



Universitat Autònoma de Barcelona

DEPARTAMENT DE CIÈNCIA ANIMAL I DELS ALIMENTS

OPTIMITZACIÓ DE L'AVALUACIÓ  
GENÈTICA DE LA RAÇA BOVINA  
BRUNA DELS PIRINEUS

MARTA FINA I PLA

TESI DOCTORAL

Programa de Doctorat en Producció Animal

Bellaterra (Barcelona)

2013



**Departament de Ciència Animal i dels Aliments**



**Universitat Autònoma de Barcelona**

El treball d'investigació “**Optimització de l'avaluació genètica de la raça bovina Bruna dels Pirineus**” que ha estat realitzat per la Marta Fina i Pla i dirigit pel Dr. Joaquim Casellas i Vidal del Departament de Ciència Animal i dels Aliments de la Universitat Autònoma de Barcelona, es presenta com a requisit per a l'obtenció del grau de Doctor.

Bellaterra, quinze de juliol de dos mil tretze.

El director de Tesi,

La doctoranda,

Dr. Joaquim Casellas i Vidal

Marta Fina i Pla



*“Caminar a poc a poc i concentrat és la millor recepta per córrer fins molt lluny, sabent que l'autèntic repte és assaborir i apreciar cada quilòmetre del trajecte”*

*(Proverbi Zen)*

Mai aconseguiré donar les gràcies suficients a totes les persones que, d'una manera o altra, m'han ajudat a la consecució d'aquesta fita.

A tots, sapiguen que us estaré eternament agraïda pel vostre suport i confiança.



## RESUM

La raça bovina Bruna dels Pirineus és una raça càrnia autòctona de les àrees muntanyoses de Catalunya. Els treballs que conformen la present tesi doctoral pretenen optimitzar l'avaluació genètica que actualment es duu a terme en aquesta raça. Les anàlisis s'han realitzat a partir de 8.130 registres de pes al naixement i 1.245 registres de pes al deslletament de vedells nascuts entre els anys 1986 i 2010, i procedents de 12 i dos explotacions, respectivament. En aquest sentit, el primer dels treballs investiga dues fonts noves de variació genètica d'origen patern en els caràcters pes al naixement i pes al deslletament. En concret, la influència dels gens localitzats a la regió no autosòmica del cromosoma Y i la contribució de l'*imprinting* patern. S'ha determinat que la regió no autosòmica del cromosoma Y aporta un 2 % de la variància fenotípica del pes al naixement i un 6 % del pes al deslletament. A més, l'*imprinting* patern repercuteix en un 13 % de la variabilitat en el cas del pes al deslletament, però sense afectar al pes al naixement.

El segon treball explora la presència d'efectes genètics additius que influeixen la variabilitat residual en el pes al naixement, i caracteritza la tendència genètica dels diferents ramats després d'anys de selecció estabilitzadora per a aquest caràcter. El model de variàncies heterogènies amb els efectes sistemàtics del tipus de part i del ramat-any-estació, també contribuint al terme residual, ha obtingut el millor ajust estadístic, detectant-se variància genètica residual amb una correlació moderada i positiva de 0,44 respecte la variabilitat genètica directa. Es van observar tendències genètiques tant positives, com negatives i nul·les per als valors millorants directes, fet que suggereix l'aplicació real de criteris heterogenis de selecció per a aquest caràcter per part dels ramaders de la raça Bruna dels Pirineus. Per als efectes genètics residuals no es van detectar tendències genètiques rellevants a excepció d'un ramat que incrementava sistemàticament la variabilitat durant els darrers anys.

Finalment, a l'últim treball es descriu la presència de purga de la depressió endogàmica tenint en compte la contribució combinada de coeficients parcials de consanguinitat i del nombre de generacions transcorregudes entre l'individu consanguini i l'ancestre que origina la consanguinitat (de 1,5 a 7,5 generacions en aquestes anàlisis). En el cas de la Bruna dels Pirineus s'ha determinat un 14,6 % de vedells consanguinis amb una consanguinitat mitjana lleugerament inferior al 10 %. Aquests han representat el punt de partida per identificar un efecte decreixent

de la depressió endogàmica sobre el pes al naixement a mesura que augmentava la distància generacional entre l'individu consanguini i l'ancestre que originava la consanguinitat. A tall d'exemple, un coeficient de consanguinitat parcial del 15% originaria una reducció en el pes al naixement de més de mig quilogram si el seu origen es situa 1,5 generacions enrere, mentre que es reduiria a poc més de cent grams si l'ancestre responsable es troba a l'inici de la genealogia, a 7,5 generacions de distància.

En conjunt, aquests estudis aporten noves parametritzacions per capturar fonts de variabilitat genètica additiva que actualment escapen dels procediments sistemàtics d'avaluació genètica de la raça, així com modelen detalladament la contribució de la depressió endogàmica, la qual no s'acostuma a considerar en els models d'avaluació genètica. A més de la importància específica per a la Bruna dels Pirineus, les contribucions científiques derivades d'aquesta tesi doctoral representen un punt de partida molt destacable per a la indústria bovina càrnia d'arreu del món, optimitzant procediments d'avaluació que poden ser adaptats a la majoria de races.

**Paraules clau:** avaluació genètica, Bruna dels Pirineus, canalització, consanguinitat, model lineal mixt, pes al deslletament, pes al naixement, purga de la depressió endogàmica, variància genètica d'origen patern.



## SUMMARY

The *Bruna dels Pirineus* beef cattle breed is an autochthonous breed located in the mountainous regions of Catalonia. The researches involved in this dissertation aimed to optimize the genetic evaluation procedures currently used in this cattle breed. All analyses were performed on 8,130 records of birth weight and 1,245 records of weaning weight from calves born between years 1986 and 2010 from 12 and two herds, respectively. The first research studied two new sources of sire-specific genetic variance on birth and weaning weight. More specifically, this accounted for the contribution of loci located in the non-autosomal region of Y-chromosome and paternal imprinting. It has been demonstrated that the non-autosomal region of Y-chromosome contributed 2 % of the phenotypic variance of birth weight, whereas this percentage rose up to 6 % for weaning weight. Additionally, paternal imprinting accounted 13 % of the phenotypic variability of weaning weight, although without contributing on birth weight.

The second research evaluated the presence of additive genetic effects influencing residual variability of birth weight; moreover, this also characterized the within-herd genetic trend after several years of stabilizing selection. The model accounting for heterogeneous residual variance included two systematic effects in the residual term (birth type and herd-year-season) and obtained the best goodness-of-fit. This model detected a relevant source of residual additive genetic variability, that being moderately and positively correlated with direct additive genetic variability (genetic correlation: 0.44). Positive, negative and even null within-herd genetic trends were described for direct genetic effects, these suggesting heterogeneous selection criteria across herds. Focusing on residual genetic effects, there were not relevant within-herd genetic trends with the only exception of one herd that systematically increased residual variability during last years.

The last research described the purge of inbreeding depression on birth weight in the *Bruna dels Pirineus*, after accounting for the combined contribution of partial inbreeding coefficients and the number of generations between the inbred calf and the ancestor originating identity-by-descent (from 1.5 to 7.5 generations in our case). The data set included a moderate percentage of inbred calves (14.6 %), with the average inbreeding coefficient being slightly smaller than 10 %. The effect of inbreeding depression on birth weight decreased when increasing the

number of generations between the inbred calf and the ancestor originating identity-by-descent. As a representative example, a 15% partial inbreeding coefficient reduced birth weight in ~500 g or ~100 g, depending on the number of generations elapsed (1.5 and 7.5 generations, respectively).

As a whole, these studies contribute novel parameterizations capturing new sources of additive genetic variability; note that they currently escape from systematic procedures of genetic evaluation in the *Bruna dels Pirineus* beef cattle breed. Moreover, inbreeding depression has been modeled in detail, and this parameterization can be updated in a broad range of genetic evaluation models. It is important to note that in addition to the relevance for the *Bruna dels Pirineus* itself, scientific developments and results from this dissertation must be viewed as a very appealing starting point for the beef industry worldwide, optimizing genetic evaluation procedures that could be applied to the majority of breeds.

**Key words:** birth weight, *Bruna dels Pirineus*, canalization, genetic evaluation, inbreeding, mixed linear model, purge of inbreeding depression, sire-specific genetic variance, weaning weight.

Índex	Pàgina
<b>CAPÍTOL I. INTRODUCCIÓ</b>	<b>1</b>
1. HISTÒRIA DE LA RAÇA BRUNA DELS PIRINEUS	3
1.1. ORÍGENS	3
1.2. CRONOLOGIA DEL CREIXEMENT NOMBRE D'EXPLOTACIONS	9
1.3. FETS DESTACABLES AL LLARG DE LA HISTÒRIA DE LA FEBRUPI	11
1.4. CONCURSOS MORFOLÒGICS	13
1.5. LLIBRE GENEALÒGIC	14
2. DESCRIPCIÓ MORFOLÒGICA I PRODUCTIVA	17
2.1. CARACTERÍSTIQUES GENERALS I REGIONALS	17
3. SISTEMA DE PRODUCCIÓ	21
4. SITUACIÓ ACTUAL DE LA BRUNA DELS PIRINEUS	23
4.1. Distribució geogràfica	23
4.2. Cens i estructura de les explotacions	24
5. EL PROGRAMA DE CONTROL DE RENDIMENTS	26
5.1. CONTROL DE RENDIMENTS	26
5.1.1. Recollida de dades de camp	26
5.1.2. Registre en suport informàtic	29
5.1.3. Informació final que es genera	29
5.2. CONTROL DE RENDIMENTS A L'ESCORXADOR	30
5.3. CONTROL DE RENDIMENTS AL CENTRE DE TESTATGE	30
5.3.1. Animals que entren a la prova	31
5.3.2. Testatge al centre	33
5.3.3. Desenvolupament del testatge i publicació dels resultats	50
5.3.4. Resultats preliminars obtinguts des de l'inici a l'actualitat.	50
6. PROGRAMA DE MILLORA GENÈTICA	53

6.1. DEFINICIÓ D'UN PROGRAMA DE MILLORA	53
6.2 AVALUACIÓ GENÈTICA	57
6.2.1. Metodologia general	57
6.2.2. Avaluació genètica per al pes al naixement.	58
6.2.3. Avaluació genètica per al pes al deslletament	60
6.2.4. Avaluació genètica per a la facilitat de part.	60
<b>CAPÍTOL II. OBJECTIUS</b>	<b>63</b>
<b>CAPÍTOL III. REVISIÓ BIBLIOGRÀFICA</b>	<b>67</b>
1. MILLORA DEL BESTIAR DOMÈSTIC	69
1.1. ANTECEDENTS HISTÒRICS	69
1.2. GENÈTICA QUANTITATIVA	71
1.3. IRRUPCIÓ DE LA INFERÈNCIA BAYESIANA	73
1.4. PROGRAMES DE MILLORA GENÈTICA EN BOVINS	74
2. REFINAMENTS GENÈTICS	78
2.1. VARIÀNCIA GENÈTICA ADDITIVA AMB ORIGEN PATERN	78
2.1.1. L'efecte del cromosoma Y	78
2.1.2. L'efecte de l'imprinting patern	79
2.2. VARIÀNCIA GENÈTICA RESIDUAL: ANÀLISI DE CANALITZACIÓ	80
2.3. PURGA DE LA DEPRESSIÓ ENDOGÀMICA	81
<b>CAPÍTOL IV. MATERIALS I MÈTODES</b>	<b>87</b>
1. POBLACIÓ I FONTS DE DADES	89
2. ANÀLISI DE L'IMPRINTING PATERN I L'EFECTE DEL CROMOSOMA Y	91
2.1. MODELS OPERATIUS	91
2.2. DESENVOLUPAMENT BAYESIÀ	93

2.3. CADENES DE MARKOV MONTE CARLO	94
2.4. COMPARACIÓ DE MODELS	95
<b>3. ANÀLISI DE CANALITZACIÓ</b>	<b>96</b>
3.1. MODELS ANALÍTICS	96
3.2. COMPARACIÓ DE MODELS	97
3.3. TENDÈNCIA GENÈTICA	99
<b>4. ANÀLISI DE LA PURGA DE LA DEPRESSIÓ ENDOGÀMICA</b>	<b>100</b>
4.1. MODELS OPERACIONAL	100
4.2. FUNCIONS DE PONDERACIÓ PER A	100
4.3. IMPLEMENTACIÓ BAYESIANA	101
4.4. COMPARACIÓ DE MODELS	103
<b>CAPÍTOL V. RESULTATS</b>	<b>107</b>
<b>1. VARIÀNCIA GENÈTICA ADDITIVA D'ORIGEN PATERN</b>	<b>109</b>
1.1. CARACTERITZACIÓ FENOTÍPICA I GENEALÒGICA	109
1.2. COMPARACIÓ DE MODELS	112
1.3. COMPONENTS DE VARIÀNCIA	113
<b>2. ANÀLISI DE CANALITZACIÓ</b>	<b>118</b>
2.1. VARIABILITAT FENOTÍPICA DEL PES AL NAIXEMENT	118
2.2. COMPARACIÓ DE MODELS	119
2.3. EFECTES SISTEMÀTICS	120
2.4. COMPONENTS DE VARIÀNCIA	121
2.5. TENDÈNCIES GENÈTIQUES	124
<b>3. PURGA DE LA DEPRESSIÓ ENDOGÀMICA</b>	<b>127</b>
3.1. CONSANGUINITAT I PARTICIÓ DE LA CONSANGUINITAT	127
3.2. COMPARACIÓ DE MODELS	128
3.3. ESTIMACIÓ DE PARÀMETRES	129

<b>CAPÍTOL VI. DISCUSSIÓ</b>	<b>133</b>
1. VARIÀNCIA GENÈTICA ADDITIVA D'ORIGEN PATERN	135
1.1. DADES FENOTÍPIQUES DE LA BRUNA ELS PIRINEUS	135
1.2. COMPARACIÓ DE MODELS	136
1.3. COMPONENTS DE VARIÀNCIA I ESTIMACIONS DELS LLINATGES PATERNS	137
2. ANÀLISIS DE CANALITZACIÓ	139
2.1. CARACTERITZACIÓ FENOTÍPICA	139
2.2. COMPARACIÓ DE MODELS I FONTS SISTEMÀTIQUES D'HETEROGENEÏTAT	139
2.3. COMPONENTS DE VARIÀNCIA	141
2.4. TENDÈNCIES GENÈTIQUES	142
3. ANÀLISIS DE LA PURGA DE LA DEPRESSIÓ CONSANGUÍNA	144
3.1. CONSANGUINITAT A LA BRUNA DELS PIRINEUS	144
3.2. DEPRESSIÓ ENDOGÀMICA A LA BRUNA DELS PIRINEUS	145
<b>CAPÍTOL VII. CONCLUSIONS</b>	<b>151</b>
<b>CAPÍTOL VIII. BIBLIOGRAFIA</b>	<b>157</b>
<b>ANNEXES</b>	<b>177</b>

# Índex Taules

# Pàgina

Taula 1. Nombre d'explotacions i vaques presents a les diverses comarques de Catalunya que consten inscrites al llibre genealògic de la raça (Font: dades de la FEBRUPI).	24
Taula 2. Nombre d'animals en control per dos dels caràcters d'interès productiu de la raça Bruna dels Pirineus (Font: dades de la FEBRUPI).	25
Taula 3. Criteris establerts per al racionament del pinso que han de menjar els vedells del centre de testatge, en funció del seu pes viu.	34
Taula 4. Escala de notes de comportament segons GRANDIN (1993).	36
Taula 5. Resum de les analítiques sanguínies per al gen de la doble gropa a tots els animals que han passat pel centre de testatge.	43
Taula 6. Resultats dels estadístics descriptius obtinguts en l'estudi d'ultrasonografia (FINA i col·l., 2010 i 2011).	45
Taula 7. Resultats preliminars de qualitat seminal dels toros joves del centre de testatge.	48
Taula 8. Resum del total d'animals que han assolit cada classificació en el centre de testatge (Als tres primers testatges no es va realitzar aquesta classificació).	49
Taula 9. Resum de la procedència comarcal i quantitat d'animals que han passat pel centre de testatge des dels seus inicis fins a l'actualitat.	51
Taula 10: Resum dels resultats obtinguts en cada sèrie de testatge.	52
Taula 11. Descripció dels criteris de selecció de les races bovines càrnies espanyoles i catalana.	77
Taula 12. Models computacionals que combinen els paràmetres lineals i quadràtics dels efectes de purga i depressió endogàmica sobre el pes al naixement a la Bruna dels Pirineus.	104
Taula 13. Nombre de registres (n), mitjana i error estàndard (EE) per al pes al naixement i al deslletament a la raça Bruna dels Pirineus, distribuïts per sexe, tipus de part i edat de la vaca al part.	109
Taula 14. Resultats del DIC per als diferents models sobre pes al naixement i pes al deslletament. Els models inclouen els efectes de l' <i>imprinting</i> patern i del cromosoma Y (model YI), només l' <i>imprinting</i> patern (model IN), només l'efecte del cromosoma Y (model YN) o cap dels dos efectes (model NN). Tres cadenes independents de <i>Markov Monte Carlo</i> han estat llançades per a l'anàlisi Bayesiana de cada model analític.	113
Taula 15. Mida efectiva de les cadenes de mostreig per al pes al naixement i al deslletament sota els models YN i YI, respectivament.	115
Taula 16. Components de variància per al pes al naixement i pes al deslletament a la raça Bruna dels Pirineus.	116
Taula 17. Dades fenotípiques per al pes al naixement a la raça Bruna dels Pirineus.	118
Taula 18. Rondes d' <i>stepwise</i> per a la selecció del model de variàncies heterogènies. Els models han estat comparats en termes de DIC (SPIEGELHALTER i col·l., 2002).	121
Taula 19. Components de variància per als dos models d'anàlisi del pes al naixement a la Bruna dels Pirineus.	123

Taula 20. Nombre i percentatge d'individus consanguinis a la base de dades de la Bruna dels Pirineus per al caràcter pes al naixement.	128
Taula 21. DIC per als deu models computacionals combinant els efectes lineal ( $\lambda$ ) i quadràtic ( $\lambda_q$ ) dels paràmetres de purga i els efectes lineal ( $\delta$ ) i quadràtic ( $\delta_q$ ) de la depressió consanguínia. Cal tenir en compte que els paràmetres que no són inclosos als models són arbitràriament fixats a 0.	130
Taula 22. Mitjana i error estàndard (EE) posterior per al paràmetre lineal de ponderació de la consanguinitat ( $\lambda_1$ ) i l'efecte quadràtic de la depressió endogàmica ( $\delta_q$ ).	129



## Índex Figures

## Pàgina

Figura 1. Distribució geogràfica on actualment hi ha representació d'algun ramat de vaca Bruna dels Pirineus inscrit al llibre genealògic de la raça.	23
Figura 2. Resultats dels paràmetres genètics obtinguts (FINA i col·l., 2010 i 2011).	46
Figura 3. Representació de l'esquema del programa de millora genètica de la Bruna dels Pirineus.	55
Figura 4. Exemple d'un llinatge patern. El color gris fosc indica un llinatge actual, i els altres grisos indiquen llinatges que no s'han extingit però que aquí acaben la seva contribució quan arriben a una femella. La representació en quadres indica els mascles, i les rodones es refereix a les femelles. Cada individu es posiciona en funció de l'any de naixement, representat a l'eix d'ordenades de la figura. S'inclou el nom dels toros del llinatge principal, representat en color gris fosc.	92
Figura 5. Llinatges paterns (LIP) que contribueixen amb descendència durant els últims 5 anys (2006 al 2010), i percentatge de vedells mascles amb dades fenotípiques per al pes al naixement (a) i pes al deslletament (b).	111
Figura 6. Mitjana posterior dels efectes dels llinatges paterns (LIP) per pes al naixement (a) i pes al deslletament (b). Les barres negres representen els llinatges de toros que han aportat vedells durant els últims cinc anys (del 2006 al 2010) i les barres blanques corresponen a la resta de llinatges paterns.	117
Figura 7. Representació del valor millorant (VM) directe (eix d'abscisses) respecte el valor millorant residual (eix d'ordenades) per als toros reproductors. El diàmetre de cada punt identifica el nombre de descendents (entre 1 i 238 vedells).	123
Figura 8. Tendències genètiques de l'efecte genètic additiu directe (esquerra) i de l'efecte genètic additiu residual (dreta) per al pes al naixement a la raça Bruna dels Pirineus. S'inclouen els ramats 1 i 3 (a), 2 (b), 4 (c), 5 (d), 6 (e), 7 (f), 8 (g), 9 (h), 10 i 12 (i) i 11 (j). Cal tenir en compte que els punts negres descriuen la mitjana posterior de la mitjana del valor genètic (VMM), mentre que les barres mostren l'interval de credibilitat del 80 %. A més, cal tenir present que alguns anys s'han agrupat a efectes de càlcul encara que les seves mitjanes es representen de forma independent.	124
Figura 9. Exemples de càlcul del nombre de generacions transcorregudes entre individus. Els elements quadrats representen mascles i els rodons femelles. Entre parèntesi s'identifica el número de generacions i el coeficient de consanguinitat parcial referent a l'últim individu de la genealogia.	131
Figura 10. Ponderació del coeficient de consanguinitat parcial en funció del nombre de generacions entre l'individu consanguini i l'ancestre que origina la consanguinitat. La línia de color negre assumeix un coeficient de consanguinitat parcial constant de 0,25, la gris fosc de 0,15, i la gris clar de 0,05.	146
Figura 11. Evolució de la depressió endogàmica sobre el pes al naixement de vedells a la raça Bruna dels Pirineus en funció del nombre de generacions transcorregudes entre l'individu consanguini i l'individu que origina la consanguinitat. S'assumeix un coeficient de consanguinitat parcial constant de 0,15.	147

<b>Índex Imatges</b>	<b>Pàgina</b>
Imatge 1. Vaques de raça Bruna dels Pirineus pasturant als prats de la Cerdanya (anys 60; arxiu família Puig).	3
Imatge 2. Anvers (a) i revers (b) de les fitxes individuals d'animals de raça Bruna dels Pirineus a l'inici dels controls realitzats per SEMEGA (Font: arxiu de la FEBRUPI).	6
Imatge 3. Primera visita d'investigadors de la UAB a la muntanya del Rus de Castellar de N'Hug, el 21.07.1988.	7
Imatge 4 (esquerra) i 5 (dreta). Quadern de control i full d'exemple d'enregistrament de la informació (Font: arxiu de la FEBRUPI).	8
Imatge 6. Organigrama actual de la FEBRUPI.	11
Imatge 7. El semental "Puigsacalm" a l'edat de dos anys i quatre mesos, pasturant a la finca Can Margall (Cereja-Llívia, la Cerdanya).	14
Imatges 8 i 9. Vaques adultes a zones d'alta muntanya. A l'esquerra, prop del llac de les Bulloses (Carlit, Cerdanya francesa) i a la dreta a les muntanyes de la Val d'Aran (Lleida).	18
Imatge 10. Toro adult, anomenat "Pompeu", a les pastures de la Val d'Aran.	19
Imatges 11 i 12: Entrada principal del centre de testatge de Bon Repòs (Gavet de la Conca, Pallars Jussà, Lleida) i detall del poltre de contenció per immobilitzar els animals i de la bàscula a l'inici de la màniga de maneig.	31
Imatges 13 i 14: Vedells a la muntanya de la Val d'Aran (Lleida) on seran seleccionats per a la seva entrada al centre de testatge, i vedells ja dins les instal·lacions del centre.	32
Imatges 15 i 16. Balança que s'utilitza per al calibratge de les racions de pinso i ordinador que controla el racionament individual i col·lectiu.	33
Imatges 17 i 18. Tremuja d'emmagatzematge del pinso des d'on es reparteix a través d'una espiral transportadora cap a les tremuges dispensadores, i concs on s'hi diposita el farratge que menjaran <i>ad libitum</i> en el centre de testatge.	33
Imatge 19. Detall del mirall que s'utilitza per comprovar que no hi hagi cap taca blanca a la capa, en aquest cas a la zona esternal.	35
Imatges 20 i 21. Detalls de la bàscula que s'utilitza per a les pesades de control i del collar que porta cada animal per tal de programar-li la seva ració de pinso individualment.	36
Imatge 22. Descripció gràfica de les mesures que conformen el nivell de desenvolupament muscular.	38
Imatge 23. Descripció gràfica de les mesures que conformen el nivell de desenvolupament esquelètic.	39
Imatge 24. Descripció gràfica de les mesures que integren la categoria de les aptituds funcionals.	40
Imatge 25. Descripció gràfica de les mesures que integren altres mesures de conformació.	40
Imatges 26 i 27. Localització anatòmica de les mesures a realitzar i sonda lineal que s'utilitza en l'ecògraf.	44

Imatges 28 i 29: Zones que cal esquilar necessàriament per tal de prendre les mesures.	44
Imatges 30 i 31. Realització de la mesura de l'àrea del llom i imatge que en resulta a la pantalla de l'ecògraf.	44
Imatges 32 i 33. Realització de la mesura del greix subcutani i greix infiltrat en el múscul <i>Longissimus dorsi</i> i imatge que en resulta a l'ecògraf.	45
Imatges 34 i 35. Procediment de buidatge de les femtes del recte i estimulació de les glàndules bulbouretrals.	46
Imatges 36 i 37. Detall de l'electro-ejaculador que emet els estímuls elèctrics i recollida de l'ejaculat.	47
Imatge 38. Avaluació <i>in situ</i> de la viabilitat i les anomalies de l'ejaculat dels animals i fixació de les mostres per a la posterior avaluació exhaustiva.	47



**CAPÍTOL I.**  
**INTRODUCCIÓ**



# 1. HISTÒRIA DE LA RAÇA BRUNA DELS PIRINEUS

## 1.1. ORÍGENS

És ja prou conegut l'origen de la raça Bruna dels Pirineus, el qual es situa a les comarques dels Pirineus catalans a finals del segle XIX. Es descriu que prové d'una antiga fusió entre la vaca autòctona catalana que hi havia a les contrades muntanyoses amb exemplars de la raça *Parda Alpina* o *Schwitz*, provinents de Suïssa. Tal descripció té lloc a les primeres fonts escrites que assenyalen les importacions d'animals de raça suïssa a les comarques pirinenques, com la Val d'Aran, i altres com el Pallars Sobirà, el Pallars Jussà i l'Alta Ribagorça (MUJAL, 1998).

Originàriament, els animals de raça Bruna dels Pirineus tenien triple aptitud (carn, llet i treball), tot i que la seva evolució ha derivat cap a una raça eminentment càrnia. Això fou així a resultes de la poca adaptabilitat d'altres races càrnies que es van intentar introduir a base de creuar-les amb la població existent en aquells temps, i per la rusticitat dels exemplars de raça Bruna.



Imatge 1. Vaques de raça Bruna dels Pirineus pasturant als prats de la Cerdanya (anys 60; arxiu família Puig).

Aquesta expansió va comportar que, a principis dels anys vuitanta, una colla de ramaders inquiets per conservar i millorar aquesta raça va fer que es fundessin les primeres associacions de criadors, les quals van rebre suport de l'Administració pública. El primer cas va ser l'Associació de Bruna Alpina del Ripollès, l'any 1981, que va encarregar el control de les genealogies i el posterior seguiment del programa de millora genètica encaminada a la producció càrnia als Serveis de Millora i Expansió Ramadera i Genètica Aplicada (SEMEGA) de la Diputació de Girona (Monells, Girona). Posteriorment, a l'any 1984 es va constituir l'Associació

de Ramaders de Vaquí de Pastura del Lluçanès, amb l'objectiu de promoure i divulgar la millora genètica i sanitària del bestiar. Seguidament, l'any 1986, es va fundar l'Associació de Vaquí de Raça Bruna dels Pirineus (ABRUPI), formada pels ramaders del Lluçanès i de les comarques del Berguedà, Osona, Solsonès i una explotació del Maresme. Aquesta associació disposava de fitxes individuals (Imatge 2) que identificaven l'historial productiu de cada animal, on s'hi enregistraven les genealogies, els números d'identificació i de sanejament, i els pesos al naixement i als 100 dies d'edat dels vedells. A més a més, es van començar a fer qualificacions morfològiques i s'obtenia una puntuació de cada reproductor i la seva posterior classificació en diferents categories de mèrit. Al cap de dos anys, el 1988, ABRUPI comptava amb un cens de 1.500 caps de bestiar pertanyents a 37 explotacions, encara que només n'hi havia 800 que estaven en control (amb valoració morfològica i informació genealògica i productiva) i que pertanyien a 19 explotacions. Tot i aquest control, hi havia una mancança de reproductors de qualitat, situació que va fer plantejar la possibilitat de fer la recria conjunta d'alguns vedells mascles. Aquests, sotmesos a les mateixes condicions d'alimentació i control de pesatge, proporcionaven informació detallada dels seus índexs de creixement, és a dir, es van convertir en un primer testatge de futurs sementals. Aquest testatge es va realitzar a la finca Cal Rovira (Sagàs, Berguedà) i, durant quatre anys (1990 – 93), al final del període de recria, s'organitzava una subhasta pública en la qual es venien els vedells testats.

Aquell mateix any, el 1988, es constitueix l'Associació de Criadors de Vaca Bruna dels Pirineus del Flamicell, al Pallars Jussà. L'any següent va ser el torn de l'Associació de Ramaders de Raça Bruna de la Cerdanya, i al 1990 es crea l'Associació Professional de Ramaders de la Bruna dels Pirineus del Pallars Sobirà i la de l'Alta Ribagorça i, finalment, durant el 1995, la de l'Alt Urgell. El 25 d'octubre del 1990 es va constituir la Federació Catalana de la raça Bovina Bruna dels Pirineus (FEBRUPI) que engloba el total de les associacions ramaderes. A conseqüència de les creacions de les diferents associacions, l'antic Departament d'Agricultura, Ramaderia i Pesca (DARP) de la Generalitat de Catalunya, començà l'engranatge per considerar "l'agrupació racial Bruna dels Pirineus" una població amb base autòctona i es presentaren diferents propostes (com la del 1986 per part del sr. Eduard Torres, sobre un programa de rescat i millora) i informes tècnics (el 1988, per part dels veterinaris de les oficines comarcals del DARP, els senyors Manel Beneria, Antoni Mir, Joan Travè, Sebastià Illa, Eduardo García Nieto, Josep



Escales, Valentí Perpinyà, Jesús Batlle, i finalment la senyora Anna Martell el 1989) on es descrivia la situació de la població a Catalunya. Paral·lelament, ja el 1988, una Comissió Tècnica de la raça Bruna dels Pirineus feia l'esbós de la primera descripció morfològica de la raça (Berga, 8 març 1988), i fou el 1990 quan es publicà la creació del llibre genealògic de la raça (CATALUNYA. *Diari Oficial de la Generalitat de Catalunya* (17 setembre 1990), núm. 1.344) i la reglamentació del llibre genealògic (CATALUNYA. *Diari Oficial de la Generalitat de Catalunya* (1 octubre 1990), núm. 1.349). Això va suposar que, posteriorment a tot aquest treball, s'actualitzés el *Catálogo Oficial de Razas de Ganado de España* on s'inclou la Bruna dels Pirineus dins el grup de protecció especial, com a reconeixement oficial i exprés d'aquesta raça i perquè pogués optar a l'accés de subvencions oficials (ESPAÑA. *Boletín Oficial del Estado* (21 novembre 1997), núm. 279).

Aquesta cronologia impulsada per les administracions públiques va permetre l'adequació legal de la raça però, tot i així, les associacions, i més concretament els ramaders, van seguir amb la seva feina de seleccionar els millors animals. Per dur a terme aquesta selecció, però, cal basar-la en molts aspectes, encara que un dels més importants és el valor genètic dels animals pels caràcters d'interès productiu i/o reproductiu. Per aquest motiu, els ramaders de la Bruna dels Pirineus van establir contactes amb la Facultat de Veterinària de la Universitat Autònoma de Barcelona (UAB) per a posar en marxa el programa de millora genètica, així com també contactes amb el DARP de la Generalitat de Catalunya per al foment de l'estudi de la raça.

La primera visita d'investigadors i veterinaris de la UAB va tenir lloc a la muntanya del Rus, a Castellar de N'Hug, el juliol de 1988 (Imatge 3). L'octubre d'aquell mateix any es va signar el primer conveni de col·laboració entre la UAB i el DARP amb l'objectiu de "la realització d'un inventari d'explotacions de la Bruna dels Pirineus a Catalunya, la caracterització morfològica, l'estudi productiu i la proposta d'un Pla de Millora Genètica de la raça" dirigit pel Dr. Jesús Piedrafita Arilla. Aquest conveni es va prolongar anualment fins el 2011, i cada any s'informava dels avenços i estudis realitzats a través d'informes anuals. Actualment aquests convenis han deixat d'existir per culpa de la greu situació econòmica que hi ha establerta al territori.



Imatge 3. Primera visita d'investigadors de la UAB a la muntanya del Rus de Castellar de N'Hug, el 21.07.1988.



La realització de diferents estudis científics havia de ser una peça clau en l'avenç i desenvolupament del programa de millora genètica de la raça, a la vegada que permetria donar un valor afegit com a element de promoció de la Bruna dels Pirineus en mitjans científics i tècnics tant nacionals com internacionals. En aquest sentit, durant el bienni 1989 – 1990, s'engegà un estudi sobre el cens d'explotacions i d'animals, la proposta del programa de millora de la raça (30 de juny de 1989), el desenvolupament del programa informàtic que sustentaria el llibre genealògic de la raça (programat en suport dBase4 (Ashton–Tate Corporation, Torrance, CA, EUA) pel veterinari i informàtic, el Sr. Joaquim Roca al 1989), i la qualificació massiva dels animals de la població (a càrrec del veterinari Sr. Josep Llimós). Es van dissenyar uns quaderns de control (Imatges 4 i 5) per a la recollida de dades que es repartiren a tots els ramaders.

Durant l'any 1991 es van fer públiques les conclusions de l'estudi del DARP, on esmentaven una plantilla estable de controladors que qualificava la població per tal d'establir el ramat fundacional i es proposava monitorar el cycle sexual de les vaques i utilitzar alguns mascles d'inseminació artificial per a l'avaluació genètica de reproductors sobre una base genètica única per a tota la raça. Es publicaren els objectius de millora genètica i l'esquema de millora, fet que comportà l'inici d'una llarga sèrie de xerrades informatives sobre el programa de millora de la Bruna dels Pirineus. Durant el trienni 1992 – 1994, es realitza un estudi de l'estructura genètica de la Bruna dels Pirineus mitjançant polimorfismes bioquímics (JORDANA i

PIEDRAFITA, 1996). El 1992, el Grup de Sanejament Vaquí del Solsonès (GRUSVAS) organitzà el 1r concurs nacional de la Bruna dels Pirineus a Solsona, en el marc de la Fira de Sant Isidre. El trienni 1995 – 1997 es va concedir el projecte de recerca “*Characterisation and assessment of genetic aptitudes of European local beef cattle breeds for producing quality meat*” (FAIR – CT95 – 0702) amb finançament europeu i on la Bruna dels Pirineus hi era directament involucrada. També és quan es presentà la primera avaluació genètica amb un model animal amb propietats BLUP (*Best Linear Unbiased Prediction*) de les explotacions La Tria, La Torre i Can Carbó d’Osona, i de la Borda la Ribera del Pallars Sobirà. Durant l’any 1998 es presentaren dues tesis, la primera de màster per part de la Sra. M<sup>a</sup> Mercè Mujal i Cortinas, titulada “Anàlisi demogràfica i genètica de la vaca Bruna dels Pirineus”, i la segona doctoral per part de la Dra. Raquel Quintanilla Aguado, titulada “*Efectos maternos en el peso al destete del ganado vacuno de carne: Implicaciones en la estimación de parámetros genéticos y la evaluación genética*”. Ja a partir d’aquí són nombrosos els articles i escrits tècnics i científics, així com les comunicacions a congressos i xerrades informatives que s’han dut a terme. (Per a més detall, consultar l’adreça electrònica:

[http://www.brunadelspirineus.org/web\\_catala/publicacions.asp](http://www.brunadelspirineus.org/web_catala/publicacions.asp))

Imatge 4 (esquerra) i 5 (dreta). Quadern de control i full d’exemple d’enregistrament de la informació (Font: arxiu de la FEBRUPI).



**EXEMPLE D'ENREGISTRAMENT**

1445 88

Numero LLETRA	Numero TIPO	Sexo	Data part dia/mes	Numero LLETRA	V/F	Sexo	Peso kilograms	Data pesada dia/mes	Peso kilograms	Data pesada dia/mes	Observacions nota
8788176	9188101	1	1/1	001	V	F	38	2/1	247	2/07/95	VR
8888178	9188101	2	1/1	002	V	M	40	2/1	263	2/07/95	R
8788174	9188101	2	3/1	003	V	F	40	3/1	231	2/07/95	VR
9008193	9088025	4	11/1	004	V	F	38	12/1	253	2/07/95	VR
9188110	9288074	1	14/1	005	M	M	60	14/1			
9188121	9188101	2	22/1	006	V	F	54	23/1	236	2/07/95	VR
9088194	9088025	1	26/1	007	V	M	54	27/1			MANT ALS 3 MERS
9188136	9288074	1	2/2	008	V	M	52	2/2	254	25/07/95	VE
9088149	9288074	1	5/2	009	V	F	45	6/2	238	25/07/95	R
9188182	9188101	3	9/2	010	V	F	40	9/2	215	25/07/95	VE
9188182	9188101	3	9/2	011	V	M	36	9/2	219	25/07/95	VE
9208123	9088025	2	12/2	012	V	M	52	13/2	243	25/07/95	VE
8688047	9088101	1	15/2	013	V	F	48	15/2	220	25/07/95	VR
9088021	9088025	1	18/2	014	V	M	46	18/2	214	25/07/95	VE
9108007	9088025	1	22/2	015	V	F	38	23/2	193	25/07/95	VE

## 1.2. CRONOLOGIA DEL CREIXENT NOMBRE D'EXPLOTACIONS

Des de la creació de la FEBRUPI, a finals de l'any 1990, ha anat augmentant el nombre d'explotacions inscrites al programa de control de rendiments de la Bruna dels Pirineus. El nombre creixent d'aquestes explotacions permet complir amb els objectius de fomentar la millora i l'expansió de la raça.

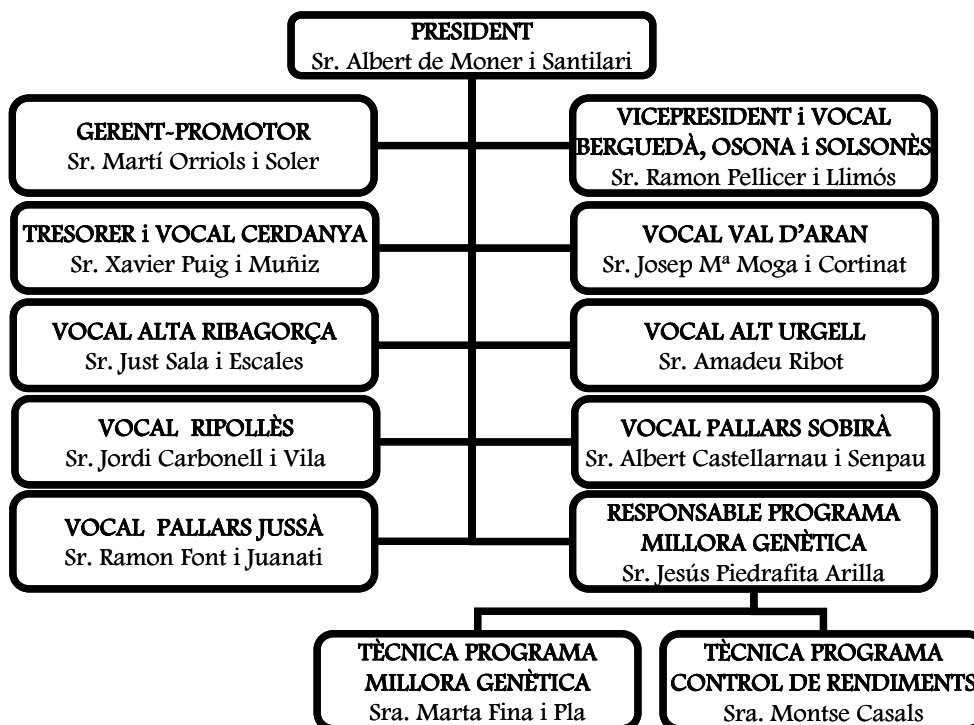
Al principi, al voltant de 50 explotacions van engegar el programa de control de rendiments. Cap a l'any 1995, un total de 77 explotacions de 9 comarques diferents amb un total de 1.740 pesades anuals al naixement i 648 al deslletament, ja formaven part del programa. L'any 2001, eren 74 ramaderies procedents de 7 comarques distintes les que aportaven un total de 1.892 pesades anuals al naixement i 625 al deslletament. El 2006, però, ja formaven part del programa de control de rendiments un total de 143 explotacions de 10 comarques, que van aportar 3.246 dades de pes al naixement i 1.567 dades de pes al deslletament al llarg d'aquell any. Dos anys més tard, el 2008, hi va haver una clara expansió de ramaderies inscrites al programa de control de rendiments, amb 295 ramaderies pertanyents a 16 comarques, i amb una aportació anual de 4.108 dades de pes al naixement i 3.069 de pes al deslletament. Un any més tard, al 2009, la informació generada ja arribava anualment als 5.549 dades de pes al naixement i 4.629 de pes al deslletament, fet que evidenciava l'expansió i consegüent consolidació del programa de control de rendiments.

L'aportació d'aquest històric de dades permet realitzar cada any l'avaluació genètica de la població. Tal com s'ha comentat anteriorment, la primera es presenta a l'any 1996 i es realitza per a quatre explotacions de dues comarques, les quals disposaven ja de dades de més de 100 vedells, condició indispensable per a la realització de l'avaluació genètica d'una explotació. Per dur-la a terme, s'assumeix un model animal lineal mixt avaluant els caràcters de pes al naixement i pes al deslletament intra-explotació, al no disposar de clars lligams genealògics entre les explotacions implicades. La resolució del model animal es fa a través de les equacions del model mixt que permet obtenir prediccions BLUP dels valors millorants dels animals i dels efectes materns per a cada caràcter. Al 2006 ja s'avaluen un total de 39 explotacions per al pes al naixement i 6 explotacions per al pes al deslletament, pertanyents a 7 i 5 comarques, respectivament. No és fins a l'avaluació genètica presentada l'any 2009 que es realitza una depuració important

de les dades i es fa l'avaluació conjunta per a totes les explotacions, fet que permet poder comparar els valors millorants estimats per al pes al naixement i al deslletament directament entre totes les ramaderies connectades. Això és gràcies a un estudi realitzat per TARRÉS i col·l. (2010) on s'aplica un procediment que mesura el grau de connexió genètica entre els ramats de la raça Bruna dels Pirineus. A partir d'aquesta novetat, s'efectuen les avaluacions genètiques per al pes al naixement de 88 ramaderies, i de 42 per al pes al deslletament, pertanyents a 9 comarques. L'any següent, el 2010, es realitza un estudi sobre l'heretabilitat de la facilitat de part (TARRÉS i col·l., 2010), fet que justifica la seva inclusió de forma rutinària en els procediments d'avaluació genètica de la raça. En total, s'avaluen 90 ramaderies per als caràcters de pes al naixement i pes al deslletament, i 44 ramaderies per a facilitat de part, d'un total de 9 comarques. L'any 2011, són avaluades 89 ramaderies per al pes al naixement i 73 per a la facilitat de part, de 10 comarques catalanes, i 50 ramaderies pel pes al deslletament, pertanyents a 9 comarques.

Actualment, la FEBRUPI té més de 330 explotacions inscrites, fet que l'obliga a dotar-se d'una estructura organitzativa complexa per tal de representar i defensar els interessos de tots els associats. És així que actualment està formada per un president, un gerent-promotor, un vicepresident, un tresorer, i un vocal de cada comarca (Imatge 6). Així mateix, gaudeix de l'assessorament d'un responsable del programa de millora genètica, de qui depèn l'àrea tècnica del programa de millora genètica i del programa de control de rendiments.

Imatge 6. Organigrama actual de la FEBRUPI.



### 1.3. FETS DESTACABLES AL LLARG DE LA HISTÒRIA DE LA FEBRUPI<sup>1</sup>

A l'inici de la creació de la FEBRUPI, una persona de gran autoritat moral i promotor del nom de la raça fou qui va ocupar el primer càrrec de la presidència, el Sr. Antoni Montañà i Salvans, qui anteriorment havia estat president de l'associació ABRUPI durant els anys 1986 al 1990. La seva legislatura va durar 4 anys, i va ser l'any 1994 quan va ser escollit el Sr. Joan Font i Carrera com a nou president de la FEBRUPI. Durant el seu mandat, es va crear el logotip de la raça Bruna dels Pirineus, la pàgina web, i es van iniciar molt suports en diferents projectes de recerca. Al mateix temps, dues persones van ser designades gerents de la Federació: el Sr. Xavier Font primerament, i el Sr. Martí Orriols posteriorment, accedint al càrrec l'any 2003 i fins a l'actualitat. És també durant el mandat del Sr. Font que s'engegà el centre de testatge de vedells de Bon Repòs (Gavet de la Conca, Pallars Jussà), firmant un conveni de col·laboració amb la Diputació de Lleida l'any 2002, i procedint a la inauguració del centre el 30 d'octubre del 2003.

<sup>1</sup> Bona part d'aquests fets van ser presentats a la xerrada "Records i Realitats: 20 anys amb la Bruna" del Dr. Jesús Piedrafita Arilla a l'Assemblea de FEBRUPI de l'any 2009 a la Torre de Capdella (Pallars Jussà).

Posteriorment, l'any 2004, va accedir a la presidència de la FEBRUPI el Sr. Albert de Moner i Santilari, que encara n'és actualment el president, encapçalant la seva tercera legislatura. Durant el seu mandat, es consolidà definitivament la Federació, i un important creixement i expansió del programa de control de rendiments, així com també la consolidació del centre de testatge. Es va concebre una línia important de màrqueting de la raça, modernitzant el logotip de la raça i de la Federació, i amb la creació de l'adhesiu de la vaca Bruna dels Pirineus, roba tèxtil amb els logos serigrafiats, així com també altres estris profitosos per als associats (granotes de treball, armilles, navalles, encenedors, etc,...). Es renovà la pàgina web i s'inicià l'organització de viatges per als socis de la Federació arreu de l'estat espanyol i d'Europa per visitar explotacions d'altres races bovines. Com a fet anecdòtic, l'any 2005 hi hagué una compareixença parlamentària a la Comissió d'Agricultura, Ramaderia i Pesca del Parlament de Catalunya per a informar sobre les activitats que es duïen a terme i les problemàtiques que afrontaven. Hi hagué una segona compareixença parlamentària durant l'any 2011. Altres activitats fomentades per la junta presidida pel Sr. de Moner han estat l'inici dels concursos nacionals itinerants per diverses comarques amb presència d'explotacions de raça Bruna dels Pirineus, dels quals ja se n'han realitzat nou edicions: l'any 2005 a la Seu d'Urgell (Alt Urgell), el 2006 a Ripoll (Ripollès), el 2007 a Sort (Pallars Sobirà), el 2008 a Salardú (Val d'Aran), el 2009 a la Seu d'Urgell (Alt Urgell), el 2010 a la Torre de Capdella (Pallars Jussà), el 2011 a Sant Esteve d'en Bas (la Garrotxa), i el 2012 i 2013 a Vic (Osona). Més activitats generades per aquesta junta són la creació de les jornades de portes obertes al centre de testatge per donar a conèixer els resultats dels vedells durant el testatge i les subhastes dels mascles a les diferents fires ramaderes. Finalment, cal destacar la presència de la Raça Bruna dels Pirineus a fires de renom nacional i internacional, com són l'EXPOAVIGA (Barcelona, 2004) i la *Feria Internacional de la Producción Animal* (FIGAN) de Saragossa (2011).

L'objectiu de la constitució de la FEBRUPI ha estat millorar la raça i estendre-la. En concret, els objectius són els següents:

1. *Fomentar la millora genètica i l'expansió de la raça Bruna dels Pirineus.*
2. *Promoure les associacions comarcals per al foment de la raça Bruna dels Pirineus.*
3. *Recolzar i coordinar les actuacions de les associacions locals i comarcals en la millora de la raça.*



4. *Coordinar i promoure la realització de fires i certàmens que mostrin i divulguin les qualitats de la raça.*
5. *Incrementar la productivitat dels ramats de la raça millorant el maneig i la gestió d'aquests i l'aprofitament dels recursos.*
6. *Promoure l'obtenció d'un producte final de qualitat i uns canals de comercialització propis per incrementar el valor afegit de l'activitat ramadera.*
7. *Realitzar totes les accions que siguin necessàries per a la promoció, gestió i foment del llibre genealògic de la raça Bruna dels Pirineus.*
8. *Representar i defensar els interessos de les associacions integrants davant d'organismes públics i privats.*
9. *Qualsevol altre objectiu que reporti beneficis per als ramaders criadors de la Bruna dels Pirineus així com també per als animals.*

#### 1.4. CONCURSOS MORFOLÒGICS

Anualment, la Federació organitza un concurs a nivell nacional per tal de donar a conèixer la raça a la societat i també amb la voluntat de ser un punt de trobada i de comerç entre els ramaders que tenen animals de la raça. Aquest certamen és itinerant i es realitza cada any en un lloc diferent entre tots els territoris on la Bruna dels Pirineus hi té presència. El 2009, per primer cop, es va repetir la ubicació del concurs i es va tornar a fer a La Seu d'Urgell, al mateix lloc on s'havia celebrat per primera vegada, i durant els anys 2012 i 2013 es va repetir a la localitat de Vic. Els ramaders s'han fet seu el concurs i, any rere any, hi assisteixen amb els seus animals, per mostrar-los i per veure'n d'altres.

Un dels actes més importants de la trobada és sempre la subhasta de vedells. La possibilitat de comprar i vendre futurs sementals a la subhasta és, de ben segur, un dels principals incentius que fa que cada any hi hagi més dificultats per encabir a les instal·lacions habilitades per al concurs tots els ramaders que desitgen prendre-hi part. A més, també hi assisteixen moltes altres persones només per la voluntat de contemplar els animals que s'hi exposen o per prendre part en qualsevol de les activitats que es realitzen. Un altre dels actes destacats que es fa cada any al concurs és l'apadrinament del millor vedell sortit del centre de testatge, per part d'alguna persona famosa. A tall d'exemple, durant el VII concurs nacional que es va realitzar a la Vall d'en Bas (La Garrotxa), el millor vedell del centre va ser apadrinat pel President de la Generalitat de Catalunya, el Molt Honorable Senyor

Artur Mas i Gabarró, que va posar el nom de “Puigsacalm” al futur semental (Imatge 7).

També és un acte destacat la presentació de les categories de vedelles amb desfilada dels exemplars cordejats i passejats a mà dels seus propietaris. La part més llarga del concurs, però, és la valoració del jutge (que és diferent cada any) de cadascun dels animals participants. Al final, els propietaris dels millors exemplars reben premis pels seus animals. La gran resposta dels ramaders ha fet que el concurs anés guanyant prestigi i que cada any es vagi millorant tant pel que fa a l'organització com a la presència de persones i animals.

Imatge 7. El semental “Puigsacalm” a l'edat de dos anys i quatre mesos, pasturant a la finca Can Margall (Cereja-Llívia, la Cerdanya).



## 1.5. LLIBRE GENEALÒGIC

Un llibre genealògic és qualsevol llibre, fitxer, registre o sistema informàtic gestionat per una associació de ramaders reconeguda oficialment o per un servei oficial, en el qual s'inscriu els animals d'una raça determinada, fent menció dels seus ascendents. La reglamentació específica dels llibres genealògics anomena una sèrie de continguts mínims en els mateixos (ESPAÑA. *Boletín Oficial del Estado* (27 enero 2009), núm. 23):

1. *La determinació de les característiques de la raça, inclosa la seva denominació, el prototip racial i el sistema de classificació.*
2. *Els mètodes específics utilitzats en la identificació dels animals.*

3. *La divisió del llibre genealògic, en cas d'existir diverses condicions d'inscripció dels animals en el llibre o diferents procediments de classificació dels animals inscrits en el llibre.*
4. *Els requisits per a la inscripció dels animals en el llibre genealògic.*
5. *Les mesures establertes per a garantir la fiabilitat de la filiació o control del parentesc.*
6. *En cas de sol·licitar el reconeixement per a la gestió del llibre genealògic d'una nova raça, indicar la duració del període de temps durant el qual és possible la inscripció d'animals en el registre fundacional.*

L'any 1973, el *Ministerio de Agricultura* d'Espanya va publicar un reial decret pel qual s'aprovaven les normes reguladores dels llibres genealògics i la comprovació dels rendiments del bestiar (ESPAÑA. *Boletín Oficial del Estado* (16 abril 1973), núm. 91). Posteriorment, el DARP, va publicar la regulació de la gestió dels llibres genealògics de bestiar (CATALUNYA. *Diari Oficial de la Generalitat de Catalunya* (9 gener 1985), núm. 502) i que alhora permetria establir convenis de col·laboració amb les associacions de ramaders. Com ja s'ha esmentat anteriorment, va ser a l'any 1990 que es va crear el llibre genealògic de la Bruna dels Pirineus i la seva normativa.

L'estructura de qualsevol llibre genealògic s'integra en diferents registres:

- A. **Registre Fundacional (RF):** és el registre on s'inscriuran aquells animals pertanyents a ramaderies amb una antiguitat mínima coneguda sota la propietat d'un mateix criador, i dels quals es coneix un cert grau d'ascendència i que tinguin una determinada puntuació a la valoració morfològica, tot això d'acord amb les normes establertes a la reglamentació del llibre genealògic de cada raça. En definitiva, i pel que fa al llibre genealògic de la Bruna dels Pirineus, podran inscriure's en aquest registre aquells mascles amb almenys 14 mesos i femelles de 24 o més mesos que s'adeqüin al prototipus racial i tinguin una qualificació morfològica amb una puntuació mínima de 60 punts les femelles i 70 els mascles.
- B. **Registre auxiliar (RA):** aquest registre està destinat a aquelles races que a l'establir el seu llibre genealògic tinguin exemplars no inscrits i exemplars d'origen nacional o d'importació. A més, s'hi podran inscriure aquells animals que, posseint els caràcters racials definits, tinguin la documentació genealògica que acrediti la seva ascendència parcialment completa o

totalment desconeguda. En el cas de la Bruna dels Pirineus, s'inclouran les vaques i toros que s'ajustin al prototipus racial i estiguin mancats d'antecedents genealògics registrats. Tot i així, les femelles han de tenir una edat superior als dos anys, tenir almenys un part acreditat, i un mínim de 60 punts de qualificació morfològica. Dins aquest registre s'establiran tres categories en funció de si no es coneix cap ancestre (RA A), es coneix una generació completa d'ancestres (RA B), o es coneixen dues generacions completes d'ancestres (RA C).

- C. Registre de Naixements (RN): és el registre que inclourà les cries obtingudes dels progenitors pertanyents al RF, al RA o al Registre Definitiu (RD).
- D. Registre Definitiu: és el registre on s'inscriuran els animals pertanyents al RN que hagin superat els nivells selectius que estableixin les reglamentacions especials de cada raça. Segons les de la Bruna dels Pirineus, en aquest registre s'hi inclouran tots els animals procedents del RN al complir els dos anys les femelles i els 14 mesos els mascles, que siguin descendents de pares inscrits al RF o al RD, tinguin una puntuació de 60 punts (les femelles) i 70 (els mascles), i un part controlat.
- E. Registre de Mèrits (RM): és aquell registre que inclou animals que, per les seves especials característiques genealògiques, morfològiques i productives, així ho mereixin.

El llibre genealògic es gestiona mitjançant l'aportació de dades al programa de control de rendiments i millora, que és una eina bàsica per a la productivitat ramadera i té un interès immediat per al ramader, ja que li permet conèixer amb precisió tot el que va succeint a la seva explotació. Per aquest motiu, cal que el control sigui eficaç i anotar cada dia tots els fets rellevants (cobriments, naixements, pesades, etc...) i enviar-les al centre encarregat de processar-les. Les característiques d'aquest programa de control de rendiments i millora es descriuen àmpliament a l'apartat 5.

## 2. DESCRIPCIÓ MORFOLÒGICA I PRODUCTIVA

### 2.1. CARACTERÍSTIQUES GENERALS I REGIONALS

Una condició indispensable per poder inscriure qualsevol animal en un registre d'animals adults d'un llibre genealògic d'una raça és l'adequació d'aquest a l'estàndard racial. Aquesta adequació es verifica mitjançant la qualificació morfològica dels seus animals a través de diferents paràmetres que engloben els aspectes externs: el seu pelatge, el comportament, etc., però bàsicament la seva morfologia.

