tipo | Profundidad<br>de ubre | Inserción<br>de ubre | Posición<br>de pezón | Tamaño<br>de pezón |
|------------------------|-------------------|------------------------|----------------------|----------------------|--------------------|
| Lactación<br>tipo      | <b>0,529</b>      | 0,184                  | 0,103                | -0,065               | -0,007             |
| Profundidad<br>de ubre |                   | <b>0,434</b>           | 0,260                | 0,072                | 0,127              |
| Inserción de<br>ubre   |                   |                        | <b>0,556</b>         | 0,148                | 0,126              |
| Posición de<br>pezón   |                   |                        |                      | <b>0,277</b>         | 0,248              |
| Tamaño de<br>pezón     |                   |                        |                      |                      | <b>0,402</b>       |

**Tabla 4-33.** *Estimas REML de las correlaciones fenotípicas corregidas entre caracteres.*

|                        | Profundidad<br>de ubre | Inserción<br>de ubre | Posición<br>de pezón | Tamaño<br>de pezón |
|------------------------|------------------------|----------------------|----------------------|--------------------|
| Lactación<br>tipo      | 0,332                  | 0,069                | -0,186               | -0,039             |
| Profundidad<br>de ubre |                        | -0,014               | -0,241               | 0,065              |
| Inserción de<br>ubre   |                        |                      | 0,263                | 0,049              |
| Posición de<br>pezón   |                        |                      |                      | 0,332              |

En la Tabla 4-34 se muestran las repetibilidades de los caracteres estudiados, tanto entre lactaciones sucesivas como dentro de la misma calificación. Los datos obtenidos indican que sería de interés, especialmente en el carácter inserción, obtener dos calificaciones para valorar más correctamente las hembras en producción. Dichas repetibilidades son muy similares a las descritas en caracteres de tipo en vacuno lechero por Meyer *et al.* (1987) y Gengler *et al.* (1997) que oscilaron entre 0,34 y 0,53; y algo más bajas de las descritas por Fernández *et al.* (1997) en la raza Churra, donde oscilaron entre 0,48 y 0,64 o por Carta (2000) para la Sarda, donde oscilaron entre 0,7 y 0,9. También son similares a las estimadas por Luo *et al.* (1997) para caprino. Las repetibilidades dentro de la misma lactación son también muy parecidas a las descritas por Marie *et al.* (1998) para la raza Lacaune, que fueron de 0,66 para el ángulo de pezón y 0,59 para la profundidad.

**Tabla 4-34.** *Repetibilidades de los caracteres entre lactaciones sucesivas y dentro de la misma lactación.*

|                     | Entre lactaciones | Dentro de lactaciones |
|---------------------|-------------------|-----------------------|
| Lactación tipo      | 0,47              |                       |
| Profundidad de ubre | 0,45              | 0,57                  |
| Inserción de ubre   | 0,34              | 0,44                  |
| Posición de pezón   | 0,62              | 0,72                  |
| Tamaño de pezón     | 0,58              | 0,60                  |

#### 4.3.2.4 Conclusiones

- ❖ De acuerdo a las estimas de parámetros genéticos obtenidos, a largo plazo, y en un programa de selección exclusiva por cantidad de leche, por respuesta correlacionada se produciría un aumento en profundidad, un ligero aumento en la inserción de la ubre, un cambio en posición de pezón hacia la horizontalidad y una pequeña disminución del tamaño de los mismos.
- ❖ El efecto de Producción en el día de control debe ser considerado con precaución, ya que si bien parece fuertemente relacionado con la calificación de algunas variables, su introducción como factor de corrección tiene algunas implicaciones no deseadas, ya que esta covariable es parte del carácter por el que se selecciona.
- ❖ En el plano práctico, y dependiendo de su implementación en el esquema de mejora, para la mejora de los caracteres de morfología mamaria puede ser necesaria la medición repetida de los mismos en sucesivas lactaciones.

#### 4.3.3 Estimación conjunta para caracteres de producción y morfología mamaria

Aunque ya se han estimado los parámetros genéticos tanto de caracteres de producción y contenidos de leche, como de morfología mamaria, se ha considerado de interés la estimación de los parámetros genéticos considerando los nueve caracteres a la vez. Una de las aplicaciones de esta estimación será el cálculo de respuestas a selección cuando se consideren criterios de selección incluyendo caracteres de cantidad y contenidos de la leche y de morfología mamaria.

##### 4.3.3.1 Material y métodos

La estimación conjunta de parámetros genéticos para todos los caracteres considerados se realizó a partir de los datos conjuntos de las dos experiencias descritas, la de control lechero de caracteres de composición descrita en el apartado 4.3.1.1 (26 rebaños) y la de control de morfología (18 rebaños) descrita en el apartado 4.3.2.1. Los rebaños comunes a ambas experiencias son 14. Además los datos de calidad se midieron en las campañas 1999-2000 y 2000-2001, mientras que los de ubres se midieron de 1996-1997 a 1998-1999 y en la campaña 2000-2001. Por tanto, dentro de estos datos se encuentran 2.642 animales a los que se ha medido exclusivamente caracteres de composición, 2.662 animales a los que se ha medido exclusivamente caracteres de morfología, y 3.348 animales a los que se ha medido ambos. De estos últimos, hay algunos que han sido medidos para todos los caracteres a la vez en la campaña 2000-2001 (2.922,

pertenecientes a 13 rebaños), pero hay otros animales que han tenido las mediciones de ubres en una campaña y las de calidad en otra (426).

Aunque la inclusión de todos estos datos sería lo más adecuado para una estima correcta de parámetros genéticos, se reveló como computacionalmente inviable, ya que fue imposible almacenar las ecuaciones del modelo mixto en memoria. Por tanto, se optó por incluir exclusivamente aquellos animales a los que se hubiera medido simultáneamente, esto es, en la misma lactación (los 2.922 citados). Además, también con el fin de disminuir los requerimientos computacionales, en el caso de que dichos animales hubieran sido calificados para morfología mamaria más de una vez a lo largo de la lactación, solamente se utilizó el primero de dichos datos.

Por tanto, el fichero de datos presentó las características que se describen de la Tabla 4-35 a la Tabla 4-37. Comparando con los datos anteriores, se puede observar en dichas tablas que:

- (a) La media del carácter lactación tipo es un 6% superior a las de los datos de partida, mientras que la desviación estándar es similar. Las medias de los contenidos en grasa y proteína son prácticamente iguales. Las medias de los caracteres de ubre son más bajas, a excepción de la profundidad. Esto último podría deberse a un ligero cambio en la percepción del calificador dentro de ese año.
- (b) El grado de conocimiento de genealogía es bueno. El número de machos ha disminuido ligeramente, mientras que el número de animales en datos se ha reducido a menos de la mitad. Por consiguiente, el número de hijas por macho se reduce. Asimismo, se reduce notablemente el número de relaciones madre e hija en datos. Por estas razones, la estima de parámetros será seguramente menos precisa.

**Tabla 4-35.** Principales características de los datos de la estima conjunta de parámetros genéticos para caracteres de producción y morfología mamaria.

|                                   | Media  | Desviación estándar |
|-----------------------------------|--------|---------------------|
| Lactación tipo (litros)           | 157,82 | 53,26               |
| Cantidad de materia grasa (kg)    | 8,62   | 3,11                |
| Cantidad de materia proteica (kg) | 7,98   | 2,66                |
| Porcentaje de grasa (%)           | 5,58   | 1,01                |
| Porcentaje de proteína (%)        | 5,16   | 0,39                |
| Profundidad de ubre               | 6,35   | 1,02                |
| Inserción de ubre                 | 4,44   | 1,12                |
| Posición de pezón                 | 3,71   | 1,67                |
| Tamaño de pezón                   | 4,32   | 1,25                |

**Tabla 4-36.** Descripción del fichero de datos de la estima conjunta de parámetros genéticos para caracteres de producción y morfología mamaria.

|   | Número |
|---|--------|
| Número de datos   | 2.922  |
| Animales en datos   | 2.922  |
| Animales en genealogía  | 7.445  |
| Machos de IA padres de hembras en datos                                 | 288    |
| Machos de referencia: machos con hijas en 2 o más grupos rebaño-año-mes | 184    |
| Número de hijas en datos por morueco                                    | 5,44   |
| Madres en datos con hija(s) en datos                                    | 386    |
| Número de grupos de contemporáneas rebaño-año                           | 13     |
| Número de grupos de contemporáneas rebaño-año-mes                       | 69     |

**Tabla 4-37.** Distribución de los datos de la estima conjunta de parámetros genéticos para caracteres de producción y morfología mamaria, según el grado de conocimiento de genealogía del animal.

| Tipo de genealogía                | Animales |
|-----------------------------------|----------|
| Padre y madre desconocidos        | 9%       |
| Padre desconocido, madre conocida | 37%      |
| Padre y madre conocidos           | 54%      |

Por último, los modelos utilizados en la estima fueron los mismos que se indican en los apartados 4.3.1.2 y 4.3.2.2, salvo que en este análisis, al no haber medidas repetidas sólo se tiene en cuenta el efecto aditivo y no el efecto permanente.

#### 4.3.3.2 Resultados

El programa VCE no fue capaz de estimar el error estándar de los resultados, si bien con diferentes análisis incluyendo menos caracteres el error estándar estimado para heredabilidades y correlaciones genéticas fue siempre menor de 0,10.

En la Tabla 4-38 se presentan los componentes de varianza estimados para cada carácter. Son muy similares a las estimadas para los distintos análisis previos (Tabla 4-8 y Tabla 4-26). En la Tabla 4-39 se presentan las heredabilidades y correlaciones genéticas, que se pueden comparar con las estimadas anteriormente (Tabla 4-9 y Tabla 4-27, que para una mayor comodidad se presentan de nuevo en la Tabla 4-40). Hay algunos cambios en la estima de algunas correlaciones:

- (a) En los caracteres de ubre, aumenta la magnitud de la estima de algunas correlaciones, principalmente de profundidad e inserción con el resto.
- (b) En los caracteres de composición se producen más cambios. Las correlaciones de cantidad de leche y cantidad de proteína con contenidos aumentan en valor absoluto.

Estos resultados son en cierto modo contrarios a lo que cabría esperar (Robertson, 1977; Meyer y Thompson, 1984; Villanueva y Kennedy, 1990), ya que en estas estimas se utiliza proporcionalmente más información vía macho y menos vía madre-hija que en las estimas anteriores. Por tanto, al estar los machos seleccionados, era de esperar que las correlaciones entre caracteres estuvieran infraestimadas. No obstante, dado que tanto



heredabilidades como intensidades de selección tienen intensidades moderadas, la infraestima hubiera sido ligera. Posiblemente, el hecho de haber utilizado sólo una parte de los datos puede haber dado lugar a estos cambios en las estimas son debido simplemente a un error asociado a muestreo en los datos. Es de esperar que a medida que se recojan en sucesivas campañas más datos de morfología mamaria y contenidos en leche, y que dichos datos sean recogidos en los mismos animales, sea posible obtener estimas más precisas.

Por otra parte se puede observar que las correlaciones entre los caracteres de cantidad de grasa y proteína y lactación tipo con los de ubre son similares, lo que era de esperar dada la alta correlación que existe entre los primeros. Por otra parte, las correlaciones de contenidos en leche con los caracteres de ubre son bastante bajas.

Por último, las correlaciones residuales (Tabla 4-41) son asimismo bastante similares a las que se estimaron previamente.

**Tabla 4-38.** *Estimas REML de los componentes de varianza de lactación tipo, caracteres de ubre y caracteres de composición para los efectos aditivo (a) y residual (e).*

|              | ltipo*  | CMG  | CMP  | PG    | PP    | pro   | ins   | pos   | tam   |
|--------------|---------|------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| $\sigma_a^2$ | 436,14  | 1,14 | 0,85 | 0,161 | 0,058 | 0,190 | 0,145 | 1,115 | 0,587 |
| $\sigma_e^2$ | 1610,78 | 6,03 | 3,93 | 0,706 | 0,065 | 0,473 | 0,655 | 1,566 | 0,841 |

\*ltipo: lactación tipo; CMG: cantidad grasa; CMP: cantidad de proteína; PG: porcentaje de grasa; PP: porcentaje de proteína; pro: profundidad de ubre; ins: inserción de ubre; pos: posición de pezón; tam: tamaño de pezón.

**Tabla 4-39.** *Estimas REML de las correlaciones genéticas entre lactación tipo, caracteres de ubre y caracteres de composición. En la diagonal y en negrita, heredabilidades de los mismos.*

|        | ltipo*       | CMG          | CMP          | PG           | PP           | pro          | ins          | pos          | tam          |
|--------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| ltipo* | <b>0,213</b> | 0,839        | 0,945        | -0,372       | -0,556       | 0,451        | 0,022        | -0,378       | 0,095        |
| CMG    |              | <b>0,159</b> | 0,849        | 0,190        | -0,356       | 0,446        | -0,011       | -0,508       | -0,004       |
| CMP    |              |              | <b>0,178</b> | -0,239       | -0,255       | 0,415        | 0,021        | -0,387       | 0,137        |
| PG     |              |              |              | <b>0,186</b> | 0,443        | -0,085       | -0,024       | -0,191       | -0,164       |
| PP     |              |              |              |              | <b>0,471</b> | -0,271       | -0,027       | 0,139        | 0,087        |
| pro    |              |              |              |              |              | <b>0,287</b> | -0,648       | -0,396       | 0,104        |
| ins    |              |              |              |              |              |              | <b>0,181</b> | 0,349        | 0,303        |
| pos    |              |              |              |              |              |              |              | <b>0,423</b> | 0,265        |
| tam    |              |              |              |              |              |              |              |              | <b>0,411</b> |

\*Ver Tabla 4-38

**Tabla 4-40.** *Estimas REML, estimadas en los apartados anteriores, de las correlaciones genéticas entre lactación tipo, caracteres de ubre y caracteres de composición. En la diagonal y en negrita, heredabilidades de los mismos.*

|        | ltipo*   | CMG          | CMP          | PG           | PP           | pro             | ins          | pos          | tam          |
|--------|--|--------------|--------------|--------------|--------------|-----------------|--------------|--------------|--------------|
| ltipo* | <b>0,223<sup>a</sup></b><br><b>0,187<sup>b</sup></b> | 0,858        | 0,933        | -0,272       | -0,350       | 0,568           | 0,074        | -0,386       | -0,113       |
| CMG    |  | <b>0,174</b> | 0,891        | 0,251        | -0,099       | NO SE ESTIMARON |              |              |              |
| CMP    |  |              | <b>0,181</b> | -0,057       | 0,009        |                 |              |              |              |
| PG     |  |              |              | <b>0,174</b> | 0,564        |                 |              |              |              |
| PP     |  |              |              |              | <b>0,467</b> |                 |              |              |              |
| pro    |  |              |              |              |              | <b>0,228</b>    | -0,435       | -0,334       | 0,007        |
| ins    |  |              |              |              |              |                 | <b>0,199</b> | 0,294        | 0,142        |
| pos    |  |              |              |              |              |                 |              | <b>0,401</b> | 0,377        |
| tam    |  |              |              |              |              |                 |              |              | <b>0,357</b> |

\*Ver Tabla 4-38; <sup>a</sup>estimado con los caracteres de ubre; <sup>b</sup>estimado con los caracteres de calidad

**Tabla 4-41.** *Estimas REML de las correlaciones residuales entre lactación tipo, caracteres de ubre y caracteres de composición.*

|        | ltipo | pro   | ins   | pos    | tam    | CMG    | CMP    | PG     | PP     |
|--------|-------|-------|-------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| ltipo* |       | 0,265 | 0,022 | -0,101 | -0,086 | 0,815  | 0,976  | -0,158 | -0,173 |
| pro    |       |       | 0,002 | -0,244 | 0,019  | 0,236  | 0,277  | -0,001 | 0,042  |
| ins    |       |       |       | 0,298  | -0,036 | -0,003 | 0,026  | -0,072 | -0,003 |
| pos    |       |       |       |        | 0,303  | -0,109 | -0,104 | -0,027 | -0,041 |
| tam    |       |       |       |        |        | -0,071 | -0,095 | 0,012  | -0,058 |
| CMG    |       |       |       |        |        |        | 0,802  | 0,402  | -0,105 |
| CMP    |       |       |       |        |        |        |        | -0,145 | 0,025  |
| PG     |       |       |       |        |        |        |        |        | 0,125  |
| PP     |       |       |       |        |        |        |        |        |        |

\*Ver Tabla 4-38

#### 4.3.3.3 Conclusiones

Los parámetros genéticos estimados para todos los caracteres en conjunto son bastante similares a aquellos que se estimaron por separado para caracteres de cantidad de leche y contenidos de la misma y para caracteres de morfología mamaria. No obstante, algunas estimas cambian, siendo el cambio más importante el aumento en el valor absoluto de la correlación entre contenidos de la leche y cantidad de la misma. Por otra parte, la información utilizada en la estima ha sido mucho menor. Se considera por tanto que esta

estima ha sido más imprecisa que las anteriores, y que es posible que ésta sea la causa de dichas diferencias.

#### 4.3.4 Conclusiones de la estima de parámetros genéticos

❖ Las estimas de parámetros genéticos indican que una selección exclusiva para lactación tipo produciría respuestas no deseadas en la composición de la leche y en la morfología de la ubre.

❖ Parece existir un problema de heterogeneidad de varianza entre rebaños ligada a un efecto de escala.

❖ La estima de parámetros genéticos conjunta para todos los caracteres considerado dio resultados ligeramente diferentes de las que se hicieron por separado. Es por ello deseable y necesario volver a estimar estos valores con una mayor cantidad de datos.

#### **4.4 Búsqueda de un criterio de selección para una selección conjunta de lactación tipo, contenidos y morfología mamaria.**

Para la formulación de un criterio global de selección, un procedimiento económicamente adecuado sería una estimación del vector de pesos económicos ( $\mathbf{v}$ ) de cada carácter del genotipo agregado  $H$ , para posteriormente ponderar los valores aditivos estimados de los individuos,  $\hat{\mathbf{a}}$ , en un criterio de selección de la forma  $\hat{H} = \mathbf{v}'\hat{\mathbf{a}}$ . Sin embargo, en el ovino de leche y específicamente en la raza Latxa, nos encontramos con los siguientes inconvenientes que también se indicaron en el apartado 4.1:

- Aunque existen fórmulas de pago que tienen en cuenta las cantidades y porcentajes de grasa y proteína, éstas no se aplican a todo el sector, ya que en numerosos casos (48% de la producción lechera) la transformación de la leche en queso se produce dentro de la explotación, de forma que el aumento en los ingresos se produce a través del incremento en cantidad de leche y el incremento en el rendimiento quesero, más difícil de cuantificar. Además, parte de las ventas lo son de leche cruda o cuajada, en las que sólo interesa el volumen de la misma.
- Asimismo, es necesario tener en cuenta que, además de no ser deseable un descenso en los contenidos de la leche a largo plazo, cambios en los porcentajes de grasa y proteína de la leche pueden producir un cambio en el ratio entre dichos caracteres, lo que debe ser tenido en cuenta ya que éste debe mantenerse por encima de un nivel.
- Por otra parte, la modelización o desarrollo de unas funciones de beneficio que tengan en cuenta los caracteres de morfología mamaria se encuentra con numerosos inconvenientes, especialmente la falta de investigaciones realizadas que indiquen su relación con caracteres económicos como la longevidad, la susceptibilidad a mamitis, la velocidad de ordeño y similares.

Además, aunque se dispone de una estima de componentes de varianza multicarácter que incluye todos los caracteres considerados, ésta consta de menos datos y menos relaciones genealógicas que aquellas que se han hecho por separado para los caracteres de calidad y cantidad de leche, por un lado, y de morfología mamaria y cantidad de leche, por otro. Por esta razón se piensa que es menos fiable a la hora de estimar respuestas a selección.

Por ello, se procederá mediante dos pasos. Primero, se elaborará un criterio de producción (lactación tipo y contenidos), en el que se considere únicamente los caracteres de lactación tipo y porcentajes y cantidades de grasa y proteína; y otro criterio de cantidad de leche y morfología en el que se tome en cuenta la lactación tipo y los caracteres de morfología mamaria: profundidad e inserción de ubre y verticalidad y tamaño de pezón. Posteriormente se combinarán ambos criterios en uno global. Esta aproximación presenta la ventaja adicional de que ambos criterios pueden ser utilizados por separado en el esquema de selección ya que aún no están generalizadas en Control Lechero ni la toma de muestras de leche individual ni la calificación morfológica.

Se van a calcular todos los criterios de selección para la población de Latxa Cara Negra, al ser aquella para la que se han estimado los parámetros genéticos.

##### **4.4.1 Criterio incluyendo lactación tipo y contenidos**

Para la elaboración del presente criterio, se van a utilizar las estimas REML de parámetros genéticos obtenidas en el epígrafe 4.3.1.3.1 y se procederá de la siguiente

manera: primero, se estimará la respuesta correlacionada a selección que sufrirán los caracteres de composición de acuerdo a los parámetros del esquema de selección de la población de Latxa Cara Negra descritos en el epígrafe 2.1.2.2; posteriormente, se van a estimar respuestas para diversos índices de selección para un plazo de 10 años vista.

