ISSN: 1130-6009

ITEA

PRODUCCIÓN ANIMAL

Asociación Interprofesional para el Desarrollo Agrario

1999 – Vol. 95A N.º 2



ITEA

Información Técnica Económica Agraria
Revista de la Asociación Interprofesional para el Desarrollo Agrario

1999 - AÑO XXX
Vol. 95A N.º 2

DIRECCIÓN Y REDACCIÓN
Montañana, 176 - Apartado 727
50080 ZARAGOZA (ESPAÑA)
Tel.: 34-976 576311
Fax.: 34-976 575501
E-mail: alberti@mizar.csic.es
notivol@mizar.csic.es
joseluis@mizar.csic.es

Depósito legal: Z-577-82
ISSN: 1130-6009
INO Reproducciones, S.A.
Polígono Miguel Servet, nave 13
50013 Zaragoza

COMITÉ DE REDACCIÓN

DIRECTOR: Pere Albertí Lasalle
SUBDIRECTOR: Joaquín Uriarte Abad
SECRETARIOS: Serie Producción Vegetal: Eduardo Notivol Paíno
Serie Producción Animal: José Luis Alabart Álvarez
VOCALES: José Álvarez Álvarez
Rafael Delfa Belenguer
Joaquín Gómez Aparisi
Emilio Manrique Persiva
Clara Marín Alcalá
Juan A. Marín Velázquez
Luis Pérez y Pérez
M.ª Dolores Quílez Sáez de Viteri
Carlos Zaragoza Larios

JUNTA DIRECTIVA DE A.I.D.A.

PRESIDENTE: Leonardo Plana Claver
VICEPRESIDENTES: 1.º Emilio Manrique Persiva
2.º Rafael Socias i Company
SECRETARIO: José Álvarez Álvarez
TESORERO: Joaquín Uriarte Abad
VOCALES: José Folch Pera
Miguel Cambra Álvarez
Ricardo Revilla Delgado
Joaquín Gómez Aparisi
Antonio Felipe Mansergas
Pere Albertí Lasalle
Dunixi Gabiña Iturriaga

Prohibida toda reproducción total o parcial sin autorización expresa
de la Asociación Interprofesional para el Desarrollo Agrario, editor titular del Copyright.

ITEA no se responsabiliza necesariamente con las opiniones vertidas en los artículos firmados
que publica, cuya responsabilidad corresponde a sus autores.

Suscripciones y Distribución

Información Técnica Económica Agraria publica tres números en volumen. En 1999 se publicarán los volúmenes 95A y 95V correspondientes a las series Producción Animal y Producción Vegetal.

El precio de la suscripción para 1999 será de 4.000 ptas. ó 24 € para una serie y de 5.500 ptas. ó 33 € para las dos series.

Se acepta el intercambio con otras revistas.

ITEA. Apartado 727. 50080 Zaragoza (ESPAÑA)

ITEA (1999), Vol. **95A N.° 2,** 91-107

CARACTERIZACIÓN ESTRUCTURAL DE LAS EXPLOTACIONES OVINAS DE RAZA RIPOLLESA EN CATALUÑA

M.ª J. Milán
G. Caja

Unitat de Producció Animal. Departament de Patologia i Producció Animals
Facultat de Veterinària
Universitat Autònoma de Barcelona
08193 Bellaterra. Barcelona
España

RESUMEN

En este trabajo se presentan los resultados de una encuesta realizada a titulares de explotaciones ovinas de raza "Ripollesa" en Cataluña que mantienen sus rebaños en semiestabulación. El tamaño medio del rebaño es de 373 ovejas. La relación reproductiva media es de 40,4 ovejas/morueco. La tasa media de reposición es del 17,3%, realizándose la misma en todos los casos con corderas propias. Para los moruecos es más frecuente la reposición con animales comprados.

Todas las explotaciones encuestadas disponen de base territorial estable. La Superficie Total media es de 248 ha, disponiendo más del 75% de las explotaciones de Superficie Forestal. La Superficie Agraria Útil media es de 51 ha y la Superficie Labrada media es de 42 ha que se destina fundamentalmente al cultivo de cereales y de forrajes.

La media de mano de obra empleada por explotación es de 1.9 UTA. Todas las explotaciones estudiadas son de tipo familiar aunque es frecuente la presencia de asalariados. En la mayoría de los casos el titular trabaja a tiempo completo en la explotación.

Las edificaciones para alojar a los animales son diversas, habiéndose encontrado que un 77% de las explotaciones han realizado inversiones de este tipo en los últimos 25 años. Se ha observado una relación positiva entre estas inversiones y la Superficie Labrada de las explotaciones.

El sistema de monta más habitual es continua y libre (70% de las explotaciones), en el resto se practican sistemas de monta libre y discontinua.

Palabras clave: Ovino, Ripollesa, Sistemas de producción.

SUMMARY
STRUCTURAL CHARACTERISTICS OF RIPOLLESA SHEEP FARMS IN CATALONIA

This work shows the results of a survey from the owners of Ripollesa sheep farms in Catalonia. These flocks have a semintensive explotation. Flock herd average

is 373 ewes with a proportion of 40,4 ewes/ram. The average replacement rate is 17,3% and it is made with their own young ewes. Males are commonly replaced with others bought outside the farm.

All farms surveyed have a stable territorial base. The average of overall farm size is 248 ha. More than 75% of the farm have a forested area. The average of agricultural area is 51 ha and labour area is 42 ha. This one is used for cereal and forages cultivation.

Labour used per farms is 1,9 AWU in average. All explotations studied are family farms, but hired workers are common. Owner works full time in most farm.

Buildings are diversified with investments in 77% of the farms during last 25 years. There is a positive relationship between investment and cultivated farmland surface.

The mating systems is continous and free in 70% of farms. The rest of them have a discontinuous and free mating system.

Key words: Sheep, Ripollesa, Production systems.

Introducción

La Agrupación racial "Ripollesa" es la más numerosa entre los ovinos autóctonos catalanes, tiene especialización cárnica y se localiza fundamentalmente en las provincias de Barcelona y Gerona. Según las últimas estadísticas oficiales cuenta con un número de hembras mayores de un año de aproximadamente 94.000 (MAPA, 1989).

Hasta ahora son pocos los estudios que se han realizado sobre los sistemas de explotación practicados por la raza "Ripollesa". CANUT y NAVARRO (1980); FERRET *et al.* (1987) describen el sistema tradicional practicado por estos rebaños, que se caracterizaba por la práctica de trashumancia o trasterminancia (habitualmente modalidad Sur-Norte) de manera que durante el invierno se asentaban en las zonas bajas con clima suave y durante el verano se desplazaban para aprovechar los pastos pirenaicos. En los últimos años este sistema es poco practicado y tan sólo lo llevan a cabo un pequeño número de rebaños. Actualmente es más frecuente un sistema de explotación en semiestabulación (FERRET y BELLPUIG, 1977), en el que durante la noche las ovejas permanecen en el aprisco y salen durante el día a pastar los recursos forrajeros cultivados en la finca, así como las zonas pastables próximas. En este sistema no es habitual que los corderos salgan al pasto.

El presente trabajo ha tenido como objetivo la caracterización estructural de este tipo de explotaciones ovinas con raza "Ripollesa" en Cataluña.

Material y métodos

La información se ha obtenido mediante una encuesta realizada a una muestra de 52 explotaciones con rebaños de raza "Ripollesa". Los datos se refieren al año 1993. Las explotaciones encuestadas se localizan

en las provincias de Barcelona y Gerona (figura 1) que es el área de asentamiento de la raza. Las encuestas han sido realizadas personalmente a los responsables de las mismas mediante visita a la explotación.

Para la realización del cuestionario se han tenido en cuenta las recomendaciones propuestas por el proyecto Philoetios de la FAO (1983) cuyo objetivo es el establecimiento de un protocolo común para la caracterización de los sistemas de explotación de pequeños rumiantes de razas autóctonas, en el contexto geográfico típico donde se localizan esas razas. En estas recomendaciones se basa asimismo la metodología descrita por BOURBOUZE *et al.* (1989) y VALLERAND (1989) y también la encuesta realizada por GALLEGO *et al.* (1993) para la caracterización de los sistemas de explotación de ganado ovino en Castilla-La Mancha. Los datos obtenidos proporcionan la información necesaria para la descripción y análisis de los factores



Figura 1. Distribución geográfica de las explotaciones encuestadas
Figure 1. Farm geographic allocation

estructurales que determinan el sistema de producción. La información, referida a las explotaciones y recogida en el cuestionario se puede clasificar en los siguientes grupos:

- Localización, superficies, aprovechamiento y régimen de tenencia.
- Cultivos, rendimientos productivos y uso de abonos, semillas y productos fitosanitarios... en la producción vegetal.
- Efectivos ganaderos ovinos, razas y otro tipo de ganado.
- Edificaciones para el ganado, instalaciones y maquinaria de campo.
- Mano de obra empleada y estructura socio-económica de la familia.
- Manejo y organización de la alimentación del ganado.
- Reproducción del ganado, sistema de cubrición y preparación de la misma.

A partir de la información obtenida (variables originales) se han elaborado diversos índices o variables calculadas para cada explotación. Para la obtención de algunos índices, los datos relativos a la ganadería se han expresado en Unidades de Ganado Mayor (UGM). Estas unidades se han obtenido aplicando los coeficientes que se utilizan en la elaboración de los Censos Agrarios (INE, 1991). Cuando las UGM se refieren sólo a la especie ovina se les ha denominado UGMo, si incluyen el ovino y el caprino se han denominado UGMoc, en el caso de que se incluyan todas las especies rumiantes se les ha denominado UGMr.

Para la cuantificación de la mano de obra se emplea como unidad la "Unidad de Trabajo Año" (UTA), definida como el trabajo que realiza una persona a tiempo completo a lo largo de un año en una explotación. Las equivalencias realizadas son las utilizadas por el INE (1991).

Se han calculado parámetros estadísticos descriptivos para la totalidad de la muestra, así como para dos grupos de explotaciones que se han establecido en función del tamaño del rebaño (explotaciones con $\leq$ 400 ovejas y explotaciones con más de 400 ovejas), con el objetivo de conocer si los grupos son diferentes se ha realizado el test-t de Student para grupos independientes. Además se ha realizado un análisis de correlaciones múltiples entre las variables.

Resultados y discusión

Características de los rebaños

Las explotaciones encuestadas poseen un tamaño medio de los rebaños de 373 ovejas y 10 moruecos (cuadro 1). Se observan unas desviaciones típicas altas indica-

CUADRO 1. TAMAÑO MEDIO DE LOS REBAÑOS
TABLE 1. MEAN FLOCK SIZE

	Media ± DE[1]	Intervalo
Ovejas	373 ± 199	(50 - 975)
Moruecos	10 ± 6	(2 - 30)
UGMo[2]	57,9 ± 30,5	(8 - 147)

[1] Desviación estándar.
[2] Unidad Ganado Mayor ovino.

CUADRO 2
DISTRIBUCIÓN DE LAS EXPLOTACIONES POR EL TAMAÑO DE LOS REBAÑOS
TABLE 2
FARM ALLOCATION ACCORDING TO FLOCK SIZE

Tamaño (Ovejas)	Número de Explotaciones (%)	Ovejas Media ± DE[1]	Ovejas/Morueco Media ± DE
1 a ≤200	10 (19,2)	140,0 ± 44,9	38,6 ± 12,4
201 a ≤400	24 (46,2)	296,1 ± 48,3	36,5 ± 10,6
401 a ≤600	11 (21,2)	515,8 ± 55,1	51,2 ± 26,4
601 a ≤800	6 (11,5)	709,0 ± 45,6	40,3 ± 11,5
> 800	1 (1,9)	972,0 ± 0,0	34,7 ± 0,0

[1] Desviación estándar.

doras de una gran variabilidad entre las diferentes explotaciones. Al expresar el valor en Unidades de Ganado Mayor ovino se obtiene una media de 58 UGMo por explotación.

El mayor número de explotaciones encuestadas se sitúa en el estrato 201-400 ovejas que incluye un 46% de las mismas (cuadro 2). El tamaño de los rebaños (ovejas) está relacionado con la Superficie Total (ST) de la explotación (r=0,37; $P<0,01$) y con la superficie ocupada con cultivos forrajeros (r=0,49; $P<0,01$); aunque no lo está con la Superficie Agraria Útil (SAU).

No se observan diferencias en el tamaño medio de los rebaños entre las explotaciones situadas en las zonas desfavorecidas (378 ± 254 ovejas) y el resto (371 ± 174 ovejas). Aunque en las zonas desfavorecidas se observa una mayor variabilidad en el tamaño de los rebaños.

La relación reproductiva media es de 40,4 ovejas/morueco. Este valor es muy próximo al obtenido por GALLEGO *et al.* (1993) en explotaciones situadas en Castilla-La Mancha, aunque está algo por debajo de las relaciones medias encontradas por HAMROUNI (1993) en rebaños de carne en Aragón y supera los valores (25-28,5 ovejas/morueco) descritos por FALAGAN y HERNÁNDEZ EGEA (1992) para la raza Segureña con un sistema de monta continua. Este índice es elevado teniendo en cuenta que no se practica la inseminación artificial en ninguna de las explotaciones visitadas, estando muy por encima de los valores (3 a 4 sementales por cada 100 ovejas) considerados adecuados por FOLCH (1984) para rebaños de carne y sistemas de producción similares.

La tasa media de reposición es del 17,3% (cuadro 3), valor no muy alejado al 20-25% recomendado por el ITOVIC (1978) para ovino francés con sistemas de producción más intensivos que los españoles. La vida útil media es, por lo tanto, de 5,8 años, cifra que no es alta para ovejas de carne con baja prolificidad. La variabilidad de este índice es alta. El 69,2% de las explotaciones visitadas tienen tasas de reposición comprendidas en el intervalo del 10 al 20%.

La reposición de las ovejas se realiza, en todos los casos, con corderas propias. Sólo se compran en las ocasiones en que el ganadero ha querido aumentar de forma rápida el número de efectivos del rebaño.

CUADRO 3
TASA DE REPOSICIÓN Y RELACIÓN REPRODUCTIVA DE LOS REBAÑOS. MEDIA ± DE[1]
TABLE 3
FLOCK REPLACEMENT AND EWES/RAM RATE. AVERAGE ± SD

	Ovejas ≤ 400	Ovejas > 400	Todos
Nº de explotaciones	34	18	52
Tasa de reposición (%)	18,2 ± 9,3	15,6 ± 3,1	17,3 ± 7,7
Relación reproductiva (ovejas/morueco)	37,2 ± 11,4	46,6 ± 23,1	40,4 ± 16,6

[1] Desviación estándar.

En el caso de los moruecos es más frecuente que la reposición se realice con animales comprados, procediendo, en este caso, de explotaciones vecinas o ganaderos conocidos; también es habitual que entre ganaderos se intercambien los machos durante algunas temporadas.

En lo que se refiere a la pureza, la raza "Ripollesa" es la predominante en estos rebaños (disponiendo todos ellos de más del 50% de sus efectivos). El resto se trata de ovejas resultantes de cruces de "Ripollesa" con otras razas, predominando los de ésta con la raza "Segureña" o con otras razas extranjeras mejorantes como "Romanov", "Suffolk", "Ile de France" y "Landschaff", además de otras de escasa incidencia. Recientemente se han introducido las razas "Lacaune" y "Charolais".

El número de efectivos de los rebaños se ha mantenido constante durante los últimos años en 26 de las explotaciones encuestadas. En tres explotaciones han disminuido el número de efectivos, aduciendo como razón cuestiones relacionadas con la escasez de mano de obra, tales como la dificultad de encontrar pastor y el envejecimiento del responsable de la explotación. En el resto de explotaciones (23) se han producido aumentos del número de cabezas; las razones expuestas con mayor frecuencia en este sentido han sido la adecuación del número de efectivos a los pastos y a la mano de obra disponible, así como conseguir un mayor número de ovejas con derecho a subvención. En tres de estas explotaciones tenían vacas de leche y, tras acogerse a las ayudas al abandono de la producción, incrementaron el rebaño ovino. En otros tres casos, el hijo, al hacerse responsable de la explotación, decide aumentar el número de efectivos.

La identificación de los animales por el ganadero no está generalizada, siendo un 82% los ganaderos que tienen identificadas a la totalidad de los efectivos adultos del rebaño. El sistema más utilizado es el crotal auricular, algunos ganaderos además tatúan a los animales también en la oreja y con mucha menor frecuencia en la cola.

En 12 explotaciones (23%) se ha observado la presencia de ganado caprino. En la mayoría de los casos el número de efectivos es reducido, entre 5 y 30 animales. La presencia de ganado caprino está justificada por ser la raza "Ripollesa" una productora

de leche de nivel medio-bajo (TORRE, 1991), y tener que recurrir los ganaderos en ocasiones (partos dobles o triples, rechazo de la oveja al cordero) al "ahijado". Contabilizando ovinos y caprinos, el tamaño medio de estos rebaños es de 59±31 UGMoc (Unidades de Ganado Mayor ovino y caprino).

Además del ovino y el caprino, en 15 de las explotaciones visitadas (28,8%), se observan otras especies ganaderas. Éste es el caso de 8 explotaciones que tienen ganado porcino, cerdos para cebo o cerdas de cría, siempre en integración. En 5 explotaciones se observa la presencia de vacas de carne y en 4 se dedican además al engorde de terneros. Las UGM (Unidades de Ganado Mayor) medias de todas las explotaciones estudiadas son 96±134, lo que pone de manifiesto la gran variabilidad observada. Las explotaciones que poseen ganado porcino así como terneros de engorde no utilizan recursos de la explotación para la alimentación de los mismos. Sin embargo, las que tienen vacas de carne utilizan en todos los casos recursos de la explotación para su alimentación.

La presencia de otro tipo de ganado (distinto al ovino) es más frecuente en las explotaciones situadas en zonas desfavorecidas, de manera que se puede considerar que estas explotaciones pretenden diversificar e incrementar sus ingresos con la producción de otras especies ganaderas.

Base territorial

Los datos que se exponen a continuación se refieren a la finca base o también llamada superficie estable de la finca. Ésta es la superficie sobre la cual el responsable de la explotación tiene plena capacidad para decidir el destino que se le da a la misma. No están incluidas las superficies arrendadas exclusivamente para pastos, durante periodos de tiempo determinados (rastrojeras de cereal o de otros cultivos...), ya que a éstas, en la mayoría de los casos el ganadero no puede darles otro aprovechamiento.

Todas las explotaciones estudiadas disponen de base territorial estable. La Superficie Total media es de 248 ha, dándose una gran variabilidad en los tamaños (cuadro

CUADRO 4
VALORES MEDIOS DE LA BASE TERRITORIAL DE LAS EXPLOTACIONES. MEDIA ± DE[1]
TABLE 4
MEAN VALUES OF TERRITORIAL BASIS OF FARM. AVERAGE ± SD

	Ovejas ≤ 400	Ovejas > 400	Todos
Nº de explotaciones	34	18	52
Superficie Total (ha)	130,4 ± 139,9	470,4 ± 686,4	248,1 ± 438,9
Superficie Agraria Útil (ha)	48,0 ± 40,3	56,3 ± 29,1	50,8 ± 36,4
Superficie Labrada (ha)	35,5 ± 36,7	55,3 ± 30,8	42,4 ± 35,4
Superficie Forrajera (ha)	31,6 ± 28,9	31,7 ± 16,6	31,6 ± 24,9

[1] Desviación estándar.

4). El 73% de las explotaciones dispone de menos de 200 ha y tan sólo cuatro cuentan con más de 1.000 ha de ST.

En el 40% de las explotaciones encuestadas la familia es la propietaria del 100% de la finca base. En el 32,7% de las explotaciones todas las tierras que poseen lo son en arrendamiento, dándose situaciones intermedias en el resto. En las explotaciones cuyo tipo de tenencia es la propiedad se ha preguntado la procedencia de la tierra, observándose que en la mayoría de los casos procede de herencia, tan solo en cuatro explotaciones han comprado todas sus tierras, dándose además la circunstancia de que en estos casos se la han comprado a familiares. Es costumbre que sea el "*hereu*" el que perciba la finca por herencia. En el caso que existan hermanos que también tengan vocación agrícola, éstos compran una parte de las tierras. En otras tres explotaciones la finca es heredada y se ha ampliado con posterioridad mediante la compra de parcelas vecinas.

La mayoría de las explotaciones recurren al arrendamiento de pastos. Suelen ser parcelas vecinas en las que, en determinadas épocas, se aprovechan las rastrojeras de cereal o de otros cultivos, así como las zonas de bosque o matorral cercanas.

La Superficie Agraria Útil supone como media el 54,1% de la Superficie Total. El valor medio es de 51 ha (cuadro 4). La gran diferencia que se observa entre la media de la ST y la media de SAU se debe a que 39 explotaciones (75%) poseen superficie forestal en sus fincas. En todos los casos ésta es aprovechada "a diente" por el ganado en mayor o menor cuantía.

Al clasificar las explotaciones por su SAU se observa que el 60% poseen menos de 50 ha, el 32,0% tienen entre 50-100 ha y el resto están entre 100-200 ha. En 11 explotaciones se dispone de medios para regar parte de su superficie, siendo 3,1 ha la media de la SAU en regadío. Tan sólo dos explotaciones tienen toda su superficie cultivada de regadío. Se trata, en ambos casos, de explotaciones de menos de 20 ha. Los cultivos que se encuentran en estas parcelas son principalmente ray-grass y alfalfa; en menor cuantía se encuentran maíz, sorgo, festuca y veza.

A medida que aumenta la SAU disminuye el porcentaje de Superficie Forrajera (SF) de la explotación, teniendo ambas variables coeficiente de correlación negativos ($r=-0,36$; $P<0,01$), sin embargo el porcentaje de superficie dedicada a cereal aumenta al hacerlo la SAU ($r=0,35$; $P<0,05$).

La media de la Superficie Labrada (SL) es 42 ha (cuadro 4) que se destinan fundamentalmente al cultivo de cereales y de forrajes. En el 70% de las explotaciones encuestadas se ha observado la presencia de cereales de invierno. La superficie media dedicada a éstos es de 17±26 ha. Siendo la cebada el cereal que se encuentra más frecuentemente, seguida del trigo y la avena, ésta última es la que más se suele utilizar en verde o como heno para complementar la alimentación del ganado.

La SL media dedicada a cultivos forrajeros es de 23±17 ha, siendo la SF media de 32 ha. El ray-grass con una media de 6,4 ha por explotación junto a la alfalfa con 5,8 ha de media son los cultivos forrajeros que predominan. La superficie cultivada con ray-grass está relacionada con el número de ovejas de la explotación ($r=0,49$; $P<0,01$). Este cultivo está presente en 36 explotaciones. En el caso de la alfalfa hay 37 explotaciones que la cultivan, se suele cosechar mediante 5 ó 6 cortes para henificarla con posterioridad, también se aprovechan las

rastrojeras. Además de estos cultivos forrajeros es frecuente la presencia de esparceta y veza, sola o combinada con avena o cebada.

En 39 explotaciones el 100% de la SAU es SL en el resto tienen parte de la SAU no cultivada, tan sólo dos explotaciones tienen el 100% de su SAU sin cultivar. Estas tierras están ocupadas bien por praderas naturales que, en la mayoría de los casos, como único tratamiento reciben un abonado o por eriales que no reciben ningún tratamiento.

El cálculo de la carga ganadera está dificultado por las diferentes superficies que aprovecha este tipo de ganado (terrenos forestales, praderas naturales, rastrojos, cultivos forrajeros, etc...), así como por la presencia en algunas explotaciones de otros rumiantes que pastan a lo largo del año en las mismas superficies que el ovino. Estos hechos dificultan la comparación de los resultados con los obtenidos en otras zonas. Por ello se han calculado diferentes índices de carga ganadera, considerando los diferentes tipos de superficie y de animales que las aprovechan[1]. Se obtiene una carga ganadera media de 2,1 UGMoc/ha de SAU. Teniendo en cuenta solo la Superficie Forrajera (que es la dedicada fundamentalmente a la alimentación del ganado), y no el total de la SAU, la carga ganadera asciende a 3 UGMoc/ha de SF. Si además se tienen en cuenta el total de rumiantes que hay en las explotaciones (utilizan recursos alimenticios de la misma) se obtiene una carga ganadera de 3,5 UGMr/ha de SF. Estos valores son próximos a los observados en otras zonas del Estado, URARTE *et al.* (1989) observan, en el País Vasco y para las razas "Latxa" y "Carranzana", una carga ganadera media que oscila entre las 2,7 UGM/ha de SAU en Vizcaya y las 1,8 en Álava.

El índice de carga ganadera es muy variable entre explotaciones, un 22% de las mismas tienen un valor inferior o igual a 1 UGMoc/ha de SF. Si se tiene en cuenta el total de SAU el porcentaje aumenta al 38%. Un 7,9% de explotaciones tienen una carga superior a las 5 UGMoc/ha de SF utilizando el total de SAU el porcentaje de explotaciones es el 5,8%. Estas cargas ganaderas elevadas se producen en explotaciones situadas en zonas excepcionales, que tienen poca SAU y que recurren en mayor medida que las otras al arrendamiento de pastos vecinos y a la compra de alimentos.

Mano de obra

La media de mano de obra empleada por explotación es de 1,9 UTA, con un intervalo de (0,5-4,2 UTA). El 61,5% de las explotaciones se sitúa en el estrato 1-2 UTA. La SAU/UTA media es de 29 ha situándose por debajo de 40 ha/UTA más del 80% de las explotaciones.

Todas las explotaciones estudiadas son de tipo familiar aunque en esta actividad es frecuente la presencia de asalariados. Un 51,9% de explotaciones ocupan exclusivamente mano de obra familiar, siendo la media de este tipo de mano de obra de 1,3 UTA/explotación y de 0,5 UTA/explotación la media de mano de obra asalariada (cuadro 5). En la mayoría de los casos, a los asalariados se les contrata para que realicen

1. Los pastos arrendados o aprovechados sin ningún tipo de contraprestación de manera temporal, no se han tenido en cuenta al calcular estos índices, debido a las dificultades que existen para poder cuantificarlos.

CUADRO 5
VALORES MEDIOS DE LA DISPONIBILIDAD EN MANO DE OBRA DE LAS EXPLOTACIONES. MEDIA ± DE[1]
TABLE 5
MEAN VALUES OF LABOUR AVAILABILITY IN THE FARM. AVERAGE ± SD

	Ovejas ≤ 400	Ovejas > 400	Todos
Nº de explotaciones	34	18	52
Mano obra total (UTA[2])	1,7 ± 0,8	2,2 ± 0,7 *	1,9 ± 0,8
Mano obra familiar (UTA)	1,3 ± 0,5	1,4 ± 0,5	1,3 ± 0,5
Mano obra asalariada/total (%)	16 ± 26	35 ± 24 *	22 ± 26
Familia (miembros)	3,7 ± 1,3	4,7 ± 1,1 *	4,1 ± 1,3
Edad titular (años)	44,5 ± 11,2	47,2 ± 13,1	45,4 ± 11,7
Índice de escolaridad	1,5 ± 1,0	1,7 ± 1,2	1,6 ±1,1

[1] Desviación estándar.
[2] Unidad de Trabajo Año (medias diferentes si: *=P<0,05; **=P<0,01).

las funciones de pastor, dado que la existencia de vallado permanente o de tipo portátil (eléctrico) es escasa. En un 96% de las explotaciones la mano de obra familiar es inferior a 2 UTA, mientras que la mayoría de las explotaciones (83%) tienen de 0 a 1 UTA asalariada.

