

## Aspectos teóricos en el diseño de pruebas de progenie<sup>1</sup>

Joaquín Mueller

Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Bariloche, Argentina

### Introducción

El concepto de prueba de progenie ha sido aplicado por criadores de ganado doméstico a lo largo de la historia. Hace más de dos mil años el erudito romano Marco Terencio Varrón escribió en su libro *De re Rustica Pecuaría*: “La calidad de un carnero se puede determinar a partir de su conformación y la de sus descendientes”. Aunque esa referencia apunta al ovino las pruebas de progenie probablemente comenzaron formalmente con la selección de toros lecheros en el siglo XIX. El motivo clásico para pruebas de progenie es para evaluar padres por caracteres expresados en sus hijas (producción de leche, tasa ovulatoria, etc.) y más recientemente para evaluar caracteres expresados a la faena (rendimiento al gancho, terneza, etc.) pero el concepto vale para cualquier carácter y especie.

La evaluación de padres por prueba de progenie puede ser de interés por dos razones:

- El interés en comparar padres a través de su mérito genético comprobado.
- El interés en incrementar el progreso genético en un programa de mejora.

En el primer caso el interés es la evaluación de padres sin información genética o con información genética no comparable. Típicamente, es el caso de padres importados, padres adquiridos por su fenotipo o padres que se desean usar masivamente en programas de inseminación artificial (IA). Una prueba de progenie de esos padres puede reducir drásticamente los riesgos de diseminar padres inferiores.

En el segundo caso el interés en las pruebas de progenie está en detectar candidatos a padres con una mayor exactitud que la posible por su propia observación y de esa manera incrementar el progreso genético de un plantel. En este caso la prueba de progenie es una práctica que forma parte de la rutina de un programa de mejora genética.

En ambos casos ovejas similares son asignadas a cada padre y la cantidad de hijos medidos por cada padre evaluado determina la exactitud de la comparación, a más hijos medidos por padre mayor será la exactitud. En general la cantidad de ovejas disponibles para la prueba, y en consecuencia la cantidad de progenie esperada, es limitada, por lo que a más hijos medidos menor será la cantidad de padres a evaluar. Con menos padres probados menor será la presión de selección. Por ello el diseño debe encontrar la relación óptima entre cantidad de padres a evaluar y la exactitud del resultado de la evaluación.

Existe abundante bibliografía sobre los aspectos metodológicos del diseño de pruebas de progenie (Falconer, 1981). En lo que sigue se repasan aquellos aspectos de interés en el diseño de pruebas de progenie tanto para el caso de pruebas esporádicas como para el caso de programas de mejora basados en pruebas de progenie sistemáticas.

---

<sup>1</sup> 2018. *Comunicación Técnica INTA EEA Bariloche Nro PA 744.*

## Métodos

### Exactitud de pruebas de progenie para evaluar padres

Analizamos primero el caso en que la intención es evaluar padres de valor de cría<sup>2</sup> desconocido a través de su progenie. Si el número de padres a evaluar es fijo nos interesa saber la cantidad de hijos que deberíamos medir para estimar con determinada exactitud<sup>3</sup> el valor de cría. Si la cantidad de ovejas disponibles es fija entonces debemos decidir el número de padres que podemos evaluar con determinada exactitud. En ambos casos la exactitud elegida es subjetiva pero se puede basar en un análisis estadístico y considerar sus consecuencias. Para ello primero necesitamos definir en términos estadísticos el concepto de “exactitud” de la predicción de un valor de cría.

En el caso simple, de una sola medición por animal, el valor de cría estimado para el animal  $i$  se calcula como:

$$\hat{a}_i = b(y_i - \mu)$$

Donde  $b$  es la regresión del verdadero valor de cría  $a$  sobre el fenotipo  $y$  (la medición) y  $\mu$  es el promedio del grupo contemporáneo (mismo manejo, edad, sexo, etc.). Esa regresión resulta ser la heredabilidad  $h^2$  de la característica medida:

$$b = \frac{\text{cov}(a, y)}{\text{var}(y)} = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_y^2} = h^2$$

La exactitud  $Exa$  de la predicción del valor de cría  $\hat{a}_i$  es la correlación  $r$  entre el fenotipo  $y$  y el valor de cría  $a$ . Estadísticamente esa correlación resulta ser la raíz cuadrada de la heredabilidad de la característica seleccionada:

$$Exa = r_{y,a} = \frac{\text{cov}(a, y)}{\sigma_a \sigma_y} = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a \sigma_y} = \frac{\sigma_a}{\sigma_y} = h$$

En forma análoga a la exactitud del valor de cría basado en información propia, la exactitud de la estimación del valor de cría de un padre en prueba de progenie con  $n$  hijos se puede derivar (ver ANEXO I) como:

$$Exa = 1/2 \sqrt{\frac{n h^2}{1 + (n - 1) 1/4 h^2}}$$

<sup>2</sup> “Valor de Cría” (VC) se refiere al mérito genético de un animal. El VC es a su vez es el doble de la “Diferencia Esperada en la Progenie” (DEP). En inglés: “Breeding Value” (BV) y “Expected Progeny Difference (EPD), respectivamente.

<sup>3</sup> “Exactitud” (Exa) de un VC se refiere a la confianza que le podemos tener a la estimación del mérito genético de un animal. En algunos textos se utiliza el término “Repetibilidad” de un VC, que es el cuadrado de Exa. En inglés: “Accuracy” y “Repeatability”, respectivamente.

Si evaluamos esta fórmula para valores crecientes de  $n$  y para caracteres de diferente heredabilidad ( $h^2 = 0.1, 0.3$  y  $0.5$ ) observamos que la exactitud aumenta rápidamente con el aumento de hijos medidos y luego se aplana (Figura 1). Si nos interesa evaluar padres por caracteres de alta heredabilidad ( $h^2 = 0.5$ , por ejemplo finura de la lana) alcanza con medir unos 12 hijos por padre para lograr una exactitud del 80% en cambio para una característica de heredabilidad media ( $h^2 = 0.3$ , por ejemplo peso de vellón) se necesitan medir unos 22 hijos por padre para lograr un 80% de exactitud.