#### 4.4.1.1 Definición del objetivo de selección

El objetivo de selección (esto es, el genotipo agregado  $H$ ) a formular debería aunar estos objetivos, no perfectamente compatibles entre sí:

- Mantener un ratio entre los contenidos en grasa y proteína similar al actual.
- Maximizar los ingresos obtenidos por la producción de leche para cada oveja. Como ya se ha mencionado con anterioridad, este concepto es difícil de concretar, ya que en unos casos, la leche se vende cruda a centrales elaboradoras de queso donde se paga por cantidades de grasa y proteína. En otros, es el propio ganadero el que hace queso y lo comercializa, no viéndose afectado por tanto por los pagos diferenciales según contenidos sino por el rendimiento quesero y la calidad del producto final. Por último, un porcentaje apreciable de la leche se vende para hacer cuajada, de tal forma que sus contenidos en grasa y proteína no tienen repercusión en los ingresos.
- La formulación del objetivo agregado y del criterio de selección debe ser sencilla, de tal manera que pueda ser entendido tanto por los ganaderos como por los técnicos.

De acuerdo a esto, el **objetivo de selección** podría definirse como sigue:

*“Maximizar la mejora para producción de leche restringiendo a un nivel considerado como aceptable los cambios en contenidos de grasa y proteína.”*

La definición de qué cambios se consideran aceptables se realizó de forma arbitraria conjuntamente con los responsables del esquema de selección. Se fijó el descenso aceptable en contenidos en torno a un 0,1% en 10 años tanto para el porcentaje de grasa como para el porcentaje de proteína. La formulación responde a las siguientes razones:

- ✓ No hay un criterio claro que se pueda utilizar para definir los ingresos en función de cantidad y composición de la leche.
- ✓ No existe un problema de falta de contenidos graso y proteico en la leche destinada a la producción de queso.
- ✓ La producción de leche es aún susceptible de una gran mejora y es muy atractiva intuitivamente para todo el sector implicado.

Además, se va a intentar definir algebraicamente el genotipo agregado  $H$  como una suma ponderada según un vector de pesos pseudo-económicos  $\mathbf{v}$ , de los valores genéticos aditivos  $\mathbf{a}$  de los caracteres cantidad de leche y contenidos en grasa y proteína, del tipo:

$$H = \text{leche} + k_1 \cdot \text{contenido en grasa} + k_2 \cdot \text{contenido en proteína}$$

En estudios preliminares se ha observado que el espacio de respuestas genéticas obtenibles con criterios incluyendo cantidades de grasa y proteína pueden ser logradas con este mismo criterio, que consideramos refleja mejor el objetivo de selección.

Para implementar los objetivos de selección para leche y riqueza en contenidos, en la raza Lacaune, sus técnicos procedieron de la siguiente manera (Barillet, 1985; Barillet y Roussely, 1986), en dos pasos:

- Primero definieron un criterio de selección “genérico” resultante de la suma ponderada de Materia Útil (CMU) y Tasa de Materia Útil (TMU), que relacionaron con la forma de pago de la leche. La materia útil la definieron como una suma ponderada de materias grasa y proteica, de tal manera que  $CMU=CMG+d \cdot CMP$  y  $TMU=PG+d \cdot PP$ . Definieron  $d$  como 1,85, que es el cociente que estimaron entre las desviaciones estándar genéticas de grasa y proteína. De esta manera, las evoluciones de las cantidades de grasa y proteína son paralelas.
- Posteriormente definen el criterio de selección  $I=k_1 \cdot CMU+k_2 \cdot TMU$ . La elección de los coeficientes  $k_1$  y  $k_2$  se realiza de una manera “económica” procurando maximizar los ingresos. Sin embargo, a pesar de que la selección más eficiente en ese sentido es aquella en la que se selecciona exclusivamente para materia útil, comprobaron que es necesario darle un cierto peso a la tasa de materia útil para evitar un descenso en la tasa de proteína.

Esta estrategia se ha utilizado desde entonces en la raza Lacaune (Barillet, 1997; Astruc y Barillet, 1998; Barillet *et al.*, 1998a) y ha permitido el frenado en el descenso en los contenidos de la leche, manteniendo el progreso en la cantidad de la misma. Hasta 1986 se trabajó exclusivamente en cantidad de leche; de 1987 a 1992 sobre Materia útil, y de 1992 en adelante añadió una ligera presión sobre el porcentaje de proteína, ya que a pesar de que el porcentaje de materia útil (grasa + proteína) se mantenía, el porcentaje de proteína descendía muy ligeramente. En cualquier caso, como los progresos genéticos son lentos, es perfectamente posible modificar ligeramente sobre la marcha los objetivos de selección sin que esto suponga ningún problema.

Para cuantificar de forma aproximada la repercusión económica del uso de los diferentes criterios de selección se va a utilizar uno de los diferentes baremos de pago que se utilizan en la actualidad en la CAPV y que son todos muy similares entre sí. El baremo utilizado fija el precio por litro de leche en función de los contenidos en grasa y proteína. En principio esto sería equivalente a pagar por cantidad de materia grasa más materia proteica, pero existen otros factores que influyen como la calidad higiénica de la misma. En la Tabla 4-42 se describe el baremo que se ha utilizado y que corresponde a una central lechera que recoge gran parte de la leche de oveja producida en la CAPV. Se puede apreciar que el pago por litro corresponde a 11,25 multiplicado por la suma de los porcentajes de grasa y proteína. Este es el principal componente del pago final y dentro de la Denominación de Origen de Queso Idiazabal este precio puede oscilar entre 11 y 11,25.

**Tabla 4-42.** *Un baremo real de pago por calidad de la leche de oveja.*

| Concepto  | Rango             | Pesetas/litro de leche |
|---|-------------------|------------------------|
| Pago por composición                                    |                   | 11,25·(PG+PP)*         |
| Prima por cantidad de leche<br>(litros) aportada al mes | 3000-5000         | +5                     |
|   | 5000-7000         | +7                     |
|   | >7000             | +11                    |
| Penalización por bacteriología<br>(bacterias/ml)        | <500.000          | 0                      |
|   | 500.000-1.000.000 | -6                     |
|   | >1.000.000        | -9                     |
| Prima por recuento celular<br>(células/ml)              | <400.000          | +3                     |
|   | 400.000-750.000   | 0                      |
|   | >750.000          | -2                     |

\*PG, PP: porcentajes de grasa y proteína en leche

#### 4.4.1.2 Material y métodos

Para el cálculo de respuestas genéticas, se utilizó la aproximación citada por Groen *et al.* (1997), Gibson (1992), y Groen y Van Arendonk (1995), salvo que en lugar de utilizar el método del flujo de genes se utilizó la fórmula de Rendel y Robertson que es asintóticamente equivalente para un esquema de selección en equilibrio. Para cada vía de selección se calculó el progreso genético como si se seleccionara en base a índices de selección. Se plantearon las mismas vías de selección que en el apartado 2.1.2, esto es, madre de macho, madre de hembra, padre de padre y padre de hembra. En esta última se distinguieron tres sub-vías en función de si los padres considerados son machos de monta natural, machos en testaje o machos testados. Según cada vía la fuente de información considerada para la estima del valor aditivo de los individuos fue, en el caso de las hembras, el fenotipo propio medido en 3 ocasiones, para los machos testados, un test de progenie sobre 20 hijas, y para los corderos un índice de pedigrí considerando ambas fuentes de información. El efecto de la disminución de la varianza aditiva al hacer una selección de los corderos en dos etapas (primero vía índice de pedigrí, y luego a través de un test de progenie) también se tuvo en cuenta.

Planteado un criterio de selección que sea un genotipo agregado H con unos pesos pseudo-económicos sobre los caracteres  $\mathbf{v}$ , se calculó para cada vía el vector de pesos del índice,  $\mathbf{b}$ , de acuerdo a la ecuación  $\mathbf{Pb} = \mathbf{Cv}$  citada en el apartado 4.2. Las matrices  $\mathbf{P}$  y  $\mathbf{C}$  se calcularon según las reglas que se presentan en el programa SIP (Wagenaar *et al.*, 1995). Posteriormente se calculó para cada vía de selección  $i$ -ésima el vector de respuestas genéticas a 10 años, como

$$\mathbf{R}_{gi} = 10 \cdot k \cdot i_i \cdot \frac{\mathbf{b}'\mathbf{C}}{\sqrt{\mathbf{b}'\mathbf{P}\mathbf{b}}}$$

Los componentes de covarianza utilizados en el cálculo de respuestas genéticas fueron los estimados en el apartado 4.3.1.3.1, de cálculo de parámetros genéticos para los caracteres de lactación tipo y cantidades y porcentajes de grasa y proteína. Aunque la varianza aditiva para el carácter lactación tipo que se ha obtenido en las estimas citadas es superior a aquella que se estimó para el conjunto de la raza, se ha utilizado por comodidad. Por tanto, ha sido necesario ajustar la respuesta obtenida mediante el parámetro  $k$ , de tal manera que el progreso genético equivalga al que se estimó en las valoraciones genéticas, que se muestra en la Tabla 2-13 (2,95 l/año en Latxa Cara Negra). El parámetro  $k$  resultó 0,93.

$i$  es la intensidad de selección en cada vía que se muestra en el apartado 2.1.2.1. Por último se sumaron las respuestas por cada vía, ponderadas en la vía padre-hembra según la proporción de descendientes. Todos los cálculos matriciales y los gráficos se realizaron mediante el programa Scilab (Scilab group, 2000).

Un problema asociado a la selección es la disminución de la varianza aditiva por efecto de la selección, dicha disminución se produce en las primeras generaciones de selección para luego estabilizarse, lo que se conoce como efecto Bulmer. Como consecuencia se produce un descenso en el progreso genético durante las primeras generaciones de selección. Para tener una aproximación del efecto que este fenómeno podría tener sobre la selección, se estimaron los cambios en la matriz de varianzas y covarianzas genéticas según las expresiones límites de dichos cambios que indican Villanueva y Kennedy (1990). Se utilizaron los parámetros estimados en el apartado 4.3.1.3.1 y se calculó el cambio asociado si se seleccionara para lactación tipo por fenotipo propio con una presión de selección de 0,1. Los cambios en la matriz asociada fueron ligeros: una disminución de la varianza aditiva del 13%, que corresponde a una disminución en la respuesta del 7%. Las cantidades de grasa y proteína y los contenidos de las mismas disminuyeron un 8% y 1%, respectivamente. Las correlaciones genéticas disminuyeron en torno al 5%. Una selección para un genotipo agregado incluyendo caracteres de lactación tipo y porcentajes de grasa y proteína disminuiría la varianza aditiva en todos estos caracteres, así como en los caracteres de cantidad de grasa y proteína, en la medida en que todos ellos estarán correlacionados con aquel carácter que realmente se selecciona (el estimador del genotipo agregado,  $\hat{H}$ ). Según citan los mismos autores, la correlación en la respuesta entre el carácter seleccionado y otro carácter no se ve afectada por selección. Así, debido a que los cambios esperados en la respuesta son pequeños y proporcionales para todos los caracteres, este aspecto no ha sido tenido en cuenta.

Por otra parte, cuando se hable de ingresos, se debe entender que se utiliza el baremo de pago reflejado anteriormente en la Tabla 4-42. Las medias actuales consideradas para los caracteres de lactación tipo y porcentajes de grasa y proteína se reflejan en la Tabla 4-4. Se consideró que las primas por cantidad de leche, recuento de células y bacteriología sumaban 0 pesetas/l y no eran modificadas a lo largo del proceso de selección. No se ha considerado ninguna función de costos, dada su complejidad, por esta razón se habla de ingresos y no de beneficio económico.



4.4.1.3 *Respuestas genéticas correlacionadas a selección para cantidad de leche*

El primer paso consiste en prever las respuestas genéticas que se van a dar en el futuro (a 10 años) si se continúa seleccionando exclusivamente para lactación tipo, ignorando los caracteres de composición. Esto se realiza fácilmente a través de las fórmulas ya citadas utilizando un vector **b** de pesos que sólo dé peso a lactación tipo, asumiendo que no se utiliza ninguna información sobre el resto de caracteres; o bien calculando de nuevo las matrices **P** y **C**, teniendo en cuenta que no se registrarían los caracteres de composición. La respuesta es:

- Lactación tipo: +29,66 litros
- Cantidad de materia grasa: +1,43 kg
- Cantidad de materia proteica: +1,34 kg
- Porcentaje de grasa: -0,17
- Porcentaje de proteína: -0,14

Se observa que a 10 años se produciría un descenso en los porcentajes de grasa y proteína que es de una magnitud suficiente como para ser tenido en cuenta. Por otra parte, el incremento en los ingresos por venta de leche, de acuerdo al sistema de pago antes presentado, sería de 3.029 pesetas por lactación en el año 10 respecto a un año 0.

4.4.1.4 *Respuestas genéticas para diferentes criterios de selección*

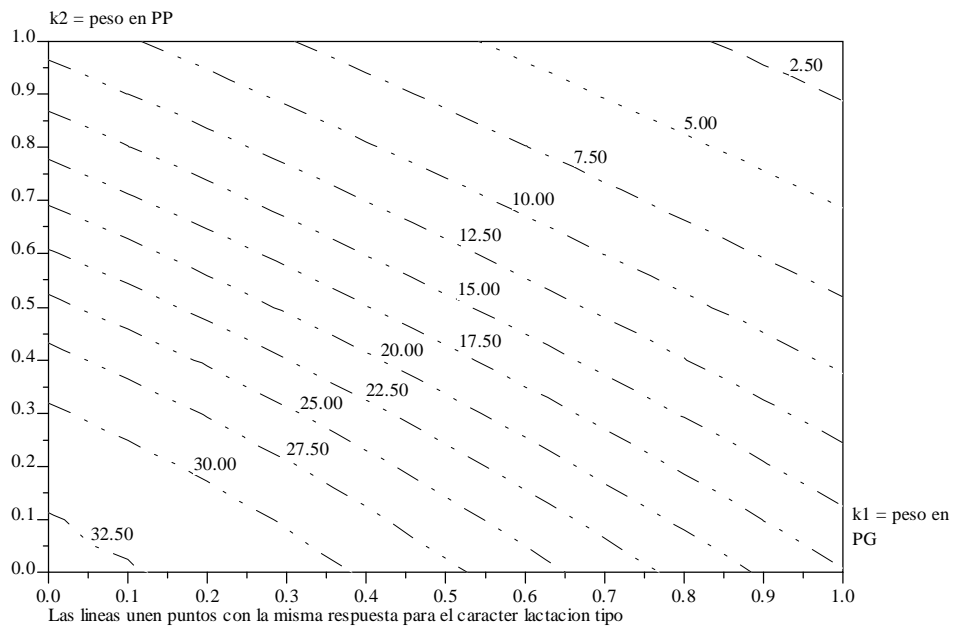
Como se ha descrito anteriormente, debido a consideraciones prácticas se va a buscar un criterio de selección que tome en cuenta los caracteres lactación tipo y porcentajes de grasa y proteína. Mediante este criterio, se pretende evitar un fuerte descenso en los porcentajes de grasa y proteína. Sin embargo, debido a las correlaciones negativas entre cantidad de leche y contenidos, cualquier criterio de selección que establezca un peso sobre estos últimos implicará un descenso en la respuesta para cantidad de leche. Por ello es necesario buscar un equilibrio.

Para una interpretación sencilla del criterio de selección, se van a presentar los coeficientes del mismo en unidades de desviación estándar genéticas. Así pues, el genotipo agregado a seleccionar es de la siguiente forma:

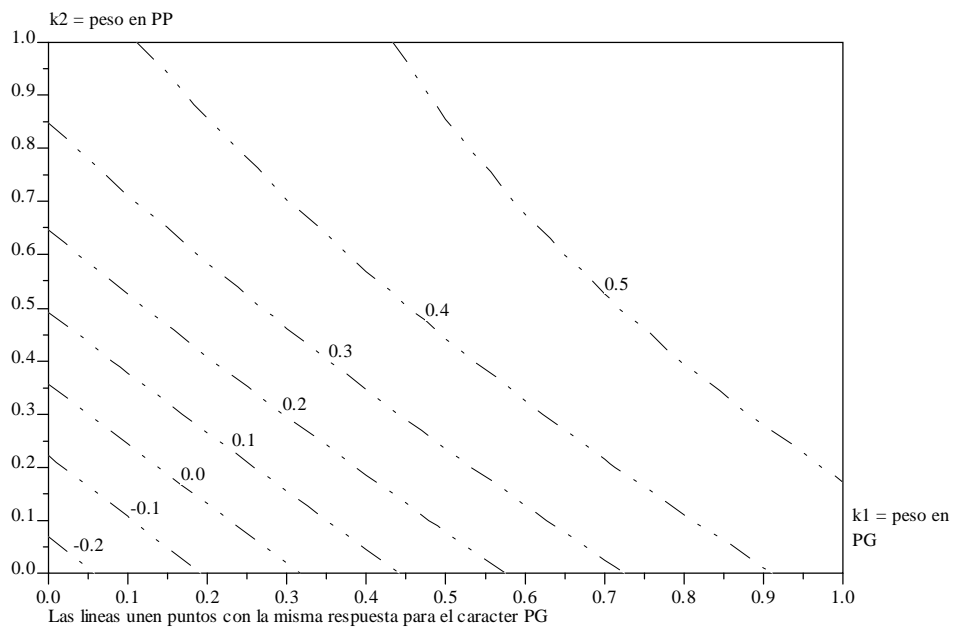
$$H = \frac{1}{\sigma_{a(\text{lactación tipo})}} \text{lactación tipo} + \frac{k_1}{\sigma_{a(PG)}} PG + \frac{k_2}{\sigma_{a(PP)}} PP$$

donde  $k_1$  y  $k_2$  van a ser valores que oscilen de forma arbitraria entre 0 y 1, y  $\sigma_{a(\text{lactación tipo})}$ ,  $\sigma_{a(PG)}$  y  $\sigma_{a(PP)}$  son las desviaciones estándar aditivas para los caracteres lactación tipo, porcentaje de grasa y porcentaje de proteína. De esta forma  $k_1$  y  $k_2$  están en una escala más intuitiva.

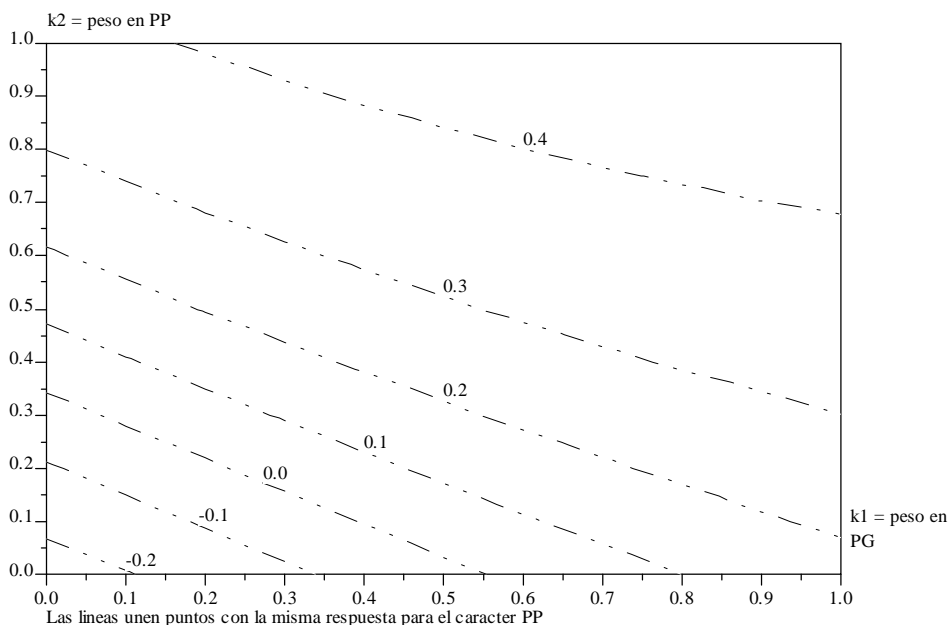
Para una búsqueda más fácil del punto óptimo, se han elaborado unos gráficos en los que se presentan, en forma de curvas de nivel, los progresos realizados a 10 años para cada carácter, para diferentes combinaciones de  $k_1$  y  $k_2$ , que se presentan del Gráfico 4-8 al Gráfico 4-11. También se presenta la evolución de los ingresos de acuerdo a la fórmula de pago antes explicada.



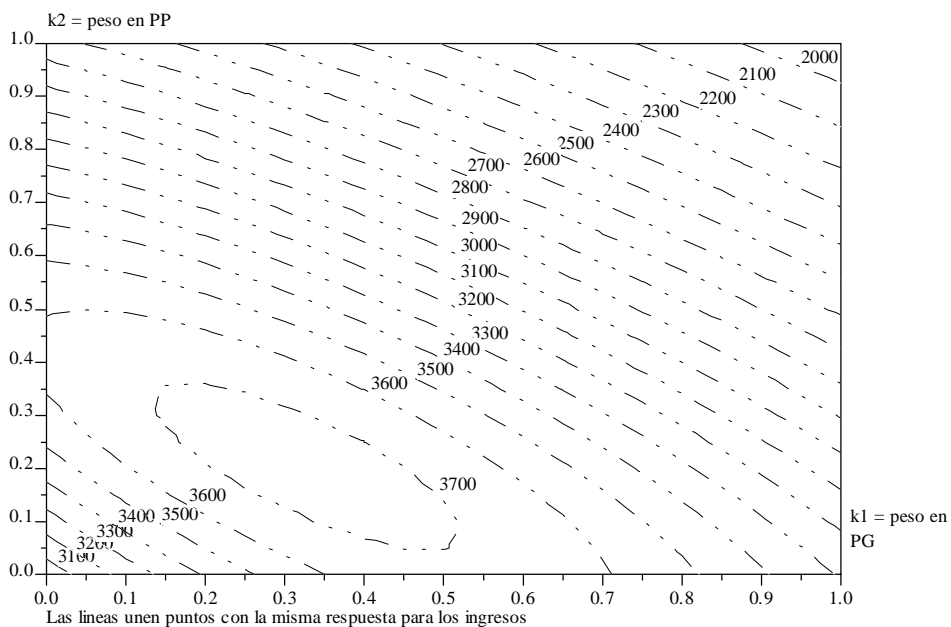
**Gráfico 4-8.** Descripción del progreso genético a 10 años del carácter lactación tipo, según un criterio de selección estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo,  $k_1$  para porcentaje de grasa (PG) y  $k_2$  para porcentaje de proteína (PP).