Referent a la seva estètica, la qualificació morfològica que s'empra per definir l'adequació a l'estàndard racial dels exemplars de raça Bruna dels Pirineus (imatges 8, 9 i 10), es divideix en nou punts que es descriuen a continuació (CATALUNYA. *Diari Oficial de la Generalitat de Catalunya* (1 octubre 1990), núm. 1.349):

1. Cap i coll: el conjunt ha de ser de proporcions mitjanes i proporcionades. El perfil del cap ha de ser recte, encara que es poden tolerar perfils lleugerament còncaus. El front ample i pla. La mandíbula forta i ben dibuixada. Les orelles han de tenir una mida grossa i molts pèls blanquinosos a la seva part interna. Pel que fa al morro, és folgat, net i de narius amplis. Els ulls són grans, vius i gens enfonsats. En referència a les banyes, per als animals que les conservin, s'accepten en forma de lira baixa, són de secció rodona, color blanquinós i amb les puntes negres. El coll és recte, té llargària mitjana en les femelles i en els mascles és més curt i lleugerament convex a la línia superior. En ambdós sexes, però, ha de ser marcat. S'admet una papada sinuosa tot i que no exagerada.
2. Pit, espatlla i tòrax: El pit ha de ser ample i profund, albergant unes costelles planes, amples i ben arquejades. El ventre ha de ser ben desenvolupat, llarg i profund.
3. Creu, dors i lloms: La creu ha de ser poc elevada, poc marcada i ampla. Per tenir una bona puntuació morfològica, la línia dorsal ha de ser

uniformement recta. Els lloms han de ser també rectes i amples, i moderadament llargs.

4. Gropa i cua: la gropa ha de ser ben desenvolupada i horitzontal. El naixement de la cua ha de tenir una inserció ben marcada i estar alineada amb la gropa. Ha de descriure un arc suau, sense introduir-se en els ísquiums. En els mascles, aquest arc pot ser lleugerament més aixecat.
5. Cuixes: aquesta mesura ha de ser un compendi que englobi l'amplada, la llargària i la curvatura de les cuixes. En general, la musculatura ha de ser ben desenvolupada i de perfils convexos. Les cuixes ben descendides.

Imatges 8 i 9. Vaques adultes a zones d'alta muntanya. A l'esquerra, prop del llac de les Bulloses (Carlit, Cerdanya francesa) i a la dreta a les muntanyes de la Val d'Aran (Lleida).



6. Òrgans genitals i sistema mamari: Els testicles han de ser ben desenvolupats. Si parlem de les femelles, el braguer ha de tenir un volum mitjà i cal que tingui bones insercions, ben implantat. Els mugrons són de mida mitjana i d'implantació ampla. Són admissibles quarterons davanters lleugerament més desenvolupats que els posteriors.
7. Extremitats i aploms: les extremitats han de ser de longitud mitjana i fortes. Els ossos, lligaments i articulacions ben definits. Els diàmetres ossis de tipus mitjà. Els aploms s'han d'erigir rectes frontalment i equilibradament angulats a la visió lateral. Haurà de corregir-se la tendència a la disminució d'angulació (el que serien potes rectes). Les peülles són rodones i tancades. Els ungles forts i simètrics, i els travallons mitjans i correctament angulats.
8. Pell, pèl, capa i mucoses: La pell pot ser rosada o bruna, de tonalitat més clara que la capa, i gruixuda, elàstica i mòbil. El pèl és fi i espès, de llargada uniforme. El borló de la cua més fosc que la capa. La capa ha de ser de color

bru, amb diferents tonalitats uniformes. Presenta degradacions cromàtiques a nivell dels ulls, morro, aixella, braguer, baix ventre, cara interna de les extremitats i perineu. A la línia dorsal és freqüent un llistó degradat, que sol ser més marcat en els mascles. Les mucoses són rosades i el musell negre. Els unglots estan uniformement pigmentats, tot i que d'intensitat variable.

9. Mida i harmonia: el cos ha de ser harmònic, i en concordança per a la mida de l'exemplar.

Imatge 10. Toro adult, anomenat "Pompeu", a les pastures de la Val d'Aran.



Per a les ramaderies d'elit especialitzades en la producció de reproductors per vida, és una característica de gran importància l'harmonia general o la bellesa dels reproductors bovins. Aquest tipus de ramaderies suposen un petit percentatge de les ramaderies que exploten el bestiar de raça Bruna dels Pirineus. No obstant això, no s'ha de perdre de vista que l'harmonia general del bestiar respon, a més d'una qualitat racial, a la suma de diverses característiques funcionals que permeten suposar una major capacitat productiva o funcional dels reproductors. En aquest sentit, les característiques funcionals que el ramader hauria d'incloure a l'hora d'escollir els animals per a la seva explotació, a més d'una bona qualitat racial, són:

1. Bona capacitat de creixement, associada a la grandària adulta dels animals.
2. Bona facilitat de part a les femelles, associada a les dimensions de la gropa.
3. Bon caràcter carnisser, associat a les característiques de la canal.

4. Bons aploms, associats a la longevitat del reproductor i a la seva capacitat de pasturatge.

Tot i així, el mètode de classificació per regions corporals fa èmfasi en les particularitats estètiques de l'animal pressuposant correlacions inexistents entre l'aparença i la funció, impossibilitant el coneixement del valor real tant morfològic com funcional dels animals, fet que suposa un detriment en la millora genètica dels animals. En sí mateixa, la qualificació morfològica d'un animal ha de permetre estimar la capacitat del mateix per produir teixit muscular i, per tant, carn. En aquest sentit, seria bo que aquest concepte experimentés un canvi important del concepte de "bellesa exterior" al concepte de "bellesa funcional" per tal d'identificar els animals en funció de les característiques morfològiques i funcionals que els converteixen en excel·lents reproductors segons els objectius de selecció que es fixin des dels estaments de criadors d'aquesta raça.

Tenint en compte tot això, és important definir clarament els caràcters que són objecte de selecció en els programes de millora genètica, dels quals en cal definir bé les característiques de cada caràcter essencial i conèixer les diferències existents entre els animals, que ens permetran explicar les causes de superioritat d'un animal sobre l'altre i permetre al ramader planificar els creuaments que millorin la rendibilitat del seu bestiar. Aquest caràcters essencials, en una raça bovina càrnia, són el desenvolupament muscular o format carnisser, el desenvolupament esquelètic o grandària, la capacitat funcional o extremitats i aploms, i la qualitat racial. Tots aquests caràcters podran ser considerats com una variable contínua i amb estimació objectiva (i es poden qualificar amb una puntuació d'1 a 9), que permetran mantenir o millorar els formats dels animals adults de la raça i proporcionar la possibilitat de realització d'aparellaments correctius de defectes concrets que es trobin en animals harmònics en altres aspectes. Aquestes consideracions són la base tècnica del sistema descriptiu de qualificació morfològica contínua instaurat en els programes de selecció animal.



### 3. SISTEMA DE PRODUCCIÓ

Cal considerar que les àrees muntanyoses a Europa són molt rellevants en diferents àmbits, ja sigui per la seva gran diversitat paisatgística i ecològica, com també per la social i cultural (GARCÍA-MARTÍNEZ i col·l., 2006). En aquest sentit, cal tenir present que la ramaderia extensiva d'aquestes àrees contribueix tant en l'economia de la zona com en l'aspecte socioambiental i social, així com també en el desenvolupament rural (LAURENT i col·l., 2003). L'explotació dels animals de raça Bruna dels Pirineus en àrees de muntanya es realitza en règim extensiu, basat prioritàriament en la utilització directa dels recursos farratgers, amb una càrrega ramadera d'aproximadament 1 unitat de bestiar major per hectàrea de superfície agrària útil. Tot i així, depenent de l'època de l'any, els animals pasturen a diferents zones, cosa que implica que les vaques de cria no solen ser alimentades segons les seves necessitats teòriques al llarg del seu cicle de producció, sinó que alternen algunes èpoques de restricció alimentària. Aquestes restriccions poden ser més o menys acusades depenent de la zona geogràfica on es trobi l'animal o de la decisió que prengui el ramader per aconseguir uns costos de producció determinats. En aquest sentit, és important tenir en compte l'habilitat dels animals a adaptar-se a períodes de restriccions nutricionals més o menys llargs i la seva capacitat de mantenir els seus rendiments mentre fan un ús eficient dels recursos farratgers del moment (BLANC i col·l., 2006). En general, aquest sistema ha de pretendre maximitzar la producció buscant la combinació òptima entre els recursos farratgers que ofereix la finca i les necessitats alimentàries dels animals, fet que suposa que aquesta activitat ramadera es classifiqui com una economia de subsistència, amb un ús molt baix d'*inputs* externs (SERRANO I RUIZ, 2003).

La base organitzativa de les explotacions extensives de muntanya és l'ús diferenciat en el temps i espai de les diverses zones farratgeres i pastorals (CASASÚS, 1998). En primer lloc, trobem els prats i pastures de les valls, segats i conservats en forma de fenc o ensitjat per a l'alimentació de l'hivern, tot i que es poden aprofitar també en forma de pastura a partir de la tardor. En segon lloc, prats dels cims i ports de muntanya, que solen ser d'ús comunal i a altituds superiors a 1.500 metres, aprofitats exclusivament mitjançant pasturatge durant l'estiu. I en tercer lloc, les pastures de zones intermèdies situades a altituds inferiors als cims de

muntanya que el bestiar utilitza principalment a la primavera i a la tardor. La rotació dels animals suposa que a l'estiu pugin a cims i ports d'alta muntanya (habitualment són pastures comunals, com ja s'ha esmentat), a la primavera i a la tardor solen pasturar en zones intermèdies, i a l'hivern a les pastures del fons de les valls. Aquesta rotació és el que s'anomena un sistema vall-port, i es pot dur a terme a resultes de la bona adaptació d'aquests animals al medi, fet que permet que no hagin d'estar estabulats durant la major part de l'any. Sovint, si s'estabulen els animals és perquè es tracta de ramaderies d'alta muntanya on l'hivern és més fred i sobretot per aquells dies que les temperatures són excessivament baixes. En aquestes èpoques d'estabulació hivernal, l'alimentació del ramat sol ser a base dels recursos farratgers en forma de fencs i/o ensitjats. Tot i que no és una pràctica habitual, alguns ramats encara realitzen transhumàncies cap a comarques amb més bones temperatures i disponibilitat suficient de pastures. A tall d'exemple, hi ha explotacions de la Cerdanya i del Ripollès que passen els hiverns a l'Empordà, i explotacions del Berguedà que passen els estius a la Val d'Aran o al Pallars Sobirà. Antigament aquestes transhumàncies es realitzaven amb els ramats a peu, necessitant llargs dies de viatge per arribar al seu destí, i fent ús dels camins ramaders. Actualment, pocs ramats encara utilitzen aquest sistema, essent l'opció més usada la del transport del bestiar amb camions.

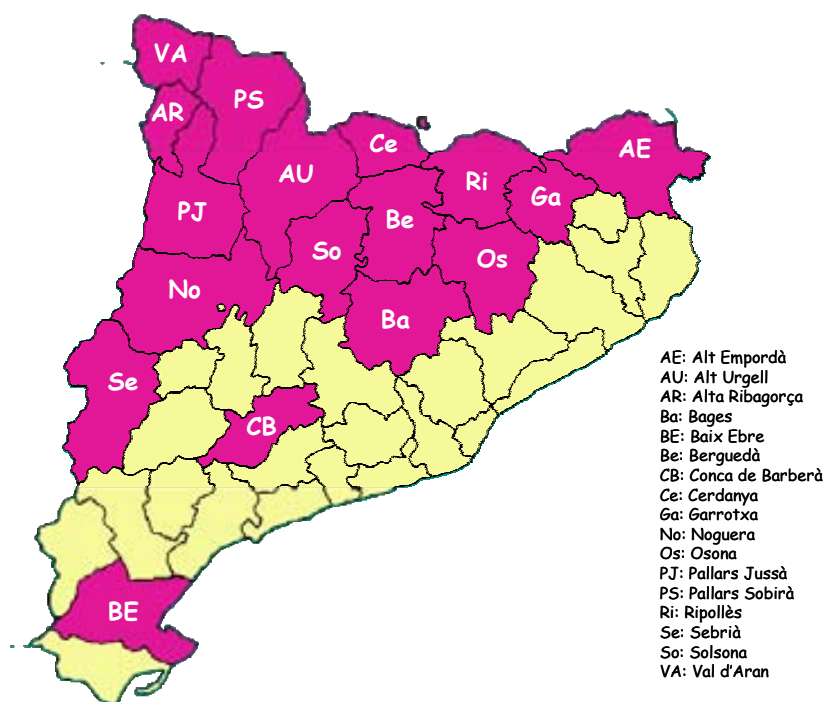
Els sistemes ramaders de muntanya han experimentat canvis al llarg dels anys, tant en la producció com en les tècniques de maneig. El producte comercial més important de les explotacions de vaca Bruna dels Pirineus són els vedells, que majoritàriament neixen a la primavera i són deslletats a finals d'estiu o principis de tardor (coincidint amb la baixada dels animals dels cims de les muntanyes). Aquests vedells tenen dues vies de comercialització completament diferenciades. Actualment hi ha una demanda important d'animals de cria (majoritàriament vedelles) com a futurs reproductors. En segon lloc, la resta de vedells es destinen a l'engreix; aquest comença quan el vedell es deslleta, amb una edat compresa entre els 5 i 8 mesos, i entre els 180 i 300 kg de pes viu (PIEDRAFITA i col·l., 2003). Un cop finalitzat, els animals es sacrifiquen aproximadament a l'any d'edat i amb pesos de canal lleugerament inferiors als 300 kg (TARRÉS i col·l., 2011).

## 4. SITUACIÓ ACTUAL DE LA BRUNA DELS PIRINEUS

### 4.1. DISTRIBUCIÓ GEOGRÀFICA

Qualsevol estudi demogràfic té per objectiu descriure l'estat de la població, és a dir, el seu cens efectiu i la seva composició tenint en compte diversos aspectes com són la distribució geogràfica, com està estructurada la població i el cens, així com d'altres aspectes com serien el sexe, l'edat i altres fenòmens que s'hi esdevenen, ja siguin la reproducció, la mortalitat o moviments entre ramats, que en determinen l'evolució al llarg dels temps (VU TIEN KANG, 1983). Fixant-nos en la distribució geogràfica de la Bruna dels Pirineus (Figura 1), les comarques amb un cens més important són les comarques pirinenques del Pallars Sobirà, el Pallars Jussà, l'Alta Ribagorça, el Ripollès i la Cerdanya, i en menor quantitat, el Berguedà, l'Alt Urgell, la Val d'Aran, i Osona. Més recentment també trobem representació d'exemplars de Bruna dels Pirineus a comarques com la de l'Alt Empordà, la Noguera, el Bages i la Conca de Barberà. La FEBRUPI agrupa la part més important dels ramaders d'aquesta raça.

Figura 1. Distribució geogràfica on actualment hi ha representació d'algun ramat de vaca Bruna dels Pirineus inscrit al llibre genealògic de la raça.



El fet que la representació d'exemplars de Bruna dels Pirineus a comarques que no són pròpiament les pirinenques i prepirinenques sinó comarques més properes al litoral i a zones menys elevades de la geografia catalana, explica la gran capacitat d'adaptació d'aquesta raça en qualsevol territori arreu de Catalunya.

#### 4.2. CENS I ESTRUCTURA DE LES EXPLOTACIONS

El cens d'animals de raça Bruna dels Pirineus es detalla a la Taula 1. Tot i així, els animals que realment contribueixen al programa de control de rendiments no són els que s'especifiquen a la Taula 1, sinó els de la Taula 2. Aquesta diferència tan marcada d'animals és deguda, en bona mesura, a resultes de l'aparició d'ajuts econòmics lligats a les races autòctones, fent augmentar la inscripció d'explotacions a la FEBRUPI, encara que moltes d'elles sense la participació activa dels seus animals en el programa de control de rendiments.

Taula 1. Nombre d'explotacions i vaques presents a les diverses comarques de Catalunya que consten inscrites al llibre genealògic de la raça (Font: dades de la FEBRUPI).

Comarca	Nombre d'explotacions	Nombre d'animals
ALT EMPORDÀ	1	20
ALT URGELL	25	901
ALTA RIBAGORÇA	39	2.017
BAGES	3	97
BAIX EBRE	1	29
BERGUEDÀ	21	1.211
CERDANYA	38	1.953
CONCA DE BARBERÀ	1	38
GARROTXA	1	113
NOGUERA	1	51
OSONA	4	450
PALLARS JUSSÀ	41	2.503
PALLARS SOBIRÀ	101	4.160
RIPOLLÈS	41	2.561
SEGRIÀ	2	197
SOLSONÈS	4	154
VAL D'ARAN	11	600
<b>TOTAL</b>	<b>335</b>	<b>17.055</b>

Aquesta dependència als ajuts governamentals ve lligada al fet que es tracta d'un tipus de ramaderia que s'adapta a les dures condicions de muntanya. Típicament, aquestes explotacions es localitzen a indrets caracteritzats per sòls pobres i pendents pronunciats i amb una varietat climàtica enorme que provoca uns rendiments baixos i on l'únic recurs destacable és el potencial farratger dels prats alpins, els quals només són aprofitables d'abril-maig fins a principis de novembre (LÓPEZ-I-GELATS, 2010). Aquestes condicions són les que afavoreixen a acollir-se a tots els incentius econòmics que proposa l'Administració pública.

Taula 2. Nombre d'animals en control per dos dels caràcters d'interès productiu de la raça Bruna dels Pirineus (Font: dades de la FEBRUPI).

Any de control	Pes al naixement	Pes al deslletament
2007	3.066	2.136
2008	4.108	3.069
2009	5.549	4.629
2010	5.568	4.203
2011	5.353	3.542
2012*	2.948	1.551

\* D'aquest any no es presenten totes les dades completes

Pel que fa a la grandària de les ramaderies de raça Bruna dels Pirineus, es pot observar a la Taula 1 que a les zones més muntanyoses la mitjana d'animals oscil·la entre 40 i 60 animals per explotació (per exemple, al Pallars Jussà i al Pallars Sobirà, respectivament), i en canvi a les zones prepíreniques el nombre mitjà d'animals que tenen les explotacions és més elevat (per exemple a la comarca d'Osona, la mitjana és de més de 100 animals). Això evidencia que a Catalunya, les produccions de vaques alletants estan lligades tradicionalment al medi rural amb produccions en extensiu i a petites o mitjanes ramaderies situades a zones desfavorides però que solen tenir races autòctones. Aquestes característiques les classifiquen com a un sistema de producció d'acord amb els nous requisits fixats per la Unió Europea en matèria de respecte mediambiental. De fet, la política agrària comunitària es sustenta en dos pilars, la política de preus i mercats, i la política de desenvolupament rural. En ella s'inclou un apartat important de conservació i gestió dels recursos naturals.

## **5. EL PROGRAMA DE CONTROL DE RENDIMENTS**

### **5.1. CONTROL DE RENDIMENTS A L'EXPLOTACIÓ**

El programa de control de rendiments suposa un instrument elemental per a la gestió de la producció ramadera. Permet aportar informació al llibre genealògic de la raça per tal de poder aconseguir una millora genètica dels diferents ramats. Les dades que se'n deriven permeten el control productiu de l'explotació de cada ramader, així com una sèrie d'informacions referents a dades estadístiques que permeten comparar productivament les diferents explotacions que formen part del llibre genealògic.

Els ramaders que segueixen el programa control de rendiments poden gaudir de la coneixença precisa de tot el que succeeix a la seva explotació. Un control eficaç implica anar anotant totes les incidències diàries que succeeixen a l'explotació: parts, pesades, cobriments, etc. Quan s'ha generat un cúmul considerable d'informació, cal enviar-la allà on es processen les dades, actualment gestionat per personal de la FEBRUPI, el qual informatitza i edita les dades. Aquesta presa de dades a l'explotació s'ha de convertir en una feina rutinària més de l'explotació, cosa que permetrà al ramader conèixer més efectivament els seus animals i saber en quina situació actual es troba el seu ramat.

En el cas de la Bruna dels Pirineus, el programa de control de rendiments consisteix en un conjunt d'apartats que es descriuran a continuació. Bona part d'aquesta informació s'ha obtingut de la documentació que hi ha disponible a la pàgina web de la raça Bruna dels Pirineus ([http://www.brunadelspirineus.org/web\\_catala/programa\\_control.asp](http://www.brunadelspirineus.org/web_catala/programa_control.asp)).

#### **5.1.1. Recollida de dades de camp**

Les dades que es generen a l'explotació cal que siguin convenientment anotades, ja que aquest registre suposa l'etapa inicial i fonamental del programa de control de rendiments. A més, cal tenir en compte que la qualitat dels resultats que es derivin del programa de control de rendiments dependrà de la veracitat i

exactitud de les dades facilitades. Totes les dades s'han de presentar en uns formularis creats per a tal efecte.

En el cas que sigui una explotació que s'inscrigui de nou al llibre genealògic, cal que ompli un registre d'inscripció de ramaderia amb totes les dades de l'explotació (nom de l'explotació, marca oficial, nom del titular, adreça postal, localitat, comarca, telèfon, adreça electrònica, etc). Llavors, caldrà donar d'alta tots els animals de l'explotació a través del formulari d'alta de vaca/toro. Aquest comunicat assenyala el començament de la vida productiva de l'animal. En el cas d'una vaca cal donar-la d'alta abans del primer cobriment, al voltant dels 24 mesos. I pel que fa als toros, s'hauria de donar d'alta als 14 – 15 mesos. Les informacions que s'anoten són el número de cròtal oficial, el nom de l'animal (si en té), la data de naixement, el sexe, la procedència (ja sigui un animal de la pròpia explotació o que provingui d'una altra explotació de raça pura) i les dades genealògiques de l'animal en qüestió (els cròtals oficials del pare i la mare, si se saben). Tanmateix, quan un animal acaba la seva vida productiva, cal comunicar-ho. La causa de baixa s'anota al full de baixa de vaca/toro, ja sigui perquè s'ha venut a una altra ramaderia, o per altres motius que caldrà especificar. Això permetrà mantenir actualitzat el cens de la ramaderia i el cens efectiu de la raça.

Per inscriure qualsevol animal és condició indispensable la seva adequació a l'estàndard racial. Per aquest motiu, cal que aquest animal sigui qualificat morfològicament. L'adequació a l'estàndard racial es verifica per mitjà d'una puntuació de diferents aspectes externs i de la morfologia de l'animal (vegeu més detalls en l'apartat 2 de descripció morfològica), d'acord amb els barems publicats (CATALUNYA. *Diari Oficial de la Generalitat de Catalunya* (1 octubre 1990), núm. 1.349).

El registre de cobriments és important per establir les relacions genealògiques dels animals. Caldrà identificar i enregistrar les dades de la vaca, el toro, la data de cobriment i el tipus de cobriment (majoritàriament per munta natural, tot i que poc a poc hi ha alguna pràctica d'inseminació artificial). A vegades, però, en funció del sistema de maneig de les explotacions, s'organitzen diferents escamots amb reproducció dirigida, de forma que un mascle és posat per un període determinat amb un grup de femelles a cobrir. Les dades que caldrà enregistrar aquí són les del toro i les de totes les vaques que té al seu escamot, i les dates d'entrada i finalització del període de cobriment. Tot i així, i donada la dificultat de tenir les dades de

cobriments en sistemes extensius, s'admet la no comunicació d'aquests cobriments. Ara bé, la paternitat dels animals, si se sap, es podrà comunicar més tard, amb les dades de part del naixement.

Els naixements suposen el conjunt de dades fonamentals per al manteniment del llibre genealògic de la raça i per al desenvolupament de l'avaluació genètica dels animals. La declaració dels naixements ha d'incloure el número de cròtal del vedell, el dels seus pares (mare i pare, aquest últim si se sap), la data de part, el tipus de part (simple o bessoner), el sexe del vedell, i la facilitat de part (d'acord amb una escala de 5 categories que oscil·len entre la facilitat total perquè no hi ha hagut cap necessitat d'assistència fins a l'assistència quirúrgica veterinària). Cal tenir en compte que les dates de naixement són una dada necessària per a diversos càlculs, com per exemple, l'interval de parts (que és un indicador de la fertilitat de la vaca). També és important recollir la informació dels vedells nascuts morts, i la causa de la mort. Una altra dada molt important és el pes al naixement. Aquesta dada té molta relació amb la facilitat de part i amb la mortalitat perinatal. Com més elevat sigui aquest pes, majors poden ser les dificultats al part i la mortalitat postnatal. En canvi, si el pes al naixement és massa baix, se'n ressent la supervivència del vedell. També és important per establir el creixement entre el naixement i el deslletament, i per a la normalització del pes al deslletament. El pes s'expressa en quilograms.

El pes al deslletament és una de les dades més importants per a la millora genètica de la raça Bruna dels Pirineus. Bona part dels ramaders de la raça venen els vedells al deslletament, i aquesta venda és la principal font d'ingressos. És per això que és important. A més, reflecteix el potencial de creixement del vedell així com també la capacitat que té la mare per criar-lo, a través de la seva producció de llet. Aquests dos caràcters productius són heretables i poden ser avaluats mitjançant models BLUP. Un pes al deslletament elevat és reflex d'un alt creixement entre el naixement i el deslletament, i com que està relacionat positivament amb el pes al sacrifici (ja sigui en l'animal viu o en canal), un valor elevat afavoreix la venda del vedell. Es considera l'edat mitjana dels vedells als 185 dies, tot i que s'accepten els pesos entre els 140 i 230 dies d'edat. Cal indicar quin és el destí dels vedells al deslletament, ja sigui per venda a l'engreix, venda per cria o cria a la pròpia explotació.



### 5.1.2. Registre en suport informàtic

Un cop arriben els impresos dels diferents ramaders a la seu de FEBRUPI a Berga és quan comença la introducció de la informació a la base de dades del programa. Un cop la informació està informatitzada, es poden generar llistats i estadístiques per als controls i qualificacions dels animals, així com també l'elaboració de resultats i informes per al ramader, la FEBRUPI o l'Administració pública. Per tal de tenir la base de dades amb la informació més precisa possible, s'han establert uns filtres que controlen la coherència de les dades en la seva introducció en el programa. Per exemple, per pes mínim al naixement de 30 kg; pes màxim de 60 kg; interval màxim entre el naixement i la pesada de 2 dies; edat mínima i màxima de pesada al deslletament de 140 i 230 dies, respectivament; pes mínim i màxim al deslletament de 180 a 280 kg, respectivament; interval mínim entre parts de 300 dies; durada de la gestació de  $287 \pm 10$  dies, etc.

### 5.1.3. Informació final que es genera

Un cop la informació ha estat processada es pot demanar al programa un conjunt de llistats o estadístiques que es poden enviar als ramaders. Aquestes permeten que els criadors obtinguin una informació detallada i precisa de cadascun dels seus animals o de la seva explotació en general. Les diferents sortides que s'obtenen es descriuen a continuació:

1. Fitxa de vaca: és una fitxa individual de cada vaca de l'explotació on hi consta la informació pròpia de la vaca (la seva genealogia, els pesos que es van enregistrar quan era vedella, la qualificació morfològica, la seva història productiva, l'interval entre parts).
2. Fitxa de toro: similar a la fitxa de vaca, en ella també hi trobem tota la informació pròpia de l'animal (la seva genealogia, els pesos de quan va ser vedell, l'explotació de procedència, la seva qualificació morfològica, i el seu historial de descendència).
3. Rànquing de vaques: és un llistat general de les vaques d'una explotació, amb la seva informació productiva.
4. Rànquing de toros: és un llistat general dels toros d'una explotació, amb la seva informació productiva, tant la de l'explotació actual com si abans havia estat a altres explotacions.
5. Certificat de vedell/vedella: és la carta genealògica de vedell/a.

6. Certificat de Control de Rendiments: és un llistat que resumeix la quantitat d'informació que s'ha generat en una explotació en un període de temps indicat, en el qual hi consten el nombre de parts, pesades, qualificacions, altes i baixes introduïts.

## 5.2. CONTROL DE RENDIMENTS A L'ESCORXADOR

Molts ramaders també faciliten el pes al sacrifici dels animals que han engreixat. Tot i així, els escorxadors de Catalunya tenen l'obligació de registrar les dades dels animals sacrificats. Els escorxadors, per tant, generen una base de dades que han de facilitar al Servei de Producció Ramadera de la Generalitat de Catalunya (Barcelona). D'aquesta base de dades s'ha filtrat la informació referent a la raça Bruna dels Pirineus i s'han pogut estudiar caràcters de la qualitat de la canal de 2.539 animals pertanyents a 12 escorxadors catalans (TARRÉS i col·l., 2011). Concretament, aquestes dades indicaven un pes promig de les canals de 279 kg assolits a una edat mitja de 377 dies (12,5 mesos). També s'han obtingut resultats de conformació i engreixament de les canals, essent la qualificació per conformació de 3,43 punts (entre les valoracions R i U de l'escala SEUROP; EUROPA. *Diari Oficial de la Unió Europea* (28 abril 1981), núm. 1.208) i una puntuació mitjana d'engreixament de les canals de 2,48 (sobre una escala de 5 punts).

## 5.3. CONTROL DE RENDIMENTS AL CENTRE DE TESTATGE<sup>2</sup>

Com es pot observar a la part dreta de l'esquema de millora genètica (Figura 3), aquesta es centra en la selecció de futurs sementals. Aquí és on entra en joc el centre de testatge: aquestes instal·lacions permeten complir l'objectiu d'avaluar i qualificar en un mateix ambient, a través d'una prova de valoració individual, els toros joves que presenten un major potencial genètic de creixement muscular, una millor conformació càrnia (apreciada per l'arrodoniment de les masses musculars) i una major eficiència en la transformació dels aliments (Imatges 11 i 12). El centre de testatge permet una avaluació parcial dels mascles de munta natural utilitzats sobre la base de selecció.

---

<sup>2</sup> FINA i col·l., "Avaluació de toros joves de la raça Bruna dels Pirineus al centre de testatge Bon Repòs", Document DE/CAA005 (2007).

Imatges 11 i 12: Entrada principal del centre de testatge de Bon Repòs (Gavet de la Conca, Pallars Jussà, Lleida) i detall del poltre de contenció per immobilitzar els animals i de la bàscula a l'inici de la màniga de maneig.



Al centre, les condicions de manteniment i el maneig dels toros joves ha de permetre:

1. Controlar en condicions homogènies en aquell lloc un nombre suficient de contemporanis.
2. Reduir al màxim la incidència de les condicions de cria prèvies a l'entrada dels animals al centre.
3. Aconseguir un nivell de creixement elevat que permeti l'obtenció de l'expressió òptima de la capacitat de creixement muscular.
4. Utilitzar un règim alimentari que permeti als animals, a través de la seva velocitat de creixement, expressar les seves diferències en capacitat d'ingestió.

### 5. 3. 1. Animals que entren a la prova

Abans de l'entrada al centre de testatge cal que els animals hagin estat enregistrats en el programa de control de rendiments, des de les dades d'identificació i produccions del vedell fins al deslletament com la identificació, produccions i qualificacions dels pares i dels avis. La tria dels vedells és feta per una comissió de ramaders nomenada a l'efecte, la qual, a més de tenir en compte la informació pròpia i la genealògica, verifica la correcció de les seves estructures anatòmiques i el seu ajust a l'estàndard racial (Imatges 13 i 14).

Imatges 13 i 14: Vedells a la muntanya de la Val d'Aran (Lleida) on seran seleccionats per a la seva entrada al centre de testatge, i vedells ja dins les instal·lacions del centre.



La sèrie d'avaluació representa el conjunt dels toros controlats segons el mateix protocol<sup>3</sup> i que es volen seleccionar sota els mateixos criteris. Aquestes sèries agrupen com a mínim 20 toros joves, encara que l'avaluació s'hauria de fer amb un nombre de vedells proper a 40. Els ramaders romandran sempre com a propietaris dels vedells que hagin entrat al centre de testatge.

Prèviament a l'entrada dels vedells al centre hi ha diversos aspectes a tenir en compte:

1. Edat: els toros joves contemporanis han d'entrar al testatge amb una edat compresa entre els 5 i 8 mesos, amb una desviació màxima intralot de 90 dies. Els animals són sotmesos a les mateixes operacions de control i maneig.
2. Requisits genealògics: els vedells candidats a l'avaluació en el centre de testatge han de tenir ascendència coneguda i controlada, la qual haurà estat avaluada favorablement pels caràcters referents al pes al naixement i al deslletament.
3. Condicions sanitàries: abans que els animals entrin al centre de testatge se'ls hauran hagut de fer les proves sanitàries reglamentàries per determinar l'absència de: brucel·losi, leucosi, peripneumònia i tuberculosi.

---

<sup>3</sup> Aquest protocol segueix les recomanacions de l'*International Agreement of Recording Practices*, aprovades per l'ICAR el 2004.

### 5. 3. 2. Testatge al centre

Un cop els animals ja són dins el centre de testatge, cal seguir una sèrie de passos descrits a continuació:

1. Distribució per grups i diferència màxima d'edats: el nombre d'animals de cada lot (quadra) és de 5 a 8. La distribució dels animals en cada lot es fa en funció dels pesos inicials i la mida dels animals, així com de les explotacions de procedència.
2. Condicions i durada del pretestatge: la durada del pretestatge o fase d'adaptació és d'1 mes. Té com a objectiu que el possible creixement compensador iguali la condició corporal dels animals. D'aquesta manera, el control es desenvolupa en unes condicions més homogènies i, en bona part, independents de les condicions anteriors de cria. Al mateix temps, els animals es van adaptant al pinso i al maneig. El règim alimentari permet un creixement força elevat. El pinso, que és el mateix que s'utilitza per al període de prova, té un 14,5 – 15 % de proteïna sobre matèria seca, i 1 unitat farratgera de carn (UFC) per quilo de pinso, essent equilibrat en calci i fòsfor. Se'ls raciona una quantitat de pinso homogènia per a tots els animals des de la seva entrada al centre fins a la fase de testatge pròpiament dita (Imatges 15 i 16). Aquesta quantitat és de 4 kg/dia per animal.
3. Condicions i durada del testatge: el testatge o fase de control té com a mínim quatre mesos de durada. El creixement s'hauria d'ajustar a l'objectiu previst en cada fase de la prova. El règim alimentari és a base de concentrat distribuït en quantitat limitada amb un complement d'aliment voluminós (fenc o ensitjat de qualitat homogènia per cada sèrie d'avaluació), distribuït a voluntat (Imatges 17 i 18). L'objectiu és assolir una bona capacitat de deposició de teixit magre (creixement), mantenint una bona capacitat d'ingestió. Cada animal rep la quantitat de concentrat que li pertoca en funció del seu pes viu. El control de la ració es fa mitjançant un sistema de control de la ingesta (Laval, FP 204V EST). El criteri que s'utilitza es descriu a la Taula 3.

Taula 3. Criteris establerts per al racionament del pinso que han de menjar els vedells del centre de testatge, en funció del seu pes viu.

Pes dels vedells	Quantitat de pinso a racionar
< 250 kg	2 % PV*
Entre 250 kg i 350 kg	1,5 % PV
> 350 kg	1 % PV

\* PV: Pes Viu

Imatges 15 i 16. Balança que s'utilitza per al calibratge de les racions de pinso i ordinador que controla el racionament individual i col·lectiu.



Imatges 17 i 18. Tremuja d'emmagatzematge del pinso des d'on es reparteix a través d'una espiral transportadora cap a les tremuges dispensadores, i concs on s'hi diposita el farratge que menjaran *ad libitum* en el centre de testatge.



Quan s'acaba el testatge hi ha una fase de preparació per a la venda a subhasta. És un temps destinat a fer la qualificació morfològica, l'avaluació del desenvolupament muscular i esquelètic dels animals i un control de la qualitat espermàtica i seminal, per tal que els ramaders puguin tenir un coneixement dels mateixos amb antelació a la subhasta.

4. Tractaments sanitaris: durant el període de pretestatge, als animals que entren al centre se'ls aplica un tractament antiparasitari amb Ivermectina a l'1,0 % de

pes viu i se'ls vacuna d'enterotoxèmia, tètanus i carboncle simptomàtic. Això es fa seguint un pla de vacunació ideat especialment per als animals del testatge.

5. Criteris d'eliminació d'animals: a mesura que avança el testatge, els animals poden ser eliminats si apareix alguna d'aquestes manifestacions (Imatge 19).

- i. Animal bast i poc equilibrat.
- ii. Animal excessivament petit.
- iii. Cap gran.
- iv. Coll amb "cop de destrat" molt marcat.
- v. Extremitats curtes, bastes i dretes.
- vi. Regions de pell blanca, negra o amb taques.
- vii. Capa amb coloracions diferents al bru, tacades o tigrades.
- viii. Pèl llarg i ondulat i tupès.
- ix. Llistó negre a la línia dorsal.
- x. Musell rosat i mucoses negres.
- xi. Anomalies anatòmiques congènites o adquirides.
- xii. Comportament molt nerviós.

Imatge 19. Detall del mirall que s'utilitza per comprovar que no hi hagi cap taca blanca a la capa, en aquest cas a la zona esternal.



6. Dades a registrar: quan els animals entren en el recinte se'ls anoten totes les dades que es descriuen a continuació:

- Cròtal: Es registra cada animal pel seu número d'identificació oficial així com també pel seu número d'associació o nom, si n'és el cas i en posseeix.
- Pesos i dies de pesada: En el centre de testatge, el control del creixement es realitza mitjançant una pesada cada dues setmanes (aproximadament). S'utilitza una bàscula ICONIX FX1 (Iconix NZ Ltd., Oamaru, Nova Zelanda; Imatge 20).
- Aliment consumit: Cada dia de pesada s'anota el consum de pinso acumulat des de l'inici del període de testatge (Imatge 21).



Imatges 20 i 21. Detalls de la bàscula que s'utilitza per a les pesades de control i del collar que porta cada animal per tal de programar-li la seva ració de pinso individualment.



- Nota de comportament: A cada pesada, se li assigna a l'animal una nota de comportament segons GRANDIN (1993), especificada a la Taula 4.

Taula 4. Escala de notes de comportament segons GRANDIN (1993).

Nota	Descripció del comportament
1	Calmat, sense moviments
2	Lleugerament impacient
3	Revoltant-se
4	Moviments continus i vigorosos
5	Encabritant-se, girant el cos i lluitant violentament

Aquesta nota de comportament té importància a l'hora de decidir si un animal és apte o no per ser un futur reproductor i, per tant, apte per anar a subhasta. Els animals amb notes de comportament molt altes (amb comportaments de nota 2 o més en tres mesures), seran descartats.

7. Estimació del guany mig diari. Aquest guany mig diari es pot calcular de dues formes:

- Diferència entre pesades: calculant la diferència de pesos entre dues pesades dividida pels dies que les separen. Això pot fer-se per a dues pesades consecutives o bé per estimar el creixement total, tenint en compte la



diferència entre el pes de l'última i de la primera pesades dividida pels dies que les separen.

- Regressió lineal: aprofitant que es fa una pesada quinzenal, es pot calcular el creixement com a la regressió dels pesos sobre els dies que han passat els vedells al centre de testatge. Es tracta d'un mètode més precís que l'anterior ja que aprofita millor la informació i pal·lia les oscil·lacions aleatòries de pes que pot mostrar un animal entre dos dies consecutius.

8. Estimació de l'eficiència alimentària: es calcula com a índex de conversió, és a dir, com a quocient dels quilos d'aliment consumit dividits per l'increment total de pes (en quilos) durant el testatge. Aquesta mesura resulta possible gràcies a l'enregistrament automàtic del concentrat consumit, encara que no té en compte tot el fenc que menja l'animal depenent de la seva capacitat d'ingestió. Al llarg de tots els testatges, l'índex de conversió mitjà dels vedells ha estat de 3,52 kg de pinso per cada kg de pes viu adquirit. Cal tenir en compte que la mitjana de duració total dels testatges ha estat de 130 dies, assolint al final del testatge un pes viu mitjà de 458,2 kg i rebent, per tant, una quantitat de pinso racionat de 4,6 kg al dia.
9. Valoració del desenvolupament muscular, esquelètic i altres aptituds funcionals<sup>4</sup> : consisteix en avaluar un total de 19 mesures que descriuen (A) el desenvolupament muscular (a través de 5 mesures; Imatge 22), (B) el desenvolupament esquelètic (5 mesures; Imatge 23), (C) l'estat d'engreixament, (D) les aptituds funcionals (4 mesures; Imatge 24) i (E) altres mesures (4 mesures; Imatge 25).

#### A. Desenvolupament muscular

Aquestes mesures ens donen informació de la presència i del nivell de desenvolupament de les masses musculars dels animals. Les mesures que es valoren són:

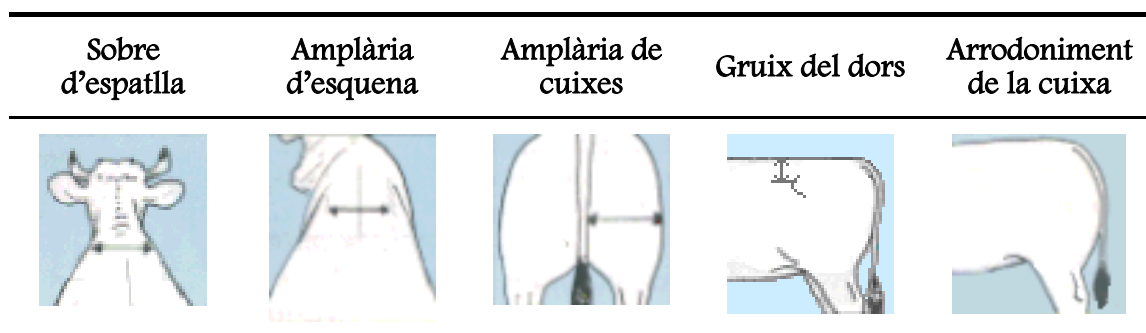
- i. Sobre d'espatlla: ens descriu la importància de la massa muscular entre els omòplats.

---

<sup>4</sup> Aquest apartat segueix les orientacions donades al "*Manual pratique de pointage au sevrage des bovins de races a viande*", publicat per l'Institut de l'Élevage el 1996.

- ii. Amplària d'esquena: representa la importància dels músculs del dors just darrera l'espatlla, que conformen les carns de primera qualitat com serien els entrecots de primera i els filets.
- iii. Amplària de cuixes: és el gruix o profunditat de la massa muscular del terç posterior.
- iv. Gruix del dors: és el gruix de la massa muscular sobre les apòfisis transversals de les vèrtebres lumbars. Aquesta mesura correspon als talls de carn nobles (filets, mitjanes).
- v. Arrodoniment de la cuixa: és la forma de la cuixa, que ens permet avaluar la massa muscular del terç posterior. El volum de la cuixa es mesura per tres característiques: l'arrodoniment, l'amplada i la llargària.

Imatge 22. Descripció gràfica de les mesures que conformen el nivell de desenvolupament muscular.



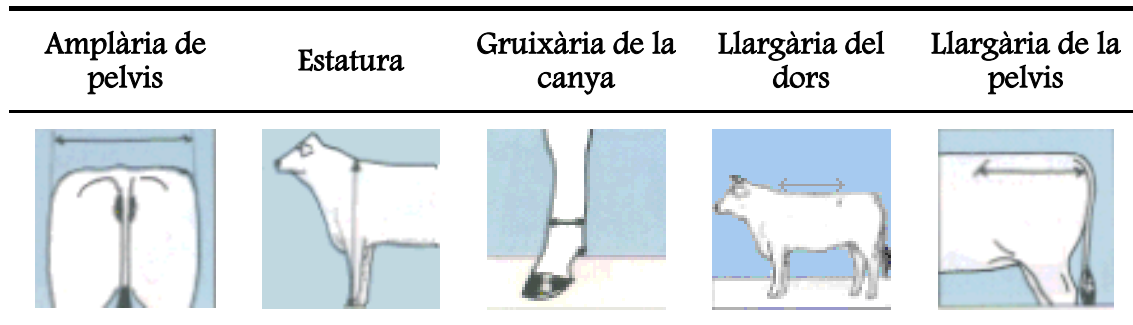
## B. Desenvolupament esquelètic

L'esquelet compleix dues funcions. Serveix de punt d'unió dels músculs i el seu desenvolupament està lligat a l'amplitud de la massa muscular. Però, a més, l'esquelet té un paper essencial en totes les funcions vitals dels animals perquè de la seva forma i del seu desenvolupament en depenen la capacitat respiratòria i l'acompliment de les funcions de reproducció. Les mesures que es tenen en compte per al desenvolupament esquelètic són:

- i. Amplària de la pelvis: descriu la separació entre els extrems de la pelvis a nivell de l'ili.
- ii. Estatura de l'animal: es mesura mitjançant l'alçada a la creu.
- iii. Gruixària de la canya: representa el diàmetre ossi de l'os metacarpia.

- iv. Llargària del dors: és la distància entre l'omòplat i l'extrem de la pelvis (ili); ens dóna informació sobre el desenvolupament longitudinal del conjunt de l'animal.
- v. Llargària de la pelvis: és la distància compresa entre els dos extrems de la pelvis (ili i isqui).

Imatge 23. Descripció gràfica de les mesures que conformen el nivell de desenvolupament esquelètic.



### C. Estat d'engreixament

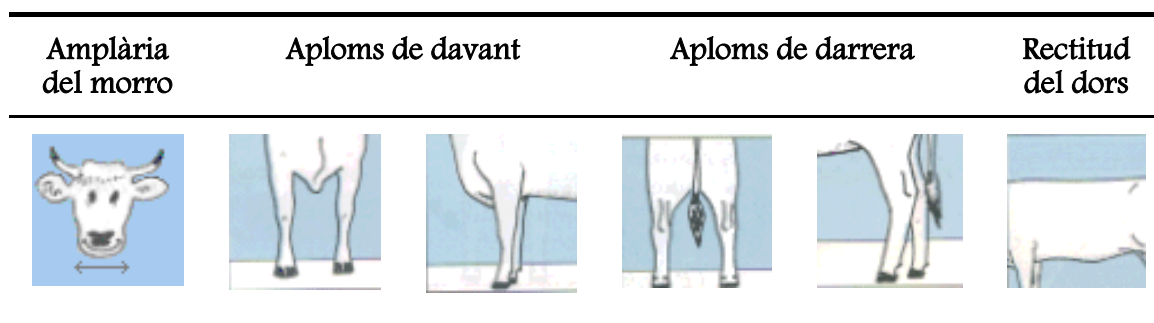
Es mesura mitjançant l'observació de punts susceptibles d'acumular dipòsits adiposos subcutanis: a sota de la cua, les costelles i el pèl.

### D. Aptituds funcionals

Aquestes aptituds descriuen les qualitats i els defectes funcionals de cada animal.

- i. Amplària del morro: descriu l'amplada de la mandíbula de l'animal i es mesura observant l'amplada del morro a nivell dels narius.
- ii. Aploms de davant: considera la posició dels membres anteriors, de l'omòplat als ungles, i la posició d'aquests últims al sòl.
- iii. Aploms de darrera: descriu la posició dels membres posteriors, des de la pelvis als ungles, i la posició d'aquests últims al sòl.
- iv. Rectitud del dors: garanteix la solidesa global, lligada a la longevitat de l'individu.

Imatge 24. Descripció gràfica de les mesures que integren la categoria de les aptituds funcionals.

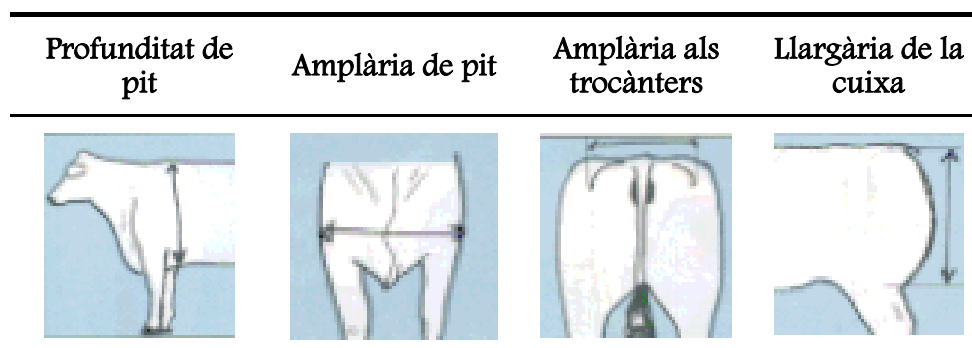


E. Altres mesures

Amb aquestes mesures es descriuen certs criteris sobre la conformació de l'animal.

- i. Profunditat de pit: es descriu l'amplitud toràcica a llarg de l'amplada del pit.
- ii. Amplària de pit: mesura la part més ampla del pit, darrera de l'espatlla, que també té relació amb l'amplitud toràcica.
- iii. Amplària als trocànters: és una de les mesures de desenvolupament del terç posterior, juntament amb l'amplada de la pelvis i l'amplada de la cuixa. Permeten estimar la importància de la massa muscular del terç posterior amb l'amplada dels malucs i l'allargada de la pelvis.
- iv. Llargària de cuixes: descriu un dels components del desenvolupament muscular del terç posterior amb l'arrodoniment i l'amplada de la cuixa.

Imatge 25. Descripció gràfica de les mesures que integren altres mesures de conformació.



La puntuació de cada caràcter es duu a terme mitjançant una notació lineal de 1 a 10, sense fraccions de punt. La nota atribuïda és proporcional a l'expressió del caràcter puntuat. La puntuació global per valoració càrnia és calculada com a mitjana de les quatre mesures següents:

i. Desenvolupament muscular: és la suma de les notes de les 5 mesures que es basen en un primer total sobre 60 (ja que el gruix del dors compta doble), i que posteriorment es converteix en una escala sobre 100.

ii. Desenvolupament esquelètic: la suma de les notes de les cinc mesures que condueixen a un total de 60 (ja que el desenvolupament compta doble), i que posteriorment es converteix en una escala sobre 100.

iii. Nota de l'estat d'engreixament: sobre 10 i es converteix en una escala sobre 100.

iv. Aptituds funcionals: és la suma de les 4 mesures que condueixen a un primer total de 40, i que posteriorment es converteix en una escala sobre 100.

10. Valoració morfològica: Per a la valoració morfològica s'utilitza un full de qualificació on es segueixen els criteris descrits al punt 2 del capítol I en relació als caràcters a qualificar.

11. Determinació del genotip "cuixat": El caràcter cuixat, "culó", de gropa doble o hipertròfia muscular és degut a una mutació del gen de la miostatina (gen *mh*). Aquesta mutació és de caràcter recessiu i de penetrància incompleta pel que l'individu que la pateix ha de tenir els dos al·lels mutants perquè pugui manifestar la gropa doble, tot i que no tots els animals que presentin aquestes dues còpies manifesten el caràcter (SWATLAND, 1994). Tenint en compte els avantatges de posseir o no aquesta mutació, en relació amb els animals normals, un animal amb doble gropa té més bona eficiència alimentària, té una extremada conformació que suposa un elevat rendiment a la canal i un increment de la proporció dels talls valuosos, l'augment del percentatge de quantitat de magre/múscul és de al voltant d'un 20%, són canals amb menys greix i os, més curtes i compactes, i amb menys greix intramuscular i menys col·lagen, que fa que siguin més tendres i més pàl·lides. A més, la proporció de múscul/os i múscul/greix es veu augmentada, fet que la fa interessant per als carnisers (BOCCARD, 1982; GEAY i col·l., 1982; MÉNISSIER, 1982). En canvi, com

a desavantatges de tenir aquesta mutació, els animals de doble gropa tenen menor capacitat d'adaptació als canvis ambientals, un menor creixement durant l'engreix, una menor fertilitat, una reducció de l'aptitud materna degut a un braguer menys desenvolupat i la seva conseqüència de menor producció de llet, juntament amb un desenvolupament menor del canal pelvià (a resultes de la gran musculació de la gropa), que provoca un augment de problemes al part. Així mateix, la supervivència dels vedells es veu disminuïda (SHORT i col·l., 2002).

Per totes aquestes raons descrites, als animals que entren al centre de testatge se'ls treu una mostra de sang per determinar el genotip respecte al gen de la miostatina que determina aquest caràcter. Distingirem, per tant, entre animals normals, animals portadors (amb un al·lel normal i un altre de doble gropa) i animals genotípicament "cuixats", és a dir, amb dues còpies de l'al·lel mutant de la miostatina. El ramader decidirà sobre l'interès del genotip cuixat de l'animal per a la seva ramaderia.

Tal i com es detalla a la Taula 5, s'han realitzat un total de 339 anàlisis sanguínies dels 366 animals que han passat pel centre de testatge (tenint en compte que als animals de les primeres sèries no se'ls va realitzar la prova de forma rutinària, i només uns quants es van analitzar a posteriori quan ja eren sementals a les seves explotacions de cria), obtenint un 54,9 % d'animals lliures de la mutació (corresponent a 186 animals), un 44,5 % d'animals portadors (corresponent a 151 animals), i un 0,6 % d'animals amb doble còpia (2 animals).

Taula 5. Resum de les analítiques sanguínies per al gen de la doble gropa a tots els animals que han passat pel centre de testatge.

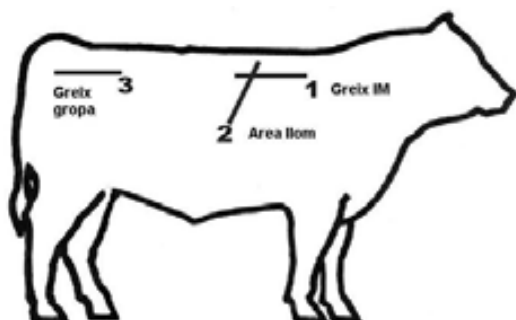
Sèrie	N	NORMAL	PORTADOR	CUIXAT	TOTAL
1	12	2	1	0	3
2	17	3	4	0	7
3	24	13	11	0	24
4	24	11	7	0	18
5	17	9	8	0	17
6	21	13	6	1	20
7	23	15	8	0	23
8	20	9	11	0	20
9	22	10	11	0	21
10	20	12	8	0	20
11	18	11	7	0	18
12	20	10	10	0	20
13	25	16	9	0	25
14	24	14	10	0	24
15	18	8	9	1	18
16	21	14	7	0	21
17	20	12	8	0	20
18	20	4	16	0	20
<b>TOTAL</b>	366	186	151	2	339

12. Avaluació càrnia mitjançant ultrasons: recentment s'ha posat en marxa una tècnica que consisteix en l'avaluació dels animals joves candidats a la selecció mitjançant ultrasons. Aquesta valoració mitjançant ultrasons permet definir i desenvolupar nous procediments de selecció per a la millora de les aptituds càrnies a través de la realització d'una predicció objectiva de l'àrea del llom, del magre de la canal, del greix de cobertura i del greix intramuscular. És un mètode ràpid, ja que no s'ha d'esperar que l'animal tingui descendència per avaluar amb precisió i dóna dades quantitatives per a la posterior avaluació genètica.

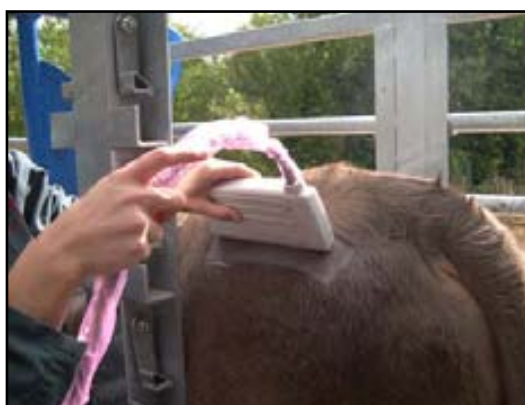
En el cas de la Bruna dels Pirineus, les avaluacions per ultrasons es realitzen fent mesures no invasives amb un ecògraf Sonovet 2000 (Samsung Medison, Seul, Corea, equipat amb una sonda linear de 17 cm de 3,5 MHz) en unes zones molt concretes de l'animal (Imatges 26 i 27). En primer lloc, cal procedir a l'esquilada d'aquestes zones per tal que la imatge es pugui obtenir nítidament. La primera mesura es realitza perpendicularment a la columna vertebral, esquilant una zona entre l'espai intercostal de la 12<sup>a</sup> i 13<sup>a</sup> costelles (Imatges 28 i 29). Un cop esquilat, s'utilitza oli vegetal com a mitjà conductor dels

ultrasons. La sonda lineal té uns 17 cm de llargària (Imatges 30 i 31), per tal de poder assolir tota l'àrea del *Longissimus dorsi*. La següent mesura es realitza paral·lelament al llom i a la columna vertebral, per tal de poder obtenir una imatge de la qual en traurem el greix subcutani i el greix d'infiltració (Imatges 32 i 33).

Imatges 26 i 27. Localització anatòmica de les mesures a realitzar i sonda lineal que s'utilitza en l'ecògraf.



Imatges 28 i 29: Zones que cal esquil·lar necessàriament per tal de prendre les mesures.



Imatges 30 i 31. Realització de la mesura de l'àrea del llom i imatge que en resulta a la pantalla de l'ecògraf.





Imatges 32 i 33. Realització de la mesura del greix subcutani i greix infiltrat en el múscul *Longissimus dorsi* i imatge que en resulta a l'ecògraf.