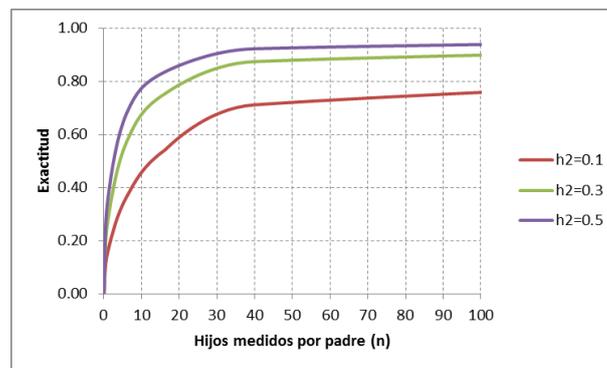


Figura 1: Exactitud de la estimación del valor de cría de padres en prueba de progenie según el número de hijos medidos y según la heredabilidad de la característica considerada.

Tenemos entonces una medida de la exactitud pero seguimos sin tener un criterio de su significancia. ¿Cuál es una exactitud baja o cuál es alta? Para ello es útil recordar que una exactitud del 100% es equivalente a conocer perfectamente el mérito genético del padre o lo que equivale a medir infinitos hijos de ese padre. Una exactitud del 100% también equivaldría conocer perfectamente su ADN (en su componente de genes aditivos). Por el otro lado si de un padre no medimos ningún hijo y no tenemos ninguna información relacionada a su valor de cría, la exactitud de una estimación de su valor de cría sería del 0%.

Veamos exactitudes intermedias para el caso de un carácter como el peso de vellón limpio que tiene una  $h^2 = 0.4$ . Usando las fórmulas anteriores obtenemos una exactitud para la estimación del valor de cría de un padre del 90% si se miden 40 hijos, del 80% si se miden 16 hijos y del 63% si se miden 6 hijos. Es interesante observar que la exactitud alcanzada con la medición de 6 hijos equivale a la exactitud que se obtiene con la medición del propio padre (si eso es fuese una opción) ya que la exactitud de la medición individual es  $\sqrt{h^2} = \sqrt{0.4} = 0.63$ . En consecuencia si existe la posibilidad de comparar a los padres por su propia medición, la prueba de progenie solo se justificaría si la exactitud lograda es mayor a  $h$  (sin considerar por ahora el mayor tiempo requerido para obtener esa información).

En varios experimentos realizados en Australia se calculó la correlación entre el ordenamiento de ovinos por peso de vellón limpio estimado visualmente por parte de clasificadores profesionales y el ordenamiento de esos ovinos por peso de vellón limpio calculado en base al producto del peso de vellón medido y el rendimiento al lavado obtenido en un laboratorio de lanas. Las correlaciones ( $r_p$ ) variaron entre el 30 y el 71% según el clasificador (Napier y Jones, 1979). Si multiplicamos esos valores por  $h$  obtenemos un rango de exactitud para la estimación visual del mérito genético de un padre entre el 19 y el 45%. Entre esos valores

también se encuentra la exactitud lograda con la medición de un solo hijo del padre a evaluar (32%). En la Figura 2 se grafican todas estas posibilidades.

Desde el punto de vista práctico la exactitud de la estimación del valor de cría de un padre debería ser proporcional a la diseminación de sus genes. Pruebas de progenie con alta exactitud son apropiadas para seleccionar padres que serán usados masivamente en programas de IA en cambio padres a usar en servicio natural pueden ser seleccionados por medición propia.

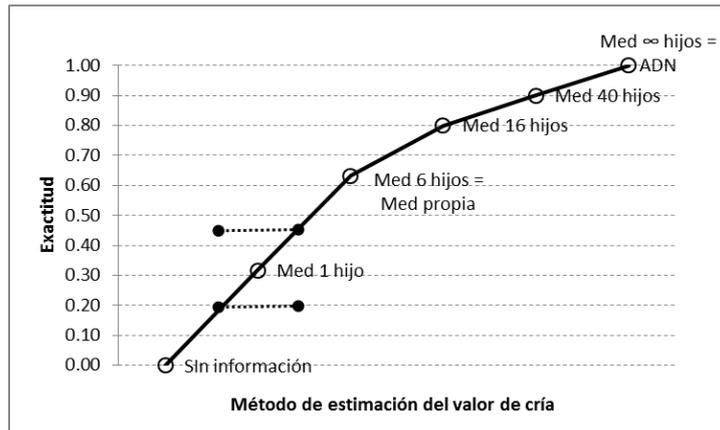


Figura 2: Exactitudes en la estimación del valor de cría de padres a través de diferentes métodos (las líneas punteadas indican el rango de exactitudes para la estimación visual).

Un enfoque diferente sobre el diseño de una prueba de progenie para evaluar y comparar padres podría basarse en asegurarnos poder detectar diferencias estadísticamente significativas entre padres. Para ello necesitamos definir la diferencia entre promedios de hijos que deseamos detectar como significativa. El número de hijos a medir por padre en ese caso depende de la variabilidad fenotípica de la característica y de las exigencias de la prueba estadística. Steel y Torrie (1980) presentan el número de hijos a medir por padre como:

$$n = \frac{(z_{\alpha/2} + z_{\beta})^2 \times 2 \times V}{D^2}$$

Donde  $V$  es la varianza de la característica y  $D$  es la diferencia a detectar como significativa.  $V$  y  $D$  pueden estar expresados en las correspondientes unidades de la característica o como coeficiente de variación y diferencia porcentual, respectivamente. Los términos  $z_{\alpha/2}$  y  $z_{\beta}$  se refieren a las probabilidades y potencias estadísticas deseadas, típicamente  $\alpha = 0.05$  y  $\beta = 0.2$  por lo que de tablas estadísticas:  $z_{\alpha/2} = 1.96$  y  $z_{\beta} = 0.84$ .