Se considera que la ocupación de mano de obra familiar en la explotación está condicionada, además de por las razones obvias de mercado, por la composición de la familia y por la disponibilidad que tengan los miembros de la familia para trabajar en la explotación o fuera de ella. Las estructuras familiares son muy diversas[2], aunque predomina la familia compuesta por un matrimonio con hijos que conviven en el hogar y el padre y/o la madre de uno de los cónyuges. En las explotaciones estudiadas la familia tiene 4,1 miembros de media; la mayor parte de familias tienen entre 3 y 4 miembros con un 63,5%. La variable miembros de la familia está relacionada positivamente con una variable que indica el número de individuos que trabajan fuera de la explotación (r=0,47; $P<0,01$), así como con las UTA totales de la misma (r=0,33; $P<0,05$), pero no lo está con el total de UTA familiares.

En la mayoría de los casos (80,1%) el titular trabaja a tiempo completo en la explotación; en el resto, además de trabajar en la explotación, desarrolla alguna actividad lucrativa externa. En tres casos esta actividad está relacionada con la comercialización de los corderos. El desarrollo de una actividad lucrativa externa por otro miembro de la familia (distinto al titular) se lleva a cabo en el 48% de las explotaciones. En un 38% de los casos son otros miembros de la unidad familiar los que desarrollan esta actividad y en un 17% es el

2. Se ha considerado como integrantes de la familia agraria a todos los miembros que conviven en el hogar familiar, excluyendo a aquellos que aunque trabajen en la explotación poseen otro domicilio.

cónyuge (mujer) el que trabaja fuera de la explotación. Entre este grupo de explotaciones (aquellas en las que el cónyuge tiene una actividad lucrativa externa) se observa la presencia de lo que BLANC (1987) denomina "explotaciones individuales", en las que sólo el jefe tiene una dedicación importante a la explotación y el resto de miembros de la familia le ayudan de manera ocasional. Cuando la mujer no realiza una actividad lucrativa externa, suele encargarse de realizar las tareas domésticas, además de colaborar de manera activa en los trabajos propios de la explotación. Es frecuente que éstas colaboren en el aporte de la alimentación en pesebre, tanto de los animales adultos como de los corderos. También, se suelen ocupar de los posibles problemas que surgen en los partos y de alimentar con leche artificial a los corderos recién nacidos, cuando son rechazados por la madre o hay partos dobles o triples. Además es habitual que ayuden los días que se saca estiércol y se limpia el aprisco. En algunos casos son las encargadas (mujer o hijas) de llevar las "cuentas" de la explotación, o de realizar los apuntes en el libro de partos, esta faena la realizan independientemente de que trabajen o no en el exterior. Sin embargo, no suelen prestar ayuda en las tareas agrícolas propiamente dichas.

También los hombres de más de 65 años que "están jubilados", cuando la salud se lo permite tienen muchas veces un papel fundamental en el trabajo de la explotación, colaborando de manera activa en casi todas las tareas, tanto las propias del ganado como de la agricultura.

En 9 explotaciones (17,3%) el titular está soltero, pero sólo en 4 de ellas el titular soltero tiene más de 35 años. La edad media de los titulares de las explotaciones es de 45,4 años. La edad está relacionada ($P<0,05$) con las UGM totales (r=0,33) y negativamente con los gastos sanitarios (partida que incluye los tratamientos que incrementan la productividad) por UGMo (r=-0,31) pero sin embargo, no lo está con otros índices de modernización.

A los responsables de explotaciones con más de 50 años (19 casos) se les ha preguntado la posible continuidad de la misma por parte de un familiar. De ellos 13 han contestado afirmativamente.

Equipamiento

Las edificaciones que se han encontrado para alojar a los animales son muy diversas. Desde naves nuevas y espaciosas en las que los animales se encuentran en buenas condiciones, además de que se facilitan las tareas propias del manejo, control del rebaño y extracción de estiércol. Hasta otras edificaciones antiguas, en algún caso de más de cien años, que se habían construido con otra finalidad, con mala ventilación, poca luz, difíciles de limpiar y en las que el manejo es dificultoso. Este hecho impide una correcta utilización de los alimentos así como el mantenimiento de unas condiciones higiénicas adecuadas para desarrollar al máximo el potencial productivo de los animales.

En un 77% de las explotaciones se han realizado inversiones durante los últimos veinticinco años en las edificaciones que sirven para alojar al ganado. El tamaño medio de superficie cubierta en el aprisco en las explotaciones es de 1,7 m^2/oveja, se ha observado una gran diversidad en las densidades, aunque en general las explotaciones con mayor número de cabezas tienen mayor densidad (cuadro 6). Teniendo en cuenta que en el cálculo de este índice se incluyen los pasillos y comederos además de que en el aprisco los corderos están con

CUADRO 6
SUPERFICIE CUBIERTA DEL APRISCO Y MECANIZACIÓN DE LA EXPLOTACIÓN. MEDIA ± DE[1]
TABLE 6
CORRAL SIZE AND FARM MACHINERY. AVERAGE ± SD

	Ovejas ≤ 400	Ovejas > 400	Todos
Nº de explotaciones	34	18	52
Superficie cubierta (m^2/oveja)	1,8 ± 1,1	1,5 ± 0,8	1,7 ± 0,9
Mecanización (cv/ha de SAU[2])	4,6 ± 9,1	3,6 ± 5,0	4,3 ± 7,9

[1] Desviación estándar.
[2] Superficie Agraria Útil.

las ovejas, el valor medio es bajo (GOZÁLVEZ, 1995). En todos los casos las explotaciones encuestadas disponían de agua y electricidad. La limpieza mecánica (tractor) de los corrales es posible realizarla en el 71% de los casos, y en el 92% tienen la posibilidad de separar por lotes, lo que es imprescindible para determinadas prácticas de manejo así como para poder suministrar una alimentación adecuada al estado fisiológico del animal.

Si se utiliza como indicador de las inversiones realizadas en la explotación la cuantía de las diferentes amortizaciones, se observa que las explotaciones más grandes (en superficie labrada) son las que realizan mayores inversiones en edificaciones para el ganado (r=0,39; $P<0,01$), además estas inversiones están relacionadas con la disponibilidad de mano de obra familiar (r=0,31; $P< 0,05$).

En lo que a instalaciones se refiere, sólo en un 28% de las explotaciones se dispone de manga de manejo, lo cual resulta claramente insuficiente para realizar un manejo con un programa sanitario correcto. Un 17% tienen baño de pezuñas (pediluvio) y solo un 9% cuentan con baño desparasitador.

De las explotaciones visitadas, el 46%, cuentan con algún tipo de vallado para cerrar al ganado y en éstas la razón principalmente aducida para su instalación ha sido el ahorro de mano de obra. Los vallados son fijos en la mayoría de los casos, realizados con postes de madera y cercado de alambre, aunque también en algún caso se ha observado la presencia de cercas móviles eléctricas o "pastores eléctricos". Aunque muchos ganaderos se quejan de tener problemas con el pastor contratado, no se deciden por la alternativa de instalar el sistema de vallas, aduciendo que tendrían que realizar una inversión inicial importante que no saben si podrían rentabilizar. Creen además que seguirán necesitando al pastor. Se observa una correlación significativa entre el coste de amortización de la valla y una variable que indica el desarrollo de una actividad lucrativa externa por parte del titular de la explotación (r=0,38; $P<0,01$), también está relacionado con el desarrollo de una actividad lucrativa externa por otros miembros de la familia (r=0,43; $P<0,01$).

Respecto a las inversiones en maquinaria agrícola realizadas en las diferentes explotaciones, se ha observado una gran desigualdad que va desde las que no han realizado inversiones y por lo tanto contratan al exterior todas las labores del campo, a otras con unos índices muy altos (el valor máximo son 53,3 cv/ha de SAU), el valor medio es de 4,3 cv/ha de SAU, cifra que supera la obtenida por URARTE (1988) en las explotaciones ovinas del País Vasco. No es raro encontrar explotaciones que comparten maquinaria agrícola con otras explotaciones, normalmente de vecinos y parientes.

Existe una correlación significativa entre las amortizaciones en edificios para el ganado y las inversiones en maquinaria de campo (r=0,41; $P<0,01$), éstas últimas además también están relacionadas con la superficie labrada de la explotación (r=0,48; $P<0,01$), con la cantidad de mano de obra total (r=0,58; $P<0,01$) y asalariada en la explotación (r=0,40; $P<0,01$), de manera que son las explotaciones más grandes en factor tierra cultivada y mano de obra las que a su vez realizan mayores inversiones en factor capital.

Prácticas de manejo

Alimentación

La alimentación del rebaño se basa en el pastoreo diario de los recursos forrajeros cultivados en la explotación (alfalfa, ray-grass italiano de variedades anuales, esparceta y veza-avena fundamentalmente), así como los rastrojos de cereal, pastos naturales y superficies de bosque y matorral próximos y que pertenecen a la finca o son arrendados con esta finalidad.

El rebaño es acompañado por el pastor hasta las superficies a pastar, siguiendo un horario que es diferente según las estaciones. Durante el invierno realizan una única salida, aproximadamente desde las 11-12 hasta las 17 horas; en verano suelen realizar o bien una salida única por la tarde o una salida por la mañana temprano y otra por la tarde, para evitar las horas de calor.

Las superficies que pastan en cada época son las siguientes:

– En primavera se pastan fundamentalmente las superficies cultivadas con: alfalfa, esparceta, veza-avena, ray-grass en algunos casos y ocasionalmente gramíneas como bromo, festuca y dactilo. Además se aprovechan las superficies con especies arbóreas y las superficies yermas.

– Durante los meses de verano y después de la cosecha de los cereales de invierno, los rebaños entran en las rastrojeras de cereales para aprovechar la paja y los granos caídos.

– En otoño se pastan las superficies cultivadas con forrajes: esparceta, alfalfa y ray-grass así como rastrojos de maíz y otros cultivos de regadío. Es en esta época es en la que tiene mayor importancia el aprovechamiento de superficies de bosque, así como otras superficies ocupadas con cultivos leñosos (vid y almendros en las comarcas del sur de Barcelona).

– En invierno se pastan las superficies cultivadas con ray-grass, así como zonas de bosque y superficies yermas.

La mayor escasez de recursos pastables se produce en los meses finales del otoño (noviembre) o al final del verano (agosto). En lo que se refiere a las ovejas, en casi todos los casos, se les proporciona algún complemento de la ración en el aprisco, además de la paja. Normalmente este com-

plemento alimenticio consiste en grano de cereal y/o leguminosas, pienso compuesto y forrajes (alfalfa, ray-grass, veza-avena) henificados, en algún caso se suministran forrajes en verde o ensilados.

La suplementación con concentrados se da durante todo el año en un 11% de los corrales, aunque las cantidades no son uniformes a lo largo del año y varían en función del estado fisiológico del animal. En el resto de las explotaciones sólo se suplementa la alimentación en épocas determinadas, siendo más frecuente el aporte de forrajes secos en invierno y verano cuando los pastos son más pobres. Además, al igual que ocurre en las explotaciones en las que se suministran concentrados a lo largo de todo el año, la cantidad y calidad de los suplementos depende del estado fisiológico del animal; las aportaciones más frecuentes son al principio de la lactación, en la que se suplementa con concentrados, distinguiendo entre partos simples (200-300 g de concentrado) o dobles (400-500 g de concentrado). En el periodo final de la gestación también se suplementa en algunos casos, aunque estos aportes son limitados y los animales llegan al parto con una baja condición corporal, lo que ya ha descrito TORRE (1991). Antes de la cubrición y a modo de *flushing* sólo se suplementan unos pocos rebaños que practican sistemas de monta discontinuos.

Los corderos permanecen estabulados en casi todas las explotaciones hasta su venta. La alimentación de los mismos se basa en pienso comercial a libre disposición en una zona especial del aprisco. La cantidad total media de pienso consumido por cordero hasta su venta es de 40,5±13,1 kg. Además reciben una ración de volumen también *ad libitum* compuesta generalmente por paja y/o heno de alfalfa. Raramente se realiza el destete antes del sacrificio (sólo lo realizan tres explotaciones), vendiéndose los corderos con una media de 23,3 kg de peso vivo. El índice de conversión aproximado es de 2,1±0,7 kg de pienso por kg de peso vivo. Para el cálculo se ha supuesto un peso medio al nacimiento de 3,8 kg, que es el valor medio obtenido en las explotaciones en las que se lleva a cabo el control de producciones. Este valor del índice de conversión es inferior a los obtenidos por TORRE (1991) para distintos periodos de cebo, siendo también inferior al obtenido por ROYO (1980) en un rebaño de ovejas de raza "Ripollesa" y que asciende a 3,1 kg de pienso.

Exceptuando la paja (para la alimentación y la cama) y el corrector vitamínico mineral (no permanente en todos los casos), un 52% de los ganaderos asegura no comprar ningún alimento para las ovejas. Entre el resto, los alimentos adquiridos más frecuentemente son: heno de alfalfa, heno de ray-grass, pienso comercial y en algunos casos cuando los precios son favorables se adquieren productos como cebada, lentejas, garbanzos y yeros. Todos los ganaderos aportan algún corrector vitamínico-mineral, en mayor o menor medida y durante todo el año o sólo en épocas determinadas.

Reproducción

Aproximadamente en un 70% de las explotaciones se practica en los rebaños la monta continua y libre, es decir, mantienen permanentemente los machos en el rebaño. Este sistema tiene varios inconvenientes: impide preparar las cubriciones así como el último período de la gestación con una dieta suplementaria, además de no poder realizar el "efecto macho". También dificulta los tratamientos sanitarios por encontrarse las ovejas en diferentes estados fisio-

lógicos. Las ventajas que supone la práctica de este sistema son la distribución de la producción de manera más uniforme a lo largo del año (exigencia impuesta por los carniceros en el caso en que estos corderos se vendan directamente a ellos), así como la facilidad de manejo.

La distribución de los partos a lo largo del año en las explotaciones que practican monta continua es bastante uniforme. La raza "Ripollesa" presenta aparentemente un anoestro estacionario de muy poca intensidad y corta duración, de manera que la primavera no parece ser una época desfavorable para las cubriciones (TORRE, 1991; MILÁN *et al.*, 1993).

El 30% de las explotaciones practica sistemas de monta libre y discontinua. Los períodos en los que separan a los machos de las ovejas varían entre explotaciones, aunque lo más frecuente es retirarlos durante los meses de invierno (diciembre-marzo). Con este sistema se consigue evitar los partos de verano y obtener una importante paridera en septiembre, que es una buena época para la venta de los corderos en Navidad. En dos explotaciones tienen a los machos de forma intermitente con el sistema de "dos meses dentro y dos meses fuera", lo que permite aproximarse al sistema de tres partos en dos años. Las razones aducidas para la realización de la monta discontinua son: evitar partos en los meses de más calor e incrementar la fertilidad con el "efecto macho", además de hacer coincidir la paridera con la época en la que los precios son más favorables, aunque toman cada vez más importancia las cuestiones relacionadas con la disponibilidad de la mano de obra.

La tendencia general para quedarse la reposición es elegir las corderas entre las nacidas durante los meses de invierno. Los criterios seguidos por los ganaderos para la elección de las corderas son muy diversos y pocas veces están basados en razonamientos productivos. Como razones más aducidas en este sentido han sido que procedan de parto doble así como que la morfología sea acorde con las preferencias del ganadero. También le dan mucha importancia los ganaderos a la buena aptitud lechera de la madre. Otras respuestas han sido que tengan incrementos de peso elevados, bajos intervalos entre partos y que no tengan cuernos. En algún caso, en que las condiciones de explotación son más extensivas y en montaña, se eligen las corderas en contra de la prolificidad, tal como se hacía antiguamente para mejorar la calidad de la lana en el merino. La media de edad al primer parto varía entre 12-18 meses, dependiendo fundamentalmente de la fecha de nacimiento de la cordera.

Conclusiones

Las explotaciones estudiadas son de tipo familiar, con un tamaño medio de los rebaños de 373 ovejas y 10 moruecos, situándose la mayoría (46%) en el estrato 201-400 ovejas. El tamaño de los rebaños está directamente relacionado con la Superficie Total de la explotación. La Superficie Total media es de 248 ha, con una gran variabilidad. La SAU media es de 51 ha, la Superficie Labrada media es de 42 ha y la Superficie Forrajera media es de 32 ha.

La mano de obra media empleada es de 1,9 UTA, de las que 1,3 UTA corresponden a mano de obra familiar. Un 52% de las explotaciones ocupan exclusivamente mano de obra familiar. El porcentaje de asalariados, sobre el total, es mayor en las explotaciones con tamaño del rebaño gran-

de (>400 ovejas) que en las explotaciones con rebaños pequeños (≤ 400 ovejas), siendo su diferencia significativa. En la mayoría de los casos (80%) el titular trabaja a tiempo completo en la explotación.

Las explotaciones más grandes en superficie labrada y en mano de obra son las que han realizado mayores inversiones durante los últimos años, tanto en edificaciones para el ganado como en maquinaria agrícola. Las inversiones en cercados para el ganado están relacionadas con el desarrollo de una actividad lucrativa externa por parte del titular de la explotación.

La base de la alimentación de las ovejas es el pastoreo de los recursos forrajeros cultivados en la explotación, así como los rastrojos de cereal, pastos naturales y superficies de bosque y matorral próximos y que pertenecen a la finca o son arrendados con esta finalidad. Además el ganado recibe algún otro tipo de suplementación (heno o concentrado) en épocas determinadas. Raramente se realiza el destete de los corderos, vendiéndose éstos a un peso vivo medio de 23,3 kg. La mayoría (73%) venden los corderos directamente a carniceros.

En el 70% de las explotaciones se practica en los rebaños la monta continua y libre, obteniéndose en este caso una distribución de los partos relativamente uniforme a lo largo del año, con un periodo de menor actividad de cubriciones en los meses de noviembre a marzo.

De acuerdo con la clasificación de los sistemas de explotación ganaderos en función del grado de dependencia y conexión del animal con el medio ambiente (COOP y DEVENDRA, 1982), y en concreto, teniendo en cuenta la clasificación de los sistemas de producción ovinos según el tamaño del rebaño, la carga ganadera y el sistema de alimentación, las explotaciones estudiadas practican sistemas de "pastoreo extensivo y semi-intensivo" (tamaño del rebaño: 500-3.000 ovejas; carga ganadera: 1-4 ovejas/ha) y "sistemas intensivos en zonas de cultivo o mixtos agrícola-ganaderos" (tamaño del rebaño: 100-1000 ovejas; carga ganadera: 5-10 ovejas/ha). En las explotaciones ovinas estudiadas la carga ganadera media es de 13,6 ovejas/ha de SAU o de 19,4 ovejas /ha de Superficie Forrajera, aunque debe tenerse en cuenta que en la mayoría de los casos los rebaños aprovechan superficies de fuera de la explotación que no se han considerado en el cálculo. En las zonas cerealícolas el sistema practicado es próximo al "sistema arquetipo" de producción de ovino lechero mediterraneo, aunque con un aporte de forrajes superior al que se da en otras zonas mediterráneas en las que se practica este sistema.

Bibliografía

BLANC M., 1987. Family and employment in agriculture: recent changes in France. Journal of Agricultural Economics, 38(2), 289-301.

BOURBOUZE A., CASU S., FALAGAN A., FONSECA D., GILLET T., MATEOS REX E., NAPOLEONE M., JARJISEE H., NASTIS A., RUBINO R., SANTUCCI P., STEIBACH J., 1989. Méthodologie pour l'identification et l'analyse des systèmes d'élevage caprin, pp. 35-54. En: Symposium Philoetios sur l'evaluation des ovins et des caprins mediterranéens. Portugal.

CANUT E., NAVARRO F., 1980. Els formatges a Catalunya. 185 pp. Ed. Alta Fulla. Barcelona.

COOP I.E., DEVENDRA C., 1982. Systems, biological and economic efficiencies, pp. 297-307. En: Sheep and Goats Production, I.E. Coop (Ed.). World Animal Science. Production Systems Approach. A. Neimann-Sørensen y D.E. Tribe (Eds.). Elsevier. Amsterdam.

FALAGAN A., HERNÁNDEZ EGEA M., 1992. Caracterización productiva y sistemas de producción. Ovis, 20, 9-22.

FAO., 1983. Proyecto Philoetios. Madrid.

FERRET A., BELLPUIG M., 1977. L'ovella Ripollesa. Trabajo final de carrera. 123 pp. Escuela Superior de Agricultura. Barcelona.

FERRET A., MIRALLES M., RODRÍGUEZ J.C., 1987. L'ovella Ripollesa. 36 pp. Fulls de Divulgació Agropecuària, 12.

FOLCH J., 1984. Manejo reproductivo de los ovinos de carne y sus bases fisiológicas. 94 pp. Zaragoza.

GALLEGO L., ALBIÑANA B., TORRES A., MOLINA A., BALASCH S., RODRÍGUEZ M., FERNÁNDEZ N., DÍAZ J.R., CAJA G., 1993. Caracterización de los sistemas de explotación de ganado ovino en Castilla-La Mancha. 85 pp. Ed. Universidad de Castilla-La Mancha. Consejería de Agricultura y Medio ambiente. Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha. Albacete.

GOZÁLVEZ F., 1995. Alojamientos para ganado ovino. Ovis, 40, 87-98.

HAMROUNI S., 1993. Tipificación estructural, técnica y económica y nivel de intensificación de las explotaciones ovinas del valle medio del Ebro en el marco y dinámica de las agriculturas desarrolladas. Tesis doctoral. 422 pp. Facultad de Veterinaria. Zaragoza.

INE., 1991. Censo Agrario 1989. Instituto Nacional de Estadística. Madrid.

ITOVIC., 1978. L'élevage ovin. 255 pp. Ed. Hachette. Paris.

MAPA., 1989. Anuario de Estadística Agraria. Madrid.

MILÁN M.J., FERRETA., CAJA G., FANLO R., 1993. Resultados del control de producciones en explotaciones ovinas de raza Ripollesa: años 1989-91. ITEA, Vol. Extra. 12, 702-704.

ROYO E., 1980. La raza Ripollesa y su mejora genética. Revista de l'Institut Agricola Català de Sant Isidre. Any 129, 23-34.

TORRE C., 1991. Características productivas de ovejas de raza "Ripollesa" en pureza y en cruzamiento con moruecos de raza "Merino Precoz" y "Fleischschaf". Tesis doctoral. 262 pp. Universidad Autónoma de Barcelona.

URARTE E., 1988. La raza Latxa: sistemas de producción y características reproductivas. Tesis doctoral. 212 pp. Centro de investigación y mejora agraria. Alava.

URARTE E., GABIÑA D., ARRANZ J., ARRESE F., GOROSTIZA P., SIERRA I., 1989. Las razas ovinas Latxa y Carranzana. I. Sistemas de producción. ITEA (Producción Animal), 84, 7-25.

VALLERAND F., 1989. Elements methodologiques pour l'identification et l'analyse des systemes mediterranéens d'élevage ovin, pp. 55-71. In: Symposium Philoetios sur l'evaluation des ovins et des caprins mediterranéens. Portugal.

(Aceptado para publicación el 4 de noviembre de 1998)

PREMIOS DE PRENSA AGRARIA 1999 DE LA ASOCIACIÓN INTERPROFESIONAL PARA EL DESARROLLO AGRARIO

La Asociación Interprofesional para el Desarrollo Agrario (AIDA) acordó en Asamblea General celebrada en mayo de 1983, instaurar un premio anual de Prensa Agraria, con el objetivo de hacer destacar aquel artículo de los publicados en ITEA que reúna las mejores características técnicas, científicas y de valor divulgativo, y que refleje a juicio del jurado, el espíritu fundacional de AIDA de hacer de transmisor de conocimientos hacia el profesional, técnico o empresario agrario.

El día 9 de abril de 1987, la Junta Directiva de AIDA aceptando la propuesta del Jurado del Premio ITEA 1986 instituyó dos premios; uno para los artículos publicados en la sección de Producción Animal y otro para aquellos que aparezcan en la sección de Producción Vegetal.

Los premios se regirán de acuerdo a las siguientes

BASES

1. Podran concursar todos los artículos que versen sobre cualquier tema técnico-económico-agrario.
2. Los artículos que podrán acceder a los premios serán todos aquellos que se publiquen en ITEA en el año 1999. Consecuentemente, los originales deberán ser enviados de acuerdo con las normas de ITEA y aprobados por su Comité de Redacción.
3. El jurado estará constituido por las siguientes personas:
   a) Presidente de AIDA, que presidirá el jurado.
   b) Director de la revista ITEA, que actuará de Secretario.
   c) Jefe del Servicio de Investigación Agroalimentaria de Zaragoza (Diputación General de Aragón).
   d) Director del Instituto Agronómico Mediterráneo de Zaragoza.
   e) Director de la Estación Experimental de Aula Dei.
4. Los premios serán anuales y con una dotación de 50.000 ptas. cada uno.
5. Las deliberaciones del jurado serán secretas, y su fallo inapelable.
6. El fallo del jurado se dará a conocer en la revista ITEA, y la entrega del premio se realizarán con motivo de la celebración de las Jornadas de Estudio de AIDA.

ITEA (1999), Vol. **95A N.° 2,** 109-117

TRANSLOCACIÓN CROMOSÓMICA 1/29, SU ALTA FRECUENCIA EN BOVINOS ROMOSINUANOS Y SUS EFECTOS EN LA REPRODUCCIÓN

M. Quintana Sossa[*]
J.L. Páez[**]
O. Acosta[***]
O. Torres[**]
G. Ossa[***]
E. Gutiérrez[**]

Corporación Universitaria del Sinú
Departamento de Ciencias Básicas
Carrera 1W calle 38 B/Juan XXIII
Montería

* Ms.C. Genética
Universidad del Sinú
Montería

** Universidad de Córdoba
Lic. Biología y Química Unicórdoba
Montería

*** CORPOICA
Montería

Colombia

RESUMEN

Se concluyeron en la Corporación Universitaria del Sinú los estudios citogenéticos iniciados en la Universidad de Córdoba, en una muestra de bovinos Romosinuanos puros (Bos taurus taurus) pertenecientes al Centro de Investigación Turipaná de la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, CORPOICA. Estos bovinos son descendientes directos de razas autóctonas españolas fundadoras de esta región. De un total de 38 ejemplares estudiados se obtuvo una alta frecuencia de la translocación cromosómica 1/29. Por no existir razas autóctonas en América se conjetura que la translocación es heredada de los ancestros europeos, lo cual sugiere una ruta migratoria de Europa a Colombia, vía Costa Norte, de este evento citogenético.

Se discute, además, el efecto de la translocación en la reproducción a partir de una hembra portadora, con una descendencia de siete (7) hijos, lo que permite suponer una posible selección gamética en favor de los gametos n=30 cromosomas.

Los cromosomas fueron obtenidos mediante cultivos de sangre periférica en medio del cultivo RPMI - 1640, enriquecido con suero bovino fetal. La identificación de los cromosomas se hizo aplicando la coloración convencional GIEMSA y con la utilización de bandas G, las cuales se obtuvieron usando la enzima digestiva Tripsina.