**Gráfico 4-9.** Descripción del progreso genético a 10 años del carácter porcentaje de grasa (PG), según un criterio de selección estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo,  $k_1$  para porcentaje de grasa (PG) y  $k_2$  para porcentaje de proteína (PP).



**Gráfico 4-10.** Descripción del progreso genético a 10 años del carácter porcentaje de proteína (PP), según un criterio de selección estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo,  $k_1$  para porcentaje de grasa (PG) y  $k_2$  para porcentaje de proteína (PP).



**Gráfico 4-11.** Descripción del progreso genético a 10 años para los ingresos por venta de leche, según un criterio de selección estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo,  $k_1$  para porcentaje de grasa (PG) y  $k_2$  para porcentaje de proteína (PP). El sistema de pagos considerado por venta de leche se ha expuesto en la Tabla 4-42.

En el Gráfico 4-11 se puede observar que si se da poco peso relativo a los porcentajes de grasa y proteína la pérdida estimada en ingresos es ligera, y además muy robusta a fallos en la ponderación en relación a la ganancia máxima que se puede obtener.

Arbitrariamente, y conjuntamente con los responsables del programa de mejora, se ha decidido elegir los pesos de tal manera que los cambios en los contenidos de grasa y proteína sean similares, siempre procurando obtener el óptimo económico. El **criterio de selección elegido** tiene unos pesos de 1 para lactación tipo, 0,15 para porcentaje de grasa y 0,3 para porcentaje de proteína. Es decir:

$$H = \frac{1}{\sigma_{a(\text{lactación tipo})}} \text{lactación tipo} + \frac{0,15}{\sigma_{a(PG)}} PG + \frac{0,30}{\sigma_{a(PP)}} PP$$

y aplicando este índice la respuesta sería de:

- Lactación tipo: +28,24 litros
- Cantidad de materia grasa: +1,69 kg
- Cantidad de materia proteica: +1,53 kg
- Porcentaje de grasa: +0,08%
- Porcentaje de proteína: +0,04%

Los cambios en los contenidos de grasa y proteína no son iguales, de tal forma que aumentaría más el contenido en grasa. Sin embargo se considera que los cambios no son importantes.

Por otra parte, el incremento en ingresos sería de 3.707 pesetas, que corresponde a un 122% de los teóricamente obtenidos seleccionando exclusivamente para lactación tipo a pesar de que la respuesta genética a lactación tipo se reduce al 95%. Ahora bien, a la hora de evaluar económicamente esta alternativa habría que tener en cuenta los costes adicionales que presenta el control lechero con toma de muestra.

Este vector de pesos en el índice correspondería a un vector de pesos “pseudoeconómicos” con los siguientes valores, suponiendo que el valor de 1 l de lactación tipo es de 122,5 pesetas, como corresponde a la media de los caracteres de porcentaje de grasa y proteína según el baremo de pago por calidad descrito:

$$\mathbf{v}'_{\text{pseudoeconómico}} = 122,5 \cdot \sigma_{a(\text{lactación tipo})} \cdot \left( \frac{1}{\sigma_{a(\text{lactación tipo})}} \quad \frac{0,15}{\sigma_{a(PG)}} \quad \frac{0,30}{\sigma_{a(PP)}} \right)$$

$$\mathbf{v}'_{\text{pseudoeconómico}} = (122,5 \quad 896,7 \quad 2784,2)$$

es decir, que este índice es equivalente a asignar unos pesos económicos de 122,5 pesetas por cada litro de leche, 896,7 pesetas por cada 1% de grasa y 2.784,2 pesetas por cada 1% de proteína.

Por último, y a título meramente indicativo, se ha querido calcular las respuestas genéticas según la aproximación clásica, calculando un vector  $\mathbf{v}$  de pesos económicos a partir de las derivadas parciales de la función de beneficios. En este caso se ha utilizado exclusivamente como tal la función de ingresos ya indicada, sin entrar en consideraciones de los problemas existentes asociados al ratio grasa/proteína ni de funciones de costes.

Aplicando derivadas parciales, aplicadas a las medias actuales, se obtiene un vector de pesos  $\mathbf{v}' = (122,5 \quad 1667 \quad 1667)$  a los caracteres lactación tipo, porcentaje de grasa y porcentaje de proteína. De acuerdo a este vector, las respuestas obtenidas son:

- Lactación tipo: +28,64 litros
- Cantidad de materia grasa: +1,74 kg
- Cantidad de materia proteica: +1,51 kg
- Porcentaje de grasa: +0,10
- Porcentaje de proteína: +0,01

Y la mejora en ingresos sería de 3.726 pesetas. Se obtendría una ligera ganancia en los ingresos, pero obteniendo respuestas diferentes para los contenidos de grasa y proteína.

#### 4.4.1.5 Utilización de criterios de selección que sólo incluyen cantidad de leche y contenido de proteína

Ya se describió que existen dificultades para el control lechero con toma de muestras. Estas dificultades son mayores para medir con precisión el contenido en grasa, por dos razones que ya se citaron en el apartado 4.1.1.2. Primero, la variabilidad genética de la grasa se mide mejor a la mañana que a la tarde (Barillet, 1985). Esto provoca que sea mejor un control tipo AC de mañana que uno AT. Por otra parte, es necesaria una buena agitación del volumen de leche en el medidor para recoger una muestra correcta (Arranz y Legarra, 2001). Esto puede originar que la toma de grasa sea incorrecta y que el control lechero en el rebaño se alargue.

Por estas razones, se puede concebir la utilización de un control lechero que solamente utilice el dato de contenido en proteína. Es posible incluir en el genotipo agregado caracteres que no se incluyen en el fenotipo visible (en este caso sería el contenido en grasa), a través de la teoría de índices de selección, o de valoraciones BLUP (Schneeberger *et al.*, 1992), si se conocen los parámetros genéticos del conjunto de caracteres. Para calcular las respuestas en criterios que solamente incluyan cantidad de leche y contenidos de grasa y proteína, se puede utilizar la misma metodología que en los apartados precedentes. Se modifican las matrices  $\mathbf{C}$  y  $\mathbf{P}$  de tal manera que  $\mathbf{P}$  es una matriz de dimensión 3x3 que incluye las correlaciones entre las mediciones de los caracteres de lactación tipo, contenido de proteína y porcentaje de proteína, y  $\mathbf{C}$  es una matriz de dimensión 3x5 que incluye las correlaciones entre las observaciones de los caracteres incluidos en el índice (lactación tipo, contenido de proteína y porcentaje de proteína) y los caracteres incluidos en el genotipo agregado (lactación tipo, contenidos de grasa y proteína y porcentajes de grasa y proteína).

A continuación se presentan, del Gráfico 4-12 al Gráfico 4-15, las respuestas a diferentes criterios de selección que seleccionen para genotipos agregados de la forma:

$$H = \frac{1}{\sigma_{a(\text{lactación tipo})}} \text{lactación tipo} + \frac{k_1}{\sigma_{a(PG)}} PG + \frac{k_2}{\sigma_{a(PP)}} PP.$$

De la observación de dichos gráficos se concluye que:

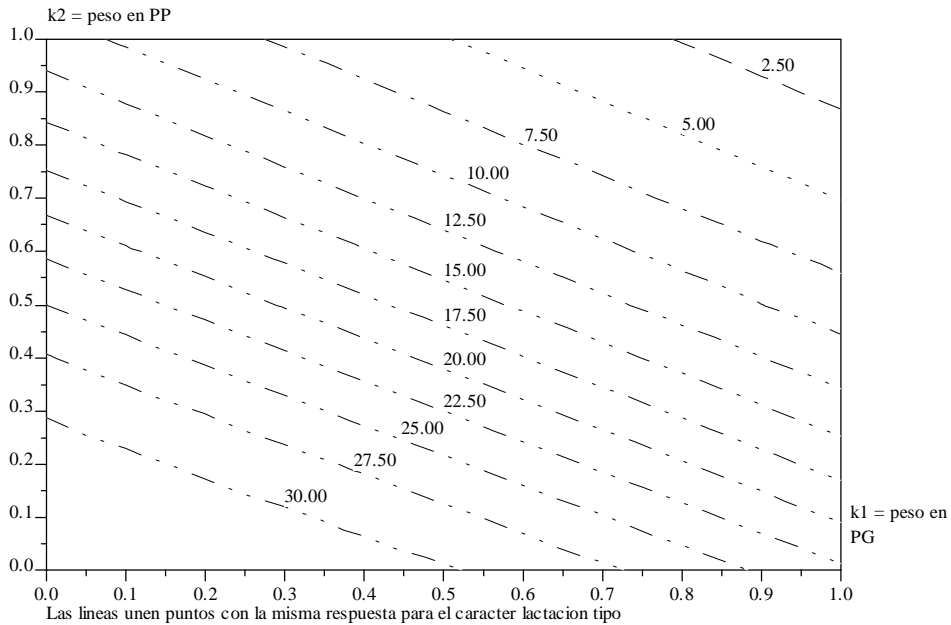
❖ Las ganancias obtenidas en cualquiera de los caracteres son ligeramente inferiores a aquellas obtenidos teniendo en cuenta los caracteres de grasa, y económicamente no es un procedimiento óptimo. Sin embargo la diferencia es pequeña y podría ser compensada por la mayor sencillez del control lechero.

❖ La evolución de los contenidos de la leche en grasa y proteína es sensiblemente paralela. Por tanto, no se produciría por selección un desequilibrio entre los contenidos de grasa y proteína de la leche, aun a pesar de medir en leche exclusivamente la proteína.

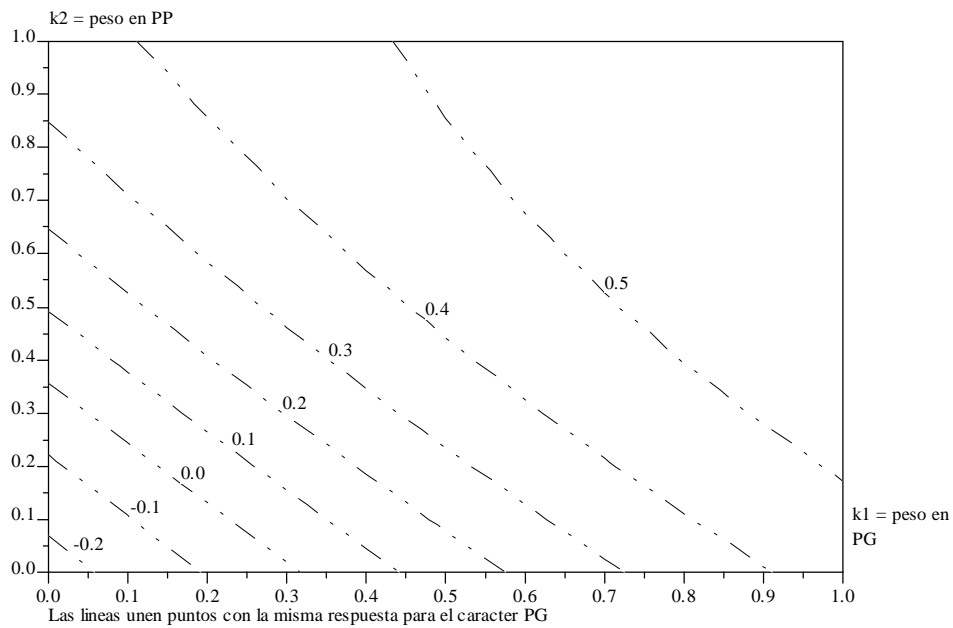
Para el vector de pesos del genotipo agregado que se eligió anteriormente, de la forma  $H = \frac{1}{\sigma_{a(\text{lactación tipo})}} \text{lactación tipo} + \frac{0,15}{\sigma_{a(PG)}} PG + \frac{0,30}{\sigma_{a(PP)}} PP$ , las respuestas genéticas obtenidas son:

- Lactación tipo: +28,04 litros
- Cantidad de materia grasa: +1,53 kg
- Cantidad de materia proteica: +1,50 kg
- Porcentaje de grasa: -0,01%
- Porcentaje de proteína: +0,03%

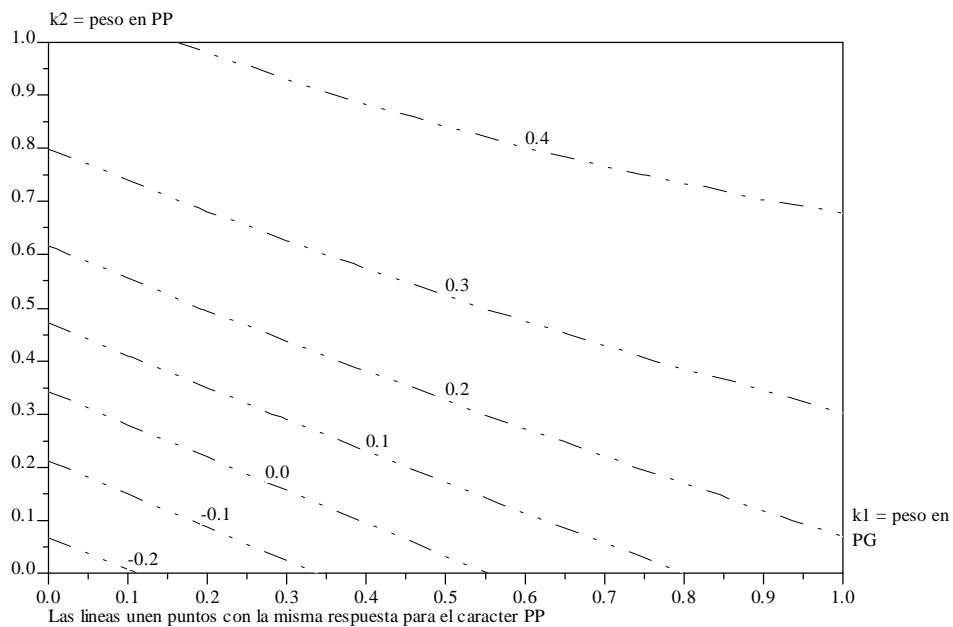
Y la ganancia en ingresos serían de 3.518 pesetas.



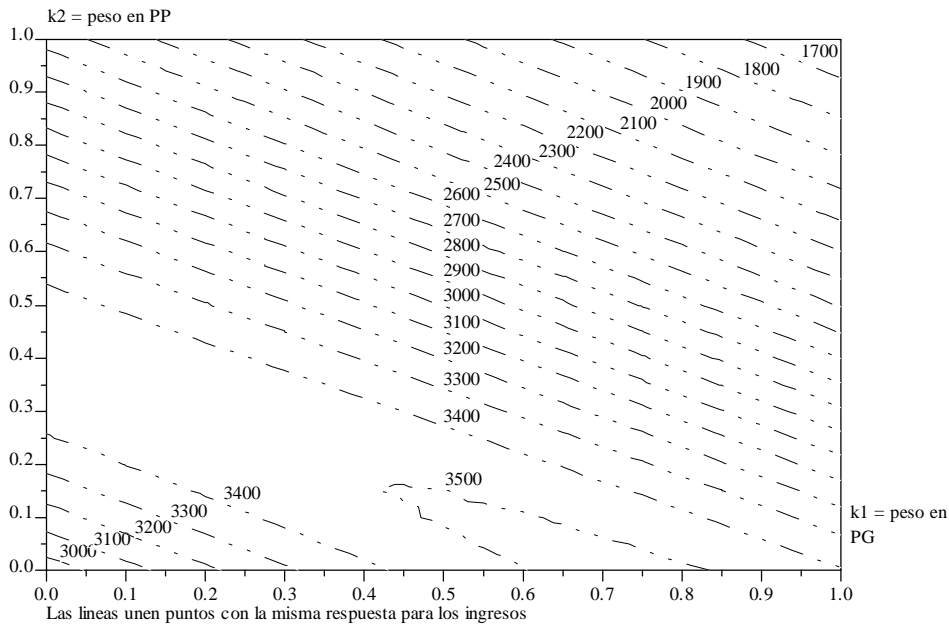
**Gráfico 4-12.** Descripción del progreso genético a 10 años del carácter lactación tipo, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo,  $k_1$  para porcentaje de grasa (PG) y  $k_2$  para porcentaje de proteína (PP), cuando no se conoce el contenido en grasa.



**Gráfico 4-13.** Descripción del progreso genético a 10 años del carácter porcentaje de grasa, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo,  $k_1$  para porcentaje de grasa (PG) y  $k_2$  para porcentaje de proteína (PP), cuando no se conoce el contenido en grasa.



**Gráfico 4-14** Descripción del progreso genético a 10 años del carácter porcentaje de proteína, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo,  $k_1$  para porcentaje de grasa (PG) y  $k_2$  para porcentaje de proteína (PP), cuando no se conoce el contenido en grasa.



**Gráfico 4-15.** Descripción del progreso genético a 10 años para los ingresos por venta de leche, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo,  $k_1$  para porcentaje de grasa (PG) y  $k_2$  para porcentaje de proteína (PP), cuando no se conoce el contenido en grasa.

#### 4.4.2 Criterio incluyendo lactación tipo y caracteres de morfología mamaria

##### 4.4.2.1 Definición del objetivo de selección

Como sucede para los caracteres de composición de la leche, para enfocar la formulación del criterio de selección para morfología mamaria y lactación tipo, se plantea el problema de que la aplicación de pesos económicos es complicada, debido a las siguientes razones:

- Como se ha mencionado en el apartado 4.1.2.1, la verdadera motivación para trabajar en caracteres de ubre no es la morfología mamaria en sí misma, sino la relación que pueda tener con otros caracteres que tienen interés económico como son cantidad de leche producida, facilidad de ordeño, resistencia a mamitis y longevidad funcional. Sin embargo, todavía se desconocen las relaciones exactas entre los caracteres de morfología mamaria y estos caracteres de interés.
- Es muy difícil evaluar la repercusión económica de los caracteres de interés, ya que facilidad de ordeño (tanto en tiempo como en sencillez), sanidad de ubre o longevidad, si bien tienen unas repercusiones económicas claras, éstas son difícilmente cuantificables.

Además, uno de los objetivos del esquema de selección es el apoyo a la calidad de vida del pastor, lo que redunda en un beneficio social y ecológico para el medio rural. Evidentemente, este concepto es muy difícil de valorar, pero indudablemente el carácter de facilidad de ordeño entra en el mismo.



A la hora definir el objetivo de selección, hay que tener claro que el carácter de principal interés económico y al cual deben enfocarse la mayor parte de los esfuerzos es lactación tipo (Gabiña *et al.*, 2000) y que el estado actual de la población para los caracteres de morfología mamaria (descrito en el apartado 4.3.2.1), no siendo malo, podría empeorarse por selección exclusiva para cantidad de leche.

Teniendo en cuenta esto, el **objetivo de selección** podría definirse así:

*“Mejorar ligeramente o en todo caso no empeorar la morfología mamaria de la población, de una forma compatible con priorizar la selección para lactación tipo.”*

De la misma manera que en el caso de la selección para cantidad y composición de leche, conjuntamente con los responsables del esquema se definió de forma arbitraria aquellos cambios que pueden ser considerados como aceptables, considerando un horizonte de 10 años. Parte de este trabajo se presentó por Legarra *et al.* (2001).

#### 4.4.2.2 Material y métodos

En el apartado 4.3.2.3.2 se presentaron los parámetros genéticos para los caracteres de morfología mamaria.

La metodología utilizada es la misma que la descrita en el apartado 4.4.1.2: se estima el progreso por cada vía de selección suponiendo que la selección dentro de cada vía se realiza por índices de selección. Se plantearon las mismas vías de selección que en el apartado 2.1.2, esto es, madre de macho, madre de hembra, padre de macho y padre de hembra. En esta última se distinguieron tres sub-vías en función de si los padres considerados son de monta natural, machos en testaje o machos testados. Según cada vía la fuente de información considerada para la estima del valor aditivo de los individuos fue, en el caso de las hembras, el fenotipo propio medido en 3 ocasiones, para los machos testados, un test de progenie sobre 20 hijas, y para los corderos, un índice de pedigrí de sus padres. En este caso, se fijó el parámetro *eficiencia* del esquema de selección como 0,76 , de tal manera que el progresos genético anual equivalga 2,95 l/año. La diferencia con los parámetros de eficiencia estimados en el apartado 2.1.2.2 y el que se utilizó en el 4.4.1.2 (1,01 y 0,93 respectivamente) se debe a la mayor varianza aditiva estimada para este carácter con este conjunto de datos. Al igual que antes, el efecto Bulmer se ignoró.