Por ejemplo, supongamos que nos interesa elegir entre dos padres por la finura de la lana que producen en promedio sus hijos y queremos que si esos promedios difieren en  $D = 2 \text{ mic}$  tengamos la certeza estadística de que esa diferencia no fue por el azar. Entonces, con una varianza de la finura  $V = 4 \text{ mic}^2$ , tenemos:

$$n = \frac{(1.96 + 0.84)^2 \times 2 \times 4 \text{ mic}^2}{(2 \text{ mic})^2} = 15.7$$

En este caso, entonces, debemos diseñar una prueba de progenie que asegure al menos 16 hijos con datos de finura por padre a evaluar.

### Progreso genético con padres seleccionados por prueba de progenie

Veamos el segundo motivo por el cual se ejecutan pruebas de progenie. Es el caso en el que se pretende incrementar la tasa de progreso genético de un plantel a través de la selección de padres con alta exactitud para reemplazar a padres viejos. La respuesta generacional a la selección de padres en base a la performance de sus hijos es:

$$R = i b_{A\bar{P}_f} \sqrt{V_{\bar{P}_f}}$$

Aquí  $i$  es la intensidad<sup>4</sup> de selección. Reemplazando  $b_{A\bar{P}_f}$  y  $V_{\bar{P}_f}$  con los resultados de la sección previa (ver ANEXO I):

$$R = i h^2 \sqrt{V_P} \frac{1/2 n}{\sqrt{n (1 + (n - 1) 1/4 h^2)}}$$

A mayor número de hijos medidos y mayor heredabilidad, mayor es la respuesta, aunque con más de 20 hijos los incrementos se reducen, en particular cuando la selección es por caracteres de alta heredabilidad (Figura 3).

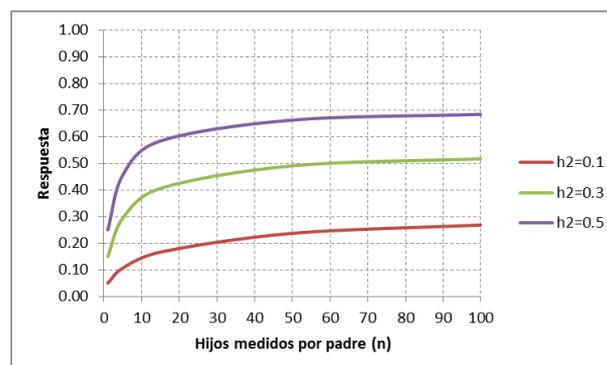


Figura 3: Respuesta generacional a la selección de padres por prueba de progenie según cantidad de hijos evaluados para caracteres de diferente heredabilidad ( $h^2 = 0.1, 0.3$  y  $0.5$ ). En unidades de desvío estándar de la característica e intensidad de selección  $i = 1$ .

Si relacionamos la respuesta a la selección por prueba de progenie con la selección individual ( $i h^2 \sqrt{V_P}$ , primera parte de la fórmula para  $R$ ) tenemos la eficiencia de la selección de padres

<sup>4</sup>  $i$  = intensidad de selección medida en unidades de desvío estándar del carácter tal que el diferencial de selección es  $i \sqrt{V}$ .

por prueba de progenie respecto a la selección individual. En la Figura 4 vemos que la eficiencia de las pruebas de progenie respecto a la selección individual es particularmente alta con caracteres de baja heredabilidad. Por ejemplo, pruebas de progenie con  $h^2 = 0.1$  y  $n = 30$  duplican la respuesta por selección individual.

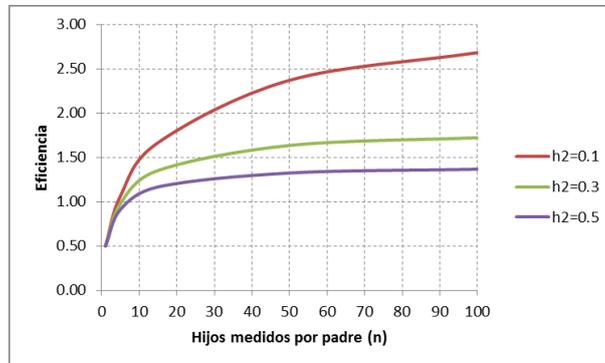


Figura 4: Eficiencia de la respuesta generacional a la selección por prueba de progenie en relación a la selección individual.

Sin embargo la selección por prueba de progenie implica una demora en la decisión de selección y uso de padres ya que la información recién está disponible cuando la progenie de los padres en evaluación llega a la edad de la medición. Para comparar la respuesta a la selección por prueba de progenie con la respuesta a la selección individual por unidad de tiempo, por ejemplo por año, debemos considerar el intervalo generacional en ambos casos. El intervalo generacional es el promedio de edad de padres y madres al nacimiento de su progenie.

Por ejemplo, supongamos la selección por caracteres medidos a la esquila (14 meses de edad), ciclos reproductivos anuales, nacimiento de primera progenie de padres y madres cuando tienen 2 años de edad, 5 servicios de madres, 3 servicios de padres y sin mortandad entre años tenemos un intervalo generacional de  $(4 + 3)/2 = 3.5$  años. Si la selección de padres debe esperar a que sus hijos nazcan y sean medidos a la esquila, la primera progenie de esos padres nacerá cuando tienen 4 años por lo que el intervalo generacional con prueba de progenie sube a  $(4 + 5)/2 = 4.5$  años. En este caso la eficiencia de la selección por prueba de progenie se reduce sustancialmente (Figura 5).