Palabras claves: Razas Bovinas Criollas, Fusión Céntrica, Translocación 1/29.

SUMARY

HIGH FREQUENCY OF CHROMOSOME TRANSLOCATION 1/29 OF ROMOSINUANOS BOVINES AND ITS EFFECTS ON THE REPRODUCTION

Cytogenetic studies carried out initially at University of Cordoba were completely developed lately at Corporación Universitaria del Sinú, on samples of pure Romosinuanos bovines at the Turipana Research Center that forms part of the Colombian Corporation for Agricultural Research (CORPOICA). Cytogenetic studies are being carried out on samples of pure Romosinuanos bovines, that are direct descendants of the Spanish autochthonous breed, which were the founder cattle of this region. Out of a total of 38 animals studied, a high frequency of chromosome translocation was found. Due to the fact that no autochthonous breed exist in America, it may be surmised that this translocation inherited from European ancestry would suggest a migratory route, from Europe to Colombia via North Coast, for this Cytogenetic event took place.

Moreover, it's discussed the effect of translocation from a carrier female, with a descendency of seven offspring. This suggests the possible occurrence of gametic selection of the mentioned female.

The chromosomes were obtained through peripheric blood cultures in RPMI-1640 medium, then enriched with foetal bovine serum. The identification of the chromosomes was made by applying the conventional coloration, "Giemsa", and by G-banding methods, obtained using the digestive enzyme Tripsin.

Key words: Autocthonous Breed, Centric Fussion, Translocation 1/29.

Introducción

Las translocaciones cromosómicas tipo Robertsonianas en animales domésticos, en bovinos de la Raza Sueca Roja y Blanca, fueron descubiertas por primera vez por GUSTAVSSON y ROCKBORN (1964), quienes informaron de la presencia de la Fusión Céntrica 1/29 en los mismos; desde entonces este tipo de reordenamiento cromosómico viene siendo objeto de profundos estudios, en razón a que su efecto está relacionado con reducción de la fertilidad de los portadores, esto repercute negativamente en la economía de los hatos afectados, tal hecho fue demostrado por GUSTAVSSON (1970) y POPESCU (1984); el primero de los cuales calculó considerables pérdidas económicas en Suecia, como consecuencia de la diseminación de la translocación 1/29 en este territorio.

Son numerosos los investigadores que se han preocupado por abordar el problema de la mencionada translocación en diferentes razas del mundo, entre otros: GUSTAVSSON (1969), HANADA *et. al.* (1981), ZARAZAGA y ARRUGA (1982); ARRUGA y ZARAZAGA (1985, 1986, 1987), ARRUGA *et al* (1990), citados en POPESCU y PECH (1991); asimismo, las publicaciones hechas por LONG (1985), MORAES y ERTDMANN (1986), y PEDROSO DE ROCHA (1989), quienes analizan el estado actual del problema e informan con exactitud de aquellas razas estudiadas que portan diferentes tipos de translocaciones cromosómicas. BERLAND *et al.* (1988) describen un nuevo tipo de fusión céntrica de la Raza Blonde D'Aqua-

taine en donde aparecen fusionados los cromosomas 21 y 27, de la cual no hicieron evaluaciones para determinar su efecto en la reproducción. POPESCU y PECH (1991) referencian específicamente la ocurrencia de la translocación 1/29 e indican la distribución geográfica de esta anomalía alrededor del mundo.

El presente estudio citogenético de la raza Bovina Romosinuana es el primero realizado en Colombia. En esta investigación es necesario destacar la alta frecuencia (28,94%) que presenta la translocación cromosómica 1/29, frecuencia que supera todos los datos publicados a la fecha, por los estudiosos del tema en otros países.

Material y métodos

Los ejemplares estudiados son propiedad del hato del Instituto Agropecuario ICA, Seccional Montería (Córdoba). Para identificar los animales se utilizó la misma nomenclatura del hato; allí en cada código asignado a los animales, los dos primeros dígitos señalan el año de nacimiento, los números restantes indican el orden del inventario en el Instituto; en esta clasificación los números impares corresponden a machos y los pares a hembras.

El número de animales estudiados fue de 38 de un total de 350, el muestreo se hizo al azar, resultando 14 machos y 24 hembras, todos fenotípicamente normales. Para el análisis citogénico se cultivaron células de sangre durante 72 horas en medios de cultivo RPMI-1640, y se usó como complemento suero bovino fetal. Se empleó como mitógeno Fitohemaglutina-M, el antibiótico utilizado fue estreptomicina y el antimicótico, Micostatín. Las células se trataron con colchicina, durante dos horas 30 minutos y posteriormente con una solución hipotónica según LUCIANI *et al.* (1966) Luego las células se fijaron con solución de metanol ácido acético 3:1. Los cromosomas comprometidos en la translocación se identificaron por homologación de las bandas G obtenidas a partir de Tripsina (Difco 1:250) al 0,1% de acuerdo con SCHERES (1972).

Resultados

De los 38 animales estudiados, (27) (20 hembras y 7 machos), presentaron un número diploide normal de 2n = 60 cromosomas, compuesto por 29 pares de autosomas, todos acrocéntricos; los cromosomas sexuales X y Y se observaron como submetacéntrico grande y submetacéntrico pequeño, respectivamente. Los 11 animales restantes, 7 machos y 4 hembras, equivalentes al 28,94% de la muestra estudiada, resultaron portadores de la translocación Robertsoniana 1/29 (cuadro 1). La coloración convencional con Giemsa evidenció la existencia de un individuo con traslocación homocigota con un complemento cromosómico de 2n = 58 cromosomas, mientras que los otros 10 portadores, presentaron la condición heterocigota con 2n = 59 cromosomas (figura 1 y 2).

Las bandas G, obtenidas, se homologaron con los patrones establecidos en la Conferencia Internacional para la Estandarización de Cariotipos Bandeados de Animales Domésticos, según FORD *et al.* (1980) la homologación de bandas corroboró las observaciones hechas al microscopio, relacionadas con la identificación de los cromosomas comprometidos en la translocación aquí reportada, por cuanto los brazos del cromosoma fusionado presentan el

mismo patrón de bandas G de los cromosomas 1 y 29 individuales (figura 3).

Entre los animales portadores, es importante resaltar la hembra N° 87.044, con una progenie de 7 descendientes, 4 hembras y 3 machos, de los cuales 4 fueron analizados citogenéticamente, resultando 3 cromosómicamente normales y uno portador de la traslocación 1/29.

Medidas administrativas tomadas por los directores de CORPOICA determinaron la suspensión repentina de la toma de muestras en los bovinos de la granja, razón por la cual no fue posible estudiar en su totalidad la progenie de la vaca en mención, así como también un número más amplio de la muestra.

Discusión

La frecuencia obtenida en la muestra estudiada (28,94%) es una de las más altas hasta ahora encontrada en bovinos, superior a las informadas por LONG (1985), quien con base en una compilación de datos de trabajos publicados, ubica a la Romagnola con 22,5% como la raza con más alta frecuencia de esta translocación, seguida de Marchigiana con 18,9%, Blonde D' Aquitaine 17% y Sueco Rojo y Blanco 13,4%.

Entre las posibles causas de esta alta frecuencia en este hato, se descarta la consanguinidad, en razón a la rigurosidad del método aplicado para la realización de los apareamientos en los experimentos en el ICA.

La alta frecuencia de la translocación 1/29 en la muestra aquí analizada, puede estar directamente relacionada con sus más cercanos ancestros, como son las razas autóctonas españolas de las cuales el Romosinuano y demás razas colombianas son descendientes.

De acuerdo con estudios citogenéticos llevados a cabo por ARRUGA y ZARAZAGA (1987), la translocación cromosómica 1/29 ha sido detectada en razas españolas autóctonas: Retinta, Rubia Gallega, De Lidia, Alistana, Parda Alpina, Morucha, Sayaguesa, Asturiana Valles, Cachena y Tudanca.

CUADRO 1
CARACTERÍSTICAS CROMOSOMÁTICAS DE LA MUESTRA DE ROMOSINUANOS EVALUADA CITOGÉNICAMENTE
HT = HETEROCIGOTA
HM = HOMOCIGOTA

Características	Número de animales			
	♂	♀	Total	%
No Portadores	7	20	27	71,05
Portadores HT	6	4	10	26,31
Portadores HM	1	–	1	2,63
Total General	14	24	38	28,94



Figura 1. Cariotipo mostrando la constitución cromosómica, 2n=59, XY -1,-29 + t(1, -29)

De acuerdo con versiones históricas, los primeros ejemplares oriundos de España eran desembarcados obligatoriamente en la isla La Española (Santo Domingo), en donde conformaban hatos superpoblados de 10.000 a 15.000 reses (Rev. El Campo, 1992), provocando por lógica cruces aleatorios entre estos hatos (alta endogamia). Esto pudo haber influido de manera positiva para la fijación de la translocación 1/29 en esas poblaciones, de donde posteriormente fueron traídos los primeros ejemplares por los conquistadores hace 500 años (Pinzón, 1977) tiempo suficiente para la fijación de este fenómeno citogenético en nuestros rebaños bovinos de ancestros españoles; por tal razón es lógico pensar que la translocación 1/29 tuvo que haber



Figura 2. Cariotipo evidenciando de la constitución cromosómica 2n=58, XY, -1, -29-29, +(1, -29)

penetrado a Colombia en su orden por: Santa Marta, Cartagena y la Guajira, lugares donde se dieron los primeros desembarcos de Bovinos en nuestro país, marcando así la ruta migratoria de Europa a Colombia de esta Fusión Céntrica.

La fertilidad hasta ahora demostrada por el ejemplar N° 87.044 evidenciada en una progenie compuesta por siete descendientes, con intervalos normales entre partos (ver anexo), supone la ausencia de estados de retorno, mortalidad embrionaria o abortos espontáneos de embriones trisómicos o monosómicos, factibles de ser formados en individuos portadores heterocigotos de la translocación 1/29 (LOGUE D.M. y HARVEY M.J.A., 1978). El comportamiento reproductivo de este animal translocado demuestra fehacientemente la alta fertilidad del mismo, y refuerza las afirmaciones de JIMÉNEZ *et al.* (1988), quienes consideran que esta raza tiene los registros de fertilidad más altos del país, comparada con otras razas de carne que explotan en el trópico.

El comportamiento en términos reproductivos de la translocación 1/29 en la referida hembra, con una probada eficiencia reproductiva, y los resultados citogenéticos



Figura 3. Cariotipo con bandas G, confirmando la translocación 1/29

hasta ahora encontrados en su progenie (4 hijos 2n=60, 1 hijo 2n=59), dejan planteado un problema de selección gamética en la gametogénesis de este animal, en términos favorables a la mayor producción de gametos n=30 cromosomas, los cuales por algún mecanismo a nivel ovocitos II, estarían siendo favorecidos.

Estos resultados no dejan de ser sorprendentes ya que en ejemplares de otras razas estudiadas, portadores de la misma translocación, evidenciaron disminución de la fertilidad. Este hecho se constituye en un contra ejemplo de lo expresado por GUSTAVSSON (1970) y POPESCU (1984), relacionado con los efectos negativos de la translocación en la reproducción. Sin embargo, es

imprescindible considerar otras variables en el caso de esta portadora, como la condición altamente seleccionada del hato del ICA, y las condiciones óptimas ambientales que podrían estar influenciando favorablemente en la fertilidad de este individuo; en consecuencia, para lograr respuestas categóricas en el aspecto reproductivo de la raza Romosinuana, es imprescindible abordar estudios comparativos con otras hembras del mismo hato y de otros, en donde las condiciones sean diferentes a las del hato de CORPOICA.

Sería de gran interés realizar estudios citogenéticos en hatos Romosinuanos en estos sitios para comparar la frecuencia de la traslocación 1/29 con el estudio del hato de CORPOICA en Montería, Córdoba. Una vez generalizado el estudio a nivel de la Costa Atlántica, sería conveniente realizar investigaciones del mismo tipo en otras razas criollas en otras regiones del país, con el fin de acopiar más evidencias que apoyen la hipótesis de la ruta migratoria de la translocación cromosómica 1/29.

Bibliografía

ARRUGA M.V. y ZARAZAGA I., 1984. Frecuency distributión of the Robertsonian Translocation (1/29) in cattle populations bred in Spain In: 6th Eur. Coll. Cytogenet . Domest. Anim. 272-288.

ARRUGA M.V. y ZARAZAGA I., 1985. Chomosome studies in Spanish Fighting bulls. Arch . Zootec. 34, (128) 49-65.

ARRUGA M.V. y ZARAZAGA I., 1986. Study on segregation of Robertsonian translocación in a homozigous bull belongin to Retinta breed. 7 th Eur. Colloq. Cytogenet . Domest. Anim. 50-58.

ARRUGA M.V. y ZARAZAGA I., 1987 La traslocación Robertsoniana 1/29 en el ganado vacuno. Su incidencia en las zonas vacunas Españolas. Genet. Iber. 39, 61-75.

BERLAND H.M., SHARMA A., CRIBIU E.P., DARRE J. y POPESCU C.P., 1988. A new case of Robertsonian translocación in cattle. Jounal of Heredity. 33-36, 79.

FORD C.E., POLLOCK D.L. y GUSTAVSSON I., 1980. Proceedings of the Fisrst International Conference of Standarisation of Domestic Animals. Reading, England. Hereditas. 92, 145-162.

GUSTAVSSON I. y ROCBORN I., 1964. Chromosome abnormality in three cases lymphatic leukaemia in cattle. Nature. 203, 990-991.

ANEXO
HIJOS PRODUCTIVOS POR LA VACA N.° 87.044 EN SIETE AÑOS DE VIDA REPRODUCTIVA

N.° de progenie	Sexo	Fecha de parto	Intervalo entre parto
1.° 90.232	H	90-III-1	378
2.° 91.213	M	91-III-14	334
3.° 92133	M	92-II-11	358
4.° 93.028	H	93-II-3	407
5.° 94.198	H	94-III-17	313
6.° 95.017	H	95-I-24	363
7.° 96.022	H	96-I-26	
Tasa de no-retorno de la hembra n.° 87.044 (JIMÉNEZ *et al.*, 1998)			358,83

GUSTAVSSON I., 1970. Economic importance of a translocation in Swedish cattle. In : Europiches Kolloquium Uber Zytogenetic in Veterimidizin und Saugetierkunde. Giessen. 108-114.

GUSTAVSSON I., 1979. Distribution and afects of the 1/29 Robertsonian Translocation in cattle. Journal of Dairy Science. Vol. 5. 825-835.

HANADA H., MARAMATSU S., ABE T., FUKASHIMA T., 1981. Robertsonian Chromosome polimorphism found in a local herd of the Japanese Black cattle. Ann. Genet. Sel. Anim. 13, 205-211.

HULTEN M., LINDSTEN J., MING- PEN- MING, FRACCARO M., 1966 The XY bivalente in human male meiosis Ann. Hum. Genet (30), 119-123.

JIMÉNEZ G.P., ACOSTA O.G., HERNÁNDEZ G.B. y CASTRO A.H., 1988. Cruzamiento de ganado Romosinuano y Cebú para la producción de carne. Tranfe. Tecnol. Oct.-Dic.

KOVACS A. MESZAROS I. SELLYI M. y VASS L., 1973. Mosaic centromeric fusión in Holstein–Friesian bull. Acta. Biol. 24, 215-220.

LOGUE D.N. And HARVEY, M.J.A., 1978. Meiosis spermatogenesis in bulls heterozygous for a presuntive 1/29 translocation. I Reprod. Fert. 54, 159-165.

LONG S.E., 1985. Centric fusion translocation in cattle. A review. Vet. Rec. 116, 516-518.

LUCIANI J.M. DEVICTOR–VUILLET y STHAL A., 1971. Hypotocic KCl: An improved method of processing human testicular tissue for meiotic chromosomes. Clinical Genetic Genetics (II), 32-16.

MORAES J.C.F., ERTFMANN B., 1986. Aplicacoes da citogenética na reproducao de mamíferos domésticos. A Hora Veterinaria. 29, 28-38.

PEDROSO DA ROCAHA G. JORGE W., 1989. Citogenética de bovinos. A Hora Veterinaria 41 (7), 629-645.

PINZÓN E.M., 1979.Ganadería Romosinuana. 137, (137), 78. Edi. TOA.

POLLOCK D.L., 1974. Chromosome studies in artificial insemination sires in Great Britain. Vet. Rec. 95, 266-267.

POPESCU C.P., 1971. Deux cas nouveaux de fusion centrique chez le bovins. Ann. Genet. Sel. Anim. 3, 521-525

POPESCU C.P. 1974. Etude du cariotype bovin par nouvelle methode cytonetique: les bandes c. 1° Congrees Mondial Genet Appliquee a l'elevage, Madrid Vol. 111. 159 - 164.

POPESCU C.P., 1978. A study of meiotic chromosome in bull carring the 1/29 translocation. Ann Biogie. Animale, Bioch. Biophys. 18 (2b), 383-389.

POPESCU C.P., 1980. Cytogenetic study on embrios sited by a bull carrier of 1/29 translocation. Ivth Eur. Collog. Cytogenet. Domest. Anim, Uppsala, 182-186

POPESCU C.P. y TEXIR M., 1984. L'Incidence des anomalies chromosomiques chez les animaux de ferme et leurs consequences economiques. Ann. Genet. 27(2), 69-72.

POPESCU C.P. y PECH A., 1991. Une bibliographie sur translocation 1/29 de bovins dans le monde (1964-1990). Ann. Zootech. (40), 271-305.

QUINTANA M. ACOSTA O. y ANCULO A., 1994. Identificación de Translocaciones Robertsonianas homocigota-heterocigota, en la raza bovina Romosinuana (Bos Taurus Taurus). MVZ-Córdoba. 1, 21-25.

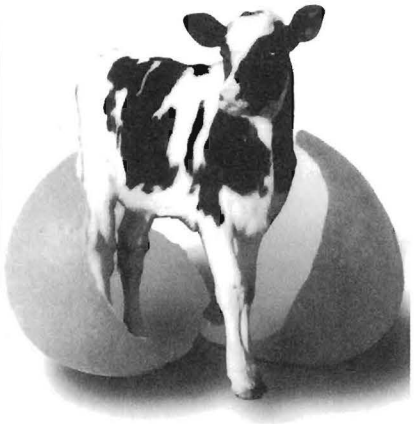
REVISTA DEL CAMPO, 92. El Espectador (artículo periodístico).1992.

SCHERES J.M., 1972. Human chromosome banding. Lancet, 1, 849.

ZARAZAGA I. y ARRUGA M.V., 1982. A Robertsonian translocation in a bullfigtinh (de lidia). Arch. Zootec. 31, 91-95.

(Aceptado para publicación el 18 de diciembre de 1998)

A ZOOTECNIA NO LIMIAR DO 3º MILÉNIO



IX CONGRESSO DE ZOOTECNIA

EXPONOR
11, 12 E 13 NOVEMBRO
1999

APEZ ASSOCIAÇÃO PORTUGUESA DOS ENGENHEIROS ZOOTÉCNICOS

Programa:

11 noviembre:
- Nutrición y Alimentación
- Rumiantes
- Porcinos
- Pequeños Rumiantes
- Acuicultura

12 noviembre:
- Animales de compañía
- La competitividad en el sector pecuario
- Ecoturismo y Cinegética
- Seguridad alimentaria y Ambiente

13 noviembre:
- Genética y Mejora
- Fisiología y Reproducción
- Economía y Sistemas de Producción
- Tecnología Alimentaria
- Producción de forrajes y pastos
- Aves y Conejos

Los resúmenes de las comunicaciones deben enviarse por carta (2 copias) y por E-mail antes del 31/07/1999 , en formato Word 6.0 para Windows a ser posible.

ORGANIZAÇÃO E SECRETARIADO DO CONGRESO

Associação Portuguesa
dos Engenheiros Zootécnicos
Direcção Regional Norte
Apartado 60
5001-909 VILA REAL
PORTUGAL
Tel.: +351 (0)59 325261
Fax: +351 (0)59 322452
E-mail: apezn@utad.pt
http://www.utad.pt/apez

ITEA (1999), Vol. 95A N.° 2, 119-130

RENDIMIENTO ANIMAL Y DINÁMICA VEGETAL EN PRADERAS DE RAIGRÁS INGLÉS/TRÉBOL BLANCO PASTADAS POR CABRITOS CACHEMIR A DIFERENTES ALTURAS DE PASTO

M. del Pozo*
I.A. Wright**
P. Colgrove**
T. Whyte**

* Consejería de Agricultura
33700 Luarca
Principado de Asturias
España

** MLURI, Craigiebuckler
Aberdeen AB15 8QH
UK

RESUMEN

Cabritos machos cachemir pastaron continuamente praderas mixtas de raigrás inglés/ trébol blanco (*Lolium perenne/Trifolium repens*) a 4 cm o a 8 cm de altura de hierba desde finales de mayo hasta finales de julio. Los cabritos alcanzaron mayores ganancias de peso vivo (PV) en el tratamiento de 8 cm que en el tratamiento de 4 cm (85,6 vs. 43,0 g PV/día; ESD = 17,78; P<0,05), obteniéndose una ganancia total extra de 314 kg PV/ha en las praderas manejadas a 8 cm. Las proporciones de trébol en el pasto aumentaron durante el pastoreo tanto en el perfil estratificado (P<0,05) como sobre la superficie de la cubierta vegetal (P<0,001) de ambos tratamientos y tuvo un efecto significativo con la altura del pasto (r^2 = 0,915; P<0,05) en los rendimientos de peso vivo del rebaño. Del estudio se concluye que cuando las coberturas de trébol en el pasto tanto en su perfil vegetativo como en su superficie oscilan entre el 20% y 40% la respuesta productiva de cabritos destetados es mayor en praderas mixtas con alturas de hierba de 8 cm que de 4 cm.

Palabras clave: Caprino, Cubierta vegetal, Trébol, Altura del pasto, Rendimiento.

SUMMARY

ANIMAL PERFORMANCE AND SWARD COMPOSITION IN PERENNIAL RYEGRASS/WHITE CLOVER PASTURES GRAZED WITH CASHMERE BUCKS AT DIFFERENT SWARD HEIGHTS

Yearling castrated cashmere bucks grazed continuously from late May until late July, mixed perennial ryegrass/white clover (*Lolium perenne/Trifolium repens*) swards maintained at either 4 or 8 cm sward surface heights. The goats achieved higher liveweight gains on the 8 cm than on the 4 cm treatment (85.6 vs. 43.3 g LV/day; SED = 17.78; P<0.05) having an overall extra benefit of 314 kg LV/ha in the 8 cm swards. The proportions of clover in the swards increased during grazing in the whole

sward (P <0.05) and on the sward surface (P <0.001) of both height treatments and their percentages plus the sward height had an effect (r^2 = 0,915; P<0.05) on the goat liveweight changes. It is concluded that responses of liveweight gain of weaned bucks to sward height are better at 8 cm than at 4 cm on mixed grass/clover swards managed with clover contents that range between 20% and 40% sward canopy composition.

Key words: Goat, Sward canopy, Clover, Sward height, Performance.

Introducción

Diversos estudios realizados en praderas mixtas de raigrás/trébol blanco en zonas de climatología húmeda y templada (McGREGOR, 1985; LAMBERT *et al.*, 1987; CASEY *et al.*, 1993; DEL POZO *et al.*, 1996 y PENNING *et al.*, 1996) han señalado que el pastoreo del ganado caprino, frente al ganado ovino, aumenta la cobertura del trébol sobre la cubierta vegetal, pudiendo beneficiarse la producción global del rebaño por ha. Por ejemplo, OSORO *et al.* (1997) y DEL POZO *et al.*, 1997a) apuntaron recientemente bajo condiciones de la cornisa cantábrica beneficios productivos en terneros y ovejas mezclados en pastoreo continuo con rebaños de caprino de cachemir. A su vez, DEL POZO *et al.* (1996) observaron mayores ganancias de peso en los corderos que fueron manejados en praderas previamente pastadas al principio del verano con cabritos cachemir que con ovino lactante. Ello puede suponer entonces, que bajo condiciones húmedas templadas, el pastoreo complementario con cabritos cachemir sea una alternativa válida para las producciones de ovino y vacuno de carne sobre praderas sembradas mixtas.

Sin embargo, la información existente sobre los efectos de la altura del pasto y de la composición de la estructura del pasto en el rendimiento del ganado caprino es muy limitada. MERCHANT y RIACH (1995) determinaron los efectos de la altura del pasto en la ingestión y en las variaciones de peso vivo de cabras cachemir manejadas sobre praderas monofitas de gramíneas, y demostraron que los niveles de ingestión y las recuperaciones de peso se incrementaban linealmente hasta una altura del pasto de 11 cm. Sin embargo, las respuestas productivas de rebaños de cabritos destetados manejados sobre praderas mixtas con trébol pudiera diferir considerablemente de los rendimientos alcanzados por el anterior estudio. Tal información es esencial si queremos introducir rebaños de cabritos en sistemas de producción en pastoreo basados en la utilización de praderas húmedas atlánticas (DEL POZO y WRIGHT, 1996). Por lo tanto, este estudio plantea determinar el efecto que sobre praderas mixtas sembradas pueda resultar del pastoreo continuo de machos cabríos manejados bajo diferentes disponibilidades de pasto en las variaciones de la composición botánica de la pradera y en el rendimiento productivo del rebaño.

Material y métodos

El experimento se realizó entre los meses de mayo y julio de 1992 en praderas de raigrás inglés/trébol blanco, sembradas en mayo de 1990 con 28 kg/ha de *Lolium perenne*, variedad Baranna y 5 kg/ha de *Trifolium repens*, variedad *Kent Wild Whi-*

te. La zona de estudio se situó en la finca experimental de Hartwood (Escocia), localizada a 200 m de altitud y con una precipitación anual y temperatura media de 1066 mm y 10,2° C respectivamente. El 5 de mayo del año experimental se abonó en el área del ensayo 12,3 kg/ha de N, 62 kg/ha de P_2O_5 y 62 kg/ha de K_2O sin realizarse posteriores aportaciones.

Desde el 26 de mayo y hasta el 22 de julio un rebaño experimental de 128 machos cabríos de raza Cachemira, castrados, de un año de edad y con un peso vivo inicial medio de 22,5 kg, fueron manejados en parcelas de 0,4 ha con una altura media de pasto disponible de 4 cm (T4) o de 8 cm (T8). Cada tratamiento de altura se replicó una vez y los cabritos se distribuyeron aleatoriamente por las parcelas en grupos equilibrados en peso vivo y condición corporal disponiendo en todo momento de agua y bloques de sales minerales.

Mediciones

La altura del pasto se controló en 50 puntos al azar dentro de cada parcela cada 4 días mediante el bastón del HFRO diseñado por BARTHRAM (1986), modificando la carga ganadera según se requiriese. A este respecto, se emplearon adicionalmente 67 cabritos de análogas edades y de similares pesos vivos y condición corporal que los del rebaño experimental.