#### 4.4.2.3 Respuestas genéticas correlacionadas a selección para cantidad de leche

Como en el caso del índice combinado de lactación tipo y composición, primeramente se estimaron las respuestas genéticas para el caso en el que la selección fuese exclusiva para lactación tipo y no se introdujeran los caracteres de morfología mamaria en las valoraciones, y así poder conocer la evolución de los diferentes caracteres bajo la situación actual. Esto se realiza fácilmente mediante las fórmulas ya citadas utilizando un vector **b** de pesos que sólo dé peso a lactación tipo, asumiendo que no se utiliza ninguna información sobre el resto de caracteres; o bien calculando de nuevo las matrices **P** y **G**. En esta situación la respuesta es:

- Lactación tipo: +29,73 litros
- Profundidad de ubre: +0,35 puntos
- Inserción de ubre: +0,05 puntos
- Posición de pezón: -0,56 puntos
- Tamaño de pezón: -0,12 puntos

Por tanto, en 10 años se produciría un aumento en la profundidad de la ubre, no cambiaría la inserción, disminuiría la verticalidad del pezón y ligeramente el tamaño del mismo. Estas respuestas no son deseables, aunque es necesario recalcar que estas respuestas teóricas suponen que no hay selección para caracteres secundarios, cuando de hecho ya se ha indicado que en el esquema de selección se valora el fenotipo de la madre a la hora de seleccionar los corderos que van a ser sometidos a testaje, y en ese sentido se establece una ligera presión de selección, no cuantificable, en los caracteres de ubre.

#### 4.4.2.4 Respuestas genéticas para diferentes criterios de selección

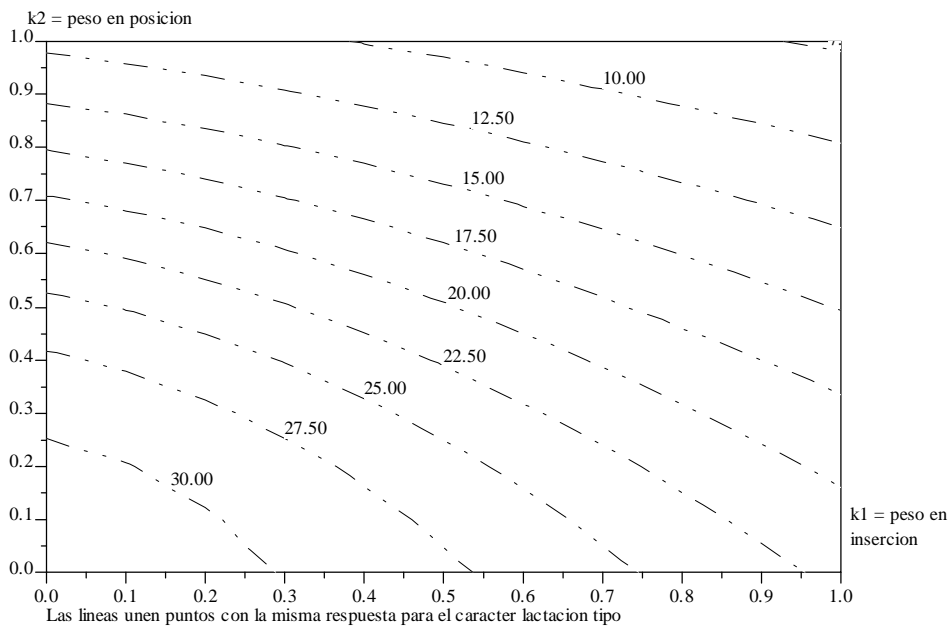
En cualquier caso, parece claro que es deseable elaborar un criterio compuesto que permita lograr el objetivo de selección deseado. Sin embargo no parece correcto trabajar simultáneamente con los cuatro caracteres de la ubre. Los caracteres más interesantes son claramente inserción de ubre y posición de pezón, ya que ambos están directamente relacionados con la facilidad de ordeño. No se ha considerado adecuado incluir los demás caracteres en el índice, ya que esto puede llevar a confusión y tanto más cuanto que no se conoce con claridad cuál es el óptimo de profundidad y que tamaño de pezón es un carácter de óptimo intermedio. Así, se asumió que en el genotipo agregado o, equivalentemente, en el vector de pesos pseudo-económicos  $\mathbf{v}$  sus pesos son nulos. Posición de pezón e inserción son caracteres en los que el óptimo está definido como el máximo en inserción, y cercano al máximo en posición (debido a que unos pezones totalmente verticales son malos para el amamantamiento, pero aún se está muy lejos de ese punto). En cualquier caso, siempre es posible al cabo de un tiempo corregir el índice en función de las respuestas que se vayan obteniendo.

Por tanto, el genotipo agregado por el que se va a optar va a ser uno de la forma:

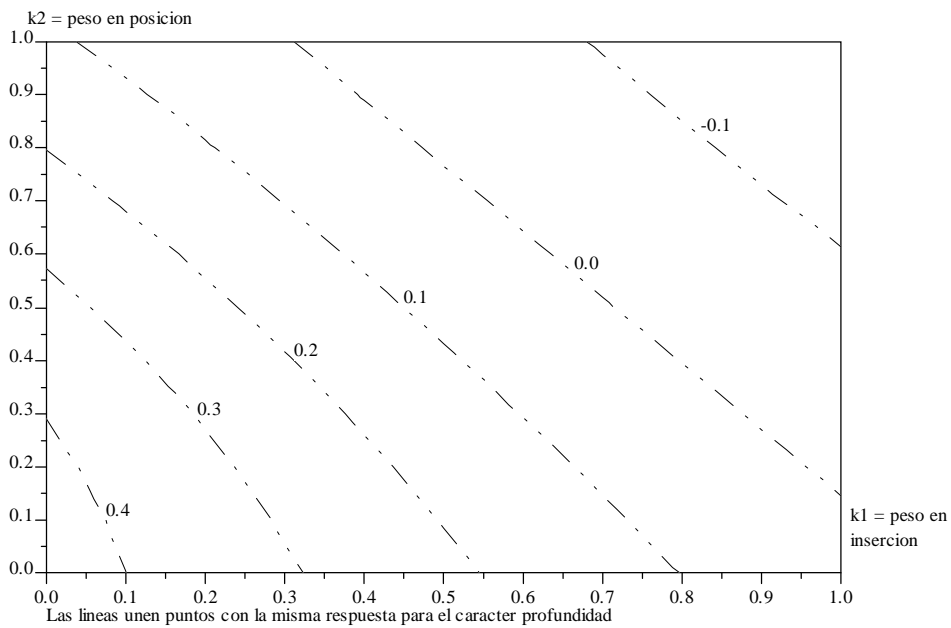
$$H = \frac{1}{\sigma_{a(\text{lactación tipo})}} \text{lactación tipo} + \frac{k_1}{\sigma_{a(\text{inserción})}} \text{inserción} + \frac{k_2}{\sigma_{a(\text{posición})}} \text{posición}$$

donde  $k_1$  y  $k_2$  van a ser valores que oscilen entre 0 y 1, y  $\sigma_{a(\text{lactación tipo})}$ ,  $\sigma_{a(\text{inserción})}$  y  $\sigma_{a(\text{posición})}$  son las desviaciones estándar aditivas para los caracteres lactación tipo, inserción y posición de pezón. De esta forma  $k_1$  y  $k_2$  están en una escala más intuitiva.

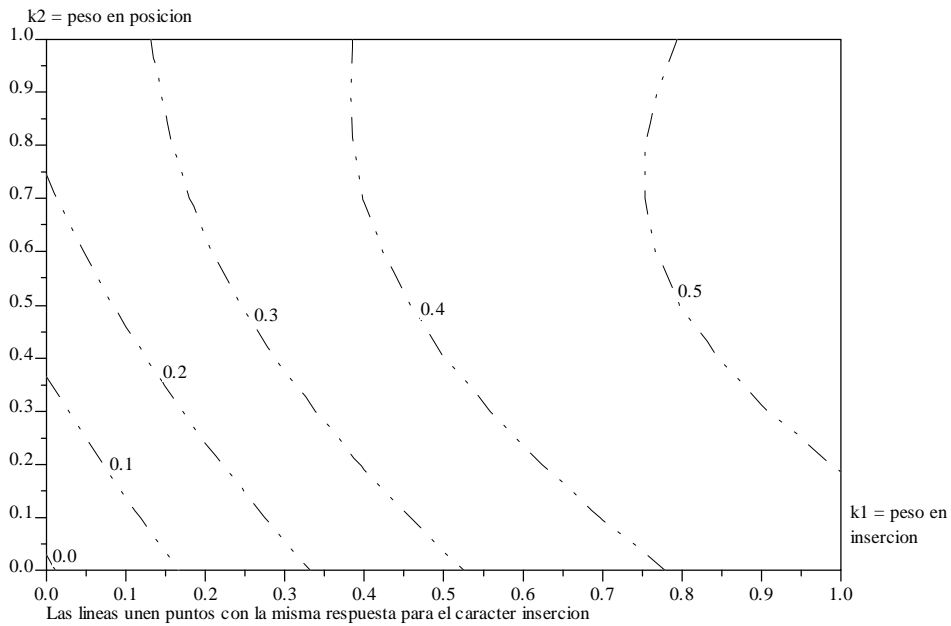
Para una búsqueda más fácil del punto óptimo, se han elaborado unos gráficos en los que se presentan, en forma de curvas de nivel, los progresos estimados a 10 años para cada carácter, para diferentes combinaciones de  $k_1$  y  $k_2$ , que se presentan del Gráfico 4-17 al Gráfico 4-16.



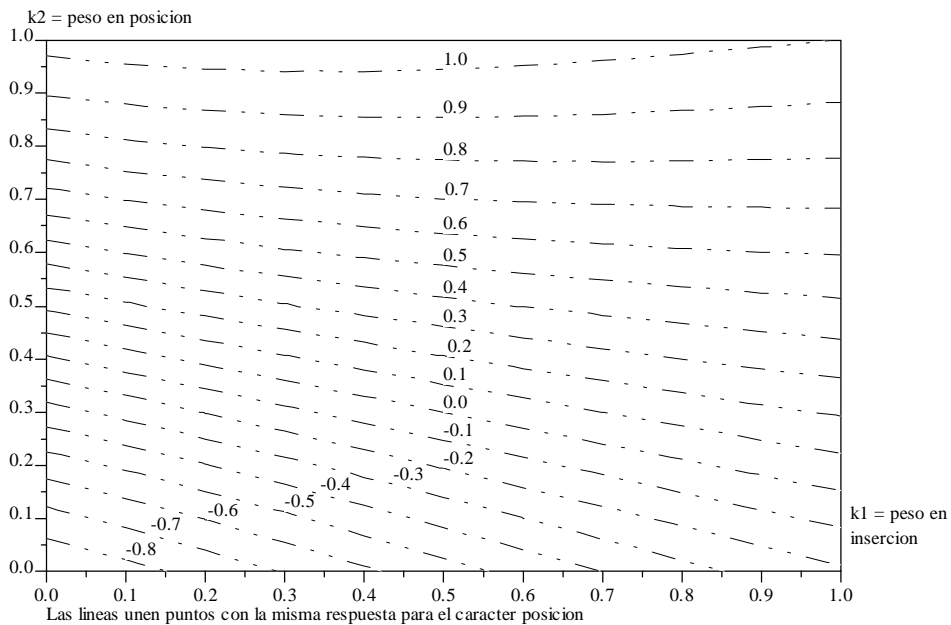
**Gráfico 4-16.** Descripción del progreso genético a 10 años del carácter lactación tipo, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo,  $k_1$  para inserción y  $k_2$  para posición de pezón.



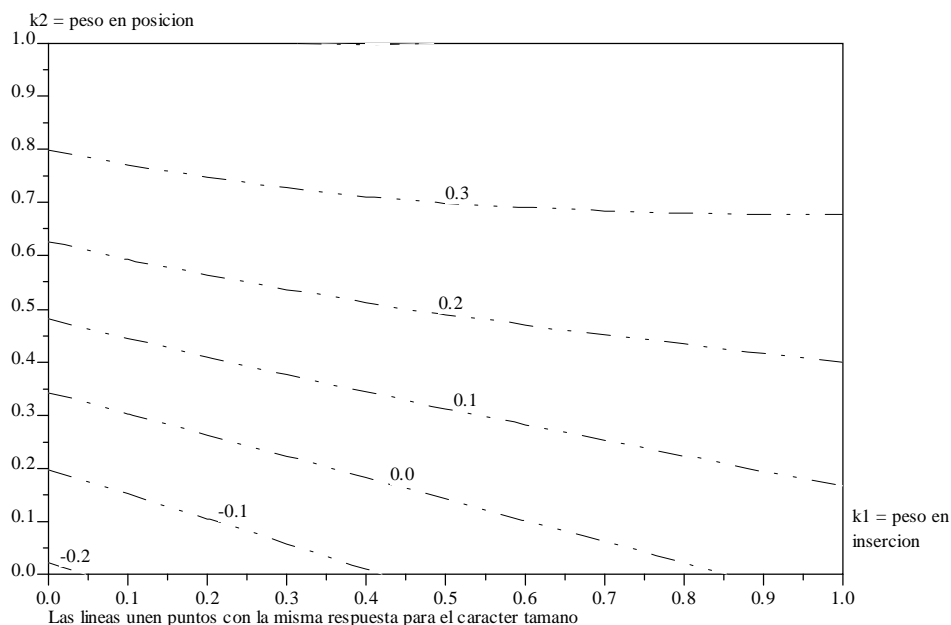
**Gráfico 4-17.** Descripción del progreso genético a 10 años del carácter profundidad de ubre, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo,  $k_1$  para inserción y  $k_2$  para posición de pezón.



**Gráfico 4-18.** Descripción del progreso genético a 10 años del carácter inserción de ubre, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo,  $k_1$  para inserción y  $k_2$  para posición de pezón.



**Gráfico 4-19.** Descripción del progreso genético a 10 años del carácter posición de pezón, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo,  $k_1$  para inserción y  $k_2$  para posición de pezón.



**Gráfico 4-20.** Descripción del progreso genético a 10 años del carácter tamaño de pezón, según un genotipo agregado estandarizado que combina unos pesos de 1 para lactación tipo,  $k_1$  para inserción y  $k_2$  para posición de pezón.

#### 4.4.2.5 Elección del criterio de selección

De todo el posible abanico de criterios de selección y respuestas, y discutiéndolo con los responsables del esquema se ha decidido optar por unos pesos de  $k_1 = 0,20$  y  $k_2 = 0,35$ . Siempre contando con que el peso de lactación tipo es 1. De esta forma, el criterio quedaría como sigue:

$$H = \frac{1}{\sigma_{a(\text{lactación tipo})}} \text{lactación tipo} + \frac{0,20}{\sigma_{a(\text{inserción})}} \text{inserción} + \frac{0,35}{\sigma_{a(\text{posición})}} \text{posición}$$

y las respuestas obtenidas a 10 años serían:

- Lactación tipo: +27,09 litros
- Profundidad de ubre: +0,28 puntos
- Inserción de ubre: +0,23 puntos
- Posición de pezón: -0,09 puntos
- Tamaño de pezón: +0,06 puntos

que se puede comparar con el de respuestas correlacionadas para lactación tipo exclusivamente que se muestra en el apartado anterior (4.4.2.3). Se observa que:

- La respuesta para el carácter de lactación tipo, el principal en el objetivo de selección y en la rentabilidad económica de los individuos es de un 91% respecto a si fuera el único carácter considerado.

- En los caracteres de profundidad e inserción de ubre, se observa que si antes aumentaba exclusivamente la profundidad (0,3 puntos), ahora lo hacen ambos de la misma manera, manteniendo una estructura de la ubre equilibrada.
- En cuanto a la posición de pezón, se conseguiría prácticamente mantener la misma en sus valores actuales en lugar del descenso de -0,56 puntos cuando se selecciona exclusivamente para lactación tipo.

Si fuera factible realizar una valoración económica de los caracteres de morfología mamaria se podría tener una idea aproximada de la relación entre el coste económico derivado de la implantación de un sistema de calificación en control lechero y el beneficio obtenido a partir de dichas calificaciones. Sin embargo, esto no es posible, y como se ha descrito anteriormente, el vector de pesos  $\mathbf{v}$ , al ser equivalente a un vector de pesos económicos (es un vector de pesos pseudo-económicos), puede indicar de forma aproximada el valor que le damos a un carácter.

Para obtener estos pesos pseudo-económicos, basta con “des-estandarizar” los pesos estandarizados, de tal forma que el peso  $v_i$  del carácter lactación tipo sea el precio de la leche en el mercado actualmente, que fijaremos como en el caso anterior en 122,5 pesetas/litro:

$$\mathbf{v}'_{\text{pseudo-económico}} = 122,5 \cdot \sigma_{a(\text{lactación tipo})} \cdot \begin{pmatrix} 1 & 0,20 & 0,35 \\ \sigma_{a(\text{lactación tipo})} & \sigma_{a(\text{inserción})} & \sigma_{a(\text{posición})} \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{v}'_{\text{pseudo-económico}} = (122,5 \quad 1171 \quad 884)$$

es decir, que este índice es equivalente a asignar unos pesos económicos de 122,5 pesetas por cada litro de leche, 1171 pesetas para cada punto de inserción de ubre y 884 pesetas para cada punto de posición de pezón, mientras que serían nulos para profundidad de ubre y tamaño de pezón.

#### 4.4.3 Criterio global incluyendo lactación tipo, contenidos y morfología mamaria

Una vez establecidos los subíndices anteriores, se pueden combinar en un criterio global. Para la elaboración de éste, la metodología es similar a la expuesta para cada uno de los subíndices. Las matrices de varianzas y covarianzas se tomaron del apartado 4.3.3. Es de esperar que se produzcan algunos cambios en los resultados, ya que en estas estimas se obtuvieron correlaciones más fuertes entre lactación tipo y contenidos en grasa y proteína.

Se consideraron cuatro combinaciones diferentes para el vector de pesos  $\mathbf{v}$ :

- (1) Se calculó la respuesta correlacionada por selección exclusiva a lactación tipo.
- (2) El que resulta de superponer directamente los dos subíndices que se eligieron en los apartados anteriores.  $\mathbf{v} = (1 \quad 0 \quad 0 \quad 0,15 \quad 0,3 \quad 0 \quad 0,2 \quad 0,35 \quad 0)'$ .
- (3) Un criterio que ejerciera una presión ligeramente mayor sobre los objetivos de calidad, ya que el anterior produce un descenso muy fuerte en los mismos. Se consideró  $\mathbf{v} = (1 \quad 0 \quad 0 \quad 0,25 \quad 0,3 \quad 0 \quad 0,2 \quad 0,35 \quad 0)'$ .
- (4) Un vector de pesos económicos según el baremo de pago por calidad citado en la Tabla 4-42.  $\mathbf{v} = (122,5 \quad 0 \quad 0 \quad 1667 \quad 1667 \quad 0 \quad 0 \quad 0 \quad 0)'$ .

Las respuestas obtenidas para todos estos índices se presentan en la Tabla 4-43, junto con el aumento en ingresos debido a la respuesta genética según el baremo de pago por calidad citado. De la observación de la Tabla 4-43 se puede decir que el índice número 3 es el más aceptable, ya que las respuestas genéticas entran en el rango de lo considerado adecuado, tal como se expuso en los apartados 4.4.1.1 y 4.4.2.1, y la pérdida en los ingresos por pago por calidad respecto a seleccionar exclusivamente por lactación tipo es del 9%. El índice número 4, que sólo utiliza los pesos económicos derivados de estos ingresos, produce unas respuestas correlacionadas indeseables para los caracteres de ubre y composición (especialmente proteína).

Por último, los pesos pseudo-económicos que implica el índice número 3 son los siguientes:

$$\mathbf{v}'_{\text{pseudo-económico}} = 122,5 \cdot \sigma_{a(\text{lactación tipo})} \cdot \left( \begin{array}{ccccc} 1 & 0,25 & 0,30 & 0,20 & 0,35 \\ \sigma_{a(\text{lactación tipo})} & \sigma_{a(PG)} & \sigma_{a(PP)} & \sigma_{a(\text{inserción})} & \sigma_{a(\text{posición})} \end{array} \right)$$

$$\mathbf{v}'_{\text{pseudo-económico}} = (122,5 \quad 1594 \quad 3200 \quad 1345 \quad 835)$$

es decir, que este índice es equivalente a asignar unos pesos económicos de 122,5 pesetas por cada litro de leche, 1594 por cada 1% de porcentaje de grasa, 3200 por cada 1% de porcentaje de proteína, 1345 pesetas para cada punto de inserción de ubre, y 835 pesetas para cada punto de posición de pezón, mientras que serían nulos para las cantidades de materia grasa y proteica y profundidad de ubre y tamaño de pezón.