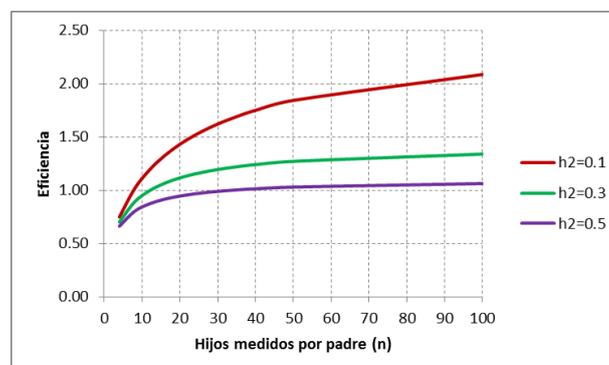


Figura 5: Eficiencia de la respuesta anual a la selección por prueba de progenie en relación a la selección individual (relación de intervalos generacionales de 4.5/3.5, respectivamente).

Para caracteres de reproducción o ligados al sexo femenino (leche) el incremento en el intervalo generacional es inevitable, salvo que se pueda seleccionar eficazmente en forma indirecta en base a caracteres correlacionados. Para ello tendríamos que identificar un carácter  $I$  de alta correlación genética  $r_{IA}$  y alta heredabilidad que cumpla  $r_{IA} \times \sqrt{\frac{h_I^2}{h_A^2}} > 1$ .

### Diseño de pruebas de progenie con número limitado de ovejas para probar candidatos

Hasta ahora simplemente hemos evaluado el efecto que la prueba de progenie tiene sobre la exactitud y ésta sobre el progreso genético. En general el número de ovejas y por consiguiente el número de hijos disponibles para la prueba es limitado. Supongamos que el número total de hijos sea  $T$  y supongamos que la cantidad de padres que se requiere seleccionar en base a la prueba de progenie sea  $S$ . Entonces la pregunta que nos podemos hacer es: ¿Cuántos candidatos a padre, digamos  $N$ , deberíamos probar? Lo que equivale a preguntar: ¿Cuántos hijos por candidato a padre, digamos  $n = N/T$ , debemos programar? Lo que a su vez equivale a preguntarse ¿Cuántas ovejas debemos asignar a cada candidato a padre? Las preguntas son pertinentes porque tenemos la disyuntiva de evaluar muchos candidatos para tener un mayor diferencial de selección aunque con baja exactitud o, por el contrario, evaluar pocos candidatos pero con gran exactitud. Para responder a estas preguntas tenemos que encontrar la relación entre exactitud en la estimación del valor de cría y el diferencial de selección.

Robertson (1957) derivó expresiones para encontrar óptimas relaciones entre exactitud y diferencial de selección según la relación  $T/S$  y la heredabilidad de la característica seleccionada (ver ANEXO II). También encontró aproximaciones válidas para la mayoría de los casos de interés. Definiendo  $T/S$  como  $K$  y  $(4 - h^2)/h^2$  como  $a$ , Robertson comprobó que con  $K/a > 3$  el máximo progreso genético aumenta aproximadamente en función de una presión de selección  $p = 0.28 \sqrt{a/K}$  y que si reemplazamos  $p$  con  $n/K$  y reacomodamos, logramos una fórmula que aproxima el número óptimo de hijos por padre en prueba de progenie como  $n = 0.56 \sqrt{K/h^2}$ .

Veamos un ejemplo usando esas aproximaciones. Supongamos que necesitamos elegir anualmente 1 padre para inseminación y que lo queremos elegir entre los mejores de una prueba de progenie. Para probar a los candidatos a padre tenemos una majada que produce unos 200 corderos que podemos medir (y de los cuales podemos identificar el padre). Entonces  $K = 200/1 = 200$ . Supongamos que nos interesa seleccionar por el peso al destete cuya  $h^2 = 0.25$ , tal que  $a = (4 - 0.25)/0.25 = 15$ , entonces  $K/a = 13.3$ . Como  $K/a$  es mayor a 3 podemos usar la fórmula que aproxima el óptimo número de hijos por candidato a padre a medir:

$$n = 0.56 \sqrt{K/h^2} = 0.56 \times \sqrt{200/0.25} \sim 16$$

Entonces deberíamos probar unos 12 a 13 candidatos a padre (200/16) y seleccionar el mejor entre ellos por la prueba de progenie. Si los 200 hijos medidos fueron producidos por 250 ovejas, entonces cada candidato a padre debería haber sido apareado con 20 ovejas.

### Diseño de pruebas de progenie con un número limitado de ovejas para producir y probar candidatos a padre

El desarrollo teórico anterior fue ejemplificado con ovinos pero en realidad fue pensado por Robertson para optimizar planes de mejora de bovinos lecheros. Teniendo un número limitado de vacas la pregunta era: ¿Cuántos toritos debemos probar para seleccionar un número fijo de toros para inseminación? Con muchos toritos tendríamos una alta presión de selección de toros probados y con pocos toritos tendríamos una alta exactitud en la selección de esos toros.

En un establecimiento ovino, con una cantidad limitada de ovejas, la pregunta podría haber sido más compleja: ¿Cuántas ovejas debería dedicar a la prueba de progenie de candidatos a padre y cuántas ovejas debería aparear con padres probados? Típicamente podríamos tener las mejores ovejas en un núcleo con padres probados y las demás ovejas en la base probando a candidatos a padre. En este caso tenemos que tomar en cuenta dos instancias de selección de machos y compatibilizar las correspondientes presiones de selección. La presión de selección para elegir candidatos a la prueba y luego la presión de selección de elegir padres probados entre esos candidatos. Estas presiones de selección dependen de la cantidad de ovejas en el núcleo y en la base. El caso se puede analizar en el contexto de la teoría de núcleos abiertos (James, 1977) y específicamente para pruebas de progenie usando las fórmulas presentadas en el ANEXO III.