La distribución vertical de la biomasa vegetal y su composición botánica se determinaron sin interferir el pastoreo cortando la hierba en 24 lugares al azar por parcela durante tres ocasiones: al comienzo (22 de mayo; control 1), en el medio (1 de julio; control 2) y al final del experimento (22 de julio; control 3). Para ello se utilizó la agarradera instrumental de 20 cm2 de superficie diseñado por BARTHRAM (1992). Posteriormente, cada muestra de pasto cortada a ras de suelo se subdividió en cuatro capas horizontales de 2 cm de anchura estimadas desde el suelo (0-2 cm, 2-4 cm, 4-6 cm y >6 cm), y se procedió a separar manualmente las submuestras en materia verde y muerta de raigrás inglés o de trébol blanco y en componentes de otras especies botánicas. Finalmente, se estimó el peso seco (MS) de cada submuestra tras secado en estufa durante 24 horas a 80°C. Simultáneamente, se determinó en todas las parcelas experimentales y para cada control botánico la composición de la superficie de la cubierta vegetal mediante el procedimiento descrito por DEL POZO *et al.* (1996).

En el rebaño experimental se realizaron al inicio y final del período experimental y cada día de control de vegetación, así como quincenalmente, pesadas y valoraciones de la condición corporal según la escala de 0 a 5 establecida para caprino por SANTUCCI y MAESTRINI (1985) y modificada a su vez por RUSSEL (1990).

Análisis estadístico

En la realización de los análisis de varianza y regresiones lineales se utilizó el paquete estadístico Genstat 5.2 (LAWES AGRICULTURAL TRUST, 1990), tratando el tratamiento de altura del pasto como efecto fijo en un diseño factorial 2 x 2 (2 alturas, 2 repeticiones). Los valores medios hallados en composición botánica y rendimiento animal se acompañan en el texto y en los cuadros con sus correspondientes errores estándar de la diferencia (ESD). Se establecieron regresiones lineales múltiples entre las variaciones de peso vivo ocurridas en los intervalos de control de vegetación con los cambios ocurridos en altura del pasto y

en los porcentajes de los diferentes componentes botánicos que aparecían sobre la superficie de la cubierta vegetal y en todo el perfil del estrato herbáceo.

Resultados

Altura del pasto

Aunque inicialmente los valores medios de altura de la hierba tendieron a ser levemente superiores a 4 y 8 cm, las alturas se mantuvieron cercanas a las planteadas para el estudio durante el resto del período experimental (figura 1). Así, los valores medios totales fueron de 4,8 y 9,1 cm (ESD = 0,50) para los tratamientos T4 y T8 respectivamente. En el muestreo inicial de vegetación (control 1) las biomasas herbáceas resultaron ser de 2.790 y 2.604 kg MS/ha en los tratamientos T4 y T8 respectivamente (ESD = 220,1; NS), mientras que alcanzaron respectivamente los valores de 2.379 y 3.554 kg MS/ha (ESD = 189,2; P<0,001) en el muestreo intermedio (control 2) y de 2.390 y 3.044 kg MS/ha (ESD = 206,2; P<0,001) en el muestreo final (control 3).

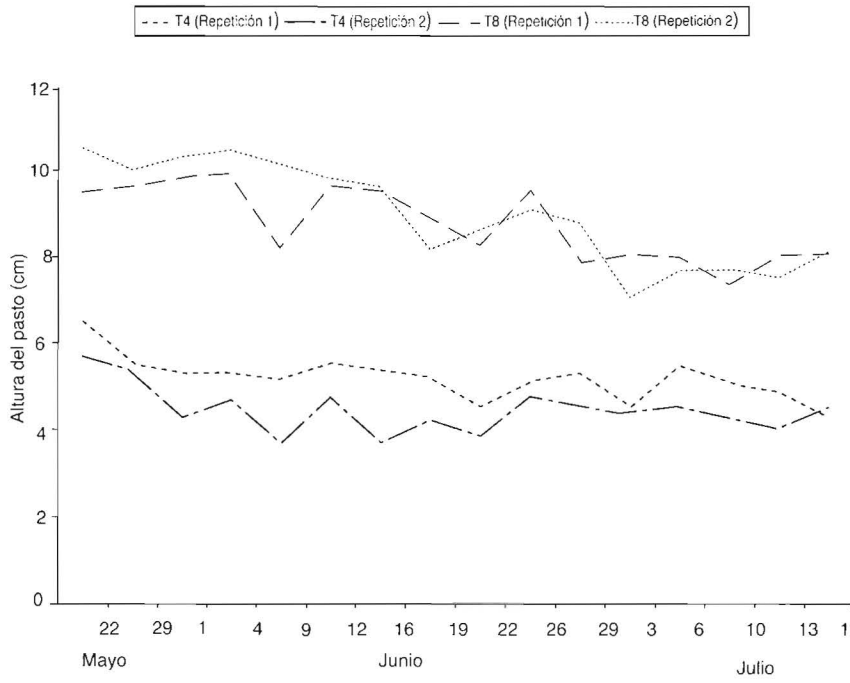


Figura 1. Altura media del pasto en cada parcela de los tratamientos de altura durante el período experimental

Figure 1. Mean sward surface height on each plot of the height treatments during the experimental grazing period

CUA DRO 1

COMPOSICIÓN BOTÁNICA (KG MS/HA) EN CADA HORIZONTE DE LOS TRATAMIENTOS DE ALTURA DEL PASTO (4 Y 8 CM) AL COMIENZO (CONTROL 1), AL MEDIO (CONTROL 2) Y AL FINAL (CONTROL 3) DEL EXPERIMENTO

TABLE 1

SWARD BOTANICAL COMPOSITION (KG DM/HA) TROUGH EACH HORIZON OF THE HEIGHT TREATMENTS (4 AND 8 CM) AT THE BEGINNING (CONTROL 1), MIDDLE (CONTROL 2) AND AT THE END OF THE TRIAL (CONTROL 3)

Altura del pasto (cm)		4				8				Significación		
Horizonte Componente	Control	0-2 cm	2-4 cm	4-6 cm	>6 cm	0-2 cm	2-4 cm	4-6 cm	>6 cm	ESD	Altura	Horizonte	Interacción
Raigrás inglés													
	1	1400	289	145	84	1324	279	112	60	46,9	NS	P<0,001	NS
Materia verde	2	1084	152	47	15	1107	326	201	221	38,5	P<0,01	P<0,001	P<0,001
	3	880	141	41	21	781	222	127	130	50,7	P<0,05	P<0,001	P<0,001
	1	170	7	1	0	179	7	3	1	12.6	NS	P<0,001	NS
Materia muerta	2	309	15	2	1	415	49	17	10	19.7	P<0,01	P<0,001	P<0,05
	3	365	15	3	1	425	54	18	17	17,2	P<0,01	P<0,001	P<0,05
Trébol blanco													
	1	308	142	113	52	308	130	67	49	58.7	NS	P<0,05	NS
Materia verde	2	555	92	17	6	498	187	112	179	70,2	P<0,05	P<0,05	P<0,001
	3	675	133	28	17	570	236	128	150	51,9	P<0,05	P<0.05	P<0,01
	1	5	0	0	0	4	0	0	0	4	NS	NS	NS
Materia muerta	2	26	2	0	0	87	11	7	4	4,5	P<0,001	P<0,001	NS
	3	32	3	1	2	74	10	4	6	6	P<0,001	P<0,001	P<0,05
	1	70	3	1	0	59	7	10	2	6,6	P<0,05	P<0,01	NS
Otras especies	2	42	6	4	3	55	21	10	35	8,4	P<0,05	P<0,01	P<0,05
	3	22	4	2	2	47	16	9	18	7,2	P<0,01	P<0,001	P<0,05

ESD = Error estándar de la diferencia de las medias.

CUADRO 2
EFECTO DE LA ALTURA DEL PASTO SOBRE EL PORCENTAJE DE CADA COMPONENTE BOTÁNICO (%MS) HALLADO EN EL PERFIL DE LA ESTRUCTURA VEGETAL PARA CADA CONTROL DE VEGETACIÓN (1, 2 Y 3)
TABLE 2
SWARD HEIGHT EFFECT ON THE DRY MATTER PERCENTAGE OF EACH BOTANICAL COMPONENT RECORDED IN THE SWARD CANOPY PROFILE AT EACH SAMPLING CONTROL (1, 2 AND 3)

Altura del pasto (cm)		Tratamientos 4	Tratamientos 8	ESD	Significación
Componente	Control				
Raigrás					
Materia verde	1	68,7	68,2	1,15	NS
	2	54,5	52,1	4,38	NS
	3	45,7	41,5	3,99	NS
Materia muerta	1	6,4	7,3	0,78	NS
	2	13,7	13,9	2,45	NS
	3	16,2	17,0	3,11	NS
Trébol					
Materia verde	1	22,1	21,3	1,08	NS
	2	28,1	27,5	3,45	NS
	3	35,2	35,4	4,97	NS
Materia muerta	1	0,2	0,2	0,08	NS
	2	1,2	3,0	0,62	P<0,05
	3	1,6	3,1	0,52	P<0,05
Otras especies	1	2,6	3,0	0,41	NS
	2	2,5	3,5	0,79	NS
	3	1,3	3,0	0,57	P<0,05

ESD = Error estándar de la diferencia de las medias.

Composición botánica

En el cuadro 1 se indica para cada período de muestreo las biomasas herbáceas de los distintos componentes del pasto existentes en los diferentes horizontes estratificados de 2 cm de cada tratamiento de altura. No existieron diferencias significativas entre las réplicas de cada tratamiento. En contraste, todos los componentes botánicos presentaron diferentes acumulaciones de material vegetal en los sucesivos estratos horizontales de la cubierta vegetal de ambos tratamientos de altura. Así, el material verde o senescente de raigrás y trébol se acumuló principalmente en los horizontes más cercanos al suelo del pasto (0-2 cm y 2-4 cm), aunque el tratamiento T8 respecto al tratamiento T4 presentó en los horizontes más superficiales (4-6 cm y >6 cm) mayores acumulaciones de raigrás y trébol verde (P<0,05). La biomasa total de trébol

CUADRO 3
EFECTO DE LA ALTURA DEL PASTO SOBRE EL PORCENTAJE DE CADA COMPONENTE BOTÁNICO MEDIDO EN LA SUPERFICIE DE LA CUBIERTA VEGETAL PARA CADA CONTROL DE VEGETACIÓN (1, 2 Y 3)

TABLE 3
SWARD HEIGHT EFFECT ON THE DRY MATTER PERCENTAGE OF EACH BOTANICAL COMPONENT RECORDED ON THE SWARD SURFACE AT EACH SAMPLING CONTROL (1, 2 AND 3)

Altura del pasto (cm)		Tratamientos 4	8	ESD	Significación
Componente	Control				
Raigrás					
Materia verde	1	64,2	57,3	2,35	NS
	2	55,4	55,3	6,73	NS
	3	47,6	42,0	6,34	NS
Materia muerta	1	2,8	1,5	1,27	NS
	2	11,0	6,2	1,05	P<0,01
	3	10,3	9,2	4,21	NS
Trébol					
Materia verde	1	31,7	38,6	4,82	NS
	2	30,1	31,8	6,02	NS
	3	39,4	43,6	4,32	NS
Materia muerta	1	0,1	0,2	0,04	NS
	2	1,1	1,7	0,48	NS
	3	1,2	1,8	0,74	NS
Otras especies	1	1,2	2,4	0,97	NS
	2	2,4	5,0	0,52	P<0,001
	3	1,5	3,4	0,75	P<0,05

ESD = Error estándar de la diferencia de las medias.

presente en el pasto se incrementó desde 620 y 559 kg MS/ha en el control 1 hasta 891 y 1179 kg MS/ha en el control 3 para los tratamientos T4 y T8 respectivamente.

Los cuadros 2 y 3 muestran los porcentajes de cada componente botánico en el perfil de la cubierta vegetal y en la superficie del pasto respectivamente. No existieron inicialmente diferencias significativas entre los tratamientos de altura. El porcentaje de trébol vegetativo, que representaba inicialmente entre el 91% y el 99% de la fracción de trébol en el perfil de la cubierta vegetal, aumentó (P<0,05) hasta el 36,8% (T4) y 38.6% (T8) del control 3 mientras que el porcentaje de raigrás vegetativo disminuyó de 68,7% (T4) y 68,2% (T8) hasta el 45,7% (T4) y el 41,5% (T8) (P<0,05). A su vez , las proporciones de raigrás y trébol senescente también se incrementaron en los diferentes perfiles del pasto (P<0,05 y P<0,01 respectivamente). Similarmente a lo

hallado sobre los perfiles vegetativos, la presencia de trébol verde se incrementó muy significativamente (P<0,001) sobre la superficie del pasto de ambos tratamientos de altura mientras que la proporción de raigrás verde disminuyó (P<0,05). Además, los porcentajes de material senescente de raigrás y de trébol aumentaron en la superficie de ambos tratamientos de altura (P<0,05), particularmente desde el control inicial hasta el control 2.

La altura del pasto no presentó un efecto significativo en los porcentajes de material de trébol y raigrás verde, de raigrás senescente y de otras especies botánicas acumulados en las diferentes cubiertas vegetales, aunque en contraste, los porcentajes de materia muerta de trébol fueron mayores en los perfiles de aquellas praderas mantenidas a 8 cm que en aquellas mantenidas a 4 cm (P<0,05 en los controles 2 y 3 respectivamente).

Rendimiento animal

El cuadro 4 presenta los valores medios de las variaciones ponderales, de condición corporal y producciones por ha obtenidas en el rebaño durante el período experimental. Durante los 57 días que duró el experimento, el peso vivo de los cabritos aumentó en 2,4 kg/cabeza en el tratamiento T4 mientras que en el tratamiento T8 se incrementó en 4,9 kg/cabeza. Los cabritos mejoraron su condición corporal inicial, aunque dicho incremento no fue significativamente diferente entre ambos tratamientos.

Cuando se consideró el número de cabritos existentes por parcela (experimentales + adicionales), la carga media fue similar en ambos tratamientos de altura (80 vs. 74 cabritos/ha en los tratamientos T4 y T8 respectivamente, ESD = 4,4; NS). Debido a que la ganancia media individual de peso vivo fue mayor en las parcelas del trata-

CUADRO 4
EFECTO DE LA ALTURA DEL PASTO SOBRE LAS VARIACIONES DE PESO Y RENDIMIENTO DEL REBAÑO CAPRINO
TABLE 4
SWARD HEIGHT EFFECT ON GOAT LIVEWEIGHT CHANGE AND HERD PERFORMANCE

	Tratamientos			
Altura del pasto (cm)	4	8	ESD	Significación
Peso vivo inicial (kg PV)	22,2	22,7	7,9	NS
Condición corporal inicial (unidades)	2,2	2,3	0,05	NS
Variaciones de peso vivo (g PV/día)	42,3	85,6	17,78	P<0,05
Variaciones de c. corporal (unidades)	0,27	0,32	0,065	NS
Números de día de pastoreo (días/ha)	8493	7866	270	P<0,05
Rendimiento productivo (kg PV/ha/día)	6,3	11,8	2,98	P<0,05

ESD = Error estándar de la diferencia de las medias.

miento T8 la producción total obtenida fue significativamente más alta en el tratamiento T8 que en el tratamiento T4 (359 vs. 673 kg PV/ha; ESD = 171,4; P<0,05).

Los cambios de peso vivo ocurridos en los cabritos machos de ambos tratamientos de altura entre los controles de experimentación también estuvieron influenciados además de por la altura del pastoreo por el porcentaje de trébol verde presente en el perfil estratificado y por el presente en la superficie del pasto mediante la ecuación multilineal (r^2 =0,915; P<0,05):

$$Y = 63,9 (\pm 50,71) - 10,0 (\pm 8,52) X_1 - 9,58 (\pm 7,20) X_2 + 79,6 (\pm 24,42) X_3$$

(Ecuación 1)

donde Y = variación de peso vivo (g/día);

X_1 = porcentaje de trébol verde presente en el perfil estratificado del pasto (%MS);

X_2 = porcentaje de trébol verde presente en la superficie del pasto (%MS);

X_3 = altura del pasto (cm).

Entre las diferentes variables utilizadas (X_1, X_2 y X_3) las correlaciones existentes no eran significativas (P>0,05). La adición en la ecuación de regresión de los porcentajes de otros componentes del pasto no mejoraba significativamente la predicción obtenida.

Discusión

Como consecuencia de la imposición de diferentes alturas de pastoreo las diferencias en rendimientos de biomasa aumentaron entre los tratamientos para los controles experimentales 2 y 3.

El pastoreo del caprino aumentó las proporciones de trébol vegetativo presente en el pasto. Además, se consiguieron elevadas proporciones de componentes vegetativos en los estratos más superiores de la cubierta vegetal de ambos tratamientos de altura. Los cambios originados en la distribución estratificada de la estructura vegetal de ambos tratamientos de altura concuerdan con los hallados por DEL POZO *et al.* (1995a y 1995b) en praderas sembradas con raigrás y trébol y manejadas a 6 cm de altura con cabras cachemir y con los señalados por CASEY *et al.* (1993) en praderas mixtas manejadas con cabras angora. En praderas sembradas, el caprino parece que selecciona preferentemente el raigrás frente al trébol (DEL POZO *et al.* 1997b), comportamiento que favorecería la presencia del trébol frente a la del raigrás en los diferentes horizontes del pasto. El porcentaje de trébol blanco que se acumuló en las praderas hacia el final del experimento (aproximadamente alrededor del 35%) es mayor que el que se esperaría de praderas similares manejadas con ovino en pastoreo continuo (aproximadamente entre el 10% y el 20%) (DEL POZO *et al.* 1996). Análogos incrementos de contenido en trébol en pastos aprovechados por caprino frente a pastos manejados con ovino han sido observados por BOWN *et al.* (1989), COLLINS (1989) y TOWNSEND y RADCLIFFE (1990). Similarmente a lo hallado en el presente estudio, DEL POZO *et al.* (1997a) señalaron en praderas de 6 cm y 8 cm de altura y manejadas durante la primavera con rebaños mixtos de ovino y caprino, incrementos de la proporción de trébol en las capas más superficiales del pasto. El caprino frente al ovino defolia más superficialmente la cubierta vegetal del pasto debido a su morfología bucal (GONG *et al.* 1993), lo que permitiría al material foliar del trébol sufrir menos presión defoliadora y competir más

eficazmente con el raigrás por ocupar las posiciones superiores de la cubierta vegetal.

La ausencia de diferencias significativas en ambos tratamientos de altura de los porcentajes de trébol presente en la cubierta vegetal es similar a la señalada por ORR *et al.* (1990) y por BARTHAM *et al.* (1992) con ovino en pastoreo. Ninguno de dichos estudios realizados sobre praderas de raigrás/trébol encontraron diferencias consistentes en contenido de trébol según variase la altura del pasto.

Las mayores recuperaciones de peso ocurridas en los cabritos que eran manejados sobre 8 cm concuerda con lo encontrado por BOWN *et al.* (1989) y por TOWNSED y RADCLIFFE (1990) con cabras angora pastando praderas de raigrás/trébol y por MERCHANT y RIACH (1995) con cabras cachemir manejadas sobre praderas monofitas de gramíneas. Las menores ganancias de peso halladas en las parcelas del pasto mantenidas a alturas de hierba de 4 cm son probablemente debido a las menores ingestiones de hierba alcanzadas por el rebaño experimental. Así, MERCHANT y RIACH (1995) encontraron menores recuperaciones de peso con alturas inferiores de 6 cm mientras que HUCHES *et al.* (1984) y LU (1988) señalaron en sus trabajos disminuciones en la capacidad ingestiva del caprino al reducirse en el pasto la disponibilidad del material foliar de raigrás.

Las recuperaciones de peso se vieron afectadas negativamente (Ecuación 1) con el aumento de la proporción del trébol tanto en toda la cubierta vegetal como en su superficie. STEVENS *et al.* (1994) encontraron en cabras angoras disminuciones de hasta el 41% en las ganancias de peso vivo cuando pastaban praderas con altas proporciones de trébol blanco, alcanzando máximos rendimientos cuando el porcentaje de trébol en la biomasa vegetal era menor del 40%. La figura 2 compara la relación existente entre la variación de peso vivo en ganado caprino cachemir y la altura del pasto determinada en los experimentos de MERCHANT y RIACH (1995), de DEL POZO *et al.* (1997a) y de nuestro estudio. Los resultados de dichos estudios sugieren la alta sensibilidad del caprino a la disponibilidad del pasto. Además, las relaciones existentes entre altura del pasto y rendimiento productivo son similares tanto con cabras secas manejadas sobre praderas de gramíneas a similares alturas del pasto como con cabritos destetados pastando praderas de raigrás/trébol que se manejen con coberturas intermedias de trébol de entre el 20% y el 40%. Para porcentajes superiores de trébol parece preferible que el caprino se integrase en pastoreo con otras especies como el ovino o el vacuno para de esta manera aprovechar y controlar más eficazmente las acumulaciones de biomasa del trébol en la cubierta vegetal.

Conclusión

Los cabritos machos cachemir que pastan praderas mixtas de raigrás inglés/trébol blanco obtienen mayores ganancias de peso vivo con alturas de hierba mantenidas a 8 cm que a 4 cm aumentando en la cubierta vegetal de ambos tratamientos la presencia de trébol verde. Sin embargo, el balance de trébol en la estructura del pasto afecta a los cambios de peso vivo del rebaño, por lo que se sugiere la oportunidad del pastoreo mixto del caprino con otra especie de diferente comportamiento ingestivo cuando la cobertura del trébol en el pasto sea alta.

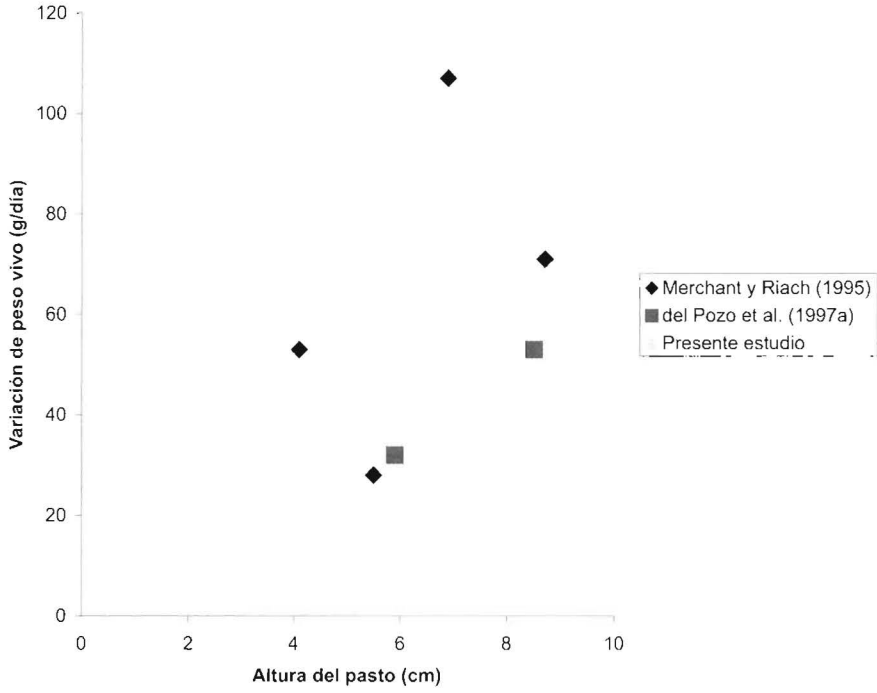


Figura 2. Efecto de la altura del pasto en las variaciones de peso del ganado caprino cachemir
Figure 2. Effect of sward surface height on liveweight gain of cashmere goats

Agradecimientos

Al INIA por la financiación de la beca doctoral de M. del Pozo en el MLURI. Al Scottish Office Agricultural and Fisheries Department por su apoyo económico al proyecto de investigación y al Dr. A. Abecia por su ayuda en la realización de las gráficas del estudio.

Bibliografía

BARTHRAM G.T., 1986. Experimental techniques: the HFRO sward stick. HFRO Biennial Report 1984-85, 29-30.

BARTHRAM G.T., 1992. New equipment for determining the vertical distribution of herbage mass in pasture. Third Research Conference of the British Grassland Society, 17-18. Antrim, Irlanda del Norte.

BARTHRAM G.T., GRANT S.A., ELSTON D.A., 1992. The effects of sward height and nitrogen fertilizer application on changes in sward composition, white clover growth and the stock carrying capacity of an upland perennial ryegrass/white clover sward grazed by sheep for four years. Grass Forage Sci., 47, 326-341.

BOWN M.D., MCCALL D.G., SCOTT M.L., WATSON T.G., DOW B.W., 1989. The effect of integrated grazing of goats, sheep and cattle on animal productivity and health on high-producing hill country pastures. Proc. N. Z. Soc. Anim. Prod., 49, 165-169.

CASEY M.J., LUCAS R.J., STEVENS D.R., 1993. Vertical distribution of botanical components in four pasture mixtures grazed solely by goats. Proc. XVII International Grassland Congress, 882-883. Palmerston North, Nueva Zelanda.

COLLINS H.A., 1989. Single and mixed grazing of cattle, sheep and goats. Tésis doctoral, 195. Lincoln College, Nueva Zelanda.

DEL POZO M., OSORO K., MARTÍNEZ A., 1997a. Sward height effects on sward composition and animal performance in grass/clover swards co-grazed by sheep and goats. Proc. XVIII International Grassland. Congress. Canadá.

DEL POZO M., WRIGHT I., 1996. Integration of sheep and goats in grazing systems on grass/clover swards. The nutrition and grazing ecology of speciality fibre producing animals. EFFN, Occassional Publication, 3, 151-161.

DEL POZO M., WRIGHT I., WHYTE T., 1995a. Efecto del pastoreo secuencial por vacuno, ovino y caprino en la disponibilidad horizontal de pastos de raigrás-trébol blanco. ITEA-AIDA, 16, 162-164.

DEL POZO M., WRIGHT I., WHYTE T., 1995b. Efecto del pastoreo secuencial por vacuno, ovino y caprino en la estructura vertical de pastos de raigrás-trébol blanco. ITEA-AIDA, 16, 165-167.

DEL POZO M., WRIGHT I., WHYTE T., 1997b. Diet selection by sheep and goats and sward composition changes in a ryegrass/white clover sward previously grazed by cattle, sheep or goats. Grass. For. Sci., 52, 278-290.

DEL POZO M., WRIGHT I., WHYTE T., COLGROVE P., 1996. Effects of grazing by sheep or goats on sward composition in ryegrass/white clover pastures and on subsequent performance of weaned lambs. Grass. For. Sci., 51, 142-154.

GONG Y., HODGSON J., LAMBERT M.G., CHU A.C.P., GORDON I.L., 1993. Comparison of bite weight and bite dimensions of sheep and goats grazing a range of grasses and clovers. Proc. XVII International Grassland Congress, 726-728. Palmerston North, Nueva Zelanda.

HUGHES T.P., SYKES A.R., POPPI D.P., 1984. Diet selection of young ruminants in late spring. Proc. N. Z. Soc. Anim. Prod., 44, 109-112.

LAMBERT M.G., CLARK D.A., BETTERIDGE K., 1987. Grazing behaviour of goats on weed infested hill pastures in New Zealand. Proc. IV International Conference on Goats, 2, 1307.

LU C.D., 1988. Grazing behaviour and diet selection of goats. Small Rumin. Res., 1, 205-216.