**Tabla 4-43.** Respuestas a diferentes criterios globales de selección para todos los caracteres considerados.

| Caracteres**                          | Tipo de criterio* |       |       |       |
|---------------------------------------|-------------------|-------|-------|-------|
|                                       | (1)               | (2)   | (3)   | (4)   |
| Lactación tipo (l)                    | 29,72             | 25,71 | 24,45 | 32,10 |
| Cantidad de grasa (kg)                | 1,27              | 1,07  | 1,12  | 1,61  |
| Cantidad de proteína (kg)             | 1,24              | 1,13  | 1,12  | 1,35  |
| Porcentaje de grasa                   | -0,21             | -0,20 | -0,12 | -0,08 |
| Porcentaje de proteína                | -0,19             | -0,12 | -0,09 | -0,20 |
| Profundidad (puntos)                  | 0,28              | 0,08  | 0,07  | 0,39  |
| Inserción (puntos)                    | 0,01              | 0,28  | 0,28  | -0,03 |
| Posición de pezón (puntos)            | -0,58             | 0,04  | -0,02 | -1,15 |
| Tamaño de pezón (puntos)              | 0,10              | 0,62  | 0,61  | 0,16  |
| Ingresos por venta de leche (pesetas) | 2837              | 2524  | 2590  | 3359  |

\*Explicaciones para cada criterio en el texto

\*\*l: tipo; lactación tipo; CMG: cantidad de grasa; CMP: cantidad de proteína; PG: porcentaje de grasa; PP: porcentaje de proteína; pro: profundidad de ubre; ins: inserción de ubre; pos: posición de pezón; tam: tamaño de pezón.

Por último, se realizó un análisis de sensibilidad de los diferentes criterios de selección a errores en las estimas de parámetros genéticos. Para ello, se utilizaron los vectores **b** de pesos del índice calculados con los componentes de varianza ya citados, pero las respuestas se calcularon de acuerdo a otras matrices de componentes de varianza. Estas matrices se obtuvieron al azar de una distribución Wishart de media la estima de la varianza considerada y de 100 grados de libertad. El número de grados de libertad se estableció de tal manera que la desviación estándar de las correlaciones (genéticas y fenotípicas) estuviera en torno a 0,1, que es el error estándar en la estima de los parámetros genéticos. Se realizó este proceso 100 veces para cada índice. Los resultados se muestran en la Tabla 4-44. Se puede observar que la variabilidad en la respuesta es muy similar para todos los índices considerados.



**Tabla 4-44.** *Respuestas (medias y desviaciones estándar) a diferentes criterios globales de selección para todos los caracteres considerados, utilizando la varianza estimada para calcular los índices y una varianza “verdadera” obtenida al azar para calcular las respuestas.*

| Caracteres**                          | Tipo de criterio* |      |       |      |       |      |       |      |
|---------------------------------------|-------------------|------|-------|------|-------|------|-------|------|
|                                       | (1)               |      | (2)   |      | (3)   |      | (4)   |      |
|                                       | Media             | ds   | Media | ds   | Media | ds   | Media | ds   |
| Ltipo (l)                             | 29,84             | 3,39 | 25,06 | 3,24 | 24,16 | 3,59 | 31,78 | 4,01 |
| CMG (kg)                              | 1,28              | 0,17 | 1,04  | 0,15 | 1,10  | 0,16 | 1,60  | 0,20 |
| CMP (kg)                              | 1,24              | 0,14 | 1,10  | 0,15 | 1,10  | 0,15 | 1,33  | 0,17 |
| PG (porcentaje)                       | -0,21             | 0,06 | -0,19 | 0,06 | -0,12 | 0,07 | -0,08 | 0,07 |
| PP (porcentaje)                       | -0,20             | 0,04 | -0,12 | 0,04 | -0,10 | 0,04 | -0,21 | 0,04 |
| pro                                   | 0,27              | 0,06 | 0,09  | 0,06 | 0,07  | 0,07 | 0,40  | 0,08 |
| ins                                   | 0,02              | 0,05 | 0,29  | 0,06 | 0,29  | 0,06 | -0,03 | 0,06 |
| pos                                   | -0,57             | 0,16 | 0,06  | 0,15 | -0,01 | 0,15 | -1,19 | 0,20 |
| tam                                   | 0,11              | 0,11 | 0,67  | 0,12 | 0,63  | 0,12 | 0,15  | 0,12 |
| Ingresos por venta de leche (pesetas) | 2955              | 353  | 2533  | 345  | 2592  | 355  | 3413  | 412  |

\*Explicaciones para cada índice en el texto

\*\*Itipo: lactación tipo; CMG: cantidad de grasa; CMP: cantidad de proteína; PG: porcentaje de grasa; PP: porcentaje de proteína; pro: profundidad de ubre; ins: inserción de ubre; pos: posición de pezón; tam: tamaño de pezón.

#### 4.4.4 Conclusiones de la búsqueda de un criterio de selección

❖ Se ha mostrado que una selección exclusiva para lactación tipo puede producir a largo plazo respuestas genéticas correlacionadas no deseadas, sin embargo es posible introducir nuevos caracteres en el criterio de selección de tal manera que se evite o incluso se mejore la respuesta en estos caracteres, aunque es posible que exista un descenso en los ingresos por venta de leche.

❖ No obstante, la especificación de estos criterios depende de la estima de parámetros genéticos. Cuando se han considerado matrices de componentes de varianza obtenidas en dos análisis diferentes, las respuestas a criterios de selección parecidos han variado. Es necesario disponer de estimas de parámetros genéticos más fiables para todos los caracteres en conjunto

## 5 Discusión general

En este trabajo se han abordado numerosos aspectos relacionados con el esquema de mejora de la raza Latxa. El análisis conjunto de todos ellos permite realizar varias consideraciones generales:

❖ Los parámetros genéticos estimados para lactación tipo con el conjunto de datos históricos de la raza son parecidos a lo descrito en bibliografía. Además, asumiendo un proceso de selección simplificado, el progreso genético teórico resultó similar al estimado a partir de las valoraciones BLUP.

❖ Se estudiaron desde una perspectiva bayesiana diversos modelos mixtos como alternativas en la valoración BLUP de los animales, y la mayoría de los criterios utilizados indicaron que el modelo más ajustado resultó ser el que incluye el efecto grupo de comparación rebaño-año-mes. Además, dicho modelo resulta intuitivamente más comprensible que el modelo utilizado actualmente que incluye dos grupos de comparación. En el aspecto práctico, el cálculo de dichos criterios es relativamente sencillo a partir de la programación de un muestreo de Gibbs para un modelo mixto. No obstante, aunque se ha conseguido ordenar los modelos en función de su ajuste, dado el orden de magnitud de los criterios utilizados, no está definido qué diferencias en dicho ranking son relevantes a efectos prácticos y cómo se podría definir una escala de interpretación. Tampoco está definida la idoneidad de estos criterios desde el punto de vista de la mejora genética, o cuál de ellos es el mejor.

❖ Se estudió la posibilidad de incluir otros caracteres en el objetivo de selección del esquema de mejora de la raza, ciñéndose a los datos del ecotipo Cara Negra. Se estimaron parámetros genéticos para diferentes grupos de caracteres (caracteres de producción por una parte y de morfología más lactación tipo por otra), obteniéndose estimas similares a las citadas en bibliografía: heredabilidades moderadas para todos los caracteres y correlaciones negativas con lactación tipo para algunos de ellos, como contenidos de la leche y posición de los pezones en la ubre. Por tanto, se concluye que debido a selección exclusiva para lactación tipo es de esperar un empeoramiento de la calidad de la leche y de la morfología mamaria del animal. Ambas cosas son indeseables, si bien su cuantificación económica es difícil. Asimismo, se ha observado que las estimas dependieron en parte del grupo de datos analizado. Además, aunque las heredabilidades de lactación tipo estimadas fueron similares a aquellas estimadas con todos los datos históricos de la raza, las varianzas estimadas fueron mayores. Esto puede ser debido a un efecto de escala, que surgiría del hecho de que sólo se han recogido datos de un grupo de rebaños, rebaños que tienen mayores producciones. Por tanto, podría existir tanto un efecto sobre la estima de parámetros genéticos de la selección de dichos rebaños y de sus animales, como un efecto de heterogeneidad de varianzas entre rebaños. Este último aspecto no ha sido estudiado.

❖ También se estudió la manera de incluir dichos caracteres en el objetivo de selección. En ausencia de unos pesos económicos adecuados, se han derivado unos pesos pseudo-económicos del genotipo agregado tales que aquellos caracteres que podrían verse perjudicados por selección exclusiva para lactación tipo no se empeoren e incluso se mejoren, a costa de pérdidas aceptables en el carácter económicamente más relevante que es lactación tipo. No obstante, un cálculo preciso de dichos pesos depende en parte de las estimas de parámetros genéticos, por lo que es importante disponer de unas estimas precisas. La repercusión económica de seleccionar estos genotipos agregados se desconoce, aún más teniendo en cuenta que sería necesario

incluir el registro de dichos caracteres (calidad de leche, morfología mamaria) en el control lechero. Por otra parte, el método de cálculo de respuestas genéticas es asumir un esquema de mejora simple a través de índices de selección, cuando el esquema verdadero es notablemente más complejo, incluyendo numerosos efectos ambientales y una gran diversidad de relaciones de parentesco. Una aproximación más realista hubiera sido la simulación estocástica del esquema de selección, no obstante no se abordó debido a su complejidad en poblaciones tan abiertas.

Estas consideraciones permiten tomar una serie de decisiones prácticas dentro del esquema de selección:

1. Realizar la valoración genética mediante metodología BLUP de acuerdo al nuevo modelo de valoración.
2. Incluir los caracteres de composición y morfología mamaria en el control lechero y en el objetivo de selección.
3. Estudiar de la repercusión económica de estos caracteres y un análisis coste-beneficio de su inclusión en el objetivo de selección, teniendo en cuenta también los costes derivados del control lechero.

## Conclusiones

*Primera.* - De los posibles modelos de valoración comparados se ha observado como el mejor aquel que incluye un solo grupo de comparación rebaño-año-época de parto. El esquema de selección utilizará este modelo en el proceso de valoración genética.

*Segunda.* - Todos los caracteres estudiados: contenido y cantidad de grasa y proteína en la lactación, profundidad e inserción de ubre y posición y tamaño de pezón presentan heredabilidades medias-altas. Las correlaciones genéticas con la cantidad de leche producida, medida como lactación tipo, son tales que una selección exclusiva para cantidad de leche puede producir a largo plazo una respuesta correlacionada no deseada en algunos de ellos.

*Tercera.* – Atendiendo a las correlaciones genéticas existentes entre dichos caracteres se puede definir un criterio de selección dentro del esquema de selección de la raza Latxa que evite el deterioro de dichos caracteres sin que se produzca un grave perjuicio de la respuesta genética para cantidad de leche.



## Resumen

Se han estudiado algunos aspectos del esquema de mejora genética de la raza Latxa de ovino lechero, ciñéndose a los ecotipos de Latxa Cara Rubia y Latxa Cara Negra de la Comunidad Autónoma del País Vasco. Actualmente el criterio de selección de dicho esquema es la producción de leche a 120 días de lactación o lactación tipo.

Se han estudiado diferentes aspectos del actual criterio de selección, lactación tipo. A partir de todos los datos recogidos en el control lechero desde su inicio (1984) (117.918 y 363.979 en cada ecotipo, con 46.904 y 150.081 animales en los ficheros de genealogía), se estimaron sus parámetros genéticos por máxima verosimilitud restringida, obteniéndose unas estimas de la heredabilidad de 0,21 y 0,20 y de la varianza aditiva de 265 y 306 l<sup>2</sup> para los respectivos ecotipos. Asumiendo un esquema de selección simplificado en base a índices de selección, se estimó teóricamente el progreso genético en 0,17 y 0,18 desviaciones estándar aditivas, respectivamente. Se comparó este progreso teórico con la estimación del mismo obtenido a partir de las valoraciones BLUP (2,97 y 2,95 l/año, respectivamente). El ratio entre ambos progresos teórico y estimado fue de 0,97 y 0,99. Se concluyó que a efectos de estimas de progresos genéticos el modelo simplificado representa de forma adecuada el esquema real.

Se realizó una selección de modelos de valoración BLUP para el carácter de lactación tipo de acuerdo a una perspectiva bayesiana, diferenciando los ecotipos de Cara Negra y Cara Rubia. Se utilizaron todos los datos recogidos por el control lechero hasta el año 2000 inclusive (105.206 y 345.621, con 45.233 y 153.070 animales en genealogía). Los tres modelos comparados difirieron en la manera de formar los efectos del grupo de comparación. El primer modelo considerado es el que se utiliza actualmente en las valoraciones genéticas, de la forma rebaño-año + rebaño-mes de parto-edad al parto-número de parto + otros términos (modelo RMNE). Se considera que este modelo es excesivamente complejo y se comparó con dos modelos más. El segundo modelo (modelo RAM) es rebaño-año-mes de parto móvil + edad al parto-número de parto + otros términos. El tercer modelo (modelo RA) incluye los efectos rebaño-año + mes de parto + edad al parto-número de parto.

Los criterios utilizados para la selección de modelos fueron varios. El primer grupo de ellos viene dado por la probabilidad de los modelos dados los datos, cuyo cociente asumiendo mismas probabilidades a priori para cada modelo se conoce como Factor de Bayes. Asimismo se utilizaron modificaciones propuestas al mismo como el Factor de Bayes posterior y el Pseudo-Factor de Bayes. Se utilizaron también las distribuciones predictivas, que estiman la distribución del valor de un dato faltante a partir del resto de los datos, de una forma similar a la valoración cruzada. Estas distribuciones se calculan para todos los datos, resumiéndose en las llamadas funciones de chequeo, que presentan diferentes criterios de comparación basados en la precisión de la predicción del dato (según la diferencia entre el dato verdadero y el dato predicho) y en su posible asimetría o sesgo (el dato predicho puede ser sistemáticamente inferior al verdadero). Dichas funciones deben tener valores próximos a 0. Por último, se realizó el cálculo del DIC, que es una generalización bayesiana del Criterio de Información de Akaike. El DIC pretende reflejar la capacidad de ajuste del modelo y su complejidad en dos términos diferentes. Para el cálculo de estos diferentes criterios se utilizan diferentes estimas de Monte Carlo descritas en la bibliografía, implementándolo a través de un muestreo de Gibbs similar al utilizado habitualmente para la estimación de parámetros genéticos.

Los resultados mostraron la superioridad del modelo RAM en Cara Rubia y Cara Negra según la mayoría de los criterios, siendo el modelo actualmente utilizado en la valoración el mejor según el resto. La probabilidad de los datos dado el modelo se reveló como bajísima en cualquier modelo (en el modelo RAM,  $10^{-218715}$  y  $10^{-707731}$  respectivamente). Los factores de Bayes del modelo RAM respecto a los modelos RMNE y RA fueron respectivamente  $10^{588}$  y  $10^{1234}$  en Cara Rubia, y  $10^{281}$  y  $10^{1873}$  en Cara Negra. Este alto orden de magnitud se cree que se debe al gran número de datos utilizado. Las funciones de chequeo de las distribuciones predictivas mostraron unos valores más intuitivos. La función de chequeo que computa el promedio del error al cuadrado dio unos valores de 1412 para el modelo RAM frente a 1503 y 1447 para los otros modelos en Cara Rubia, y 1242 frente a 1244 y 1273 en Cara Negra. La función que computó el promedio de la probabilidad de sesgo al cuadrado dio unos valores en los modelos RAM, RMNE y RA de 0,1408 , 0,1396 y 0,1436 para Cara Rubia y 0,1408 , 0,1402 y 0,1429 para Cara Negra.

En la segunda parte de esta memoria se estudió la posible introducción de otros caracteres en el objetivo de selección. Los caracteres considerados fueron la composición en grasa y proteína de la leche y cuatro caracteres (profundidad de ubre, inserción de ubre, posición de pezón y tamaño de pezón) que describen la morfología mamaria del animal. Dichos caracteres se han estudiado ya que son de interés para el ganadero. Los caracteres de composición influyen en el rendimiento quesero, la calidad del queso y el pago de la leche por las centrales lecheras. Los caracteres de morfología mamaria influyen en la facilidad de ordeño, la cantidad de leche ordeñada y probablemente en la susceptibilidad a mamitis. De acuerdo a lo recogido en bibliografía, varios de estos caracteres pueden ser deteriorados por respuesta correlacionada a selección exclusiva por lactación tipo. Como primer paso se estimaron por máxima verosimilitud restringida los parámetros genéticos de los diferentes caracteres, separados en grupos dada la estructura de los datos. Posteriormente se propusieron criterios de selección para incluir todos estos caracteres en el objetivo de selección.

La primera estima se realizó con los caracteres de lactación tipo, cantidad de grasa y proteína en la lactación, y porcentajes de las mismas. Los datos fueron 7.599, con 13.204 animales en genealogía. Las heredabilidades estimadas fueron moderadas para lactación tipo (0,19) y cantidades de grasa (0,17) y proteína (0,18), moderadas para el porcentaje de grasa (0,17) y altas para el porcentaje de proteína (0,47). Las correlaciones genéticas son muy altas y positivas entre los caracteres de lactación tipo y cantidades (en torno a 0,85), moderadas y negativas entre lactación tipo y porcentajes de grasa y proteína (-0,27 y -0,35) y positivas o nulas entre los porcentajes de grasa y proteína y sus respectivas cantidades (0,25 y 0,01). Todo ello está de acuerdo a lo descrito en bibliografía, a excepción de la baja heredabilidad del porcentaje de grasa. Se concluye que por selección exclusiva para lactación tipo se puede empeorar por respuesta correlacionada el contenido de la leche en grasa y proteína.

La segunda estima se realizó incluyendo los caracteres de lactación tipo, profundidad e inserción de ubre y posición y tamaño de pezón. Se contó con 13.038 datos y 12.171 animales en genealogía. En el modelo de análisis se introdujo como covariable la producción lechera estimada en el día de control, ya que se considera que la cantidad de leche que llena la ubre influye en la calificación final. Las heredabilidades estimadas fueron 0,22 para lactación tipo, 0,23 para profundidad de ubre, 0,20 para inserción de ubre, 0,40 para posición de pezón y 0,36 para tamaño de pezón. Las correlaciones de lactación tipo fueron de 0,57 , 0,07 , -0,39 y -0,11 con dichos caracteres. La mayoría de estas estimas concuerdan con lo descrito en bibliografía. Por tanto, es de esperar que una

selección exclusiva para lactación tipo produzca a largo plazo por respuesta correlacionada un aumento de la profundidad de la ubre, no cambie la inserción, los pezones tiendan a la horizontalidad y su tamaño disminuya ligeramente.

Posteriormente se realizó una estima conjunta de los 9 caracteres, en la que se utilizaron solamente los datos de aquellos animales que en una misma campaña tuvieran registrados todos los caracteres (2.922 datos y 7.445 animales en genealogía). La estima dio resultados similares a los anteriores, si bien las correlaciones estimadas de lactación tipo con porcentajes de grasa y proteína fueron de un valor más alto.

Por último, se intentó definir un objetivo de selección contando con todos estos caracteres, de manera que se mejoren o al menos no empeoren los caracteres de interés, si bien se priorizó la respuesta al carácter lactación tipo dado que es el de mayor interés económico. Se consideraron diferentes grupos de caracteres por separado con sus respectivas estimas de parámetros genéticos, y posteriormente todas en conjunto. Ante la carencia de datos para calcular los pesos económicos de los caracteres, se procedió por una aproximación de respuestas deseadas a diferentes genotipos agregados que consideraban diferentes ponderaciones de cada carácter. Las respuestas se estimaron según el esquema de selección simplificado que se describió previamente. Para los caracteres de lactación tipo y composición de leche, y dado un baremo de pago por composición de la leche, se encontró que el genotipo agregado que combinaba unos pesos relativos de 1 a lactación tipo, 0,15 a porcentaje de grasa y 0,30 a porcentaje de proteína mantenía unos correctos valores de estos caracteres, permaneciendo cerca del óptimo en ingresos. Para los caracteres de morfología mamaria, un genotipo agregado obtenido asignando unos pesos relativos de 1 a lactación tipo, 0,20 a inserción de ubre y 0,35 a posición de pezón consiguió unos resultados adecuados de no empeoramiento de la morfología mamaria, si bien la respuesta estimada para lactación tipo disminuyó un 9%. Por último, un criterio de selección combinado para todos los caracteres debería considerar unos pesos relativos de 1 para lactación tipo, 0,25 para porcentaje de grasa, 0,30 para porcentaje de proteína, 0,20 para inserción de ubre y 0,35 para posición de pezón.