Los resultados obtenidos con esas fórmulas indican nuevamente que la heredabilidad del rasgo en cuestión tiene que ser muy baja (alrededor de 0.1) para que las pruebas de progenie sean eficientes. Alta tasa reproductiva aumenta las ganancias genéticas, pero no cambia la eficiencia relativa de las pruebas de progenie. La apertura del núcleo a borregas desde la base aumenta las ganancias genéticas y reduce la eficiencia relativa de las pruebas de progenie frente a la selección individual, siendo ambos efectos de pequeña magnitud. Los resultados indican que para relaciones de apareamiento fijas, solo una pequeña fracción de hembras debe estar en el núcleo, pero para un número fijo de padres probados a usar, aproximadamente un tercio de la población debe ser servida con esos padres. Este caso lo

vemos en la Figura 6 en la cual la respuesta a la selección con prueba de progenie es bastante plana en niveles intermedios de proporciones de ovejas en el núcleo ( $p$ ).

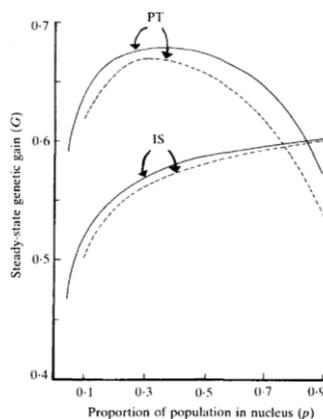


Figura 6: Respuesta a la selección por un rasgo de  $h^2 = 0.1$  usando prueba de progenie (PT) y selección individual (IS) en un sistema de 1000 ovejas con 10 (línea continua) o 20 (línea cortada) candidatos seleccionados para la prueba de progenie y 2 padres seleccionados para el núcleo.

## Discusión

Hemos visto que las pruebas de progenie para evaluar padres son relativamente fáciles de diseñar e implementar. Elegidas o fijadas dos de las siguientes tres variables: exactitud deseada, cantidad de ovejas destinadas a la prueba y cantidad de padres a evaluar queda fijada la tercera variable y en consecuencia el diseño. Las ovejas son asignadas al azar a cada padre, se miden los hijos nacidos y se comparan sus promedios. En todo caso el número de padres a evaluar en una prueba de progenie típica es pequeño.

Desde el punto de vista del progreso genético las pruebas de progenie solo se justifican en casos especiales: cuando no hay información alguna de padres destinados a uso masivo o cuando el carácter de interés no puede ser medido directamente o tiene muy baja heredabilidad.

A pesar de estas limitaciones las pruebas de progenie en ovinos se multiplicaron a partir de los años 1980. En particular a partir de 1987 cuando Euan Roberts de la Universidad de Nueva Gales del Sur en Australia organiza e impulsa una serie de centrales de prueba de progenie que luego fueron vinculadas con machos de referencia y finalmente condujeron a la evaluación genética poblacional que es el sistema estándar de la evaluación genética de ovinos.

En Argentina esta evolución de la evaluación genética de ovinos fue similar. La primera prueba de progenie formal en un campo particular fue con Merino en Estancia Leleque en el año 1990 (Mueller y Paz, 1993) y las primeras pruebas de tipo público y centralizado se realizaron a partir del año 1991 con Merino en INTA Pilcaniyeu, más adelante trasladadas a INTA Río Mayo (Mueller *et al.*, 2009). Con la raza Corriedale las primeras pruebas de progenie particulares fueron en Estancia María Behety de Tierra del Fuego en el año 1992. Pruebas públicas con Corriedale comenzaron en Corrientes (Estancia San Agustín 1992 y 1993) y entre los años 2000 y 2006 en INTA Potrok Aike (Mueller *et al.*, 1995, 2007).

Las pruebas de progenie en Argentina tuvieron mucha repercusión. En particular en el ambiente de los criadores de Merino por revelar cuestiones sospechadas pero no comprobadas formalmente. Por ejemplo el hecho de que algunos padres muy vistosos no lograron hijos acordes y viceversa, padres poco vistosos tuvieron hijos de muy buena performance. En un caso un padre importado de Australia por una suma importante tuvo progenie inferior a la de padres locales de la propia estancia. En otro caso la mitad de la progenie macho de un padre mocho desarrolló cuernos demostrando ser heterocigota para esa característica. En otro caso un padre importado tuvo una proporción significativa de su progenie con fibras pigmentadas en el vellón, resultado que motivó al vendedor reconocer el problema y reemplazar el carnero al criador afectado.

Las pruebas de progenie tanto particulares como públicas convencieron a muchos criadores de la importancia de las mediciones objetivas y la utilidad de las evaluaciones genéticas formales. En ese sentido las pruebas de progenie fueron importantes para la difusión de herramientas del mejoramiento genético más que el propio uso de los padres evaluados en ellas. La cantidad de padres evaluados nunca logró ser suficientemente grande como para impactar en la

población. Ese hecho y los costos de las pruebas centralizadas motivaron que en la Argentina hacia fines de los años 2000 se discontinuaran las pruebas de progenie públicas a favor de evaluaciones poblacionales. De todos modos las bases de datos producto de las pruebas de progenie fueron fundamentales para facilitar la evaluación poblacional al proveer vinculaciones genéticas entre las principales cabañas del país.

Vale mencionar aquí dos pruebas internacionales con la raza Corriedale realizadas en Tierra del Fuego. La primera realizada en el año 1998 en Estancia San Julio (Mueller y Paz, 2000) y la segunda realizada en el año 2005 en Estancia María Behety (Mueller *et al.*, 2007). En esas pruebas se probaron en conjunto 11 carneros importantes de Nueva Zelanda (cabañas Wattlebank, Clifton y Collie Hills), Argentina (María Behety y San Julio) y Chile (Tehuel Aike).