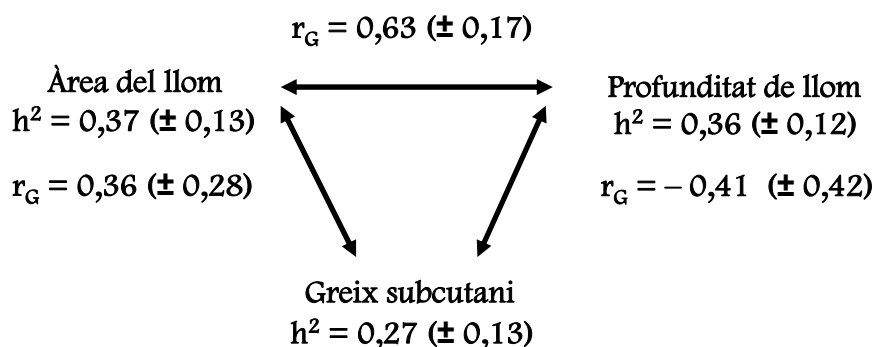


La Taula 6 resumeix les variables més importants relacionades amb l'avaluació per ultrasons dels vedells de raça Bruna dels Pirineus. Les repetibilitats obtingudes per l'àrea del llom, la profunditat del llom i el gruix del greix subcutani van ser de 0,964, 0,988, i de 0,875, respectivament (FINA i col·l., 2010 i 2011). Aquestes repetibilitats evidenciaven la fiabilitat d'aquesta metodologia i l'habilitat de la tècnica responsable que obtenia les ecografies. Així mateix, es van obtenir estimacions de components de (co)variància genètica (Figura 2). Les heretabilitats i correlacions genètiques indiquen que existeix una variància genètica additiva rellevant per als tres caràcters i dona importància a l'ús d'aquesta tècnica com a possible eina de selecció a l'esquema de millora de la raça.

Taula 6. Resultats dels estadístics descriptius obtinguts en l'estudi d'ultrasonografia (FINA i col·l., 2010 i 2011).

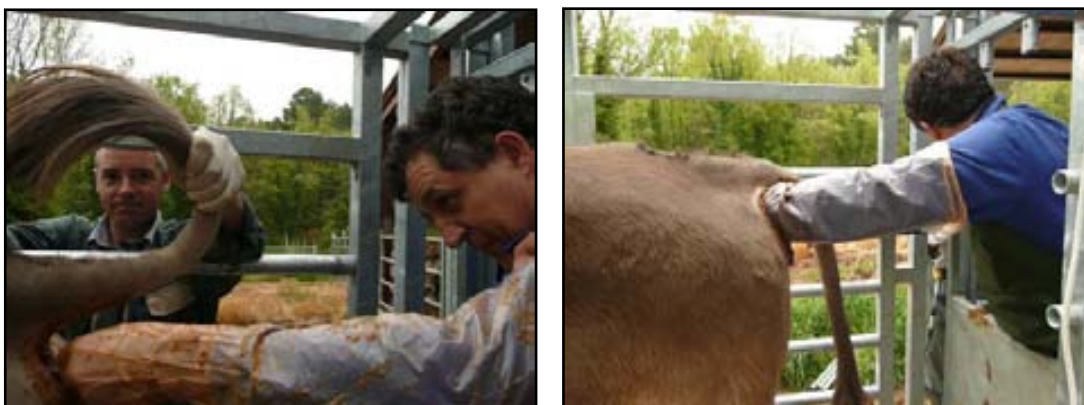
	(N = 352)				
	Mitjana	Desviació Estàndard	Mínim	Màxim	CV
Edat, dies	279,63	77,04	113	483	27,55
Pes, kg	355,41	98,53	158	608	27,72
Àrea llom, cm <sup>2</sup>	78,61	15,48	37,41	122,78	19,70
Profunditat del llom, cm	5,97	0,92	3,58	8,19	15,35
Greix subcutani, cm	0,49	0,08	0,23	0,74	16,58

Figura 2. Resultats dels paràmetres genètics obtinguts (FINA i col·l., 2010 i 2011).



13. Avaluació reproductiva i qualitat seminal: Per tal de tenir un coneixement previ de l'aptitud reproductiva dels toros al final del testatge se'ls realitza una prova de la qualitat seminal mitjançant la recollida d'un ejaculat de cada individu amb la tècnica d'electro-ejaculació (Imatges 34, 35, 36 i 37). Aquesta recollida permet conèixer els paràmetres més importants de la qualitat espermàtica: aspecte del semen, viabilitat, presència o no d'acrosomes alterats, anormalitats espermàtiques com ara gotes proximals, distals, cues plegades o immadures, caps anormals, etc... (Imatge 38). Simultàniament, es realitza una exploració visual de l'aparell reproductor masculí de cada animal per descartar possibles anomalies morfològiques. Aquesta avaluació reproductiva i de la qualitat seminal és realitzada per la Dra. Teresa Rigau i Mas i el Dr. Joan Enric Rodríguez Gil de la Unitat de Reproducció Animal de la UAB. Aquestes avaluacions van començar a dur-se a terme en els animals del Testatge nº 8 i s'han anat realitzant a totes les successives sèries de testatge.

Imatges 34 i 35. Procediment de buidatge de les femtes del recte i estimulació de les glàndules bulbouretrals.



Imatges 36 i 37. Detall de l'electro-ejaculador que emet els estímuls elèctrics i recollida de l'ejaculat.



Les categories resultants han estat:

- i. APTES
- ii. IMMADURS (són aquells animals que presenten una qualitat seminal baixa però que no es pot descartar ja que la seva qualitat seminal pot millorar amb el temps)
- iii. NO S'HA POGUT DETERMINAR (si no s'ha obtingut ejaculat)
- iv. NO ANALITZATS (perquè ja s'havien descartat per alguna altra anomalia, com ara taques a la capa, mal comportament, aploms defectuosos, anomalies anatòmiques, etc...)
- v. NO APTES

Imatge 38. Avaluació *in situ* de la viabilitat i les anomalies de l'ejaculat dels animals i fixació de les mostres per a la posterior avaluació exhaustiva.



Des de l'inici de les proves d'aptitud reproductiva, un total de 135 animals han estat avaluats (Taula 7). Els resultats preliminars obtinguts indiquen clares diferències entre els testatges de primavera-estiu i tardor-hivern (resultats no publicats). Tot i així, la majoria d'animals han estat donats d'alta com a reproductors, excepte alguns dels quals s'ha observat algun problema anatòmic o físic, com ara berrugues al prepuci, infecció del prepuci (postitis) o el fre del

prepuçi persistent. Així mateix, es va mesurar la circumferència escrotal a cada animal, obtenint uns resultats de mida superiors respecte a la raça *Asturiana de los Valles* respecte l'edat. Aquest fet podria ser degut a la presència o no del gen de la miostatina als animals mesurats (tenint en compte que les races d'aptitud càrnia posseïdores del gen de la miostatina, com seria l'*Asturiana de los Valles*, mostren una circumferència escrotal inferior).

Taula 7. Resultats preliminars de qualitat seminal dels toros joves del centre de testatge.

<b>Variables</b>	<b>N</b>	<b>Mitjana</b>	<b>Error estàndard</b>	<b>Mínim</b>	<b>Màxim</b>
Edat valoració seminal (mesos)	135	11,6	0,14	6,93	15,43
Pes final testatge (kg)	135	461,5	4,49	321	602
<b>Aptitud reproductiva</b>					
Circumferència escrotal (cm)	135	34,1	0,21	28,50	43
Viabilitat (%)	124	61,8	2,04	0	94,5
Acrosomes alterats (%)	124	28,3	1,78	2,60	100
Total d'anormalitats (%)	124	36,4	2,07	3,50	94,9
Coll i part mitja (%)	124	5,2	0,44	0,50	33,3
Gotes proximals (%)	124	14	1,59	0	69,3
Gotes distals (%)	124	6,1	0,61	0	46,2
Cues doblegades (%)	124	1,4	0,14	0	9,5
Cues enroscades (%)	124	6,8	0,64	0	40,7
Caps anormals (%)	124	2,9	0,32	0	19
Cèl·lules immadures (%)	124	0,2	0,04	0	2,8

14. Valoració final de l'animal: per determinar si un animal és apte com a futur reproductor cal que s'ajusti a l'estàndard racial i no hagi presentat cap de les manifestacions que són objecte de desqualificació durant el testatge. Així mateix, finalitzada la prova de creixement, es fa un reconeixement veterinari per tal de descartar possibles anomalies, amb especial èmfasi en verificar un bon desenvolupament dels genitals externs.

Tenint en compte el creixement i la puntuació càrnia s'estableixen tres categories:

- **QUALIFICAT:** animal amb un creixement per sobre de la mitjana de la sèrie. Es destinarà preferentment a donar descendència que serveixi com a reposició.
- **VALORAT:** animal que està per sota de la mitjana de la sèrie però té bona puntuació càrnia i/o morfològica. Es destinarà preferentment a cobrir vaques per obtenir descendents destinats al sacrifici.
- **DESQUALIFICAT:** els animals que presentin algun defecte com ara una taca blanca o algun defecte als aploms, o tinguin una mala nota de comportament, o un creixement insuficient. S'aconsella no utilitzar-los com a futurs reproductors.

Taula 8. Resum del total d'animals que han assolit cada classificació en el centre de testatge (Als tres primers testatges no es va realitzar aquesta classificació).

<b>LOT</b>	<b>QUALIFICATS</b>	<b>VALORATS</b>	<b>DESQUALIFICATS</b>	<b>TOTAL</b>
1	12	0	0	12
2	9	5	3	17
3	8	0	16	24
4	6	6	12	24
5	5	4	8	17
6	10	8	3	21
7	13	5	5	23
8	6	9	5	20
9	11	3	7	21
10	8	8	4	20
11	7	7	4	18
12	8	8	4	20
13	8	8	8	25
14	10	11	3	24
15	9	4	5	18
16	9	6	6	21
17	8	6	6	20
18	10	8	2	20
<b>TOTAL</b>	<b>157</b>	<b>106</b>	<b>102</b>	<b>365</b>

Com a curiositat de la Taula 8, dir que dels 102 animals classificats com a desqualificats, 52 (el 51 % dels animals desqualificats) va ser per presentar taques a la capa, 27 (el 26,5 %) per presentar un mal comportament, 2 (el 2 %) per presentar el genotip homozigot pel gen de la hipertròfia muscular, 11 ( el 10,8 %) per tenir un creixement insuficient, i els altres 10 (el 9,8 %) per altres causes (que eren: no adequar-se a l'estàndard racial, tenir uns aploms

defectuosos, patir una hèrnia umbilical, tenir les mucoses excessivament negres, la presència de pèls negres a l'interior de les orelles, i un ull perdut).

### **5. 3. 3. Desenvolupament del testatge i publicació dels resultats**

El desenvolupament del testatge es fa sota la responsabilitat i supervisió de la FEBRUPI i té la cooperació i supervisió tècnica de personal especialitzat del Departament de Ciència Animal i dels Aliments (Facultat de Veterinària, UAB).

El creixement de cada animal es pot seguir en gràfiques que mostren l'evolució del pes dels animals per lots. Aquesta informació es penja a l'apartat "Testatge de Vedells" de la pestanya "ACTUALITAT" de la pàgina web de la raça (<http://www.brunadelspirineus.org>).

Per a cada animal considerat apte per anar a subhasta es crea una fitxa individual on es recopila tota la informació genealògica, de l'evolució del creixement i les puntuacions morfològica i càrnia, així com també una fotografia de l'animal per tenir-ne una referència gràfica. Amb totes les fitxes dels toros s'edita un llibret que serveix com a suport informatiu per als ramaders interessats en participar a la subhasta. Per una altra banda, un mes abans de la subhasta es fa una jornada de portes obertes al centre de testatge per als ramaders que vulguin tenir un coneixement visual dels toros.

### **5. 3. 4. Resultats preliminars obtinguts des de l'inici dels testatges a l'actualitat.**

Com ja s'ha esmentat anteriorment, el centre de testatge actual va ser una realitat quan es va inaugurar el 30 d'octubre de 2003 a la Finca de Bon Repòs de Gavet de la Conca. Des d'aquest inici, un total de 365 animals han passat pel centre de Bon Repòs repartits en 18 sèries de testatge. L'origen dels animals, que engloben un total de 87 explotacions participants, està representat per comarques a la Taula 9.

Fixant-nos en aquesta Taula 9, és de ressaltar la procedència diversa dels vedells que entren al testatge, fet que suposa un clar indicador que el centre ha estat assumit com a propi pels ramaders de totes les comarques implicades. Aquest centre suposa un estímul i una oportunitat perquè els ramaders puguin mostrar el fruit de la seva tasca en la millora genètica dels seus animals.

A tall de curiositat, trobem 3.947 vedells registrats al programa de control de rendiments que són fills de 93 toros que han estat al centre de testatge (de les 14 primeres sèries de testatge), dels quals es tenen un total de 3.858 dades de pes al naixement i 2.521 de pes al deslletament. Les mitjanes fenotípiques d'aquests dos caràcters són de 44,27 kg pel pes al naixement i de 235,06 kg pel pes al naixement normalitzat als 185 dies. Només un 2,4 % d'aquests parts ha tingut una facilitat de part de nota 3 o superior (corresponent a 92 dades). Els resultats generals de tots els testatges que s'han realitzat a Bon Repòs es poden observar a la Taula 10.

Taula 9. Resum de la procedència comarcal i quantitat d'animals que han passat pel centre de testatge des dels seus inicis fins a l'actualitat.

Comarca	Nº Animals	%
Alt Urgell	28	7,67
Alta Ribagorça	18	4,93
Berguedà	18	4,93
Cerdanya	42	11,51
Osona	38	10,41
Pallars Jussà	15	4,11
Pallars Sobirà	118	32,33
Solsonès	2	0,55
Ripollès	29	7,95
Val d'Aran	57	15,62
<b>TOTAL</b>	<b>365</b>	<b>100</b>

Donat que l'objectiu marcat de les 7500 vaques en control que indica l'esquema de selecció ja quasi ha estat aconseguit, la necessitat de disposar de toros joves amb valor genètic contrastat queda palesa. Els aproximadament 20 toros que anualment superen la selecció al centre, però, són insuficients per fer la reposició dels toros que necessita el programa de millora. A més a més, existeix una demanada creixent de ramaders que portarien animals al centre de testatge, ja que la feina realitzada durant tots aquests anys ha fet millorar molts detalls tècnics fent que s'hagi arribat a una situació de desenvolupar els testatges amb les màximes garanties i sempre emparats en les recomanacions de l'*International Agreement of Recording Practices*, aprovades per l'ICAR el 2004.

Taula 10: Resum dels resultats obtinguts en cada sèrie de testatge.

Sèrie	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Nº d'animals	12	17	24	24	17	21 (-1)	23	20	22 (-1)
Pes mig <sub>inicial</sub> (mín.-màx.) (kg)	343 (222-470)	371 (255-462)	266 (177-391)	336 (245-460)	293 (160-430)	280 (206-391)	253 (142-337)	330 (256-467)	245 (173-299)
Pes mig <sub>final</sub> (mín.-màx.) (kg)	558 (429-640)	515 (402-594)	461 (339-636)	522 (422-632)	467 (303-592)	461 (383-562)	433 (269-524)	492 (408-590)	413 (354-466)
Nº pesades	8	8	10	11	9	10	10	11	10
Durada (dies)	112	119	129	151	110	134	134	146	128
Mitjana (dies)	19	18	14	15	14	15	15	15	14
Creixement promig (kg)	1,67	1,6	1,56	1,25	1,57	1,35	1,40	1,14	1,34
Animals a subhasta	12	7	7	11	7	16	16	11	11
Pinso programat	No	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí

Sèrie	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Nº d'animals	20	18	20	25	24	18	21	20	20
Pes mig <sub>inicial</sub> (mín.-màx.) (kg)	310 (181-384)	272 (202-328)	299 (220-375)	265 (207-372)	309 (208-390)	285 (173-442)	306 (237-430)	302 (235-427)	290 (213-352)
Pes mig <sub>final</sub> (mín.-màx.) (kg)	458 (320-562)	443 (286-524)	452 (373-522)	434 (360-560)	462 (598-363)	431 (318-572)	464 (391-602)	461 (396-564)	448 (377-526)
Nº pesades	10	10	9	10	10	10	10	10	10
Durada (dies)	133	133	134	127	144	108	124	124	125
Mitjana (dies)	15	15	17	14	14	14	14	14	14
Creixement promig(kg)	1,38	1,51	1,23	1,55	1,21	1,51	1,48	1,42	1,42
Animals a subhasta	10	9	14	13	16	10	13	9	14
Pinso programat	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí



## 6. PROGRAMA DE MILLORA GENÈTICA

### 6.1. DEFINICIÓ D'UN PROGRAMA DE MILLORA

Segons el Reial Decret 2129 (ESPAÑA. *Boletín Oficial del Estado* (27 enero 2009), núm. 23) s'estableix un programa de millora és el conjunt d'actuacions sistematitzades, dissenyades i desenvolupades per una associació de criadors d'una raça oficialment reconeguda o per un servei oficial, orientades a la conservació, millora i/o foment de la raça corresponent, amb caràcter únic per a cada raça i que ha d'estar avalat per un centre qualificat de genètica animal. En funció del cens, característiques i catalogació de la raça pot ser:

- A. Programa de selecció: tot aquell programa de millora que té per objectiu l'elecció dels millors reproductors d'una raça o, en el seu cas, estirp o varietat, amb la finalitat que les característiques desitjables definides en els objectius siguin transmeses a la descendència.
- B. Programa de conservació: tot aquell programa de millora que té per objectiu el manteniment de la diversitat genètica per a garantir la conservació d'una raça, estirp o varietat i evitat la seva extinció o per augmentar els seus censos.

Els continguts mínims que hauran d'indicar-se en els programes de millora són:

1. La descripció de la situació de partida: ja ha estat descrita en els capítols anteriors a aquest.
2. Els objectius i criteris de selecció o conservació: el programa de millora genètica de la raça es va definir segons el sistema de producció i les característiques productives de la raça, amb la finalitat de considerar a la raça Bruna dels Pirineus com a una raça càrnia d'aptitud materna (JORDANA i PIEDRAFFA, 1993).

La informació continguda en aquesta secció deriva del programa de millora de la raça Bruna dels Pirineus, disponible, en bona part pels ramaders, a la pàgina web de la raça.

L'objectiu global de selecció és el d'obtenir animals amb un important creixement, un bon desenvolupament muscular, i, a la vegada, que es mantinguin

les qualitats maternes de les femelles i l'adaptació dels animals a les condicions mediambientals de les comarques on habiten.

Els objectius de selecció pretesos s'han marcat tant en la mare com en el vedell, com a formalització del que buscaven els ramaders de raça Bruna dels Pirineus d'una manera empírica feia anys. Per tant, en els objectius, concretament, s'hi pot especificar:

- A. A les mares: una bona fertilitat, una facilitat de part, unes bones qualitats maternes en termes de producció de llet i cura del vedell, una bona docilitat i el manteniment de la rusticitat.
- B. Als vedells (tenint en compte que és el producte comercial per excel·lència): un pes al naixement mitjà que suposi un part sense problemes amb una adequada supervivència, un elevat pes al deslletament i un fort creixement durant l'engreix que, juntament amb un baix índex de conversió, suposi un bon rendiment a la canal i un adequat estat d'engreixament de la mateixa.

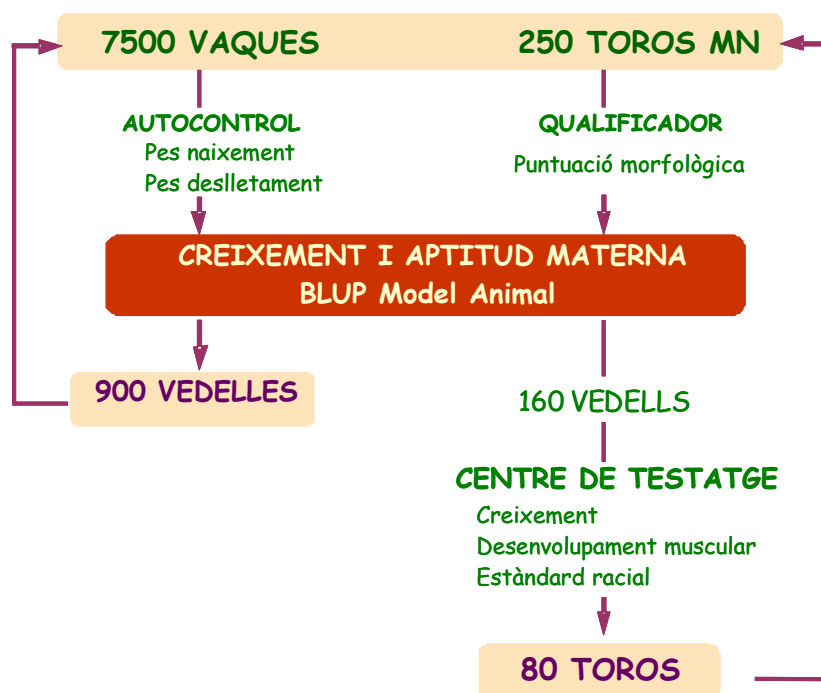
Al llarg dels anys, s'han anat perfilant diversos aspectes del programa de millora que té com a base el programa de control de rendiments de la raça. S'ha de tenir en compte, però, que els programes de selecció són dinàmics, i que han de ser objecte de millores permanentment. L'assoliment dels objectius es basa en la recollida de dades genealògiques i productives obtingudes gràcies a l'aportació de la informació particular de cada ramaderia al programa de control de rendiments de la raça. Després d'una profunda anàlisi de la informació que es recull, també cal tenir en compte com a objectiu de selecció la valoració de toros joves que es realitza al centre de testatge de Bon Repòs.

Per a la selecció dels animals és important considerar tant les dades fenotípiques com les genètiques i les moleculars. Pel que fa a les dades fenotípiques, són les dades d'explotació i d'escorxador les que permetran dur a terme l'avaluació genètica dels animals respecte als caràcters de pes al naixement i pes al deslletament (efectes genètics directes i matern), facilitat de part, interval entre parts, docilitat, pes viu a l'any, pes de la canal, conformació i engreixament. Els criteris de selecció seran els valors genètics obtinguts i alguns índexs que se'n derivaran dels mateixos. Per escollir els toros joves del centre de testatge, cal tenir en compte, també, els criteris de creixement post-deslletament, l'índex de conversió, la morfologia càrnia i l'adequada morfologia d'extremitats i aploms. A més a més, els animals seran seleccionats segons el seu genotip pel gen de

l'hipertròfia muscular, essent preferentment descartats els animals homozigots per la mutació. Addicionalment, tots els mascles de reposició hauran de tenir la filiació comprovada mitjançant tècniques moleculars.

3. Les etapes que es considerin en el programa de millora i la seva cronologia: Les diferents etapes del programa de millora genètica es basen en l'esquema de millora que actualment segueix la raça. És el següent:

Figura 3. Representació de l'esquema del programa de millora genètica de la Bruna dels Pirineus.



4. La relació de les explotacions col·laboradores, centres de reproducció, centres d'emmagatzemament, centres de testatge, bancs de germoplasma o equips de recollida o producció d'embrions, que es prevegi que intervinguin en el programa de millora: Les explotacions col·laboradores són totes aquelles explotacions que estan seguint i aportant dades al programa de control de rendiments i millora des de ja fa uns anys.

Com a centre de reproducció, cal esmentar que al llarg de l'any 2012 – 2013 s'ha iniciat el primer testatge de vedelles al centre de cria de Can Ruaix (Seva, Osona). En aquest centre s'ha dut a terme un control mitjançant pesades mensuals de 100 femelles de raça Bruna dels Pirineus durant sis mesos (de principis de

novembre a mitjans de maig). A més d'aquests centre, la FEBRUPI també compte amb el centre de testatge de Bon Repòs (descriu àmpliament a l'apartat 5).

Quant a la recol·lecció del material genètic, principalment semen de reproductors millorants d'alta qualitat, així com d'aquells que permetin el manteniment de la variabilitat genètica, està essent gestionat pel servei de Reproducció de la Facultat de Veterinària de la UAB, sota la gestió dels doctors Dra. Teresa Rigau i Mas i Dr. Joan Enric Rodríguez Gil.

5. Les actuacions previstes per evitar la consanguinitat, deriva genètica, pèrdua de variabilitat genètica, pèrdua d'efectius o pèrdua de caràcters productius.
6. La designació d'un centre qualificat de genètica que avaluï el programa de millora: El centre qualificat de genètic per tal que avaluï el programa de millora en el cas de la Bruna dels Pirineus, és la Facultat de Veterinària de la UAB, sota la direcció del catedràtic de millora genètica Dr. Jesús Piedrafita Arilla.
7. La previsió i els mecanismes de difusió de la millora genètica i l'ús sostenible de la raça: pel que fa a la previsió i els mecanismes de difusió de la millora genètica de la raça, s'han anat duent a terme diverses xerrades destinades als ramaders a mesura que s'han anat obtenint resultats dels diversos treballs i estudis científics que s'han anat realitzant amb animals i dades de la Bruna dels Pirineus. Així mateix, aquests treballs han estat presentats a diferents congressos nacionals i internacionals per tal de donar difusió i promoció de tots els avenços que es realitzen en aquesta raça tant a mitjans científics com a tècnics internacionals.

De manera més pràctica, la difusió de la millora genètica vindrà donada pels esforços que realitzin les ramaderies que seleccionen els seus animals i que aquesta millora arribi a altres ramaderies a través de l'intercanvi de material genètic (ja sigui amb venda d'animals de reposició, tant mascles com femelles, com a través de la difusió de semen de toros amb un valor genètic contrastat que podrà ser usat en més o menys mesura en funció de la demanda del mercat).

Finalment, i basant-nos en les noves tecnologies, és important tenir actualitzada la pàgina web de la raça, la qual permet ser un important element de projecció nacional i internacional, i també servir com una eina de comunicació entre ramaders.

8. La designació d'una comissió gestora que faciliti la coordinació i el seguiment dels programes de millora: segons s'estipula a l'informe del programa de millora

genètica de la raça publicat al *Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente* (MARM), la comissió gestora per a la supervisió del desenvolupament del programa i el funcionament correcte d'aquest, haurà de ser constituïda per membres de FEBRUPI (el president o una persona a qui delegui), un inspector de la raça en representació del Departament d'Agricultura, Ramaderia, Pesca, Alimentació i Medi Natural (DAAM), un representant de la institució de la direcció tècnica del programa de selecció, dos membres de la Junta de FEBRUPI, un representant de la Comissió d'Admissió i seguiment del centre de testatge, i el gerent de FEBRUPI que actuarà com a secretari.

Les obligacions que tindrà aquesta comissió seran:

- i. Aprovar modificacions del programa de millora que hagin estat proposades per la direcció tècnica.
- ii. Supervisar les proves de valoració del centre de testatge i l'avaluació genètica.
- iii. Analitzar i realitzar propostes de resolució de problemes tècnics que es presentin en el decurs del desenvolupament del programa de millora.
- iv. Proposar estudis tècnics per l'avenç tecnològic del programa de millora.

## 6.2. AVALUACIÓ GENÈTICA

### 6.2.1. Metodologia general

Les avaluacions genètiques permeten calcular i utilitzar els estimadors genètics individuals (BOURDON,1998) per un o varis caràcters (DÍAZ, 1994). Les dades productives, genealògiques, de maneig, ambient i altres més circumstàncies que envolten el comportament dels animals són plasmats en un model matemàtic i es combinen per a l'obtenció del valor genètic dels animals. La finalitat que es pretén és la d'identificar aquells animals que tinguin el millor valor i que puguin transmetre'l a la seva descendència.

En el cas de la Bruna dels Pirineus, l'avaluació genètica s'ha dut a terme a través de la metodologia del model mixt amb prediccions del valor genètic, és a dir, un model animal amb propietats BLUP (*Best Linear Unbiased Prediction*). Les propietats més importants d'aquest model animal – BLUP són:

- A. Permet predir els valors genètics dels animals ajustant simultàniament els efectes dels factors fixos inclosos al model, com per exemple, l'efecte del ramat o del sexe.
- B. Utilitza tota la informació genealògica introduïda al model a través de la inversa de la matriu de parentesc entre tots els individus. La inclusió de la informació genealògica augmenta la precisió dels valors millorants predits. A més, amb la introducció de la matriu de parentesc també s'aconsegueix la predicció dels valors genètics d'aquells animals que no tenen registres propis però dels quals es coneixen els dels seus parents i se sàpiguen quins són aquests.

Recentment, les anàlisis han estat realitzades tenint en compte la connexió entre ramaderies, és a dir, les relacions de parentesc entre animals de diferents ramats. La connexió genètica entre explotacions implica que hi ha hagut un intercanvi de gens (sigui via intercanvi d'animals o de semen) que permet la comparació de tots els animals sobre una base única (TARRÉS i col·l., 2010).

En el context de la Bruna dels Pirineus, per a la realització de les avaluacions genètiques es fa ús d'un parell de paquets estadístics, el PEST (*Parameter Estimation*, GROENEVELD i col·l., 1990) i el VCE (*Variance Components Estimate*). El PEST és un paquet estadístic enfocat a la realització d'avaluacions genètiques mitjançant models mixtes, acceptant gran varietat de formats. El VCE és un programa per a l'estimació components de variància, descrit per GROENEVELD (1994). Els models estadístics poden abraçar una gran varietat de possibilitats com components de variància heterogenis per residus, així com per efectes aleatoris, models amb dades longitudinals, regressió aleatòria, etc.

### **6.2.2. Avaluació genètica per pes al naixement**

L'interès per aquest caràcter és que permet controlar específicament un dels components de la dificultat/facilitat de part, el pes del vedell al néixer. A més, pot suposar un problema de maneig en sí mateix i alhora influir sobre una sèrie de factors importants a l'explotació, com són la mortalitat del vedell a les primeres 48 hores, la presentació de retencions placentàries, la disminució de la fertilitat a la mare, o el creixement posterior del vedell, entre d'altres. A la Bruna dels Pirineus, l'avaluació genètica sobre el pes al naixement es realitza sobre naixements inclosos entre els 20 i 70 kg d'animals amb genealogia coneguda. L'heretabilitat assumida és de 0,35.

El model d'avaluació genètic emprat suposa que el pes al naixement ( $y_{ijklmn}$ ) d'un vedell és el resultat de l'acció conjunta d'una sèrie de factors ambientals sistemàtics i aleatoris genètics i ambientals, assumint l'equació del model matemàtic següent

$$y_{ijklmn} = SX_i + EM_j + TP_k + RAE_l + a_m + v_n + e_{ijklmn}$$

essent els efectes fixes

- $SX_i$ : el sexe del vedell, podent ser mascle o femella,
- $EM_j$ : l'edat de la mare al naixement, del qual s'han establert dues categories, vaques joves (de dos a quatre anys) i vaques adultes (de cinc o més anys),
- $TP_k$ : el tipus de part, podent ser un part simple o bessoner,
- $RAE_l$ : l'efecte del ramat-any-estació, on es tenen en compte les condicions de maneig i ambientals de les explotacions en funció del temps, agrupant a cada ramat i any els vedells nascuts entre abril i setembre per una banda i els de la resta de mesos de l'any per l'altra,

i com a efectes aleatoris

- $a_m$ : el valor genètic de l'animal,
- $v_n$ : l'efecte de la mare,

i, finalment,  $e_{ijklmn}$  és el residu del model.

Cal tenir en compte que el valor genètic prediu la contribució additiva del genoma del vedell sobre el seu pes al naixement, i l'efecte matern estima en quina mesura la vaca hauria proporcionat al vedell unes condicions més o menys favorables per al desenvolupament embrionari i fetal, incidint directament sobre el pes al naixement (aquestes condicions serien, entre d'altres, l'aportació de nutrients, el volum de l'úter o matriu el qual podria ser un factor limitant pel ple desenvolupament del vedell fins al part, etc.). Per a la interpretació dels resultats, els valors genètics s'expressen com a desviació a la mitjana. Per a la selecció dels animals per aquest caràcter, cal tenir present l'associació genètica positiva que se sap que existeix entre el pes al naixement i al deslletament, la qual cosa ens suggeriria triar els animals que donessin una descendència amb un elevat pes al naixement per tal de millorar també el pes al deslletament. Tot i així, cal tenir en compte que pesos al naixement elevats poden estar relacionats amb una major dificultat al part, fet que pot comportar un increment de

costos veterinaris i una major mortalitat perinatal dels vedells. Ara bé, és important tenir en compte que animals amb uns pesos al naixement massa baixos també poden tenir problemes de viabilitat.

### 6.2.3. Avaluació genètica per pes al deslletament

De manera similar al pes al naixement, s'ha suposat que el pes al deslletament d'un vedell és el resultat de l'acció conjunta d'una sèrie de factors ambientals i genètics. El model matemàtic assumit per l'avaluació genètica és el següent:

$$y_{ijklmn} = SX_i + EM_j + TP_k + RAE_l + a_m + v_n + e_{ijklmn}$$

En aquest cas, l'heretabilitat s'assumeix de 0,25 per dur a terme la predicció dels valors genètics. A més a més, aquests valors es determinen sobre pesos al deslletament estandarditzats a 185 dies. Els resultats es poden interpretar com la contribució genètica additiva del vedell sobre el seu pes al deslletament. L'efecte matern pretén mesurar l'habilitat de la mare per criar el vedell. Aquest efecte, doncs, té una doble naturalesa: genètica i ambiental. La part genètica implica la influència dels gens de la mare sobre la seva producció lletera, comportament maternal, etc., i la part ambiental d'aquest efecte es relaciona amb efectes no genètics que acompanyen a la vaca al llarg de la seva vida productiva.

### 6.2.4. Avaluació genètica per facilitat de part

L'avaluació del caràcter facilitat de part es basa en la valoració que els ramaders fan sobre la dificultat observada al part. Per valorar-ho utilitzen una escala d'1 a 5 punts, essent el valor d'1 un part sense cap tipus d'ajut, 2 un part assistit sense dificultat, 3 un part assistit amb dificultats, 4 un part amb assistència veterinària i un valor de 5 implica un part acabat amb assistència quirúrgica, és a dir, amb cesària. El que s'esperaria és obtenir un percentatge cada vegada més gran de naixements que no necessitessin cap ajut per part del ramader o dels veterinaris. El model d'avaluació, tenint en compte l'heretabilitat de la facilitat de part en 0,2, ha estat el següent:

$$y_{ijklmn} = SX_i + EM_j + TP_k + RAE_l + a_m + v_n + e_{ijklmn}$$

Quan obtenim un valor genètic baix ens indica que la vaca acostuma a tenir parts fàcils. Tot el contrari serà en cas d'obtenir valors genètics elevats.







**CAPÍTOL II.**

**OBJECTIUS**



## OBJECTIUS

D'acord amb tots el antecedents exposats anteriorment, els objectius plantejats en aquest treball són:

1. Caracteritzar fenotípicament la raça Bruna dels Pirineus pels caràcters pes al naixement i pes al deslletament, així com les seves fonts de variació tant en termes de mitjana com de variabilitat.
2. Analitzar la contribució dels efectes genètics via paterna a la Bruna dels Pirineus sobre el pes al naixement i al deslletament. Resulta d'especial importància el desenvolupament de models estadístics específics per capturar aquests tipus d'efectes així com per determinar la seva rellevància sobre els caràcters d'interès productiu en aquesta raça.
3. Determinar la presència d'efectes genètics additius que influeixen la variància residual en el pes al naixement a la raça Bruna dels Pirineus, i explotar les tendències genètiques després de diversos anys de selecció estabilitzadora per a aquest caràcter.
4. Investigar la purga de la depressió endogàmica sobre el pes al naixement a la Bruna dels Pirineus, a través de parametritzacions específiques que tinguin en compte la influència combinada dels coeficients parcials de consanguinitat i del nombre de generacions transcorregudes entre l'individu consanguini i l'ancestre que origina la consanguinitat.



**CAPÍTOL III.**  
**REVISIÓ BIBLIOGRÀFICA**





## 1. MILLORA GENÈTICA DEL BESTIAR DOMÈSTIC

L'objectiu fonamental de la millora genètica de les poblacions ramaderes consisteix precisament en “millorar” la base genètica dels caràcters productius principals de cada raça, sovint condicionats també pel sistema de producció. Això busca repercutir de manera important i des d'un punt de vista econòmic en les explotacions. Tot i així, el terme “millorar” no s'ha de percebre únicament com la recerca de l'increment sistemàtic dels caràcters productius (a través de la selecció dels valors millorants més extrems i positius), sinó que es pot caracteritzar també com la disminució, en cas de caràcters com el temperament o la dificultat de part (selecció de valors millorants extrems, però negatius), o inclús l'estabilització si parlem de fenotips com el pes al naixement (selecció de valors millorants intermedis o neutres, sovint vinculada amb una homogeneïtzació del caràcter, tal com es detallarà més endavant). Aquesta millora s'obté al llarg de les generacions a base de seleccionar aquells reproductors genèticament superiors, els quals originaran un augment de la freqüència dels al·lels favorables per a la manifestació d'un fenotip concret. En aquest sentit, resulta imprescindible la utilització de models estadístics específics del camp de la genètica quantitativa per tal d'estudiar la base genètica dels caràcters d'interès productiu, i predir el mèrit o demèrit genètic de cada reproductor previ a la presa de decisions de selecció. No obstant, l'origen històric d'aquests procediments d'avaluació resulta força més empíric.

### 1.1. ANTECEDENTS HISTÒRICS

Els primers indicis de selecció es remunten a l'època del Neolític, quan l'home caçador i recol·lector va tornar-se sedentari i va començar a criar els seus propis animals. Durant el procés de la domesticació (en el cas dels bovins, fa uns 10.500 anys enrere a Mesopotàmia; BOLLONGINO i col·l., 2012) realitzaven selecció, sovint inconscientment, a través de l'empirisme ja que tot es devia a l'observació fenotípica per a l'elecció dels futurs reproductors que més s'adeien al requeriments que necessitaven en cada moment. Tot i la precarietat, les decisions sobre selecció s'anaven esdevenint a mesura que evolucionaven les civilitzacions. Així, ja en un versicle del Llibre del Gènesi (30: 25 – 43) apareixen les primeres evidències

escrites de la ‘cria selectiva’ quan Jacob demana com a salari totes les ovelles, cabres i xais tacats o clapejats al seu pare Laban. Altres evidències de selecció es troben també paleses en textos no religiosos de civilitzacions de l’època dels imperis Cartaginès i Romà. Així doncs, un exemple de la selecció artificial que es practicava a l’època la descrivia el poeta romà Virgil (Publius Vergilius Maro; 70 aC – 19 aC) a Les Geòrgiques (recull de poemes escrit del 36 al 29 aC) referint-se tant a cultius vegetals com a bestiar.

L’agrònom britànic Robert Bakewell (1725 – 1795) és considerat com el pare de la ‘cria selectiva’. Aquest va iniciar els seus treballs amb ovelles, vaques i cavalls cap a l’any 1760, seguint tres principis bàsics:

1. Ideal definit: per exemple, definia molt clarament com havien de ser els animals d’aptitud càrnia (baixos, rectangulars, amb gran velocitat de creixement i maduresa).
2. Testatge: els reproductors no es venien sinó que es llogaven mentre no s’hagués comprovat les seves aptituds productives.
3. Aparellaments dirigits: la seva frase més famosa “*mate the best with the best*” (aparella el millor amb el millor), suggeria ja tant l’ús de l’avaluació com de la selecció dels reproductors.

S’assumeix que aquests plantejaments van tenir una gran influència sobre Charles R. Darwin (1809 – 1883) a l’hora de desenvolupar la seva teoria de la selecció natural (DARWIN, 1859). Per a ell, molts dels animals i plantes domèstics tenien propietats especials que eren desenvolupades per la cria intencionada d’individus que mostraven característiques desitjades i, en canvi, s’eliminaven aquells que no les tenien adequades. De fet, Darwin introdueix el terme de ‘selecció artificial’ en contraposició al concepte de selecció natural. Val a dir que gran quantitat de les iniciatives de selecció que es van iniciar llavors van tenir un impacte important en les espècies ramaderes durant més d’un segle, i encara l’estan tenint. En aquest segle XIX es situa l’origen de moltes de les races bovines actuals com l’*Angus* a Escòcia (cap el 1850), la *Shorthorn* a Anglaterra (cap el 1822), la *Brown Swiss* a Suïssa (primera meitat del segle XIX), o la mateixa Bruna dels Pirineus a Catalunya (cap el 1880; MUJAL, 1998), o inclús una mica abans com és el cas de la Llemosina a França (n’existeixen referències del 1770).

Durant el segle XIX es van començar a assentar les bases de la genètica moderna, amb el descobriment de les lleis de MENDEL (1866), encara que no és fins

al segle XX quan neix el que es considera la ciència genètica moderna, inicialment basada en caràcters de naturalesa qualitativa. Per a altres caràcters, els quantitativs o mètrics, que no permeten una observació directa dels genotips al no correspondre's una relació causa-efecte amb els fenotips (hi actuen múltiples *loci* amb diferents tipus d'accions gèniques), es necessitava tant la genètica com l'estadística per a l'estudi del comportament genètic, naixent així la genètica quantitativa. Paral·lelament, s'han desenvolupat múltiples disciplines dins el context de la genètica, com són la genètica de poblacions (centrada en la dinàmica genètica a nivell poblacional i no a nivell individual com ho feia el Mendelisme), o més recentment la genètica molecular, que permet indagar directament en el genoma dels animals. L'ús d'informació molecular ha esdevingut una pràctica cada vegada més implantada conjuntament amb les valoracions BLUP a l'hora de seleccionar els animals (MANFREDI i col·l., 2001). De fet, aquesta informació molecular resulta de gran ajuda a l'hora de verificar el pedigrí i determinar el parentesc (VANRADEN, 2008), encara que l'impacte més important és dins el context de la selecció genòmica (MEUWISSEN i col·l., 2001). Aquests mètodes poden ser de gran interès per a aquelles característiques que són cares i difícils de mesurar i que s'expressen tard a la vida de l'animal (qualitat, consum, longevitat). No obstant, aquesta vessant de la genètica moderna s'escapa dels objectius de la present tesi.

## 1.2. GENÈTICA QUANTITATIVA

Referint-nos a la genètica quantitativa, aquesta ha evolucionat de forma ràpida des de principis del segle XX fins a l'actualitat. La idea principal de l'avaluació genètica era la de predir els valors genètics additius dels individus, els quals van començar a analitzar-se a través dels índex de selecció desenvolupats inicialment per SMITH (1936) dins el camp de la selecció de plantes, a partir del concepte de la funció discriminant de FISHER (1936). Tot seguit, fou HAZEL (1943) qui va adaptar els índex de selecció al bestiar domèstic, definint el progrés genètic (el qual es pot dur a terme mitjançant la selecció d'un grup d'animals) com la suma dels guanys genètics realitzats per diversos caràcters que tenen importància econòmica. Posteriorment, altres investigadors com Jay L. Lush (1896 – 1982), considerat com el pare de la millora genètica animal, i Charles R. Henderson (1911 – 1989), precursor en el desenvolupament dels mètodes d'avaluació per models lineals

mixtes i pioner en els mètodes de millora genètica del bestiar boví de llet, van realitzar aportacions importants en aquest camp.

Així doncs, fou Henderson qui va originar la següent revolució en el camp de la millora genètica, desenvolupant el model BLUP a la Cornell University (Ithaca, NY, EUA) el 1950, tot i que el terme “*best linear unbiased prediction*” no es va utilitzar per primera vegada fins l’any 1962 (GOLDBERGER, 1962). Actualment, el BLUP és un mètode estàndard per a la predicció dels efectes aleatoris a través d’un model mixt. Encara que originàriament es va desenvolupar per a la predicció dels valors millorants del bestiar, avui en dia s’utilitza en molts camps de la investigació. Tot i la seva importància, no va ser fins dues dècades més tard (HENDERSON, 1973) que el BLUP començà a tenir repercussió i difusió internacional. De fet, això va coincidir amb el desenvolupament d’algoritmes per simplificar la construcció de la inversa de la matriu de parentescs (HENDERSON, 1976; QUAAS, 1976), un element imprescindible per als models BLUP. Les contribucions van continuar els següents anys amb, per exemple, el desenvolupament del model animal reduït (QUAAS I POLLAK, 1980), la implementació de grups genètics per genealogies faltants (WESTELL i col·l., 1988), el desenvolupament de models animals materns (HENDERSON, 1988), i, fins i tot, l’aparició de parametritzacions molt diferents a la del BLUP encara que estretament relacionades, com els models de riscos proporcionals emprats per a l’avaluació genètica de la longevitat (DUCROCQ i col·l., 1988ab). Poc a poc, la metodologia BLUP anava tenint més ressò, però no és fins a la dècada dels anys 90 que aquests models s’implanten massivament, gràcies també, al desenvolupament de la informàtica, la computació, l’estadística i el major coneixement de la genètica. Des de llavors, resulta impossible fer una enumeració completa de totes les parametritzacions alternatives que s’han proposat, però si esmentar aquelles que han incidit directament sobre la raça Bruna dels Pirineus. A part dels models BLUP estàndard emprats sistemàticament per a l’avaluació genètica de la raça, s’han implementat models animals materns amb correlació ambiental (QUINTANILLA i col·l., 1999), factors de correcció pels caràcters avaluats (CASELLAS I PIEDRAFITA, 2002), models de riscos proporcionals per a la longevitat de les vaques (TARRÉS i col·l., 2004) i supervivència dels vedells (TARRÉS i col·l., 2005; CASELLAS i col·l., 2006b), grups genètics específics (CASELLAS i col·l., 2007), models d’avaluació amb distribucions residuals asimètriques (CASELLAS i col·l., 2006a), i

models llindar (SORENSEN i col·l., 1995; VAN TASSELL i col·l., 1998) per a l'avaluació genètica de la facilitat de part (TARRÉS i col·l., 2010).

### 1.3. IRRUPCIÓ DE LA INFERÈNCIA BAYESIANA

Una alternativa a la predicció dels valors millorants mitjançant els models BLUP clàssics (inferència freqüentista) són els mètodes Bayesianes. El desenvolupament teòric de l'escola Bayesiana s'inicia a la dècada del 1950, tot i que la seva aplicació pràctica és relativament recent. Aquesta metodologia es basa en el teorema de Bayes (BAYES, 1763), el qual consisteix en generar una distribució conjunta posterior com a producte de la funció de versemblança de la mostra i de la funció de densitat *a priori* dels possibles valors pels paràmetres involucrats en el model (BOX i TIAO, 1973). La metodologia Bayesiana es va enfrontar a diversos problemes tècnics, sobretot en situacions multivariants on els models són altament parametritzats, com és en el cas de la millora genètica animal. La recent irrupció d'aquests mètodes motivava una certa perplexitat tant entre els estadístics com entre els ramaders, ja que els que n'eren partidaris valoraven especialment els avantatges, abordant de manera precisa alguns problemes que no havien estat ben resolts fins llavors, per exemple en l'estimació de components de variància en poblacions petites (GIANOLA i col·l., 1994). I, per contra, alguns detractors mostraven el seu escepticisme, i fins i tot la seva oberta oposició, degut a l'arbitrarietat de les assumpcions que s'havien de prendre *a priori* (BLASCO, 2001). La inferència Bayesiana té un parell de característiques particulars:

1. En primer lloc, l'expressió de la incertesa sobre els paràmetres desconeguts del model resulta completament diferent a com s'abordava en els models clàssics freqüentistes, tenint com a objectiu obtenir la funció de densitat posterior del paràmetre donat un conjunt de dades.
2. En segon lloc, en el context Bayesià, tots els efectes són considerats aleatoris ja que la metodologia Bayesiana busca la funció de densitat de totes les incògnites enlloc de fer una estimació puntual dels paràmetres, evitant així alguns conceptes estadístics com el 'biaix' i la diferenciació entre els efectes fixes i aleatoris.

Cal tenir en compte que els resultats derivats de les dues escoles (freqüentista i Bayesiana) no sempre són coincidents, particularment si es tracta de mostres petites

o quan les anàlisis Bayesianes utilitzen tota la informació prèvia en forma d'*a priori* informatius (WANG i col·l., 1994). A més, i tal com hem esmentat anteriorment, alguns problemes que no tenen solució a l'escola freqüentista poden ser resolts de manera inequívoca per l'escola Bayesiana (GIANOLA i col·l., 1994). Encara que una de les restriccions històriques de la inferència Bayesiana radicava en la necessitat de metodologia estadística i computacional avançada, el desenvolupament recent de les tècniques de mostreig per cadenes de *Markov de Montecarlo* com el mostreig de Gibbs (GEMAN i GEMAN, 1984) o el de Metropolis – Hastings (METROPOLIS i col·l., 1953; HASTINGS, 1970) han proporcionat una solució eficient a la majoria d'aquestes complicacions. Val a dir que el paradigma Bayesià es va introduir en el context de la millora genètica animal a la segona meitat de la dècada del 1980 (GIANOLA i FERNANDO, 1986; GIANOLA i FOULLEY, 1990).

#### 1.4. PROGRAMES DE MILLORA GENÈTICA EN BOVINS

Les bases per a la millora genètica, doncs, impliquen principis de biologia, estadística, matemàtica, economia, etc., tot per poder trobar les estratègies òptimes d'aprofitament de la variació genètica existent a les diferents espècies animals i maximitzar-ne el seu progrés genètic. Si ens centrem en el que s'ha dut a terme en els últims anys en el camp de la millora genètica bovina, veurem que els avenços que s'han obtingut es deuen sobretot a tres factors:

1. Optimització del processament de dades (a través de la informàtica i bioinformàtica).
2. Selecció i avaluació genètica precisa (gràcies als exhaustius controls de rendiments i els models d'avaluació genètica).
3. Difusió del progrés genètic (a través de tecnologies reproductives com la inseminació artificial, la superovulació i transferència embrionària, la fertilització *in vitro* d'embrions, etc.)

La selecció s'utilitza com a base de la millora a través de l'ús dels millors individus des d'un punt de vista genètic com a precursors de la següent generació. Gràcies a l'evolució de la informàtica i a l'àmplia difusió dels desenvolupaments estadístics, i sobretot perquè la quantitat i qualitat de la informació disponible sobre els caràcters productius i els pedigrís de les poblacions és elevada i precisa, actualment s'obté una selecció eficient dels reproductors. A partir d'aquí, les avaluacions

genètiques per als caràcters d'interès econòmic són fonamentals per obtenir un avenç genètic significatiu.

Un programa de millora pretén que les noves generacions produeixin de manera més eficient que les generacions precedents. Els objectius de qualsevol programa de millora estableixen les característiques que volen ser millorades i la direcció desitjable del canvi genètic. Aquests programes estan condicionats en funció de les races, els ambients i els sistemes de maneig (Taula 11). La producció de carn es sustenta majoritàriament en races autòctones en diferent grau de selecció i amb relativament poca connexió entre ramaderies, ja que la inseminació artificial és escassa, fet que dóna una importància fonamental a l'intercanvi de reproductors, sobretot via sementals. En els últims anys, hi ha hagut un interès creixent per l'aplicació de programes de millora a bona part de les races autòctones. Però no totes les races autòctones que existeixen tenen un cens suficient per esdevenir races subjectes a un programa de millora. La seva rusticitat i adaptació al medi les fa interessants per ser races a conservar encara que sovint tenen unes aptituds càrnies limitades. Per aquests i altres motius, en algunes races s'ha endegat l'establiment de programes de conservació més que no pas programes de millora genètica. A nivell de l'estat espanyol hi ha comptabilitzades poc més de quaranta races bovines autòctones (<http://www.magrama.gob.es/es/ganaderia/temas/zootecnia/razasganaderas/>). Algunes de les races que disposen de programes de conservació en comptes de programes de millora serien l'*Alistana – Sanabresa*, l'*Asturiana de la Montaña*, l'*Avileña – Negra Ibérica* varietat *Bociblanca*, la *Berrenda en Colorado*, la *Berrenda en Negro*, la *Blanca Cacereña*, la *Cachena*, la *Caldelá*, la *Carania*, la *Cárdena Andaluza*, la *Frieiresa*, la *Limíá*, la *Masimeña*, la *Monchina*, la *Morucha* varietat *Negra*, la *Negra Andaluza*, la *Pajuna*, la *Palmera*, la *Pasiega*, la *Sayaguesa*, la *Serrana de Teruel*, la *Serrana Negra*, la *Tudanca* i la *Vianesa*. Pel que fa als Països Catalans, les races en perill d'extinció són l'*Albera*, la *Mallorquina*, la *Menorquina*, la *Pallaresa* i la *Bruna dels Pirineus*, encara que aquesta última té un cens suficientment elevat arreu del territori català per caracteritzar-la com la principal raça bovina autòctona de carn de Catalunya, i disposa d'un programa de millora genètica. Cal tenir en compte que també hi ha algunes races que són classificades com a races integrades, és a dir, que provenen d'altres països però que se'ls ha reconegut un llibre genealògic i un programa de millora en el país on s'han establert. A l'estat espanyol hi ha quatre races bovines càrnies integrades que són la *Blonda d'Aquitània*, la *Llemosina*, la *Xarolesa* i la

*Fleckvieh – Simmental*, les tres primeres d'elles d'origen francès i la darrera d'origen suís (ESpanya. *Boletín Oficial del Estado* (27 gener 2009), núm. 23).

Si ens centrem en els programes de millora que s'han aplicat a les races autòctones espanyoles classificades com a races de foment, podem destacar els de l'*Asturiana de los Valles*, la *Pirenaica*, l'*Avileña – Negra Ibérica*, la *Retinta*, la *Morucha*, la *Rubia Gallega* o la *Parda de Montaña*, juntament amb el de la Bruna dels Pirineus, tal com ja s'ha esmentat anteriorment. Per a cada una d'aquestes races s'han definit uns objectius de selecció específics, sobretot d'aquells caràcters que tenen una major relació amb la rendibilitat de les explotacions ramaderes (Taula 11). Existeix, per tant, una gran gamma de caràcters seleccionats, alguns fonamentals i que constitueixen la major part del valor econòmic de la producció, i altres que són menys importants i tenen menys incidència en el valor econòmic. Tot i així, centrant-nos més específicament en els caràcters d'interès en les races anteriorment esmentades, veurem que n'hi ha uns quants que són comuns a totes, com són el pes al naixement, el pes al deslletament, la facilitat de part, el pes a la canal i el rendiment carni. Altres caràcters menys importants serien el guany mig diari pre i postdeslletament, l'índex de conversió, la qualificació morfològica, la viabilitat del vedell, el desenvolupament muscular, la longevitat funcional, l'interval entre parts, etc. Tots aquests caràcters s'avaluen en funció de la disponibilitat de dades que tingui cada raça, en funció de les mesures que disposin segons la facilitat relativa d'obtenir-los, el control sistemàtic que tinguin establert i el pressupost disponible dedicat a tal obtenció. Aquestes dades, juntament amb els registres genealògics, permetran la valoració dels reproductors a través de metodologies específiques (generalment BLUP model animal) que determinaran els valors genètics dels animals.

Finalment, el fet d'incrementar la producció i la productivitat en una espècie ramadera implica necessàriament un programa robust i sostingut de millorament ambiental i genètic. Per a la realització de les avaluacions genètiques dels animals, les metodologies que existeixen han evolucionat amb el temps i cada vegada s'estan introduint novetats i nous refinaments que permeten obtenir les estimacions dels valors millorants de manera més precisa. És en aquesta línia que aquesta tesi s'ha realitzat, per a l'estudi de diferents aspectes que impliquin un granet més de coneixement en el pla de millora genètica de la raça Bruna dels Pirineus, refinant en la mesura del possible la predicció del valor genètic dels caràcters que són



d'interès de selecció a la raça, així com en l'estudi de la situació de la consanguinitat que hi ha en el pedigrí d'aquesta població.

Taula 11. Descripció dels criteris de selecció de les races bovines càrnies espanyoles i catalana.

CRITERIS DE SELECCIÓ	RAÇA <sup>1</sup>							
	As	Av	BP	Mo	PM	Pi	Re	RG
Pes al naixement (kg)	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí	–	Sí
Pes al deslletament (180 dies) (kg)	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí	–	Sí	Sí
Pes als 120 dies (kg)	–	–	–	–	–	Sí	Sí	–
Pes als 210 dies (kg)	–	–	–	–	–	Sí	–	–
Pes viu als 365 dies (kg)	–	Sí	–	–	–	–	–	–
GMD <sup>2</sup> pre-deslletament (kg/dia)	Sí	Sí	–	–	–	–	–	–
GMD post-deslletament (kg/dia)	Sí	Sí	–	Sí	–	–	Sí	Sí
Velocitat de creixement (kg/dia)	–	–	–	–	–	Sí	–	–
Pes al sacrifici (kg)	–	–	–	Sí	Sí	–	–	Sí
Pes de la canal (kg)	Sí	Sí	–	–	–	Sí	Sí	–
Rendiment de la canal (%)	–	Sí	–	–	–	–	Sí	Sí
Conformació de la canal <sup>3</sup>	Sí	Sí	–	Sí	Sí	Sí	–	Sí
Engreixament de la canal <sup>3</sup>	–	Sí	–	–	Sí	Sí	–	Sí
Qualitat de la carn (%)	–	–	–	Sí	Sí	–	–	–
Interval entre parts (dies)	–	–	–	–	Sí	Sí	Sí	–
Facilitat de part <sup>3</sup>	Sí	–	Sí	Sí	Sí	Sí	–	Sí
Longevitat funcional (anys)	–	–	–	–	Sí	–	–	–
IC <sup>2</sup> (kg pinso/kg PV)	–	–	–	Sí	–	Sí	–	Sí
Qualificació morfològica <sup>3</sup>	Sí	–	–	Sí	–	–	Sí	Sí
Desenvolupament muscular <sup>3</sup>	–	–	–	–	–	–	–	–
Format carnisser (cm)	Sí	–	–	–	–	–	–	–

<sup>1</sup> AS: *Asturiana de los Valles*; AV: *Avilenya-Negra Ibèrica*; BP: *Bruna dels Pirineus*; Mo: *Morucha*; PM: *Farda de Montaña*; Pi: *Pirenaica*; Re: *Retinta*; RG: *Rubia Gallega*.