## Laburpena

Lan honetan, Latxa arrazako hobekuntza programaren zenbait atal ikertu dira, hain zuzen, Latxa mutur gorri (LMG) eta Euskal Erkidego Autonomoko Latxa mutur beltzarenak (LMB). Hobekuntza programa honek esne ekoizpena gehitzea du helburutzat eta ardiek 120 egunetan ematen duten esne kopurua erabiltzen du (L120) kriterio bezala

Konkretuki, gaur egun selekzioa egiteko erabiltzen den kriterioaren (laktazio-tipoa) zenbait puntu ikertu dira. Horretarako esne kontroletan 1984. urtetik aurrera jaso diren datuak erabili dira (117918 laktazio eta 46904 animalia LMGTan eta 363979 laktazio eta 150081 animalia LMBan). Datu hauekin lortutako L120ko heretabilitatearen balioa LMGTan 0,21koa izan zen eta 0,20koa LMBan. Bariantza aditiboarentzako lortu ziren balioak 265 l2 eta 306 l2 koa izan ziren LMG eta LMBan, hurrenez hurren. Selekzio indizeen teoriar oinarrituz eta selekzio eskema sinple bat suposatuz, hobekuntza genetikoaren garapena desbiazio estandar aditiboaren 0,17 eta 0,18 izango zela kalkulatu zen LMG eta LMBtan hurrenez hurren. Garapen hau BLUP balorazioen bidez lortutakorekin (2,97 eta 2,98 l/urteko LMG eta LMB) konparatuz, balio bien arteko ratioa 0,97 eta 0,99koa dela ikusten da eta honen ondorioz, ikerketak egiteko erabili den eskema sinpleak errealitatean gertatzen dena ondo adierazten duela ikusi dugu

Balorazio genetikoak kalkulatzeko hiru modelo ezberdin erabili eta konparatu ziren, horretarako bayesiar ikuspuntua erabiliz. Datuak, esne kontrolaren programaren barnean 2000. urteraino jasotakoak izan ziren: 105206 laktazio eta 45233 animalia LMGTan eta 345621 laktazio eta 153070 animalia LMBtan. Alde batetik gaur egun erabiltzen den modeloa aztertu zen (RMNE). Honek ondorengo bi faktore nagusi erabiltzen ditu: artaldea-urtea eta artaldea-erditze hilabetea-erditze zenbakia-erditze adina. Modelo hau nahiko konplexua denez beste bi modelo sinpleagoak erabiltzen ziren: bata (RME) artaldea-urtea-hilabete+adina-erditze zenbakia faktoreekin; eta bestea (RA) artaldea-urtea + hilabetea+adina-erditze zenbakia faktoreekin.

Modelo ezberdinak konparatzeko talde ezberdineko zenbait kriterio erabili ziren. Lehengo taldeko kriterioek, datuak izanik modelo ezberdinek duten probabilitateen arteko ratioa neurtzen dute. Ratio honi Bayes faktorea deitzen zaio eta beraren zenbait aldakin ere erabili dira: Ondorengo Bayes faktorea eta Bayes Pseudo-faktorea besteak beste. Beste talde bat distribuzio prediktiboek osatzen dute. Hauek datu bat kenduz modelo ezberdinek datu hori zenbateraino aurreikusten duten aztertzen dute. Distribuzio hauek datu guztientzat kalkulatu dira eta laburpen gisa txeko funtzioak erabiltzen dira. Funtzio hauek bi gauza aztertzen dituzte: bata, aurreikusitako eta benetako datuen arteko ezberdintasuna eta bestea, zenbateraino ezberdintasun hori zeinu berberekoa den. Bi kriterio hauek 0 ren inguruan egon behar dira. Azkenik DIC izeneko kriterioa ere kalkulatu zen (Akaike informazio kriterioaren bayesiar orokortze bat). DIC kriterioak beste bi gauza neurtzen ditu: modeloek zenbateraino aurreikusten dituzten datuak eta modeloaren konplexitatea. Kriterio guzti hauek Monte Carlo estimadoreen bidez lortu dira Gibbs metodologia erabiliz.

Kriterio gehienek RAM modeloa adierazi dute honena bezala. Edozein modelo hartuta datuen probabilitate oso txikia zela ikusi zen (RAM modeloan adibidez:  $10^{-218715}$  koa LMGarentzat eta  $10^{-707731}$  LMBarentzat). RAM modeloaren Bayes faktoreak RMNE eta RA modelorekiko  $10^{588}$  eta  $10^{1234}$  izan ziren LMGTan eta  $10^{281}$  eta  $10^{1873}$  LMBtan. Gure ustetan kantitate hauek hain handiak izatearen arrazoia datuen kopurua oso handia delako da. Txeko funtzioek eman zituzten balioak erabilgarriagoak izan ziren. Adibidez, LMGTan errore karratuaren batezbestekoak, RAM modeloan 1412 eman zuten

eta RMNE eta RA modeloetan 1502 eta 1447. LMGtan balio hauek datozenak izan ziren: 1242, 1244 eta 1273 hurrenez hurren. Sesgo karratuaren probabilitatea neurtzen duen txeko funtzioak RMA, RMNE, eta RA modeloentzat 0.1408, 0.1396, eta 0.1436 balioak hartu zituen LMGtan eta 0.1408, 0.1402 eta 0.1429 LMBtan.

Lan honen bigarren atalean selekzio programan erabiltzen den kriterioaren barnean beste ezaugarri batzuk sartzeko posibilitatea landu zen. Aztertu ziren ezaugarriak hauek izan ziren: alde batetik esnearen koipe eta proteina portzentaiak eta bestetik errapearen morfologia adierazten duten zenbait ezaugarri: errapearen luzera eta txertatzea eta titien kokapena eta luzera. Ezaugarri guzti hauek oso interesgarriak dira artzaintzat. Alde batetik koipe eta proteina portzentaiek, esnea gazta bihurtzeko ahalmena, gazta horren kalitatea eta industriak artzainei ordaintzen diena baldintzatzen dute. Errapearen morfologiak bestalde jaisteko erraztasunean, jaisten den esne kopuruan eta errapeak gaizotasunak hartzeko erraztasunean du bere eragina. Bibliografiaren arabera bi ezaugarri mota hauek epe luze batean kaltetu egin daitezke hobekuntza programan esnea bakarrik hartzen bada kontutan. Hau dela eta, bi talde hauetako ezaugarrien parametro genetikoak kalkulatu ziren lehenengo taldez talde eta ondoren denak elkaturik.

Esnearen konposaketa aztertzeko LMBko 7599 laktazio eta 13204 animalia erabili ziren. Lortutako heretabilitateak ertainak izan ziren L120 (0,19), koipe kantitate (0,17), proteina kantitate (0,18) eta koipe portzentaientzat (0,18) eta handiak aldiz proteina portzentaientzat (0,47). Korrelazio genetikoak positiboak eta handiak izan ziren esnea eta koipe edo proteina kantiteekin (0,85 inguruan) eta ertainak eta negatiboak koipe eta proteina portzentaiekin (-0,27 eta -0,35). Koipe eta proteina portzentai eta dagozkien kantitateen arteko korrelazioak positiboak edo nuluak izan ziren (0,25 eta 0,01). Emaiza hauek bibliografian agertzen direnekin bat datoz. Ondorio bezala: esnea bakarrik kontutan hartu ezker esne horrek duen koipe eta proteina portzentaiak gutxitu egingo dira epe luze batean.

Bigarren zatian esnea eta errapearen morfologia adierazten duen ezaugarrien arteko lotura genetikoak aztertu ziren. Horretarako LMBko 13038 datu eta 12171 animalia erabili ziren datuak aztertzerakoan. Kontrol egunean ardiak eman zuen esnea sartu zen kobariabile bezala modeloan. Esne horrek errapea betetzen du eta honen ondorioz kalifikazioak desberdinak izan daitezkenahiz eta errapea berdina izan. Hona hemen kalkulaturako heretabilitateak: 0,22 esnearentzat (L120); 0,23 errapearen luzerentzat; 0,20 errapearen txertatzearentzat; 0,40 titiaren kokapenarentzat eta 0,36 titiaren luzerentzat. Ezaugarri bakoitzak esnearekin zuen korrelazioa: 0,57; 0,07; -0,30 eta -0,11 izan zen hurrenez hurren. Kasu honetan ere, lortutako emaitzak, bibliografian agertzen direnekin bat datoz. Ondorio bezala: hobekuntza programan esnea bakarrik kontutan hartu ezgero, epe luze batean, errapearen zenbait ezaugarri kaltetu egingo dira.

Ondoren 9 ezaugarriak batera aztertu ziren. Horretarako datu gutxiago erabili ahal izan ahal: 2922 laktazio eta 7455 animalia. Lortutako datuak taldez talde lortutakoekin bat etorri ziren nahiz eta kasu honetan esneak koipe eta proteinarekin adierazi zuen korrelazioak altuagok izan.

Azkenik, eta aurrekoekin lotura estua izanik, hobekuntza programako helburu eta kriterio berriak definitu ziren. Honela, nahiz eta garrantzi handiena esne ekoizpenari eman, beste ezaugarriak ere kontutan hartzen ziren epe luze batean kaltetuak izan ez zitezen. Pisu ekonomikoan zehazki kalkulatzeko daturik ez dugunez zenbait hurbilketa egin ziren ezaugarri ezberdinei pisu ezberdinak emanaz. Horrela, esnearen konposaketarako eta gaur egun industriak esnea ordaintzen duena kontutan harturik esnari 1, koipe portzentaieri 0,15 eta proteina portzentaieri 0,30 pisuak ematen zizkion kriterioa definitu zen.

Errapearen ezaugarrientzat kriterioak errapearen txertatzeari 0,20ko pisua ematen dio eta titiaren kokapenari 0,36koa.

## Summary

Some aspects of the Latxa (Blond-faced and CAPV Black-faced ecotypes) breeding scheme have been studied in this work. Nowadays, selection criterion in this scheme is 120-days standardised milk yield (MY hereinafter).

The current criterion of selection (MY), was studied. Genetic parameters have been estimated using all data (117.918 and 363.979 for each ecotype, 46.904 and 150.081 animals in pedigree) available since the beginning of the milk recording in 1984. REML estimates for heritability were 0,21 and 0,20 for each ecotype, and additive variance estimates were 265 and 306 l<sup>2</sup>. Assuming a simplified breeding scheme based on selection indexes, the genetic progress was theoretically estimated in 0,17 and 0,18 additive genetic standard deviations. This genetic progress was compared with that estimated on BLUP genetic evaluations. Ratio between theoretical and real estimated progress was 0,97 and 0,99. It is concluded that the simplified scheme of selection was adequate to estimate response to selection.

Within a bayesian framework, model selection was used in order to select a model for BLUP genetic evaluation of MY. Both ecotypes were distinguished. All data available in the milk recording database until 2000 were used. (105,206 and 345,621, including 45,233 and 153,070 animals in pedigree). The three compared models differed in the formation of the contemporary group. The first model (so-called RMNE), currently used in genetic evaluation, includes the terms flock-year + flock-month of lambing-number of parity-age at lambing + other terms. This model is considered as very complex and was compared vs. two more models. The second model (RAM) includes the terms flock-year-month of lambing + number of parity-age at lambing + other terms. The third one (RA) includes the terms flock-year + month of lambing + number of parity-age at lambing + other terms.

Different criteria were used for model selection. The first group among them is the posterior density of the models given the data. Assuming same probabilities a priori for each model, the ratio between two different model densities is the Bayes Factor. Proposed modifications for the Bayes Factor, as the Posterior Bayes Factor, and the Pseudo-Bayes Factor were also computed. Another set of criteria was the use of the predictive distributions, which estimate the distribution of one data given the rest, in a leave-one-out cross-validation style. These predictive distributions are computed for all data, and their results are summarised in the so-called checking functions, which are different criteria based on the separate examination of accuracy (measuring the difference between prediction and realisation) and bias (systematic under- or over-predictions) in the prediction of one data given the rest. The optimum of these checking functions is 0. Lastly, Deviance Information Criterion (DIC) was used. DIC is a Bayesian generalisation of the Akaike's Information Criteria, and its two terms measure fit and complexity of the model. For the estimation of all these criteria different Monte Carlo estimates described in bibliography were used by means of a Gibbs sampling scheme, similar to that used in genetic parameter estimation.

Results showed that the best model was, according to most criteria, RAM in both Blond-Faced and Black-Faced ecotypes, and RMNE according to the rest of criteria. Marginal density of the data, given one model, was very low ( $10^{-218715}$  and  $10^{-707731}$  for RAM model, respectively). Bayes factors of RAM model in relation to RMNE and RA were  $10^{588}$  and  $10^{1234}$  in Blond-Faced, and  $10^{281}$  and  $10^{1873}$  in Black-Faced. It is thought that these very high magnitudes are related to the great amount of data and the high

number of parameters to fit. Checking functions for predictive distributions showed more intuitive values. The checking function which computes the average squared error gave values of 1412, 1503 and 1447 for models RAM, RMNE and RA in Blond-Faced, and 1242, 1244 and 1273 in Black-Faced for the same models. The checking functions computing the squared probability of bias gave results of 0.1408, 0.1396 and 0.1436 for Blond-faced and 0.1408, 0.1402 and 0.1429 for Black-faced.

The possibility of including other traits in the selection objective was studied on the second part of the work. Considered traits were: milk composition (fat and protein) and four traits describing udder morphology (udder depth, udder attachment, teat placement and teat size). All these traits are of interest for the farmer. Composition traits affect cheese yield, milk yield and factories' milk payment. Udder traits affect milking ability, milk yield and, probably, susceptibility to mastitis. According to literature, some of these traits can be worsened by correlated response when selecting for milk yield. First, genetic parameters were estimated using REML. Traits were divided in groups due to the data structure. Afterwards, some selection criteria were proposed in order to include these traits in the selection objective.

First genetic parameter estimate included MY, fat and protein yields, fat percentage and protein percentage. Data were 7,599, with 13,204 animals in pedigree. Estimated heritabilities were moderate for MY (0.19), fat yield (0.17), protein yield (0.18) and fat content (0.47). Genetic correlations are high and positive between yields (rounding 0.85), moderate and negative between MY and fat and protein contents (-0.27 and -0.35) and positive or null between fat and protein yields and their respective contents (0.25 and 0.01). These results are according to literature, except for the low heritability found for fat content.

Second estimate of genetic parameters included MY and udder traits: udder depth, udder attachment, teat placement and teat size. Data were 13,038, with 12,171 animals in pedigree. In the model of analyses it was included the effect of the milk production estimated in the day of scoring, which fills up the udder and is thought to affect the scores. Estimated heritabilities were 0.22 for MY, 0.23 for udder depth, 0.20 for udder attachment, 0.40 for teat placement and 0.36 for teat size. Estimated correlations of these four traits with MY were 0.57, 0.07, -0.39 and -0.11. Most of these values agree with literature. Thus, it is expected that an exclusive selection for MY will increase udder depth, udder attachment will not change, teats will tend to horizontal and their size will slightly decrease.

A joint estimate for the 9 traits considered was done. Only those data where all traits were registered at the same producing season in the same animals were used (2,922 data and 7,445 animals in pedigree). Estimates were close to those already described, but correlations of milk yield with contents were stronger.

Afterwards, an attempt was made to define a selection objective taking into account all these traits, so that interesting traits could be improved or not worsened. Priority was given to MY as the economically most relevant trait. First, separates groups of traits were considered with their own genetic parameter estimation. Afterwards, all traits together were considered. As there is a lack of data to calculate economic weights, a desired gains approach was taken. So, different combinations of weights in the aggregate genotype for each trait were tried. Responses to selection were estimated considering the simplified selection scheme above mentioned. For yields and contents, given a criterion to pay for milk in function of its composition, the aggregate genotype combining standardised weights 1, 0.15, 0.30 for MY, fat and protein contents would maintain correct values of

these traits, while being close to the optimum in incomes. As for udder traits, an aggregate genotype considering standardised weights of 1, 0.20 and 0.35 for milk yield, udder attachment and teat placement gave adequate results so that udder characteristics would not worsen, although a decrease of 9% is predicted in the response for MY. Lastly, when all traits were included into the selection objective, adequate standardised weights should be 1 for milk yield, 0.25 for fat content, 0.30 for protein content, 0.20 for udder attachment and 0.35 for teat placement.

## Referencias bibliográficas

- M. Aitkin, 1991. Posterior Bayes factors. *Journal of the Royal Statistical Society B*, 53: 111-142.
- L. Alfonso, 1997. Aplicaciones de la teoría de la decisión a la mejora genética animal. *ITEA*, 93A(2): 131-146.
- T. E. Ali y L. R. Schaeffer, 1987. Accounting for covariances among test day milk yields in dairy cows. *Canadian journal of animal science*, 67: 637-644.
- M. Aramburu, F. J. Pérez-Elortondo, J. Salmerón, M. Albizu, y M. De Renobales, 1998. Estudio preliminar para la estimación del rendimiento quesero en leche de oveja Latxa. *Producción ovina y caprina*, XXIII: 179-182.
- M. J. Armendáriz y F. J. Mendizábal, 1993. Situación del programa de mejora genética de la oveja de raza Latxa en Navarra. *ITEA*, 89A(2): 167-171.
- J. Arranz, J. M. López de Munáin, y J. Lara, 1989. Evolución de las características morfológicas de la ubre de ovejas de raza Latxa a lo largo del período de ordeño. *Proceedings of the 4th International Symposium on the Machine Milking of Small Ruminants. Tel Aviv, Israel*, 80-93. Editado por Int.committee, Wageningen Pers, Wageningen.
- J. Arranz y A. Legarra, 2001. Importancia de la metodología de la toma de la muestra en la composición de la leche de oveja. *ITEA*, Vol. Extra 22: 649-651.
- J. M. Astruc, M. Briois, J. P. Belloc, J. B. Cachena, G. Fregeat, M. H. Horent, P. Teinturier, y F. Barillet, 1997. Bilan des schémas de sélection ovins laitiers en France. *4èmes Rencontres recherches ruminants. Paris*, 183-186.
- J. M. Astruc y F. Barillet, 1998. *Amélioration génétique des brebis laitières. Curso Superior de Producción Animal del IAMZ*. 30 páginas. CIHEAM-IAMZ, Zaragoza.
- J. M. Astruc y F. Barillet, 2000. *Report of the working group on milk recording of sheep. 32nd Biennial Session of ICAR in Bled-Slovenia*. 19 páginas.
- A. C. Atkinson, 1981. Likelihood ratios, posterior odds and information criteria. *Journal of econometrics*, 16: 15-20.
- F. Barillet y J. M. Elsen, 1978. Optimisation de l'utilisation de l'insemination artificielle dans les schemas de sélection des ovins. *5èmes Journées de la Recherche ovine et caprine, Paris*, 186-204. Paris.
- F. Barillet, 1985. *Amélioration génétique de la composition du lait des brebis. L'exemple de la race Lacaune*. Tesis doctoral, Institut National Agronomique Paris-Grignon. 185 páginas.

- F. Barillet, J. M. Elsen, y M. Roussely, 1986. Optimization of a selection scheme for milk composition and yield in milking ewes: example of the Lacaune breed. *Proceedings of the 3rd World Congress on Genetics applied to Livestock Production. Lincoln, Nebraska. Vol. IX*, 658-664. Editado por G. E. Dickerson y R. K. Johnson, Lincoln, Nebraska.
- F. Barillet y M. Roussely, 1986. Amélioration génétique de la composition du lait de brebis. Strategie raisonnée à l'échelle d'une population ovine. *11èmes Journées de la Recherche Ovine et Caprine. Paris*, 316-341.
- F. Barillet y D. Boichard, 1987. Studies on dairy production of milking ewes. I.-Estimates of genetic parameters for total milk composition and yield. *Génétique, Sélection, Evolution*, 19: 459-474.
- F. Barillet y M. Roussely, 1987. Mejora genética del ovino lechero en Francia: balance y perspectivas. *ITEA*, 72: 3-22.
- F. Barillet, 1989. Expression de la production laitière à la traite des brebis Lacaune en système allaitement x traite mécanique. *Proceedings of the 4th International Symposium on the Machine Milking of Small Ruminants. Tel Aviv, Israel*, 463-495. Editado por Int.committee., Wageningen Pers, Wageningen.
- F. Barillet, 1990a. Les objectifs et les programmes d'amélioration génétique en brebis laitières. *Options Méditerranéennes*, 12: 39-46.
- F. Barillet, 1990b. *Amélioration génétique des brebis laitières. Seminario avanzado sobre mejora de la calidad en la producción del ovino de leche*. 102 páginas. CIHEAM-IAMZ, Zaragoza.
- F. Barillet y D. Boichard, 1994. Use of first lactation test-day data for genetic evaluation of the Lacaune dairy sheep. *Proceedings of the 5th World Congress on Genetics applied to Livestock Production. Guelph, Canada. Vol. 18*, 111-114. Editado por Scientific committee, Guelph, Canada.
- F. Barillet, 1997. Genetics of milk production. En: *The genetics of the sheep*, 539-564. Editado por L. Piper y A. Ruvinsky, CAB International, Oxford.
- F. Barillet, C. Marie, y J. M. Astruc, 1997. Selection for super traits or sub indices: A practical approach for dairy sheep. *Options Méditerranéennes série A*, 33: 121-130.
- F. Barillet, J. M. Astruc, F. Bocquier, M. Jacquin, G. Fraysse, G. Lagriffoul, C. Marie, O. Pellegrini, y F. Remeuf, 1998a. Influence des facteurs de production sur la composition chimique du lait valorisé en fromage: le cas du lait de brebis. *Basis of the quality of typical Mediterranean animal products. Proceedings of the International Symposium on basis of the quality of typical Mediterranean animal products. Badajoz and Zafra, Spain*, 128-144. Editado por J. C. Flamant, D. Gabiña, y M. Espejo Díaz, Wageningen Pers, Wageningen, The Netherlands.
- F. Barillet, E. Manfredi, y J. M. Elsen, 1998b. Genetic variation and associations for improving milk production and milk product qualities in sheep and goats. *Proceedings of the 6th world congress on genetics applied to livestock production*.