## Referencias

- Falconer DS. 1981. Introduction to Quantitative Genetics. Second Edition. Longman, UK.
- James JW. 1977. Open nucleus breeding systems. *Animal Production* 24, 287-305.
- Mueller JP, Clifton G, Cesa A, Sama J. 2007. Evaluación genética de carneros Corriedale en central de prueba de progenie. INTA - Asociación Argentina Criadores de Corriedale. *Comunicación Técnica INTA EEA Bariloche Nro. PA 510.*
- Mueller JP, González M, La Torraca A, Epper C. 2009. Evaluación genética de reproductores Merino en central de prueba de progenie. INTA - Asociación Argentina Criadores de Merino. *Comunicación Técnica INTA EEA Bariloche Nro. PA 550.*
- Mueller JP, James JW. 1983. Effects of reduced variance due to selection in open nucleus breeding systems. *Crop and Pasture Science* 34, 53-62.
- Mueller JP, James JW. 1984. Design and evaluation of progeny testing in open nucleus breeding systems. *Animal Production* 38, 1-8.
- Mueller JP, Paz AP, Suárez P. 2007. Progeny test of imported Corriedale sires in Tierra del Fuego, Argentina. XIII World Corriedale Congress, Lincoln, New Zealand, 29-30 de marzo. *Comunicación Técnica INTA Bariloche Nro. PA 515.*
- Mueller JP, Paz AP. 1993. Prueba de progenie para carneros Merino en un establecimiento de la Patagonia Argentina. En: Mueller JP, Späth EJA. *Conferencias: World Sheep & Wool Congress, Buenos Aires, Argentina 9-16 August 1992, AAPA, p. 209-216.*
- Mueller JP, Paz AP. 2000. Evaluación genética de carneros Corriedale. Prueba de progenie Tierra del Fuego 1998. Jornada Corriedale. Asociación Rural de Tierra del Fuego, Río Grande, Tierra del Fuego. *Comunicación Técnica INTA Bariloche Nro. PA 376.*
- Mueller JP, Pueyo JM, Aspiazu L, Marticorena MA y Seillant C. 1995. Evaluación de reproductores Corriedale en la Argentina. Conferencia X Congreso Mundial de Corriedale, Calafate, Santa Cruz. *Comunicación Técnica INTA Bariloche Nro. PA 268.*
- Napier KM, Jones LP. 1979. The efficiency of visual classing of Merino sheep for wool production. *Proc. Assoc. Advmt. Anim. Breed. Genet.* 1, 391-392.
- Robertson A. 1957. Optimum group size in progeny testing and family selection. *Biometrics* 13, 442-450.
- Steel RGD, Torrie JH. 1980. Principles and procedures of statistics. A biometrical approach. Second Edition. McGraw-Hill, Tokio.

## ANEXO I: Derivación de exactitud en pruebas de progenie (basado en Falconer, 1981)

En el caso de una prueba de progenie el valor de cría de un padre se estima a través del promedio de las mediciones en sus hijos. Por ejemplo supongamos que  $P_1, P_2, \dots, P_n$  son las mediciones de un carácter realizadas sobre  $n$  hijos de un padre. La performance promedio de los hijos de ese padre (su familia  $f$ ) es:

$$\bar{P}_f = \frac{(P_1 + P_2 + \dots + P_n)}{n}$$

La varianza fenotípica de tales promedios es:

$$V_{\bar{P}_f} = \frac{V_P}{n} (1 + (n - 1)t)$$

Donde  $V_P$  es la varianza fenotípica de mediciones individuales y  $t = r h^2 + c^2$  es la correlación (intraclase) entre los familiares medidos. En este caso  $r$  es el coeficiente de parentesco entre medios hermanos  $r = 1/4$  y  $c^2$  es el efecto ambiental común de individuos del grupo, que si todos los grupos de medios hermanos, hijos de los padres en evaluación, tienen un ambiente similar implica  $c^2 = 0$ . Por lo que normalmente  $t = 1/4 h^2$ . La covarianza aditiva entre padres y el promedio de sus hijos es:  $Cov(A, \bar{P}_f) = r V_A = 1/2 V_A$

Ver que en este caso el coeficiente de parentesco entre padres e hijos es  $r = 1/2$ . La herencia de esos valores fenotípicos se puede calcular como la regresión de los méritos genéticos de los padres sobre el promedio fenotípico de sus hijos:

$$b_{A\bar{P}_f} = \frac{Cov(A, \bar{P}_f)}{V_{\bar{P}_f}}$$

Por lo que reemplazando y simplificando llegamos a una expresión de la regresión en términos de  $n$  y  $h^2$  :

$$b_{A\bar{P}_f} = \frac{1/2 V_A}{\frac{V_P}{n} (1 + (n - 1)t)} = \frac{1/2 n h^2}{(1 + (n - 1) 1/4 h^2)}$$

Ver que si  $n = 1$  entonces  $b = 1/2 h^2$ , es decir que la heredabilidad de la información de una prueba de progenie es la mitad de la heredabilidad de la información individual. Esto es debido a que padres e hijos comparten solo la mitad de los genes. En forma análoga a la exactitud del valor de cría basado en información propia ( $\sqrt{h^2}$ ) la exactitud de la estimación del valor de cría de un padre en prueba de progenie es:

$$Exa = 1/2 \sqrt{\frac{n h^2}{1 + (n - 1) 1/4 h^2}}$$

**ANEXO II: Derivación de óptima relación entre presión de selección y exactitud en pruebas de progenie (basado en Robertson, 1957)**