<sup>2</sup> GMD: Guany mig diari; IC: Índex de conversió.

<sup>3</sup> Les unitats d'aquests criteris corresponen a una escala de mesura particular per a cada un d'ells. Conformació de la canal: escala SEUROP; Engreixament de la canal: escala 1 - 5; Facilitat de part: escala 1 - 5; Qualificació morfològica: escala 0 - 100; Desenvolupament muscular: escala 0 - 100.

## 2. REFINAMENTS GENÈTICS

### 2. 1. VARIANÇA GENÈTICA ADDITIVA AMB ORIGEN PATERN

Avui en dia, la majoria dels procediments actuals d'avaluació genètica en boví de carn solen centrar-se únicament en l'efecte genètic directe (HENDERSON, 1973), acompanyat algunes vegades per efectes genètics materns (QUINTANILLA i col·l., 1999). Aquests efectes genètics additius deriven de la contribució equitativa d'ambdós progenitors sobre el genoma del descendent, tot i que en boví de carn es coneixen l'existència d'altres efectes genètics expressats en funció de l'origen parental dels al·lels (BÜNGER i col·l., 1995; GOODALL i SCHMUTZ, 2007). Encara que sistemàticament s'acostumen a ignorar, resulta plausible imaginar efectes genètics heretats únicament via paterna, com els vinculats al cromosoma Y o al fenomen de l'*imprinting* patern. No obstant, desconeixem en gran mesura el seu possible impacte sobre variables productives, com el pes al naixement o al deslletament, en bovins de carn com la Bruna dels Pirineus.

#### 2. 1. 1. L'efecte del cromosoma Y

L'espècia bovina té 60 cromosomes, els quals es distribueixen en 29 parells de cromosomes autosòmics i un parell de cromosomes sexuals. Igual com a la resta d'espècies de mamífers, les femelles presenten dos cromosomes sexuals X, i els mascles un cromosoma X i un cromosoma Y (MELANDER, 1959). Tots els cromosomes autosòmics tenen una forma allargada, amb el centròmer situat a l'extrem. En canvi, els cromosomes sexuals tenen el centròmer al mig, i el cromosoma X és molt més gran que el cromosoma Y. A més, els cromosomes Y de les subespècies *Bos primigenius taurus* i *Bos primigenius indicus* es poden distingir morfològicament per la seva forma (Stranzinger i col·l., 2007). Un toro pot contribuir a les seva descendència amb el cromosoma X o Y, fet que determinarà el sexe del vedell. La vaca, en canvi, sempre contribueix amb un dels seus cromosomes X. Donats alguns resultats previs sobre la possible influència de *loci* lligats al cromosoma Y en caràcters econòmicament importants de creixement i comportament (NEUGEBAHNER i col·l., 2010) cal considerar l'efecte del cromosoma Y

com una curiositat científica digne d'estudi, la qual pot tenir repercussions importants en el programa de millora genètica de la Bruna dels Pirineus.

Els treballs de SCHWENKER i MAXON (1986) i BÜNGER i col·l. (1995) en ratolins van descriure influències importants del cromosoma Y en el creixement, el pes viu i el pes dels testicles d'aquests animals. Tot i així, altres estudis han descrit resultats contradictoris sobre l'impacte del cromosoma Y, com és el cas dels presentats per REINSCH i col·l. (1999), els quals van determinar efectes quasi inexistent o completament nuls del cromosoma Y a la raça *Simmental* sobre quatre caràcters de la canal (guany net, valor de la canal, classificació EUROP i classificació del greix). Aquests resultats contradictoris no fan sinó accentuar la rellevància que pot tenir la realització d'estudis enfocats a aquestes contribucions genètiques específiques.

## 2. 1. 2. L'efecte de l'*imprinting* patern

El fenomen genètic de l'*imprinting* es refereix a aquells gens que són expressats diferencialment en funció de si són heretats del pare o ho són de la mare. És un procés dinàmic durant el qual els al·lels són marcats epigenèticament per tal d'indicar el seu origen parental, això és, mitjançant modificacions de la cromatina enloc de la seqüència mateixa de l'ADN. A cada generació, els procediments que originen l'*imprinting* són de nova creació durant la gametogènesi, basats en dos mecanismes principals, una metilació de l'ADN específica del progenitor i les modificacions de les histones (JIRTLE i WEIDMAN, 2007). Aquest "efecte segons l'origen parental" va ser descrit per primera vegada l'any 1960 per H. Crouse (1914-2006; GERBI, 2007).

Un dels exemples més coneguts de l'*imprinting* en el bestiar oví és la mutació *Callipyge* (del grec *kalos* que significa bonic, i *pygos* que es refereix a natja), la qual es caracteritza per la hipertròfia muscular de la zona de la pelvis i el llom, i que esdevé evident fenotípicament a partir dels 2-3 mesos d'edat a aquells individus que hereten l'al·lel mutant del pare (COCKETT i col·l., 1998). En l'espècie porcina, el fenomen d'*imprinting* més important és el gen IGF2 (*insulin-like growth factor 2*), el qual té un efecte molt important en deposició grassa i massa muscular però també només quan s'hereta per via paterna (JEON i col·l., 1999; NEZER i col·l., 1999). No obstant, també hi ha descrit l'*imprinting* de diversos QTLs (*quantitative trait loci*) que afecten a la condició corporal (DE KONING i col·l.,

2001b), a la qualitat de la carn (DE KONING i col·l., 2001a), i a caràcters de creixement i de reproducció (DE KONING i col·l., 2001b). Centrant-nos en el bestiar boví, hi ha evidències d'aquest fenomen descrites en caràcters de la canal en estudis realitzats pels investigadors ENGELLANDT i TIER (2002) en la raça bovina càrnia *German Gelvieh*, trobant efectes significatius per al greix pelvià (14 % de la variància fenotípica), el greix dels ronyons (16 %) i la quantitat de magre de la canal (15 %). NEUGEBAUER i col·l. (2010) van trobar deu caràcters bovins que estaven influenciats significativament per l'*imprinting*, tant patern com matern, amb proporcions estimades entre el 8 i el 25 % del total de la variància genètica additiva. Tot i així, només el grau d'engreixament va mostrar únicament contribució paterna sobre la variància de l'*imprinting*.

Donada l'escassetat de resultats sobre la contribució dels efectes genètics via paterna en boví de carn, resulta d'especial importància desenvolupar models estadístics per capturar aquests tipus d'efectes, així com determinar la seva rellevància sobre caràcters d'interès productiu en la raça Bruna dels Pirineus.

## 2. 2. VARIÀNCIA GENÈTICA RESIDUAL : ANÀLISI DE CANALITZACIÓ

En els últims anys, la producció animal s'ha estat orientant cap a la qualitat i homogeneïtat dels productes, pel que l'estudi de la variabilitat dels caràcters productius i la seva possible disminució per mitjà de la selecció (canalització) és una via de treball amb un interès creixent. L'interès per oferir productes de qualitat homogènia és una de les principals tendències de la indústria ramadera dels països desenvolupats. Va ser cap a final de la dècada dels noranta quan SANCRISTOBAL-GAUDY i col·l. (1998) van desenvolupar un model per estudiar els paràmetres implicats en la genètica de la variabilitat ambiental, i un algoritme de maximització de l'esperança matemàtica per resoldre'l (un algoritme per trobar estimadors de màxima versemblança de paràmetres en models probabilístics que depenen de variables no observables). Al cap d'uns anys, SORENSEN i WAAGEPETERSEN (2003) van formular la resolució d'aquesta parametrització mitjançant la metodologia Bayesiana.

Avui en dia, els models d'avaluació genètica típics no inclouen la variabilitat genètica comptabilitzada dins el terme de variància residual, tot i que és ben coneguda l'heterogeneïtat d'aquesta variància residual segons alguns estudis

realitzats en espècies de laboratori (GUTIÉRREZ i col·l., 2006; IBÁÑEZ-ESCRICHE i col·l., 2008b) i de bestiar domèstic (VARONA, 1994). A més, també s'ha suggerit la possibilitat de modificar la base genètica additiva de la variància residual mitjançant la selecció en diverses espècies ramaderes, com a la porcina, pels caràcters prolificitat o pes a l'escorxador (SORENSEN i WAAGEPETERSEN, 2003; IBÁÑEZ-ESCRICHE i col·l., 2007), a l'aviram pel pes corporal dels pollastres (ROWE i col·l., 2006), i a l'espècie ovina per la prolificitat (SANCRISTOBAL-GAUDY i col·l., 2001). Cal tenir en compte que també a les espècies bovines de carn i de llet, pel que fa a caràcters de pes i lleters, respectivament, s'ha identificat aquest tipus de variabilitat (RODRÍGUEZ-ALMEIDA i col·l., 1995; ROBERT-GRANIÉ i col·l., 1999).

Com ja s'ha descrit en l'esquema de selecció, el caràcter del pes al naixement és un dels objectius de millora més importants a la raça Bruna dels Pirineus, on no es volen obtenir pesos extrems per tal de prevenir els problemes derivats de la distòcia (vedells massa pesats) o poca supervivència neonatal (vedells massa lleugers), i la seva subseqüent penalització a la supervivència de la vaca i el vedell (TARRÉS i col·l., 2004, 2005). En aquest context, la implementació dels models de canalització per caracteritzar el patró de variabilitat del pes al naixement, pot ser d'especial interès a la raça, aportant un exemple real per a totes les poblacions bovines càrnies del món que estiguin explotades sota sistemes de maneig extensius. La rellevància de la Bruna dels Pirineus per l'estudi d'aquest tipus de variabilitat genètica s'accentua si tenim en compte que la majoria de ramats han optat per la selecció estabilitzadora del pes al naixement.

## **2. 3. PURGA DE LA DEPRESSIÓ ENDOGÀMICA**

La depressió endogàmica, també descrita com la reducció en l'aptitud de la descendència degut als encreuaments entre parents propers, s'ha descrit de forma sistemàtica a moltes espècies ramaderes com ara en el boví de llet i de carn (GULISIJA i col·l., 2006; CAROLINO i GAMA, 2008), en les ovelles (CASELLAS i col·l., 2009), en els porcs (CASELLAS i col·l., 2008), en els cavalls (GÓMEZ i col·l., 2008), en els conills (CASELLAS i col·l., 2011), en les aus de corral (SEWALEM i col·l., 1999), i en els peixos (KINCAID, 1976), entre d'altres. És un fenomen biològic que té importància econòmica tant per a la indústria ramadera com per a la investigació

genòmica, on el coneixement sobre l'arquitectura genètica de la consanguinitat segueix essent pobrament investigada.

Certament, la consanguinitat pot provocar un increment de la probabilitat d'identitat per descendència (quan dos o més al·lels són còpies idèntiques del mateix al·lel ancestral) al llarg dels *loci*, el que pot suposar un augment en l'impacte de la càrrega genètica oculta (generalment, efectes al·lèlics recessius) sobre els caràcters productius dels individus (FALCONER i MACKAY, 1996). Cal tenir en compte que els al·lels desfavorables vinculats als caràcters de *fitness* acostumen a ser recessius més que no pas dominants; això és degut a que les mutacions acostumen a tenir efectes negatius sobre la *fitness* (SANJUÁN i col·l., 2004) i, en cas de ser dominants, aquestes mutacions es descarten i s'eliminen ràpidament de les poblacions (MC PARLAND i col·l., 2009).

Independentment del mecanisme genètic subjacent de la depressió endogàmica, l'impacte d'aquest fenomen biològic no és consistent al llarg de les poblacions, ni en subpoblacions; el nivell de depressió endogàmica experimentat per un individu donat ha de dependre de la càrrega genètica recessiva heretada dels ancestres que han contribuït en termes d'identitat per descendència (GULISIJA i col·l., 2006), i això obre la possibilitat de la manipulació dels efectes de consanguinitat d'alguns avantpassats específics.

La purga de la depressió endogàmica és un procés mitjançant el qual els individus amb elevada aptitud en els caràcters de millora són mantinguts a la població com a futurs reproductors i els de baixa aptitud són descartats. Aquest fenomen depèn tant del sistema d'aparellaments que s'origina entre els individus purs (LANDE i col·l., 1994) com de la base genètica de la depressió per endogàmia (MIKKELSEN i col·l., 2010). Mentre la depressió endogàmica provinent d'uns quants gens recessius amb efectes deleteris majors s'espera que variïn al llarg dels individus depenent del seu genotip en aquests gens majors i que responguin ràpidament a la selecció, la depressió endogàmica provinent de molts gens amb petits efectes individuals és menys fàcilment purgable (FERRIOL i col·l., 2011). La purga de la depressió endogàmica ha estat descrita en moltes taxes incloent-hi plantes (BYERS i WALLER, 1999; CRNOKRAK i BARRETT, 2002) i animals (LACY i col·l., 1996; BALLOU, 1997; CRNOKRAK i BARRETT, 2002), tot i que l'extensió i els patrons han estat una mica inconsistents i variables. Molts dels estudis de purga de la

consanguinitat han estat realitzats en el laboratori i és difícil que siguin directament aplicables a les poblacions reals on els resultats rellevants obtinguts fins ara han estat escassos (BOAKES i col·l., 2007). MC PARLAND (2004) va detectar una purga significativa a la població bovina lleter de *Holstein-Friesian* Irlandesa, i VISSCHER i col·l. (2001) van suggerir patrons similars a la raça *Chilligham*. Malgrat aquests estudis, encara són ben poques les investigacions rellevants realitzades en altres poblacions ramaderes.

Posteriorment a la descripció que WRIGHT (1922) va fer del mètode per computar els coeficients de consanguinitat, s'han desenvolupats altres algorismes per descompondre les diferents fonts de consanguinitat. Entre d'altres, la descomposició per fundadors (LACY i col·l., 1996; LACY, 1997) permet dividir els coeficients de consanguinitats entre aquells individus fundadors que contribueixen en termes d'identitat per descendència. Donat que la càrrega genètica recessiva pot ser distribuïda de manera desigual entre els genomes fundadors (RODRIGÁNEZ i col·l., 1998; GULISIJA i col·l., 2006; CASELLAS i col·l., 2009), aquesta descomposició s'utilitza per identificar els efectes de depressió endogàmica heterogènia específics de cada fundador (CASELLAS i col·l., 2011). Tot i així, tant fundadors com no fundadors, poden originar identitat per descendència en generacions posteriors, mentre que l'aproximació de LACY i col·l. (1996) resumeix totes les contribucions dins la generació de fundadors. Aquesta limitació ha estat solucionada per CABALLERO i TORO (2000), els quals han desenvolupat una descomposició acurada del coeficient de consanguinitat, incloent-hi també la contribució dels animals no fundadors (veure GARCÍA-CORTÉS i col·l., 2010, per detalls addicionals). Això ha de ser vist com una contribució altament rellevant en el camp de la recerca sobre la purga de la depressió endogàmica perquè aquestes contribucions a la consanguinitat d'un individu determinat poden ser assignades correctament a l'ancestre corresponent.

Donada l'escassetat d'estudis rellevants sobre la purga de la depressió endogàmica a les espècies ramaderes sota condicions reals de camp, resultaria interessant realitzar aquest tipus d'estudi a la Bruna dels Pirineus. Això implica el desenvolupament de parametritzacions específiques per tenir en compte la influència combinada de les dues fonts independents d'informació rellevants, la dels coeficients parcials de consanguinitat (CABALLERO i TORO, 2000) i la del nombre de generacions transcorregudes entre l'individu consanguini i l'ancestre que

origina la consanguinitat. A més, aquest tipus d'anàlisis permeten caracteritzar l'evolució de la depressió endogàmica en un caràcter determinat sobre una base temporal en la que es reflexa la generació d'identitat per descendència i el seu origen a la genealogia, aportant una caracterització acurada del patró de purga per la depressió endogàmica.







**CAPÍTOL IV.**  
**MATERIALS I MÈTODES**



## 1. POBLACIÓ I FONTS DE DADES

Tots els estudis presentats en aquesta tesi doctoral han estat realitzats amb les dades del programa de control de rendiments de la raça Bruna dels Pirineus, la qual ja hem descrit anteriorment i classificat com a la raça autòctona i d'aptitud càrnia que es localitza a les àrees muntanyoses de Catalunya. Així mateix, no ha calgut l'aprovació de la Comissió d'Ètica en l'Experimentació Animal i Humana de la UAB en referència a l'article 21 del capítol III de la llei de protecció dels animals utilitzats per a experimentació i per a altres finalitats científiques (CATALUNYA. *Diari Oficial de la Generalitat de Catalunya* (10 juliol 1995), núm. 2073) ja que les dades utilitzades en aquesta tesi doctoral han estat registrades pels mateixos ramaders i cedides per la FEBRUPI per a la realització dels estudis i de les anàlisis corresponents.

La base de dades utilitzada en les diferents anàlisis d'aquesta tesi doctoral comprèn vedells nascuts entre els anys 1986 i 2010, pertanyents a 12 ramats que participen en el programa de control de rendiments de la Bruna dels Pirineus. Els ramats han estat escollits en base a la seva connexió genètica, seguint els resultats dels estudis prèviament realitzats per TARRÉS i col·l. (2010). Els treballs es centraran en l'estudi de dos dels caràcters de selecció de la raça: el pes al naixement i el pes al deslletament. Cal tenir en compte que el pes al naixement és registrat pels ramaders el dia que el vedell ha nascut, tot i que també es permeten pesades realitzades entre el dia de naixement i dos dies posteriors. De forma similar, el pes al deslletament és recollit pels mateixos ramaders. Tot i així, s'ha de comunicar prèviament el dia de pesada a través d'un formulari que s'envia a la FEBRUPI, ja que en cas que sigui necessària una auditoria de pesada, algun tècnic de la mateixa la pugui dur a terme. Per a aquest treball, les dades de pes al deslletament han estat estandaritzades a 185 dies, tal i com proposen les guies de la BEEF IMPROVEMENT FEDERATION (1986).

Els vedells amb pesos al naixement inferiors a 20 kg o superiors a 70 kg han estat exclosos de la base de dades final, així com també els pesos al deslletament inferiors a 120 kg o superiors a 400 kg. També s'han eliminat les dades fenotípiques d'aquells animals que no tenien paternitat coneguda. Referent als ramats, només s'han utilitzat les dades d'aquelles explotacions que tenien un mínim

de 100 vedells amb registres fenotípics. Finalment, la base de dades tenia un total de 8.130 registres de pes al naixement i 1.245 de pes al deslletament, pertanyents a 12 i dos ramats, respectivament. Cal fer esment que els dos ramats que contribueixen per al pes al deslletament, també estan involucrats en l'anàlisi del pes al naixement. El pedigrí utilitzat a la base de dades per al pes al naixement incloïa 10.266 animals amb 230 pares i 2.671 mares, mentre que l'utilitzat per al pes al deslletament incloïa 1.799 individus, dels quals 97 i 565 d'ells corresponien a toros i vaques amb descendència registrada, respectivament.

En aquest capítol es presentaran els diferents models utilitzats en cada anàlisi. Tot i que en molts d'ells els diferents efectes són repetits, es descriuran detalladament a cada apartat, per així donar la informació completa de l'estructura que s'ha utilitzat en cada un dels models.

## 2. ANÀLISI DE L'IMPRINTING PATERN I L'EFECTE DEL CROMOSOMA Y

En aquesta primera anàlisi, és de gran importància definir correctament els llinatges paterns. Això és així perquè és als llinatges paterns on l'efecte del cromosoma Y és compartit, ja que el cromosoma Y només és heretat des del pare cap als fills macles, sense canvis possibles (per exemple, recombinacions genètiques), a excepció de mutacions puntuals. Per cada vedell mascle, l'origen del seu cromosoma Y ha estat traçat retrospectivament fins al mascle antecessor més antic que apareix al pedigrí (Figura 4), obtenint finalment 47 llinatges paterns pel pes al naixement i 34 pel pes al deslletament. Així mateix, per a l'*imprinting* ens centrarem únicament en el patern, és a dir, en els gens que són expressats quan són heretats via paterna. Cal tenir present que no considerarem l'*imprinting* matern en els models perquè aquest efecte queda absorbit i confós en el component ambiental matern dels models d'anàlisi.

### 2. 1. MODELS OPERATIUS

El pes al naixement i el pes al deslletament han estat analitzats sota els següents quatre models animals univariants:

1. Model YI: és el model més complet de tots, en el qual hi ha present tant l'efecte genètic permanent del cromosoma Y ( $s$ ) com l'efecte genètic additiu d'*imprinting* patern ( $i$ ).

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Z}_1\mathbf{a} + \mathbf{Z}_2\mathbf{i} + \mathbf{Z}_3\mathbf{d} + \mathbf{Z}_4\mathbf{h} + \mathbf{Z}_5\mathbf{s} + \mathbf{e}$$

2. Model YN: és el model anterior però exclouent l'efecte  $i$ .

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Z}_1\mathbf{a} + \mathbf{Z}_2\mathbf{d} + \mathbf{Z}_3\mathbf{h} + \mathbf{Z}_4\mathbf{s} + \mathbf{e}$$

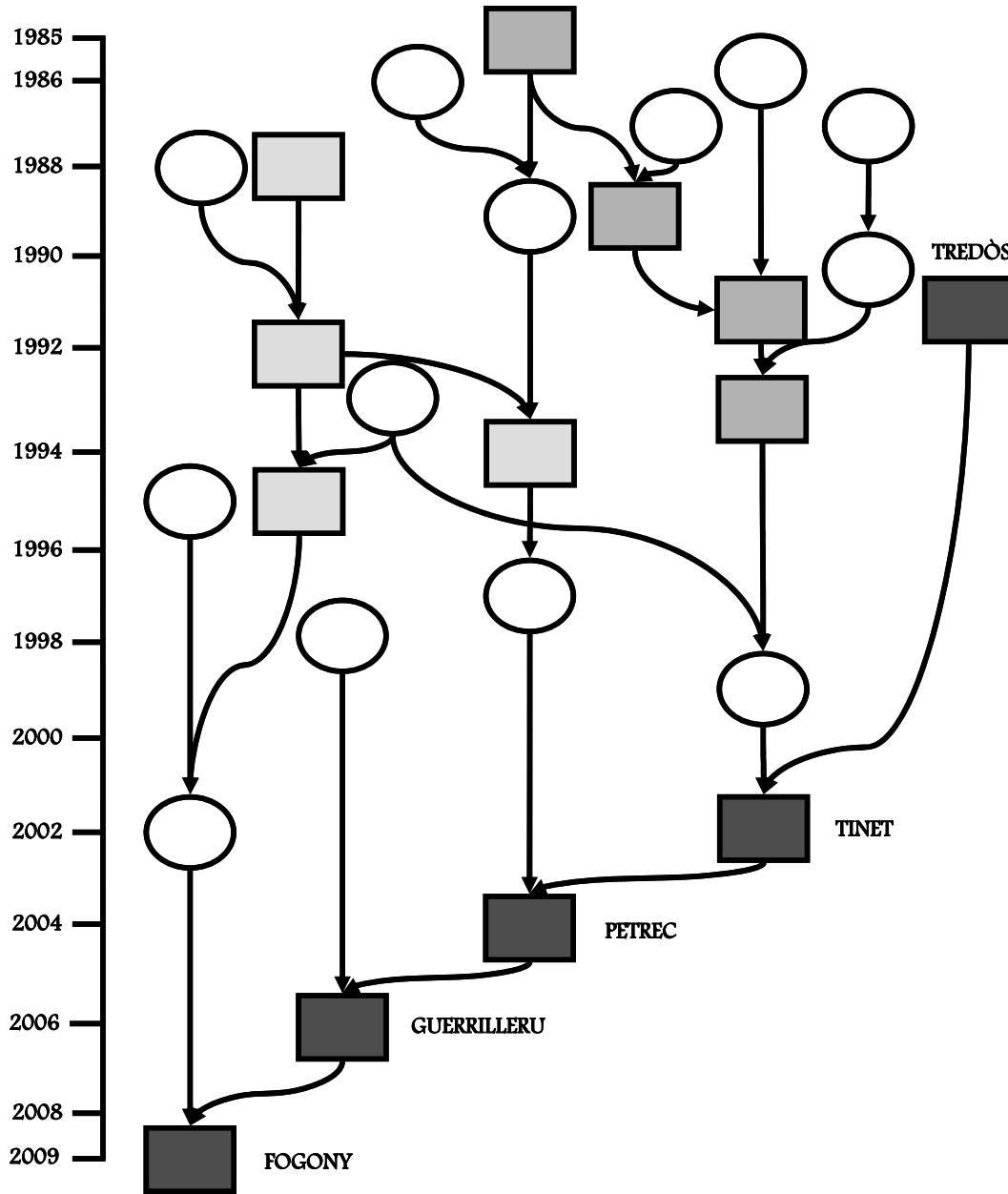
3. Model IN: és el model on s'exclou únicament l'efecte  $s$ .

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Z}_1\mathbf{a} + \mathbf{Z}_2\mathbf{i} + \mathbf{Z}_3\mathbf{d} + \mathbf{Z}_4\mathbf{h} + \mathbf{e}$$

4. Model NN: és el model on s'exclouen ambdós efectes, l' $i$  i l' $s$ .

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Z}_1\mathbf{a} + \mathbf{Z}_2\mathbf{d} + \mathbf{Z}_3\mathbf{h} + \mathbf{e}$$

Figura 4. Exemple d'un llinatge patern. El color gris fosc indica un llinatge actual, i els altres grisos indiquen llinatges que no s'han extingit però que aquí acaben la seva contribució quan arriben a una femella. La representació en quadres indica els mascles, i les rodones es refereix a les femelles. Cada individu es posiciona en funció de l'any de naixement, representat a l'eix d'ordenades de la figura. S'inclou el nom dels toros del llinatge principal, representat en color gris fosc.



Per a ambdós caràcters, les dades ( $y$ ) han estat analitzades tenint en compte la influència dels efectes sistemàtics ( $b$ ), permanents ( $d$  i  $h$ ) i genètics additius infinitesimals ( $a$ ), essent  $d$  el vector dels efectes ambientals permanents específics de la mare,  $h$  el vector dels efectes ambientals permanents del ramat-any-estació,  $e$  el vector dels residus, i  $X$ ,  $Z_1$ ,  $Z_2$ ,  $Z_3$ ,  $Z_4$ ,  $Z_5$  les matrius d'incidència corresponents. Pel que fa als efectes sistemàtics, l'edat de la mare al part té sis



categories segons si són vaques que pareixen als 2, 3, 4, 5, 6 i >6 anys (anteriorment definides per CASELLAS i PIEDRAFITA (2002)), el tipus de part té dos nivells (simple o bessoner) i el sexe del vedell també en té dos (mascle o femella). De forma similar, el nombre de nivells pel caràcter pes al naixement de l'efecte ambiental permanent específic de la mare ha estat de 2.317 i el del ramat-any-estació de 135, i de 387 i 19 nivells, respectivament, per al caràcter de pes al deslletament.

## 2.2. DESENVOLUPAMENT BAYESIÀ

Tots els models han estat analitzats sota inferència Bayesiana. Prenent com a exemple el model més complet, la distribució posterior conjunta de tots els paràmetres desconeguts en el model YI ha estat assumida com

$$p(\mathbf{b}, \mathbf{a}, \mathbf{i}, \mathbf{d}, \mathbf{h}, \mathbf{s}, \sigma_e^2, \sigma_d^2, \sigma_h^2, \sigma_s^2, \mathbf{G} | \mathbf{y}) \propto p(\mathbf{y} | \mathbf{b}, \mathbf{a}, \mathbf{i}, \mathbf{d}, \mathbf{h}, \mathbf{s}, \sigma_e^2) p(\mathbf{b}) p(\mathbf{a}, \mathbf{i} | \mathbf{A}, \mathbf{G}) p(\mathbf{G}) \\ \times p(\mathbf{d} | \sigma_d^2) p(\sigma_d^2) p(\mathbf{h} | \sigma_h^2) p(\sigma_h^2) p(\mathbf{s} | \sigma_s^2) p(\sigma_s^2) p(\sigma_e^2)$$

on  $\mathbf{A}$  és la matriu de parentescos additius (WRIGHT, 1922) amb grups genètics (WESTELL i col·l., 1988),  $\sigma_e^2$  és la variància del terme residual,  $\sigma_d^2$  és la variància de l'efecte ambiental permanent de la mare,  $\sigma_h^2$  és la variància de l'efecte del ramat-any-estació,  $\sigma_s^2$  és la variància genètica de la regió no autosòmica del cromosoma Y, i  $\mathbf{G}$  és la matriu de co(variàncies) genètiques additives relatives als efectes  $\mathbf{a}$  i  $\mathbf{i}$ . Així mateix, l'*a priori* dels efectes genètics s'ha assumit normal multivariant (NMV) seguint

$$p(\mathbf{y} | \mathbf{b}, \mathbf{a}, \mathbf{i}, \mathbf{d}, \mathbf{h}, \mathbf{s}, \sigma_e^2) = NMV(\mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{Z}_1\mathbf{a} + \mathbf{Z}_2\mathbf{i} + \mathbf{Z}_3\mathbf{d} + \mathbf{Z}_4\mathbf{h} + \mathbf{Z}_5\mathbf{s}, \mathbf{I}_e \sigma_e^2)$$

D'acord amb els resultats obtinguts per CASELLAS i col·l. (2007), a les anàlisis del pes al naixement s'han tingut en compte 28 grups genètics, 25 per als pares desconeguts i 3 per a les mares desconegudes, mentre que per a les anàlisis de pes al deslletament s'han emprat 6 grups genètics, 5 per als pares desconeguts i 1 per a les mares desconegudes, respectivament. En general, els grups genètics paternals s'han definit dins de cada ramat i per unitat temporal (en aquest cas, canviant cada any o pocs anys), mentre que els grups genètics materns són específics de cada ramat i sense modificar-se amb el pas del temps.

Des del punt de vista Bayesià, les distribucions *a priori* dels efectes  $\mathbf{a}$  i  $\mathbf{i}$  s'han assumit normals multivariants, seguint

$$p(\mathbf{a}, \mathbf{i} | \mathbf{A}, \mathbf{G}) = NMV(\mathbf{0}, \mathbf{G} \otimes \mathbf{A})$$

on  $\mathbf{G} = \begin{bmatrix} \sigma_a^2 & \sigma_{a,i} \\ \sigma_{a,i} & \sigma_i^2 \end{bmatrix}$ , i  $\sigma_a^2$ ,  $\sigma_i^2$  i  $\sigma_{a,i}$  són la variància genètica directa, la variància de l'*imprinting* patern i la covariància genètica entre  $\mathbf{a}$  i  $\mathbf{i}$ , respectivament. Per a la distribució *a priori* de  $\mathbf{G}$ , s'han assumit *a priori* plans entre 0 i  $+\infty$  per a la  $\sigma_a^2$  i  $\sigma_i^2$ , i entre  $-\infty$  i  $+\infty$  per a la  $\sigma_{a,i}$ . Les distribucions *a priori* dels efectes aleatoris permanents també s'han assumit normals multivariants, essent:

$$p(\mathbf{d} | \sigma_d^2) = NMV(\mathbf{0}, \mathbf{I}_d \sigma_d^2)$$

$$p(\mathbf{h} | \sigma_h^2) = NMV(\mathbf{0}, \mathbf{I}_h \sigma_h^2)$$

$$p(\mathbf{s} | \sigma_s^2) = NMV(\mathbf{0}, \mathbf{I}_s \sigma_s^2)$$

i

$$p(\mathbf{e} | \sigma_e^2) = NMV(\mathbf{0}, \mathbf{I}_e \sigma_e^2)$$

on  $\mathbf{I}_d$ ,  $\mathbf{I}_h$ ,  $\mathbf{I}_s$  i  $\mathbf{I}_e$  són matrius d'identitat amb dimensions iguals als nombre d'elements que contenen  $\mathbf{d}$ ,  $\mathbf{h}$ ,  $\mathbf{s}$  i  $\mathbf{e}$ , respectivament. S'han assumit *a priori* plans per  $p(\mathbf{b})$ ,  $p(\sigma_d^2)$ ,  $p(\sigma_h^2)$ ,  $p(\sigma_s^2)$  i  $p(\sigma_e^2)$ .

Per a la resta de models (YN, IN i NN) s'utilitza el mateix desenvolupament que el descrit fins ara, simplement excloent-ne els paràmetres pertinents en funció del model que es vulgui analitzar.

### 2.3. CADENES DE MARKOV MONTE CARLO

Les distribucions marginals posteriors de tots els elements desconeguts dels models s'han obtingut a través de l'algoritme de mostreig de Gibbs (GEMAN i GEMAN, 1984). Els models s'han analitzat a través del software TM de LEGARRA i col·l. (2008). Després de les anàlisis exploratòries prèvies per a cada model, s'han llançat tres cadenes independents amb 5.050.000 iteracions, i les 50.000 primeres han estat descartades com a *burn-in* (RAFTERY i LEWIS, 1992). Un total de 100.000

mostres de cada paràmetre del model han estat guardades de cada cadena, aplicant un interval de 50 iteracions. Els mostrejors de les tres cadenes han estat utilitzats per a caracteritzar les distribucions posteriors de cada paràmetre, tenint en compte la propietat ergòdica de les mateixes (GILKS i col·l., 1996). La llargària efectiva de les cadenes ha estat calculada segons GEYER (1992).

## 2.4. COMPARACIÓ DE MODELS

Els quatre models descrits anteriorment han estat comparats a través del *deviance information criterion* (DIC; SPIEGELHALTER i col·l., 1998 i 2002). Aquest estadístic mesura l'adequació del model a través de dues vessants, l'esperança posterior de la *deviance* Bayesiana (és a dir, l'ajust del model), i el nombre efectiu de paràmetres (per tant, la complexitat del model). Es defineix com

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

on  $\bar{D} = E_{\theta|y}[D(\theta)]$  és l'esperança posterior de la *deviance* Bayesiana ( $D(\theta) = -2 \log p(y|\theta)$ ), i  $p_D$  és el número efectiu de paràmetres i es defineix com  $p_D = \bar{D} - D(\bar{\theta})$ , on  $\bar{\theta}$  és la mitjana posterior dels paràmetres que intervenen en el model. Un valor més baix de DIC indica un millor ajust del model i un grau menor de complexitat. Cal tenir en compte que reduccions de tres o més unitats de DIC ja es consideren típicament com a estadísticament rellevants (SPIEGELHALTER i col·l., 2002).

### 3. ANÀLISI DE CANALITZACIÓ

#### 3.1. MODELS ANALÍTICS

Prenent com a punt de partida el model desenvolupat per SORENSEN i WAAGEPETERSEN (2003), en aquest estudi s'ha analitzat únicament el caràcter pes al naixement a través de dues parametritzacions alternatives, un model de variàncies homogènies i un model de variàncies heterogènies. El pes al deslletament s'ha descartat degut a que la quantitat de dades disponible resultava insuficient per garantir la convergència i l'estabilitat computacional dels models analítics. El model de variàncies heterogènies es presenta a continuació, amb l'estructura següent per analitzar les dades

$$y_i = \mathbf{x}'_i \mathbf{b} + \mathbf{w}'_i \mathbf{p} + \mathbf{z}'_i \mathbf{a} + \exp\left(\frac{\boldsymbol{\chi}'_i \boldsymbol{\beta} + \boldsymbol{\omega}'_i \boldsymbol{\pi} + \boldsymbol{\zeta}'_i \boldsymbol{\alpha}}{2}\right) \varepsilon_i$$

on  $y_i$  és el fenotip del pes al naixement a l'individu 'i',  $\mathbf{b}$  i  $\boldsymbol{\beta}$  són els vectors de paràmetres associats als efectes fixes,  $\mathbf{p}$  i  $\boldsymbol{\pi}$  són els vectors de paràmetres associats als efectes ambientals permanents,  $\mathbf{a}$  i  $\boldsymbol{\alpha}$  són els vectors de paràmetres associats als efectes genètics additius infinitesimals, i  $\varepsilon_i$  és una variable aleatòria provinent d'una distribució Gaussiana estàndard. A més, cal tenir en compte que  $\mathbf{x}_i$ ,  $\mathbf{w}_i$ ,  $\mathbf{z}_i$ ,  $\boldsymbol{\chi}_i$ ,  $\boldsymbol{\omega}_i$  i  $\boldsymbol{\zeta}_i$  són els vectors d'incidència corresponents.

Sota una aproximació Bayesiana estàndard, la distribució *a priori* per als efectes genètics additius (que són,  $\mathbf{a}$  i  $\boldsymbol{\alpha}$ ) ha estat assumida com una distribució normal multivariant Gaussiana,

$$p\left(\begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \boldsymbol{\alpha} \end{bmatrix} \middle| \sigma_a^2, \sigma_\alpha^2, \mathbf{A}, \rho\right) = NMV\left(\begin{bmatrix} \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} \sigma_a^2 & \rho\sigma_a\sigma_\alpha \\ \rho\sigma_a\sigma_\alpha & \sigma_\alpha^2 \end{bmatrix} \otimes \mathbf{A}\right)$$

on  $\mathbf{0}$  és un vector de zeros de dimensió igual al número d'individus del pedigrí,  $\mathbf{A}$  és la matriu de relacions genètiques additives (WRIGHT, 1992),  $\sigma_a^2$  és la variància genètica additiva directa del caràcter,  $\sigma_\alpha^2$  és la variància genètica additiva de la variabilitat residual,  $\rho$  és el coeficient de correlació genètica, i  $\otimes$  és el producte de

Kronecker. Els vectors  $\mathbf{p}$  i  $\boldsymbol{\pi}$  s'han assumit independents, amb probabilitats *a priori*

$$p(\mathbf{p}|\sigma_p^2) = \text{NMV}(0, \mathbf{I}_p \sigma_p^2)$$

i

$$p(\boldsymbol{\pi}|\sigma_\pi^2) = \text{NMV}(0, \mathbf{I}_\pi \sigma_\pi^2),$$

on  $\mathbf{I}_p$  i  $\mathbf{I}_\pi$  són matrius d'incidència amb dimensions iguals que el número d'elements dels vectors  $\mathbf{p}$  i  $\boldsymbol{\pi}$ , respectivament, i  $\sigma_p^2$  i  $\sigma_\pi^2$  són les variàncies ambientals permanents que afecten al caràcter i a la seva log-variància, respectivament. Les variàncies  $\sigma_a^2$ ,  $\sigma_\alpha^2$ ,  $\sigma_p^2$  i  $\sigma_\pi^2$  tenen assignades distribucions *a priori* uniformes planes,  $\rho$  té assignat un *a priori* uniforme comprès entre  $-1$  i  $1$ , i els efectes sistemàtics (que són  $\mathbf{b}$  i  $\boldsymbol{\beta}$ ) tenen assignats *a priori* uniformes. Cal tenir en compte que tots els models testats a les subseqüents seccions deriven d'aquesta parametrització i, en tots els casos, se n'ha anat simplificat l'estructura traient els paràmetres pertinents en cada ocasió.

És important destacar que, en el model de variàncies heterogènies, l'heretabilitat ( $h^2$ ) no es pot reduir a un únic valor perquè la variància residual varia al llarg dels diferents nivells dels efectes sistemàtics (Ros i col·l., 2004; IBÁÑEZ-ESCRICHE, 2008b). En aquest context, per tant, l'heretabilitat s'ha aproximant seguint la següent equació:

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_p^2 + \exp(\boldsymbol{\chi}'\boldsymbol{\beta} + \sigma_\alpha^2/2 + \sigma_\pi^2/2)}$$

on els valors resultants són explicats en funció d'una determinada combinació d'efectes sistemàtics (veure SORENSEN i WAAGERPETERSEN (2003) per a més detalls addicionals).

### 3.2. COMPARACIÓ DE MODELS

A partir del model desenvolupat anteriorment, totes les anàlisis han estat realitzades assumint  $\mathbf{b}$ ,  $\mathbf{p}$  i  $\mathbf{a}$  tal com van ser definides en estudis previs (CASELLAS i PIEDRAFITA, 2002). Més específicament,  $\mathbf{b}$  inclou la mitjana poblacional, el sexe

del vedell (mascle o femella), l'edat de la mare al part amb 6 nivells (2, 3, 4, 5, 6 i >6 anys), el tipus de part (simple o bessoner) i l'any-ramat-estació amb 135 nivells. El vector  $\mathbf{p}$  conté els efectes maternals permanents, amb 2.317 nivells. Donada la complexitat paramètrica del model analític i la grandària moderada de la base de dades de la Bruna dels Pirineus, tant l'efecte genètic matern com l'ambiental matern han estat considerats conjuntament a  $\mathbf{p}$ . Aquesta simplificació està parcialment d'acord amb les recomanacions de la BEEF IMPROVEMENT FEDERATION (2010), proporcionant un marc menys parametritzat, fet que s'ha d'interpretar com un compromís raonable entre la plausibilitat en l'aspecte biològic i la robustesa computacional del model.

Tots els models realitzats han estat comparats mitjançant el DIC proposat per SPIEGELHALTER i col·l. (2002). Per tal d'avaluar la contribució heteroscedàstica dels elements de l'expressió  $\chi_i' \boldsymbol{\beta} + \omega_i' \boldsymbol{\pi} + \zeta_i' \boldsymbol{\alpha}$ , es pren com a punt de sortida un model base on  $\boldsymbol{\beta}$  està restringit a la mitjana poblacional ( $\chi_i' \boldsymbol{\beta} = \mathbf{1}' \boldsymbol{\beta}$ ;  $\mathbf{1}' = [1 \ 0 \ 0 \ \dots \ 0]$ ) i els termes  $\omega_i' \boldsymbol{\pi}$  i  $\zeta_i' \boldsymbol{\alpha}$  són eliminats (model de variàncies homogènies). La rellevància de les diferents fonts d'heteroscedasticitat (els efectes aleatoris i sistemàtics) han estat avaluades mitjançant dos passos independents. En el primer pas s'avaluaven els efectes aleatoris  $\boldsymbol{\pi}$  i  $\boldsymbol{\alpha}$  comparant els tres models possibles amb  $\mathbf{1}\boldsymbol{\beta} + \omega_i' \boldsymbol{\pi}$ ,  $\mathbf{1}\boldsymbol{\beta} + \zeta_i' \boldsymbol{\alpha}$  i  $\mathbf{1}\boldsymbol{\beta} + \omega_i' \boldsymbol{\pi} + \zeta_i' \boldsymbol{\alpha}$ . Seguidament, el segon pas utilitza una aproximació similar a l'*stepwise* (HOCKING 1976; CASELLAS i col·l., 2011) per definir l'estructura apropiada del terme  $\chi_i' \boldsymbol{\beta}$ . Igual com prèviament amb el vector  $\mathbf{b}$ , els efectes candidats per  $\boldsymbol{\beta}$  són el sexe del vedell, l'edat de la mare al part, el tipus de part i el ramat-any-estació. L'aproximació gradual per *stepwise* es donava en diferents rondes que començaven amb el model base definit en el pas anterior (selecció d'efectes aleatoris). A cada ronda, el model es comparava amb els diversos models computacionals que es generaven amb la inserció de cada efecte sistemàtic independentment. El model que obtenia un DIC menor era el que s'utilitzava per a la següent ronda com a model base. Aquest procediment de selecció pas a pas acabava quan el model base obtenia un DIC menor que no qualsevol altre model computacional derivat de la inclusió de més efectes a  $\boldsymbol{\beta}$ .

Totes les anàlisis s'han realitzat amb el paquet informàtic GSEVM desenvolupat per IBÁÑEZ-ESCRICHE i col·l. (2010). Els resultats per a cada model es van calcular a partir de tres cadenes de mostreig independents (MCMC) amb 500.000 iteracions.

Les primeres 5.000 iteracions van ser descartades com a *burn-in* (RAFTERY I LEWIS, 1992), i només una de cada 10 mostres ha estat utilitzada degut a l'alta correlació entre mostres consecutives.

### 3.3. TENDÈNCIA GENÈTICA

S'ha caracteritzat la tendència genètica dins cada ramat al llarg dels anys per tal de determinar els canvis genètics del pes al naixement, així com el seu patró de dispersió. La distribució posterior de la mitjana dels valors millorants per als vedells nascuts cada any (és a dir,  $\mathbf{a}$  i  $\boldsymbol{\alpha}$ , respectivament) ha estat caracteritzada dins cada ramat al final del procés de mostreig. Encara que eren 12 els ramats que han contribuït amb dades fenotípiques per a aquest estudi, quatre d'ells han estat agrupats en dues parelles per a l'obtenció de les tendències genètiques, donada la seva proximitat geogràfica i per tal d'evitar mostres massa petites al fer la mitjana dels valors genètics. La primera agrupació està integrada pels ramats 1 i 3, i la segona pels ramats 10 i 12 (Figura 8).

## 4. ANÀLISI DE LA PURGA DE LA DEPRESSIÓ ENDOGÀMICA

### 4. 1. MODEL OPERACIONAL

En aquesta anàlisi ens hem centrat únicament en el caràcter pes al naixement. No s'ha pogut considerar el caràcter pes al deslletament perquè la restricció inherent en el número de ramats impossibilitava disposar d'una genealogia suficient per a aquesta metodologia. Les dades ( $\mathbf{y}$ ) han estat analitzades sota el següent model lineal mix jeràrquic,

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{f}^*\boldsymbol{\delta} + \mathbf{Z}_1\mathbf{h} + \mathbf{Z}_2\mathbf{p} + \mathbf{Z}_3\mathbf{a} + \mathbf{e}$$

tenint en compte efectes sistemàtics ( $\mathbf{b}$  i  $\mathbf{d}$ ), ambientals permanents ( $\mathbf{h}$  i  $\mathbf{p}$ ) i genètics additius ( $\mathbf{a}$ );  $\mathbf{e}$  acumula el terme residual. Més específicament,  $\mathbf{b}$  estima l'efecte de l'edat de la mare al part, amb 6 nivells definits segons CASELLAS i PIEDRAFITA (2002), el tipus de part (simple o bessoner), i el sexe del vedell (mascle o femella). Tot i que els efectes lineal ( $\delta_1$ ) i quadràtic ( $\delta_q$ ) de la depressió endogàmica ( $\boldsymbol{\delta} = [\delta_1 \quad \delta_q]$ ) han de ser vistos com a fonts sistemàtiques de variació i haurien de ser integrats dins  $\mathbf{b}$ , aquí s'han especificat com un terme addicional per tal de facilitar el desenvolupament posterior de la parametrització específica de la depressió endogàmica. Els vectors  $\mathbf{h}$  i  $\mathbf{p}$  fan referència als efectes ambientals permanents del ramat-any-estació i de la mare, respectivament. El vector  $\mathbf{f}^*$  vincula cada dada de pes al naixement amb el coeficient de consanguinitat ponderat de cada vedell (el procés de ponderació es descriu a la secció següent), mentre que les matrius d'incidència estan representades per  $\mathbf{X}$ ,  $\mathbf{Z}_1$ ,  $\mathbf{Z}_2$  i  $\mathbf{Z}_3$ .

### 4. 2. FUNCIONS DE PONDERACIÓ PER A $\mathbf{f}^*$

Centrant-nos en la descomposició Mendeliana descrita per CABALLERO i TORO (2000), el coeficient de consanguinitat per a l'individu 'i' ( $F_i$ ) pot ser partit en funció de la contribució de tots els ancestres rellevants ( $f_{ij}$ ,  $i > j$ ), tant siguin individus fundadors com no fundadors de la població ( $F_i = \sum_j f_{ij}$ ). La purga de la



depressió endogàmica pot ser modelada dins  $F_i$  a través de ponderar degudament la contribució de cada coeficient  $f_{ij}$  en base a l'interval generacional entre els individus 'i' i 'j' ( $g_{ij}$ ) tal com es descriu a continuació,

$$F_i = \sum_j f_{ij} (1 - g_{ij} \lambda_1 - g_{ij}^2 \lambda_q).$$

on  $\lambda_1$  i  $\lambda_q$  són els factors de ponderació lineal i quadràtic referents al nombre de generacions entre l'origen de la consanguinitat i l'individu que la presenta en el seu genoma.

El càlcul de  $g_{ij}$  implica que cal ordenar el pedigrí posant els pares abans que la descendència, i s'incrementa l'eficiència computacional mitjançant un procés iteratiu amb 'n' rondes ( $n = i - j$ ) des de  $k = j + 1$  i fins que  $k = i$ ; els següents càlculs s'aplicarien a la ronda 'k',

$$g = 0,5(\gamma_{s(k)} + \gamma_{d(k)} + \tau_k)$$

on  $s(k)$  i  $d(k)$  són el pare i la mare de l'individu 'k', respectivament, i

$$\gamma_{s(k)} = g_{s(k)j} \text{ si } s(k) < j, \text{ i } 0 \text{ altrament,}$$

$$\gamma_{d(k)} = g_{d(k)j} \text{ si } d(k) < j, \text{ i } 0 \text{ altrament,}$$

$$\tau_k = 1 \text{ si } s(k) = j, d(k) = j, \gamma_{s(k)} > 0 \text{ o } \gamma_{d(k)} > 0, \text{ i } 0 \text{ altrament.}$$

Resulta important destacar que  $g$  no és més que el nombre mig de meiosis ocorregudes entre els individus 'i' i 'j'.

#### 4. 3. IMPLEMENTACIÓ BAYESIANA

Totes les anàlisis han estat realitzades mitjançant inferència Bayesiana estàndard. La distribució posterior per a tots els paràmetres desconeguts en el model s'ha assumit proporcional a

$$\begin{aligned} & p(\mathbf{b}, \boldsymbol{\delta}, \boldsymbol{\lambda}, \mathbf{h}, \sigma_h^2, \mathbf{p}, \sigma_p^2, \mathbf{a}, \sigma_a^2, \sigma_e^2 | \mathbf{y}) \propto p(\mathbf{y} | \mathbf{b}, \boldsymbol{\delta}, \mathbf{h}, \mathbf{p}, \mathbf{a}, \sigma_e^2) p(\mathbf{b}) p(\boldsymbol{\delta}) p(\boldsymbol{\lambda}) p(\mathbf{h} | \sigma_h^2) p(\sigma_h^2) \\ & \times p(\mathbf{p} | \sigma_p^2) p(\sigma_p^2) p(\mathbf{a} | \mathbf{A}, \sigma_a^2) p(\sigma_a^2) p(\sigma_e^2) \end{aligned}$$

on  $\sigma_h^2$ ,  $\sigma_p^2$ ,  $\sigma_a^2$  i  $\sigma_e^2$  són les variàncies del ramat-any-estació, de l'efecte ambiental permanent específic de la mare, del component genètic additiu i del residual, respectivament. La distribució condicional de les dades donats els paràmetres rellevant (que són  $\mathbf{b}$ ,  $\delta$ ,  $\mathbf{h}$ ,  $\mathbf{p}$ ,  $\mathbf{a}$ ,  $\sigma_e^2$ ) s'ha assenyalat com a normal multivariant,

$$p(\mathbf{y}|\mathbf{b},\delta, \mathbf{h}, \mathbf{p}, \mathbf{a}, \sigma_e^2) = NNV(\mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{f}^*\delta + \mathbf{Z}_1\mathbf{h} + \mathbf{Z}_2\mathbf{p} + \mathbf{Z}_3\mathbf{a}, \mathbf{I}_e \sigma_e^2),$$

on  $\mathbf{I}_e$  és una matriu d'identitat de dimensions iguals que el número de dades fenotípiques del vector  $\mathbf{y}$ . Els efectes  $\mathbf{h}$ ,  $\mathbf{p}$ , i  $\mathbf{a}$  han estat modelats sota les distribucions normals multivariants següents,

$$p(\mathbf{h}|\sigma_h^2) = NNV(\mathbf{0}_h, \mathbf{I}_h \sigma_h^2),$$

$$p(\mathbf{p}|\sigma_p^2) = NNV(\mathbf{0}_p, \mathbf{I}_p \sigma_p^2)$$

i

$$p(\mathbf{a}|\mathbf{A}, \sigma_a^2) = NNV(\mathbf{0}_a, \mathbf{A}_a \sigma_a^2)$$

on  $\mathbf{0}_h$ ,  $\mathbf{0}_p$  i  $\mathbf{0}_a$  són vectors nuls amb dimensions iguals al número d'elements d' $\mathbf{h}$ ,  $\mathbf{p}$ , i  $\mathbf{a}$ , respectivament,  $\mathbf{I}_h$  i  $\mathbf{I}_p$  són matrius d'identitat de dimensions iguals als vectors  $\mathbf{h}$  i  $\mathbf{p}$ , respectivament, i  $\mathbf{A}$  és la matriu de parentescos additius (WRIGHT, 1922). Els *a priori* utilitzats per tots els components de variància i els efectes sistemàtics s'expressen com a distribucions uniformes delimitades com es descriu a continuació

$$p(\sigma_j^2) = 1/(1.000) \text{ si } \sigma_j^2 \in [0,1000] \text{ i } 0; j \in [h,p,a,e]$$

i

$$p(\boldsymbol{\theta}) = 1/(2.000) \text{ si } \boldsymbol{\theta} \in [-1000,1000] \text{ i } 0; \boldsymbol{\theta} \in [\mathbf{b},\delta]$$

Encara que arbitràriament, aquests *a priori* plans garanteixen un impacte mínim a la distribució posterior i cobreixen sobradament l'espai paramètric on els diferents paràmetres podrien ser mostrejats. Cal tenir en compte que la falta d'informació *a priori* sobre la forma que podria prendre la funció de ponderació per a  $\mathbf{f}^*$ , s'ha transferit a  $\lambda$  per mitjà de les següents distribucions *a priori* planes, les quals intenten imitar la ignorància del nostre estat de coneixement inicial (BLASCO, 2001),

$$p(\lambda_1) = \max(g) \quad \text{si } \lambda_1 \in [0, 1/\max(g)], \text{ i } 0 \text{ altrament}$$

$$p(\lambda_q | \lambda_1) = \max(g)^2 \quad \text{si } \lambda_1 \in [-\lambda_1/\max(g), (1 - \max(g)\lambda_1/\max(g)^2)], \text{ i } 0 \\ \text{altrament,}$$

on  $\max(g)$  és el valor més gran de  $g_{ij}$  obtingut de les dades del pedigrí entre un individu consanguini i el seu ancestre que ha contribuït a la consanguinitat (en el nostre cas, 7,5 generacions). Sense pèrdua de generalitat, aquest model ha de ser vist com un model Bayesià empíric perquè ambdós  $p(\lambda_1)$  i  $p(\lambda_q | \lambda_1)$  s'estimen a partir de les dades genealògiques que posteriorment intervenen també en l'anàlisi (VON MISES 1942; CASELLA, 1985).

Es van obtenir mostres autocorrelacionades de la densitat marginal posterior de tots els paràmetres del model a través de procediments de cadenes de *Markov Monte Carlo* (GEMAN i GEMAN, 1984). Més específicament, s'obtenen mostres de tots els paràmetres desconeguts mitjançant mostreig de Gibbs (GELFAND i SMITH, 1990), a excepció de  $\lambda$  que requeria un mostreig de Metropolis–Hastings (METROPOLIS i col·l., 1953; HASTINGS 1970). Es va utilitzar com a distribució de mostreig una uniforme amb esperança matemàtica situada al valor actual de mostreig per a cada paràmetre. L'interval de la distribució de cada paràmetre a  $\lambda$  es va determinar en anàlisis preliminars, amb l'objectiu d'obtenir un rang d'acceptació superior al 30 % en tots els casos. Per a cada model (mirar més avall), es van llançar tres cadenes independents de 5.050.000 iteracions, amb les primeres 50.000 iteracions descartades com a *burn-in* (RAFTERY i LEWIS, 1992). Donada l'alta correlació entre mostres successives, es van guardar un total de 100.000 mostres dels paràmetres del model per a cada cadena amb un interval de 50 iteracions entre mostra i mostra. Aquestes han servit per calcular les distribucions posteriors de totes les incògnites del model.

#### 4. 4. COMPARACIÓ DE MODELS

Els vectors  $\lambda$  (que inclou els paràmetres de la funció de ponderació de la consanguinitat) i  $\delta$  (que són els efectes de la depressió endogàmica) emmagatzemen dos paràmetres cadascun, essent coeficients lineals i quadràtics en ambdós casos. Encara que la implementació Bayesiana descrita anteriorment assumeix  $\lambda$  i  $\delta$  com a paràmetres desconeguts del model, alguns dels seus

elements poden ser arbitràriament fixats a zero i generar fins a deu combinacions diferents, tal i com es mostra a la Taula 12. Les anàlisis per separat d'aquests models alternatius permeten comparar la rellevància estadística i biològica dels diferents paràmetres a  $\lambda$  i  $\delta$ , per tal de caracteritzar el patró de la purga a curt termini de la consanguinitat dins la raça Bruna dels Pirineus. Els models han estat comparats mitjançant el DIC (SPIEGELHALTER i col·l., 2002), l'avaluació i funcionament del qual ja s'ha descrit anteriorment.