MCGREGOR B.A., 1985. Complementary grazing of goats and sheep in the temperate zone. Proc. 1st International Cashmere Seminar, 103-123. Australian National University, Camberra.

MERCHANT M., RIACH D., 1995. The intake and performance of cashmere goats grazing sown swards. Grass Forage Sci., 49, 429-438.

ORR R.J., PARSONS A.J., PENNING P.D., TREACHER T.T., 1990. Sward composition, animal performance and the potential production of grass/white clover swards continuously grazed by sheep. Grass Forage Sci., 45, 325-336.

OSORO K., DEL POZO M., MARTÍNEZ A., 1997. Post-weaning performances of yearling calves under mixed grazing with goats in grass/clover swards. Proc. XVIII International Grassland Congress. Canadá.

PENNING P.D., JOHNSSON R.H., OORR R.J., 1996. Effects of continuous stocking with sheep or goats on sward composition and animal production from a grass and white clover pasture. Small Rumin. Res., 21,19-29.

RUSSEL A.J.F., 1990. Body condition scoring of goats. Scotish Cashmere Producers Association Newsletter, Issue 10, 3.

SANTUCCI P., MAESTRINI O., 1985. Body conditions of dairy goats in extensive production: Method of estimation. Ann. Zootech., Abstract, 34, 473-474.

STEVENS D.R., BAXTER G.S., CASEY M.J., MILLER K.B., LUCAS R.J., 1994. A response of angora-type goats to increases of legume and chicory content in mixed pastures. Proc. XVII International Grassland Congress, 1300-1301. Palmerston North, Nueva Zelanda.

TOWNSEND R.J., RADCLIFFE J.E., 1990. Lamb growth rates improve as goat to sheep ratio increases. Proc. N.Z. Grassl. Assoc., 52, 115-118.

(Aceptado para publicación el 21 de diciembre de 1998)

ITEA (1999). Vol. 95A N.° 2, 131-142

AJUSTE Y COMPARACIÓN DE CURVAS DE CRECIMIENTO

A. Blasco*
L. Varona**

* Departamento de Ciencia Animal
Universidad Politécnica de Valencia
Apartado 22012
46071 Valencia
España

** UDL - IRTA
Rovira Roure, 177
Lleida
España

RESUMEN

En este artículo se delimitan las hipótesis que se utilizan en los modelos de crecimiento aplicándolo al caso de la función de Gompertz. Se proponen dos formas de ajuste para esta función, siguiendo los procedimientos de las dos principales escuelas de inferencia, la frecuentista y la bayesiana, y se discute la comparación de curvas. Aunque el artículo está centrado en la curva de Gompertz, las conclusiones, así como los procedimientos, son inmediatamente generalizables a cualquier curva de crecimiento.

Palabras clave: Curvas de crecimiento, Ajustes no lineales, Gompertz.

SUMMARY
FITTING AND COMPARISON OF GROWTH CURVES

In this paper, the underlying hypothesis of growth models are discussed, using the Gompertz growth curve. Two ways of fitting this curve are proposed, according to the procedures of the main inference schools: frequentist and bayesian. Curves comparison is also discussed. Although focused in the Gompertz growth curve, the procedures and results exposed in the paper can be applied to all growth curves.

Key words: Growth curves, Non linear adjustment, Gompertz.

Introducción

El ajuste de curvas de crecimiento es complicado cuando se utiliza la estadística clásica, y más complicado aún es la comparación entre dos curvas de crecimiento. Habitualmente hay que realizar hipótesis más o menos violentas para ajustar las curvas, hipótesis que en muchas ocasiones se admiten de forma implícita, y a veces sin ser conscientes de las consecuencias. La comparación de curvas es un problema complejo de estadística no lineal. Una revisión de los distintos tipos de curvas, la significación biológica de sus parámetros y

sus problemas de ajuste se encuentra en RICHARDS (1969). En este artículo se pretende delimitar con claridad cuáles son las hipótesis que se utilizan en los modelos de crecimiento y proponer dos formas de ajuste, siguiendo las dos principales escuelas de inferencia, la frecuentista y la bayesiana. Para no hablar en términos generales, difíciles en muchos casos de imaginar, nos ceñiremos, por su complejidad, a una de las curvas de crecimiento más usadas en ganadería, la de Gompertz, probando que los resultados pueden ser generalizados a cualquier curva.

Notación

Mayúsculas negrita, (**A**) con o sin subíndices ($\mathbf{G}_p$), son matrices.

Minúsculas negrita, (**u**) con o sin subíndices ($\mathbf{u}_a$), son vectores.

y: vector columna.

y': vector fila.

El resto son escalares.

El modelo

Tomemos la función de Gompertz, probablemente la más usada en la descripción del crecimiento de aves, cerdos y conejos. En el modelo, cada individuo i tiene una curva de crecimiento distinta. Cada individuo dispone de varios datos, tomados cada cierto tiempo j (por ejemplo, cada semana).

$$y_{ij} = a_i \bullet \exp\left[-b_i \bullet \exp\left(-k_i \bullet t_j\right)\right] + \varepsilon_{ij} \qquad (1)$$

Sobre los parámetros a_i, b_i, k_i, actúan efectos ambientales (estación, temperatura, tamaño de la camada en la que nació el individuo, sexo, etc.) que pueden estar correlacionados. Cada individuo tiene un valor genético para cada parámetro, que lógicamente está correlacionado con el valor genético de sus parientes. Si representamos por **a**, **b**, **k**, los vectores con los parámetros de todos los individuos,

$$\mathbf{a} = \mathbf{X}\beta_a + \mathbf{Z}\mathbf{u}_a + \mathbf{e}_a$$

$$\mathbf{b} = \mathbf{X}\beta_b + \mathbf{Z}\mathbf{u}_b + \mathbf{e}_b$$

$$\mathbf{k} = \mathbf{X}\beta_k + \mathbf{Z}\mathbf{u}_k + \mathbf{e}_k$$

Para evitar innecesarias complicaciones, asumimos que las matrices de diseño **X**, **Z** son las mismas (esto es, suponemos que si hay un efecto ambiental como el de estación, éste afecta a los tres parámetros, aunque sea de forma diferente), lo que permite simplificar la notación:

$$\mathbf{p} = \mathbf{X}\beta + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{e}$$

donde,

$\mathbf{p}' = [\ \mathbf{a}'\ ,\ \mathbf{b}'\ ,\ \mathbf{k}'\ ]$ es el vector de parámetros,

$\beta' = [\ \beta'_a\ ,\ \beta'_b\ ,\ \beta'_k\ ]$ es el vector de efectos ambientales sistemáticos,

$\mathbf{u}' = [\ \mathbf{u}'_a\ ,\ \mathbf{u}'_b\ ,\ \mathbf{u}'_k\ ]$ es el vector de efectos genéticos,

$\mathbf{e}' = [\ \mathbf{e}'_a\ ,\ \mathbf{e}'_b\ ,\ \mathbf{e}'_k\ ]$ es el vector de efectos aleatorios,

el vector **e** no incluye los errores de ajuste, que son los ε_{ij} de la ecuación (1), sino que pretende reflejar el hecho de que las curvas de crecimiento de los animales pueden estar afectadas por factores aleatorios no considerados en el modelo. Esto es distinto a que un dato concreto tomado sobre un animal en un momento dado se aleje de la curva de crecimiento de este animal debido a factores aleatorios relacionados con

el muestreo (por ejemplo, se toma el dato justo cuando acaba de comer el animal).

Desde un punto de vista frecuentista se considera β como un conjunto de efectos fijos, pero desde un punto de vista bayesiano se debe intentar encontrar una función que represente la opinión que se tiene a priori en función de la información previa disponible. Una forma sencilla de hacer esto es suponer que

$$\beta \sim N(\mathbf{m}_\beta, \mathbf{V}_\beta)$$

donde $\mathbf{m}_\beta$, $\mathbf{V}_\beta$ son subjetivas e intentan dar lugar a una función Normal que represente el estado de creencias previas. Dada la dificultad de hacerlo en el caso multivariante, habitualmente $\mathbf{V}_\beta$ será una matriz diagonal (ver BLASCO, 1998 para una discusión sobre este punto).

Se considera que $\mathbf{u} \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{G})$

donde,

$$\mathbf{G} = \begin{bmatrix} \mathbf{G}_a & \mathbf{G}_{ab} & \mathbf{G}_{ak} \\ & \mathbf{G}_b & \mathbf{G}_{bk} \\ & & \mathbf{G}_k \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{A}\sigma^2_{Ga} & \mathbf{A}\sigma_{Gab} & \mathbf{A}\sigma_{Gak} \\ & \mathbf{A}\sigma^2_{Gb} & \mathbf{A}\sigma_{Gbk} \\ & & \mathbf{A}\sigma^2_{Gk} \end{bmatrix} = \mathbf{A} \otimes \mathbf{G}_p$$

donde **A** es la matriz de parentesco de los individuos, y $\mathbf{G}_p$ la matriz de varianzas-covarianzas genéticas de los parámetros a, b, k,

$$\mathbf{G}_p = \begin{bmatrix} \sigma^2_{Ga} & \sigma_{Gab} & \sigma_{Gak} \\ & \sigma^2_{Gb} & \sigma_{Gbk} \\ & & \sigma^2_{Gk} \end{bmatrix}$$

Se considera que $\mathbf{e} \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{R})$

donde

$$\mathbf{R} = \begin{bmatrix} \mathbf{R}_a & \mathbf{R}_{ab} & \mathbf{R}_{ak} \\ & \mathbf{R}_b & \mathbf{R}_{bk} \\ & & \mathbf{R}_k \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{I}\sigma^2_{Ra} & \mathbf{I}\sigma_{Rab} & \mathbf{I}\sigma_{Rak} \\ & \mathbf{I}\sigma^2_{Rb} & \mathbf{I}\sigma_{Rbk} \\ & & \mathbf{I}\sigma^2_{Rk} \end{bmatrix} = \mathbf{I} \otimes \mathbf{R}_p$$

donde **I** es la matriz de identidad, y $\mathbf{R}_p$ la matriz de varianzas-covarianzas de los efectos aleatorios no sistemáticos de los parámetros a, b, k.

$$\mathbf{R}_p = \begin{bmatrix} \sigma^2_{Ra} & \sigma_{Rab} & \sigma_{Rak} \\ & \sigma^2_{Rb} & \sigma_{Rbk} \\ & & \sigma^2_{Rk} \end{bmatrix}$$

Esto es, se considera que los efectos aleatorios no sistemáticos que actúan sobre a, b, k, pueden estar relacionados entre sí para cada individuo, pero que no hay correlaciones entre efectos de distintos individuos; es decir, que para un individuo i

$$r(e_{ai}, e_{bi}) \neq 0 \; ; \; r(e_{ai}, e_{ki}) \neq 0 \; ; \; r(e_{ki}, e_{bi}) \neq 0$$

mientras que para dos individuos i, j,

$$r(e_{ai}, e_{aj}) = 0 \; ; \; r(e_{ai}, e_{bj}) = 0 \; ; \text{ etc.}$$

Es razonable suponer que habrá una cierta correlación entre parámetros, por ejemplo, si uno representa la tasa de crecimiento (k) y otro el peso adulto (a) es difícil suponer que no estén relacionados. Si se quiere suponer que hay correlaciones entre individuos, es menester incluir un nuevo efecto aleatorio que las considere, aunque no hay motivos para pensar que deban existir.

Por tanto, se considera que,

$$(\mathbf{p} \mid \beta) \sim N(\mathbf{X}\beta \, , \, \mathbf{Z'GZ} + \mathbf{R})$$

$$(\mathbf{p} \mid \beta, \mathbf{u}) \sim N(\mathbf{X}\beta + \mathbf{Zu} \, , \, \mathbf{R}) \qquad (2)$$

Se considera, finalmente, que los errores de estimación ε_{ij} se distribuyen de forma Normal con media cero y varianza que va aumentando con el tiempo. La razón es que la varianza está ligada a la media del carácter: cuando los animales son jóvenes, todos los datos que se recogen se agrupan en torno a valores pequeños, y conforme los animales crecen la dispersión aumenta por un efecto de escala. Al llegar al estado

adulto, las medidas sucesivas que se toman tienen la misma dispersión. Si hemos considerado que la varianza aumenta con la media y ésta última lo hace con arreglo a una curva de crecimiento, podemos considerar que la varianza o que la desviación típica también aumentan con arreglo a una curva de crecimiento. De hecho el modelo es muy flexible, la mayor o menor linearidad de la pendiente que describe el crecimiento de la varianza estará determinada por los parámetros de la curva. Por tanto,

$$\varepsilon \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{V})$$

donde,

$$\mathbf{V} = \begin{bmatrix} \mathbf{D} & \mathbf{0} & \dots & \dots & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{D} & & & . \\ . & & . & & . \\ . & & & . & . \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \dots & \dots & \mathbf{D} \end{bmatrix} \qquad (3)$$

donde **D** es una matriz diagonal correspondiente a los datos de un individuo,

$$\mathbf{D} = \begin{bmatrix} \sigma_1^2 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \sigma_2^2 & & . \\ . & & . & . \\ 0 & \dots & \dots & \sigma_j^2 \end{bmatrix}$$

donde,

$$\sigma_j = a_\varepsilon \bullet \exp\left[-b_\varepsilon \bullet \exp\left(-k_\varepsilon \bullet t_j\right)\right]$$

Es decir, se considera que los errores de estimación no están relacionados ni entre individuos ni entre dos medidas consecutivas de un individuo. Aunque es obvio que hay autocorrelación entre dos medidas sucesivas de un individuo, ésta ha sido tenida en cuenta al incluir efectos ambientales y genéticos en los parámetros, por lo que los errores no deben estar autocorrelacionados. Si hubiera otras fuentes de autocorrelación, deberían ser tenidas en cuenta en el modelo de los parámetros a, b, k. Si no es posible, porque se considera que hay efectos ambientales similares entre dos medidas sucesivas que pueden no estar recogidos en el modelo y que afectan al error de estimación, puede modificarse **D** para incluir covarianzas entre medidas sucesivas. Cómo hacerlo es un tanto arbitrario, pero suele suponerse que dos medidas sucesivas están correlacionadas con una correlación ρ, por lo que la primera y la tercera medida lo está con una correlación ρ^2, la primera y la cuarta con ρ^3, etc. Si las medidas no son tomadas de forma regular en el tiempo, hay que tenerlo en cuenta al definir la estructura de los errores.

Se considera también que las desviaciones típicas del error aumentan con el tiempo con arreglo a una curva de Gompertz de parámetros a_ε, b_ε, k_ε, y que son las mismas para todos los individuos. Para simplificar la notación, llamaremos

$$\mathbf{p'}_\varepsilon = [a_\varepsilon, b_\varepsilon, k_\varepsilon]$$

no consideraremos que sobre estos parámetros ejerzan su influencia factores genéticos ni ambientales sistemáticos.

Se desea estimar:

1) Los parámetros a_i, b_i, k_i, de cada individuo.

2) Los parámetros a, b, k, medios de la población.

3) Los parámetros genéticos de a, b, k (esto es, sus heredabilidades y correlaciones genéticas).

4) La diferencia entre parámetros a_i, b_i, k_i de dos individuos o entre los parámetros a, b, k medios de dos poblaciones.

5) Los efectos ambientales que se ejercen sobre los parámetros a, b, k.

6) Los parámetros a_ε, b_ε, k_ε que describen la evolución de la desviación típica del error de ajuste con el tiempo.

Solución frecuentista

1. Problemas de estimación

Ajustar esta curva presenta las siguientes dificultades:

1.1. *No existe una representación lineal de la curva*

Aunque se tomen logaritmos para hacer desaparecer un exponente, queda siempre una parte exponencial. Esto significa que o bien debe ajustarse mediante regresión no lineal o bien debe utilizarse alguna aproximación lineal, normalmente basada en una serie de Taylor. En cualquier caso, los ajustes no lineales se resuelven también por aproximaciones lineales usando habitualmente series de Taylor.

1.2. *En el caso de linealizar tomando logaritmos, el tratamiento de error de ajuste obliga a hipótesis forzadas*

Pongamos un ejemplo más simple, ajustar la curva exponencial

$$y = a \cdot \exp(-b \cdot t) + \varepsilon$$

pero esto impide linealizar la ecuación tomando logaritmos, por lo que se suele proponer el modelo,

$$y = a \cdot \exp(-b \cdot t) \cdot \exp(\varepsilon) = a \cdot \exp(-b \cdot t + \varepsilon)$$

que es fácilmente linealizable y se ajusta sin problemas por regresión simple,

$$\ln y = \ln a - b \cdot t + \varepsilon$$

pero que obliga a considerar que los errores son multiplicativos y exponenciales.

1.3. *Se desconocen las distribuciones de las estimas de los parámetros. No es posible comparar curvas de crecimiento*

Se sabe que los estimadores de los coeficientes de regresión se distribuyen como t-Student, pero en una regresión no lineal no se sabe qué distribución tienen los estimadores de los coeficientes a, b, k de la curva de crecimiento, lo que tiene la fatal consecuencia de *impedir la comparación de curvas*. Si se hacen transformaciones nos encontramos con el problema de que al deshacerlas, el antilogaritmo del error estándar de un coeficiente no es el error estándar del coeficiente. Por ejemplo, en la ecuación de Brody, una vez estimados b y [ln a], se desea saber el valor de a y para ello se toma el antilogaritmo de [ln a], pero el error estándar de a no se obtiene hallando el antilogaritmo del error estándar de [ln a].

1.4. *La corrección por efectos sistemáticos es oscura o imposible*

Se supone que el hecho de nacer en una camada numerosa, o de pertenecer a uno u otro sexo, afectan al peso adulto y a los parámetros b y k de forma distinta. Cómo hacer estas correcciones es oscuro, y habitualmente se ha preferido trabajar con datos precorregidos que no han tenido en cuenta que el efecto sistemático puede afectar de forma diferente a uno u otro parámetro de la curva, aparte de no considerar los errores cometidos en la precorrección en el resultado final.

1.5. *No se tiene en cuenta el parentesco, lo que altera la estructura de los errores*

Por métodos clásicos no está claro cómo incluir el efecto del parentesco en el ajuste a cada parámetro. Los modelos de regresión aleatoria, en la que cada parámetro es (o lleva asociada) una variable aleatoria

pretenden resolver parcialmente el problema, pero se encuentran la dificultad de que en ese caso los parámetros cambian de valor en función de la información disponible (i.e.: si hay pocos datos su valor se aproxima a cero). Es frecuente que en el ajuste de curvas de crecimiento no todos los individuos tengan datos hasta el final de la toma de medidas, por lo que hay parámetros mejor estimados que otros. Esto no es un problema para la estimación de una curva media pero sí para la estimación de curvas individuales.

1.6. *No se tiene en cuenta la estructura de los errores debida a causas no genéticas*

No se suele tener en cuenta, por ejemplo, la autocorrelación ocasionada por medir a un individuo en periodos de tiempo consecutivos o el hecho de que la varianza del error aumenta con la edad hasta estabilizarse al llegar al estado adulto. Para abordar este último problema se puede utilizar una regresión dando un peso proporcional a la inversa de la varianza en cada momento de medida, pero no se incluye en el modelo el error cometido al estimar los pesos.

1.7. *La estimación de los parámetros genéticos de los coeficientes se realiza por métodos que no optimizan la información*

La mayor parte de autores estiman las curvas individuales y realizan un análisis genético de las estimaciones, con lo que pierden la información debida al parentesco y no incluyen el error de estimación de estos parámetros a, b, k en el error de los parámetros genéticos.

2. *Soluciones propuestas*

2.1. *Regresión lineal*

La solución más sencilla consiste en intentar encontrar una forma lineal de la curva y aplicar un programa de regresión lineal. En la mayor parte de las curvas esto es posible (véase el ejemplo del apartado anterior), pero no así en la función de Gompertz. Para poder linealizar esta función se ha sugerido (RICHARDS, 1969) aproximar, mediante una serie de Taylor,

$$\exp(-kt) \cong 1-kt$$

pero la aproximación exponencial deteniéndose en el primer término de la serie de Taylor es decididamente mala.

Incluso en el caso en el que las funciones se puedan linealizar, permanecen las dificultades expuestas en los apartados 2 y 3 del punto anterior.

2.2. *Regresión no lineal*

Hay programas de regresión no lineal (por ejemplo, en el paquete SAS), que permiten ajustar directamente la función de Gompertz. La mayor parte de soluciones se basan en linealizar la función aproximando mediante una serie de Taylor, por lo que los paquetes suelen requerir las derivadas respecto a los parámetros, aunque en ocasiones el paquete las aproxima mediante algún método de cálculo numérico.

En ocasiones los ajustes presentan problemas de no convergencia, pero estos problemas suelen ir ligados a la indefinición de alguno de los parámetros. Por ejemplo, en la función de Richards (RICHARDS, 1969) hay un parámetro que determina el punto de inflexión de la curva. Si en el periodo central del crecimiento los datos siguen una recta (como es usual en ganadería), ese parámetro está mal definido.

2.3. *Consideración de los efectos sistemáticos*

Respecto a los efectos sistemáticos, la solución más habitual es no considerarlos,

aunque a veces se realizan precorrecciones a los datos, por ejemplo por el tamaño de camada al nacimiento. El problema es que entonces no se trabaja con los datos sino con residuos de la corrección, con lo que se generan varios problemas: los parámetros de la curva están afectados de forma diferente por la corrección, lo que no se ha podido tener en cuenta; los errores de esta corrección no se tienen en cuenta al estimar los parámetros de la curva; finalmente, como se trabaja no con verdaderos residuos sino, lógicamente, con sus estimaciones, los valores que se obtienen al estimar los parámetros son distintos de los que se obtendrían de haber podido realizar la corrección de residuos y la estimación simultáneamente. Así las cosas, hay varias soluciones posibles:

a) *Cuando hay un efecto claro sobre los parámetros, por ejemplo el efecto sexo o el efecto raza*: Lo más sencillo es ajustar las curvas por separado haciendo desaparecer el problema. En el caso del efecto tamaño de camada al nacimiento, dado que no sería práctico separar las curvas por camadas, puede hacerse una precorrección a los datos, aunque muchas veces no será necesario, bien porque el objetivo es comparar el crecimiento de dos grupos de individuos cuyo tamaño de camada no es distinto, bien porque interesa conocer la situación real del crecimiento de esos grupos, incluyendo el hecho de que sus tamaños de camada sean diferentes.

b) *Cuando diversos niveles del efecto actúan sobre los parámetros, por ejemplo el efecto de estación*. En estos casos nos encontramos con datos de crecimiento tomados en varias estaciones. En general lo mejor es ignorar estos efectos por las complicaciones de corrección y de interpretación que traen. Como cada medida está tomada a una edad distinta, si se desea precorregir los datos habrá que hacerlo estimando el efecto de estación medida a medida (por ejemplo, semana de vida a semana de vida), puesto que el efecto de estación en las primeras semanas de vida es obvio que no es el mismo que en las últimas. Para poder hacer esta precorrección haría falta disponer de todas las medidas (todas las semanas, por ejemplo) en todas las estaciones. Ignorarlo tampoco debe conducir a problemas graves, ya que el crecimiento o el peso adulto no se van a modificar porque exista un efecto de estación en una semana concreta, puesto que son estimados con el conjunto de medidas. El problema sólo es serio si la mayor parte de los animales de un grupo crecieron en invierno y la mayor parte del otro en verano, pero esto es un problema de diseño que tiene mala solución en cualquier caso. Otro problema que puede ocurrir en especies de crecimiento rápido es que se tomen los datos de las primeras medidas en invierno y de las últimas en verano, lo que conduce a un cierto bandeo de la curva de crecimiento. De nuevo nos encontramos con un problema de diseño, aunque en especies de cría intensiva los efectos de estación se ven muy minimizados por las instalaciones.

2.4. *Consideración de la estructura de los errores*

Hay diversas aproximaciones posibles:

a) *No considerar la estructura de los errores*. La estima de los parámetros sigue siendo insesgada, pero el error de estimación es mayor de lo que los cálculos ofrecen. Hay una tendencia entre los estadísticos a no dar relevancia a los problemas de heterocedasticidad de la varianza, lo que habitualmente es razonable, pero en los ajustes de curvas de crecimiento hay que notar que de las primeras medidas a las últimas el peso se puede multiplicar por cien,

por lo que la heterocedasticidad de las varianzas es realmente grande.

b) *Dar un peso a los errores proporcional a la inversa de la varianza en cada momento de medida (en cada semana, por ejemplo).* Los pesos se suelen calcular a partir de los propios datos. A veces se usan las inversas de las varianzas estimadas en cada momento de medición (en cada semana, por ejemplo), lo que debido a la escasez de datos suele conducir a incoherencias, como por ejemplo a que la varianza de los datos en una cierta edad sea menor que la de los datos tomados algunas semanas antes. A veces se intenta hilar más fino encontrando alguna ley subyacente, como hicimos nosotros al exponer el modelo. Como es cierto que la no consideración de que las varianzas son distintas no conduce a ninguna situación grave, salvo extremos como el no considerarla en absoluto, el no tratar de hallar una ley general y usar las varianzas de los datos sin más, no debe conducir a ningún problema.

c) *Consideración de la autocorrelación.* Hay software que permite introducir ciertas reglas en la construcción de la matriz de los errores de estimación ε_{ij}. El programa PROC MIXED del paquete estadístico SAS permite modificar la estructura de los errores con arreglo a un conjunto amplio de reglas del estilo de la expuesta anteriormente al hablar del modelo.

d) *Consideración de las relaciones genéticas.* Es posible ajustar un modelo mixto en el que los parámetros a, b, k tengan un componente aleatorio. El programa PROC MIXED, en unión con el macro NLMIX (de dominio público) permite además añadir la matriz de correlaciones entre efectos aleatorios; esto es, la de relaciones genéticas. El ajuste es de todas formas complejo, y no está garantizada la convergencia.

2.5. *Análisis de los parámetros genéticos de la curva*

Hasta la fecha el análisis se ha venido desarrollando en dos etapas, primero se han ajustado los parámetros de la curva para cada individuo y posteriormente se ha realizado un análisis genético de esos parámetros estimados (ver, p.ej., KACHMAN *et al.*, 1988), con lo que no se ha resuelto el problema expuesto en el punto 1.7. No es imposible encontrar una solución máximo verosímil basada en un modelo mixto como el descrito en el punto anterior (2.4), y así ha sido propuesta por (ZUCKER *et al.*, 1995), pero la cantidad de parámetros involucrados hace que esta propuesta sea extremadamente compleja de llevar a cabo.

Solución bayesiana

1. La solución analítica

1.1. *El problema*

Desde un punto de vista bayesiano, el problema consiste en encontrar la función de densidad posterior de los parámetros que se desea estimar, dados los datos. Esto es, encontrar

$$f(\mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon \mid \mathbf{y})$$

La forma de hacerlo ha sido descrita por VARONA *et al.* (1997). Aplicando el teorema de Bayes,

$$f(\mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon \mid \mathbf{y}) =$$
$$= f(\mathbf{y} \mid \mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon) \cdot$$
$$\cdot f(\mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon) / f(\mathbf{y})$$

1.2. *Cálculo de la verosimilitud*

En el modelo (ecuación 1), si se fija $\mathbf{p}$, β, $\mathbf{u}$, $\mathbf{G}$, $\mathbf{R}$, $\mathbf{p}_\varepsilon$ lo único que queda variable es el error de estimación ε_{ij}, por lo que

$$\mathbf{y} \sim N(\mathbf{m}, \mathbf{V})$$

donde **V** es la matriz de varianzas covarianzas de los errores, expuesta en (3), y en **m** se encuentran los valores m_{ij} que se obtendrían para cada momento de medida t_j en la ecuación (1) (sin el error ε_{ij}) al sustituir los valores de los parámetros a_i, b_i, k_i de cada animal, puesto que estos parámetros están fijados.