Si denominamos la relación de progenie medida  $T$  y candidatos a padres a seleccionar  $S$  como  $K = T/S$  y la proporción de candidatos a padres a seleccionar y candidatos a padre disponibles  $N$  como  $p = S/N$ , entonces la cantidad de hijos que se deben medir por carnero en prueba de progenie es  $n = pK$ . Ahora bien hemos visto que el progreso genético por selección en base a pruebas de progenie es:

$$R = i h^2 \sqrt{V_P} \frac{1/2 n}{\sqrt{n(1 + (n-1)1/4 h^2)}}$$

Los elementos  $h^2 \sqrt{V_P}$  son propiedades del carácter seleccionado. La fórmula se puede reescribir:

$$\frac{R}{h^2 \sqrt{V_P}} = i \frac{1}{2} \sqrt{\frac{n}{1 + (n-1)1/4 h^2}}$$

Reemplazamos  $i$  (la intensidad de selección) con  $z/p$  ( $z$  es la ordenada de la curva normal al truncar una proporción seleccionada  $p$ , e introducimos  $1/2$  en la raíz:

$$\frac{R}{h^2 \sqrt{V_P}} = \frac{z}{p} \sqrt{\frac{1/4 n}{1 + 1/4 h^2 n - 1/4 h^2}}$$

Multiplicamos dentro de la raíz por  $4/4$ :

$$\frac{R}{h^2 \sqrt{V_P}} = \frac{z}{p} \sqrt{\frac{n}{4 + h^2 n - h^2}}$$

Pasamos  $h$  adentro de la raíz y simplificamos:

$$\frac{R}{\sqrt{V_A}} = \frac{z}{p} \sqrt{\frac{h^2 n}{4 + h^2 n - h^2}}$$

Podemos reescribir como:

$$\frac{R}{\sqrt{V_A}} = \frac{z}{p} \sqrt{\frac{n}{4/h^2 - h^2/h^2 + n}}$$

Reescribimos el término  $4/h^2 - h^2/h^2 = \frac{4-h^2}{h^2} = a$  y, como vimos antes,  $n = pK$  entonces:

$$\frac{R}{\sqrt{V_A}} = \frac{z}{p} \sqrt{\frac{pK}{pK + a}}$$

O también:

$$\frac{R}{\sqrt{V_A}} = \frac{z}{p} \sqrt{\frac{p}{p + a/K}}$$

Podemos observar que la superioridad genética esperada de un padre es función de  $p$  y de  $K/a$ . Para posibles  $K/a$  necesitamos encontrar el valor de  $p$  que maximice  $R$ . O sea el valor óptimo de  $p$  será solo función de  $K/a$  y de esa manera del máximo  $R$ . Tenemos que encontrar el máximo  $R$  o el máximo de  $\frac{z}{p} \sqrt{\frac{p}{p+a/K}}$ .

Un camino algebraicamente más sencillo es buscar el mínimo del cuadrado del recíproco, es decir el mínimo de  $p(p + \frac{a}{K})/z^2$

Ese mínimo se obtiene derivando en función de  $p$  e igualando a 0. Recordando que  $\frac{dz}{dx} = x$ , el valor de la abscisa en la curva normal en la proporción seleccionada  $p$ , tenemos:

$$\frac{d}{dp} \frac{p(p + a/K)}{z^2} = \frac{1}{z^4} (z^2(2p + a/K) - 2pzx(p + a/K)) = 0$$

Que se simplifica como:

$$\frac{K}{a} = \frac{1}{2p} \frac{2px - z}{z - px}$$

Así logramos  $K/a$  como función de  $p$  (recordar que  $x$  también es función de  $p$ ) y podemos calcular óptimas proporciones ( $p$ ) de carneros a seleccionar según  $K/a$ . Esas proporciones óptimas son también las que corresponden a la máxima respuesta genética. En la Figura 6 podemos ver las proporciones óptimas y respuestas máximas para diferentes  $K/a$ .

En Figura 6(a) se observa que se debe seleccionar al menos un candidato de cada cuatro en prueba y que por ejemplo si  $K/a \sim 10$  entonces  $p \sim 0.1$ . En la Figura 6(b) vemos que a partir con  $K/a \sim 1$  el incremento de la respuesta genética es casi lineal en la escala logarítmica.

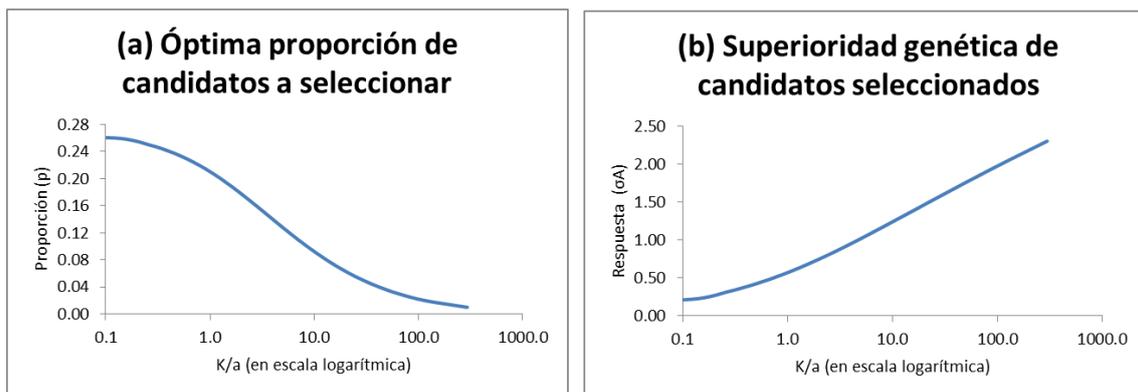


Figura 6: Óptima proporción de candidatos a padre a seleccionar (a) y máximo progreso genético (b) según la relación entre cantidad total de progenie medida y la cantidad total de padres necesarios ( $K$ ) para características de heredabilidad  $h^2$  ( $a = \frac{4-h^2}{h^2}$ ).

Resulta que con  $K/a > 3$  el máximo progreso genético aumenta aproximadamente en función de  $p = 0.28 \sqrt{a/K}$  y, si reemplazamos  $p$  con  $n/K$  y reacomodamos, logramos una fórmula

que aproxima el número óptimo de hijos por padre en prueba de progenie como  $n = 0.56 \sqrt{K/h^2}$ . En la Figura 7 observamos el ajuste logrado por las aproximaciones.