Taula 12. Models computacionals que combinen els paràmetres lineals i quadràtics dels efectes de purga i depressió endogàmica sobre el pes al naixement a la Bruna dels Pirineus.

Model*	Paràmetre			
	Purga		Depressió endogàmica	
	Lineal ( $\lambda_1$ )	Quadràtica ( $\lambda_q$ )	Lineal ( $\delta_1$ )	Quadràtica ( $\delta_q$ )
$P_0D_0$	No	No	No	No
$P_1D_1$	Sí	No	Sí	No
$P_1D_{1,q}$	Sí	No	Sí	Sí
$P_1D_q$	Sí	No	No	Sí
$P_{1,q}D_1$	Sí	Sí	Sí	No
$P_{1,q}D_{1,q}$	Sí	Sí	Sí	Sí
$P_{1,q}D_q$	Sí	Sí	No	Sí
$P_qD_1$	No	Sí	Sí	No
$P_qD_{1,q}$	No	Sí	Sí	Sí
$P_qD_q$	No	Sí	No	Sí

\*  $P_0$ : Model sense l'efecte de la purga;  $D_0$ : Model sense l'efecte de la depressió consanguínia;  $P_1$ : Model amb l'efecte lineal de la purga;  $D_1$ : Model amb l'efecte lineal de la depressió consanguínia;  $P_q$ : Model amb l'efecte quadràtic de la purga;  $D_q$ : Model amb l'efecte quadràtic de la depressió consanguínia.





**CAPÍTOL V.**

**RESULTATS**





# 1. VARIANÇA GENÈTICA ADDITIVA D'ORIGEN PATERN

## 1. 1. CARACTERITZACIÓ FENOTÍPICA I GENEALÒGICA

El resum de les dades fenotípiques per al pes al naixement i per al pes al deslletament a la raça Bruna dels Pirineus està detallat a la Taula 13, on s'observa que la mitjana de pes al naixement dels vedells analitzats ha assolit els  $45,6 \pm 0,1$  kg i la de pes al deslletament, els  $235,5 \pm 0,6$  kg. Així mateix, però, s'han trobat diferències fenotípiques notables ( $p < 0,05$ ) vinculades al sexe, al tipus de naixement i a l'edat de la mare al part.

Taula 13. Nombre de registres (n), mitjana i error estàndard (EE) per al pes al naixement i al deslletament a la raça Bruna dels Pirineus, distribuïts per sexe, tipus de part i edat de la vaca al part.

	Pes al naixement (kg)			Pes al deslletament (kg)		
	n	Mitjana <sup>1</sup>	EE	n	Mitjana <sup>1</sup>	EE
Sexe del vedell						
Mascle	4.083	47,0	0,1	635	242,2	0,9
Femella	4.047	44,3	0,1	610	228,5	0,7
Tipus de part						
Simple	7.788	46,0	0,1	1.209	235,7	0,6
Bessonner	342	37,3	0,3	36	227,5	3,4
Edat al part						
2 anys	193	42,4	0,4	4	218,7	3,0
3 anys	885	43,5	0,2	86	229,9	1,9
4 anys	987	45,3	0,2	144	232,1	1,7
5 anys	1.017	45,7	0,2	159	232,5	1,5
6 anys	980	46,1	0,2	156	234,7	1,6
>6 anys	4.068	46,2	0,1	696	237,9	0,8
Total	8.130	45,6	0,1	1.245	235,5	0,6

<sup>1</sup> Mitjanes brutes de les dades fenotípiques.

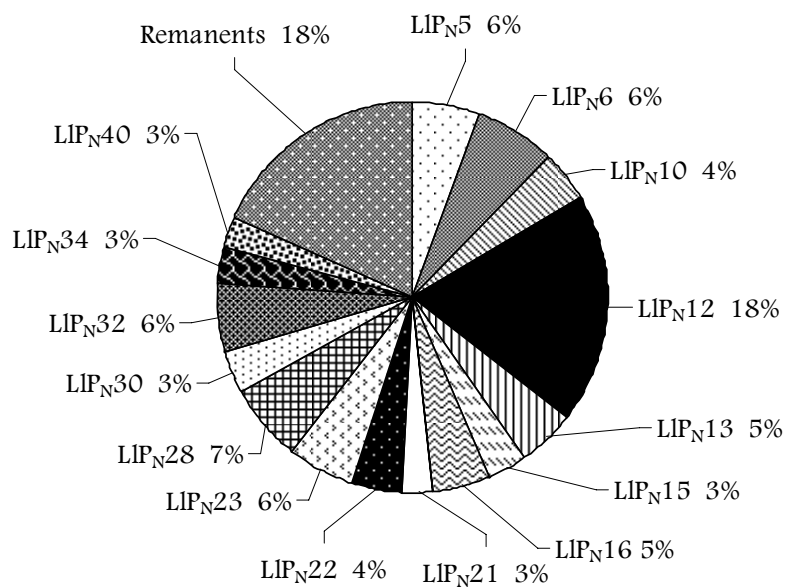
Centrant-nos en el caràcter pes al naixement i tenint en compte les dades genealògiques, tots els individus provenien via paterna de 47 sementals fundadors que originaven els 47 llinatges inclosos a les anàlisis, encara que a la genealogia hi participaven un total de 230 sementals. Per tal de caracteritzar la persistència i la

contribució dels diferents llinatges paterns a les generacions actuals, s'ha posat un èmfasi especial en els vedells nascuts durant els últims cinc anys (a la nostra base de dades corresponen als vedells nascuts entre l'any 2006 i el 2010). A partir de l'any 2006, només 30 llinatges paterns han aportat descendència de vedells mascles (Figura 5a) mentre que no hi ha hagut contribució de 17 llinatges, els quals es podrien haver extingit de la nostra població (correspondrien al 36,2 % del total de llinatges). A més, els diferents llinatges contribueixen de manera molt heterogènia a la població. Mentre que un únic llinatge ha aportat el 18 % dels vedells mascles nascuts durant els últims 5 anys (llinatge número 12), hi ha hagut 15 llinatges minoritaris que han tingut una aportació, tot i que conjunta, també del 18 % (cadascú d'ells contribuïa amb menys d'un 3 % de vedells mascles; Figura 5a). La resta de llinatges paterns ha generat entre un 3 i 7 % dels vedells.

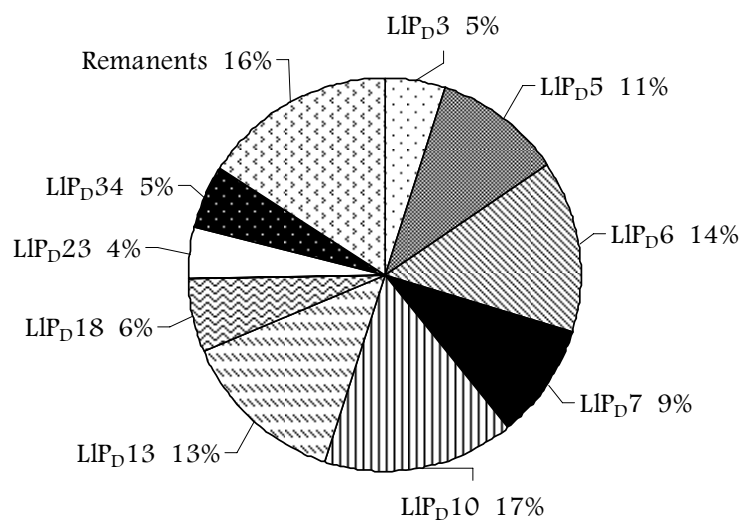
De manera semblant, la genealogia pel pes al deslletament inclou 97 pares, dels quals 49 contribueixen amb vedells que aporten dades fenotípiques. Atès que les anàlisis per a aquest caràcter s'han restringit a dues explotacions, només 34 llinatges paterns s'han inclòs a la base de dades estudiada i, d'aquests, només 18 d'ells (que representen un 52,9 % del total de llinatges) han contribuït amb vedells durant els últims cinc anys. Hi ha hagut quatre llinatges concrets (números 5, 6, 10 i 13) que han aportat individualment més d'una desena part dels vedells mascles, tot i que la meitat dels llinatges paterns ha tingut contribucions bàsicament residuals, essent inferiors al 3% dels individus nascuts (Figura 5b).

Figura 5. Llinatges paterns (LIP) que contribueixen amb descendència durant els últims 5 anys (2006 al 2010), i percentatge de vedells mascles amb dades fenotípiques per al pes al naixement (a) i pes al deslletament (b).

a)



b)



## 1. 2. COMPARACIÓ DE MODELS

Els models s'han comparat mitjançant l'estadístic DIC (Taula 14). Cal indicar que, tot i que s'han llançat cadenes de mostreig molt llargues de cinc milions d'iteracions, hi ha hagut una variabilitat important entre les cadenes d'un mateix model i caràcter fenotípic. No obstant això, aquesta variabilitat obtinguda no contradiu les conclusions finals derivades de les mitjanes del DIC. Aquest estadístic afavoreix clarament el model YN pel pes al naixement i posiciona en segon lloc el model NN, amb una penalització superior a les 39.000 unitats de DIC. Aquests resultats suggereixen que només els efectes relacionats amb el cromosoma Y podrien estar influïent sobre el pes al naixement, mentre que no hi ha evidències estadístiques que també estigui afectat per l'*imprinting* patern. Per altra banda, el model YI ha resultat clarament seleccionat per al caràcter pes al deslletament, fet que suggereix la influència d'ambdues fonts de variació genètica additiva relacionades amb el toro, tant els efectes del cromosoma Y com els de l'*imprinting* patern. Les mitjanes del DIC per al model YI, en el cas del pes al deslletament, han estat més de 2,8 milions d'unitats de DIC inferiors que per a qualsevol altre model estudiat per a aquest caràcter (Taula 14). A partir d'aquest punt, les estimacions dels models d'anàlisi per al pes al naixement i per al pes al deslletament es referiran a les obtingudes en els models YN i YI, respectivament.

Taula 14. Resultats del DIC per als diferents models sobre pes al naixement i pes al deslletament. El models inclouen els efectes de l'*imprinting* patern i del cromosoma Y (model YI), només l'*imprinting* patern (model IN), només l'efecte del cromosoma Y (model YN) o cap dels dos efectes (model NN). Tres cadenes independents de *Markov Monte Carlo* han estat llançades per a l'anàlisi Bayesiana de cada model analític.

	Model analític			
	NN	IN	YN	YI
Pes al naixement				
Cadena 1	2.709.082	3.046.437	2.669.669	3.018.774
Cadena 2	2.707.984	3.044.791	2.667.828	3.015.607
Cadena 3	2.710.699	3.050.242	2.671.033	3.004.168
Mitjana	2.709.255	3.047.157	2.669.510	3.012.850
Error estàndard	789	1.614	929	4.436
Pes al deslletament				
Cadena 1	129.038.421	84.552.917	135.761.164	81.552.108
Cadena 2	128.267.943	85.499.427	136.417.250	81.912.458
Cadena 3	128.307.293	84.534.316	137.051.514	81.844.916
Mitjana	128.537.886	84.862.220	136.409.976	81.769.828
Error estàndard	250.525	317.116	372.510	110.592

### 1. 3. COMPONENTS DE VARIÀNCIA

A la Taula 15 es detallen les longituds efectives de les cadenes de mostreig per a les variàncies genètiques i residual. Les estimacions dels components de variància genètica additiva i les heretabilitats corresponents tant pel pes al naixement com al deslletament es presenten a la Taula 16. L'heretabilitat directa del pes al naixement ha resultat ser de 0,29, mentre que la del pes al deslletament ha assolit un valor de 0,34. L'*imprinting* patern per al pes al deslletament ha suposat un 13 % de la variabilitat fenotípica, mentre que s'ha descartat la seva influència sobre el pes al naixement. Centrant-nos en el pes al deslletament, és important destacar que la covariància entre l'efecte genètic directe i el de l'*imprinting* patern ha estat negativa, amb una estimació de  $-97,8$  i un interval de credibilitat (percentils 2,5 % i 97,5 % de la distribució marginal posterior del paràmetre) que oscil·lava des de  $-198,9$  fins a  $-16,1$ . Així mateix, aquesta covariància ha caracteritzat la

subseqüent correlació genètica negativa entre els efectes genètics directes i d'*imprinting* patern, assolint un valor de  $-0,89$ . A més, aquestes estimacions han estat estadísticament rellevants, amb el seu interval de credibilitat excloent clarament el zero en tots els casos.

Fixant-nos en els efectes del cromosoma Y, la seva variància per al caràcter pes al naixement ha estat de  $0,5 \text{ kg}^2$ , amb un interval de credibilitat que va de  $0,2$  a  $0,8 \text{ kg}^2$ . Aquests efectes han generat una variància de  $32,4 \text{ kg}^2$  pel pes al deslletament (amb un interval de credibilitat de  $2,5$  a  $92,3 \text{ kg}^2$ ). És important destacar que els efectes del cromosoma Y representen un  $2 \%$  de la variància fenotípica total per al pes al naixement, i un  $6 \%$  per al pes al deslletament. Les estimacions mitjanes per als efectes dels diferents llinatges paternes es poden veure a la Figura 6. Hi ha hagut un important grau d'heterogeneïtat per a ambdós caràcters, amb contribucions màximes absolutes d'aproximadament  $1 \text{ kg}$  per al pes al naixement i superiors als  $8 \text{ kg}$  per al pes al deslletament, encara que en cap cas s'observa una tendència clara en un sentit o en un altre.

Taula 15. Mida efectiva de les cadenes de mostreig per al pes al naixement i al deslletament sota els models YN i YI, respectivament.

	Component de variància <sup>1</sup>				
	$\sigma_a^2$	$\sigma_i^2$	$\sigma_{ai}$	$\sigma_s^2$	$\sigma_e^2$
Pes al naixement					
Cadena 1	132.999	— <sup>2</sup>	—	898.046	179.697
Cadena 2	143.507	—	—	901.889	214.320
Cadena 3	137.416	—	—	913.034	182.266
Mitjana	137.974	—	—	904.323	192.094
Error estàndard	3.046	—	—	4.495	11.137
Pes al deslletament					
Cadena 1	9.455	2.020	3.953	101.477	10.965
Cadena 2	9.009	3.029	4.143	98.094	10.564
Cadena 3	8.807	2.895	3.656	93.434	10.082
Mitjana	9.090	2.648	3.917	97.668	10.537
Error estàndard	191	316	142	2.331	255

<sup>1</sup>  $\sigma_a^2$  = variància genètica additiva;  $\sigma_i^2$  = variància genètica de l'*imprinting* patern;  $\sigma_{ai}$  = covariància entre els efectes directe i de l'*imprinting* patern;  $\sigma_s^2$  = variància del cromosoma Y;  $\sigma_e^2$  = variància residual.

<sup>2</sup> Cal tenir en compte que el model per al pes al deslletament inclou ambdós efectes, el de l'*imprinting* patern i el del cromosoma Y; en canvi, el model per al pes al naixement no té en compte l'*imprinting* patern.

Taula 16. Components de variància per al pes al naixement i pes al deslletament a la raça Bruna dels Pirineus.

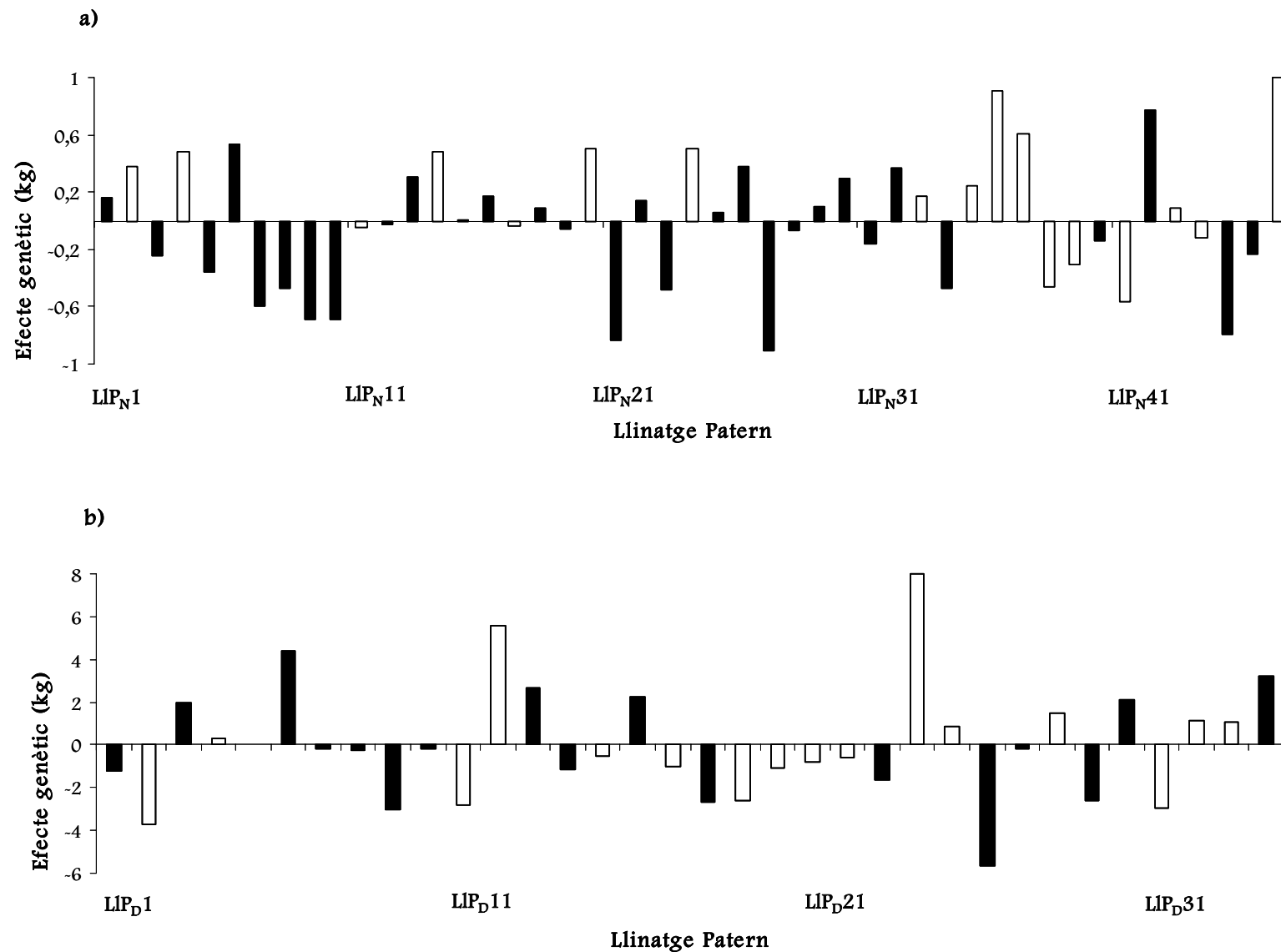
Paràmetre <sup>1</sup>	Pes al naixement (kg)		Pes al deslletament (kg)	
	Mitjana	Percentatge 2,5% a 97,5%	Mitjana	Percentatge 2,5% a 97,5%
$\sigma_a^2$	6,8	5,2 a 8,6	175,3	52,2 a 300,4
$\sigma_i^2$	– <sup>2</sup>	–	68,6	8,4 a 169,1
$\sigma_{ai}$	–	–	–97,8	–198,9 a –16,1
$\sigma_d^2$	1,6	1,0 a 2,2	27,7	3,6 a 60,6
$\sigma_h^2$	1,6	1,1 a 2,1	34,4	11,2 a 82,8
$\sigma_s^2$	0,5	0,2 a 0,8	32,4	2,5 a 92,3
$\sigma_e^2$	13,0	12,0 a 14,2	180,1	113,6 a 244,9
$h^2$	0,29		0,34	
$h_i^2$	–		0,13	
$h_s^2$	0,02		0,06	

<sup>1</sup>  $\sigma_a^2$  = variància genètica additiva;  $\sigma_i^2$  = variància genètica de l'*imprinting* patern;  $\sigma_{ai}$  = covariància entre l'efecte directe i l'*imprinting* patern;  $\sigma_d^2$  = variància ambiental permanent materna;  $\sigma_h^2$  = variància ambiental permanent del ramat-any-estació;  $\sigma_s^2$  = variància del cromosoma Y;  $\sigma_e^2$  = variància residual;  $h^2$  = heretabilitat directa del caràcter;  $h_i^2$  = heretabilitat de l'efecte d'*imprinting*;  $h_s^2$  = heretabilitat de l'efecte del cromosoma Y.

<sup>2</sup> Cal tenir en compte que el model per al pes al deslletament inclou ambdós efectes: el de l'*imprinting* patern i el del cromosoma Y; en canvi, el model per al pes al naixement no té en compte l'*imprinting* patern.



Figura 6. Mitjana posterior dels efectes dels llinatges paternals (LIP) per pes al naixement (a) i pes al deslletament (b). Les barres negres representen els llinatges de toros que han aportat vedells durant els últims cinc anys (del 2006 al 2010) i les barres blanques corresponen a la resta de llinatges paternals.



## 2. ANÀLISI DE CANALITZACIÓ

### 2. 1. VARIABILITAT FENOTÍPICA DEL PES AL NAIXEMENT

Taula 17. Dades fenotípiques per al pes al naixement a la raça Bruna dels Pirineus.

Factor	n	Mitjana fenotípica, kg		Variància fenotípica, kg <sup>2</sup>	
		Mitjana	95% IC*	Mitjana	95% IC
<b>Sexe</b>					
Masclle	4.083	47,0 <sup>a</sup>	46,8 a 47,2	31,0 <sup>a</sup>	29,7 a 32,4
Femella	4.047	44,3 <sup>b</sup>	44,1 a 44,4	26,1 <sup>b</sup>	25,0 a 27,3
<b>Tipus de part</b>					
Simple	7.788	46,0 <sup>a</sup>	45,9 a 46,1	27,5 <sup>a</sup>	26,6 a 28,4
Bessonner	342	37,3 <sup>b</sup>	36,7 a 37,8	24,4 <sup>a</sup>	21,1 a 28,6
<b>Edat al part</b>					
2 anys	193	42,4 <sup>c</sup>	41,6 a 43,2	33,1 <sup>a</sup>	27,4 a 40,9
3 anys	885	43,5 <sup>c</sup>	43,2 a 43,9	26,9 <sup>a</sup>	24,5 a 29,6
4 anys	987	45,4 <sup>b</sup>	45,0 a 45,7	30,2 <sup>a</sup>	27,7 a 33,1
5 anys	1.017	45,7 <sup>a,b</sup>	45,4 a 46,1	29,5 <sup>a</sup>	27,1 a 32,3
6 anys	980	46,1 <sup>a,b</sup>	45,8 a 46,5	31,0 <sup>a</sup>	28,4 a 34,0
>6 anys	4.068	46,2 <sup>a</sup>	46,0 a 46,3	29,4 <sup>a</sup>	28,2 a 30,8
<b>Ramat</b>					
1	1.726	45,4 <sup>c</sup>	45,2 a 45,7	22,8 <sup>c</sup>	21,4 a 24,4
2	701	45,2 <sup>c</sup>	44,9 a 45,5	17,6 <sup>d</sup>	15,9 a 19,6
3	170	41,3 <sup>e</sup>	40,8 a 41,7	9,0 <sup>e</sup>	7,3 a 11,3
4	315	46,4 <sup>b</sup>	45,8 a 46,9	23,1 <sup>c</sup>	19,8 a 27,2
5	384	46,6 <sup>b</sup>	46,1 a 47,1	24,7 <sup>c</sup>	21,6 a 28,6
6	387	45,8 <sup>b,c</sup>	45,3 a 46,3	23,4 <sup>c</sup>	20,4 a 27,1
7	2.088	47,3 <sup>a</sup>	47,1 a 47,6	32,1 <sup>b</sup>	30,2 a 34,2
8	385	42,1 <sup>d,e</sup>	41,7 a 42,5	15,6 <sup>d</sup>	13,6 a 18,1
9	154	42,9 <sup>d</sup>	42,2 a 43,7	24,5 <sup>bc</sup>	19,8 a 31,0
10	184	41,7 <sup>d,e</sup>	40,8 a 42,5	36,2 <sup>ab</sup>	29,8 a 44,9
11	1.365	46,1 <sup>b</sup>	45,7 a 46,1	39,2 <sup>a</sup>	36,4 a 42,3
12	271	42,3 <sup>d,e</sup>	41,6 a 43,0	35,6 <sup>ab</sup>	30,3 a 42,5
<b>Total</b>	<b>8.130</b>	<b>45,6</b>	<b>45,5 a 45,8</b>	<b>30,4</b>	<b>29,5 a 31,4</b>

Les estimacions amb la mateixa lletra al superíndex no difereixen significativament ( $p < 0,05$ )

\* IC: Interval de confiança.

La variància fenotípica global del pes al naixement ha estat de 30,4 kg<sup>2</sup>. Encara que les mitjanes fenotípiques han mostrat diferències significatives ( $p < 0,05$ ) a nivell de tots els efectes sistemàtics del model (tipus part, sexe del vedell, edat de la mare al part i ramat), les diferències significatives ( $p < 0,05$ ) per a la variabilitat fenotípica han quedat restringides als efectes de ramat i sexe (Taula 17). Més específicament, els vedells mascles presentaven una variabilitat superior (31,0 kg<sup>2</sup>) quan es comparaven amb les femelles (26,1 kg<sup>2</sup>), i per als ramats les variàncies fenotípiques fluctuaven entre 9,0 i 39,2 kg<sup>2</sup>. Tot i que les diferències entre els sexes tant pel que fa a la mitjana com a la variància mostraven una tendència similar (és a dir, la mitjana més gran es relacionava amb la variància més gran), aquest comportament no es generalitzava en els ramats; per exemple, els ramats 10 i 12 mostraven mitjanes baixes però les seves variàncies eren de les més elevades, mentre que el ramat 1 tenia poca variabilitat però una mitjana moderada-alta per al pes al naixement (Taula 17).

## 2. 2. COMPARACIÓ DE MODELS

Com a punt de partida s'ha utilitzat el model de variàncies homogènies definit prèviament per CASELLAS i PIEDRAFITA (2002) a la Bruna dels Pirineus. Aquest model tenia en compte efectes sistemàtics (edat de la mare al part, sexe del vedell, tipus de naixement i ramat-any-estació), ambientals permanents i genètics additius, i assumia la mateixa variància residual comuna per a totes les dades de pes al naixement. Aquest model, però, va assolir un ajust pobre, amb una estimació del valor del DIC de 3.156.557 unitats.

En un primer pas s'ha avaluat la rellevància de les fonts aleatòries de variació per al terme de la variància (efectes genètic additiu i ambiental permanent matern). La inclusió independent de cadascun d'aquests efectes ha reduït el valor de DIC fins a 2.979.210 i 2.925.557 unitats, respectivament. El model amb ambdós efectes ha donat un valor de DIC de 2.920.305 unitats, resultant ser el valor més baix de tots. Per tant, i dins aquest context, aquest model que contenia les dues fonts de variació aleatòria en el terme de la variància ha estat l'utilitzat com a model base per avaluar la rellevància estadística dels diferents efectes sistemàtics (Taula 18).

A les dues primeres rondes del procediment d'*stepwise* han resultat escollits els efectes de ramat-any-estació i de tipus de part amb valors de DIC de 2.603.536 i

2.482.593, respectivament. Aquest procés de selecció de variables, l'*stepwise*, es va acabar a la tercera ronda, quan els efectes d'edat de la mare i el sexe del vedell no van originar reduccions suficients en el valor de DIC (Taula 18). Dins aquest context, el model de variàncies heterogènies amb el ramat-any-estació, el tipus de part, l'ambient permanent matern i l'efecte genètic additiu, es va utilitzar per a l'estimació de paràmetres i la caracterització de la tendència genètica.

### **2. 3. EFECTES SISTEMÀTICS**

Com ja s'ha indicat a l'apartat anterior, el model de variàncies heterogènies contenia les dues fonts sistemàtiques de variació en el terme residual en el pes al naixement de la raça Bruna dels Pirineus, el tipus de part i el ramat-any-estació. Un cop fixada a zero la contribució dels parts simples com a referència, l'efecte dels parts bessoners va assolir una mitjana posterior de 1,8 amb un interval de credibilitat entre 0,8 i 2,9. L'efecte del ramat-any-estació tenia 135 nivells independents i les seves mitjanes posteriors oscil·laven de -0,6 a 1,3, essent la mitjana global d'aquest efecte de 0,8.

Taula 18. Rondes d'*stepwise* per a la selecció del model de variàncies heterogènies. Els models han estat comparats en termes de DIC (SPIEGELHALTER i col·l., 2002).

	Rondes d' <i>stepwise</i>		
	1	2	3
Model base <sup>1</sup>			
Efectes	0	RAE	RAE + TP
DIC	2.920.305	2.603.536	2.482.593
Efecte testat			
Edat de la mare al part	2.912.759	2.671.208	2.500.636
Sexe del vedell	2.884.956	2.524.370	2.616.098
Tipus de part (TP)	2.921.794	2.482.593	
Ramat-any-estació (RAE)	2.603.536		
Efecte seleccionat <sup>2</sup>	RAE	TP	cap
Diferència del DIC <sup>3</sup>	-316.769	-120.943	

<sup>1</sup>Model de referència obtingut a les iteracions prèvies pel procediment d'*stepwise*. Aquest model conté dues fonts aleatòries de variació (els efectes ambiental permanent i genètic additiu) i els efectes sistemàtics seleccionats durant les rondes prèvies d'*stepwise* en termes d'heterogeneïtat residual.

<sup>2</sup>Efectes sistemàtics del model amb el valor més baix de DIC.

<sup>3</sup>Diferència del valor de DIC entre el model base i el model alternatiu amb un valor de DIC més baix.

## 2. 4. COMPONENTS DE VARIÀNCIA

A la Taula 19 es poden observar els resultats de les mitjanes posteriors i els seus intervals de credibilitat del 95 % per als components de variància derivats dels dos models de variàncies, l'homogeni i l'heterogeni. Malgrat que el model de variàncies homogènies ha estat clarament descartat degut al seu valor de DIC, es presenten igualment les estimacions dels seus components de variància per així poder comparar-les amb les del model de variància heterogènia. Tot i que la variància genètica additiva directa no ha diferit de manera estadísticament rellevant entre els dos models (els intervals de credibilitat es solapaven), la variància additiva genètica directa residual ha obtingut una estimació moderada i el seus intervals de credibilitat no han inclòs el zero, fet que donava suport a la possibilitat que existís control genètic additiu sobre la variància residual. Fixant-nos en el model de variàncies heterogènies, la mitjana posterior per a la correlació genètica ha estat de 0,44, i el seu interval de credibilitat oscil·lava entre 0,37 i 0,54. Aquest paràmetre

ha mostrat una relació positiva i rellevant entre les dues variàncies genètiques additives per al pes al naixement a la raça Bruna dels Pirineus, el qual es suggereix a la Figura 7 on es representen els valors millorants dels toros reproductors. Les estimacions de la variància ambiental permanent dels dos models suggerien unes diferències remarcables de comportament, essent menors quan es considerava el model de variàncies heterogènies (Taula 19). En efecte, aquesta font de variabilitat ambiental permanent influenciava el terme residual en el model de variàncies heterogènies amb una variància ambiental permanent en el residu de 0,20.

Pel que fa a l'heretabilitat obtinguda en ambdós models, aquesta suggeria diferències, les quals es poden veure detallades a la Taula 19. Cal tenir en compte que l'heretabilitat sota el model de variàncies heterogènies depenia de la combinació d'efectes sistemàtics assumits. En aquest cas i centrant-nos en els vedells de part simple amb un efecte de ramat-any-estació mig, han obtingut una estimació d'heretabilitat de 0,30, la qual estava en concordança amb l'heretabilitat del model de variàncies homogènies (Taula 19). No obstant això, aquesta heretabilitat sota el model de variàncies heterogènies s'ha vist reduïda en el cas de parts bessoners (0,27) i fluctuava de 0,12 fins a 0,85 quan es tenien en compte els efectes de ramat-any-estació més extrems.

Taula 19. Components de variància per als dos models d'anàlisi del pes al naixement a la Bruna dels Pirineus.

Component de variància <sup>1</sup>	Model HO <sup>2</sup>		Model HE <sup>3</sup>	
	Mitjana	95% IC <sup>5</sup>	Mitjana	95% IC
$\sigma_a^2$	6,4	4,7 a 8,2	5,9	5,0 a 6,2
$\sigma_p^2$	1,6	1,1 a 2,1	0,7	0,6 a 1,1
$\sigma_e^2$	13,2	12,1 a 14,3	–	–
$\sigma_\alpha^2$	– <sup>4</sup>	–	0,6	0,4 a 0,7
$\sigma_\pi^2$	–	–	0,2	0,1 a 0,3
$\rho$	–	–	0,4	0,4 a 0,5
$h^2$	0,3	0,2 a 0,4	0,3	0,2 a 0,4

<sup>1</sup>  $\sigma_a^2$  ( $\sigma_\alpha^2$ ): variància genètica additiva directa (i residual);  $\sigma_p^2$  ( $\sigma_\pi^2$ ): variància ambiental permanent directa (i residual);  $\sigma_e^2$ : variància residual;  $\rho$ : correlació genètica;  $h^2$ : heretabilitat (calculada assumint parts simples i l'efecte mig del ramat-any-estació).

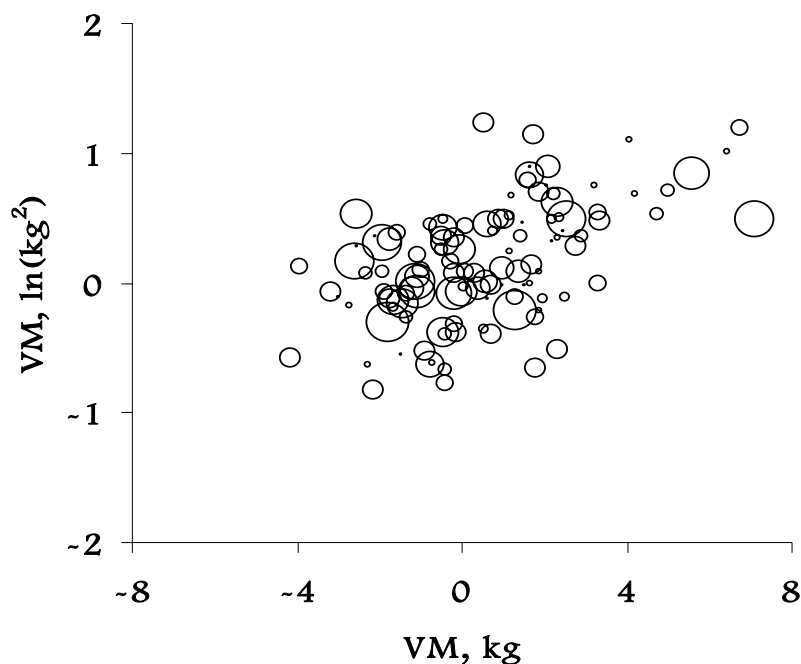
<sup>2</sup> Model de variàncies homogènies.

<sup>3</sup> Model de variàncies heterogènies que inclou el ramat-any-estació, tipus de part, ambient permanent i efecte genètic additiu en el terme de la variància.

<sup>4</sup> No estimable.

<sup>5</sup> Interval de credibilitat.

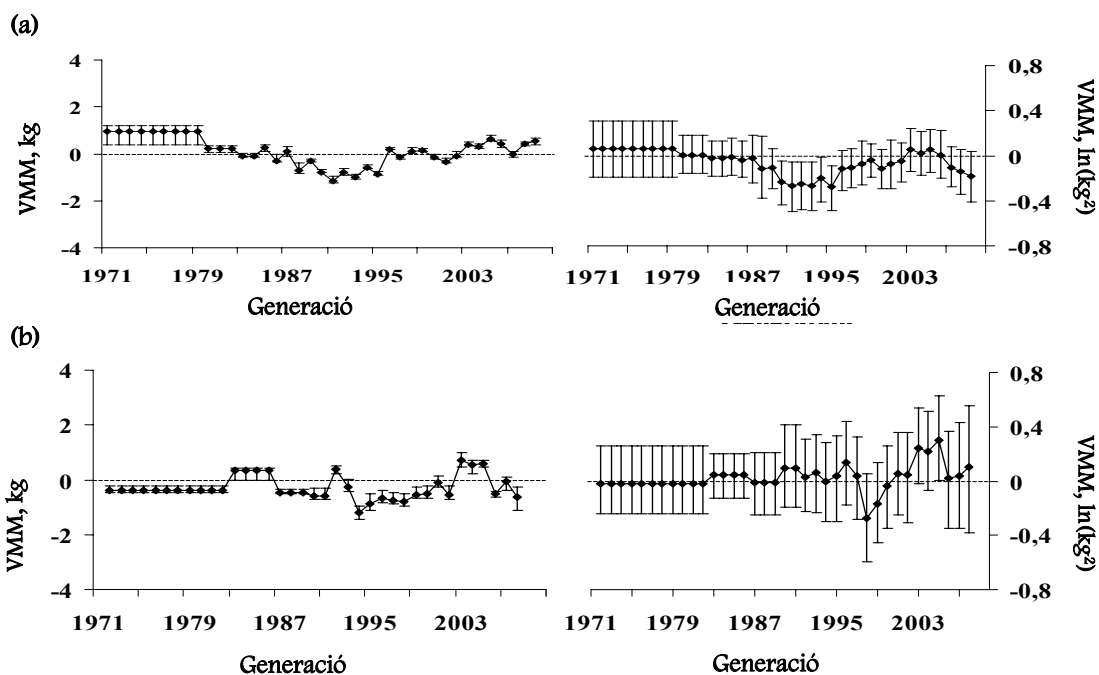
Figura 7. Representació del valor millorant (VM) directe (eix d'abscisses) respecte el valor millorant residual (eix d'ordenades) per als toros reproductors. El diàmetre de cada punt identifica el nombre de descendents (entre 1 i 238 vedells).



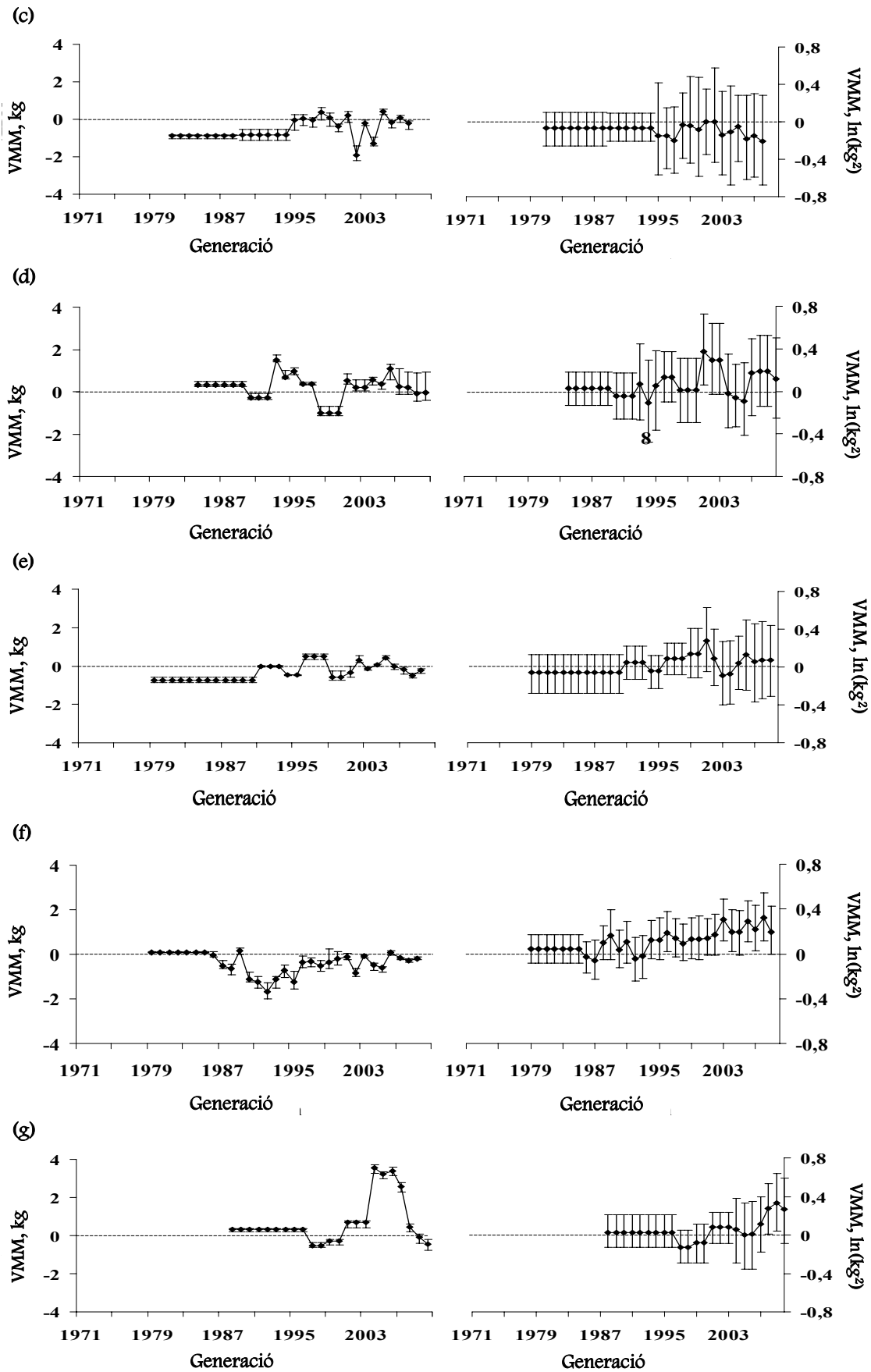
## 2. 5. TENDÈNCIES GENÈTIQUES

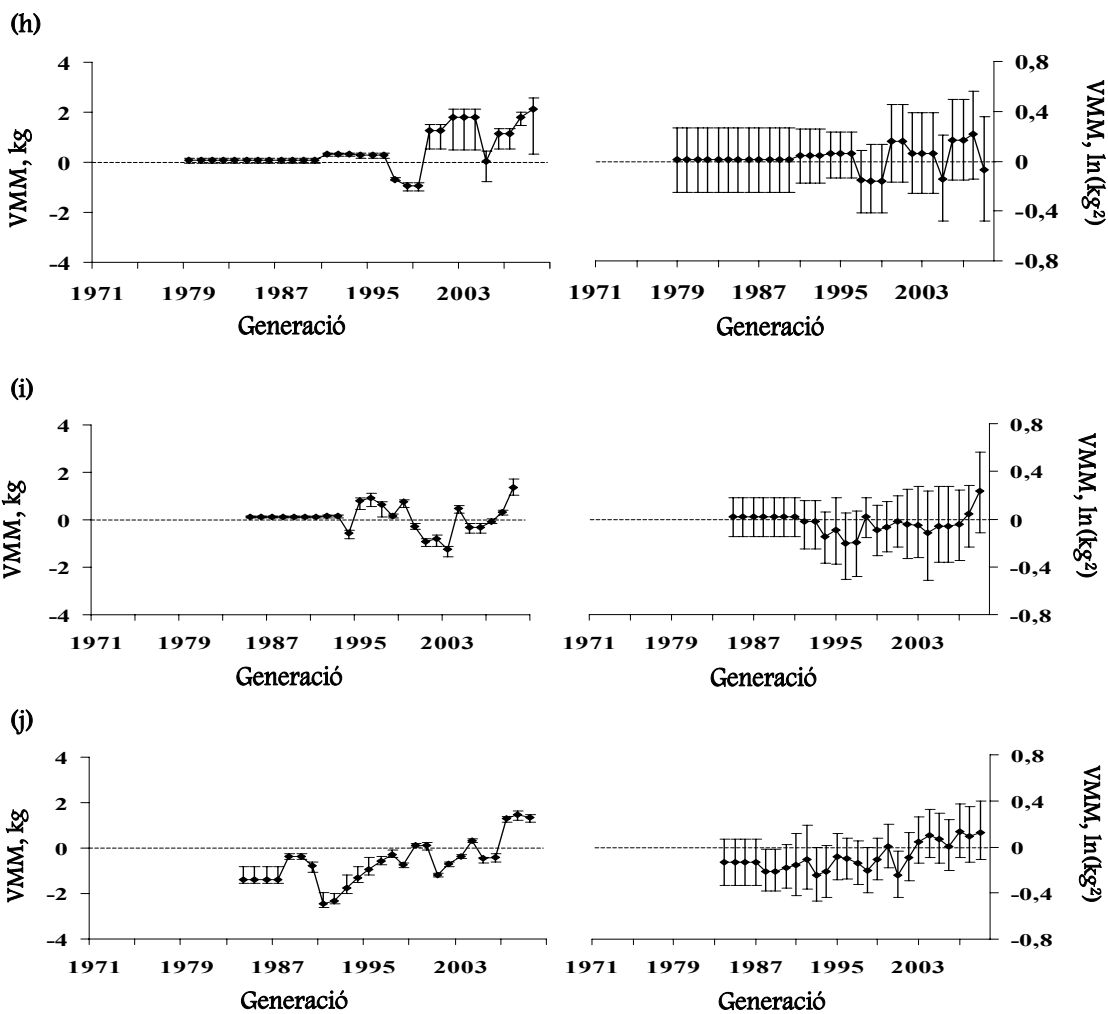
La Figura 8 mostra la tendència genètica de cada ramat (mitjana del valor genètic predit per als vedells nascuts cada any) per ambdós efectes genètics additius, tant el directe com el residual. Totes les tendències s'han allunyat de manera rellevant del zero quan ens centrem en els valors genètics additius directes, tot i que no s'ha trobat una tendència general consistent. El que sí s'ha pogut veure a la Figura 8 és que mentre els ramats 1 i 3, 9 i 11 descriuen tendències positives, com a mínim durant els últims anys, la resta de ramats mostraven tendències inconsistentes o directament nul·les i, en casos extrems com el ramat 8, fins i tot s'observava una tendència negativa. Quan s'ha tingut en compte el terme de la variància s'ha pogut observar que els intervals de credibilitat del 80 % inclouen l'estimació nul·la per a la majoria de les mitjanes anuals, encara que hi ha hagut desviacions rellevants als ramats 1 i 3, 5, 7, i 8. És important destacar els resultats obtinguts al ramat 7 ja que ha estat l'únic ramat que ha mostrat una tendència genèticament positiva, consistent, i estadísticament rellevant per als efectes genètics additius del terme residual.

Figura 8. Tendències genètiques de l'efecte genètic additiu directe (esquerra) i de l'efecte genètic additiu residual (dreta) per al pes al naixement a la raça Bruna dels Pirineus. S'inclouen els ramats 1 i 3 (a), 2 (b), 4 (c), 5 (d), 6 (e), 7 (f), 8 (g), 9 (h), 10 i 12 (i) i 11 (j). Cal tenir en compte que els punts negres descriuen la mitjana posterior de la mitjana del valor genètic (VMM), mentre que les barres mostren l'interval de credibilitat del 80 %. A més, cal tenir present que alguns anys s'han agrupat a efectes de càlcul encara que les seves mitjanes es representen de forma independent.









### 3. PURGA DE LA DEPRESSIÓ ENDOGÀMICA

#### 3.1. CONSANGUINITAT I PARTICIÓ DE LA CONSANGUINITAT

Les dades referents al nombre de vedells consanguinis que existeixen a la base de dades es detallen a la Taula 20. Del total de 8.130 vedells que contribuïen amb informació de pes al naixement, un 14,6 % (1.183 individus) eren animals consanguinis. S'observa que el percentatge d'animals consanguinis era similar entre els diferents nivells de cada efecte (Taula 20). Els valors més extrems es donaven en els vedells nascuts de vaques de tres anys (12,2 %) i quatre anys d'edat al part (19,7 %). La consanguinitat mitjana obtinguda era d'un 8,4 % (error estàndard de 0,2 %) encara que l'interval de valors mínim i màxim tenia un rang entre el 0,1 % i el 32,8 %. Quan es considerava el procediment de partir la consanguinitat, es generaven un total de 2.771 consanguinitats parcials, amb una mitjana de 2,3 particions per vedell consanguini (entre 1 i 20 particions per animal). Quant al nombre mig de generacions transcorregudes entre el descendent consanguini i l'ancestre que origina la consanguinitat, aquest ha estat de 3,5 generacions de distància (error estàndard de 0,02 generacions), encara que amb un interval que anava de 1,5 a 7,5 generacions; val a dir es donen 1,5 generacions quan el pare i l'avi matern són el mateix animal, essent aquesta la manera més ràpida de generar consanguinitat. En tot cas, la Figura 9 exemplifica tant les consanguinitats parcials com el número de generacions en un pedigrí complet d'una vedella de raça Bruna dels Pirineus.

Taula 20. Nombre i percentatge d'individus consanguinis a la base de dades de la Bruna dels Pirineus per al caràcter pes al naixement.

	n	Nombre de vedells consanguinis (percentatge)
Sexe del vedell		
Mascle	4.083	601 (14,7%)
Femella	4.047	582 (14,4%)
Tipus de part		
Simple	7.788	1.139 (14,6%)
Bessonner	342	44 (12,9%)
Edat al part		
2 anys	193	32 (16,6%)
3 anys	885	108 (12,2%)
4 anys	987	194 (19,7%)
5 anys	1.017	166 (16,3%)
6 anys	980	144 (14,7%)
>6 anys	4.068	539 (13,3%)
Total	8.130	1.183 (14,6%)

### 3.2. COMPARACIÓ DE MODELS

Els resultats dels valors de DIC obtinguts a partir dels nou models computacionals on es combinaven els efectes lineal i quadràtic dels dos paràmetres d'interès, referents a la purga de la depressió endogàmica i la depressió endogàmica mateixa, es presenten a la Taula 21. Tal i com es pot observar, també s'inclouïa el model sense cap dels dos efectes. Els resultats de DIC afavorien clarament el model amb l'efecte lineal per a la purga de la depressió endogàmica i l'efecte quadràtic per la depressió endogàmica, i posicionava en segon lloc el model més complet que combinava els dos efectes en tots els seus paràmetres, encara que amb una penalització de més de 2.000 unitats de DIC. A partir d'aquests resultats, les estimacions del model d'anàlisi per al pes al naixement es referiran a les

obtingudes en el model amb l'efecte lineal per a la purga de la depressió endogàmica i l'efecte quadràtic per a la depressió endogàmica.

### 3.3. ESTIMACIÓ DE PARÀMETRES

Les estimacions per a la funció de ponderació de la consanguinitat i els efectes de la depressió endogàmica es detallen a la Taula 22. La mitjana posterior obtinguda per l'efecte lineal de la purga de la depressió endogàmica ha estat de 0,081, mentre que per l'efecte quadràtic de la depressió endogàmica ha estat de  $-32,9$  kg.

Taula 22. Mitjana i error estàndard (EE) posterior per al paràmetre lineal de ponderació de la consanguinitat ( $\lambda_1$ ) i l'efecte quadràtic de la depressió endogàmica ( $\delta_q$ ).

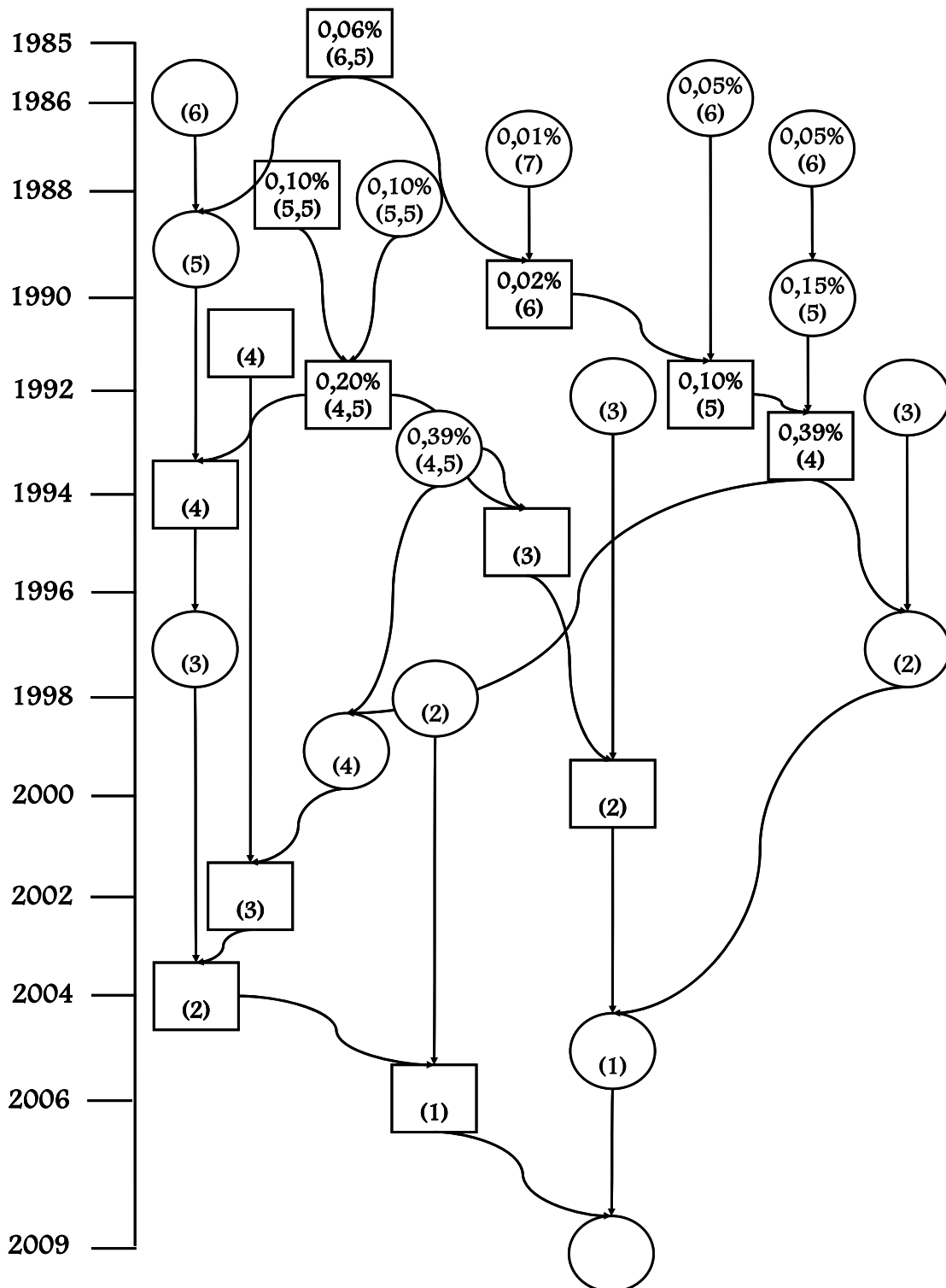
	$\lambda_1$		$\delta_q$	
	Mitjana	EE	Mitjana	EE
Cadena 1	0,081	<0,01	32,7	0,9
Cadena 2	0,081	<0,01	33,0	0,9
Cadena 3	0,080	<0,01	32,9	0,9
Mitjana	0,081		32,9	

Per tal d'entendre com es realitza la purga de la depressió endogàmica s'ha representat un exemple de càlcul a través de la Figura 9. Aquesta representació detalla una genealogia d'un individu que presenta consanguinitat en el seu genoma i l'origen d'aquesta consanguinitat en el seu ancestre més llunyà, la qual és modelada per la purga de la depressió endogàmica dins de  $F_i$  i a través de la deguda ponderació de cada coeficient  $f_{ij}$ .

Taula 21. DIC per als deu models computacionals combinant els efectes lineal ( $\lambda$ ) i quadràtic ( $\lambda_q$ ) dels paràmetres de purga i els efectes lineal ( $\delta$ ) i quadràtic ( $\delta_q$ ) de la depressió consanguïnia. Cal tenir en compte que els paràmetres que no són inclosos als models són arbitràriament fixats a 0.

Paràmetres		DIC				
Purga	Depressió endogàmica	Cadena 1	Cadena 2	Cadena 3	Mitjana	Error estàndard
cap	cap	2.709.082,4	2.707.984,0	2.710.698,6	2.709.255,0	789,1
$\lambda_l$	$\delta_l$	2.708.281,3	2.708.753,7	2.708.822,0	2.708.619,0	170,0
$\lambda_l$	$\delta_l, \delta_q$	2.708.913,0	2.708.388,4	2.708.382,6	2.708.561,3	175,9
$\lambda_l$	$\delta_q$	2.706.267,4	2.706.132,9	2.706.132,9	2.706.177,8	44,8
$\lambda_l, \lambda_q$	$\delta_l$	2.708.783,7	2.708.910,0	2.708.570,5	2.708.754,8	99,1
$\lambda_l, \lambda_q$	$\delta_l, \delta_q$	2.708.543,8	2.707.650,4	2.708.675,5	2.708.226,3	322,0
$\lambda_l, \lambda_q$	$\delta_q$	2.708.142,7	2.707.823,8	2.708.712,3	2.708.226,3	259,9
$\lambda_q$	$\delta_l$	2.708.596,6	2.708.881,0	2.708.457,6	2.708.645,1	124,6
$\lambda_q$	$\delta_l, \delta_q$	2.708.542,9	2.708.446,1	2.708.445,2	2.708.478,1	32,4
$\lambda_q$	$\delta_q$	2.708.597,6	2.708.284,4	2.708.667,4	2.708.516,5	117,8

Figura 9. Exemples de càlcul del nombre de generacions transcorregudes entre individus. Els elements quadrats representen mascles i els rodons femelles. Entre parèntesi s'identifica el número de generacions i el coeficient de consanguinitat parcial referent a l'últim individu de la genealogia.