- Armidale, Australia. Vol. 24, 129-136. Editado por Organising committee, Armidale, Australia.*
- F. Barillet, C. Marie, M. Jacquin, G. Lagriffoul, y J. M. Astruc, 2001a. The French Lacaune dairy sheep breed: use in France and abroad in the last 40 years. *Livestock Production Science*, 71: 17-29.
- F. Barillet, R. Rupp, S. Mignon-Grasteau, J. M. Astruc, y M. Jacquin, 2001b. Genetic analysis for mastitis resistance and milk somatic cell score in French Lacaune dairy sheep. *Genetics, Selection, Evolution*, 33: 397-415.
- J. A. Baró, J. A. Carriedo, y F. San Primitivo, 1994. Genetic parameters of test day measures for somatic cell count, milk yield and protein percentage of milking ewes. *Journal of dairy science*, 77: 2658-2662.
- S. Belichon, A. Piacere, C. Larzul, y E. Manfredi, 1999. Définition du nouvel Index Combiné Caprin: introduction des matières grasses du lait dans l'objectif de sélection. *6èmes Rencontres Recherches Ruminants. Paris*, 235-238. INRA,
- I. Beltrán de Heredia, F. Arrese, E. Urarte, J. M. López de Munáin, D. Gabiña, y E. Ugarte, 1989. La inseminación artificial con semen congelado en la raza Latxa: resultados preliminares. *ITEA, Vol. Extra 9: 250-252.*
- I. Beltrán de Heredia, 1995. *Estudio de la producción y de la calidad del semen de morueco de raza Latxa. Resultados obtenidos con distintas técnicas de congelación e inseminación.* Tesis doctoral, Facultad de Veterinaria, Universidad de Zaragoza. 326 páginas.
- I. Beltrán de Heredia, E. Urarte, F. Arrese, E. Ugarte, y M. J. Omaetxeberria, 1995. Control del fotoperíodo y de la temperatura en un centro de selección e inseminación artificial de ovino lechero. *ITEA, Vol. Extra 16: 437-439.*
- I. Beltrán de Heredia, F. Arrese, E. Ugarte, y E. Urarte, 1998. Estudio comparativo de dos sistemas de control del fotoperíodo sobre el testaje de los corderos. *Producción ovina y caprina, XXIII: 529-533.*
- I. Beltrán de Heredia y J. M. Arranz, 2001. Utilización de tratamientos fotoperiódicos en dos centros de IA (Ardiekin Arkaute el CIOP Ordiarp). Experimentaciones y aplicaciones prácticas. *Control de la reproducción ovina y melatonina. Seminario internacional Ceva Santé Animale*, 47-69. Ceva Santé Animale, Guadalajara.
- I. Beltrán de Heredia, F. Arrese, y E. Ugarte, 2001. Eficacia del tratamiento fotoperiódico (luz+melatonina) sobre los corderos de raza Latxa. *ITEA, Vol. Extra 22: 859-861.*
- I. Beltrán de Heredia, E. Ugarte, L. Bodin, y P. Chemineau, 2001. Actividad ovulatoria en primavera en ovejas de raza Latxa. *ITEA, Vol. Extra 22: 721-723.*
- J. Bernardo y A. Smith, 1994. *Bayesian theory*, John Wiley & Sons, Chichester, U.K., 586 páginas.

- N. G. Best, M. K. Cowles, y S. K. Vines, 1995. *Coda Manual version 0.30*. 41 páginas. MRC Biostatistics Unit, Cambridge, UK. <http://www.mrc-bsu.cam.ac.uk/bugs/welcome.shtml>
- N. G. Best, M. K. Cowles, y S. K. Vines, 1997. *Coda Manual version 0.40 (Addendum to Manual)*. 7 páginas. MRC Biostatistics Unit, Cambridge, UK. <http://www.mrc-bsu.cam.ac.uk/bugs/welcome.shtml>
- J. P. Bidanel, 1998. Benefits and limits for increasingly sophisticated models for genetic evaluation: the example of pig breeding. *Proceedings of the 6th World Congress on Genetics applied to Livestock Production*. Armidale, Australia. Vol.25, 577-584. Editado por Organising committee, Armidale, Australia.
- P. Bijma y J. A. Woolliams, 2000. On the relation between gene flow theory and genetic gain. *Genetics, Selection, Evolution*, 32: 99-104.
- A. Blasco, 1995. Los pesos económicos en mejora genética animal. *ITEA*, 91A(2): 59-79.
- A. Blasco, 2001. The Bayesian controversy in animal breeding. *Journal of animal science*, 79: 2023-2046.
- P. J. Boettcher, J. C. M. Dekkers, y B. W. Kolstad, 1998. Development of an udder health index for sire selection based on somatic cell score, udder conformation, and milking speed. *Journal of dairy science*, 81: 1157-1168.
- D. Boichard, B. Bonaiti, A. Barbat, y S. Mattalia, 1995. Three methods to validate the estimation of genetic trend for dairy cattle. *Journal of dairy science*, 78: 431-437.
- P. J. Bowman, P. M. Visscher, y M. E. Goddard, 1996. Customized selection indexes for dairy bulls in Australia. *Animal science*, 62: 393-403.
- E. W. Brascamp, 1984. Selection indices with constraints. *Animal breeding abstracts*, 52(9): 645-654.
- E. W. Brascamp, C. Smith, y D. R. Guy, 1985. Derivation of economic weights from profit equations. *Animal production*, 40: 175-180.
- R. M. Bruckmaier, G. Paul, H. Mayer, y D. Schams, 1997. Machine milking of Ostfriesian and Lacaune dairy sheep: udder anatomy, milk ejection and milking characteristics. *Journal of dairy research*, 64: 163-172.
- A. Buenger, V. Ducrocq, y H. H. Swalve, 2001. Analysis of survival in dairy cows with supplementary data on type scores and housing systems from a region of Northwest Germany. *Journal of dairy science*, 84: 1531-1541.
- N. D. Cameron, 1997. *Selection indices and prediction of genetic merit in animal breeding*, CAB International, Wallingford, U.K., 203 páginas.
- B. P. Carlin y S. Chib, 1995. Bayesian model choice via Markov chain Monte Carlo methods. *Journal of the Royal Statistical Society B*, 57: 473-484.

- A. Carta, S. R. Sanna, G. Ruda, y S. Casu, 1998a. Genetic aspects of udder morphology in Sarda primiparous ewes. *Milking and milk production of dairy sheep and goats. Proceedings of the Sixth International Symposium on the Milking of Small Ruminants. Athens, Greece*, 363-368. Editado por F. Barillet y N. P. Zervas, Wageningen Pers, Wageningen, The Netherlands.
- A. Carta, S. R. Sanna, y S. Casu, 1998b. Use of the equivalent mature ewe for the genetic evaluation of Sarda dairy sheep. *Proceedings of the 6th world congress on genetics applied to livestock production. Armidale, Australia. Vol. 24*, 173-176. Editado por Organising committee, Armidale, Australia.
- A. Carta, 2000. *Corso di aggiornamento: strumenti e metodi per il miglioramento genetico degli ovini. La valutazione morfo-funzionale delle mammelle ovine con particolare riferimento alla mungitura meccanica*. 14 páginas. CIFDA-Sicilia Sardegna, Cagliari, Italia.
- A. Carta, S. Casu, y S. R. Sanna, 2000. Analisi preliminare della cinetica di emissione del latte alla mungitura meccanica in pecore di razza Sarda. *Att: VIX Cong. Naz. SIPAOC, 1*, 199-202.
- A. Carta, S. Casu, y S. R. Sanna, 2001. Genetic aspects of udder morphology in the Sarda breed: relationships with milk yield. *Proc. XIV A.S.P.A. Congress, Firenze*, 7-9.
- S. Casu, F. Barillet, R. Carta, y S. Sanna, 1989. Amélioration génétique de la forme de la mamelle de la brebis Sarde en vue de la traite mécanique: Résultats préliminaires. *Proceedings of the 4th International Symposium on the Machine Milking of Small Ruminants. Tel Aviv, Israel*, 104-133. Editado por Int.committee, Wageningen Pers, Wageningen, The Netherlands.
- S. Casu, S. Deiana, S. Tolu, y A. Carta, 2000. Valutazione lineare della morfologia mammaria in pecore di razza Sarda: relazioni con le produzioni latte. *Att: VIX Cong. Naz. SIPAOC, 1*, 195-198.
- N. Charffeddine, 1998. *Selección por mérito económico global en el ganado vacuno frisón en España*. Tesis doctoral, ETSIA, Madrid. 209 páginas.
- N. Charffeddine y R. Alenda, 1998. Conceptos económicos en un programa de mejora genética en vacuno de leche. *ITEA, 94A(3)*: 179-205.
- N. Charffeddine y J. Pena, 2000a. Indices compuestos de tipo. *Frisona española*, 120: 44-45.
- N. Charffeddine y J. Pena, 2000b. Cambios en el componente morfológico del ICO. *Frisona española*, 120: p. 46.
- K. M. Charon, 1987. Genetic parameters of the morphological traits of sheep's udder. *38th Annual Meeting of the EAAP. Lisboa, 1987*, 1-6.
- S. Chib, 1995. Marginal likelihood from the Gibbs output. *Journal of the American Statistical Association*, 90: 1313-1321.

- L. F. De la Fuente, G. Fernández, y F. San Primitivo, 1996a. A linear evaluation system for udder traits of dairy ewes. *Livestock Production Science*, 45: 171-178.
- L. F. De la Fuente, E. Merino, T. López, y F. San Primitivo, 1996b. Problemática del programa de selección de la raza Churra. *ITEA*, 92A(3): 31-43.
- L. F. De la Fuente y F. San Primitivo, 1997. Amélioration génétique de la morphologie de la mamelle des brebis laitières. *Options Méditerranéennes série A*, 33: 143-152.
- L. F. De la Fuente, M. D. Pérez-Guzmán, M. H. Othmane, y J. Arranz, 1998. Amélioration génétique de la morphologie de la mamelle dans les races Churra, Latxa et Manchega. *Milking and milk production of dairy sheep and goats. Proceedings of the Sixth International Symposium on the Milking of Small Ruminants. Athens, Greece*, Editado por F. Barillet y N. P. Zervas, Wageningen Pers, Wageningen, The Netherlands.
- J. C. M. Dekkers, 1993. Theoretical basis for genetic parameters of herd life and effects on response to selection. *Journal of dairy science*, 76: 1433-1443.
- J. C. M. Dekkers y L. K. Jairath, 1994. Requirements and uses of genetic evaluations for conformation and herd life. *Proceedings of the 5th World Congress on Genetics applied to Livestock Production. Guelph, Canada. Vol.17*, 61-68. Guelph, Canada.
- J. C. M. Dekkers, P. V. Birke, y J. P. Gibson, 1995. Optimum linear selection indexes for multiple generations objectives with non-linear profit functions. *Animal science*, 61: 165-175.
- J. C. M. Dekkers, P. V. Birke, y J. P. Gibson, 1996. Multiple generation selection for non linear profit functions. *Proceedings of international workshop on genetic improvement of functional traits. Gembloux, Belgium. Interbull Bulletin 12*, 215-220.
- J. C. M. Dekkers y J. P. Gibson, 1998. Applying breeding objectives to dairy cattle improvement. *Journal of dairy science*, 81 suppl. 2: 19-35.
- A. Delacroix-Buchet, F. Barillet, y G. Lagriffoul, 1994. Caractérisation de l'aptitude fromagère des laits des brebis Lacaune à l'aide d'un Formagraph. *Le Lait*, 74: 173-186.
- C. Díaz, M. A. Toro, y R. Rekaya, 1999. Comparison of restricted selection strategies: an application to selection of cashmere goats. *Livestock Production Science*, 60: 89-99.
- V. Ducrocq, 2000. Calving ease evaluation of French dairy bulls with a heteroskedastic threshold model with direct and maternal effects. *Proceedings of the 2000 Interbull meeting. Bled, Slovenia. Interbull Bulletin 25*, 123-130.
- U. M. El Saied, J. A. Carriedo, L. F. De la Fuente, y F. San Primitivo, 1998a. Genetic and environmental estimations for test-day and standardized milk yield of dairy sheep. *Small Ruminant Research*, 27: 209-215.

- U. M. El Saied, J. A. Carriedo, y F. San Primitivo, 1998b. Heritability of test day somatic cell counts and its relationship with milk yield and protein percentage in dairy ewes. *Journal of dairy science*, 81: 2956-2961.
- U. M. El Saied, J. A. Carriedo, L. F. De la Fuente, y F. San Primitivo, 1999. Genetic parameters of lactation cell counts and milk and protein yields in dairy ewes. *Journal of dairy science*, 82: 639-644.
- A. Essl, 1998. Longevity in dairy cattle breeding: a review. *Livestock Production Science*, 57: 79-89.
- J. Estany y D. Sorensen, 1995. Estimation of genetic parameters for litter size in Danish Landrace and Yorkshire pigs. *Animal science*, 60: 315-324.
- EUSTAT, 2000. *Base de datos del EUSTAT*, Instituto Vasco de Estadística.
- FAOSTAT, 2001. FAOSTAT. FAO Statistical Databases. <http://apps.fao.org/default.htm>.
- G. Fernández, 1995. *Valoración genética de la morfología de la ubre en ganado ovino de aptitud láctea. Aplicación al programa de selección de la raza Churra*. Tesis doctoral, Facultad de Veterinaria, Universidad de León. 193 páginas.
- G. Fernández, J. A. Baró, L. F. De la Fuente, y F. San Primitivo, 1997. Genetic parameters for linear udder traits of dairy ewes. *Journal of dairy science*, 80: 601-605.
- J. C. Flamant, 1998. Opening address: L'origine des premiers symposiums internationaux sur la traite mécanique des petits ruminants. *Milking and milk production of dairy sheep and goats. Proceedings of the Sixth International Symposium on the Milking of Small Ruminants. Athens, Greece, 21-29*. Editado por F. Barillet y N. P. Zervas, Wageningen Pers, Wageningen, The Netherlands.
- M. Frey, A. Hofer, y N. Künzi, 1997. Comparison of models with a fixed or a random contemporary group effect for the genetic evaluation for litter size in pigs. *Livestock Production Science*, 48: 135-141.
- D. Gabiña, E. Urarte, y J. Arranz, 1986. Métodos de simplificación del control lechero cuantitativo. Aplicación a las razas ovinas del País Vasco. *Investigaciones agrarias: Producción y sanidad animales*, 1: 259-270.
- D. Gabiña, F. Arrese, J. Arranz, E. Urarte, I. Beltrán de Heredia, y J. M. López de Munáin, 1989. Heredabilidad y correlaciones genéticas de diversos criterios de estimación de la producción lechera en la raza Latxa. *ITEA*, Vol. Extra 9: 367-369.
- D. Gabiña, F. Arrese, y J. Arranz, 1991. Predicción de lactaciones a partir de datos parciales en la raza Latxa. *ITEA*, Vol. Extra 11: 325-327.
- D. Gabiña, F. Arrese, J. Arranz, y I. Beltrán de Heredia, 1993. Average milk yields and environmental effects on Latxa sheep. *Journal of dairy science*, 76: 1191-1198.
- D. Gabiña, E. Ugarte, y P. Santamaría, 2000. The definition of breeding objectives in the Latxa dairy sheep breed. *Options Méditerranéennes série A*, 43: 19-26.

- D. Gamerman, 1997. *Markov chain Monte Carlo*, Chapman & Hall, London, U.K., 245 páginas.
- L. A. García-Cortés, M. Rico, y E. Groeneveld, 1998. Using coupling with the Gibbs sampler to assess convergence in animal models. *Journal of animal science*, 441-447.
- A. E. Gelfand, K. Dey, y H. Chang, 1992. Model determination using predictive distributions with implementation via sampling-based methods. En: *Bayesian statistics 4*, 147-167. Editado por J. M. Bernardo, A. P. Berger, A. P. Dawid, y A. F. M. Smith, Oxford University Press, Oxford, U.K.
- A. E. Gelfand y D. K. Dey, 1994. Bayesian model choice: asymptotics and exact calculations. *Journal of the Royal Statistical Society B*, 56: 501-514.
- A. E. Gelfand, 1996. Model determination using sampling-based methods. En: *Markov chain Monte Carlo in practice*, 145-162. Editado por W. R. Gilks, S. Richardson, y D. J. Spiegelhalter, Chapman & Hall, London.
- A. E. Gelfand y S. K. Ghosh, 1998. Model choice: a minimum posterior predictive loss approach. *Biometrika*, 85: 1-11.
- N. Gengler, G. R. Wiggans, J. R. Wright, H. D. Norman, y C. W. Wolfe, 1997. Estimation of (Co)Variance components for Jersey type traits using a repeatability model. *Journal of dairy science*, 80: 1801-1806.
- D. Gianola y R. L. Fernando, 1986. Bayesian methods in animal breeding. *Journal of dairy science*, 63: 217-244.
- D. Gianola, 1999. *Bayesian methods of hypothesis testing. Curso celebrado en la ETSIA de Valencia en abril de 1999*. 28 páginas. Universidad Politécnica de Valencia, Valencia.
- J. P. Gibson y B. W. Kennedy, 1990. The use of constrained selection indexes in breeding for economic merit. *Theoretical and Applied Genetics*, 80: 801-805.
- J. P. Gibson, 1992. *Economic breeding plans. Nordic Graduate Course*. 174 páginas. Greve, Denmark.
- M. E. Goddard, 1983. Selection indices for non-linear profit functions. *Theoretical and Applied Genetics*, 64: 339-344.
- M. E. Goddard, 1998. Consensus and debate in the definition of breeding objectives. *Journal of dairy science*, 81 suppl. 2: 6-18.
- A. F. Groen, T. H. E. Mewissen, A. R. Vollema, y E. W. Brascamp, 1994. A comparison of alternative index procedures for multiple generation selection on non-linear profit. *Animal science*, 59: 1-9.
- A. F. Groen y J. Van Arendonk, 1995. *Breeding programmes. Lecture notes*. 58 páginas. Wageningen agricultural university, Wageningen.

- A. F. Groen, T. Steine, J. J. Colleau, J. Pedersen, J. Pribyl, y N. Reinsch, 1997. Economic values in dairy cattle breeding, with special reference to functional traits. Report of an EAAP-working group. *Livestock Production Science*, 49: 1-21.
- C. Han y B. P. Carlin, 2000. *MCMC methods for computing Bayes factors: a comparative review*. 34 páginas. University of Minnesota, Minnesota. <http://www.biostat.umn.edu/~brad/>
- E. Hanocq, 1993. *La gestión de las poblaciones de ovinos de aptitud lechera de raza Latxa y Manech. Informe final de beca*. 120 páginas. CIMA, Arkaute, Alava.
- E. Hanocq, E. Urarte, E. Ugarte, F. Arrese, D. Gabiña, J. Arranz, L. M. Oregi, M. V. Bravo, y I. Beltrán de Heredia, 1993. Situación y problemática del programa de mejora genética del ovino lechero de la Comunidad Autónoma del País Vasco. *Sustrai*, 30: 42-49.
- E. Hanocq, E. Urarte, E. Ugarte, F. Arrese, D. Gabiña, J. Arranz, L. M. Oregi, M. V. Bravo, y I. Beltrán de Heredia, 1993. Situación y problemática del programa de mejora genética del ovino lechero de la Comunidad Autónoma Vasca. *ITEA*, 89A(2): 143-161.
- E. Hanocq, D. Boichard, y J. L. Foulley, 1996. A simulation study of the effect of connectedness on genetic trend. *Genetics, Selection, Evolution*, 28: 67-82.
- D. L. Harris y S. Newman, 1994. Breeding for profit: synergism between genetic improvement and livestock production (a review). *Journal of animal science*, 72: 2178-2200.
- D. Hojman, 2000. Selección de ganado ovino para producción de leche. Experiencia en Israel. 2º *Foro Nacional de Ovino "Ribera del Duero"*. 5-7 de septiembre de 2000, 3 páginas. Aranda de Duero, Burgos.
- H. Hovenier, E. W. Brascamp, E. Kanis, J. H. J. Van der Werf, y A. P. A. M. Wassenberg, 1993. Economic values of optimum traits: the example of meat quality in pigs. *Journal of animal science*, 71: 1429-1433.
- A. E. Huisman, R. F. Veerkamp, y J. Van Arendonk, 2001. Different parameters for different random regression models to describe weight data of pigs. *52nd Annual Meeting of the EAAP. Budapest, Hungary 26-29 August 2001*, 1-7. Budapest.
- ICAR, 1995a. *Recording Guidelines. Appendices to the International Agreement of Recording Practices*. 160 páginas. ICAR, Rome. <http://www.icar.org/recordin.htm>
- ICAR, 1995b. *International Agreement of Recording Practices*. 7 páginas. ICAR, Rome. <http://www.icar.org/recordin.htm>
- Interbull, 2002. Interbull Guidelines for national & international genetic evaluation systems in dairy cattle with focus on production traits. *Interbull Bulletin*, 28: 1-27.
- R. E. Kass y A. Raftery, 1995. Bayes factors. *Journal of the American Statistical Association*, 90: 773-795.