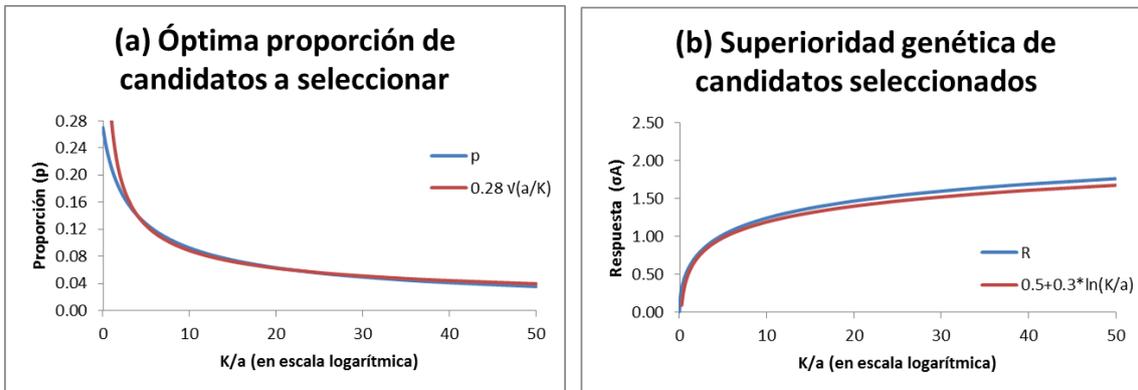


Figura 7: Ajuste de las funciones de aproximación (color rojo) al valor exacto (color azul).

### ANEXO III: Derivación de óptimo diseño de pruebas de progenie en sistemas de núcleo (basado en Mueller y James, 1984)

Supongamos una majada dividida jerárquicamente con una proporción  $p$  de ovejas en el núcleo y una proporción  $(1 - p)$  en la base. La mejor proporción  $b$  de todas las borregas nacidas es seleccionada como reemplazo de ovejas viejas. Una proporción  $x$  de las borregas de reemplazo necesarias en el núcleo es provista por la base y una proporción  $(1 - x)$  es provista por el propio núcleo (notar que si  $x > 0$  el núcleo es abierto a genes de la base). Las borregas que sobran en el núcleo van a la base y representan una proporción  $y$  de todas las borregas necesarias en la base tal que una proporción  $(1 - y)$  es provista por la propia base.

Candidatos a padre nacen solo en el núcleo. Una proporción  $a$  de los borregos nacidos en el núcleo es seleccionada para la prueba de progenie con ovejas de la base. Allí tendrán  $n$  hijos de ambos sexos cada uno. Una proporción  $a'$  de esos borregos es seleccionada en base a la información combinada de su propia performance y la de su progenie para reemplazo de padres probados en el núcleo.

Con tasas de servicio (machos/hembra) en núcleo  $MN$  y base  $MB$  y tasa reproductiva (progenie disponible para selección / oveja servida)  $f$ , el número de hijos por borrego en prueba de progenie es  $n = f/MB$  y por cada hembra apareada en la población hay  $fp/2$  machos nacidos. Como hay  $(1 - p)$  ovejas en la base cada una requiriendo  $MB$  machos el total de machos en la base es  $(1 - p)MB$  y del mismo modo  $pMN$  en el núcleo. De esto surge que las proporciones de machos seleccionadas en cada etapa son:

$$a = \frac{2(1 - p)MB}{fp}$$

$$a' = \frac{pMN}{(1 - p)MB}$$

A los fines de calcular el progreso genético anual en el sistema se requieren los correspondientes intervalos generacionales en núcleo y base,  $LN$  y  $LB$ . Sin mortandad ni rechazos hasta el último año las borregas de primer servicio comprenden  $bf/2$  del total de ovejas en la población. El número de categorías de edad completas de ovejas en servicio es  $I$ , más  $2/bf - I$  ovejas en la última categoría de edad, donde  $I$  es la parte entera de  $2/bf$ . Entonces, con primer posible parto a los 2 años, la edad media de madres  $LF = I - I(I + 1)bf/4 + 2$  y se asume igual en núcleo y base. Los machos tendrán 2 años al nacimiento de sus hijos en la base y 4 en el núcleo. En consecuencia  $LN = (4 + LF)/2$  y  $LB = (2 + LF)/2$ .

Las fórmulas de progreso genético en un sistema de núcleo abierto fueron desarrolladas por James (1977) como:

$$G = \frac{(1 + y)CN + xCB}{(1 + y)LN + xLB}$$

Donde  $CN$  y  $CB$  son los diferenciales genéticos ponderados (por las tasas de transferencia entre estratos) promedio (de sexos) en núcleo y base respectivamente tal que:

$$CN = (DN + (1 - x)DNFN + xDBFN)/2$$

$$CB = (DB + (1 - y)DBFB + yDNFB)/2$$

Aquí  $DN$  y  $DB$  son los diferenciales de selección de machos y los demás diferenciales son de hembras. Por ejemplo  $DBFN$  es el diferencial de hembras de la base para el núcleo. El cálculo de éstos últimos se detalla en Mueller y James (1983). Veamos que:

$$DB = S(a)h\sigma_A$$

$$DN = DB + S(a')R\sigma_A$$

Aquí  $S(q)$  es el diferencial de selección estandarizado cuando se selecciona una proporción  $q$  por truncado de una curva normal.  $R$  es la correlación múltiple de valor de cría de candidatos a padre con propia medición y el promedio de sus hijos.  $\sigma_A$  es el desvío estándar de valores de cría en el grupo seleccionado de candidatos.

Las fórmulas anteriores permiten estudiar respuestas a la selección, eficiencias respecto a la selección individual y estructuras óptimas en cuanto a proporción de ovejas en el núcleo e incorporación de borregas de la base al núcleo, para caracteres de diferente heredabilidad y para diferentes tasas de servicio.