Como los errores ε_{ij} son independientes, y como la densidad conjunta de variables independientes es el producto de sus densidades, la expresión que queda es bastante simple:

$$f(\mathbf{y} \mid \mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon) =$$

$$= \prod_i \prod_j f(y_{ij} \mid a_i, b_j, k_i, \sigma^2_{\varepsilon ij}) =$$

$$= \prod_i \prod_j \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma_{ij}} \exp\left[\frac{(y_{ij} - m_{ij})^2}{\sigma^2_{ij}}\right]$$

1.3. *Cálculo de las funciones de densidad a priori*

$$f(\mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon) = f(\mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R})\, f(\mathbf{p}_\varepsilon)$$

ya que $\mathbf{p}_\varepsilon$ no depende del resto de parámetros. Utilizando reglas de probabilidad,

$$P(A,B) = P(A|B)\, P(B)$$

En nuestro caso,

$$f(\mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}) =$$
$$= f(\mathbf{p} \mid \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R})\, f(\beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R})$$

$$f(\beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}) = f(\beta, \mathbf{u} \mid \mathbf{G}, \mathbf{R})\, f(\mathbf{G}, \mathbf{R}) =$$
$$= f(\beta, \mathbf{u} \mid \mathbf{G}, \mathbf{R})\, f(\mathbf{G})\, f(\mathbf{R})$$

ya que las varianzas genéticas no están relacionadas con las ambientales. Es posible considerar dependencia entre ambos componentes de varianza en la distribucion a priori (WEISS *et al.*, 1997), aunque un modelo así nunca ha sido utilizado en mejora genética animal. En principio no hay razones por las que los dos tipos de componentes de varianza deban estar relacionados.

Supondremos también que los efectos sistemáticos son independientes de los aleatorios. En ocasiones se sabe con certeza que esto no es así (por ejemplo, cuando se evalúan toros lecheros se sabe que las mejores granjas, las que mejor ambiente procuran a las vacas, son las que más invierten en genética y traen semen de mejores animales), pero aquí no tenemos motivos para suponer que no puedan ser independientes, salvo errores en el diseño del experimento. Así pues,

$$f(\beta, \mathbf{u} \mid \mathbf{G}, \mathbf{R}) = f(\beta)\, f(\mathbf{u} \mid \mathbf{G})$$

Con lo que finalmente queda,

$$f(\mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_e) = f(\mathbf{p} \mid \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R})\, f(\beta)$$
$$f(\mathbf{u} \mid \mathbf{G})\, f(\mathbf{G})\, f(\mathbf{R})\, f(\mathbf{p}_\varepsilon)$$

donde,

$$f(\mathbf{p} \mid \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}) \sim N(\mathbf{X}\beta + \mathbf{Z}\mathbf{u}, \mathbf{R}) =$$
$$= N(\mathbf{X}\beta + \mathbf{Z}\mathbf{u}, \mathbf{I} \otimes \mathbf{R}_p)$$

$f(\beta) \sim N(\mathbf{m}_\beta, \mathbf{V}_\beta)$ según discutimos al hablar del modelo

$$f(\mathbf{u} \mid \mathbf{G}) \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{G}) = N(\mathbf{0}, \mathbf{A} \otimes \mathbf{G}_p)$$

$f(\mathbf{G})$ y $f(\mathbf{R})$ deberían construirse en función de las creencias previas proporcionadas por la información previa disponible. Como no es posible establecer estrictamente estas creencias, suele recurrirse a alguna función que con pocos parámetros pueda cambiar de forma adaptándose al estado más o menos vago de creencias previas. Por conveniencias matemáticas suele usarse un función conjugada, en este caso una distribucion Whishart invertida, aunque hay

muchas otras soluciones posibles. Esta función depende de dos parámetros, una matriz de escala y otro parámetro al que equivocadamente se le denomina "grados de libertad" o "grados de credibilidad"; ambos parámetros modifican la forma de la función.

Es prácticamente obligado renunciar a describir el estado de creencias previo multivariante puesto que es difícil de definir, ya que habría que describir la opinión previa al experimento sobre cada conjunto de valores posible; esto es, en cada punto del espacio (ver BLASCO, 1998) para una discusión sobre este punto). Se puede, sin embargo, definir el estado de creencias para cada variable por separado utilizando una matriz de escala diagonal, puesto que en ese caso se obtienen chi-cuadrados invertidas que son fácilmente representables. En cualquier caso se debe intentar realizar los análisis variando los valores de estos parámetros para examinar hasta qué punto la opinión previa es importante en el resultado final.

$f(\mathbf{p}_\varepsilon) = \mathbf{c}$, un vector de constantes dentro de límites admisibles del espacio paramétrico para asegurar la propiedad de la distribución posterior conjunta. Es decir, los posibles valores de a_ε tienen todos la misma probabilidad a priori, con ciertos límites para evitar que la función sea impropia, y lo mismo podemos decir de b_ε y de k_ε. Con esto pretendemos reflejar un estado de incertidumbre sobre los valores de estos parámetros.

1.4. *Cálculo de* f(y)

El cálculo de $f(\mathbf{y})$ no es estrictamente necesario cuando lo que se desea es hallar la moda (el valor más probable) de la densidad posterior, puesto que como la densidad posterior no depende de **y** (está condicionada a **y**), $1/f(\mathbf{y})$ es una constante de proporcionalidad que se puede ignorar al buscar el máximo de la densidad posterior. Sin embargo si se desea hallar la media o usar el sistema de intervalos de confianza para la inferencia científica, hay que conocer exactamente la densidad posterior, por lo que hay que conocer el valor de $f(\mathbf{y})$. Este valor es difícil de computar porque

$$f(\mathbf{y}) = \int f(\mathbf{y}, \mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon)\, f(\mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon)\, d(\mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon)$$

como **y** es un vector, esta integral es multidimensional. Aunque los elementos de **y** fueran independientes, esta integral pasaría a ser una integral múltiple de tantas dimensiones como datos, y en ambos casos el problema es irresoluble incluso por métodos numéricos. Si sólo se está interesado en las distribuciones marginales, la constante de integración es unidimensional y el problema es resoluble mediante integración numérica. De todas formas, hoy en día las técnicas de muestreo de Gibbs, que se mencionan en el apartado siguiente, han resuelto ambos problemas.

2. Modus operandi

Finalmente tenemos que

$$f(\mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon \mid \mathbf{y}) =$$

$$= f(\mathbf{y} \mid \mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon)\, f(\mathbf{p} \mid \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R})\, f(\beta)$$

$$f(\mathbf{u}|\mathbf{G})\, f(\mathbf{G})\, f(\mathbf{R})\, f(\mathbf{p}_\varepsilon) / f(\mathbf{y}) \qquad (4)$$

que es un producto de funciones Normales o Whishart invertida. Se puede intentar hallar el máximo de esa función, lo que dará la solución más probable, o hallar la media, lo que dará la solución que minimiza el riesgo cuadrático. En el primer caso nos encontramos con un problema de la misma envergadura que el de hallar soluciones máximo verosímiles: el número de

parámetros y la complejidad de las funciones hacen de ésta una tarea muy compleja. En el segundo caso habría que integrar la función y hallar la constante de proporcionalidad, lo que tampoco parece viable.

Una solución propuesta recientemente es la de extraer muestras al azar de la función de densidad posterior para representar aproximadamente esta función de densidad. Las inferencias se hacen a partir de los puntos muestreados de la densidad posterior multivariante. Creando histogramas o dibujando las función de densidad marginales a partir de esos puntos, se puede obtener una estima de la moda; la media de esos valores es una estima de la media de la densidad posterior; y finalmente, ordenándolos, se puede obtener la mediana con facilidad, así como cualquier intervalo de confianza.

El problema se centra ahora en cómo obtener esos valores *tomados al azar* de la función de densidad posterior. En el caso multivariante no es posible computacionalmente –al menos de momento– muestrear directamente de la función de densidad posterior, y hay que transformar el problema en univariante, o en problemas de menos dimensiones, mediante técnicas de muestreo de Gibbs. Las técnicas de muestreo de Gibbs, basadas en el muestreo de las funciones condicionales de la densidad posterior, permiten, además, eludir el cálculo de f(**y**) (ver SORENSEN, 1997) para una amplia revisión). Se trata, pues, de extraer muestras al azar de las funciones

$$f(\mathbf{p}|\,\beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon, \mathbf{y}),\ f(\beta|\,\mathbf{p}, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon, \mathbf{y}),\ f(\mathbf{u}|\,\beta, \mathbf{p}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon, \mathbf{y}),$$

$$f(\mathbf{G}|\,\mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon, \mathbf{y}),\ f(\mathbf{R}|\,\mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{p}_\varepsilon, \mathbf{y}),\ f(\mathbf{p}_\varepsilon|\,\mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{y})$$

Para iniciar el proceso se toman valores arbitrarios de β, **u**, **G**, **R**, $\mathbf{p}_\varepsilon$, con ellos:

1) se muestrea al azar un valor de **P** en la primera función $f(\mathbf{p}|\,\beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon, \mathbf{y})$,

2) con ese valor y los **u**, **G**, **R**, $\mathbf{p}_e$ arbitrarios de antes se muestrea al azar un valor de β en la siguiente función $f(\beta|\,\mathbf{p}, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon, \mathbf{y})$,

3) con esos dos valores de **p** y β se muestrea un valor al azar de **u** en la tercera función $f(\mathbf{u}|\,\beta, \mathbf{p}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon, \mathbf{y})$, y así sucesivamente hasta que se tienen valores al azar de β, **u**, **G**, **R**, $\mathbf{p}_\varepsilon$, momento en el que se reinicia el ciclo muestreando un valor al azar de **p** en la primera función. Al cabo de varios ciclos, los valores muestreados pertenecen a la densidad posterior $f(\mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon | \mathbf{y})$.

Para poder aplicar estas técnicas es menester saber cómo muestrear al azar de las funciones condicionales. Es sencillo escribirlas, puesto que de (4) se trata de tomar como constante todo aquello que está condicionado. Por ejemplo, para el caso de $f(\mathbf{p}|\,\beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon, \mathbf{y})$ se escribiría de forma explícita (4), se tomaría como constantes β, **u**, **G**, **R**, $\mathbf{p}_\varepsilon$ y como variable **p**, y se intentaría ver si esa función es de alguna forma conocida (Normal, Wishart u otra) de la que hayan algoritmos para extraer valores al azar. Haciendo esto se obtiene que

$f(\beta|\,\mathbf{p}, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon, \mathbf{y})$, $f(\mathbf{u}|\,\beta, \mathbf{p}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon, \mathbf{y})$ son Normales de parámetros conocidos,

$f(\mathbf{G}|\,\mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon, \mathbf{y})$ y $f(\mathbf{R}|\,\mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{p}_\varepsilon, \mathbf{y})$ son Wishart invertidas,

$f(\mathbf{p}_\varepsilon|\,\mathbf{p}, \beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{y})$ y $f(\mathbf{p}|\,\beta, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \mathbf{p}_\varepsilon, \mathbf{y})$ no pertenecen a ninguna familia conocida, por lo que para extraer valores al azar de ellas es necesario utilizar técnicas de aceptacion-rechazo (RIPLEY, 1987) o introducir muestreos mediante un algoritmo Metropolis-Hastings de estas variables (ver TANNER, 1993, para una revisión).

Interpretación de resultados

Una vez se dispone de una muestra aleatoria de la densidad posterior, cada punto de la densidad conjunta f(**p**, β, **u**, **G**, **R**, $\mathbf{p}_\varepsilon$ | **y**) pertenece a su vez a cada una de las densidades marginales f(**p**|**y**), f(β|**y**), f(**u**|**y**), f(**G**|**y**), f(**R**|**y**), f($\mathbf{p}_\varepsilon$|**y**) y en cada una de ellas se puede calcular un estimador del parámetro, que suele ser la media de la muestra o la moda (normalmente se usan muestras de 5.000 a 50.000 puntos para minimizar estos errores de estimación, llamados aquí de Monte-Carlo). La precisión viene dada por las regiones de confianza (el equivalente a los intervalos de confianza), calculadas simplemente observando entre qué números alrededor del estimador se hallan el 95% de los puntos de la muestra.

Comparar curvas de crecimiento es sencillo. Supongamos que se quieren comparar las curvas de crecimiento medias de dos grupos de animales. Para ello basta con realizar el análisis de los datos de los dos grupos simultáneamente introduciendo como efecto fijo el efecto de grupo, con lo que tendremos dos niveles para cada parámetro a, b, k. Luego se calcula en cada iteración del proceso Gibbs las diferencias entre los dos niveles de este efecto fijo, y con ello obtenemos puntos de la función de densidad posterior de las diferencias entre grupos para a, b, k. A partir de ahí se actúa como antes: se calcula un estimador o los intervalos de confianza para esa diferencia. También se pueden calcular las medias de los valores aditivos de cada parámetro, y en cada iteración hallar la media de los de cada grupo y restar esas dos medias. Con ello se obtendrían puntos de la función de densidad posterior de las diferencias genéticas entre grupos para a, b, k.

La programación de todas estas técnicas no es compleja, y es de esperar que en un futuro inmediato vaya apareciendo software que resuelva estos problemas con cierta facilidad.

Bibliografía

BLASCO A., 1998. La controversia bayesiana en mejora animal. *ITEA* (94A: 5-42).

KACHMAN S.D., BAKER R.L., GIANOLA D., 1988. Phenotypic and genetic variability of estimated growth curve parameters in mice. *Teor. Appl. Genet.* 76, 148-156.

RICHARDS F.J., 1969. The quantitative analysis of growth. *Plant physiology*. Steward, F.C. (Ed.). Academic Press, 1-76.

RIPLEY B.D., 1987. Stochastic simulation. *Wiley*. New York.

SORENSEN D., 1997. Gibbs sampling in quantitative genetics. *National Institute of Animal Sciences. Internal rapport* N.º 82. Tjele, Dinamarca, 188.

TANNER M.A., 1993. Tools for Statistical Inference. Springer-Verlag.

VARONA L., MORENO C., GARCÍA L.A., ALTARRIBA J., 1997. Multiple Trait genetic analysis of underlying biological variables of production functions. *Lives. Prod. Sci.* 47, 201-209.

WEISS R.E., WANG Y., IBRAHIM J. G. 1997., Predictive model selection for repeated measures random effects models using Bayes Factors. Biometrics 53, 592-602.

ZUCKER D.M., ZERBE G.O., WU M.C., 1995. Inference of the Association between coefficient in a multivariate growth curve model. Biometrics 51, 413-424.

(Aceptado para publicación el 22 de diciembre de 1998)

ITEA (1999), Vol. **95A N.° 2,** 143-179

POLIMORFISMO GENÉTICO DE LAS LACTOPROTEÍNAS DE LOS RUMIANTES DOMÉSTICOS-REVISIÓN

A. Barroso
S. Dunner
J. Cañón

Laboratorio de Genética Molecular
Departamento de Producción Animal
Facultad de Veterinaria
Avda. Puerta de Hierro, s/n
28040 Madrid
España

RESUMEN

En este trabajo, se revisan los conocimientos existentes sobre las estructuras proteicas y moleculares y el descubrimiento y caracterización de variantes genéticas en las seis proteínas intrínsecas de la leche de vaca (*Bos taurus*), de cabra (*Capra hircus*) y de oveja (*Ovis aries*): las caseínas α_{s1}, α_{s2}, β y *k*, así como las proteínas séricas α-lactoalbúmina y β-lactoglobulina. Los estudios están mucho más avanzados en la *especie bovina*, para la que existe evidencia de polimorfismo genético en todas las lactoproteínas, con un número de alelos que oscila entre cuatro (caseína α_{s2}) y doce (β-lactoglobulina). Si bien algo más confusos, los trabajos sobre *caprino* confirman asimismo el carácter polimórfico de todas las proteínas lácteas; en esta especie, sin embargo, el complejo polimorfismo cuantitativo y cualitativo de la caseína α_{s1}, con un mínimo de siete variantes proteicas y doce alelos autosómicos, y sin parangón con el resto de las lactoproteínas de los rumiantes domésticos, ha polarizado casi todos los esfuerzos investigadores. Por lo que respecta a la *especie ovina*, la información es aún más controvertida y dispersa: actualmente está fuera de toda duda el carácter polimórfico de las caseínas α_{s1} y α_{s2}, así como de las dos seroproteínas mayoritarias, mientras que la heterogeneidad electroforética observada en las caseínas β y *k* de esta especie se atribuye a diferentes modificaciones post-traduccionales. En las ovejas, se ha descrito una fuente adicional de polimorfismo no genético de las caseínas α_s, que coexisten en la leche como dos proteínas de diferente longitud. Más adelante, se insiste sobre la importancia del marcado desequilibrio de ligamiento que existe entre los genes de las cuatro caseínas –concepto de *haplotipo*–. Finalmente, se mencionan los estudios de asociación entre determinadas variantes y diversas propiedades físico-químicas y tecnológicas de la leche, que justifican el interés de su detección temprana en programas de selección o con fines industriales.

Palabras clave: Variantes Genéticas, Caseínas, Proteínas del Suero Lácteo, Haplotipo.

SUMMARY

GENETIC POLYMORPHISM OF THE LACTOPROTEINS IN DOMESTIC RUMINANTS - A REVIEW

In this work, we review current knowledge on protein and molecular structures of lactoproteins, as well as the discovery and characterization of genetic polymorphism in the six major lactoproteins of cow (*Bos taurus*), goat (*Capra hircus*), and sheep (*Ovis aries*): α_{s1}, α_{s2}, β, and *k* caseins, and seroproteins α-lactalbumin and β-lactoglobulin. Research is much more advanced in the bovine species, where evidence of genetic variability of all these proteins exists, the number of alleles ranging from four (α_{s2} casein) to twelve (β-lactoglobulin). Although more confusing, studies in goats also confirm the polymorphic status of the whole family of lactoproteins. In this species, however, attention has been drawn to the unusual complexity of α_{s1}-casein polymorphism, which is under control of at least seven protein variants and twelve autosomal alleles. Moreover, these variants influence α_{s1}-casein content in milk and thus exert a quantitative effect on the overall protein yield. As far as the ovine species is concerned, available information is still more controversial: it is nowadays evident the existence of genetic polymorphism in both α_s-caseins, α-lactalbumin, and β-lactoglobulin, whereas electrophoretic heterogeneity observed in case of β and *k* caseins is due to distinct post-translational events. In sheep, an additional source of non-genetic polymorphism has been described for α_s-caseins, which coexist in milk as two proteins of different lengths. The relevance of the tight linkage disequilibrium existing among the four casein genes is further on emphasized –the *haplotype* concept–. Finally, we revise studies that correlate certain casein variants and various physico-chemical and technological properties of milk, which justify the interest of early allelic detection in breeding or industrial programs.

Key words: Genetic Variants, Caseins, Whey Proteins, Haplotype.

Alimento exclusivo del mamífero neonato, la leche es, desde un punto de vista químico, un sistema complejo constituido por dos fases líquidas, físicamente homogéneas: una *fase acuosa o lactosuero,* con elementos en *suspensión coloidal* –las *micelas* de caseína– o en *disolución*; y una *emulsión lipídica,* entre las que se reparten los diferentes componentes de naturaleza glucídica, lipídica, proteica y mineral.

Los niveles de las proteínas de la leche o *lactoproteínas,* a diferencia de lo que ocurre en la fracción lipídica, están determinados prácticamente sólo por factores genéticos. Este hecho, unido a la importancia capital que tienen en la tecnología quesera, las ha hecho merecedoras de un notable esfuerzo investigador durante las últimas cuatro décadas, de tal forma que, actualmente, las lactoproteínas constituyen uno de los grupos moleculares mejor conocidos.

Esta revisión se centra en el estado actual de los conocimientos sobre polimorfismo genético de las proteínas intrínsecas de la leche –es decir, aquéllas que son sintetizadas exclusivamente en la glándula mamaria– de los rumiantes domésticos, que podemos dividir en dos grandes grupos:

* *Caseínas*: fosfoproteínas que precipitan por acidificación a un pH 4,6 a una temperatura de 20°C. Son cuatro: α_{s1} (en la nomenclatura internacional: CSN1S1,

CASAS1), α_{s2} (CSN2S2, CASAS2), β (CSN2, CASB) y *k* (CSN3, CASK).

* *Proteínas del lactosuero*: grupo de proteínas que permanecen en solución en el suero lácteo después de la precipitación de las caseínas a pH 4,6 a 20°C. Son dos: α-lactoalbúmina (α-La, LALBA) y β-lactoglobulina (β-g, BLG).

Síntesis y secreción de las proteínas lácteas

Las proteínas de la leche, sintetizadas como pre-proteínas, sufren una serie de modificaciones covalentes durante su transporte a través del citoplasma de la célula mamaria (figura 1): *modificaciones co-traduccionales* (hidrólisis enzimática del péptido señal, formación de puentes disulfuro) en el Retículo Endoplasmático Rugoso; y *post-traduccionales* (fosforilación de las caseínas, glicosilación de la *k*-caseína) en las vesículas del aparato de Golgi (MERCIER *et al.*, 1990). En esta organela tienen lugar también la síntesis de la lactosa y el empaquetamiento de caseínas y fosfato cálcico en submicelas y micelas, que son englobadas en vesículas secretoras y vertidas al exterior por exocitosis (figura 1).

Tanto el inicio como el mantenimiento de la lactación están bajo el control de un complejo multihormonal de efectos galactopoyéticos, que podemos dividir en dos grandes grupos: hormonas (prolactina, oxitocina) cuyas concentraciones plasmáticas varían notablemente en el curso de la lactación y, por ende, están estrechamente ligadas al control de la producción de leche; y hormonas que intervienen de forma más indirecta, como la hormona de crecimiento, las somatomedinas, las hormonas tiroideas, la insulina, los corticoides suprarrenales o el factor de crecimiento epidermoide (OLLIVIER-BOUSQUET, 1993).

Composición química de las caseínas

Desde el punto de vista químico, las caseínas presentan unos rasgos muy particulares que las diferencian del resto de las proteínas:

– Son heteroproteínas, al estar fosforiladas en mayor o menor grado en residuos de serina (S) y ocasionalmente de treonina (T) (SWAISGOOD, 1992). La *k*-caseína, además, está parcialmente glicosilada. Por lo tanto, las caseínas α_{s1}, α_{s2} y β son fosfoproteínas mientras que la *k*-caseína es una fosfoglucoproteína. Cada tipo de caseína tiene un número característico de grupos fosfato formando parte de su estructura: 8 ó 9 la α_{s1}, 10-13 la α_{s2}, 4 ó 5 la β y tan sólo 1 la *k* (EIGEL *et al.*, 1984).

– Siendo todas ellas básicamente hidrófobas, la distribución de los aminoácidos cargados y neutros no es uniforme dentro de la molécula, por lo que presentan regiones altamente polares en medio de amplias zonas apolares (ROLLEMA, 1992). Ambas propiedades explican su tendencia a la auto-asociación para formar las micelas.

– Precipitan acidificando el pH de la leche hasta 4,6 a una temperatura de 20°C, mientras que las proteínas del lactosuero permanecen en solución en esas condiciones. Una forma práctica de hacer un primer fraccionamiento de la caseína total es aprovechar la solubilidad diferencial de las caseínas al calcio, separando las que precipitan con un tratamiento de calcio 250 mM a pH neutro a 37°C de las que permanecen en solución (WAUGH y VON HIPPEL, 1956): en estas condiciones, la *k*-caseína es la única que no precipita, lo que ha dado lugar

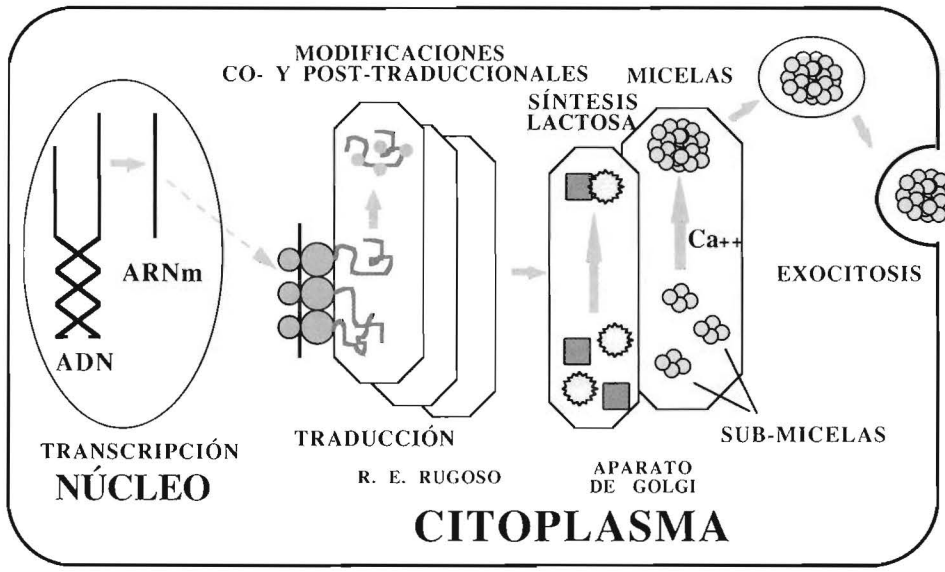


Figura 1. Síntesis, transporte, modificaciones citoplasmáticas y secreción de las proteínas lácteas. Las modificaciones co-traduccionales hacen referencia a la proteolisis del péptido señal, la formación de puentes disulfuro intercatenarios, así como la glucosilación de la α-La; las modificaciones post-traduccionales incluyen la fosforilación de las cuatro caseínas y glicosilación de la *k*-caseína. Lactosa = glucosa + galactosa

Figure 1. Synthesis, transport, cytoplasmic modifications and secretion of lactoproteins. Co-translational events refer to proteolysis of the signal peptide, the appearance of interchain disulfide bonds, and α-lactalbumin glycosylation; post-translational modifications include casein phosphorylation and k-casein glycosylation. Lactose = glucose + galactose

al agrupamiento de las caseínas α_{s1}, α_{s2} y β bajo el epígrafe de "caseínas calcio-sensibles".

– En las caseínas calcio-sensibles existe una zona especialmente rica en residuos de serina fosforilada (Sp) que constituye el llamado Lugar Mayor de Fosforilación (*Major Phosphorylation Site*, MPS). Tiene una gran relevancia en el mantenimiento de la integridad de las micelas y es, junto con el péptido señal, la zona más conservada evolutivamente entre las caseínas calcio-sensibles: de hecho, se agrupan todas bajo la secuencia consenso E/Sp/N/Sp/Sp/Sp/E/E, siendo el tripéptido S/T-N-Ac (Ac = aminoácido ácido) la señal mínima de reconocimiento por parte de las caseín-quinasas (BRUNNER, 1981).