**CAPÍTOL VI.**

**DISCUSSIÓ**



# 1. VARIANÇA GENÈTICA ADDITIVA D'ORIGEN PATERN

## 1. 1. DADES FENOTÍPIQUES DE LA BRUNA DELS PIRINEUS

La raça bovina Bruna dels Pirineus és un exemple representatiu de raça d'aptitud càrnia en sistemes de producció extensius de la conca mediterrània. Com ja s'ha detallat anteriorment, és una raça autòctona que es cria sota un sistema tradicional vall-port a les muntanyes dels Pirineus i Prepirineus de Catalunya. Per tal de posar en context aquesta raça i destacar la importància que poden tenir les anàlisis realitzades en aquesta tesi, cal realçar les característiques fenotípiques de la Bruna dels Pirineus en relació a d'altres races bovines de carn. Les mitjanes de pes al naixement (45,6 kg) i de pes al deslletament (235,5 kg) obtingudes en aquest estudi són properes a les descrites per CASELLAS i PIEDRAFITA (2002) i QUINTANILLA i col·l. (1999) a la mateixa raça, i similars a les obtingudes a altres races bovines càrnies espanyoles com l'*Asturiana de los Valles* (-44kg; GOYACHE i col·l., 2000; MENÉNDEZ-BUXADERA i col·l., 2008), la *Pirenaica* (-42 kg; BLASCO i col·l., 1992; ALTARRIBA i col·l., 1996; VILLALBA i col·l., 2000) o la *Parda de Montaña* (-45 kg; VILLALBA i col·l., 2000). Si ens fixem en altres races càrnies estrangeres i distribuïdes mundialment, el pes al naixement de la Bruna dels Pirineus es troba dins el rang de valors obtinguts per a races com la Xarolesa (47,3 kg; MUJIBI i CREWS, 2009), la Llemosina (TINKER i col·l., 1988), la *Hereford* (39,5 kg; ERIKSSON i col·l., 2004), o l'*Angus* (36,5 kg; BERGER i col·l., 1992).

Pel que fa al pedigrí, és ben coneguda l'habitual pèrdua d'informació genealògica a les poblacions bovines criades en sistemes extensius, on la identificació de les paternitats resulta difícil i on l'adquisició d'animals d'altres explotacions, principalment sementals, és una pràctica habitual. En el pedigrí utilitzat en aquesta tesi doctoral, el percentatge de dades faltant és moderat (un 14 % pel pes al naixement i un 16,1 % pel pes al deslletament), i s'assembla al percentatge que va obtenir GOLDEN i col·l. (1994) a la raça *Angus*.

Per tal de determinar l'impacte de la regió no autosòmica del cromosoma Y en els caràcters estudiats, es van identificar diversos llinatges paternals. Dels 47 que es van descriure que aportaven dades per a l'anàlisi de pes al naixement, només 30

d'ells estaven presents en els últims cinc anys (2006 – 2010). De manera similar, només 18 dels 34 llinatges paterns originals del caràcter pes al deslletament contribuïen amb descendència durant els últims cinc anys (Figura 5). Aquests valors evidencien la pèrdua de múltiples llinatges paterns així com la seva genètica específica en ambdós caràcters productius, el pes al naixement i el pes al deslletament. Les raons principals d'aquesta pèrdua de variabilitat genètica a la raça Bruna dels Pirineus podrien ser degudes tant a la reducció del nombre de sementals com a la definició i implementació del programa de selecció actual per a aquests dos caràcters estudiats. Cal tenir en compte que aquestes pèrdues podrien ser especialment rellevants en cas que es tractés de llinatges amb efectes significatius i positius sobre el pes al deslletament o neutres sobre el pes al naixement.

## 1. 2. COMPARACIÓ DE MODELS

Donat l'impacte potencial del model sobre la predicció dels valors genètics i altres paràmetres rellevants, la comparació de models esdevé un aspecte de gran interès per a la investigació enfocada a programes de millora genètica en producció animal. Dins d'aquest context, es va utilitzar el DIC per determinar els models més apropiats en termes d'ajust i de parametrització, utilitzant-los per estimar les variàncies genètiques específiques d'origen patern per al pes al naixement i al deslletament. Els valors mitjans de DIC han afavorit el model YN per al pes al naixement, suggerint la contribució del cromosoma Y però descartant qualsevol efecte degut a l'*imprinting* patern. En canvi, ambdós efectes, el del cromosoma Y i el de l'*imprinting* patern, sí han tingut influència en el pes al deslletament (Taula 14). Encara que la inclusió d'aquests dos efectes genètics additius en el model implica un augment de la parametrització, el DIC mostrava una compensació suficient en termes d'ajust quan analitzava el pes al deslletament. Cal tenir en compte que les estimacions de DIC han mostrat desviacions substancials entre les diferents cadenes d'un mateix model (Taula 14), tot i que aquesta variabilitat no ha contradit les conclusions finals derivades de les estimacions mitjanes del DIC. De fet, l'error estàndard posterior ha estat menor a l'1 % del DIC mig en tots els casos (Taula 14). A més a més, els resultats de les longituds efectives de les cadenes de mostreig per a les variàncies genètiques i residuals han resultat comparables als

valors obtinguts en altres estudis sobre variabilitat genètica específica de pare en bestiar boví carni (REINSCH i col·l., 1999).

Altres treballs enfocats a caràcters en edats adultes on la influència de l'ambient matern és gairebé nul·la (NEUGEBAUER i col·l., 2010), han mostrat resultats contraris als del present estudi; això probablement es deu a que les anàlisis s'han enfocat sobre caràcters de pes corporal que són clarament influïts per l'ambient permanent proporcionat per la vaca (QUINTANILLA i col·l., 1999). Dins d'aquest context, la parametrització actual per l'*imprinting* no ha pogut ser generalitzada al component matern perquè tant l'*imprinting* matern com els efectes ambientals i genètics materns es confonen i no es podrien identificar en el model final. De fet, es va preferir acumular totes les contribucions materns dins el vector d'efectes permanents materns assumint que, si existien, tant els efectes ambientals i genètics materns com l'efecte d'*imprinting* matern s'acumularien en aquest vector (NEUGEBAUER i col·l., 2010).

### 1. 3. COMPONENTS DE VARIÀNCIA I ESTIMACIONS DELS LLINATGES PATERNS

Les anàlisis de pes al naixement han evidenciat que un 2 % de la variància fenotípica era proporcionada pel cromosoma Y, mentre que aquest percentatge pujava fins al 6 % per al pes al deslletament. Aquests resultats coincidien parcialment amb els descrits per ENGELLANDT i TIER (2002) i NEUGEBAUER i col·l. (2010) a les races bovines *Gelbvieh* i *Simmental*, respectivament, encara que eren oposats als resultats obtinguts per REINSCH i col·l. (1999). La influència del cromosoma Y ha estat prèviament destacada per KIEFFER i CARTWRIGHT (1968) i SCHOEMAN (1989), els quals van descriure que fins i tot la morfologia d'aquest cromosoma (acrocèntric *versus* submetracèntric) estava relacionat amb variacions del pes al naixement a vedells de races *Brahman*, *Angus* i *Tuli*. Cal tenir en compte que els troncs *Bos primigenius taurus* i *Bos primigenius indicus* difereixen en la forma del cromosoma Y, la qual és submetacèntrica i acrocèntrica, respectivament (POTTER i UPTON, 1979). No obstant això, la raça Bruna dels Pirineus no ha rebut influències del tronc *Bos primigenius indicus*. Com a conseqüència, la variància genètica additiva del cromosoma Y no hauria d'estar relacionada amb la morfologia del cromosoma Y, però sí ho podria estar amb polimorfismes localitzats

a la regió no pseudo-autosòmica d'aquest cromosoma, tal com suggerien MAXON (1990) i BÜNGER i col·l. (1995) en altres espècies de mamífers. En espècies de laboratori, MAXON (1990) i SLUYTER i col·l. (1996) van descriure comportaments agressius associats al cromosoma Y, i BÜNGER i col·l. (1995) van detectar-hi influències sobre el creixement.

L'efecte de cada llinatge patern a la població de la Bruna dels Pirineus es pot veure representat a la Figura 6. Tot i descartar els llinatges que no contribueixen durant els últims cinc anys, és important destacar l'heterogeneïtat inherent als diferents efectes dels llinatges paterns (Figura 6). Les estimacions obtingudes s'haurien de considerar com una contribució directa al programa de selecció i millora de la Bruna dels Pirineus, on aquells llinatges que aportin un pes al naixement elevat s'haurien d'evitar per no augmentar la incidència de parts distòcics, i, en canvi, es preferiran aquells llinatges que tinguin pesos al naixement mitjans o baixos (VANRADEN i KLAASKATE, 1993), sobretot en el cas de les braves. De forma similar, els llinatges paterns per al pes al deslletament també han presentat un grau d'heterogeneïtat significatiu, proporcionant una nova i rellevant font de variabilitat genètica per al programa de selecció.

Els efectes de l'*imprinting* patern han estat descartats en el caràcter de pes al naixement, mentre que han representat un 13% de la variància fenotípica per al caràcter pes al deslletament. Cal tenir en compte que no hi ha resultats comparables d'*imprinting* a edats primerenques en vedells, però sí que resulten comparables amb les variàncies d'*imprinting* descrites per ENGELLANDT i TIER (2002) i NEUGEBAUER i col·l. (2010) en caràcters d'engreixament i de la canal a edats adultes. En efecte, un dels principals exemples de gens amb *imprinting* patern en bestiar és l'IGF2, el qual està lligat sistemàticament a la massa muscular i a la deposició de greix (JEON i col·l., 1999; NEZER i col·l., 1999); cal tenir present que la deposició de greix és inexistent al voltant del naixement però aquesta, juntament amb l'increment de la massa muscular, progressa a mesura que avança l'edat durant el període de creixement, essent l'IGF2 el que s'associa típicament amb característiques de la canal a edats més avançades (GOODALL i SCHMUTZ, 2007). Encara que no hi ha evidències de la segregació de polimorfismes IGF2 a la raça Bruna dels Pirineus, aquest tipus d'antecedents biològics podrien ser un exemple adequat de la contribució diferencial de l'*imprinting* patern al naixement i al deslletament.

## 2. ANÀLISI DE CANALITZACIÓ

### 2. 1. CARACTERITZACIÓ FENOTÍPICA

Les anàlisis de canalització sobre el pes al naixement a la raça Bruna dels Pirineus haurien de ser vistes com una aplicació rellevant del model de variàncies heterogènies desenvolupat per SANCRISTOBAL-GAUDY i col·l (1998) i SORENSEN i WAAGEPETERSEN (2003), aportant noves visions i proporcionant noves perspectives en el camp del bestiar boví de carn, fins ara amb resultats restringits als que va obtenir NEVES i col·l. (2011, 2012). Com s'ha destacat anteriorment a l'apartat 1.2 d'aquest capítol, la raça Bruna dels Pirineus hauria de ser vista com un exemple representatiu de les races bovines càrnies que s'exploten en producció extensiva a la conca mediterrània. Centrant-nos en termes de variància fenotípica, el pes al naixement a la Bruna dels Pirineus ha tingut una variància fenotípica global de 30,4 kg<sup>2</sup> i s'han suggerit diferències significatives entre sexes i ramats. Aquest grau de variabilitat fenotípica es troba comprès dins el rang de valors prèviament descrits en altres races bovines càrnies. Per exemple, la raça Blanc Blau Belga presenta valors superiors (50,41 kg<sup>2</sup>; KOLKMAN i col·l., 2010), i la raça *Pirenaica* té també una variabilitat fenotípica vagament superior (37,7 kg<sup>2</sup>; BLASCO i col·l., 1992). De forma semblant, PHOCAS i LALOË (2004) van descriure una variància de 30,2 kg<sup>2</sup> a la raça Xarolesa, i a altres races bovines càrnies mundials com ara la raça *Hereford* (ERIKSSON i col·l., 2004), la Xarolesa (22,94 kg<sup>2</sup>; MUJIBI i CREWS, 2009) i l'*Angus* (25 kg<sup>2</sup>; BERGER i col·l., 1992), s'han descrit variàncies properes al límit inferior de la distribució d'aquest paràmetre.

### 2. 2. COMPARACIÓ DE MODELS I FONTS SISTEMÀTIQUES D'HETEROGENEÏTAT

L'heterogeneïtat en caràcters de pes i de creixement ja ha estat descrita prèviament en el bestiar boví de carn (VARONA i col·l., 1994; CARDOSO i col·l., 2005, 2007; KIZILKAYA i TEMPELMAN, 2005). Els resultats obtinguts a la raça Bruna dels Pirineus han corroborat l'existència d'aquesta per al cas del pes al naixement. El

model de variàncies homogènies (model HO) ha estat descartat per complet a resultes dels valors del DIC, i les fonts d'heterogeneïtat s'han caracteritzat per ambdós tipus efectes, tant els sistemàtics com els aleatoris. Aquests resultats han derivat del model de SORENSEN i WAAGEPETERSEN (2003), i s'han obtingut conclusions similars a les descrites en altres espècies com els conills (IBÁÑEZ-ESCRICHE i col·l., 2008a), els ratolins (GUTIÉRREZ i col·l., 2006) i els porcs (IBÁÑEZ-ESCRICHE i col·l., 2007). Els efectes genètics, permanents i sistemàtics han contribuït de forma estadísticament rellevant, influint en la variabilitat residual del pes al naixement i millorant la bondat d'ajust del model d'avaluació genètica de la raça Bruna dels Pirineus. Tot i que aquests resultats no es poden extrapolar directament a totes les races bovines càrnies del món, els responsables dels programes actuals de millora genètica haurien de ser conscients de la importància d'aquests models de canalització, i més encara quan l'homogeneïtat dels productes es considera un factor important dins l'eficiència econòmica en la cria de bestiar (SANCRISTÓBAL-GAUDY i col·l., 1998).

Si ens centrem en els efectes sistemàtics, el tipus de part i el ramat-any-estació han evidenciat contribucions importants en termes d'heterogeneïtat, mentre que el sexe del vedell i l'edat de la mare al part han estat descartats durant el procés de selecció per *stepwise*. Aquests resultats estaven parcialment en concordança amb les mitjanes brutes proporcionades a la Taula 17 (per exemple, referents al ramat-any-estació i al tipus de part), i cal destacar un impacte notable sobre la variabilitat residual de l'efecte del ramat, tal i com ja suggerien KIZILKAYA i TEMPELMAN (2005) en treballs realitzats en vedells italians de raça *Piemontese*. Per altra banda és important tenir en compte que el sexe del vedell i l'edat de la mare al part no han tingut incidència al model computacional final, contràriament a altres resultats descrits prèviament en treballs sobre caràcters de pes corporal en boví (GARRICK i col·l., 1989; KIZILKAYA i TEMPELMAN, 2005), en porcí (IBÁÑEZ-ESCRICHE i col·l., 2007), o en pollastres *broilers* (ROWE i col·l., 2006). Tot i que la Taula 17 suggereix una variabilitat fenotípica més elevada en vedells mascles més que no en femelles, el DIC ha descartat la possibilitat que el sexe actuï com una font important d'heterogeneïtat a la Bruna dels Pirineus. S'ha de tenir en compte que la parametrització exponencial assumida pel terme residual del model analític mitiga els efectes d'escala que influeixen en la variabilitat residual (IBÁÑEZ-ESCRICHE i col·l., 2010). Dins d'aquest context, un efecte d'escala lligat a un pes al naixement



superior dels vedells mascles podria ser l'origen de les diferències que es mostren a la Taula 17 referents al sexe del vedell.

## 2. 3. COMPONENTS DE VARIÀNCIA

Encara que el DIC afavoria el model de variàncies heterogènies, els components de variància per al model de variàncies homogènies també s'han proporcionat prèviament (Taula 19) i es discuteixen per tal de posar en context les estimacions del model de variàncies heterogènies. Tots dos models van mostrar una variància genètica additiva directa semblant, lleugerament inferior al model de variàncies heterogènies (5,88 kg<sup>2</sup> *versus* 6,42 kg<sup>2</sup>, respectivament), encara que amb intervals de credibilitat superposats. Per altra banda, hi ha hagut diferències a la variància ambiental permanent, essent de 0,70 kg<sup>2</sup> per al model de variàncies heterogènies i de 1,58 kg<sup>2</sup> per al model de variàncies homogènies, amb intervals de credibilitat sense superposició (Taula 19). Aquestes diferències tenien una estreta semblança amb els resultats descrits per GARREAU i col·l. (2008) en la selecció mitjançant canalització per pes al naixement en conills. Els dos models han compartit un mateix valor de l'heretabilitat ( $h^2 = 0,30$ ; Taula 19), encara que aquesta estimació sota el model de variàncies heterogènies estava restringida a parts simples i a un efecte ramat-any-estació mig. L'heretabilitat va ser lleugerament més baixa quan es va calcular amb parts bessoners ( $h^2 = 0,27$ ) i oscil·lava entre 0,14 i 0,42 quan s'utilitzaven efectes de ramat-any-estació extrems. Tot i així, és important tenir en compte que sota el model de variàncies heterogènies es capturava una font de variabilitat genètica addicional rellevant, la variància genètica additiva residual, amb magnitud 0,55. La primera evidència de variabilitat genètica additiva residual en boví de carn va ser descrita per NEVES i col·l. (2011, 2012), i les estimacions obtingudes en aquesta tesi doctoral per a les heretabilitats estaven en concordança amb els valors prèviament reportats a la literatura científica. POCHAS i LALOË (2004), en quatre races bovines càrnies franceses, van obtenir heretabilitats per al pes al naixement que oscil·laven entre 0,28 i 0,38 (KOOTIS i col·l., 1994) amb una heretabilitat mitjana de 0,31, i VARONA i col·l. (1999) van indicar heretabilitats properes al 0,26 a la raça *American Gelbvieh*, encara que hi havia algunes petites diferències de base en el model analític que van utilitzar. Altres autors van trobar heretabilitats superiors per al pes al naixement dels vedells, com ara GUTIÉRREZ i

col·l. (2007) a l'*Asturiana de los Valles* (0,39), MUJIBI i CREWS (2009) a la raça Xarolesa (0,46), i ERIKSSON i col·l. (2004) a les races Xarolesa i *Hereford* (0,44).

La correlació genètica va ser moderada i positiva (0,44; Taula 19), ajustant-se als resultats obtinguts per DAMGAARD i col·l. (2001) i HUBY i col·l. (2003) en caràcters de pes en porcs, als de GUTIÉRREZ i col·l. (2006) per al pes al naixement en ratolins, i als de NEVES i col·l. (2011, 2012) per pesos i creixements en boví de carn. Aquestes estimacions suggerien que, encara que el pes al naixement pugui ser homogeneïtzat per selecció, els criadors haurien d'anar en compte amb les respostes indirectes a la selecció per a la mitjana de pes al naixement. Es disposa d'un ampli ventall de correlacions genètiques en estudis de canalització sobre pesos adults. Recentment, ROS i col·l. (2004) han trobat una correlació alta i positiva per al pes adult en cargols, mentre que IBÁÑEZ-ESCRICHE i col·l. (2007) no ha detectat correlació per pes a l'escorxador als 175 dies en porcs, i IBÁÑEZ-ESCRICHE i col·l. (2008b) sí han trobat correlacions moderades i negatives per pesos als 21 i 42 dies, i per el guany de pes entre els 21 i 42 dies d'edat. Tal i com es mostra a la Figura 7, la correlació genètica positiva entre els valors genètics directes i residuals estava corroborada per la distribució dels valors millorants dels toros. A més a més, aquesta figura suggereix una lleugera sobrerepresentació dels valors millorants positius, encara que aquesta desviació podria ser conseqüència de la selecció per incrementar el pes al deslletament; cal tenir en compte que el pes al naixement i al deslletament estan correlacionats positivament en el boví de carn (PHOCAS i LALOË, 2004). Els resultats de la Figura 7 podrien ser molt rellevants per a l'esquema de selecció genètica de la Bruna dels Pirineus perquè s'identifiquen clarament aquells toros amb una descendència més homogènia i un efecte genètic directe mig, els quals haurien de ser utilitzats preferencialment com a sementals per a les futures generacions de vedells. Aquests toros estan localitzats a la zona inferior de l'eix d'ordenades i al voltant de la zona central de l'eix d'abscisses de la Figura 7.

## 2. 4. TENDÈNCIES GENÈTIQUES

Les mitjanes anuals per als valors millorants han estat calculades per caracteritzar el resultat dels processos de selecció efectuats pels ramader al llarg de les generacions. Tal i com mostra la Figura 8, no s'observen tendències genètiques consistents quan es comparen els ramats. Es poden observar tendències positives,

negatives i nul·les pel valors millorants directes, destacant els criteris heterogenis de selecció que s'han aplicat en els diferents ramats de Bruna dels Pirineus durant les últimes dècades. Encara que els objectius de selecció suggereixin l'estabilització del pes al naixement per evitar pesos extrems i les seves possibles conseqüències, s'han donat a conèixer algunes tendències clarament discordants amb aquest principi. Els canvis en la mitjana de cada generació per als valors millorants residuals que s'han evidenciat en alguns ramats (Figura 8), posen de manifest la viabilitat dels programes de selecció per canalització en caràcters de pesos corporals en boví de carn. Tot i que la magnitud de la resposta en el pes al naixement sota selecció és encara poc coneguda, els resultats d'aquest treball suggereixen que és necessari desenvolupar estudis addicionals per apreciar la relació entre la mitjana i la variància i la seva influència sobre aquest caràcter.

### 3. ANÀLISI DE LA PURGA DE LA DEPRESSIÓ CONSANGUÍNIA

#### 3. 1. CONSANGUINITAT A LA BRUNA DELS PIRINEUS

Els vedells de raça Bruna dels Pirineus inclosos a la base de dades utilitzada en aquesta tesi doctoral han mostrat una incidència baixa d'individus consanguinis, amb 1.183 vedells d'un total de 8.130, els quals representaven el 14,6 %. Centrant-nos en els individus consanguinis, la consanguinitat mitjana era relativament baixa, inferior al 10 %, encara que aquesta es reduïa al 1,2 % si es considerava el total de vedells analitzats. Aquest valor pot estar relacionat amb el bon maneig que realitzen els ramaders a l'hora de planificar els aparellaments corresponents als seus ramats, així com a la profunditat relativa de la genealogia utilitzada (CAÑAS i col·l., 2012; GUTIÉRREZ i col·l., 2003). Sense oblidar les diferències en el detallament del pedigrí, aquest valors són inferiors als d'altres races bovines, com l'*Alentejana* (CAROLINO i GAMA, 2008), així com als d'altres espècies ramaderes, com l'ovella Ripollesa (CASELLAS i col·l., 2009). A la majoria de casos, aquests valors de consanguinitat poden ser generats de manera inconscient a l'afavorir la contribució de determinades famílies amb característiques rellevants, des d'un punt de vista morfològic, productiu, etc.

El pedigrí utilitzat en les anàlisis sobre la raça Bruna dels Pirineus podria donar l'efecte que és curt genèticament parlant a l'incloure fins a 7,5 generacions i poc més de 10.000 animals; no obstant, cal destacar la seva rellevància dins el context del boví de carn en extensiu, ja que els llargs intervals generacionals d'aquesta espècie impliquen que el pedigrí utilitzat s'estén fins més de 30 anys enrere en alguns casos. Aquesta combinació del nombre de generacions i l'interval generacional suposa que la genètica bovina sigui una de les genètiques més lentes a l'hora d'obtenir millores rellevants en comparació a les altres espècies ramaderes d'interès productiu. Aquesta característica també és comuna al bestiar boví de llet, tot i que en el seu cas, i a resultes de l'ús més comú de tècniques de reproducció artificial, pot accelerar el progrés genètic (SMITH i col·l., 1998; THOMSON i col·l., 2000).

La mitjana del nombre de generacions transcorregudes entre el descendent i l'ancestre que origina la consanguinitat ha estat de 3,5 generacions de distància,

amb un interval d'entre 1,5 i 7,5 generacions. Donat que l'origen de la consanguinitat es dispersa al llarg de tota la genealogia coneguda i fins als seus inicis coneguts es pot suggerir que els ramaders no han intentat eliminar, almenys de manera absoluta, la consanguinitat dels seus ramats. Això no contradiu la possibilitat que existeixi purga de la depressió endogàmica, però sí que evidencia que els ramaders han tolerat certs nivells de consanguinitat als seus ramats, potser de manera no del tot conscient.

De mitjana, cada vedell consanguini tenia contribucions d'identitat per descendència de 2,3 avantpassats, els quals podien ser tant fundadors com no fundadors en aquesta població. Això representa una avantatge important en comparació amb els treballs realitzats per LACY i col·l. (1996) en ratolins, RODRIGÁÑEZ i col·l. (1998) en porcs, o GULISIJA i col·l. (2006) en bovins de la raça *Jersey*, donat que en tots aquests casos l'origen de la consanguinitat es simplificava vinculant-lo únicament als fundadors.

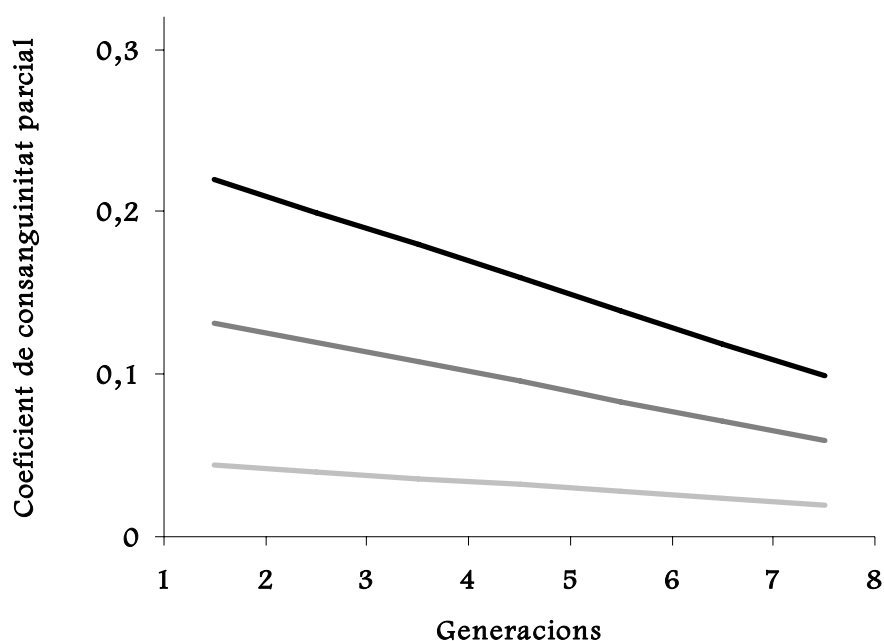
### 3. 2. DEPRESSIÓ ENDOGÀMICA A LA BRUNA DELS PIRINEUS

Per modelitzar la depressió endogàmica i la possible purga d'aquesta a la Bruna dels Pirineus es van generar fins a 10 parametritzacions diferents, on bàsicament es comparaven dues tipologies diferents de paràmetres vinculats a l'efecte de la consanguinitat sobre el pes al naixement. La primera tipologia ponderava, de manera lineal i/o quadràtica, els coeficients de consanguinitat parcial en funció del número de generacions transcorregudes entre l'individu consanguini i l'ancestre que originava la consanguinitat. La segona tipologia de paràmetres estimava l'efecte de la depressió endogàmica pròpiament dita, també amb característiques lineals i/o quadràtiques. Un cop comparats tots els models possibles, es va determinar que el model òptim incloïa únicament l'efecte lineal de la ponderació dels coeficients parcials i l'efecte quadràtic de la depressió endogàmica.

Cal destacar que la parametrització per ponderar els coeficients parcials de consanguinitat en funció del nombre de generacions s'ha desenvolupat per primera vegada i de manera inèdita en aquest treball, la qual cosa fa que no es disposi de bibliografia prèvia sobre la qual comparar les estimacions obtingudes. Tal com s'observa a la Figura 10, el coeficient de ponderació lineal obtingut a l'anàlisi descriu una reducció en la contribució real de la consanguinitat en funció del

nombre de generacions, la qual es pot vincular directament amb la purga de la depressió endogàmica que també s'ha descrit prèviament en altres races bovines (VISSCHER i col·l., 2001; MC PARLAND i col·l., 2009). El fet que es descartés la ponderació quadràtica pot estar directament relacionat amb les restriccions en quant a l'espai paramètric (de 1,5 a 7,5 generacions) i al fet que per l'efecte de la depressió endogàmica, sí que es captura un coeficient de regressió quadràtic.

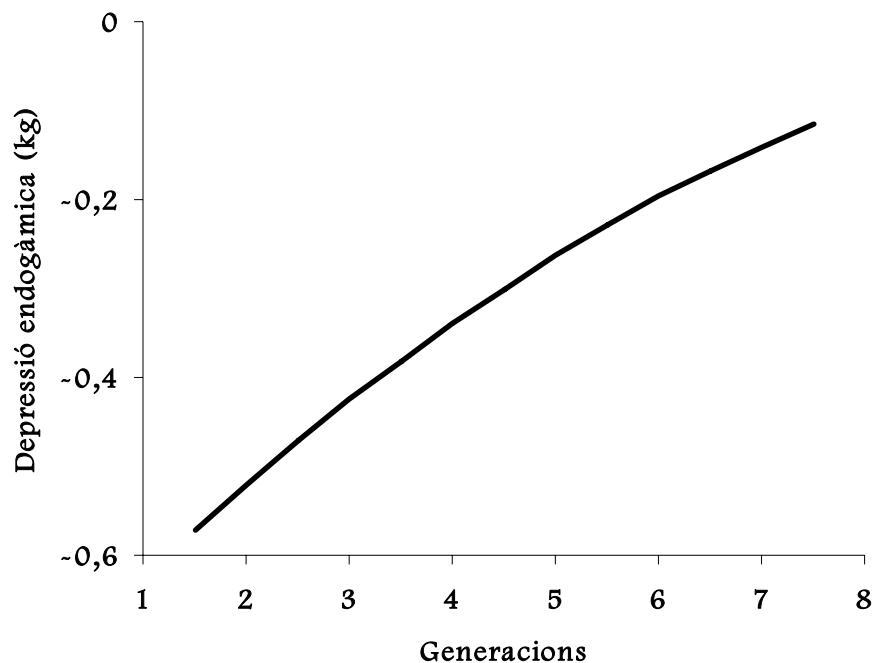
Figura 10. Ponderació del coeficient de consanguinitat parcial en funció del nombre de generacions entre l'individu consanguini i l'ancestre que origina la consanguinitat. La línia de color negre assumeix un coeficient de consanguinitat parcial constant de 0,25, la gris fosc de 0,15, i la gris clar de 0,05.



El resultat final en termes de depressió endogàmica (Figura 11) descriu pèrdues de pes al naixement superiors als 500 g per coeficients de consanguinitat parcial de 0,15 generats en 1,5 generacions de distància, encara que aquesta pèrdua es limita a poc més de 100 g quan la consanguinitat s'ha generat a una distància màxima de 7,5 generacions. A més, l'evolució d'aquesta depressió ponderada de la consanguinitat, encara que amb un perfil lleugerament quadràtic, es desvia poc de la linealitat. Aquest patró fa evident la contribució dels ramaders sobre la gestió de la consanguinitat a la Bruna dels Pirineus, on s'ha generat una purga significativa dels efectes negatius que influeixen sobre el pes al naixement. Val a dir que si no hi hagués purga de la depressió endogàmica, el que s'esperaria observar és un efecte constant sobre el pes al naixement. Encara que aquesta purga difícilment es pot considerar voluntària per part dels ramaders, ja que generalment no disposen dels

coeficients de consanguinitat dels seus animals, sí que s'ha de considerar altament significativa pel seu impacte sobre el pes al naixement dels vedells nascuts. S'ha d'entendre com el resultat de l'eliminació preferencial dels descendents d'aquells fundadors que originen uns efectes més perjudicials en termes de depressió endogàmica sobre el pes al naixement, i molt probablement també sobre altres caràcters productius d'interès per al ramader.

Figura 11. Evolució de la depressió endogàmica sobre el pes al naixement de vedells a la raça Bruna dels Pirineus en funció del nombre de generacions transcorregudes entre l'individu consanguini i l'individu que origina la consanguinitat. S'assumeix un coeficient de consanguinitat parcial constant de 0,15.



Per altra banda, aquells fundadors amb efectes de depressió endogàmica més neutres, o fins i tot positius, tal i com s'ha observat en altres espècies (CASELLAS i col·l., 2008, 2009, 2011), veurien afavorida la seva descendència a l'hora de ser seleccionada com a futurs reproductors. Caldria aconsellar als ramaders de seguir amb aquesta tendència per tal de minimitzar l'impacte de la depressió endogàmica a la Bruna dels Pirineus.

La parametrització utilitzada en aquest estudi simplifica l'efecte de la consanguinitat sobre el pes al naixement en un únic coeficient global, homogeni i quadràtic, que tracta de la mateixa manera la consanguinitat originada a nivell de

qualsevol individu de la genealogia. Encara que això s'hauria de veure com un compromís raonable entre la plausibilitat biològica i la complexitat paramètrica del model, cal tenir en compte que la càrrega recessiva deletèria dels diferents animals no necessàriament ha de ser homogènia. De fet, GULISIJA i col·l. (2006) ja van descriure contribucions heterogènies dels diferents fundadors sobre la depressió consanguínia en boví de llet, i s'han suggerit tendències semblants a d'altres espècies tant domèstiques (RODRIGÁÑEZ i col·l., 1998; CASELLAS i col·l., 2008, 2009, 2011) com salvatges (LACY i col·l., 1996; LACY, 1997). Aquest elevat grau d'heterogeneïtat s'ha vinculat a la contribució d'uns quants gens recessius majors, els quals previsiblement responen de manera ràpida a la selecció (FERRIOL i col·l., 2011), tal i com es suggereix a l'observar l'evolució de la depressió consanguínia al llarg de només 7,5 generacions (Figura 11). No obstant, això també obre la porta a futures parametritzacions més complexes per tal de modelitzar no només la purga de la depressió endogàmica des d'un punt de vista general, sinó també considerar la possibilitat que els diferents individus contribueixen de manera heterogènia i no només en funció del nombre de generacions transcorregudes.







**CAPÍTOL VII.**  
**CONCLUSIONS**



## CONCLUSIONS

D'acord amb els resultats exposats anteriorment, les principals conclusions de les investigacions portades a terme en els capítols precedents es detallen a continuació. Aquestes han estat agrupades en tres apartats en relació a cada una de les tres investigacions incloses en aquesta tesi doctoral.

### I. VARIÀNCIA GENÈTICA ADDITIVA D'ORIGEN PATERN

1. La regió no autosòmica del cromosoma Y té efectes genètics additius rellevants sobre el pes al naixement i al pes al deslletament a la raça Bruna dels Pirineus, explicant un 2 % i un 6 % del total de la variància fenotípica, respectivament.
2. Els efectes genètics additius derivats de l'*imprinting* patern afecten únicament al pes al deslletament a la raça Bruna dels Pirineus, elevant-se el percentatge de variància fenotípica explicada fins al 13 % i presentant una correlació negativa amb els efectes genètics directes.
3. Tant la contribució de la regió no autosòmica del cromosoma Y com de l'*imprinting* patern s'han traduït en valors millorants que són directament explotables pel programa de millora de la raça Bruna dels Pirineus, encara que alguns llinatges paterns poden haver-se extingit a la població actual.

### II. VARIÀNCIA GENÈTICA RESIDUAL

4. El model de variàncies heterogènies obté una bondat d'ajust clarament superior a la del model clàssic de variàncies homogènies on efectes sistemàtics com el tipus de part i el ramat-any-estació contribueixen substancialment en l'heterogeneïtat residual del pes al naixement a la raça Bruna dels Pirineus.
5. La variabilitat genètica additiva afecta al pes al naixement de la raça Bruna dels Pirineus tant en la seva vessant directa com a través de la variància

residual del caràcter, derivant-se'n una correlació genètica moderada i positiva entre ambdues contribucions genètiques.

6. Tant l'heretabilitat observada com la disponibilitat de valors millorants específics per cada contribució genètica evidencien la possibilitat d'originar canvis genètics significatius sobre la mitjana i sobre la variància del pes al naixement a la raça Bruna dels Pirineus, tal com s'observa a les tendències genètiques dels ramats analitzats.

### III. PURGA DE LA DEPRESSIÓ ENDOGÀMICA

7. Resulta factible modelitzar el fenomen de la purga de la depressió endogàmica en caràcters quantitius a través d'un model lineal mixt que incorpora la consanguinitat de cada individu ponderada pel nombre de generacions transcorregudes entre l'individu consanguini i l'ancestre que origina la consanguinitat, sigui aquest fundador o no a la població estudiada.
8. Els ramaders de la raça Bruna dels Pirineus han purgat, probablement de manera inconscient, els efectes de la depressió endogàmica sobre el pes al naixement dels vedells, atenuant l'impacte negatiu de la consanguinitat a una cinquena part en el transcurs de 6 generacions.







**CAPÍTOL VIII.**  
**BIBLIOGRAFIA**



## BIBLIOGRAFIA

### A

ALTARRIBA, J.; GARCÍA-CORTÉS A.; MORENO C.; VARONA, L. “Situación y perspectivas de la mejora genética de la raza vacuna Pirenaica”. *Revista Información Técnica Económica Agraria* (1996), núm. 92A, p. 107–116.

### B

BALLOU, J.D. “Calculating inbreeding coefficients from pedigrees”. *Genetics and Conservation*. C.M. Schonewald-Cox, S.M. Chambers B. MacBryde i L. Thomas., editors. Benjamin/Cummings, Menlo Park, CA (1983), p. 509 – 520.

BAYES, T. “An essay towards solving a problem in the doctrine of chances”. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* (1763), núm. 53, p. 370 – 418.

BLANC, F.; BOCQUIER, F.; AGABRIEL, J.; D’HOUR, P.; CHILLIARD, Y. “Adaptative abilities of the females and sustainability of ruminant livestock systems. A review”. *Animal Research* (2006), núm. 55, p. 489 – 510.

BLASCO, A. “The Bayesian controversy in Animal Breeding”. *Journal of Animal Science* (2001), núm. 79, p. 2.023 – 2.046.

BEEF IMPROVEMENT FEDERATION (BIF). “Beef Improvement Federation Guidelines”. North Carolina University Press, North Carolina (1986).

BEEF IMPROVEMENT FEDERATION. “Guidelines for Uniform Beef Improvement Programs”, *9th ed. Beef Improvement Federation*, Raleigh, North Carolina (2010).

BERGER, P.J.; CUBAS A. C.; KOEHLER K. J.; HEALEY, M.H. “Factors affecting dystocia and early calf mortality in Angus cows and heifers”. *Journal of Animal Science* (1992), núm. 70, p. 1.775 – 1.786.

BLASCO, A. “The Bayesian controversy in animal breeding”. *Journal of Animal Science* (2001), núm.79, p. 2.023 – 2.046.

BLASCO, I.; OLLETA, J.L.; SAN JUAN, L.; REVILLA, R. “The Pyrenean breed: some productive trials and the interest on its conservation in mountains areas”. *Archivos de Zootecnia* (1992), núm. 41, p. 549 – 553.

BOAKES, E.H.; WANG, J.; AMOS, W. “An investigation of inbreeding depression and purging in captive pedigreed populations”. *Heredity* (2007), núm. 98, p. 172 – 182.

BOCCARD, R. “Relationship between muscle hypertrophy and the composition of skeletal muscles”. A: *Muscle Hypertrophy of Genetic Origin and its Use to Improve Beef Production*. King, J.W.B. i Menissier, F. editors (1982), p. 148 – 162.

BOLLONGINO, R.; BURGER, J.; POWELL, A.; MASHKOUR, M.; VIGNE, J-D.; THOMAS, M.G. “Modern Taurine Cattle descended from small number of Near-Eastern founders”. *Molecular Biology and Evolution* (2012), núm. 29, p. 2.101 – 2.104.

BOURDON, R.M. “Shortcomings of current genetic evaluation systems”. *Journal of Animal Science* (1998), núm. 76, p. 2.308 – 2.323.

BOX, G.E.P.; TIAO, G.C. Bayesian Inference in Statistical Analysis. John Wiley & Sons, New York (1973).

BÜNGER, L.; RENNE, U.; DIETL, G.; FIRCHNER, F. “Paternal effects on the parent-offspring correlation for body weight traits in mice”. *Journal of Animal Breeding and Genetics* (1995), núm. 112, p. 455 – 461.

BYERS, D.L.; WALLER, D.M. “Do plant populations purge their genetic load? Effects of population size and mating history on inbreeding depression”. *Annual Review of Ecology and Systematics* (1999), núm. 30, p. 479 – 513.

## C

CABALLERO, A.; TORO, M. “Interrelations between effective population size and other pedigree tools for the management of conserved populations”. *Genetics Research* (2000), núm. 75, p. 331 – 343.

CAÑAS-ALVAREZ, J.J.; GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, A.; MARTÍN-COLLADO, D., AVILÉS, C.; ALTARRIBA, J.; BARO, J.A.; DE LA FUENTE, L.F.; DÍAZ, C., MOLINA, A., VARONA, L., PIEDRAFITA, J. “Estructura demográfica y genealógica de siete razas de ganado bovino de carne español”. A: XVI *Reunión Nacional de Mejora Genética Animal*, Menorca (2012).

CARDOSO, F.F.; ROSA, G.J.; TEMPELAN, R.J. “Multiple breed genetic inference using heavy-tailed structural models for heterogeneous residual variances”. *Journal of Animal Science* (2005), núm. 83, p. 1.766 – 1.779.

CARDOSO, F.F.; ROSA, G.J.; TEMPELAN, R.J. “Accounting for outliers and heteroskedasticity in multibreed genetic evaluations of postweaning gain of Nelore-Hereford cattle”. *Journal of Animal Science* (2007), núm. 85, p. 909 – 918.

CAROLINO, N.; GAMA, L.T. “Inbreeding depression on beef cattle traits: Estimates, linearity of effects and heterogeneity among sire-families”. *Genetics Selection Evolution* (2008), núm. 40, p. 511 – 527.

CASASÚS, I. “Contribución al estudio de los sistemas de producción de ganado vacuno en zonas de montaña: Efecto de la raza y de la época de parto sobre la ingestión voluntaria de forrajes y los rendimientos en pastoreo”. *Tesi doctoral* (1998), Universitat de Saragossa, Saragossa, Spain. 215 p.

CASELLA, G. “An introduction to empirical Bayes data analysis”. *The American Statistician* (1985), núm. 39, p. 83 – 87.

CASELLAS, J.; PIEDRAFITA, J. “Correction factors for weight productive traits up to weaning in the *Bruna dels Pirineus* beef cattle breed”. *Animal Research* (2002), núm. 51, p. 43 – 50.

CASELLAS, J.; PIEDRAFITA, J.; CAJA, G.; VARONA, L. “Analysis of founder-specific inbreeding depression on birth weight in Ripollesa lambs”. *Journal of Animal Science* (2009), núm. 87, p. 72 – 79.

CASELLAS, J.; PIEDRAFITA, J.; VARONA, L. “Comparación de los modelos T-Student y Gaussiano para la evaluación genética del peso al destete en terneros de raza Bruna dels Pirineus”. A: *II Congreso Nacional de Carne de Vacuno* (2006a), Gijón, Spain.

CASELLAS, J.; PIEDRAFITA, J.; VARONA, L. “Bayes factor for testing between different structures of random genetic groups: a case study using weaning weight in *Bruna dels Pirineus* beef cattle”. *Genetics Selection Evolution* (2007), núm. 39, p. 39 – 53.

CASELLAS, J.; TARRÉS, J.; PIEDRAFITA, J.; VARONA, L. “Parametric bootstrap for testing model fitting in the proportional hazards framework: An application to the survival analysis of *Bruna dels Pirineus* beef cattle”. *Journal of Animal Science* (2006b), núm. 84, p. 2.609 – 2.616.

CASELLAS, J.; VARONA, L.; IBÁÑEZ-ESCRICHE, N.; QUINTANILLA, R.; NOGUERA, J.L. “Skew distribution of founder-specific inbreeding depression effects on the longevity of Landrace sows”. *Genetics Research* (2008), núm. 90, p. 499 – 508.

CASELLAS, J.; VIDAL-ROQUETA, D.; FLORES, E.; CASELLAS-VIDAL, D.; LLACH-VILA, M.; SALGAS-FINA, R.; CASELLAS-MOLAS, P. “Epistasis for founder-specific inbreeding depression in rabbits”. *Journal of Heredity* (2011), núm. 102, p. 157 – 164.

CATALUNYA. “Ordre de 27 de novembre de 1984, per la qual es regula la gestió dels Llibres genealògics de bestiar”. *Diari Oficial de la Generalitat de Catalunya* (9 gener 1985), núm. 502, p. 131.

CATALUNYA. “Ordre de 24 d’agost de 1990, de creació del Llibre genealògic de la raça Bruna dels Pirineus”. *Diari Oficial de la Generalitat de Catalunya* (17 setembre 1990), núm. 1.344, p. 4.274).

CATALUNYA. “Resolució de 10 de setembre de 1990, sobre reglamentació del Llibre genealògic de la raça Bruna dels Pirineus”. *Diari Oficial de la Generalitat de Catalunya* (1 octubre 1990), núm. 1.349, p. 4.461 – 4.463.

CATALUNYA. “Llei 5/1995 de 21 de juny de 1995, de protecció dels animals utilitzats per a experimentació i per a altres finalitats científiques”. *Diari Oficial de la Generalitat de Catalunya* (10 juliol 1995), núm. 2.073, p. 5.172 – 5.175.

CRNOKRAK, P.; BARRETT, C.H. “Purging the genetic load: a review of the experimental evidence”. *Evolution* (2002), núm. 56, p. 2.347 – 2.358.

CROQUET, C.; MAYERES, P.; GILLON, A.; VANDERICK, S.; GENGLER, N. “Inbreeding depression for global and partial economic indexes, production, type, and functional traits”. *Journal of Dairy Science* (2006), núm. 89, p. 2.257 – 2.267.

## D

DAMGAARD, L.H.; RYDHMER, L.; LOVENDAHL, P.; GRANDINSON K. “Genetic parameters of within litter variation in piglet weight at birth and at three weeks of age in litters born of Swedish Yorkshire sow”. A: *Proceedings of the EAAP 52nd Annual Meeting*, Budapest, Hungary (2001), p. 54.

DARWIN, C. “The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life”. London: Jhon Murray, Albemarle street, London (1859), p. 490.

DE KONING, D.J.; RATTINK, A.P.; HARLIZIUS, B.; GROENEN, M.A.M.; BRASCAMP, E.W.; VAN ARENDONK, J.A.M. “Detection and characterization of quantitative trait loci for growth and reproduction in pigs”. *Livestock Production Science* (2001a), núm. 72, p. 185 – 198.

DE KONING, D.J.; HARLIZIUS, B.; RATTINK, A.P.; GROENEN, M.A.M.; BRASCAMP, E.W.; VAN ARENDONK, J.A.M. “Detection and characterization of quantitative trait loci for meat quality traits in pigs”. *Journal of Animal Science* (2001b), núm. 79, p. 2.812 – 2.819.

DÍAZ, M.C. “Evaluación genética en la raza Avileña Negra-Ibérica”. *Bovis* (1994), núm. 59, p. 47 – 58.

DUCROCQ, V.P.; SÖLKNER, J. “The Survival Kit v3.12, a FORTRAN package for large analysis of survival data”. A: *Proceedings of the 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, University of New England, Armidale, Australia (1998), núm. 27, p. 447 – 450.

DUCROCQ, V.P.; QUAAS, R.L.; POLLAK, E.J.; CASELLA, G. "Length of productive life of dairy cows. 1. Justification of a Weibull model". *Journal of Dairy Science* (1988), núm. 71, p. 3.061 – 3.070.

## E

ENGELLANDT, T.H.; TIER, B. "Genetic variances due to imprinted genes in cattle". *Journal of Animal Breeding and Genetics* (2002), núm. 119, p. 154 – 165.

ERIKSSON, S.; NÄSHOLM, A.; JOHANSSON, K.; PHILIPSSON, J. "Genetic parameters for calving difficulty, stillbirth, and birth weight for Hereford and Charolais at first and later parities". *Journal of Animal Science* (2004), núm. 82, p. 375 – 383.

ERIKSSON, S.; NÄSHOLM, A.; JOHANSSON, K.; PHILIPSSON, J. "Genetic relationships between calving and carcass traits for Charolais and Hereford cattle in Sweden". *Journal of Animal Science* (2004), núm. 82, p. 2.269 – 2.276.

ESPAÑA. "Real Decreto Legislativo 733/1973, de 29 de marzo, por el que se aprueban las normas reguladoras de los Libros Genealógicos i comprobación de Rendimientos del Ganado". *Boletín Oficial del Estado* (16 abril 1973), núm. 91, p. 7.638 – 7.643.

ESPAÑA. "Real Decreto Legislativo 1682/1997, de 7 de noviembre, por el que se actualiza el Catálogo Oficial de Razas de Ganado de España". *Boletín Oficial del Estado* (21 noviembre 1997), núm. 279, p. 34.205 – 34.207.

ESPAÑA. "Real Decreto Legislativo 2129/2008, de 26 de diciembre, por el que se establece el Programa nacional de conservación, mejora y fomento de las razas ganaderas". *Boletín Oficial del Estado* (27 enero 2009), núm. 23, p. 9.211 – 9.242.

EUROPA. "Reglament CEE 1208/81 de 28 d'abril de 1981, pel que s'estableix el model comunitari de classificació de les canals de boví pesat". *Diari Oficial de la Unió Europea* (28 abril 1981), núm 1208, p. 5.172 – 5.175.

## F

FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. "Introduction to Quantitative Genetics". Longman, Harlow, UK (1996).

FERRIOL, M.; PICHOT, C.; LEFÈVRE, F. "Variation of selfing rate and inbreeding depression among individuals and across generations within an admixed *Cedrus* population". *Heredity* (2011), núm. 106, p. 146 – 157.

FINA, M.; TARRÉS, J.; ESQUIVELZETA, C.; PIEDRAFITA, J. “Genetic parameter estimates of ultrasound measurements in growing animals in Bruna dels Pirineus beef cattle”. A: *Book of abstracts of the 61<sup>st</sup> Annual Meeting of the European Association for Animal Production*. Iràklio (Creta), Grècia, Comunicació oral (2010), p. 310.

FINA, M.; TARRÉS, J.; PIEDRAFITA, J. “Real-time ultrasound measurements for the selection of growing animals of Bruna dels Pirineus beef cattle breed”. A: *American Dairy Science Association and American Society of Animal Science Joint Annual Meeting*. New Orleans (Louisiana, EUA), *Journal of Animal Science* (2011), núm. 89, E-Supl. 1, p. 522.

FISHER, R.A. “The use of multiple measurements in taxonomic problems”. *Annual Eugenics* (1936), núm. 7, p. 179 – 189.

## G

GARCÍA-CORTÉS, L.A.; MARTÍNEZ-ÁVILA, J.C.; TORO, M.A. “Fine decomposition of the inbreeding and the coancestry coefficients by using the tabular method”. *Conservation Genetics* (2010), núm. 11, p. 1.945 – 1.952.

GARCÍA-MARTÍNEZ, A.; BERNUÉS, A.; RIEDEL, J.L.; OLAIZOLA, A.M. “Recent evolution of suckler cow farming systems in the Spanish central Pyrenees”. A: *2<sup>nd</sup> Seminar of the Mediterranean Livestock Farming Network “Mediterranean livestock production: uncertainties and opportunities”* (2006). Saragossa.

GARREAU, H.; BOLET, G.; LARZUL, C.; ROBERT-GRANIÉ, C.; SALEIL, G.; SANCRISTOBAL, M.; BODIN, L. “Results of four generations of a canalising selection for rabbit birth weight”. *Livestock Science* (2008), núm. 119, p. 55 – 62.

GARRICK, D.J.; POLLAK, E.J.; QUAAS, R.L.; VAN VIEEK, L.D. “Variance heterogeneity in direct and maternal weight traits by sex and percent purebred for Simmental-sired calves”. *Journal of Animal Science* (1989), núm. 67, p. 2.515 – 2.528.

GEAY, Y.; ROBELIN, J.; VERMOREL, M.; BRANGER, C. “Muscular development and energy utilisation in cattle: the double muscled as an extreme or a deviant animal”. A: *Muscle Hypertrophy of Genetic Origin and its Use to Improve Beef Production*. King, J.W.B. i Menissier, F. edicions (1982), p. 74 – 87.

GELFAND, A.; SMITH, A.F.M. “Sampling based approaches to calculating marginal densities”. *Journal of the American Statistical Association* (1990), núm. 85, p. 398 – 409.



GEMAN, S.; GEMAN, D. “Stochastic relaxation, Gibbs distributions, and the Bayesian restoration of images”. A: *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* (1984), núm. 6, p. 721 – 741.

GEYER, C.J. “Practical Markov chain Monte Carlo”. *Statistical Science* (1992), núm.7, p. 473 – 483.

GIANOLA, D.; FERNANDO, R.L. “Bayesian methods in animal breeding theory”. *Journal of Animal Science* (1986), núm. 63, p. 217 – 244.

GIANOLA, D.; FOULLEY, J.L. “Variance estimation from integrated likelihoods”. *Genetics Selection Evolution* (1990), núm. 22, p. 403 – 417.

GIANOLA, D.; RODRIGUEZ-ZAS, S.; SHOOK, G.E. “The Gibbs sampler in the animal model: A primer”. A: *Seminaire Modele Animal*, J.L. Foulley i M. Molenat (edicions), INRA, Departament de Genetique Animale, La Colle sur Loup, France (1994), p. 47 – 56.

GILKS, W.R.; RICHARDSON, S.; SPIEGELHALTER, D.J. “Markov Chain Monte Carlo in Practice”. *Chapman & Hall edicions*, London, UK (1996).

GOLDEN, B.L.; BOURDON, R.M.; SNELLING, W.M. “Additive genetic groups for animals evaluated in more than one breed association national cattle evaluation”. *Journal of Animal Science* (1994), núm. 72, p. 2.559 – 2.567.

GOLDBERGER, A. “Best linear unbiased prediction in the generalized linear regression model”. *Journal of the American Statistical Association* (1962), núm. 57 (298), p. 369 – 375.

GÓMEZ, M. D.; MOLINA, A.; GOYACHE, F. “Assessment of inbreeding depression for body measurements in Spanish Purebred (Andalusian) horses”. *Livestock Science* (2008), núm. 122, p. 149 – 155.

GOODALL, J.J.; SCHMUTZ, S.M. “IGF2 gene characterization and association with eye area in beef cattle”. *Animal Genetics* (2007), núm. 38, p. 154 – 161.

GOYACHE, F.; GUTIÉRREZ, J.P.; FERNÁNDEZ, I.; VILLA, A.; ÁLVAREZ, I.; RODRÍGUEZ CASTAÑÓN, A.A.; GARCÍA PALOMA, J.A. “Environmental factors affecting calving ease and birth weight in *Asturiana de los Valles* breed”. *Archivos de Zootecnia* (2000), núm. 49, p. 481 – 492.

GRANDIN, T. “Behavioral agitation during handling of cattle is persistent over time”. *Applied Animal Behaviour Science* (1993), núm. 36, p. 1 – 9.

GROENEVELD, E.; KOVAC, M.; WANG, T. “PEST, a general purpose BLUP package for multivariate prediction and estimation”. *Proceedings of the 4th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production* (1990), núm. 13, p. 488 – 491.

GROENEVELD, E. "REML-VCE, a multivariate multimodel restricted maximum likelihood (co)variance component estimation package". A: *Proceedings of an EC Symposium on Application of Mixed Linear Models in the Prediction of Genetic Merit in Pigs*. Edicions E. Groeneveld (1994).

GROENEVELD, E. "A reparameterization to improve numerical optimization in multivariate REML (co)variance component estimation", *Genetics Selection Evolution* (1994), núm. 26, p. 537 – 545.

GULISIJA, D.; GIANOLA, D.; WEIGEL, K.A.; TORO M.A. "Between-founder heterogeneity in inbreeding depression for production in Jersey cows". *Livestock Science* (2006), núm. 104, p. 244 – 253.

GUTIÉRREZ, J.P.; ALTARRIBA, J.; DÍAZ, C.; QUINTANILLA, R.; CANÓN J.; PIEDRAFITA, J. "Pedigree analysis of eight Spanish beef cattle breeds". *Genetics Selection Evolution* (2003), núm. 35, p. 43 – 63.

GUTIÉRREZ, J.P.; NIETO, B.; PIQUERAS, P.; IBÁÑEZ-ESCRICHE, N.; SALGADO, C. "Genetic parameters for canalisation analysis of litter size and litter weight traits at birth in mice". *Genetics Selection Evolution* (2006), núm. 38, p. 445 – 462.

GUTIÉRREZ, J.P.; GOYACHE, F.; FERNÁNDEZ, I.; ALVAREZ, I.; ROYO, L.J. "Genetic relationships among calving ease, calving interval, birth weight, and weaning weight in the *Asturiana de los Valles* beef cattle breed". *Journal of Animal Science* (2007), núm. 85, p. 69 – 75.