- B. W. Kennedy, 1991. C.R. Henderson: the unfinished legacy. *Journal of dairy science*, 74: 4067-4081.
- J. T. Key, L. R. Pericchi, y A. Smith, 1999. Bayesian model choice: what and why? En: *Bayesian statistics 6*, 343-370. Editado por J. M. Bernardo, A. P. Berger, A. P. Dawid, y A. F. M. Smith, Oxford University Press, Oxford, U.K.
- J. Kuha, 2001. Model assessment and model choice: an annotated bibliography. <http://www.stat.psu.edu/jkuha/msbib/biblio.html>.
- J. Labussière, D. Dotchewski, y J. F. Combaud, 1981. Caractéristiques morphologiques de la mamelle des brebis Lacaune. Méthodologie pour l'obtention des données. Relations avec l'aptitude à la traite. *Annales de Zootechnie*, 30: 115-136.
- J. Labussière, 1983. Etude des aptitudes laitières et de la facilité de traite de quelques races de brebis de "Bassin Méditerranéen". Résultats préliminaires obtenus au 16 mai 1983. *III Symposium internacional de ordeño mecánico de pequeños rumiantes. Valladolid, España, 730-803*. Editado por Comité español, Sever-Cuesta, Valladolid.
- J. Labussière, 1988. Review of physiological and anatomical factors influencing the milking ability of ewes and the organization of milking. *Livestock Production Science*, 18: 253-274.
- D. Laloë, F. Phocas, y F. Méniéssier, 1996. Considerations on measures of precision and connectedness in mixed linear models of genetic evaluation. *Genetics, Selection, Evolution*, 28: 359-378.
- H. Larroque y V. Ducrocq, 2001. Relationships between type and longevity in the Holstein breed. *Genetics, Selection, Evolution*, 33: 39-59.
- A. Legarra, J. Arranz, I. Beltrán de Heredia, y E. Ugarte, 1999. Sistema de calificación de morfología mamaria en ovejas de raza Latxa: Resultados preliminares. *ITEA*, Vol.Extra 20: 345-347.
- A. Legarra y E. Ugarte, 2001. Genetic parameters of milk traits in Latxa dairy sheep. *Animal science*, 73: 407-412.
- A. Legarra, E. Ugarte, I. Beltrán de Heredia, y J. Arranz, 2001. Parámetros genéticos y respuesta a diferentes índices de selección de caracteres de morfología mamaria en la raza Latxa. *ITEA*, Vol.Extra 22: 24-26.
- B. Lindhe, 1968. Model simulation of AI-breeding within a dual purpose breed of cattle. *Acta Agriculturae Scandinavica*, 18: 33-40.
- P. López-Romero, R. Rekaya, y M. J. Carabaño, 2001. Comparación de modelos de regresión aleatoria aplicados a datos longitudinales de producción de leche utilizando factores de Bayes. *ITEA*, Vol.Extra 22: 158-160.
- M. F. Luo, G. R. Wiggans, y S. M. Hubbard, 1997. Variance component estimation and multitrait genetic evaluation for type traits of dairy goats. *Journal of dairy science*, 80: 594-600.



- C. Marie, M. Jacquin, M. R. Aurel, F. Paille, D. Porte, P. Autran, y F. Barillet, 1998. Déterminisme génétique de la cinétique d'émission du lait selon le potentiel laitier en race ovine de Lacaune et relations phénotypiques avec la morphologie de la mamelle. *Milking and milk production of dairy sheep and goats. Proceedings of the Sixth International Symposium on the Milking of Small Ruminants. Athens, Greece*, 381-388. Editado por F. Barillet y N. P. Zervas, Wageningen Pers, Wageningen, The Netherlands.
- C. Marie-Etancelin, S. Casu, R. Rupp, A. Carta, y F. Barillet, 2001. New objectives of selection related to udder health, morphology and milkability in dairy sheep. *52nd Annual Meeting of the EAAP. Budapest, Hungary 26-29 August 2001*, 16 páginas.
- G. A. María, 1988. *Estudio y puesta a punto de un método simplificado de control lechero cuantitativo en la raza ovina Latxa y su inclusión en el plan de selección*. Tesis doctoral, Facultad de Veterinaria, Universidad de Zaragoza. 319 páginas.
- G. A. María, D. Gabiña, J. Arranz, y E. Urarte, 1990. Estudio de diversas alternativas para incluir caracteres de composición de leche en el programa de selección de la raza Latxa. *ITEA*, 86A(2): 113-122.
- A. P. Mavrogenis, C. Papachristoforou, P. Lysandrides, y A. Roushias, 1988. Environmental and genetic factors affecting udder characteristics and milk production in Chios sheep. *Génétique, Sélection, Evolution*, 20: 477-488.
- P. McCullagh y J. A. Nelder, 1989. *Generalized Linear Models*, Chapman & Hall, London, 511 páginas.
- K. Meyer, 1984. Estimates of genetic parameters for milk and fat yield for the first three lactations in British Friesian cows. *Animal production*, 38: 313-322.
- K. Meyer y R. Thompson, 1984. Bias in variance and covariance component estimators due to selection on a correlated trait. *Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie*, 101: 33-50.
- K. Meyer, S. Brotherstone, y W. G. Hill, 1987. Inheritance of linear type traits in dairy cattle and correlations with milk production. *Animal production*, 44: 1-10.
- F. Minvielle, 1990. *Principes d'amélioration génétique des animaux domestiques*, Les Presses de l'université Laval, Québec, 211 páginas.
- R. A. Mrode, G. J. T. Swanson, y C. M. Lindberg, 2000. Genetic correlations of somatic cell count and conformation traits with herd life in dairy breeds, with an application to national genetic evaluations for herd life in the United Kingdom. *Livestock Production Science*, 65: 119-130.
- A. Neumaier y E. Groeneveld, 1998. Restricted Maximum Likelihood estimation of covariances in sparse linear models. *Genetics, Selection, Evolution*, 30: 3-26.
- S. Newman y R. W. Ponzoni, 1994. Experience with economic weights. *Proceedings of the 5th world congress on genetics applied to livestock production. Guelph, Canada. Vol. 18*, 217-223. Editado por Scientific committee, Guelph, Canada.

- M. Newton y A. Raftery, 1994. Approximate bayesian inference with the weighted likelihood bootstrap. *Journal of the Royal Statistical Society B*, 56: 3-48.
- L. M. Oregui, R. Ruiz, y A. Pérez de Arenaza, 2001a. Modelización de la respuesta lechera de los rebaños a diferentes dietas. *ITEA*, Vol. Extra 22: 427-429.
- L. M. Oregui, A. Pérez de Arenaza, y R. Ruiz, 2001b. Necesidades nutritivas y estrategias de alimentación en ovino en el período de ordeño. *Ovis*, 76: 43-54.
- M. E. Othmane, 1995. *Composition du lait de brebis et rendement fromager individuel. Etude génétique*. Tesis Master of Science, CIHEAM-IAMZ. Zaragoza. 125 páginas.
- M. H. Othmane, J. A. Fuertes, y F. San Primitivo, 1995. Estimación indirecta del rendimiento quesero individual en ganado ovino. *ITEA*, Vol. Extra 12: 741-743.
- H. Pasternak y J. I. Weller, 1993. Optimum linear indices for non-linear profit functions. *Animal production*, 58: 43-50.
- M. D. Pérez-Guzmán, J. J. Jurado, M. Serrano, y V. Montoro, 1996. El programa de selección en la raza ovina manchega. *ITEA*, 92A(3): 22-30.
- A. Piacère y N. Bouloc, 1996. Le nouvel index combiné. *La Chevre*, 213: 22-25.
- A. Piacère, E. Manfredi, y P. Lahaye, 1998. Analyse génétique de la morphologie des chèvres Saanen et Alpines françaises. *Milking and milk production of dairy sheep and goats. Proceedings of the Sixth International Symposium on the Milking of Small Ruminants. Athens, Greece*, 375-380. Editado por F. Barillet y N. P. Zervas, Wageningen Pers, Wageningen, The Netherlands.
- M. Piles, 2000. *Análisis bayesiano de los efectos de la selección por velocidad de crecimiento sobre las curvas de crecimiento y la calidad de la canal y de la carne de conejo*. Tesis doctoral, Universidad Politécnica de Valencia. 166 páginas.
- A. Pirisi, A. Murgia, y M. F. Scintu, 1994. Predictions of yield of Pecorino Romano and Pecorino Sardo cheese from protein and fat contents of ewe milk. *Scienza e tecnica lattiero casearia*, 45(5): 476-483.
- M. Plummer, 2001. R-Coda. <http://www-fis.iarc.fr/coda/>.
- R. W. Ponzoni, K. D. Atkins, S. A. Barwick, y S. Newman, 1998. Taking breeding objective theory to application: experiences with the programs "OBJECT" and "BREEDOBJECT". *Proceedings of the 6th world congress on genetics applied to livestock production. Armidale, Australia. Vol. 25*, 375-378. Editado por Organizing committee, Armidale, Australia.
- R. L. Quaas y C. R. Henderson, 1976. *Selection criteria for altering the growth curve*. *Mimeo*. 6 páginas. Cornell University, USA.
- R. L. Quaas, 1988. Additive genetic model with groups and relationships. *Journal of dairy science*, 71: 1338-1345.

- A. E. Raftery, 1996. Hypothesis testing and model selection. En: *Markov chain Monte Carlo in practice*, 163-188. Editado por W. R. Gilks, S. Richardson, y D. J. Spiegelhalter, Chapman & Hall, London.
- W. M. Rauw, E. Kanis, E. N. Noordhuizen-Stassen, y F. J. Grommers, 1998. Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review. *Livestock Production Science*, 56: 15-33.
- R. Rekaya, 1997. *Análisis bayesiano de datos de producción en los días del control para la selección de caracteres lecheros*. Tesis doctoral, ETSIA, Madrid. 161 páginas.
- R. Rekaya, K. A. Weigel, y D. Gianola, 2001. Application of a structural model for genetic covariances in international dairy sire evaluations. *Journal of dairy science*, 84: 1525-1530.
- A. Reverter, B. L. Golden, R. M. Bourdon, y J. S. Brinks, 1994. Detection of bias in genetic predictions. *Journal of animal science*, 72: 34-37.
- A. Robertson, 1977. The effect of selection on the estimation of genetic parameters. *Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie*, 94: 131-135.
- F. San Primitivo y L. F. De la Fuente, 2000. Repercusiones del programa de selección sobre la oveja Churra. *Archivos de zootecnia*, 49: 39-43.
- S. R. Sanna, A. Carta, y S. Casu, 1997. (Co)variance component estimates for milk composition traits in Sarda dairy sheep using a bivariate animal model. *Small Ruminant Research*, 25: 77-82.
- S. R. Sanna, A. Carta, y S. Casu, 2001. *Lo stato attuale dello schema di selezione della pecora di razza Sarda*. 11 páginas. Istituto Zootecnico e Caseario per la Sardegna, Olmedo, Italia.
- A. Sanz-Parra, J. Barandika, I. Beltrán de Heredia, F. Arrese, A. Hurtado, R. A. Juste, B. Oporto, D. García Crespo, y A. L. García-Pérez, 2001. Patrón de resistencia genética al scrapie en ganado ovino de raza Latxa. *ITEA*, Vol. Extra 22: 66-68.
- SAS, 1987. *SAS/STAT Guide for Personal Computers, Version 6 Edition*, SAS Institute Inc., Cary, NC, 1028 páginas.
- SAS, 1996. *SAS/STAT Software: Changes and Enhancements through Release 6.11*, SAS Institute Inc., Cary, NC, 1094 páginas.
- J. M. Satagopan, B. S. Yandell, M. Newton, y T. C. Osborn, 1996. A bayesian approach to detect quantitative trait loci using Markov chain Monte Carlo. *Genetics*, 144: 805-816.
- M. Schneeberger, S. A. Barwick, G. H. Crow, y K. Hammond, 1992. Economic indices using breeding values predicted by BLUP. *Journal of animal breeding and genetics*, 109: 180-187.
- Scilab group, 2000. *Introduction to Scilab. User's guide*. 143 páginas. INRIA, Rocquencourt - Le Chesnay Cedex (France). <http://www-rocq.inria.fr/scilab/>

- M. E. Seldas, J. J. Jurado, M. García, V. Montoro, y M. D. Pérez-Guzmán, 1998. Primeros resultados de la morfología mamaria en ganado ovino manchego. *ITEA*, 94A(3): 226-235.
- M. Serrano, M. D. Pérez-Guzmán, V. Montoro, y J. J. Jurado, 1996. Genetic parameters estimation and selection progress for milk yields in Manchega sheep. *Small Ruminant Research*, 23: 51-57.
- M. Serrano, M. D. Pérez-Guzmán, V. Montoro, y J. J. Jurado, 2001. Genetic analysis of udder traits in Manchega ewes. *52nd Annual Meeting of the EAAP. Budapest, Hungary 26-29 August 2001*, 1 páginas.
- F. T. Shultz, 1986. Formulation of breeding objectives for poultry meat production. *3rd World Congress on Genetics applied to Livestock Production. Lincoln, Nebraska. Vol. X*, 215-227. Editado por G. E. Dickerson y R. K. Johnson, Lincoln, Nebraska.
- SICA-CREOM, 1999. Reflexion sur l'integration de la richesse dans le schema de sélection. En: *Travaux et recherches. Compte rendu d'activité 1998*, 83-91. Editado por SICA-CREOM, SICA-CREOM Pyrénées Atlantiques, Ordiarp, France.
- SICA-CREOM, 2000. Pointages de la mamelle. En: *Travaux et recherches. Compte rendu d'activité 1999*, 95-96. Editado por SICA-CREOM, SICA-CREOM Pyrénées Atlantiques, Ordiarp, France.
- D. Sorensen, 1999. *Gibbs sampling in quantitative genetics. Internal report no. 82*. 191 páginas. Danish Institute of Animal Sciences, Foulum, Denmark.
- D. Sorensen, A. Vernerisen, y S. Andersen, 2000. Bayesian analysis of response to selection: a case study using litter size in Danish Yorkshire pigs. *Genetics*, 156: 283-295.
- M. K. Sorensen, J. Jensen, y L. G. Christensen, 2000. Udder conformation and mastitis resistance in Danish first-lactation cows: heritabilities, genetic and environmental correlations. *Acta Agriculturae Scandinavica (A)*, 50: 72-82.
- D. J. Spiegelhalter, N. G. Best, y B. P. Carlin, 1998. *Bayesian deviance, the effective number of parameters, and the comparison of arbitrarily complex models*. 31 páginas. University of Minnesota, Minnesota.
- D. J. Spiegelhalter, N. G. Best, B. P. Carlin, y A. van der Linde, 2001. *Bayesian measures of model complexity and fit. Research report 2001-013*. 31 páginas. University of Minnesota, Minnesota. <http://www.biostat.umn.edu/~brad/>
- R. Thompson, 2001. Statistical validation of genetic models. *Livestock Production Science*, 72: 129-134.
- E. Ugarte, R. Alenda, y M. J. Carabaño, 1992. Fixed or random groups in genetic evaluations. *Journal of dairy science*, 75: 269-278.
- E. Ugarte, E. Urarte, F. Arrese, J. Arranz, y I. Beltrán de Heredia, 1994. Coste económico del programa de mejora genética y selección de las ovejas de raza Latxa y

- Carranzana en la Comunidad Autónoma del País Vasco. *Actas de la VII Reunión Nacional sobre Mejora Genética Animal. Lleida, 21-22 de abril de 1994*,
- E. Ugarte, E. Urarte, F. Arrese, J. Arranz, I. Beltrán de Heredia, y D. Gabiña, 1995a. Technical organization and economic needs of the breeding programme of Latxa and Carranzana dairy sheep in the Spanish Basque Country. *Options Méditerranéennes série A*, 11: 155-164.
- E. Ugarte, E. Urarte, J. Arranz, F. Arrese, I. Beltrán de Heredia, L. M. Oregi, M. V. Bravo, y D. Gabiña, 1995b. Estructura y organización técnica del programa de mejora genética y selección de las ovejas de raza Latxa y Carranzana en la Comunidad Autónoma del País Vasco. *Ciencias veterinarias*, XIV: 267-286.
- E. Ugarte, E. Urarte, F. Arrese, J. Arranz, L. Silió, y C. Rodríguez, 1996a. Genetic parameters and trends for milk production of blond-faced Latxa sheep using bayesian analysis. *Journal of dairy science*, 79: 2268-2277.
- E. Ugarte, E. Urarte, J. Arranz, y F. Arrese, 1996b. Programa de mejora genética y selección de las ovejas de raza Latxa y Carranzana en la Comunidad Autónoma Vasca y Navarra: problemas que presenta su aplicación práctica. *ITEA*, 92A(3): 11-21.
- E. Ugarte, E. Urarte, J. Arranz, F. Arrese, y D. Gabiña, 1997a. Data collection system in Latxa and Carranzana sheep breeding programme. *Options Méditerranéennes série A*, 33: 93-96.
- E. Ugarte, E. Urarte, J. Arranz, F. Arrese, C. Rodríguez, y L. Silió, 1997b. Introducción de grupos genéticos en la evaluación de ovejas Latxa cara negra. *ITEA*, Vol. Extra 18: 397-399.
- E. Ugarte, R. Ruiz, D. Gabiña, y I. Beltrán de Heredia, 2001a. Impact of high-yielding foreign breeds on the Spanish dairy sheep industry. *Livestock Production Science*, 71: 3-10.
- E. Ugarte, A. Legarra, I. Beltrán de Heredia, y J. Arranz, 2001b. Udder morphology: a new trait to introduce in the Latxa breeding programme. *52nd Annual Meeting of the EAAP. Budapest, Hungary 26-29 August 2001*, 4 páginas.
- E. Urarte, D. Gabiña, y J. M. López de Munáin, 1987. La inseminación artificial ovina en la Comunidad Autónoma Vasca. Indices reproductivos medios y factores que afectan a su variabilidad. *ITEA*, Vol. Extra 7: 354-356.
- E. Urarte, J. Arranz, E. Ugarte, F. Arrese, L. M. Oregi, M. V. Bravo, y R. Ruiz, 1999. Organization of development structures in dairy Latxa (breed) sheep in the Autonomous Community of the Spanish Basque Country. *Options Méditerranéennes série A*, 38: 255-262.
- J. van Bebber, N. J. W. Reinsch, y E. Kalm, 1997. Accounting for herd, year and season effects in genetic evaluations of dairy cattle: a review. *Livestock Production Science*, 51: 191-203.

- C. P. Van Tassell, G. Casella, y E. J. Pollak, 1995. Effects of selection on estimates of variance components using Gibbs sampling and Restricted Maximum Likelihood. *Journal of dairy science*, 78: 678-692.
- L. D. Van Vleck, 1987. Contemporary groups for genetic evaluations. *Journal of dairy science*, 70: 2456-2464.
- L. D. Van Vleck, E. J. Pollak, y E. A. B. Oltenacu, 1987. *Genetics for the animal sciences*, W.H. Freeman and Company, New York, EE.UU., 391 páginas.
- L. Varona, C. Moreno, L. A. García-Cortés, y J. Altarriba, 1997. Model determination in a case of heterogeneity of variance using sampling techniques. *Journal of animal breeding and genetics*, 114: 1-12.
- L. Varona, L. A. García-Cortés, y M. Pérez-Enciso, 2001. Bayes factors for detection of Quantitative Trait Loci. *Genetics, Selection, Evolution*, 33: 133-152.
- W. N. Venables, D. M. Smith, y the R development core team, 2001. *An introduction to R*. 99 páginas. <http://cran.r-project.org/>
- B. Villanueva y B. W. Kennedy, 1990. Effect of selection on genetic parameters of correlated traits. *Theoretical and Applied Genetics*, 80: 746-752.
- P. M. Visscher, R. Thompson, y W. G. Hill, 1991. Estimation of genetic and environmental variances for fat yield in individual herds and an investigation into heterogeneity of variance between herds. *Livestock Production Science*, 28: 273-290.
- P. K. Vlachos y A. E. Gelfand, 2001. *On the calibration of Bayesian Model Choice Criteria*. 20 páginas. Carnegie Mellon University, Pittsburgh, Philadelphia, EE.UU. <http://lib.stat.cmu.edu/www/cmu-stats/index.html>
- Y. Wada y N. Kashiwagi, 1990. Selecting statistical models with information statistics. *Journal of dairy science*, 73: 3575-3582.
- D. Wagenaar, J. Van Arendonk, y M. Kramer, 1995. *Selection Index Program (SIP) User Manual*. 15 páginas. Wageningen. <http://www.zod.wau.nl/vf/>
- C. S. Wang, 1998. Implementation issues in bayesian analysis in animal breeding. *Proceedings of the 6th world congress on genetics applied to livestock production. Armidale, Australia. Vol. 25*, 481-488. Editado por Organizing committee, Armidale, Australia.
- S. J. Welham y R. Thompson, 1997. Likelihood ratio tests for fixed model terms using residual maximum likelihood. *Journal of the Royal Statistical Society B*, 59: 701-714.
- J. I. Weller, 1994. *Economic aspects of animal breeding*, Chapman & Hall, Padstow, U.K., 244 páginas.

- J. I. Weller, H. Pasternak, y A. F. Groen, 1996. Multiple generation selection for non linear profit functions. *Proceedings of international workshop on genetic improvement of functional traits. Gembloux, Belgium. Interbull Bulletin 12*, 206-214.
- R. A. Westell, R. L. Quaas, y L. D. Van Vleck, 1988. Genetic groups in an animal model. *Journal of dairy science*, 71: 1310-1318.
- B. W. Wickham, 1979. Genetic parameters and economic values of traits other than production for dairy cattle. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production. Vol. 39*, 180-193.
- J. B. M. Wilmink, 1996. Indices for super-traits versus total merit index: theoretical considerations and practical benefits. *Proceedings of the Open Session INTERBULL Annual Meeting. Veldhoven, The Netherlands. Interbull Bulletin 14*, 88-91. INTERBULL, Uppsala, Sweden.
- Y. Yamada, 1995. Are economic selection indices always superior to a desired gains index? *Theoretical and Applied Genetics*, 91: 655-658.