– La *k*-caseína carece de lugar mayor de fosforilación y es, como ya hemos visto, la menos fosforilada de las caseínas. Por este motivo permanece soluble en la leche y ejerce una función protectora sobre la superficie de la micela, impidiendo que ésta precipite. Esta proteína es específicamente hidrolizada por la quimosina o renina (E.C. 3.4.23.4) entre los aminoácidos M^{105}-F^{106} (JOLLÉS *et al.*, 1968): la pérdida

del extremo polar carboxilo terminal (llamado caseín-macropéptido) altera de tal forma la estabilidad estérica y electrostática de la superficie de la micela, que ésta precipita. Esta reacción tiene una gran importancia tecnológica, pues constituye la base de la coagulación de la leche en el proceso de elaboración del queso.

– Los genes de las caseínas tienen estructuras bien distintas, con unidades de transcripción que oscilan entre 8,5 y 18,5 Kb y un número de intrones de entre 4 y 18. Sin embargo, la hipótesis de un origen común de las caseínas calcio-sensibles (α_{s1}, α_{s2} y β) (GAYE *et al.*, 1977) está sustanciada por la presencia de motivos estructurales comunes en las regiones 5' proximales así como por el patrón estructural análogo de los cuatro primeros exones (JONES *et al.*, 1985). En particular, el exón II codifica la parte distal de la región 5' no traducida, el péptido señal íntegro y los dos primeros aminoácidos de la proteína madura. JONES *et al.* (1985) propusieron un ancestro común para las caseínas calcio-sensibles con un reducido número inicial de exones que habría crecido por duplicación intragénica y después, por duplicaciones intergénicas y selección divergente, habría dado lugar a los nuevos genes. Groenen *et al.* (1993) subrayan la validez de este modelo al proporcionar evidencias de una estrecha relación evolutiva entre las caseínas α_{s2} y β, tanto por similitudes de tamaño entre exones como por comparación de las secuencias correspondientes.

Fuentes de polimorfismo de las caseínas

Las caseínas dan lugar a un patrón electroforético enormemente heterogéneo, consecuencia de tres fenómenos que actúan a diferentes niveles:

1. *Polimorfismos genéticos*, pues las caseínas están codificadas por genes autosómicos con alelos –o variantes genéticas– codominantes. En ganado bovino, las cuatro caseínas son polimórficas, con un número de alelos que oscila entre cuatro (α_{s2} - GROSCLAUDE, 1988) y once (β -Ng-KWAI-HANG y GROSCLAUDE, 1992; MERCIER y GROSCLAUDE, 1993). Por el contrario, la caseína α_{s1} es la que exhibe un mayor número de alelos en los pequeños rumiantes (cinco en ovino -CHIANESE *et al.*, 1996-, doce en la especie caprina -GROSCLAUDE *et al.*, 1994-), mientras que tanto β como *k* de la especie ovina carecen de polimorfismo genético (Ng-KWAI-HANG y GROSCLAUDE, 1992; LÓPEZ-GÁLVEZ *et al.*, 1994).

2. *Modificaciones post-traduccionales*, consecuencia de diferentes grados de fosforilación de las caseínas α_{s1}, α_{s2} y β y de glicosilación de la *k*, en el interior del aparato de Golgi durante su transporte a través del citoplasma de la célula mamaria.

3. *Hidrólisis parcial de los extremos carboxilo y amino terminales* (BRUNNER, 1981) de la β-caseína por la plasmina de la leche, que da lugar a las llamadas "caseínas menores" (γ, TS, S y R) y a la fracción proteosa-peptona (componentes 5 a 8) (EIGEL *et al.*, 1984), respectivamente. Estas modificaciones tienen lugar en el interior de los *acini* mamarios y se prolongan en la leche fresca.

El Comité de Nomenclatura, Clasificación y Metodología de las Proteínas Lácteas propone, en su última revisión (EIGEL *et al.*, 1984), la identificación de las variantes genéticas de las caseínas bovinas en función del grado de homología con sus estructuras primarias, descritas entre los años 1970 y 1977, de tal manera que la aceptación de una nueva variante presupone poner en evidencia la existencia de alguna

diferencia aminoacídica con relación al alelo "salvaje" (Ng-KWAI-HANG y GROSCLAUDE, 1992), abandonándose el criterio electroforético anterior. Se han de designar por medio de letras mayúsculas correlativas, mientras que los polimorfismos no genéticos derivados de modificaciones post-traduccionales, se nombran con un número y una letra después de la letra que designa la variante genética correspondiente. Normas análogas se sugieren para la nomenclatura de las variantes de otras especies.

Los métodos de estudio del polimorfismo genético de las lactoproteínas se pueden dividir en dos grandes grupos: métodos de proteínas y métodos moleculares. Dentro de los primeros, se incluyen: técnicas de electroforesis clásicas, esto es, aquéllas cuyo criterio de separación son diferencias en la carga neta de la proteína (ASCHAFFENBURG y DREWRY, 1955); técnicas de Isoelectroenfoque (IEF), basadas en las diferencias de migración a través de un gradiente de pH (SEIBERT *et al.*, 1985); y las técnicas cromatográficas, muchas de las cuales han sido adaptadas durante las últimas tres décadas a este campo, con especial mención de la Cromatografía Líquida de Alta Resolución (HPLC –JAUBERT y MARTIN, 1992–).

La técnica de Southern fue el primer procedimiento molecular aplicado al polimorfismo genético de las proteínas lácteas (LEVÉZIEL *et al.*, 1988). El descubrimiento, sin embargo, de la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR -SAIKI *et al.*, 1985-) y posterior desarrollo de un gran número de técnicas de detección de mutaciones sobre producto amplificado, ha simplificado enormemente el diseño de protocolos moleculares específicos para el genotipado de variantes genéticas de las proteínas lácteas: entre ellos, PCR-RFLPs (PCR-Restriction Fragment Length Polymorphisms –MEDRANO y AGUILAR-CÓRDOVA, 1990–), ACRS (Amplification Created Restriction Sites –LIEN *et al.*, 1992–), AS-PCR (Allele Specific PCR –DAVID y Deutch, 1992-) o, más recientemente, SSCP (Single Strand Conformation Polymorphisms –BARROSO *et al.*, 1997, 1998–).

Caseína α_{s1}

1. Características moleculares

Esta proteína tiene una longitud de 199 aminoácidos (aa) y un peso molecular de unos 23,6 kilodaltons –KDa– en bovino (GROSCLAUDE *et al.*, 1973), ovino (MERCIER *et al.*, 1985) y caprino (JANSÀ *et al.*, 1994). Presenta en bovino una homología del 87,4% y 87,9% con sus homólogos ovino y caprino, respectivamente, cifras que se elevan al 97% al comparar las secuencias de los pequeños rumiantes entre sí.

Se conoce la secuencia completa de los ARN mensajeros (ARN_m) de la caseína α_{s1} de ovino (MERCIER *et al.*, 1985), bovino (GORODETSKII *et al.*, 1986), caprino (JANSÀ *et al.*, 1994), conejo (DEVINOY *et al.*, 1988), cerdo (ALEXANDER y BEATTIE, 1992a) y del hombre (MARTIN *et al.*, 1996). La homología media entre los ARN mensajeros de las tres especies de rumiantes domésticos es del 95,7%, 5 puntos más que las homologías proteicas correspondientes. Esto se explica por el elevado grado de conservación evolutiva de los extremos 5' y 3' no traducidos, así como de los péptidos señal y lugares mayores de fosforilación.

La secuencia completa del gen de la α_{s1} se conoce en bovino (KOCZAN *et al.*, 1991) y conejo (JOLIVET *et al.*, 1992), así como la estructura del homólogo caprino (LEROUX *et al.*, 1992). Es bastante complejo (figura 2), está dividido en 19 exones en ambas especies y se extiende a lo largo de 17,5

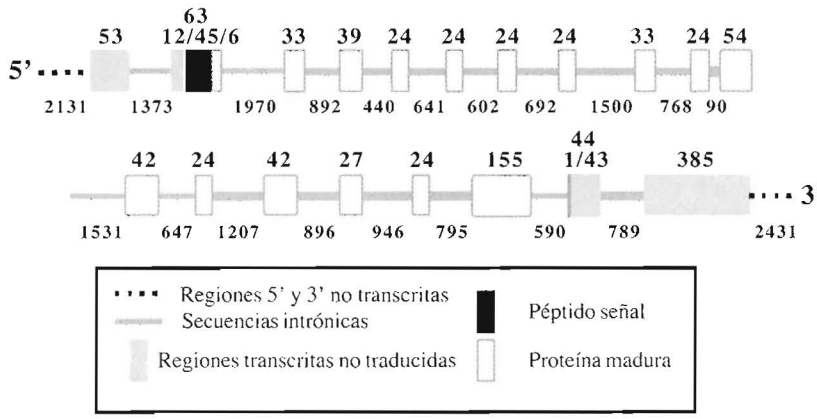


Figura 2. Organización estructural del gen de la caseína α_{s1} bovina (KOCZAN *et al.*, 1991). En todas las figuras, los números situados en la parte superior se refieren al tamaño de los exones en pares de bases; los de la parte inferior, a los intrones y los extremos 5' y 3' no codificantes

Figure 2. Structural organization of the bovine α_{s1}-casein gene. In all figures, upper numbers represent exon sizes in base pairs; lower numbers refer to introns, and 5' and 3' non-coding regions

kilobases –Kb– (17.508 pares de bases –pb– en bovino, 17.685 pb en el caso del conejo, unos 17.000 pb en la cabra). El ARNm representa tan sólo el 6,5% del total del gen, mientras que la región que se traduce se reduce al 3,5%.

En la caseína α_{s1}, el procesamiento (*splicing*) alternativo es una fuente muy importante de polimorfismo, especialmente en la especie caprina, en la que es responsable tanto de la gran heterogeneidad de transcritos de esta proteína (BRIGNON *et al.*, 1990; LEROUX *et al.*, 1992) como de los distintos niveles de síntesis proteica entre variantes genéticas (JANSÀ *et al.*, 1994). Otro tanto sucede con la variante A de la especie bovina, que se caracteriza por la deleción de los codones de los aminoácidos codificados por el exón IV, consecuencia de una mutación puntual en uno de los lugares de *splicing* (*splice sites*) (MOHR *et al.*, 1994). En la especie ovina se sugiere el mismo mecanismo para explicar la coexistencia de dos formas proteicas de diferente longitud (FERRANTI *et al.*, 1995). Este fenómeno también se ha puesto de relieve en otras especies domésticas, como la porcina (ALEXANDER y BEATTIE, 1992a).

2. *Polimorfismo genético y frecuencias de distribución de las variantes*

En la especie bovina se han descrito seis variantes genéticas: A, B, C (THOMPSON *et al.*, 1962), D (GROSCLAUDE *et al.*, 1966), E (GROSCLAUDE *et al.*, 1976a) y F (ERHARDT, 1993a), todas las cuales han sido caracterizadas a nivel aminoacídico (cuadro 1). La variante B es la predominante en *Bos taurus*, con las excepciones del ganado Jersey de la isla homónima (LARSEN *et al.*, 1974) y la raza Calabresa (BETTINI y MASSINA, 1972). Por contra, en *Bos indicus* y *Bos grunniens*, la variante mayoritaria es la C (BAKER y MANWELL, 1980). El alelo E parece ser específico del yak (GROSCLAUDE *et*

CUADRO 1
DIFERENCIAS AMINOACÍDICAS ENTRE LAS VARIANTES DE LA CASEÍNA α_{s1} BOVINA. EN TODAS LAS TABLAS, SE DETALLA LA COMPOSICIÓN NUCLEOTÍDICA DE LOS TRIPLETES IMPLICADOS, ASÍ COMO EL AMINOÁCIDO QUE VARÍA –ENTRE PARÉNTESIS– CON RELACIÓN A UNA VARIANTE-BASE (EN ESTE CUADRO, LA VARIANTE B)

TABLE 1

AMINO ACID DIFFERENCES AMONG BOVINE α_{s1}-CASEIN VARIANTS. IN ALL TABLES, NUCLEOTIDE COMPOSITION OF THE RELEVANT CODONS IS GIVEN, AS WELL AS THE AMINO ACID THAT DIFFERS -BETWEEN BRACKETS- WITH RESPECT TO A PRIMARY VARIANT (IN THIS TABLE, VARIANT B)

Variante	Posiciones aminoacídicas				
	14-26	53	66	59	192
A	Deleción				
B	–	GCC (A)	TCG (S)	CAA (Q)	GAA (E)
C					GGA (G)
D		ACC (T)			
E				AAA (K)	
F			TTG (L)		

al., 1976a). Las variantes A y D son mucho más raras: la primera está presente en el ganado Holstein, tanto el canadiense (Ng-Kwai-Hang *et al.*, 1984) como el holandés (Larsen y Thymann, 1966); la variante D se ha descrito en varias razas de Francia (Grosclaude, 1988) e Italia (Russo y Mariani, 1978), así como en la Jersey holandesa (Corradini, 1969).

El polimorfismo de la caseína α_{s1} caprina es el más complejo de todas las lactoproteínas de los rumiantes, con un mínimo de doce alelos descritos (A, B, C –Boulanger *et al.*, 1984–, E/B', F, 0 –Grosclaude *et al.*, 1987–, D –Mahé y Grosclaude, 1989–, F', 0' –Leroux *et al.*, 1990–, X'B_1, Y/B_3 y G –Leroux *et al.*, 1992; Grosclaude *et al.*, 1994– y cuatro clases cuantitativas (alelos fuertes –A, B, C, cada uno de los cuales aporta 3,6 g/l de proteína–, intermedios –E, 1,6 g/l–, débiles –D, F, 0,6 g/l– y nulos) (Grosclaude *et al.*, 1987; Martin y Grosclaude, 1993). La estructura primaria de 9 alelos ha sido asimismo dilucidada (cuadro 2).

Los alelos E y F son los más frecuentes en las razas Alpina y Saanen (Grosclaude, 1991; Ramunno *et al.*, 1991). El alelo A se ha encontrado con frecuencias del 61% y del 33% en las razas italianas Garganica y Maltesa, respectivamente (Ramunno *et al.*, 1991). En las razas españolas, los alelos B y E son los más predominantes (Jordana *et al.*, 1991).

En la especie ovina se han descrito cinco alelos: *Welsh*/D (King, 1966; Mauriello *et al.*, 1990a), A, C (Ferranti *et al.*,

CUADRO 2
DIFERENCIAS AMINOACÍDICAS ENTRE LAS VARIANTES DE LA CASEÍNA α_{s1} CAPRINA DE COMPOSICIÓN CONOCIDA. LA NOMENCLATURA ADOPTADA ES LA QUE SUGIEREN GROSCLAUDE *et al.* (1994). LA INSERCIÓN DE 447 PB DEL ALELO E SE SITÚA DENTRO DE LA REGIÓN 3' NO TRADUCIDA (UTR) DEL EXÓN XIX (JANSÀ *et al.*, 1994)

TABLE 2
AMINO ACID DIFFERENCES AMONG CAPRINE α_{s1}-CASEIN VARIANTS OF KNOWN PRIMARY STRUCTURE. NOMENCLATURE OF VARIANTS USED IS ACCORDING TO GROSCLAUDE *et al. (1994). THE 447 BP INSERTION CHARACTERIZING THE E ALLELE IS PART OF THE 3' UNTRANSLATED REGION (UTR) WITHIN EXON XIX* (JANSÀ *et al.*, 1994)

Variante	Posiciones aminoacídicas								
	8	14-26	16	59-69	59-95	77	100	447 pb	195
A			CTC (L)			CAG (Q)			
B1 (X)			CTC (L)						
B2 (B)	CAC (H)	–	CCC (P)	–	–	GAG (E)	AGA (R)	–	ACT (T)
B3 (Y)							AAA (K)		GCT (A)
C	ATC (I)			Deleción			AAA (K)		GCT (A)
D									
E							AAA (K)	Inserción	GCT (A)
F					Deleción				
G		Deleción				CAG (Q)			

1995), B y E (CHIANESE *et al.*, 1996), de los que tres se han caracterizado bioquímicamente: A y D difieren de B en las sustituciones aminoacídicas puntuales P^{13}/S^{13} y S^{68}/N^{68}, respectivamente –FERRANTI *et al.*, 1995-. La variante *Welsh* se ha observado en casi todas las razas estudiadas (LÓPEZ-GÁLVEZ *et al.*, 1994), siempre a baja frecuencia excepto en la raza Sarda (citado en RAMUNNO *et al.*, 1997) y una población local de la región italiana de Campania (CHIANESE *et al.*, 1996). En las razas españolas, no se ha detectado su presencia en las razas Manchega y Segureña (LÓPEZ-GÁLVEZ, 1993), lo que resulta especialmente interesante teniendo en cuenta sus efectos negativos sobre la producción de queso (PIREDDA *et al.*, 1993). Recientemente, se ha puesto a punto un test molecular de PCR-alelo específica para la detección de los animales portadores de dicha variante (RAMUNNO *et al.*, 1997).

Caseína α_{s2}

1. Características moleculares

En la especie bovina, esta proteína tiene una longitud de 207 aa y un peso molecular de 25,2 KDa (BRIGNON *et al.*, 1977). La secuenciación del ADN codificante (ADNc) (STEWART *et al.*, 1987) ha dado lugar a la sustitución del aa E por Q en la posición 87

con respecto a la estructura primaria publicada originalmente. En caprino y ovino, la inserción puntual de N entre I^{14} e I^{15} (GROSCLAUDE, 1991) confiere a la proteína una longitud de 208 aa (BOULANGER *et al.*, 1984; BOISNARD y PETRISSANT, 1985). Las homologías bovino-ovino, bovino-caprino y ovino-caprino son, respectivamente, 88%, 87% y 97,7%. Se trata de la caseína más fosforilada, con 10 a 13 grupos fosfato adheridos a su estructura, que le confieren un patrón electroforético muy complejo, con cinco bandas mayoritarias (α_{s2}, α_{s3}, α_{s4}, α_{s5} y α_{s6}), conocidas clásicamente como "caseínas menores", que no son sino modificaciones post-traduccionales de la misma proteína (BRIGNON *et al.*, 1977). Por el mismo motivo se trata de la caseína más sensible a las condiciones de fuerza iónica y concentración ambiental de cationes, especialmente de calcio.

Se conoce la secuencia completa del ARNm de la caseína α_{s2} de cobaya (HALL *et al.*, 1984), ovino (BOISNARD y PETRISSANT, 1985), bovino (STEWART *et al.*, 1987), conejo (DAWSON *et al.*, 1993) y caprino (BOUNIOL *et al.*, 1994).

La secuencia completa del gen de la α_{s2} (figura 3) se conoce tan sólo en la especie bovina (GROENEN *et al.*, 1993). Se extiende a lo largo de 18,5 Kb de ADN y está dividida en 18 exones, que presentan unos tamaños máximo y mínimo de 266 (exón XVIII) y 21 pb (exón IV), respectivamente. La secuencia codificante se extiende entre los exones II y XVII. El ARNm y la secuencia codificante representan tan sólo el 5,5% y el 3,6% sobre la extensión total del gen. A pesar de que la organización global del gen parece ser más similar a la del gen de la caseína α_{s1} (KOCZAN *et al.*, 1991), tanto la comparación entre secuencias como la lon-

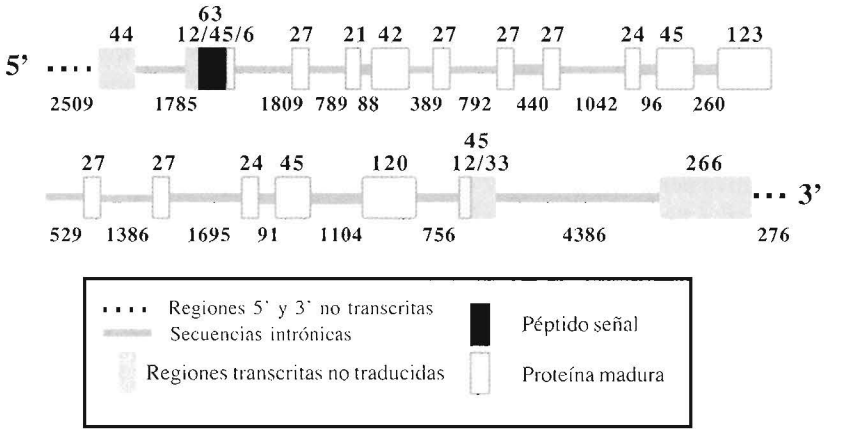


Figura 3. Organización estructural del gen de la caseína α_{s2} bovina (GROENEN *et al.*, 1993)
Figure 3. Structural organization of the bovine α_{s2}-casein gene

gitud de los exones lo acercan más al gen de la β-caseína (BONSING *et al.*, 1988).

2. Polimorfismo genético y frecuencias de distribución de las variantes

En ganado bovino, esta caseína es la menos polimórfica, con cuatro alelos descritos: A, B, C (GROSCLAUDE *et al.*, 1976b) y D (GROSCLAUDE *et al.*, 1978), tres de los cuales están caracterizados bioquímicamente (cuadro 3). El ganado bovino europeo es prácticamente monomórfico para el alelo A, pues tan sólo se ha descrito la variante D en las razas francesas Vosgienne y Montbéliarde (GROSCLAUDE *et al.*, 1978), en la italiana Podolica (CHIANESE *et al.*, 1988) y en cinco razas autóctonas germanas (ERHARDT, 1993b). B y C sólo se han descrito en *Bos grunniens* (GROSCLAUDE *et al.*, 1976b; GROSCLAUDE *et al.*, 1982).

En *caprino,* se admite la existencia de tres variantes genéticas: A, B (BOULANGER *et al.*, 1984) y C (citada en BOUNIOL *et al.*, 1994). Se conocen asimismo las diferencias aminoacídicas que caracterizan a cada una de ellas (BOUNIOL *et al.*, 1993; BOUNIOL *et al.*, 1994) (cuadro 3). A y B están ampliamente distribuidas (RUSSO *et al.*, 1986).

En las *ovejas* se conocen tres variantes genéticas: A, B (BOISNARD *et al.*, 1991) y SR o variante "superrápida", descrita por vez primera en leche de raza Manchega (CHIANESE *et al.*, 1993) (cuadro 3).

β-caseína

1. Características moleculares

En la especie bovina, la β-caseína es una proteína de 209 aa (RIBADEAU-DUMAS *et al.*, 1972), con 4 ó 5 grupos fosfato adheridos a su estructura (EIGEL *et al.*, 1984). Basándose en el conocimiento de su estructura, GORDON *et al.* (1972) demostraron que las proteínas antes llamadas caseínas γ_1, γ_2 y γ_3 son en realidad fragmentos de β-caseína resultantes de la acción proteolítica de la plasmina natural de la leche sobre su extremo carboxilo terminal. La actividad catalítica de esta enzima también se ejerce sobre el extremo amino terminal de esta proteína (WHITNEY *et al.*, 1976), dando lugar a otros péptidos que se conocen clásicamente como la "fracción proteosa-peptona". A la luz de estos hechos, se ha propuesto una nueva nomenclatura para la familia de esta proteína (EIGEL *et al.*, 1984).

En la especie caprina, la secuencia de la β-caseína es 2 aa menor que la de su homóloga bovina, y se ha deducido directamente a partir del ADNc correspondiente (n.° EMBL M90562, Swissprot P33048). Su homología con las de bovino –89,9%– y ovino –99,5%– es superior a la de las caseínas α_{s1} y α_{s2}. Tiene un patrón electroforético relativamente sencillo, con tres bandas, dos intensas y una algo más clara (MAHÉ y GROSCLAUDE, 1993).

En las ovejas, la β-caseína mide, al igual que en las cabras, 207 aa (n.° EMBL X16482, Swissprot P11839), por deleción del dipéptido P^{179}-Y^{180} (GROSCLAUDE, 1991). Su perfil electroforético consiste en dos bandas de intensidad similar y migración más lenta que las otras tres caseínas (LÓPEZ-GÁLVEZ *et al.*, 1994).

La secuencia completa del ARNm de la β-caseína se conoce en rata (BLACKBURN *et al.*, 1982), ratón (YOSHIMURA *et al.*, 1986), bovino (STEWART *et al.*, 1987), ovino (PROVOT *et al.*, 1989), cerdo (ALEXANDER y BEATTIE, 1992b), caprino (no publicado, n.° EMBL M90556-M90562), conejo (no publicado, n.° EMBL X13043) y hombre (no publicado, n.° EMBL X17070).

CUADRO 3
DIFERENCIAS AMINOACÍDICAS ENTRE LAS VARIANTES DE LA CASEÍNA α_{s2} BOVINAS, CAPRINAS Y OVINAS DE COMPOSICIÓN CONOCIDA. EN SOMBREADO SE REPRESENTA LA VARIANTE B BOVINA, DE COMPOSICIÓN QUÍMICA DESCONOCIDA

TABLE 3
AMINO ACID DIFFERENCES AMONG BOVINE, CAPRINE AND OVINE α_{s2}-CASEIN VARIANTS OF KNOWN PRIMARY STRUCTURE. CHEMICAL COMPOSITION OF THE BOVINE B ALLELE (SHADED) HAS NOT BEEN ELUCIDATED YET

Variante	Posiciones aminoacídicas							
	Bovino				Caprino		Ovino	
	33	47	51-59	130	64	167	49	200
A	GAG (E)	GCA (A)	–	ACC (T)	GAA (E)	AAA (K)	AAT (N)	AAA/G (K)
B					AAA (K)		**G**AT (D)	AA**C** (N)
C	**GG**G (G)	**A**CA (T)		**AT**C (I)		ATA (I)		
D			Deleción					

El gen de la β-caseína ha sido secuenciado de manera completa en las especies bovina (BONSING *et al.*, 1988), en conejo (THEPOT *et al.*, 1991), humana (HANSSON *et al.*, 1994), ovina (PROVOT *et al.*, 1995) y en ratón (no publicado, n.° EMBL X13484). En la especie caprina está clonado y expresado en animales transgénicos (ROBERTS *et al.*, 1992), pero su secuencia aún no está disponible. Se extiende a lo largo de una región de 10 a 13 Kb. Su organización intrón-exón es la más sencilla de las caseínas calcio-sensibles, pues en el caso de bovino y ovino el número de exones se reduce a 9 (figura 4), con unos tamaños mínimo y máximo de 24 y 498 pb en bovino y 24 y 492 en ovino para los exones VII y V en ambas especies, respectivamente.

2. *Polimorfismo genético y frecuencias de distribución de las variantes*

En *bovino,* la β-caseína es, después de la β-lactoglobulina, la proteína láctea en la que más alelos se han descrito, con un mínimo de 11 (Ng-KWAI-HANG y GROSCLAUDE, 1992; MERCIER y GROSCLAUDE, 1993): A^1, A^2, A^3, B, C, D, E, A', B^2, $A^{3Mongolie}$ y A^4. ASCHAFFENBURG (1961) describió las variantes A, B y C por medio de electroforesis sobre papel de filtro trabajando con muestras de razas Jersey y Guernsey en condiciones alcalinas. Posteriormente, la variante A se resolvió en tres bandas distintas en geles de poliacrilamida a pH ácido, que fueron llamadas A^1, A^2 y A^3. ASCHAFFENBURG *et al.* (1968) descubrió una nueva variante, a la que llamó D, en las razas Deshis de la India y Boran de Kenia. La variante E se describió por vez primera en la raza Piamontesa italiana (VOGLINO, 1972). De todas ellas se conoce la estructura primaria y diferencias aminoacídicas correspondientes (RIBADEAU-DUMAS *et al.*, 1972; EIGEL *et al.*, 1984) (cuadro 4).