## H

HASTINGS, W.K. "Monte Carlo sampling methods using Markov chains and their application". *Biometrika* (1970), núm. 57, p. 97 – 109.

HAZEL, L.N. "The genetic basis for constructing selection indexes". *Genetics* (1943), núm. 28, p. 476 – 490.

HENDERSON, C.R. "Sire evaluation and genetics trends". A: *Proceedings of the Animal Breeding Genetics Symposium in honor of Dr. Jay L Lush, ASAS-ADSA*, Champaign, Illinois, USA (1973), p. 10 – 41.

HENDERSON C.R. "A simple method for computing the inverse of a numerator relationship matrix used in prediction of breeding values". *Biometrics* (1976), núm. 32, p. 69 – 83.

HENDERSON, C.R. "Theoretical basis and computational methods for a number of different animal models". *Journal of Dairy Science* (1988), núm. 71 (Suppl. 2), p. 1 – 16.

HOCKING, R.R. “The analysis and selection of variables in linear regression”. *Biometrics* (1976), núm. 32, p. 1 – 49.

HUBY, M.; GOGUÉ, J.; MAIGNEL, L.; BIDANEL, J.P. “Corrélations génétiques entre les caractéristiques numériques et pondérales de la portée, la variabilité du poids des porcelets et leur survie entre la naissance et le sevrage”. *Journées Recherche Porcine* (2003), núm. 35, p. 293 – 300.

## I

IBÁÑEZ-ESCRICHE, N., VARONA, L.; SORENSEN, D.; NOGUERA, J.L. “A study of heterogeneity of environmental variance for slaughter weight in pigs”. *Animal* (2007), núm. 2, p. 19 – 26.

IBÁÑEZ-ESCRICHE, N.; SORENSEN, D.; WAAGERPETERSEN, R.; BLASCO, A. “Selection for environmental variation: a statistical analysis and power calculations to detect response”. *Genetics* (2008a), núm. 180, p. 2.209 – 2.226.

IBÁÑEZ-ESCRICHE, N.; MORENO, A.; NIETO, B.; PIQUERAS, P.; SALGADO, C.; GUTIÉRREZ, J.P. “Genetic parameters related to environmental variability of weight traits in a selection experiment for weight gain in mice; signs of correlated canalised response”. *Genetics Selection Evolution* (2008b), núm. 40, p. 279 – 293.

IBÁÑEZ-ESCRICHE, N.; GARCIA, M.; SORENSEN, D. “GSEVM v.2: MCMC software to analyze genetically structured environmental variance models”. *Journal of Animal Breeding and Genetics* (2010), núm. 127, p. 249 – 51.

## J

JEON, J.T.; CARLBORG, Ö.; TÖRNSTEN, A.; GIUFFRA, E.; AMARGER, V.; LUNDSTRÖM, P.; ANDERSSON, L. “A paternally expressed QTL affecting skeletal and cardiac muscle mass in pigs maps to the IGF2 locus”. *Nature Genetics* (1999), núm. 21, p. 157 – 158.

JIRTLE, R.L.; WEIDMAN, J.R. “Imprinted and more equal”. *American Scientist* (2007), núm. 95, p. 143 – 149.

JORDANA, J.; PIEDRAFITA, J. “Programa de mejora genética de la Agrupación Racial Bovina Bruna dels Pirineus”. A: *V Reunión Nacional de Mejora Genética Animal* (1993), Consejería de Agricultura y Pesca, Junta de Andalucía, Córdoba.

JORDANA, J.; PIEDRAFITA, J. “The *Bruna dels Pirineus* (Pyrenean Brown Breed): a genetic study of a rare cattle breed in Catalonia (Spain)”. *Biochemical Systematics and Ecology* (1996), núm. 24 (6), p. 485 – 498.

## K

KIEFFER, N.M.; CARTWRIGHT, T.C. “Sex chromosome polymorphism in domestic cattle”. *Journal of Heredity* (1968), núm. 59, p. 35 – 37.

KINCAID, H.L. “Effects of inbreeding on rainbow trout populations”. *Transactions of the American Fisheries Society* (1976), núm. 105, p. 273 – 280.

KIZILKAYA, K.; TEMPELMAN, R.J. “A general approach to mixed effects modeling of residual variances in generalized linear mixed models”. *Genetics Selection Evolution* (2005), núm. 37, p. 31 – 56.

KOLKMAN, I.; OPSOMER, G.; AERTS, S.; HOFACK, G.; LAEVENS, H.; LIPS, D. Analysis of body measurements of newborn purebred Belgian Blue calves. *Animal* (2010), núm. 4, p. 661 – 671.

KOOTS, K.R.; GIBSON, J.P.; SMITH, C.; WILTON, J.W. “Analyses of published genetic parameter estimates for beef production traits. 1. Heritability”. *Animal Breeding Abstracts* (1994), núm. 62, p. 309 – 338.

## L

LACY, R.C. “Errata”. *Evolution* (1997), núm. 51, p. 1.025.

LACY, R.C.; ALAKS, G.; WALSH, A. “Hierarchical analysis of inbreeding depression in *Peromyscus polionotus*”. *Evolution* (1996), núm. 50, p. 2.187 – 2.200.

LANDE, R.; SCHEMSKE, D.W.; SCHULTZ, S.T. “High inbreeding depression, selective interference among loci, and the threshold selfing rate for purging recessive lethal mutations”. *Evolution* (1994), núm. 48, p. 965 – 978.

LAURENT, C.; MAXIME, F.; MAZÉ, A.; TICHIT, M. “Multifonctionnalité de l’agriculture et modèles de l’exploitation agricole”. *Economie Rurale* (2003), núm. 273 – 274, p. 134 – 152.

LEGARRA, A. TM Threshold Model (2008). [<http://acteon.webs.upv.es/>].

LÓPEZ-i-GELATS, F. “Are mountains leaving agriculture behind? The complex dynamics of agricultural abandonment in the pyrenees”. *Tesi doctoral* (2010), Departament de Biologia Animal, de Biologia Vegetal i d’Ecologia, Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra, Barcelona, Spain.

## M

MANFREDI, E.; ROCHAMBEAU, H.; ELSÉN, J.M. “Optimisation des schémas de selection assistée par marqueurs”. A: *Séminaire du Département de Génétique animale de l'INRA. QTL de la détection à l'utilisation* (2001), Batz-sur-Mer (France).

MAXON, S.C. “The evolution of the mammalian Y Chromosome”. *Behavior Genetics* (1990), núm. 20, p. 109 – 126.

MC PARLAND, S.; KEARNEY, F.; BERRY, D.P. “Purging of inbreeding depression within the Irish Holstein-Friesian population”. *Genetics Selection Evolution* (2004), núm. 41: 16.

MELANDER, Y. “The mitotic chromonomes of some cavicorn mammals (*Bos taurus* L., *Bison bonasus* L. and *Ovis aries* L.), *Hereditas* (1959), núm. 45: 649.

MENDEL, G. “Versuche über Pflanzenhybriden”. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn, Bd. IV für das Jahr 1865, Abhandlungen* (1866), núm. 4, p. 3 – 47 (en anglès a: *Journal of the Royal Horticultural Society* (1901), núm. 26, p. 1 – 32).

MENÉNDEZ-BUXADERA, A.; CARLEOS, C.; BARO, J.A.; VILLA, A.; CAÑÓN, J. “Multi-trait and random regression approaches for addressing the wide range of weaning ages in *Asturiana de los Valles* beef cattle for genetic parameter estimation”. *Journal of Animal Science* (2008), núm. 86, p. 278 – 286.

MÉNISSIER, F. “Present state of knowledge about the genetic determinarion of muscular hypertrophy or the double muscle trait in cattle”. A: *Muscular Hypertrophy of Genetic Origin and its Use to Improve Beef Production. King J.W.B. i Menissier F. Editors. Current Topics in Veterinary Medicine and Animal Science* (1982), núm. 16, p. 387 – 428.

METROPOLIS, N.; ROSENBLUTH, A.W.; ROSENBLUTH, M.N.; TELLER, A.H.; TELLER, E. “Equation of state calculations by fast computing machines”. *Journal of Chemical Physics* (1953), núm. 21, p. 1.087 – 1.092.

MEUWISSEN, T.H.E.; HAYES, B.J.; GODDARD, M.E. “Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps”. *Genetics* (2001), núm. 157, p. 1.819 – 1.829.

MIKKELSEN, K.; LOESCHCKE, V.; KRISTENSEN, T.N. “Trait specific consequences of fast and slow inbreeding: lessons from captive populations of *Drosophila melanogaster*”. *Conservation Genetics* (2010), núm. 11, p. 479 – 488.

MUJAL, M. M. “Anàlisi demogràfica i genètica de la vaca Bruna dels Pirineus (Demographic and genetic analysis of the Bruna dels Pirineus beef breed)”. Tesina de màster (1998), Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra, Barcelona, Spain.

MUJIBI, F.D.N.; CREWS, JR.D.H. “Genetic parameters for calving ease, gestation length, and birth weight in Charolais cattle”. *Journal of Animal Science* (2009), núm. 87, p. 2.759 – 2.766.

## N

NEUGEBAUER, N.; RÄDER, I.; SCHILD, H.J.; ZIMMER, D.; REINSCH, N. “Evidence for parent-of-origin effects on genetic variability on beef traits”. *Journal of Animal Science* (2010), núm. 88, p. 523 – 532.

NEVES, H.H.R.; CARVALHEIRO, R.; QUEIROZ, S.A. “Genetic and environmental heterogeneity of residual variance of weight traits in Nelore beef cattle”. *Genetics Selection Evolution* (2012), núm. 44, p. 19.

NEVES, H.H.R.; CARVALHEIRO, R.; ROSO, V.M.; QUEIROZ, S.A. “Genetic variability of residual variance of production traits in Nelore beef cattle”. *Livestock Science* (2011), núm. 142, p. 164 – 169.

NEZER, C.; MOREAU, L.; BROUWERS, B.; COPPIETERS, W.; DETILLEUX, J.; HANSET, R.; KARIM, L.; KVASZ, A.; LEROY, P.; GEORGES, M. “An imprinted QTL with major effect on muscle mass and fat deposition maps to the IGF2 locus in pigs”. *Nature Genetics* (1999), núm. 21, p. 155 – 156.

## P

PIEDRAFFA, J.; QUINTANILLA, R.; SAÑUDO, C.; OLLETA, J.L.; CAMPO, M.M.; PANEA, B.; RENAND, G.; TURIN, F.; JABET, S.; OSORO, K.; OLIVÁN, M.C.; NOVAL, G.; GARCÍA, P.; GARCÍA, M.D.; CRUZ-SAGREDO, R.; OLIVER, M.A.; GISPERT, M.; SERRA, X.; ESPEJO, M.; GARCÍA, S.; LÓPEZ, M.; ISQUIERDO, M. “Carcass quality of ten beef cattle breeds of the South-west of Europe”. *Livestock Production Science* (2003), núm. 82, p. 1 – 13.

PHOCAS, F.; LALOË, D. “Genetic parameters for birth and weaning traits in French specialized beef cattle breeds”. *Livestock Production Science* (2004), núm. 89, p. 121 – 128.

POTTER, W.L.; UPTON, P.C. “Y chromosome morphology of cattle”. *Australian Veterinary Journal* (1979), núm. 55, p. 539 – 541.

## Q

QUAAS, R.L. “Computing the Diagonal Elements and Inverse of a Large Numerator Relationship Matrix”. *Biometrics* (1976), núm. 32, p. 949 – 953.

QUAAS, R.L.; POLLAK, E.J. “Mixed model methodology for farm and ranch beef cattle testing programs”. *Journal of Animal Science* (1980), núm. 51, p. 1.277 – 1.287.

QUINTANILLA, R.; VARONA, L.; PUJOL, M.R.; PIEDRAFITA, J. “Maternal animal model with correlation between maternal environmental effects of related dams”. *Journal of Animal Science* (1999), núm. 77, p. 2.904 – 2.917.

## R

RAFTERY, A.E.; LEWIS, S.M. “How many iterations in the Gibbs sampler?”. A: *J.M. Bernardo, J.O. Berger, A.P. Dawid i A.F.M. Smith editors, Bayesian Statistics IV*. Oxford University Press, Oxford (1992), p. 763 – 774.

REINSCH, N.; ENGELLANDT, T.H.; SCHILD, H.J.; KALM, E. “Lack of evidence for bovine Y-chromosomal variation in beef traits. A Bayesian analysis of Simmental data”. *Journal of Animal Breeding and Genetics* (1999), núm. 118, p. 437 – 445.

ROBERT-GRANIÉ, C.; BONAITI, B.; BOICHARD, D.; BARBAT, A. “Accounting for variance heterogeneity in French dairy cattle genetic evaluation”. *Livestock Production Science* (1999), núm. 60, p. 343 – 357.

RODRIGÁNEZ, J.; TORO, M.A.; RODRIGUEZ, M.C.; SILIÓ, L. “Effect of founder allele survival and inbreeding depression on litter size in closed line of Large White pigs”. *Animal Science* (1998), núm. 67, p. 573 – 582.

RODRÍGUEZ-ALMEIDA, F.A.; VAN VLECK, L.D.; CUNDIFF, L.V.; KACHMAN, S.D. “Heterogeneity of variance by sire breed, sex, and dam breed in 200- and 365-day weights of beef cattle from a top cross experiment”. *Journal of Animal Science* (1995), núm. 73, p. 2.579 – 2.588.

ROS, M.; SORENSEN, D.; WAAGEPETERSEN, R.; DUPONT-NIVET, M.; SANCRISTOBAL, M.; BONNET, J.C.; MALLARD, J. “Evidence for genetic control of adult weight plasticity in the snail *Helix aspersa*”. *Genetics* (2004), núm. 168, p. 2.089 – 2.097.

ROWE, S.J.; WHITE, I.M.S.; AVENDANO, S.; HILL, W.G. “Genetic heterogeneity of residual variance in broiler chickens”. *Genetics Selection Evolution* (2006), núm. 38, p. 617 – 635.

## S

SANCRISTOBAL-GAUDY, M.; ELSÉN, J.M.; BODIN, L.; CHEVALET, C. “Prediction of the response to a selection for canalisation of a continuous trait in animal breeding”. *Genetics Selection Evolution* (1998), núm. 30, p. 423 – 451.

SANCRISTOBAL-GAUDY, M.; BODIN, L.; ELSÉN, J.M.; CHEVALET, C. “Genetic components of litter size variability in sheep”. *Genetics Selection Evolution* (2001), núm. 33, p. 249 – 271.

SANJUÁN, R.; MOYA, A.; ELENA, S.F. “The distribution of fitness effects caused by single-nucleotide substitutions in an RNA virus”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America* (2004), núm. 101, p. 8.396 – 8.401.

SCHOEMAN, S.J. “Recent research into the production potential of indigenous cattle with special reference to the Sanga”. *South African Journal of Animal Science* (1989), núm. 19, p. 55 – 61.

SCHWENKER, P.; MAXON, S.C. “Effect of DBA 1/Bg Y-chromosomes on testis weight and aggression”. *Behavior Genetics* (1986), núm. 16, p. 357 – 363.

SERRANO, E.M.; RUIZ, A.M. “Bases para un desarrollo ganadero sostenible: la consideración de la producción animal desde una perspectiva sistemática y el estudio de la diversidad de las explotaciones”. *Revista Española de Estudios Agrosociales y Pesqueros* (2003), núm. 199, p. 159 – 191.

SEWALEM, A.; JOHANSSON, K.; WILHELMSON, M.; LIPPERS, K. “Inbreeding and inbreeding depression on reproduction and production traits of White Leghorn lines selected for egg production traits”. *British Poultry Science* (1999), núm. 40, p. 203 – 208.

SHORT, R.E.; MACNEIL, M.D.; GROSZ, M.D.; GERRARD, D.E.; GRINGS, E.E. “Pleiotropic effects in Hereford, Limousin, and Piedmontese F2 crossbred calves of genes controlling muscularity including Piedmontese myostatin allele”. *Journal of Animal Science* (2002), núm. 80, p. 1 – 11.

SLUYTER, F.; VAN OORTMERSSEN, G.A.; DE RUITER, A.J.H.; KOOLHASS, J.M. “Aggression in wild house mice: current state of affairs”. *Behavior Genetics* (1996), núm. 26, p. 489 – 496.

SMITH, H.F. “A discriminant function for plant selection”. *Annual Eugenics* (1936), núm. 7, p. 240 – 250.



SMITH, L.A.; CASSELL, B.G.; PEARSON, R.E. “The effects of inbreeding on the lifetime performance of dairy cattle”. *Journal of Dairy Science* (1998), núm. 81, p. 2729 – 2737.

SORENSEN, D.A.; ANDERSEN, S.; GIANOLA, D.; KORSGAARD, I. “Bayesian inference in threshold models using Gibbs sampling”. *Genetics Selection Evolution* (1995), núm. 27, p. 229 – 249.

SORENSEN, D.A.; WAAGEPETERSEN, R. “Normal linear models with genetically structured variance heterogeneity: a case study”. *Genetics Research* (2003), núm. 82, p. 207 – 222.

SPIEGELHALTER, D.J.; BEST, N.G.; CARLIN, B.P. “Bayesian deviance, the effective number of parameters and the complexity of arbitrarily complex models”. *Technical Report* (1998), *Medical Research Council, Biostatistics Unit*, Cambridge, UK.

SPIEGELHALTER, D.J.; BEST, N.G.; CARLIN, B.P.; VAN DER LINDE, A. “Bayesian measures of model complexity and fit”. *Journal of Royal Statistical Society: Series B* (2002), núm. 64, p. 583 – 639.

STRANZINGER, G.F.; STEIGER, D.; KNEUBÜHLER, J. HAGGER, C. “Y chromosome polymorphism in various breeds of cattle (*Bos taurus*) in Switzerland”. *Journal of Applied Genetics* (2007), núm. 48 (3), p. 241 – 245.

SWATLAND, H.J. “The cellular basis of postnatal muscle growth. A: Structure and development of meat animals and poultry”. A: *Technomic Publishing Company, Inc.* (1994). Lancaster, Pennsylvania, E.U.A., p. 365 – 424.

## T

TARRÉS, J.; CASELLAS, J.; PIEDRAFITA, J. “Genetic and environmental factors influencing mortality up to weaning of Bruna dels Pirineus beef calves in mountain areas. A survival analysis”. *Journal of Animal Science* (2005), núm. 83, p. 543 – 551.

TARRÉS, J.; DUCROCQ, V.; PIEDRAFITA, J. “Factors influencing length of productive life and replacement rates in the Bruna dels Pirineus beef breed”. *Animal Science* (2004), núm. 78, p. 13 – 22.

TARRÉS, J.; FINA, M.; PIEDRAFITA, J. “Connectedness among herds of beef cattle breed under natural service”. *Genetics Selection Evolution* (2010), núm. 42: 6.

TARRÉS, J.; FINA, M.; VARONA, L.; PIEDRAFITA, J. “Carcass conformation and fat cover scores in beef cattle: A comparison of threshold linear models vs grouped data models”. *Genetics Selection Evolution* (2011), núm. 43: 16.

TINKER, E.D.; FRAHM, R.R.; BUCHANAN, D.S. “Comparison of Gelbvieh and Limousin sires in a terminal crossbreeding system”. *Journal of Animal Science* (1988), núm. 66, p. 1.355 – 1.362.

THOMPSON, J.R.; EVERETT, R.W.; HAMMERSCHMIDT, N.L. “Effects of inbreeding on production and survival in Holsteins” *Journal of Dairy Science* (2000), núm. 83, p. 1856 – 1863.

## V

VANRADEN, P.M. “Efficient methods to compute genomic predictions”. *Journal of Dairy Science* (2008), núm. 91, p. 4.414 – 4.423.

VANRADEN, P.M.; KLAASKATE, E.J.H. “Genetic evaluation of length of productive life including predicted longevity of live cows”. *Journal of Dairy Science* (1993), núm. 78, p. 2.758 – 2.764.

VAN TASSELL, C.P.; VAN VLECK, L.D.; GREGORY, K.E. “Bayesian analysis of twinning and ovulation rates using a multiple-trait threshold model and Gibbs sampling”. *Journal of Animal Science* (1998), núm. 76, p. 2.048 – 2.061.

Varona, L. “Aplicaciones del muestreo de Gibbs en modelos de genética cuantitativa: Análisis de un caso de heterogeneidad de varianzas”. *Tesi doctoral* (1994), Universidad de Zaragoza, Zaragoza, Spain.

VARONA, L.; MISZTAL, I.; BERTRAND, J.K. “Threshold-linear versus linear-linear analysis of birth weight and calving ease using an animal model: I. Variance component estimation”. *Journal of Animal Science* (1999), núm. 77, p. 1.994 – 2.002.

VILLALBA, D.; CASASÚS, I.; SANZ, A.; ESTANY, J.; REVILLA, R. “Prewaning growth curves in Brown Swiss and Pirenaica calves with emphasis on individual variability”. *Journal of Animal Science* (2000), núm. 78, p. 1.132 – 1.140.

VISSCHER, P.M.; SMITH, D.; HALL, S.J.G.; WILLIAMS, J.L. “A viable herd of genetically uniform cattle”. *Nature* (2001), núm. 409, p. 303.

VON MISES, R. “On the correct use of Bayes's formula”. *The Annals of Mathematical Statistics* (1942), núm. 13, p. 156 – 165.

VU TIEN KANG, J. “Méthodes d’analyse des données démographiques et généalogiques dans les populations d’animaux domestiques”. *Genetics Selection Evolution* (1983), núm. 15, p. 263 – 298.

## W

WANG, C. S.; GIANOLA, D.; SORENSEN, D.A.; JENSEN, J.; CHRISTENSEN, A.; RUTLEDGE, J.J. “Response to selection for litter size in Danish Landrace Pigs: A Bayesian analysis”. *Theoretical and Applied Genetics* (1994), núm. 88, p. 220 – 230.

WESTELL, R.A.; QUAAS, R.L.; VAN VLECK, L.D. “Genetic groups in an animal model”. *Journal of Dairy Science* (1988), núm. 71, p. 1.310 – 1.318.

WRIGHT, S. “Coefficients of inbreeding and relationship”. *American Naturalist* (1922), núm. 56, p. 330 – 338.



# ANNEXES



# Sources of sire-specific genetic variance for birth and weaning weight in *Bruna dels Pirineus* beef calves

M. Fina<sup>1</sup>, L. Varona<sup>2</sup>, J. Piedrafita<sup>1</sup> and J. Casellas<sup>1†</sup>

<sup>1</sup>Grup de Recerca en Remugants, Departament de Ciència Animal i dels Aliments, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra, Spain;

<sup>2</sup>Departamento de Anatomía, Embriología y Genética Animal, Universidad de Zaragoza, 50013 Zaragoza, Spain

(Received 7 July 2011; Accepted 29 February 2012; First published online 3 July 2012)

*This research investigated two sources of sire-specific genetic effects on the birth weight (BWT) and weaning weight (WWT) of Brunu dels Pirineus beef calves. More specifically, we focused on the influence of genes located in the non-autosomal region of the Y chromosome and the contribution of paternal imprinting. Our analyses were performed on 8130 BWT and 1245 WWT records from 12 and 2 purebred herds, respectively, they being collected between years 1986 and 2010. All animals included in the study were registered in the Yield Recording Scheme of the Brunu dels Pirineus breed. Both BWT and WWT were analyzed using a univariate linear animal model, and the relevance of paternal imprinting and Y chromosome-linked effects were checked by the deviance information criterion (DIC). In addition to sire-specific and direct genetic effects, our model accounted for random permanent effects (dam and herd-year-season) and three systematic sources of variation, that is, sex of the calf (male or female), age of the dam at calving (six levels) and birth type (single or twin). Both weight traits evidenced remarkable effects from the Y chromosome, whereas paternal imprinting was only revealed in WWT. Note that differences in DIC between the preferred model and the remaining ones exceed 39 000 and 2 800 000 DIC units for BWT and WWT, respectively. It is important to highlight that Y chromosome accounted for ~2% and ~6% of the total phenotypic variance for BWT and WWT, respectively, and paternal imprinting accounted for ~13% of the phenotypic variance for WWT. These results revealed two relevant sources of sire-specific genetic variability with potential contributions to the current breeding scheme of the Brunu dels Pirineus beef cattle breed; moreover, these sire-specific effects could be included in other beef cattle breeding programs or, at least, they must be considered and appropriately analyzed.*

**Keywords:** *Brunu dels Pirineus*, sire-specific genetic variance, birth weight, weaning weight

## Implications

Despite the fact that sire-specific genetic effects are typically ignored in genetic evaluation models, their real impact remains almost unknown in livestock species. Both Y chromosome-related effects and paternal imprinting effects were evaluated on birth and weaning weight (WWT) in the *Brunu dels Pirineus* beef cattle breed. Whereas Y chromosome effects influenced both traits and accounted for ~2% and 6% of the phenotypic variance, respectively, paternal imprinting effects restricted to WWT (~13% of the phenotypic variability). Our results highlighted the relevance of these sire-specific sources of variation in beef cattle, and provided relevant information to optimize genetic evaluation models for weight traits.

## Introduction

Quantitative genetic studies in beef cattle typically rely on the direct infinitesimal polygenetic effect (Henderson, 1973)

and sometimes on maternal genetic effects (Quintanilla *et al.*, 1999). These additive genetic effects derive from the contribution of both parents on the offspring's genome, although parent-of-origin-specific effects have been previously suggested in beef cattle (Bünger *et al.*, 1995; Goodall and Schmutz, 2007). Focusing on sire-specific variability, both the influence of genes from the non-autosomal region of the Y chromosome and the effect of paternal imprinting must be anticipated as potential sources of non-Mendelian inheritance. Nevertheless, little is known about the impact of these genetic mechanisms on productive traits in beef cattle.

Contradictory results about the impact of the Y chromosome on carcass traits in Simmental cattle were provided by Reinsch *et al.* (1999) and Neugebauer *et al.* (2010), although large effects were discarded. However, in mice, Schwenker and Maxon (1986) and Bünger *et al.* (1995) reported significant influences from the Y chromosome on growth, BW and testis weight. A similar scenario was found for the imprinting phenomenon in beef cattle where available

† E-mail: joaquim.casellas@uab.cat

results restricted to original researches conducted on German Gelbvieh (Engellandt and Tier, 2002) and Simmental cattle (Neugebauer *et al.*, 2010); imprinting variability was revealed on several carcass traits. Furthermore, some imprinted quantitative trait loci have been detected in livestock species for growth and fatness traits (De Koning *et al.*, 2001a and 2011b).

Given the shortage of results on the contribution of paternal genetic effects in beef cattle, this manuscript focused on the Bayesian modeling of two sire-specific additive genetic variances on birth weight (BWT) and weaning weight (WWT) traits in the *Bruna dels Pirineus* beef cattle breed.

### Material and methods

Animal Care and Use Committee approval was not obtained for this study because analyses were performed on existing data obtained under standard management from commercial farms. Both productive and reproductive data were collected by the stockbreeders themselves and managed by the *Bruna dels Pirineus* Breed Society (FEBRUPI; <http://www.brunadelspirineus.org>) within the context of its Yield Recording Scheme.

#### Population and data source

This study was performed on field data from the *Bruna dels Pirineus* breed, an autochthonous beef cattle breed located in the mountainous areas of Catalonia (Northeastern Spain). The *Bruna dels Pirineus* is a medium-sized cattle breed (bulls, 950 to 1400 kg of live BW; cows, 550 to 950 kg of live BW) with an approximate census of 30 000 cows (FEBRUPI, personal communication). This breed is reared under extensive conditions for the production of beef calves; they reach an average carcass weight at slaughter of 330 kg (~12.5 months; Serra *et al.*, 2004).

Raw data from purebred calves were recorded between 1985 and 2010 in 12 herds participating in the Yield Recording Scheme of the *Bruna dels Pirineus* breed. This study focused on BWT and 185 day-standardized WWT, following the guidelines from the Beef Improvement Federation (1986). Herds were chosen on the basis of their genetic connectedness following Tarrés *et al.* (2010). Calves lighter than 20 kg or heavier than 70 kg at birth were removed from the final data set, as well as those calves with WWT smaller than 120 kg or larger than 400 kg. Moreover, calves with unknown paternity were discarded in order to prevent disturbances in the analysis of the effect of sire lineage (see below). After editing, only those herds contributing a minimum of 100 calves with BWT or WWT data were included in the analyses. Final data sets consisted of 8130 BWT records and 1245 WWT records from 12 and 2 herds, respectively. Note that these two herds contributing WWT data were also involved in the analysis of BWT.

Pedigree file for BWT included 10 266 animals with 230 sires and 2671 dams, whereas WWT pedigree had 1799 individuals, 97 and 565 of them being bulls and cows with registered offspring, respectively. As Y chromosome effects

are inherited from father to sons without changes, it was important to identify every sire lineage where this effect was shared. For each male offspring, the origin of its Y chromosome was traced back to the oldest male ancestor in the pedigree. This study included 47 sire lineages for BWT and 34 for WWT.

#### Statistical analyses

**Operational model.** For both weight traits, data ( $y$ ) were analyzed under four different models. Nevertheless, only the most complex model (i.e. full model) will be described in detail in order to avoid redundancies in the manuscript. In addition to the systematic ( $\mathbf{b}$ ), permanent and genetic effects outlined below, the full model (model **YI**) accounted for the Y chromosome permanent genetic effect ( $\mathbf{s}$ ) and the paternal imprinting additive genetic effect ( $\mathbf{i}$ ). The three remaining models assumed the same structure of model **YI**; however, they excluded Y chromosome effects (model **IN**), paternal imprinting effects (model **YN**) or both Y chromosome and paternal imprinting effects (model **NN**). Focusing on model **YI**, it was stated as

$$y = \mathbf{Xb} + \mathbf{Z}_1\mathbf{a} + \mathbf{Z}_2\mathbf{i} + \mathbf{Z}_3\mathbf{d} + \mathbf{Z}_4\mathbf{h} + \mathbf{Z}_5\mathbf{s} + \mathbf{e}$$

where  $\mathbf{a}$  was the vector of direct additive infinitesimal genetic effects,  $\mathbf{d}$  was the vector of dam-specific permanent environmental effects,  $\mathbf{h}$  was the vector of herd-year-season permanent environmental effects,  $\mathbf{e}$  was the vector of residual terms and  $\mathbf{X}$ ,  $\mathbf{Z}_1$ ,  $\mathbf{Z}_2$ ,  $\mathbf{Z}_3$ ,  $\mathbf{Z}_4$  and  $\mathbf{Z}_5$  were appropriate incidence matrices. Systematic effects accounted for the age of the dam at calving with six categories as defined by Casellas and Piedrafita (2002), birth type (single or twins), and sex of the calf (male or female).

**Bayesian inference.** All models were analyzed under a Bayesian approach. The joint posterior distribution of all unknown parameters in model **YI** was proportional to

$$\begin{aligned} p(\mathbf{b}, \mathbf{a}, \mathbf{i}, \mathbf{d}, \mathbf{h}, \mathbf{s}, \sigma_e^2, \sigma_a^2, \sigma_h^2, \sigma_s^2, \mathbf{G} | \mathbf{y}) &\propto p(\mathbf{y} | \mathbf{b}, \mathbf{a}, \mathbf{i}, \mathbf{d}, \mathbf{h}, \mathbf{s}, \sigma_e^2) \\ p(\mathbf{b})p(\mathbf{a}, \mathbf{i} | \mathbf{A}, \mathbf{G})p(\mathbf{G}) &\times p(\mathbf{d} | \sigma_d^2)p(\sigma_d^2)p(\mathbf{h} | \sigma_h^2)p(\sigma_h^2) \\ p(\mathbf{s} | \sigma_s^2)p(\sigma_s^2)p(\sigma_e^2) \end{aligned}$$

where  $\mathbf{A}$  was the numerator relationship matrix (Wright, 1922) with genetic groups (Westell *et al.*, 1988). Following Casellas *et al.* (2007), BWT analyses accounted for 28 genetic groups, 25 for unknown sires and 3 for unknown dams, whereas WWT analyses accounted for 6 genetic groups, 5 for unknown sires and 1 for unknown dams. In a Bayesian setting, the joint *a priori* distribution of  $\mathbf{a}$  and  $\mathbf{i}$  effects was assumed multivariate normal,

$$p(\mathbf{a}, \mathbf{i} | \mathbf{A}, \mathbf{G}) = \text{MVN}(0, \mathbf{G} \otimes \mathbf{A})$$

where  $\mathbf{G}$  was the additive genetic (co)variance matrix with structure  $\mathbf{G} = \begin{bmatrix} \sigma_a^2 & \sigma_{aj} \\ \sigma_{aj} & \sigma_j^2 \end{bmatrix}$ , and  $\sigma_a^2$ ,  $\sigma_j^2$  and  $\sigma_{aj}$  were the direct additive genetic variance, paternal imprinting variance and the genetic covariance, respectively. *A priori* distributions for



random permanent effects were also assumed multivariate normal,

$$p(\mathbf{d}|\sigma_d^2) = MVN(0, \mathbf{I}_d\sigma_d^2)$$

$$p(\mathbf{h}|\sigma_h^2) = MVN(0, \mathbf{I}_h\sigma_h^2)$$

$$p(\mathbf{s}|\sigma_s^2) = MVN(0, \mathbf{I}_s\sigma_s^2)$$

$$p(\mathbf{e}|\sigma_e^2) = MVN(0, \mathbf{I}_e\sigma_e^2)$$

where  $\mathbf{I}_d$ ,  $\mathbf{I}_h$ ,  $\mathbf{I}_s$  and  $\mathbf{I}_e$  were identity matrices with dimensions as the number of elements stored in  $\mathbf{d}$ ,  $\mathbf{h}$ ,  $\mathbf{s}$  and  $\mathbf{e}$ , respectively. Note that  $\sigma_d^2$  was the permanent environmental variance,  $\sigma_h^2$  was the herd-year-season variance,  $\sigma_s^2$  was the Y chromosome genetic variance and  $\sigma_e^2$  was the residual variance. Flat priors were assumed for  $p(b)$ ,  $p(\sigma_d^2)$ ,  $p(\sigma_h^2)$ ,  $p(\sigma_s^2)$  and  $p(\sigma_e^2)$ .

**Markov chain Monte Carlo (MCMC) sampling.** Marginal posterior distributions of all unknowns were estimated by using the Gibbs sampling algorithm (Geman and Geman, 1984). After exploratory analyses, we launched three independent chains with 5 050 000 iterations for each analysis (i.e. model within phenotypic trait) and the first 50 000 were discarded as burn-in (Raftery and Lewis, 1992). A total of 100 000 samples of model parameters were saved from each chain with a lag interval of 50 iterations; samples from all three chains were used to characterize the posterior distribution of each model parameter invoking the ergodic property of the chains (Gilks *et al.*, 1996). The effective chain length of the MCMC process was calculated by Geyer (1992).

**Model comparison.** The within-trait statistical performance of models YI, NI, YN and NN was compared by the deviance information criterion (DIC; Spiegelhalter *et al.*, 1998 and 2002). This statistic measures model performance in two different ways, the posterior expectation of the Bayesian deviance (i.e. model fit) and the effective number of parameters (i.e. model complexity). A smaller value of DIC indicates a better fit of the model and a lesser degree of complexity. Note that reductions of three or more DIC units are typically considered as statistically relevant (Spiegelhalter *et al.*, 2002).

## Results

### Phenotypic and genealogic summary

A phenotypic summary of BWT and WWT in the *Bruna dels Pirineus* beef cattle breed is shown in Table 1. Calves contributing to our analyses averaged  $45.6 \pm 0.1$  kg at birth and reached  $235.5 \pm 0.6$  kg at weaning, although there were remarkable phenotypic differences linked to sex, birth type and age of the dam. Focusing on genealogical data, all individuals derived from 47 founder bulls which became the origin of the 47 sire lineages included in our analyses for BWT. In order to characterize the persistence and contribution of the different sire lineages in current generations, we focused on male calves born during the last 5 years (i.e. 2006 to 2010). Only 30 sire lineages contributed male calves since

**Table 1** Number of records ( $n$ ), mean and standard error (s.e.) of BWT and WWT for sex, type of birth and age of the dam at calving in the *Bruna dels Pirineus* beef cattle breed

	BWT (kg)			WWT (kg)		
	$n$	Mean <sup>1</sup>	s.e.	$n$	Mean <sup>1</sup>	s.e.
Sex of the calf						
Male	4083	47.0	0.1	635	242.2	0.9
Female	4047	44.3	0.1	610	228.5	0.7
Type of birth						
Single	7788	46.0	0.1	1209	235.7	0.6
Twin	342	37.3	0.3	36	227.5	3.4
Age at calving						
2	193	42.4	0.4	4	218.7	3.0
3	885	43.5	0.2	86	229.9	1.9
4	987	45.3	0.2	144	232.1	1.7
5	1017	45.7	0.2	159	232.5	1.5
6	980	46.1	0.2	156	234.7	1.6
>6	4068	46.2	0.1	696	237.9	0.8
Overall	8130	45.6	0.1	1245	235.5	0.6

BWT = birth weight; WWT = weaning weight.

<sup>1</sup>Raw means from phenotypic data.

2006 (Figure 1a), whereas there were no offspring from 17 sire lineages, which could be extinct from our beef cattle population (36.2%). It is important to highlight that the contribution of the different sire lineages was highly heterogeneous. A unique sire lineage contributed 18% of male calves born during the last 5 years (lineage SL<sub>B</sub>12), whereas there were 15 minority lineages with a joint contribution of 18% too (each one contributed <3% of male calves; Figure 1a). The remaining sire lineages generated between 3% and 7% of male calves.

In a similar way, the pedigree for WWT included 97 sires, 49 of them contributing calves with phenotypic data. Given that the analyses was restricted to two herds, only 34 sire lineages were identified and 18 of them (52.9%) contributed offspring during the last 5 years (52.9%). Four lineages individually contributed more than one-tenth of male calves (SL<sub>W</sub>5, SL<sub>W</sub>6, SL<sub>W</sub>10 and SL<sub>W</sub>13) and 50% of the lineages had residual contributions smaller than 3% of the individuals (Figure 1b).

### Model comparison

Models were compared by the DIC statistic (Table 2). It is important to highlight that despite launching very long MCMC chains with 5 million iterations there were substantial departures across chains from the same model and phenotypic trait. Nevertheless, this variability did not contradict the final conclusions derived from average DIC estimates. This statistic clearly favored model YN for BWT and left model NN in the second position, with a DIC penalization exceeding 39 000 units. These results suggested that only Y chromosome-related effects could be reported for BWT, whereas there were no statistical evidences of paternal imprinting. On the other hand, model YI was clearly preferred for WWT, suggesting the influence of both sire-related sources of additive genetic variability, Y chromosome effects

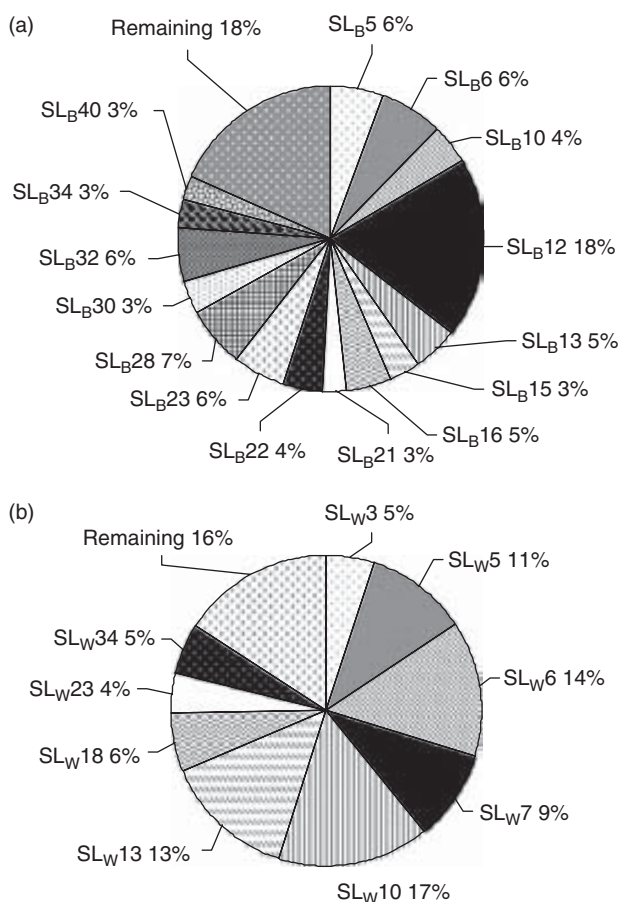


Figure 1 Sire lineages contributing offspring during the last 5 years (2006 to 2010) and percentage of male calves with phenotypic data for birth weight (a) and weaning weight (b).

and paternal imprinting effects. The average DIC estimate for the model YI in the WWT analysis was more than 2.8 million DIC units smaller than any other model implemented for this trait in the current manuscript (Table 2). From now on, estimates from the analysis of BWT and WWT will refer to the ones obtained under models YN and YI, respectively. The effective length of MCMC for genetic and residual variances is shown in Table 3.

**Genetic variance components and sire lineage estimates**  
 Additive genetic variance components and heritabilities for BWT and WWT were presented in Table 4. Direct heritabilities for BWT and WWT were 0.29 and 0.34, respectively, and paternal imprinting for WWT accounted for ~13% of the phenotypic variance; note that paternal imprinting was discarded for BWT. Although restricted to WWT, it is important to highlight that the genetic covariance between direct and paternal imprinting effects was -97.8, with a credibility interval (CI; percentiles 2.5% and 97.5%) ranging from -198.9 to -16.1. Note that this covariance led to a negative genetic correlation between direct and parental imprinted effects of -0.89. Moreover, these estimates were statistically relevant, with their CI excluding the null estimate in all cases. Focusing on Y chromosome effects, their variance

Table 2 DIC for BWT and WWT traits under the four competing models including effects from the Y chromosome (models YI and YN) and paternal imprinting (models YI and IN) or excluding both effects (model NN)

	Analytical model			
	NN	IN	YN	YI
<b>BWT</b>				
Chain 1	2 709 082	3 046 437	2 669 669	3 018 774
Chain 2	2 707 984	3 044 791	2 667 828	3 015 607
Chain 3	2 710 699	3 050 242	2 671 033	3 004 168
Mean	2 709 255	3 047 157	2 669 510	3 012 850
s.e.	789	1614	929	4436
<b>WWT</b>				
Chain 1	129 038 421	84 552 917	135 761 164	81 552 108
Chain 2	128 267 943	85 499 427	136 417 250	81 912 458
Chain 3	128 307 293	84 534 316	137 051 514	81 844 916
Mean	128 537 886	84 862 220	136 409 976	81 769 828
s.e.	250 525	317 116	372 510	110 592

DIC = deviance information criterion; BWT = birth weight; WWT = weaning weight. Note that three independent Monte Carlo Markov chains were launched for the Bayesian analysis of each analytical model.

Table 3 Effective chain size for the Bayesian analysis of BWT and WWT under models YN and YI, respectively

	Variance component <sup>1</sup>				
	$\sigma_a^2$	$\sigma_i^2$	$\sigma_{ai}$	$\sigma_s^2$	$\sigma_e^2$
<b>BWT</b>					
Chain 1	132 999	- <sup>2</sup>	-	898 046	179 697
Chain 2	143 507	-	-	901 889	214 320
Chain 3	137 416	-	-	913 034	182 266
Mean	137 974	-	-	904 323	192 094
s.e.	3046	-	-	4495	11, 137
<b>WWT</b>					
Chain 1	9455	2020	3953	101 477	10 965
Chain 2	9009	3029	4143	98 094	10 564
Chain 3	8807	2895	3656	93 434	10 082
Mean	9090	2648	3917	97 668	10 537
s.e.	191	316	142	2331	255

BWT = birth weight; WWT = weaning weight. Note that three independent Monte Carlo Markov chains were launched for the Bayesian analysis of each analytical model.  
<sup>1</sup> $\sigma_a^2$  = additive genetic variance;  $\sigma_i^2$  = paternal imprinting variance;  $\sigma_{ai}$  = covariance between direct and paternal imprinting effects;  $\sigma_s^2$  = Y chromosome variance;  $\sigma_e^2$  = residual variance.  
<sup>2</sup>Note that the model for WWT included both paternal imprinting and the effect of the Y chromosome, whereas the model for BWT did not account for paternal imprinting.

for BWT was 0.5 kg<sup>2</sup>, with the CI ranging between 0.2 and 0.8 kg<sup>2</sup>. These effects generated a variance of 32.4 kg<sup>2</sup> in WWT (CI: 2.5 to 92.3 kg<sup>2</sup>). It is important to highlight that Y chromosome effects accounted for ~2% of the total phenotypic variance of BWT and ~6% of WWT. The average estimates for the different sire lineages are shown in Figure 2. There was an important degree of heterogeneity for both traits,

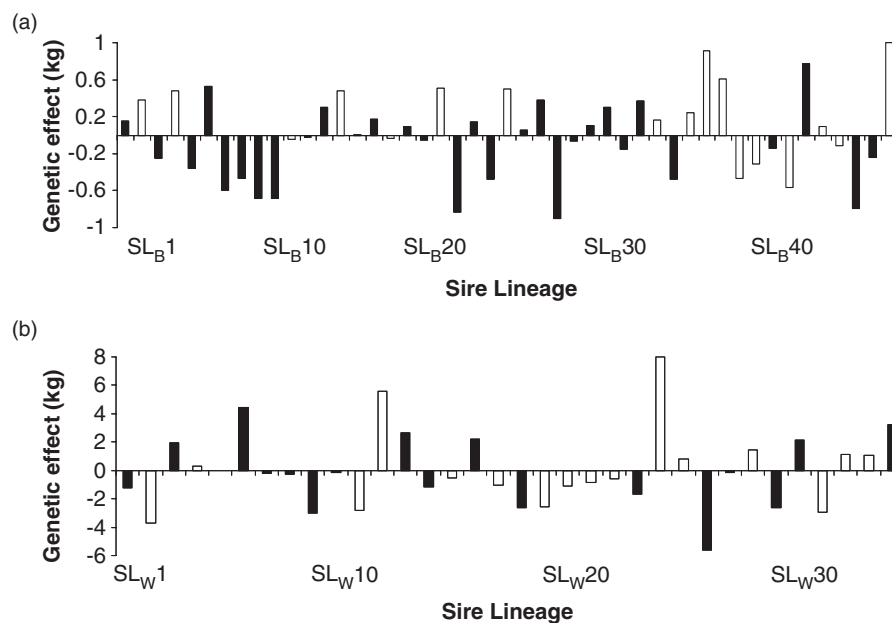
**Table 4** Variance components for BWT and WWT in the Bruna dels Pirineus beef cattle

Parameter <sup>1</sup>	BWT (kg)		WWT (kg)	
	Mean	Percentiles 2.5% to 97.5%	Mean	Percentiles 2.5% to 97.5%
$\sigma_a^2$	6.8	5.2 to 8.6	175.3	52.2 to 300.4
$\sigma_i^2$	– <sup>2</sup>	–	68.6	8.4 to 169.1
$\sigma_{ai}$	–	–	–97.8	–198.9 to –16.1
$\sigma_d^2$	1.6	1.0 to 2.2	27.7	3.6 to 60.6
$\sigma_h^2$	1.6	1.1 to 2.1	34.4	11.2 to 82.8
$\sigma_s^2$	0.5	0.2 to 0.8	32.4	2.5 to 92.3
$\sigma_e^2$	13.0	12.0 to 14.2	180.14	113.6 to 244.9
$h^2$	0.29		0.34	
$h_i^2$	–		0.13	
$h_s^2$	0.02		0.06	

BWT = birth weight; WWT = weaning weight.

<sup>1</sup>  $\sigma_a^2$  = additive genetic variance;  $\sigma_i^2$  = paternal imprinting variance;  $\sigma_{ai}$  = covariance between direct and paternal imprinting effects;  $\sigma_d^2$  = maternal permanent environmental variance;  $\sigma_h^2$  = herd-year-season permanent environmental variance;  $\sigma_s^2$  = Y chromosome variance;  $\sigma_e^2$  = residual variance;  $h^2$  = heritability of the trait;  $h_i^2$  = imprinting effect heritability;  $h_s^2$  = Y chromosome effect heritability.

<sup>2</sup>Note that the model for WWT included both paternal imprinting and the effect of the Y chromosome, whereas the model for BWT did not account for paternal imprinting.



**Figure 2** Average of the posterior distribution of the sire lineage effect for birth weight (a) and weaning weight (b). Black bars highlight sire lineages contributing calves during the last 5 years (2006 to 2010) and white bars are for the remaining sire lineages.

with maximum absolute contributions of  $\sim 1$  kg for BWT and up to 8 kg for WWT.

## Discussion

### Bruna dels Pirineus data set

Analyses were performed on the *Bruna dels Pirineus* beef cattle breed, which is a representative example of meat-producing cattle population under a Mediterranean extensive production system. This is an autochthonous beef cattle breed reared under a traditional valley-mountain grazing in the Pyrenees Mountains of Catalonia (Northeastern Spain).

In order to put into context the *Bruna dels Pirineus* and to highlight the relevance for the beef cattle industry of the analyses performed in this breed, it is important to link its phenotypic performances with other beef cattle breeds. Average BWT (45.6 kg) and WWT (235.5 kg) were close to ones reported by Casellas and Piedrafita (2002) and Quintanilla *et al.* (1999) in the same breed and similar to the performances reported in other Spanish beef cattle breeds such as Asturiana de los Valles (Menéndez-Buxadera *et al.*, 2008) and Pirenaica (Villalba *et al.*, 2000). Focusing on international and worldwide distributed beef breeds, our weight phenotypes were comparable with the averages

reported in Charolais (Mujibi and Crews, 2009), Limousin (Tinker *et al.*, 1988) and Hereford (Eriksson *et al.*, 2004). It is well known that pedigree losses are usual in extensive beef cattle populations where paternity information can be difficult to register and the acquisition of foreign animals, mainly bulls, becomes common. Nevertheless, our percentage of missing data in the pedigree file was moderate (14.3% for BWT and 16.1% for WWT) and close to the one reported by Golden *et al.* (1994) in the Angus breed.

Several sire lineages were identified to study the impact of the non-autosomal region of the Y chromosome on beef traits. Although 47 sire lineages contributed data to BWT analyses, only 30 of them were present during the last 5 years. In a similar way, only 18 of the 34 original sire lineages for WWT contributed offspring during the last 5-year period (Figure 1). These values suggested the loss of multiple sire lineages, as well as their specific genetic background on BWT and WWT. Both the reduced number of breeding bulls and current selection program for these two weight traits could be the main reasons for this loss of genetic variability in the *Bruna dels Pirineus* breed. Note that these losses could be of special relevance if they had a substantial and positive effect on the different weight production traits.

#### Model comparison

Given the potential impact of the model on predicted breeding values and other parameters, making comparisons between candidate models becomes a topic of major interest in research oriented to animal breeding programs. Within this context, the DIC was calculated to elucidate the most appropriate model for BWT and WWT when accounting for sire-specific genetic variances. Average DIC values favored model YN for BWT, suggesting the incidence of Y chromosome effects while discarding paternal imprinting. On the other hand, both Y chromosome and paternal imprinting effects were postulated for WWT given the DIC outcome provided by model YI and competing models (Table 2). Although the inclusion of additive genetic terms (*a* and *i*) in the model implied a relevant increase in model parameterization, DIC suggested a sufficient compensation in terms of model fit for WWT data. Note that DIC estimates evidenced substantial departures when comparing independent chains from the same analysis (Table 2), although this variability did not contradict the final conclusions derived from average DIC estimate, and its standard error was smaller than 1% of the average DIC in all cases (Table 2). Moreover, the smallest effective chain lengths for genetic and residual variances were comparables to the values provided by other studies on sire-specific genetic variability in beef cattle (Reinsch *et al.*, 1999).

In contrast to other studies focusing on traits at adult ages (e.g. Neugebauer *et al.*, 2010) where the influence of the maternal environment must be almost null, we focused our analyses on weight traits that were clearly influenced by the permanent environment provided by the cow (Quintanilla *et al.*, 1999). Within this context, the current parameterization for paternal imprinting could not be generalized to the

maternal component because maternal imprinting and direct maternal effects were confounded and the final model was not identifiable. Indeed, we preferred to accumulate all maternal contributions into the *d* vector assuming that, if existed, maternal effect through milk and both maternal imprinting and effects from the mitochondrial DNA would accumulate there (Neugebauer *et al.*, 2010).

#### Variance components and sire lineage estimates

The analysis of BWT revealed that ~2% of the phenotypic variance was accounted for by  $\sigma_s^2$ , whereas this percentage increased up to ~6% for WWT. These results partially agreed with those reported by Engellandt and Tier (2002) and Neugebauer *et al.* (2010) in Gelbvieh and Simmental cattle, respectively, although contradictory results were also available (Reinsch *et al.*, 1999). The influence of the Y chromosome was previously highlighted by Kieffer and Cartwright (1968) and Schoeman (1989), who reported that even the morphology of this chromosome (i.e. acrocentric *v.* submetacentric) was associated with variations in the BWT of Brahman, Angus and Tuli calves. Note that *Bos taurus* and *Bos indicus* trunks differed in the Y chromosome, which is submetacentric and acrocentric, respectively (Potter and Upton, 1979). Nevertheless, *Bruna dels Pirineus* breed must be free from genetic influences from the *B. indicus* bovine trunk. As a consequence,  $\sigma_s^2$  should not be related to the shape of the Y chromosome but to polymorphisms located on the non-pseudo-autosomal region of the Y chromosome, as suggested by Maxon (1990) and Bunger *et al.* (1995) in other mammalian species. In laboratory species, Maxon (1990) and Sluyter *et al.* (1996) found influences due to the Y chromosome on the aggressive behavior and Bunger *et al.* (1995) described influences on growth.

The effect of each sire lineage in the *Bruna dels Pirineus* population was shown in Figure 2. Note that black bars characterized sire lineages contributing offspring during the last 5 years, whereas white bars showed probably extinct sire lineages. While discarding these non-contributing sire lineages, it is important to highlight the heterogeneity inherent to the different sire lineage effects (Figure 2). These estimates must be viewed as a direct contribution for the *Bruna dels Pirineus* breeding scheme in which higher BWT is prevented because the incidence of dystocia and sires contributing average and smaller BWTs becomes preferable (VanRaden and Klaaskate, 1993), mainly for heifers. In a similar way, sire lineages for WWT also revealed a substantial degree of heterogeneity, providing a new and relevant source of genetic variability for the selection program.

Paternal imprinting effects were discarded for BWT, whereas they accounted for ~13% of the phenotypic variance for WWT. Note that we lack comparable results about the possibility of imprinting at early ages, whereas results from the WWT analysis would be comparable to the significant imprinting variances reported by Engellandt and Tier (2002) and Neugebauer *et al.* (2010) on fatness and carcass traits at older ages. Indeed, one of the main examples of paternally imprinted genes in livestock is the *Igf2*, which is systematically linked to



muscle mass and fat deposition (Jeon *et al.*, 1999; Nezer *et al.*, 1999); note that fat is scarce at birth and the deposition of both tissues increases with age during the growing period, with *Igf2* being typically associated with carcass traits at older ages (Goodall and Schmutz, 2007). Although there are no evidences of segregating *Igf2* polymorphisms in the *Bruna dels Pirineus* breed, this kind of biological backgrounds could be a suitable example for the differential contribution of paternal imprinting at birth and at weaning.

## Conclusions and final remarks

In order to assess the relevance of sire-specific genetic variability on productive traits of interest for the beef industry, the contribution of both paternal imprinting and the Y chromosome was analyzed on weight traits in the *Bruna dels Pirineus* breed. Both sources of genetic variability contributed relevant genetic variability with the only exception of paternal imprinting on BWT. Indeed, ~19% of the phenotypic variance for WWT was accounted for by these sire-specific effects that must be addressed in further genetic evaluations. These results allow for a better characterization of the genetic background of weight traits in beef cattle and must be viewed as an appealing starting point to decipher the genetic architecture of these imprinting and Y chromosome effects. Moreover, they must be accounted for in the current breeding scheme of the *Bruna dels Pirineus* beef cattle breed.

## Acknowledgments

This research was supported by a contract with the Departament d'Agricultura, Ramaderia, Pesca, Alimentació i Medi Rural of the Generalitat de Catalunya (Barcelona, Spain). The authors are indebted to FEBRUPI associates for their collaboration during data collection. The research contract of J. Casellas was partially funded by the Ministerio de Ciencia e Innovación of the Spain's government (reference RYC-2009-04049).

## References

Beef Improvement Federation (BIF) 1986. Beef Improvement Federation Guidelines. North Carolina University Press, North Carolina.

Bünger L, Renne U, Dietl G and Pirchner F 1995. Paternal effects on the parent-offspring correlation for body-weight traits in mice. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 112, 455–461.

Casellas J and Piedrafita J 2002. Correction factors for weight productive traits up to weaning in the *Bruna dels Pirineus* beef cattle breed. *Animal Research* 51, 43–50.

Casellas J, Piedrafita J and Varona L 2007. Bayes factor for testing between different structures of random genetic groups: a case study using weaning weight in *Bruna dels Pirineus* beef cattle. *Genetics Selection Evolution* 39, 39–53.

Eriksson S, Näsholm A, Johansson K and Philipsson J 2004. Genetic relationships between calving and carcass traits for Charolais and Hereford cattle in Sweden. *Journal of Animal Science* 82, 2269–2276.

Geman S and Geman D 1984. Stochastic relaxation, Gibbs distribution and the Bayesian restoration of images. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 6, 721–741.

Geyer CJ 1992. Practical Markov chain Monte Carlo. *Statistical Science* 7, 473–483.

Gilks WR, Richardson S and Spiegelhalter DJ 1996. Markov Chain Monte Carlo in Practice. Chapman & Hall, London, UK.

Golden BL, Bourdon RM and Snelling WM 1994. Additive genetic groups for animals evaluated in more than one breed association national cattle evaluation. *Journal of Animal Science* 72, 2559–2567.

Goodall JJ and Schmutz SM 2007. IGF2 gene characterization and association with eye area in beef cattle. *Animal Genetics* 38, 154–161.

Henderson CR 1973. Sire evaluation and genetics trends. Proceedings of the Animal Breeding Genetics Symposium in honor of Dr. Jay L Lush, ASAS-ADSA, Champaign, Illinois, USA, pp. 10–41.

Jeon JT, Carlborg Ö, Törnsten A, Giuffra E, Amarger V, Lundström P and Andersson L 1999. A paternally expressed QTL affecting skeletal and cardiac muscle mass in pigs maps to the *IGF2* locus. *Nature Genetics* 21, 157–158.

Kieffer NM and Cartwright TC 1968. Sex chromosome polymorphism in domestic cattle. *Journal of Heredity* 59, 35–37.

De Koning DJ, Rattink AP, Harlizius B, Groenen MAM, Brascamp EW and Van Arendonk JAM 2001a. Detection and characterization of quantitative trait loci for growth and reproduction in pigs. *Livestock Production Science* 72, 185–198.

De Koning DJ, Harlizius B, Rattink AP, Groenen MAM, Brascamp EW and Van Arendonk JAM 2001b. Detection and characterization of quantitative trait loci for meat quality traits in pigs. *Journal of Animal Science* 79, 2812–2819.

Engellandt Th and Tier B 2002. Genetic variances due to imprinted genes in cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 119, 154–165.

Maxon SC 1990. The evolution of the mammalian Y Chromosome. *Behavior Genetics* 20, 109–126.

Menéndez-Buxadera A, Carleos C, Baro JA, Villa A and Cañón J 2008. Multi-trait and random regression approaches for addressing the wide range of weaning ages in Asturiana de los Valles beef cattle for genetic parameter estimation. *Journal of Animal Science* 86, 278–286.

Mujibi FDN and Crews DG 2009. Genetic parameters for calving ease, gestation length, and birth weight in Charolais cattle. *Journal of Animal Science* 87, 2759–2766.

Neugebauer N, Räder I, Schild HJ, Zimmer D and Reinsch N 2010. Evidence for parent-of-origin effects on genetic variability on beef traits. *Journal of Animal Science* 88, 523–532.

Nezer C, Moreau L, Brouwers B, Coppeters W, Detilleux J, Hanset R, Karim L, Kvasz A, Leroy P and Georges M 1999. An imprinted QTL with major effect on muscle mass and fat deposition maps to the *IGF2* locus in pigs. *Nature Genetics* 21, 155–156.

Potter WL and Upton PC 1979. Y chromosome morphology of cattle. *Australian Veterinary Journal* 55, 539–541.

Quintanilla R, Varona L, Pujol MR and Piedrafita J 1999. Maternal animal model with correlation between maternal environmental effects of related dams. *Journal of Animal Science* 77, 2904–2917.

Raftery AE and Lewis SM 1992. How many iterations in the Gibbs sampler? In *Bayesian Statistics IV* (ed. JM Bernardo, JO Berger, AP Dawid and AFM Smith), pp. 763–774. Oxford University Press, New York, NY, USA.

Reinsch N, Engellandt TH, Schild HJ and Kalm E 1999. Lack of evidence for bovine Y-chromosomal variation in beef traits. A Bayesian analysis of Simmental data. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 118, 437–445.

Schoeman SJ 1989. Recent research into the production potential of indigenous cattle with special reference to the Sanga. *South African Journal of Animal Science* 19, 55–61.

Schwenker P and Maxon SC 1986. Effect of DBA 1/Bg Y-chromosomes on testis weight and aggression. *Behavior Genetics* 16, 357–363.

Serra X, Gil M, Gispert M, Guerrero L, Oliver MA, Sañudo C, Campo MM, Panea B, Olleta JL, Quintanilla R and Piedrafita J 2004. Characterisation of young bulls of the *Bruna dels Pirineus* cattle breed (selected from old Brown Swiss) in relation to carcass, meat quality and biochemical traits. *Meat Science* 66, 425–436.

Sluyter F, Van Oortmerssen GA, De Ruiter AJH and Koolhass JM 1996. Aggression in wild house mice: current state of affairs. *Behavior Genetics* 26, 489–496.

Spiegelhalter DJ, Best NG and Carlin BP 1998. Bayesian deviance, the effective number of parameters and the complexity of arbitrarily complex models. Technical Report, Medical Research Council, Biostatistics Unit, Cambridge, UK.

Spiegelhalter DJ, Best NG, Carlin BP and Van der Linde A 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of Royal Statistical Society Series B* 64, 583–639.

## Fina, Varona, Piedrafita and Casellas

Tarrés J, Fina M and Piedrafita J 2010. Connectedness among herds of beef cattle bred under natural service. *Genetic Selection Evolution* 42, 1–6.

Tinker ED, Frahm RR and Buchanan DS 1988. Comparison of Gelbvieh and Limousin sires in a terminal crossbreeding system. *Journal of Animal Science* 66, 1355–1362.

VanRaden PM and Klaaskate EJH 1993. Genetic evaluation of length of productive life including predicted longevity of live cows. *Journal of Dairy Science* 78, 2758–2764.

Villalba D, Casasús I, Sanz A, Estany J and Revilla R 2000. Prewaning growth curves in Brown Swiss and Pirenaica calves with emphasis on individual variability. *Journal of Animal Science* 78, 1132–1140.

Westell RA, Quaas RL and Van Vleck LD 1988. Genetic groups in an animal model. *Journal of Dairy Science* 71, 1310–1318.

Wright S 1922. Coefficients of inbreeding and relationship. *American Naturalist* 56, 330–338.

# Canalization analysis of birth weight in Bruna dels Pirineus beef cattle<sup>1</sup>

M. Fina,\* N. Ibáñez-Escriche,† J. Piedrafita,\* and J. Casellas\*<sup>2</sup>

\*Grup de Recerca en Remugants, Departament de Ciència Animal i dels Aliments, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra, Spain; and †Genètica i Millora Animal, Institut de Recerca i Tecnologia Agroalimentàries, 25198 Lleida, Spain

**ABSTRACT:** Although heteroskedasticity has been a main topic of interest in beef cattle during recent decades, the current availability of canalization models provided new insights for animal breeding programs. Within this context, birth BW (BWT) was analyzed in the Bruna dels Pirineus beef cattle breed by implementing canalization models that accounted for heterogeneous residual variances due to systematic, permanent environmental effects and additive genetic effects. Analyses were performed on BWT data from 8,130 calves born in 12 commercial breeding herds contributing to the yield recording scheme of the Bruna dels Pirineus breed. Analytical models accounted for direct additive genetic, permanent environmental, and 4 systematic effects (i.e., age of the dam, sex of the calf, birth type, and herd-year-season), and the same effects were evaluated as potential sources of variation in the residual term. Their relevance was checked by the deviance information criterion (DIC), and only residual additive genetic, permanent environmental, birth type, and

herd-year-season remained in the operational model, all of them originating relevant reductions in the DIC parameter. Bruna dels Pirineus calves showed a moderate heritability of 0.30 (95% high posterior density, 0.19 to 0.40) for BWT; additional additive genetic variability was revealed in the residual term, this being positively correlated with the direct additive genetic component (0.44; 95% high posterior density, 0.37 to 0.54). Genetic trends were evaluated on both sources of additive genetic variance, and relevant patterns were identified in several herds. Although this breed did not evidence a homogeneous genetic trend for the whole population, herd-specific positive and negative trends were revealed, suggesting the plausibility of genetic selection for canalization on BWT in beef cattle breeds. These results must be viewed as a contribution to the canalization research field, providing relevant information for the breeding scheme of the Bruna dels Pirineus breed, as well as important insights about the genetic background of BWT for the beef industry worldwide.

**Key words:** Bayesian analysis, birth weight, Bruna dels Pirineus, canalization, heterogeneous variance

© 2013 American Society of Animal Science. All rights reserved. J. Anim. Sci. 2013.91:3070–3078  
doi:10.2527/jas2012-5675

## INTRODUCTION

Currently, the performance of the livestock industry in developed countries is high, and this tends to focus its concern on offering homogeneous-quality

products. The reduction of heterogeneity at the production level is receiving special attention from all animal production research fields, as this is a new challenge for animal breeding as well. Current genetic evaluation models typically include the unaccounted variability into a common residual variance term, although it is well known that heterogeneous residual variances were reported in almost all livestock species, e.g., litter size and slaughter weight in pigs (Sorensen and Waagepetersen, 2003; Ibáñez-Escriche et al., 2007), BW in poultry (Rowe et al., 2006), litter size in sheep (SanCristobal-Gaudy et al., 2001), and weight and dairy traits in beef and dairy cattle (Rodríguez-Almeida et al., 1995; Robert-Granié et al., 1999). These studies and other evidence reported in laboratory species (Gutiér-

<sup>1</sup>Research was supported by a contract with the Departament d'Agricultura, Ramaderia, Pesca, Alimentació i Medi Rural of the Generalitat de Catalunya (Barcelona, Spain). The authors are indebted to the Federació Catalana de la Raça Bruna dels Pirineus (Berga, Spain; <http://www.brunadelspirineus.org>) and its associates for providing field data for these analyses. The research contract of J. Casellas was partially funded by the Ministerio de Ciencia e Innovación (Madrid, Spain) of the Spanish government (reference RYC-2009-04049).

<sup>2</sup>Corresponding author: [joaquin.casellas@uab.cat](mailto:joaquin.casellas@uab.cat)

Received July 23, 2012.

Accepted April 4, 2013.

rez et al., 2006; Ibáñez-Escriche et al., 2008a) suggested the possibility of modifying the additive genetic background of the residual variation by selection. It is important to highlight that specific hierarchical models accounting for genetic variability on both the trait itself and its residual variance (i.e., canalization models) were released by SanCristobal-Gaudy et al. (1998) and Sorensen and Waagepetersen (2003).

Birth BW (BWT) is a major breeding objective in the Bruna dels Pirineus beef cattle breed, where extreme BWT are discouraged to prevent dystocia (i.e., too heavy calves) and low neonatal vitality (i.e., too light calves) and their subsequent penalization of cow and calf survival (Tarrés et al., 2004, 2005). Within this context, the implementation of canalization models to account for the variability pattern of BWT would be of special interest in this breed, providing a reliable example for worldwide beef cattle populations under extensive production systems. Our main objectives were to investigate the presence of additive genetic effects influencing residual variation of BWT in the Bruna dels Pirineus beef cattle and to explore genetic trends after several years of stabilizing selection on BWT.

## MATERIALS AND METHODS

Animal Care and Use Committee approval was not obtained for this study because analyses were performed on existing data obtained under standard farm management from commercial breeders. Both productive and reproductive data were collected by the stockbreeders themselves and administrated by the Bruna dels Pirineus Breed Society (FEBRUPI; <http://www.brunadelspirineus.org>) within the context of its yield recording scheme.

### Population and Field Data Source

Analyses were performed on BWT data from the Bruna dels Pirineus cattle, an autochthonous beef breed located in the mountainous areas of Catalonia (northeastern Spain) and with an approximate census of 30,000 cows (FEBRUPI, personal communication). This breed originated from the cross of native cattle with imported old-type Brown Swiss individuals during the first decades of the 20th century. After that, animals were empirically selected for meat production purposes. This breed is typically reared under extensive conditions for the production of beef calves with an average carcass weight at slaughter of 330 kg (~12.5 mo of age; Serra et al., 2004). Its herd book was founded in 1990 and anticipated the implementation of a genetic selection program including BWT as selection objective, among others. Note that BWT was under stabilizing selection to prevent too high and low weights at birth and the sub-

**Table 1.** Phenotypic summary of birth BW in the Bruna dels Pirineus beef cattle breed

Factor	n	Phenotypic mean, kg		Phenotypic variance, kg <sup>2</sup>	
		Estimate	95% Confidence interval	Estimate	95% Confidence interval
<b>Sex of the calf</b>					
Male	4,083	46.98 <sup>a</sup>	46.81 to 47.15	31.02 <sup>a</sup>	29.72 to 32.41
Female	4,047	44.27 <sup>b</sup>	44.11 to 44.43	26.13 <sup>b</sup>	25.03 to 27.31
<b>Type of birth</b>					
Single	7,788	46.00 <sup>a</sup>	45.88 to 46.11	27.47 <sup>a</sup>	26.63 to 28.36
Twin	342	37.26 <sup>b</sup>	36.73 to 37.78	24.43 <sup>a</sup>	21.14 to 28.55
<b>Age at calving</b>					
2 yr	193	42.42 <sup>c</sup>	41.60 to 43.23	33.12 <sup>a</sup>	27.37 to 40.88
3 yr	885	43.54 <sup>c</sup>	43.20 to 43.88	26.86 <sup>a</sup>	24.52 to 29.55
4 yr	987	45.36 <sup>b</sup>	45.01 to 45.70	30.22 <sup>a</sup>	27.72 to 33.08
5 yr	1,017	45.72 <sup>a,b</sup>	45.39 to 46.06	29.54 <sup>a</sup>	27.13 to 32.29
6 yr	980	46.12 <sup>a,b</sup>	45.77 to 46.47	31.01 <sup>a</sup>	28.44 to 33.95
>6 yr	4,068	46.16 <sup>a</sup>	46.00 to 46.33	29.43 <sup>a</sup>	28.19 to 30.75
<b>Herd</b>					
1	1,726	45.44 <sup>c</sup>	45.22 to 45.67	22.8 <sup>c</sup>	21.36 to 24.41
2	701	45.22 <sup>c</sup>	44.91 to 45.53	17.56 <sup>d</sup>	15.86 to 19.56
3	170	41.29 <sup>c</sup>	40.83 to 41.74	8.98 <sup>c</sup>	7.34 to 11.26
4	315	46.35 <sup>b</sup>	45.81 to 46.88	23.12 <sup>c</sup>	19.89 to 27.21
5	384	46.55 <sup>b</sup>	46.05 to 47.05	24.71 <sup>c</sup>	21.56 to 28.63
6	387	45.77 <sup>b,c</sup>	45.28 to 46.25	23.39 <sup>c</sup>	20.41 to 27.07
7	2,088	47.32 <sup>a</sup>	47.08 to 47.56	32.11 <sup>b</sup>	30.24 to 34.15
8	385	42.10 <sup>d,c</sup>	41.71 to 42.50	15.63 <sup>d</sup>	13.64 to 18.11
9	154	42.94 <sup>d</sup>	42.15 to 43.72	24.48 <sup>b,c</sup>	19.80 to 31.04
10	184	41.66 <sup>d,c</sup>	40.79 to 42.54	36.19 <sup>a,b</sup>	29.79 to 44.92
11	1,365	46.07 <sup>b</sup>	45.74 to 46.10	39.20 <sup>a</sup>	36.42 to 42.32
12	271	42.29 <sup>d,c</sup>	41.58 to 43.00	35.59 <sup>a,b</sup>	30.27 to 42.45
Overall	8,130	45.63	45.51 to 45.75	30.42	29.51 to 31.38

<sup>a-c</sup>Estimates with the same superscript did not differ significantly ( $P < 0.05$ ).

sequent increase in calf mortality due to dystocia and neonatal weakness, respectively (Tarrés et al., 2005).

Data from 8,130 calves were recorded between 1986 and 2010 in 12 commercial breeding herds contributing to the yield recording scheme of the Bruna dels Pirineus breed (Table 1). Note that calves with too extreme BWT (i.e., <20 kg or >70 kg) were previously removed from the data set, and only those herds with pedigree connection (Tarrés et al., 2010) and contributing a minimum of 100 calves with recorded BWT were considered. This restriction was applied to ensure a proper characterization of within-herd genetic trends for BWT. The pedigree file contained 10,266 individuals, including 230 sires and 2,671 dams; both sire and dam were known for all calves contributing phenotypic data.



**Analytical Model**

On the basis of the model developed by Sorensen and Waagepetersen (2003), the following hierarchical structure was assumed for the analysis of BWT data:

$$y_i = \mathbf{x}'_i \mathbf{b} + \mathbf{w}'_i \mathbf{p} + \mathbf{z}'_i \mathbf{a} + \exp\left(\frac{\boldsymbol{\chi}'_i \boldsymbol{\beta} + \boldsymbol{\omega}'_i \boldsymbol{\pi} + \boldsymbol{\zeta}'_i \boldsymbol{\alpha}}{2}\right) \varepsilon_i,$$

where  $y_i$  is the BWT phenotype of the  $i$ th individual,  $\mathbf{b}$  and  $\boldsymbol{\beta}$  are vectors of systematic effects,  $\mathbf{p}$  and  $\boldsymbol{\pi}$  are vectors of permanent environmental effects,  $\mathbf{a}$  and  $\boldsymbol{\alpha}$  are vectors of infinitesimal additive genetic effects, and  $\varepsilon_i$  is a random variable from a standard Gaussian distribution. Note that  $\mathbf{x}_i$ ,  $\mathbf{w}_i$ ,  $\mathbf{z}_i$ ,  $\boldsymbol{\chi}_i$ ,  $\boldsymbol{\omega}_i$ , and  $\boldsymbol{\zeta}_i$  are appropriate incidence vectors.

Under a standard Bayesian approach, the a priori distribution for additive genetic effects (i.e.,  $\mathbf{a}$  and  $\boldsymbol{\alpha}$ ) was assumed to be multivariate Gaussian:

$$\begin{pmatrix} \mathbf{a} \\ \boldsymbol{\alpha} \end{pmatrix} \sim N\left(\begin{bmatrix} \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} \sigma_a^2 & \rho \sigma_a \sigma_\alpha \\ \rho \sigma_a \sigma_\alpha & \sigma_\alpha^2 \end{bmatrix} \otimes \mathbf{A}\right),$$

where  $\mathbf{0}$  is a zeroing vector with dimensions equal to the number of individuals in the pedigree file,  $\mathbf{A}$  is the additive genetic relationship matrix (Wright, 1922),  $\sigma_a^2$  is the direct additive genetic variance of the trait,  $\sigma_\alpha^2$  is the residual additive genetic variance of the residual variability,  $\rho$  is the coefficient of genetic correlation, and  $\otimes$  is the Kronecker product. Vectors  $\mathbf{p}$  and  $\boldsymbol{\pi}$  were assumed to be independent, with a priori probabilities

$$\mathbf{p} \mid \sigma_p^2 \sim N\left(\mathbf{0}, \mathbf{I}_p \sigma_p^2\right)$$

and

$$\boldsymbol{\pi} \mid \sigma_\pi^2 \sim N\left(\mathbf{0}, \mathbf{I}_\pi \sigma_\pi^2\right),$$

where  $\mathbf{I}_p$  and  $\mathbf{I}_\pi$  are identity matrices with dimensions equal to the number of elements in vectors  $\mathbf{p}$  and  $\boldsymbol{\pi}$ , respectively, and  $\sigma_p^2$  and  $\sigma_\pi^2$  are permanent environmental variances affecting the trait and its log variance, respectively. The variance parameters  $\sigma_a^2$ ,  $\sigma_\alpha^2$ ,  $\sigma_p^2$ , and  $\sigma_\pi^2$  were assigned to scale-inverted  $\chi^2$  a priori distributions,  $\rho$  was assigned to a uniform prior bounded between  $-1$  and  $1$ , and systematic effects (i.e.,  $\mathbf{b}$  and  $\boldsymbol{\beta}$ ) were assigned to unbounded uniform priors. Note that all models tested in subsequent sections derived from this parameterization and, in some cases, simplified its structure by removing appropriate parameters.

It is important to highlight that  $h^2$  cannot be reduced to a unique value because residual variance changed among levels of the systematic effects (Ros et al., 2004; Ibáñez-Escriche et al., 2008a). Within this context,  $h^2$  can be approximated as follows:

$$h_i^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_p^2 + \exp\left(\boldsymbol{\chi}'_i \boldsymbol{\beta} + \sigma_\alpha^2/2 + \sigma_\pi^2/2\right)},$$

where the resulting value accounts for a given combination of systematic effects (see Sorensen and Waagepetersen, 2003, for additional details).

**Comparison of Model Fit**

On the basis of the model developed above, all analyses were performed by assuming  $\mathbf{b}$ ,  $\mathbf{p}$ , and  $\mathbf{a}$  as defined in previous analyses of the same data set (Casellas and Piedrafita, 2002). More specifically,  $\mathbf{b}$  accounted for the population mean, sex of the calf (male or female), age of the dam at calving with 6 levels (2, 3, 4, 5, 6, and >6 yr), birth type (single or twins), and herd-year-season with 135 levels. Vector  $\mathbf{p}$  contained permanent maternal effects with 2,317 levels. Given the parametric complexity of the analytical model and the moderate size of the Bruna dels Pirineus data set, both genetic and environmental maternal effects were summarized into  $\mathbf{p}$ . This simplification partially agreed with Beef Improvement Federation (2010) recommendations and provided a less parameterized framework that must be viewed as a reasonable compromise between biological plausibility and computational robustness.

All model comparisons were performed by using the deviance information criterion (DIC) proposed by Spiegelhalter et al. (2002). This statistic combines a measure of model fit and a measure of model complexity where models with smaller DIC are favored. In general, differences between models larger than 3 to 5 DIC units are assumed as statistically relevant (Spiegelhalter et al., 2002). To evaluate the contribution to heteroskedasticity of the

elements in the expression  $\boldsymbol{\chi}'_i \boldsymbol{\beta} + \boldsymbol{\omega}'_i \boldsymbol{\pi} + \boldsymbol{\zeta}'_i \boldsymbol{\alpha}$ , we took as a starting point a base model where  $\boldsymbol{\beta}$  was restricted to the population mean ( $\boldsymbol{\chi}_i \boldsymbol{\beta} = \mathbf{1}' \boldsymbol{\beta}$ ;  $\mathbf{1}' = [1 \ 0 \ 0 \ \dots \ 0]$ ) and the terms  $\boldsymbol{\omega}_i \boldsymbol{\pi}$  and  $\boldsymbol{\zeta}_i \boldsymbol{\alpha}$  were removed (model HO; see the Results section). The relevance of the different sources of heteroskedasticity (i.e., random and systematic effects) was evaluated by a 2-step approach. The first step evaluated random effects  $\boldsymbol{\pi}$  and  $\boldsymbol{\alpha}$  by comparing 3 models with  $\mathbf{1} \boldsymbol{\beta} + \boldsymbol{\omega}_i \boldsymbol{\pi}$ ,  $\mathbf{1} \boldsymbol{\beta} + \boldsymbol{\zeta}_i \boldsymbol{\alpha}$ , and  $\mathbf{1} \boldsymbol{\beta} + \boldsymbol{\omega}_i \boldsymbol{\pi} + \boldsymbol{\zeta}_i \boldsymbol{\alpha}$ , respectively. After that, the second step used a stepwise-like approach with forward selection (Hocking 1976; Casellas et al., 2010) to define the appropriate structure for the term  $\boldsymbol{\chi}_i \boldsymbol{\beta}$ . As previously included in vector  $\mathbf{b}$ , candidate effects

for  $\beta$  were sex of the calf, age of the dam at calving, birth type, and herd-year-season. This stepwise approach took place through different rounds that started with the base model defined in the previous step. At each round, the base model was compared with several competing models generated by the independent inclusion of each systematic effect. The competing model with the lowest DIC was assumed as the base model for the next round. The stepwise selection procedure finished when the base model obtained a DIC smaller than any competing model.

All analyses were performed with the GSEVM software package (<http://www.bdporc.irta.es/estudis.jsp>) developed by Ibáñez-Escriche et al. (2010). The results for each model were computed by averaging estimates obtained from 3 independent Monte Carlo Markov chains (MCMC) with 500,000 iterations. The first 5,000 iterations were discarded as burn-in (Raftery and Lewis, 1992), and only 1 sample of each 10 was saved to avoid the high correlation between consecutive samples.

### Genetic Trends

Within-flock, across-year genetic trends were computed to reveal genetic changes on BWT as well as its dispersion pattern. The posterior distribution of within-year average breeding values (i.e.,  $\mathbf{a}$  and  $\boldsymbol{\alpha}$ ) was characterized within herd at the end of the MCMC process. Although 12 herds contributed phenotypic data to this study, 2 pairs of them were grouped for genetic trend purposes given their geographic proximity and to avoid too small samples when averaging breeding values. The first group was composed of herds 1 and 3, and the second group was composed of herds 10 and 12.

## RESULTS

### Phenotypic Performances

The phenotypic summary of BWT in the Bruna dels Pirineus beef cattle breed is shown in Table 1. Calves averaged 45.63 kg at birth, with a phenotypic variance of 30.42 kg<sup>2</sup>. Phenotypic means showed significant ( $P < 0.05$ ) departures across levels of birth type, sex of the calf, age of the dam, and herd, whereas significant differences ( $P < 0.05$ ) for phenotypic variability were restricted to herd and sex (Table 1). More specifically, male calves showed larger variability (31.02 kg<sup>2</sup>) when compared with females (26.13 kg<sup>2</sup>), and within-herd phenotypic variances fluctuated between 8.98 and 39.20 kg<sup>2</sup>. Although sex-specific differences in the mean and variance showed a similar trend (i.e., the largest mean was linked to larger variance), this did not generalize to herds; herds 10 and 12 showed small averages and

**Table 2.** Stepwise rounds for model selection<sup>1</sup>

Item	Stepwise rounds		
	1	2	3
Base model <sup>2</sup>			
Effects	0	HYS	HYS + BT
DIC	2,920,305	2,603,536	2,482,593
Tested effect			
Age of the dam	2,912,759	2,671,208	2,500,636
Sex of the calf	2,884,956	2,524,370	2,616,098
Birth type (BT)	2,921,794	2,482,593	
Herd-year-season (HYS)	2,603,536		
Selected effect <sup>3</sup>	HYS	BT	none
DIC difference <sup>4</sup>	-316,769	-120,943	

<sup>1</sup> Models were compared in terms of deviance information criterion (DIC; Spiegelhalter et al. 2002).

<sup>2</sup>Reference model obtained from the previous stepwise iteration. This model accounted for 2 random sources of variation (permanent environmental and additive genetic effects) and the systematic effects selected during the previous stepwise rounds in the heteroskedasticity term.

<sup>3</sup>Systematic effect from the model with the smallest DIC value.

<sup>4</sup>DIC difference between the base model and the competing model with the smallest DIC value.

large variances, whereas herd 1 had small variance and a moderate to large mean for BWT (Table 1).

### Model Comparison

We took as a starting point the homoscedastic mixed linear model (**model HO**) defined by Casellas and Piedrafita (2002) in the Bruna dels Pirineus breed; this model accounted for systematic (i.e., age of dam at calving, sex of the calf, birth type, and herd-year-season effects), permanent environmental, and additive genetic effects and assumed the same common residual variance for all BWT data. This model provided the poorest goodness of fit, with a DIC value of 3,156,557 units. A first round of evaluations focused on the random sources of variation for the variance term (i.e.,  $\boldsymbol{\pi}$  and  $\boldsymbol{\alpha}$ ). The independent inclusion of  $\boldsymbol{\pi}$  and  $\boldsymbol{\alpha}$  reduced DIC to 2,979,213 and 2,925,557, respectively; a joint model with both  $\boldsymbol{\pi}$  and  $\boldsymbol{\alpha}$  provided a DIC value of 2,920,305. Within this context, this last model accounting for both random sources of variation in the variance term was used as the base model for evaluating the relevance of the different systematic effects (Table 2). The first 2 stepwise rounds sequentially picked herd-year-season and birth type, with DIC values of 2,603,536 and 2,482,593, respectively. This stepwise process ended in the third round, where neither age of the dam nor sex of the calf reduced the DIC (Table 2). Within this context, the heteroscedastic model accounting for herd-year-season, birth type,  $\boldsymbol{\pi}$  and  $\boldsymbol{\alpha}$  was used to estimate model parameters and genetic trends (**model HE**).

**Table 3.** Posterior mean and 95% credibility interval of variance components for birth BW in the Bruna dels Pirineus beef cattle breed

Variance component <sup>1</sup>	Model HO <sup>2</sup>		Model HE <sup>3</sup>	
	Mean	95% Credibility interval	Mean	95% Credibility interval
$\sigma_a^2$	6.42	4.72 to 8.23	5.88	5.00 to 6.23
$\sigma_p^2$	1.58	1.07 to 2.12	0.70	0.56 to 1.10
$\sigma_c^2$	13.22	12.14 to 14.28	—	—
$\sigma_u^2$	—	—	0.55	0.36 to 0.69
$\sigma_x^2$	—	—	0.20	0.12 to 0.30
$\rho$	—	—	0.44	0.37 to 0.54
$h^2$	0.30	0.23 to 0.38	0.30	0.19 to 0.40

<sup>1</sup>Components:  $\sigma_a^2$  ( $\sigma_a^2$ ) = direct (residual) additive genetic variance of the trait;  $\sigma_p^2$  ( $\sigma_p^2$ ) = direct (residual) permanent environmental variance of the trait;  $\sigma_c^2$  = residual variance;  $\rho$  = genetic correlation. Heritability refers to single-birth calves from average herd-year-season effect.

<sup>2</sup>Homoscedastic mixed linear model. A dash indicates not estimable.

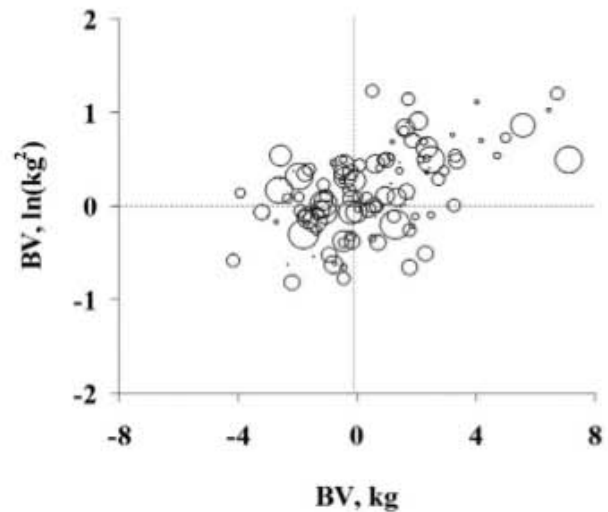
<sup>3</sup>Heteroscedastic mixed linear model accounting for herd-year-season, birth type, permanent environment and additive genetic effects in the variance term. A dash indicates not estimable.

### Systematic Effects

Model HE identified 2 systematic sources of heteroskedasticity on BWT in the Bruna dels Pirineus breed, birth type and herd-year-season. Whereas the contribution of single-birth calves in vector  $\beta$  was fixed to zero as a reference, twins reached an average estimate of 1.78, with a 95% credibility interval ranging from 0.76 to 2.90. Herd-year-season had 135 independent levels, and their posterior averages spanned from -0.60 to 1.92; the average herd-year-season effect was 0.77.

### Variance Components

Table 3 reported posterior means and 95% credibility intervals for the variance components derived from models HO and HE. Although model HO was clearly discarded by the DIC, its variance component estimates were provided to compare the performance of both heteroscedastic and homoscedastic parameterizations. Although  $\sigma_a^2$  did not differ at a statistically relevant level between models HO and HE (i.e., 95% credibility intervals overlapped),  $\sigma_u^2$  reached a moderate estimate, and its 95% credibility intervals did not include the zero value, thus supporting the evidence of additive genetic control for residual variation. Focusing on model HE, the posterior mean for  $\rho$  was 0.44, and its 95% credibility interval ranged between 0.37 and 0.54. This parameter showed a positive and relevant relationship between  $\sigma_a^2$  and  $\sigma_x^2$  for BWT in the Bruna dels Pirineus breed, as evidenced



**Figure 1.** Plot of direct breeding value (BV; x axis) against residual BV (y axis) for breeding sires. The diameter of each circle characterizes the number of offspring (this parameter ranged from 1 to 283 calves).

in Fig. 1 for breeding sires. Estimates of  $\sigma_p^2$  suggested remarkable departures between models HO and HE; this variance component decreased when heteroskedasticity was accounted for properly (Table 3). Indeed, this source of permanent environmental variability influenced the residual term in model HE by providing a  $\sigma_x^2$  of 0.20.

Although both models suggested remarkable departures in terms of  $h^2$  for BWT (Table 3), we must be conscious that  $h^2$  under model HE depended on the combination of systematic effects. In this case, single-birth calves with an average contribution of the herd-year-season effect were assumed and provided an  $h^2$  estimate of 0.30, which agrees with the  $h^2$  under model HO (Table 3). Nevertheless, the  $h^2$  under model HE decreased for twin-birth calves (0.27) and fluctuated from 0.12 and 0.85 for extreme herd-year-season effects.

### Genetic Trends

Figure 2 shows the herd-by-herd genetic trend (i.e., average predicted breeding value of the calves born each year) for both  $\mathbf{a}$  and  $\mathbf{a}$  effects. All plots indicate relevant departures from zero when focusing on  $\mathbf{a}$  (i.e., 80% credibility intervals excluded the null estimate), although a consistent general trend could not be suggested. Whereas herds 1 and 3, 9, and 11 reported positive trends, at least during the last years, the remaining herds showed inconsistent paths that suggested null trends or, in extreme cases like herd 8, even negative trends. Focusing on the variance term, 80% credibility intervals included the null estimate for most of the year-by-year averages, although relevant departures were reported in herds 1 and 3, 5, 7, and 8. It is important to highlight



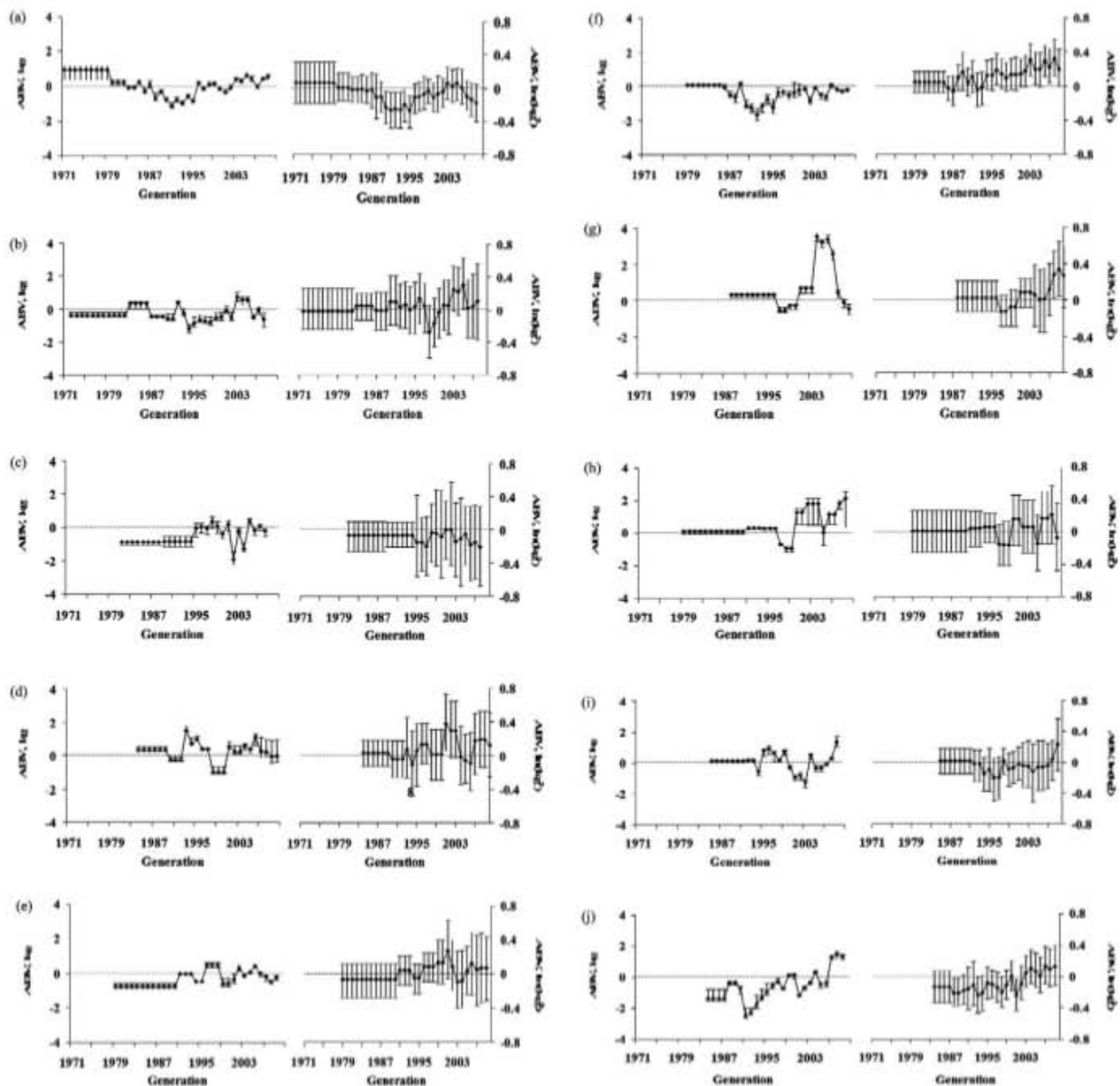


Figure 2. Genetic trends of the direct additive genetic effect (left plot) and the residual additive genetic effect (right plot) for birth BW in Bruna dels Pirineus herds (a) 1 and 3, (b) 2, (c) 4, (d) 5, (e) 6, (f) 7, (g) 8, (h) 9, (i) 10 and 12, and (j) 11. Note that the black point characterizes the posterior mean of average within-year breeding value (ABV), whereas whiskers show the 80% high posterior density. Note that averages for years that were grouped for calculation purposes were independently plotted.

the results provided by herd 7 because this was the only herd showing a statistically relevant and consistent positive genetic trend for  $\alpha$ .

## DISCUSSION

### Phenotypic Summary

These analyses of BWT in the Bruna dels Pirineus breed must be viewed as a relevant implementation of

the heteroscedastic model released by SanCristobal-Gaudy et al. (1998) and Sorensen and Waagepetersen (2003), providing new insights into this topic in beef cattle. To the best of our knowledge, available results on beef cattle are restricted to Neves et al. (2011, 2012). Although Bruna dels Pirineus must be viewed as a representative example of extensive beef cattle production in the Mediterranean Basin, its BWT should be put into context to highlight the relevance of the analyses performed in this breed for beef cattle worldwide. Average BWT in the

Bruna dels Pirineus (45.63 kg) was slightly larger than in other Spanish beef cattle breeds, such as Asturiana de los Valles (Goyache et al., 2000; ~44 kg), Pirenaica (~42 kg; Blasco et al., 1992; Altarriba et al., 1996), and Brown Swiss (~45 kg; Villalba et al., 2000). From an international point of view, BWT in the Brunas dels Pirineus was lower than in the Charolais beef cattle breed (47.3 kg; Mujibi and Crews, 2009), although greater than in Hereford (39.5 kg; Eriksson et al., 2004) and Angus breeds (36.5 kg; Berger et al., 1992). In terms of phenotypic variability, Brunas dels Pirineus averaged 30.42 kg<sup>2</sup> and suggested significant departures among sexes and herds. This degree of phenotypic variability fell within the range of values previously reported in other beef cattle breeds. Whereas Belgian Blue had larger estimates (50.41 kg<sup>2</sup>; Kolkman et al., 2010) and the neighbor *Pirenaica* breed showed vaguely greater phenotypic variability (37.7 kg<sup>2</sup>; Blasco et al., 1992), Phocas and Laloë (2004) reported 30.2 kg<sup>2</sup> in the Charolais breed, and some other worldwide distributed beef cattle breeds, such as Hereford (18.6 kg<sup>2</sup>; Eriksson et al., 2004), Charolais (22.94 kg<sup>2</sup>; Mujibi and Crews, 2009), and Angus (25 kg<sup>2</sup>; Berger et al., 1992), illustrated the lower boundary for this dispersion parameter.

#### Model Comparison and Systematic Sources of Heteroscedasticity

Heteroskedasticity has been previously suggested in beef cattle for weight and growth traits (Varona, 1994; Cardoso et al., 2005, 2007; Kizilkaya and Tempelman, 2005), and current results in the Brunas dels Pirineus breed corroborated this hypothesis on BWT. Model HO was completely discarded by the DIC parameter, and sources of heteroskedasticity were characterized from both systematic and random effects. Although these were the first results in beef cattle derived from the model of Sorensen and Waagepetersen (2003), similar conclusions were obtained in other species, such as rabbits (Ibáñez-Escriche et al., 2008b), mice (Gutiérrez et al., 2006), and pigs (Ibáñez-Escriche et al., 2007). Genetic, permanent, and systematic effects contributed statistically relevant departures in the residual variability of BWT, improving the goodness of fit of the model for genetic evaluation in the Brunas dels Pirineus beef cattle breed. Although these results cannot be directly extrapolated to all beef cattle breeds worldwide, current animal breeding programs must be aware of the relevance of canalization models for genetic evaluation purposes, even more when production homogeneity is considered as an important factor of economic efficiency in animal breeding (SanCristobal-Gaudy et al., 1998).

Focusing on systematic effects, birth type, and herd-year-season revealed relevant contributions to het-

eroscedasticity, whereas sex of the calf and age of the dam at calving were discarded during the stepwise selection process. These results partially agreed with raw averages from our data set (e.g., herd-year-season and sex) and highlighted the remarkable impact of herd on residual variability as suggested by Kizilkaya and Tempelman (2005) in Italian Piedmontese calves. On the other hand, it is important to note that the sex of the calf and age of the dam at calving were not included, contrary to the results previously reported for BW traits in cattle (Garrick et al., 1989; Kizilkaya and Tempelman, 2005), pigs (Ibáñez-Escriche et al., 2007), and broiler chickens (Rowe et al., 2006). Although our results suggested greater phenotypic variability in males than in females, the DIC statistic discarded sex as a relevant source of heteroskedasticity in Brunas dels Pirineus calves. Note that the exponential parameterization assumed for the residual term of our analytical model mitigates scale effects influencing residual variability (Ibáñez-Escriche et al., 2010). Within this context, a scale effect linked to the larger BWT of male calves could be the origin of the sex-specific differences in our results, which are mainly accommodated by the parameterization of the model without requiring the inclusion of additional effects.

#### Variance Components

Both models HO and HE showed similar  $\sigma_a^2$ , which was slightly smaller for model HE (5.88 vs. 6.42 kg<sup>2</sup>, respectively), although with overlapping 95% credibility intervals. On the other hand, relevant departures were reported for  $\sigma_p^2$ , which was 0.70 kg<sup>2</sup> for model HE and 1.58 kg<sup>2</sup> for model HO; note that 95% credibility intervals did not overlap. These differences had a close similarity to results reported by Garreau et al. (2008) in canalizing selection for rabbit BWT. Both models matched heritability ( $h^2 = 0.30$ ), although this estimate under model HE was restricted to single-birth calves from an average herd-year-season effect; heritability was slightly lower when accounting for twins ( $h^2 = 0.27$ ) and ranged from 0.14 to 0.42 under extreme herd-year-season effects. Nevertheless, it is important to highlight that model HE captured  $\sigma_a^2$  as an additional and relevant source of genetic variability with a magnitude of 0.55. The first evidence for residual additive genetic variability in beef cattle was provided by Neves et al. (2011, 2012), and current heritability estimates agree with previous values reported in the scientific literature. Phocas and Laloë (2004) obtained heritabilities for BWT ranging from 0.28 to 0.38 in 4 French beef cattle breeds, Koots et al. (1994) reported a mean heritability of 0.31, and Varona et al. (1999) provided heritabilities of ~0.26 in American Gelbvieh, although with some departures on the basis of the analytical model. Greater heritabili-

ties for BWT in calves were provided by other authors, such as Gutiérrez et al. (2007) in the Asturiana de los Valles beef cattle breed (0.39), Mujibi and Crews (2009) in the Charolais breed (0.46), and Eriksson et al. (2004) in Charolais and Hereford breeds (0.44).

The genetic correlation between  $\sigma_a^2$  and  $\sigma_u^2$  was moderate and positive (0.44; Table 3), agreeing with the results reported by Damgaard et al. (2001) and Huby et al. (2003) for weight traits in pigs and Gutiérrez et al. (2006) for individual weight at birth in mice and Neves et al. (2011, 2012) in beef cattle. This estimate suggested that although BWT in Bruna dels Pirineus calves could be homogenized by selection, breeders must be cautious of indirect selection responses reducing the average BWT. A wide range of genetic correlations for canalization studies in adult BW were reported in the literature. Ros et al. (2004) found an extremely high positive correlation for adult BW in snails, whereas Ibáñez-Escriche et al. (2007) found no correlation for slaughter BW at 175 d in pigs, and Ibáñez-Escriche et al. (2008a) found moderate negative correlations for BW at 21 and 42 d and BW gain between 21 and 42 d of age. The positive genetic correlation between direct and residual breeding values was corroborated by plotting estimates from breeding sires. Moreover, a slight overrepresentation of positive breeding values may be suggested for both direct and residual additive genetic effects, although this departure could be viewed as the indirect consequence of selection for larger weaning weights in this breed; note that BWT and weaning weight are positively correlated traits in beef cattle (Phocas and Laloë, 2004). The current results are highly relevant for the breeding scheme of this breed because those sires providing a more homogeneous progeny with an intermediate direct genetic effect are clearly identified, and they must be used as preferential sires for further generations of calves.

### Genetic Trends

Average across-year  $\mathbf{a}$  and  $\mathbf{u}$  effects were calculated to characterize the selection success of the breeder over all generations. There were not consistent genetic trends when comparing herds for  $\mathbf{a}$  and  $\mathbf{u}$  plots. Positive, negative, and null trends were observed for  $\mathbf{a}$ , highlighting the heterogeneous selection criteria applied in the different Bruna dels Pirineus herds during recent decades. Although selection objectives suggested stabilizing selection on BWT to prevent extreme BW and their subsequent consequences, some successful trends were revealed. In a similar way, changes in average within-generation  $\mathbf{u}$  were also reported in several herds, highlighting the feasibility of canalization selection programs for weight traits in beef cattle. Although the magnitude of the response on BWT under selection is still poorly understood, our re-

sults suggest that further studies are required to appreciate the relationship between mean and variance and their influence on this trait. However, the genetic-trend estimates allow the possibility of improving growth traits in the Bruna dels Pirineus beef cattle and the possibility for selection. Herd genetic trend lines could be used by the breeder as a tool to increase the merchandising and the price of their animals.

### LITERATURE CITED

- Altarriba, J., A. García-Cortés, C. Moreno, and L. Varona. 1996. Situación y perspectivas de la mejora genética de la raza vacuna Pirenaica. ITEA 92A:107–116.
- Beef Improvement Federation. 2010. Guidelines for uniform beef improvement programs. 9th ed. Beef Improv. Fed., Raleigh, NC.
- Berger, P. J., A. C. Cubas, K. J. Koehler, and M. H. Healey. 1992. Factors affecting dystocia and early calf mortality in Angus cows and heifers. *J. Anim. Sci.* 70:1775–1786.
- Blasco, I., J. L. Oleta, L. San Juan, and R. Revilla. 1992. The Pyrenean breed: Some productive trials and the interest on its conservation in mountains areas. *Arch. Zootec.* 41:549–553.
- Cardoso, F. F., G. J. Rosa, and R. J. Tempelman. 2005. Multiple breed genetic inference using heavy-tailed structural models for heterogeneous residual variances. *J. Anim. Sci.* 83:1766–1779.
- Cardoso, F. F., G. J. M. Rosa, and R. J. Tempelman. 2007. Accounting for outliers and heteroskedasticity in multibreed genetic evaluations of postweaning gain of Nelore-Hereford cattle. *J. Anim. Sci.* 85:909–918.
- Casellas, J., and J. Piedrafita. 2002. Correction factors for weight productive traits up to weaning in the Bruna dels Pirineus beef cattle breed. *Anim. Res.* 51:43–50.
- Casellas, J., D. Vidal-Roqueta, E. Flores, D. Casellas-Vidal, M. Llach-Vila, R. Salgas-Fina, and P. Casellas-Molas. 2010. Epistasis for founder-specific inbreeding depression in rabbits. *J. Hered.* 102:157–164.
- Damgaard, L. H., L. Rydhmer, P. Lovendahl, and K. Grandinson. 2001. Genetic parameters of within litter variation in piglet weight at birth and at three weeks of age in litters born of Swedish Yorkshire sow. In: Proc. EAAP 52nd Annual Meeting, Budapest, Hungary. p. 54.
- Eriksson, S., A. Näsholm, K. Johansson, and J. Philipsson. 2004. Genetic parameters for calving difficulty, stillbirth, and birth weight for Hereford and Charolais at first and later parities. *J. Anim. Sci.* 82:375–383.
- Garreau, H., G. Bolet, C. Larzul, C. Robert-Granié, G. Saleil, M. SanCristobal, and L. Bodin. 2008. Results of four generations of a canalising selection for rabbit birth weight. *Livest. Sci.* 119:55–62.
- Garrick, D. J., E. J. Pollak, R. L. Quaas, and L. D. Van Veeck. 1989. Variance heterogeneity in direct and maternal weight traits by sex and percent purebred for Simmental-sired calves. *J. Anim. Sci.* 67: 2515–2528.
- Goyache, F., J. P. Gutiérrez, I. Fernández, A. Villa, I. Álvarez, A. A. Rodríguez Castañón, and J. A. García Paloma. 2000. Environmental factors affecting calving ease and birth weight in Asturiana de los Valles breed. *Arch. Zootec.* 49:481–492.
- Gutiérrez, J. P., F. Goyache, I. Fernández, I. Álvarez, and L. J. Royo. 2007. Genetic relationships among calving ease, calving interval, birth weight, and weaning weight in the Asturiana de los Valles beef cattle breed. *J. Anim. Sci.* 85:69–75.

- Gutiérrez, J. P., B. Nieto, P. Piqueras, N. Ibáñez-Escriche, and C. Salgado. 2006. Genetic parameters for canalisation analysis of litter size and litter weight traits at birth in mice. *Genet. Sel. Evol.* 38:445–462.
- Hocking, R. R. 1976. The analysis and selection of variables in linear regression. *Biometrics* 32:1–49.
- Huby, M., J. Gogué, L. Maignel, and J. P. Bidanel. 2003. Corrélations génétiques entre les caractéristiques numériques et pondérales de la portée, la variabilité du poids des porcelets et leur survie entre la naissance et le sevrage. *J. Rech. Porcine* 35:293–300.
- Ibáñez-Escriche, N., M. García, and D. Sorensen. 2010. GSEVM v.2: MCMC software to analyze genetically structured environmental variance models. *J. Anim. Breed. Genet.* 127:249–251.
- Ibáñez-Escriche, N., A. Moreno, B. Nieto, P. Piqueras, C. Salgado, and J. P. Gutiérrez. 2008a. Genetic parameters related to environmental variability of weight traits in a selection experiment for weight gain in mice; signs of correlated canalised response. *Genet. Sel. Evol.* 40:279–293.
- Ibáñez-Escriche, N., D. Sorensen, R. Waagepetersen, and A. Blasco. 2008b. Selection for environmental variation: A statistical analysis and power calculations to detect response. *Genetics* 180:2209–2226.
- Ibáñez-Escriche, N., L. Varona, D. Sorensen, and J. L. Noguera. 2007. A study of heterogeneity of environmental variance for slaughter weight in pigs. *Animal* 2:19–26.
- Kizilkaya, K., and R. J. Tempelman. 2005. A general approach to mixed effects modeling of residual variances in generalized linear mixed models. *Genet. Sel. Evol.* 37:31–56.
- Kolkman, I., G. Opsomer, S. Aerts, G. Hoflack, H. Laevens, and D. Lips. 2010. Analysis of body measurements of newborn purebred Belgian Blue calves. *Animal* 4:661–671.
- Koots, K. R., J. P. Gibson, C. Smith, and J. W. Wilton. 1994. Analyses of published genetic parameter estimates for beef production traits. 1. Heritability. *Anim. Breed. Abstr.* 62:309–338.
- Mujibi, F. D. N., and D. H. Crews Jr. 2009. Genetic parameters for calving ease, gestation length, and birth weight in Charolais cattle. *J. Anim. Sci.* 87:2759–2766.
- Neves, H. H. R., R. Carvalheiro, and S. A. Queiroz. 2012. Genetic and environmental heterogeneity of residual variance of weight traits in Nellore beef cattle. *Genet. Sel. Evol.* 44:19.
- Neves, H. H. R., R. Carvalheiro, V. M. Roso, and S. A. Queiroz. 2011. Genetic variability of residual variance of production traits in Nellore beef cattle. *Livest. Sci.* 142:164–169.
- Phocas, F., and D. Laloë. 2004. Genetic parameters for birth and weaning traits in French specialized beef cattle breeds. *Livest. Prod. Sci.* 89:121–128.
- Raftery, A. E., and S. M. Lewis. 1992. How many iterations in the Gibbs sampler? In: J. M. Bernardo, J. O. Berger, A. P. Dawid, and A. F. M. Smith, editors, *Bayesian statistics IV*. Oxford Univ. Press, Oxford. p. 763–773.
- Robert-Granié, C., B. Bonaiti, D. Boichard, and A. Barbat. 1999. Accounting for variance heterogeneity in French dairy cattle genetic evaluation. *Livest. Prod. Sci.* 60:343–357.
- Rodriguez-Almeida, F. A., L. D. Van Vleck, L. V. Cundiff, and S. D. Kachman. 1995. Heterogeneity of variant by sire breed, sex, and dam breed in 200- and 365-day weights of beef cattle from a top cross experiment. *J. Anim. Sci.* 73:2579–2588.
- Ros, M., D. Sorensen, R. Waagepetersen, M. Dupont-Nivet, M. SanCristobal, J. C. Bonnet, and J. Mallard. 2004. Evidence for genetic control of adult weight plasticity in the snail *Helix aspersa*. *Genetics* 168:2089–2097.
- Rowe, S. J., I. M. S. White, S. Avendano, and W. G. Hill. 2006. Genetic heterogeneity of residual variance in broiler chickens. *Genet. Sel. Evol.* 38:617–635.
- SanCristobal-Gaudy, M., L. Bodin, J. M. Elsen, and C. Chevalet. 2001. Genetic components of litter size variability in sheep. *Genet. Sel. Evol.* 33:249–271.
- SanCristobal-Gaudy, M., J. M. Elsen, L. Bodin, and C. Chevalet. 1998. Prediction of the response to a selection for canalization of a continuous trait in animal breeding. *Genet. Sel. Evol.* 30:423–451.
- Serra, X., M. Gil, M. Gispert, L. Guerrero, M. A. Oliver, C. Sañudo, M. M. Campo, B. Panea, J. L. Olleta, R. Quintanilla, and J. Piedrafita. 2004. Characterization of young bulls of the Bruna dels Pirineus cattle breed (selected from old Brown Swiss) in relation to carcass, meat quality and biochemical traits. *Meat Sci.* 66:425–436.
- Sorensen, D., and R. Waagepetersen. 2003. Normal linear models with genetically structured variance heterogeneity: A case study. *Genet. Res.* 82:207–222.
- Spiegelhalter, D. J., N. G. Best, B. P. Carlin, and A. Van der Linde. 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *J. R. Stat. Soc., Ser. B* 64:583–639.
- Tarrés, J., J. Casellas, and J. Piedrafita. 2005. Genetic and environmental factors influencing mortality up to weaning of Bruna dels Pirineus beef calves in mountain areas: A survival analysis. *J. Anim. Sci.* 83:543–551.
- Tarrés, J., V. Ducroq, and J. Piedrafita. 2004. Factors influencing length of productive life and replacement rates in the Bruna dels Pirineus beef breed. *Anim. Sci.* 78:13–22.
- Tarrés, J., M. Fina, and J. Piedrafita. 2010. Connectedness among herds of beef cattle bred under natural service. *Genet. Sel. Evol.* 42:6–14.
- Varona, L. 1994. Aplicaciones del muestreo de Gibbs en modelos de genética cuantitativa: Análisis de un caso de heterogeneidad de varianzas. PhD thesis. Univ. de Zaragoza, Zaragoza, Spain.
- Varona, L., I. Misztal, and J. K. Bertrand. 1999. Threshold-linear versus linear-linear analysis of birth weight and calving ease using an animal model: I. Variance component estimation. *J. Anim. Sci.* 77:1994–2002.
- Villalba, D., I. Casasús, A. Sanz, J. Estany, and R. Revilla. 2000. Pre-weaning growth curves in Brown Swiss and Pirenaica calves with emphasis on individual variability. *J. Anim. Sci.* 78:1132–1140.
- Wright, S. 1922. Coefficients of inbreeding and relationship. *Am. Nat.* 56:330–338.