El resto de las variantes descritas son de distribución mucho más local: así, A' se ha identificado sólo en la raza Japanese Brown

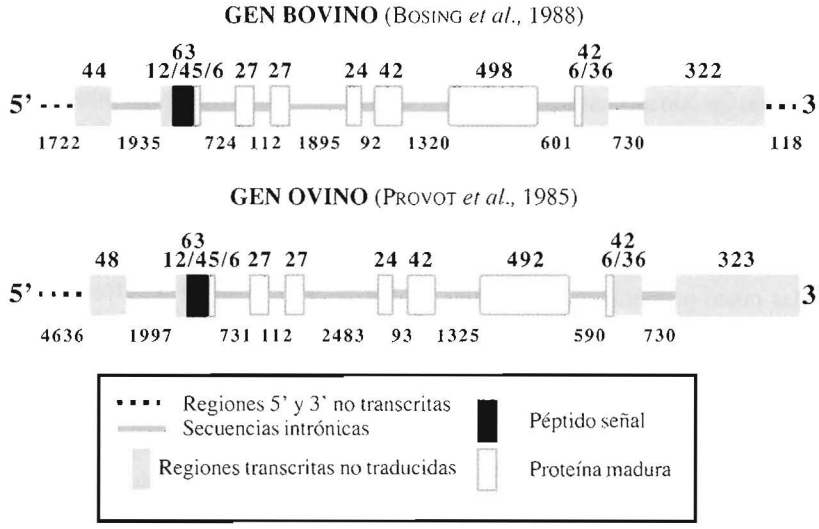


Figura 4. Organización estructural del gen de la β-caseína de las especies bovina y ovina
Figure 4. Structural organization of the β-casein gene in bovine and ovine species

CUADRO 4
DIFERENCIAS AMINOACÍDICAS ENTRE LAS VARIANTES DE β-CASEÍNA BOVINA DE COMPOSICIÓN CONOCIDA
TABLE 4
AMINO ACID DIFFERENCES AMONG BOVINE β-CASEIN VARIANTS OF KNOWN PRIMARY STRUCTURE

Variante	Posiciones aminoacídicas					
	18	36	37	67	106	122
A[1]				CAT (H)		
A[2]	AGC (S)	GAA/G (E)	GAA (E)	CCT (P)	CAC (S)	AGC (S)
A[3]					CA**A** (Q)	
B				C**AT** (H)		AG**G** (R)
C			**A**AA (K)	C**AT** (H)		
D	AAA/**G** (K)					
E		**A**AA (K)				

(ABE *et al.*, 1975), B^2 (CREAMER y RICHARDSON, 1975) en dos vacas neozelandesas de raza no identificada, $A^{3Mongolie}$ (GROSCLAUDE *et al.*, 1982) en ganado autóctono mongol; y A^4, en ganado de Bali (BELL *et al.*, 1981a) y posteriormente también en ganado coreano (HAN *et al.*, 1983).

Tan sólo hay datos de distribución fiables para las cinco primeras variantes. Las más abundantes son A^1 y A^2, que están presentes en todas las poblaciones analizadas de *Bos taurus* y *Bos indicus*, mientras que en yak (*Bos grunniens*) no se ha encontrado A^1 (GROSCLAUDE *et al.*, 1982). A^3, en las razas en las que se ha descrito, suele estar presente en menos del 4% de las muestras. B está descrita, al igual que A^1 y A^2, en la mayor parte del ganado bovino y cebuino, si bien su frecuencia no suele exceder del 10%. C, finalmente, es exclusiva de las razas centro y sudorientales de las poblaciones europeas de *Bos taurus*, con una frecuencia casi siempre inferior al 5% (NG-KWAI-HANG y GROSCLAUDE, 1992).

En la β-caseína *caprina* se reconoce la existencia de un mínimo de cuatro alelos: A, B, 0 y 0'. MAHÉ y GROSCLAUDE (1993), trabajando con muestras de raza Créole de Guadalupe, describieron el alelo B con una frecuencia del 3% y constataron, refrendando los resultados preliminares de DALL'OLLIO *et al.* (1989), la existencia de muestras de leche sin β-caseína detectable electroforéticamente. Los análisis de segregación les llevaron a concluir que había un mínimo de dos alelos nulos (0, 0') segregando en la población, que RANDO *et al.* (1996) han confirmado a nivel molecular. Recientemente, se ha puesto de manifiesto la existencia de alelos nulos de esta proteína en la raza española Granadina (RECIO *et al.*, 1997).

Esta proteína es monomórfica en *ovino* (NG-KWAI-HANG y GROSCLAUDE, 1992; LÓPEZ-GÁLVEZ *et al.*, 1994). El perfil electroforético más frecuente, tanto a pH alcalino (DI STASIO, 1983) como a pH ácido (DAVOLI *et al.*, 1985), está constuido por dos bandas de intensidad similar (β_1 y β_2) que difieren en el grado de fosforilación (RICHARDSON y CREAMER, 1976). Sin embargo, se han descrito otros tres tipos de patrones electroforéticos trabajando en condiciones alcalinas: uno de ellos con una sola banda y los otros dos con tres. En estos últimos, además de las dos bandas anteriormente mencionadas, se aprecia una tercera de migración más rápida (KING, 1966) o más lenta (ARAVE *et al.*, 1973).

k -caseína

1. Características moleculares

En ganado bovino, la *k*-caseína tiene una longitud total de 169 aa y un peso molecular de 19 KDa (MERCIER *et al.*, 1973). La comparación de la *k*-caseína con las tres caseínas calcio-sensibles arroja unas notables diferencias: en efecto, carece de MPS, que le permite mantenerse en solución a la concentración normal (30 mM) de calcio en la leche; es una fosfoglucoproteína pues, además de un grupo fosfato adherido a su estructura (EIGEL *et al.*, 1984), alrededor del 20% de la proteína total está también glicosilada, por unión de un tri- o un tetrasacárido; finalmente, el dipéptido F^{105}-M^{106} (DELFOUR *et al.*, 1965) es sensible a la hidrólisis por la quimosina o renina, hecho de importancia fundamental, tanto desde un punto de vista fisiológico –formación de un coágulo en el estómago del lactante– como tecnológico –primera fase de la elaboración del queso–.

En los pequeños rumiantes, esta proteína mide 2 aminoácidos más que su homóloga bovina, por inserción del dipéptido V-H entre T^{131}-S^{132} (GROSCLAUDE, 1991). Las secuencias de ovino (JOLLÉS *et al.*, 1974) y caprino (deducida a partir de su ADNc –COLL *et al.*, 1993–) son homólogas en un 95%. Las homologías de la secuencia de bovino con las de ovino y caprino son bastante inferiores a las que presentan las caseínas calcio-sensibles entre sí, situándose en torno al 85%.

El ARNm de la *k*-caseína ha sido secuenciado completamente en rata (NAKASHI *et al.*, 1984), ratón (THOMPSON *et al.*, 1985), vaca (GORODETSKII y KALEDIN, 1987), oveja (FURET *et al.*, 1990), cerdo (LEVINE *et al.*, 1992), hombre (BERGSTROM *et al.*, 1992), conejo (BOSZE *et al.*, 1993) y cabra (COLL *et al.*, 1993).

En lo que concierne a secuencias génicas, no se conoce ninguna en su totalidad. En la especie bovina (figura 5), se ha publicado la organización genérica intrón-exón (ALEXANDER *et al.*, 1988) y secuenciado unas 9 Kb de un total de 13; faltan, por lo tanto, unos 4.000 pb que corresponden exclusivamente a regiones intrónicas (ALEXANDER *et al.*, 1988). En vacuno, la región codificante está dividida en 5 exones, con unos tamaños mínimo y máximo que oscilan entre 33 (III) y 517 pb (IV). De forma análoga a la β-caseína, existe un exón (el IV en este caso) que codifica gran parte de la proteína madura: concretamente, abarca el 60% de la región codificante y el 95% de la proteína madura, que de nuevo facilita notablemente los procedimientos moleculares actuales de búsqueda de polimorfismo y genotipado.

2. Polimorfismo genético y frecuencias de distribución de las variantes

Hay un total de seis variantes genéticas descritas en la *especie bovina:* A, B, C/D, E, F y G (KAMINSKI, 1996). Tres investigadores (NEELIN, 1964; SCHMIDT, 1964; WOYCHIK, 1964), trabajando de forma independiente, detectaron un polimorfismo bialéli-

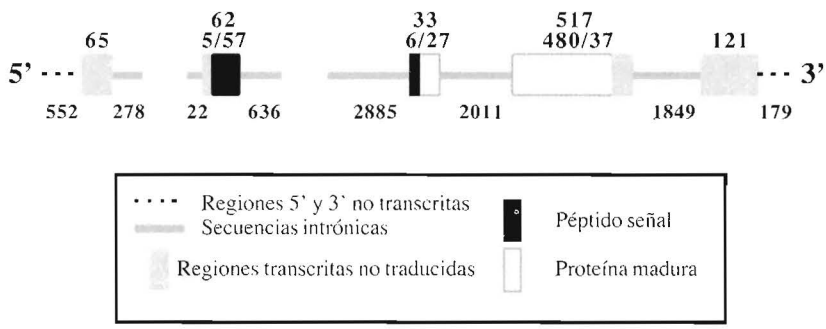


Figura 5. Organización estructural del gen de la *k*-caseína bovina (ALEXANDER *et al.*, 1988). Los intrones I y II no están secuenciados en su totalidad

Figure 5. Structural organization of the bovine k-casein gene. Introns I and II are not completely sequenced

co por electroforesis en almidón con 2-mercaptoetanol en condiciones alcalinas, y que llamaron A y B. Un año más tarde, se demostró que ambos patrones representaban de hecho dos variantes genéticas (GROSCLAUDE *et al.*, 1965). DI STASIO y MERLIN (1979) describieron la variante C, cuyo determinismo genético fue posteriormente confirmado (CAROLI *et al.*, 1989), que migra en condiciones alcalinas por delante de la variante A. En 1987, Seibert *et al.*, trabajando con ganado autóctono germano, describieron la variante D con la técnica de Isoelectroenfoque en Geles UltraFinos (Ultra Thin Layer-IsoElectric Focusing, UTL-IEF) (SEIBERT *et al.*, 1985), pero la secuenciación aminoacídica posterior demostró que era idéntica a la variante C (MIRANDA *et al.*, 1993). Recientemente, se han publicado otras dos nuevas variantes: F (IKONEN *et al.*, 1996) y G (ERHARDT, 1996), en ganado Ayrshire finés y Pinzgauer, respectivamente. Existe asimismo un microsatélite en el intrón III de este gen (LIEN y ROGNE, 1993), del que se han detectado seis alelos (LEVÉZIEL *et al.*, 1994).

Las variantes A, B, C y E están caracterizadas a nivel aminoacídico (GROSCLAUDE *et al.*, 1972; MIRANDA *et al.*, 1993) (cuadro 5). Curiosamente, A y B en *Bos taurus* difieren entre sí en dos posiciones aminoacídicas (136 y 148), mientras que las homólogas de *Bos indicus* presentan una tercera sustitución en la posición 135 (GROSCLAUDE *et al.*, 1974). En cuanto a las variantes F y G, PRINZENBERG *et al.* (1996) han identificado, por secuenciación del producto PCR correspondiente, una mutación puntual en cada una que da lugar a una sustitución aminoacídica puntual (cuadro 5) con respecto a la variante A, pero estos resultados aún han de ser confirmados a nivel aminoacídico (PRINZENBERG *et al.*, 1996).

Las variantes A y B han sido encontradas en todas las poblaciones del género *Bos* investigadas, incluidos los yaks (GROSCLAUDE *et al.*, 1976a), en las que presentan frecuencias bastante similares excepto en las razas originarias de la Europa septentrional (Ayrshire, Holstein-Friesian, Flamande, Danish Red, etc.), donde la variante A predomina claramente. El caso contrario lo representan la raza Jersey y su vecina continental, la Normanda, en las que el alelo B puede alcanzar frecuencias de hasta el 70%. Asimismo, se constata un claro desequilibrio entre A y B en función de la especialización productiva del vacuno lechero: en efecto, las poblaciones altamente seleccionadas para cantidad de leche (Holstein-Friesian) tienen alelo A en frecuencias superiores a las consideradas normales para la raza; lo contrario ocurre con las poblaciones de ganado vacuno mantequero altamente seleccionado (Ng-KWAI-HANG y GROSCLAUDE, 1992).

Las variantes C y E son muy poco frecuentes en las poblaciones en las que han sido descritas (JAKOB, 1991; ERHARDT, 1989a), con alguna excepción: así, se han publicado porcentajes del 13% de C y 30% de E en las razas Menorquina (ZARAZAGA *et al.*, 1996) y Ayrshire finesa (IKONEN *et al.*, 1996), respectivamente.

La mayoría de los autores consideran monomórfica esta proteína en el *ganado caprino* (Ng-KWAI-HANG y GROSCLAUDE, 1992), con un patrón electroforético constituido por dos bandas de intensidad similar (RUSSO *et al.*, 1986). Sin embargo, DI LUCCIA *et al.* (1990) han demostrado la existencia de dos variantes que, por analogía con la nomenclatura bovina, llaman A y B. Estos mismos autores sugieren que ambas se diferencian por una sustitución aminoacídica puntual en el extremo amino terminal o *para-k*-caseína. Un trabajo reciente

CUADRO 5
DIFERENCIAS AMINOACÍDICAS ENTRE LAS VARIANTES DE LA k-CASEÍNA BOVINA
TABLE 5
AMINO ACID DIFFERENCES AMONG BOVINE k-CASEIN VARIANTS

Variante	Posiciones aminoacídicas				
	10	97	136	148	155
A	CGC (R)	CGT (R)	ACC (T)	GAT (C)	AGC (S)
B			ACT (I)	GCT (A)	
C		CAT (H)	ACT (I)	GCT (A)	
E					GGC (G)
F	CAC (H)				
G		TGT (C)			

confirma tal polimorfismo por cromatografía de intercambio iónico y electroforesis capilar (RECIO *et al.*, 1997).

La *k*-caseína se considera asimismo monomórfica en *ovino*. ALAIS y JOLLÉS (1961) describieron dos variantes genéticas, que llamaron A y B, pero la secuenciación posterior de las cinco bandas a las que esta proteína da origen en condiciones electroforéticas alcalinas reveló idéntica composición aminoacídica, con diferencias tan sólo en el grado de glicosilación (ALLAIS y JOLLÉS, 1967). El posible polimorfismo genético vuelve a ser sugerido en estudios realizados por isoelectroenfoque (ADDEO *et al.*, 1992), pero no existe todavía confirmación inequívoca del mismo.

α-lactoalbúmina

1. Características moleculares

Se trata de una metaloproteína cálcica (HIROAKA *et al.*, 1980) de estructura globular, muy conservada entre las tres especies de rumiantes domésticos, como lo demuestran la elevada homología proteica (superior al 95%), así como la longitud (123 aminoácidos –BREW *et al.*, 1970; MCGILLIVRAY *et al.*, 1979; MERCIER *et al.*, 1978–) y peso molecular (14,2 KDa) comunes, que ya fue cristalizada en el siglo pasado y objeto de numerosos estudios en los albores de la química de las proteínas (revisado por GORDON, 1971). Además del mero aporte de aminoácidos para el neonato, esta proteína tiene una función biológica bien precisa: actuar como componente regulador de la síntesis de la lactosa.

Se conoce la secuencia completa del ARNm del hombre y cobaya (HALL *et al.*, 1982), oveja (GAYE *et al.*, 1987), cabra (KUMAGAI *et al.*, 1987), vaca (WANG *et al.*, 1989), cerdo (DAS GUPTA *et al.*, 1992) y ratón (VILOTTE *et al.*, 1992). La comparación interespecífica ofrece homologías superiores al 96%. Sin embargo, al contrario de lo que ocurre con los ADNcs de las caseínas, están más conservados los extremos 5' y 3' no traducidos, mientras que los grados de divergencia de péptidos señal y proteínas maduras son similares.

La secuencia nucleotídica completa del gen de la α-lactoalbúmina se conoce en

rata (QASBA y SAFAYA, 1984), bovino (VILOTTE *et al.*, 1987 -figura 6-), humano (HALL *et al.*, 1987), cobaya (LAIRD *et al.*, 1988), caprino (VILOTTE *et al.*, 1991 –figura 6–) y ratón (VILOTTE y SOULIER, 1992). Dicho gen se encuentra físicamente situado en el cromosoma 5 de bovino y en el 3 de ovino (ECHARD *et al.*, 1994). Es el gen de menor tamaño de todas las lactoproteínas, con una unidad de transcripción de aproximadamente 2 kilobases dividida en cuatro exones, organización similar a la de la lisozima, lo que corrobora la hipótesis de un origen ancestral común. Los dominios funcionales de esta proteína están codificados por un exón (exón I para el péptido señal, exón III para el lugar de unión al calcio) o por dos (el dominio de interacción con la UDP-galactosiltransferasa está codificado por los exones II y IV). Se ha detectado la existencia de pseudogenes de esta proteína, es decir, genes afuncionales por mutaciones en la región promotora (MEPHAM *et al.*, 1992), en bovino y ovino (SOULIER *et al.*, 1989) y en caprino (VILOTTE *et al.*, 1991); en el caso concreto de la secuencia del pseudogén bovino, presenta una homología superior al 60% con su homónimo funcional a lo largo de toda la unidad de transcripción.

2. *Polimorfismo genético y frecuencias de distribución de las variantes*

Se han descrito tres variantes genéticas de la α-lactoalbúmina bovina: A, B –que difieren entre sí por la sustitución Q^{10}/R^{10}– y C. BLUMBERG y TOMBS (1958) detectaron las variantes A y B en cebú White Fulani nigeriano por medio de electroforesis en papel, polimorfismo ya intuido por ASCHAFFENBURG y DREWRY (1957). Una tercera variante de α-lactoalbúmina, de migración algo más lenta que la variante B, ha sido descrita en *Bos javanicus* (BELL *et al.*,

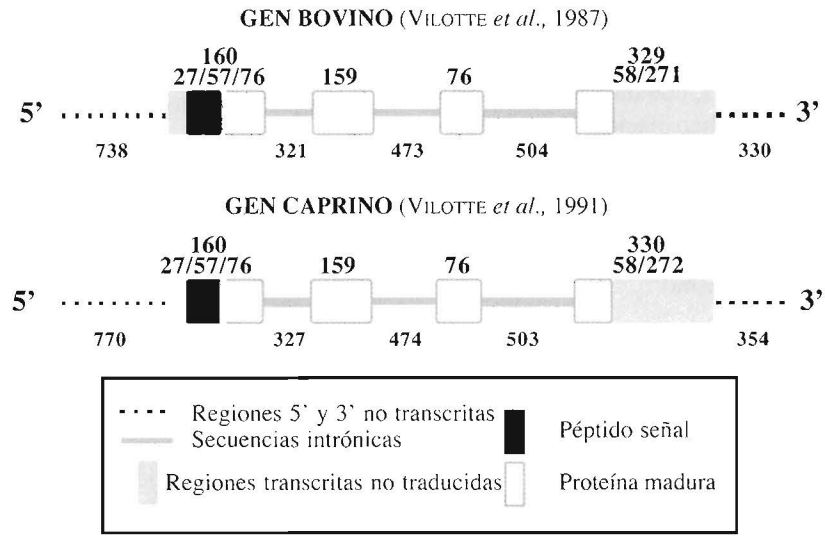


Figura 6. Organización estructural del gen de la α-lactoalbúmina en las especies bovina y caprina
Figure 6. Structural organization of the α-lactalbumin gene in bovine and caprine species

1981a) y bautizada provisionalmente como C, hasta que se confirmen las pertinentes diferencias en la secuencia aminoacídica.

En las *razas bovinas* del norte de Europa, esta proteína es monomórfica para la variante B, mientras que la variante A está de forma minoritaria presente en bastantes razas meridionales de origen podólico (CHIANESE *et al.*, 1988), así como en todas las poblaciones de *Bos indicus* hasta ahora analizadas (Ng-KWAI-HANG y GROSCLAUDE, 1992).

En la *especie caprina,* tan sólo existe una referencia a la existencia de dos variantes genéticas, A y B (MAES *et al.*, 1976). Sin embargo, el polimorfismo genético de las lactoproteínas de esta especie está siendo objeto de estudio por isoelectroenfoque en geles ultrafinos (Erhardt, comunicación personal).

En la *oveja,* el polimorfismo de esta proteína es bialélico, si bien la variante B ha sido descrita tan sólo en cinco grupos étnicos y siempre en estado heterocigoto: Latvian Darkheaded (STAMBEKOV *et al.*, 1974), Comisana, Barbaresca-Siciliana y Siciliana-Pinzirita (CHIOFALO y MICARI, 1987) y German Black-Faced (ERHARDT, 1989b). El estudio del polimorfismo genético de la α-lactoalbúmina sigue en curso, tanto por técnicas de electroforesis bidimensional (LÓPEZ-GÁLVEZ *et al.*, 1995) como por UTL-IEF (Erhardt, comunicación personal).

β-lactoglobulina

1. Características moleculares

Esta proteína tiene una longitud de 162 aminoácidos en bovino (BRAUNITZER *et al.*, 1972), caprino (PRÉAUX *et al.*, 1979) y ovino (KOLDE y BRAUNITZER, 1983), con un elevadísimo grado de conservación aminoacídica entre ellas, superior al 97%. Al pH normal de la leche (6,5), la β-lactoglobulina de los rumiantes se presenta en forma dimérica, con un peso molecular de 18 KDa por monómero, mientras que en los monogástricos en los que está presente aparece en forma monomérica.

Desde su aislamiento por Palmer en 1934, ha sido estudiada exhaustivamente por prácticamente todas las técnicas disponibles. A pesar de ello, su función biológica sigue siendo un misterio: los más recientes estudios cristalográficos por rayos X muestran una estructura similar, por una parte, a la de proteínas de secreción como la Proteína de Unión al Retinol (RBP), la Proteína Urinaria de Ratón (MUP) y la Proteína 14 de la Placenta (PP14) (MERCIER *et al.*, 1990); y por otra, a la familia de las lipocalicinas, como la apolipoproteína D (PÉREZ y CALVO, 1995). Todas ellas participan en el transporte de pequeños ligandos hidrofóbicos, de forma que, por analogía, la hipótesis más en boga la implica en la vehiculación de retinol y ácidos grasos en la leche.

Se conoce la estructura nucleotídica completa de los ADNc de bovino (ALEXANDER *et al.*, 1989), ovino (GAYE *et al.*, 1986), caprino (FOLCH *et al.*, 1993), caballo (n.° EMBL U60356, no publicado) y cerdo (ALEXANDER y BEATTIE, 1992a). El transcrito maduro y la preproteína representan el 10% y el 6,4% de la unidad de transcripción, respectivamente, valores que se acercan más a los de las caseínas que a los comentados para la otra seroproteína mayoritaria.

Se dispone de las secuencias génicas completas de la β-lactoglobulina de las tres especies de rumiantes domésticos (figura

7): ovino (ALI y CLARK, 1988; HARRIS *et al.*, 1988), bovino (n.° EMBL de acceso: Z48305 -9.432 pb-, X14710 -7.877 pb-, no publicado) y caprino (FOLCH *et al.*, 1994). En todos los casos, la unidad de transcripción, de unas 4,7 Kb, está dividida en 7 exones, con unos tamaños comprendidos entre 42 (exón VI) y 180 (exón VII) pb (figura 7), estructura que recuerda a la de las proteínas MUP y RBP. Este gen está situado en el cromosoma 11 en bovino y caprino, mientras que en la especie ovina ha sido mapeado en el cromosoma 3 (HAYES y PETIT, 1993).

Otro rasgo en común con la otra seroproteína mayoritaria es la existencia de pseudogenes, cuya existencia ha sido puesta de manifiesto tanto en la especie bovina (PASSEY y MACKINLAY, 1995) como en la cabra (FOLCH *et al.*, resultados sin publicar, n.° EMBL de acceso Z47079), con un grado de homología con sus respectivos homónimos funcionales de 60% en el bovino y 45% en la especie caprina.

2. *Polimorfismo genético y frecuencias de distribución de las variantes*

La β-lactoglobulina es la proteína más polimórfica del ganado vacuno, pues para ella se han descrito un mínimo de 12 variantes genéticas (Erhardt, comunicación personal): A, B, C, D, Dr, D_{yak}/E, F, G, H, I, W y X. ASCHAFFENBURG y DREWRY (1955) describieron la existencia de un polimorfismo bialélico en esta proteína, con dos bandas que llamaron β_1 y β_2 en orden decreciente de movilidad en electroforesis en papel a pH alcalino. Esta nomenclatura fue más tarde reemplazada por A y B, respectivamente, cuando se puso en evidencia que dicho polimorfismo estaba controlado por dos alelos autosómicos del mismo gen (ASCHAFFENBURG y DREWRY, 1957), en lo que constituye la primera referencia de polimorfismo genético en las proteínas lácteas. Las variantes C (BELL, 1962) y D (GROSCLAUDE *et al.*, 1966) se describieron en las razas europeas Jersey y Montbéliarde, respectivamente. D_{yak}/E (GROSCLAUDE *et al.*, 1976b) y F y G (BELL *et al.*, 1981b) fueron halladas en poblaciones de yak (*Bos grunniens*) y ganado autóctono de Bali (*Bos javanicus*), respectivamente. Las variantes H (DAVOLI *et al.*, 1988), I (ERHARDT *et al.*, 1998), W (KRAUSE *et al.*, 1988) y X (BARANYI *et al.*, 1993) se han descrito en las razas Frisona, Red Polish, Murnau-Werdenfelser y Hungarian Grey, respectivamente. Con la excepción de las variantes H y X, todas las demás están caracterizadas a nivel aminoacídico (cuadro 6).

Con relación a su frecuencia de distribución, las variantes A y B parecen estar universalmente repartidas en *Bos indicus* y *Bos taurus*, siendo B la mayoritaria en todas las poblaciones cebuinas y el 75% de las taurinas (Ng-KWAI-HANG y GROSCLAUDE, 1992). Para todas las demás, la información es muy fragmentada y confusa, entre otras cosas por la dificultad de diferenciación entre algunas de ellas por la mayor parte de las técnicas electroforéticas –caso de C y D– o la existencia de variantes aparentemente endémicas de determinadas poblaciones, como ya se ha comentado para la D_{yak}/E , la F y la G.

La β-lactoglobulina *caprina* es igualmente polimórfica, con dos alelos: A y B (MACHA, 1970, citado en MARTIN, 1993).

En la *especie ovina*, el polimorfismo genético de la β-lactoglobulina es, junto con el de la caseína α_{s1}, el mejor documentado, con tres variantes: A, B (BELL y MCKENZIE, 1964) y C (ERHARDT, 1989c). Las dos pri-

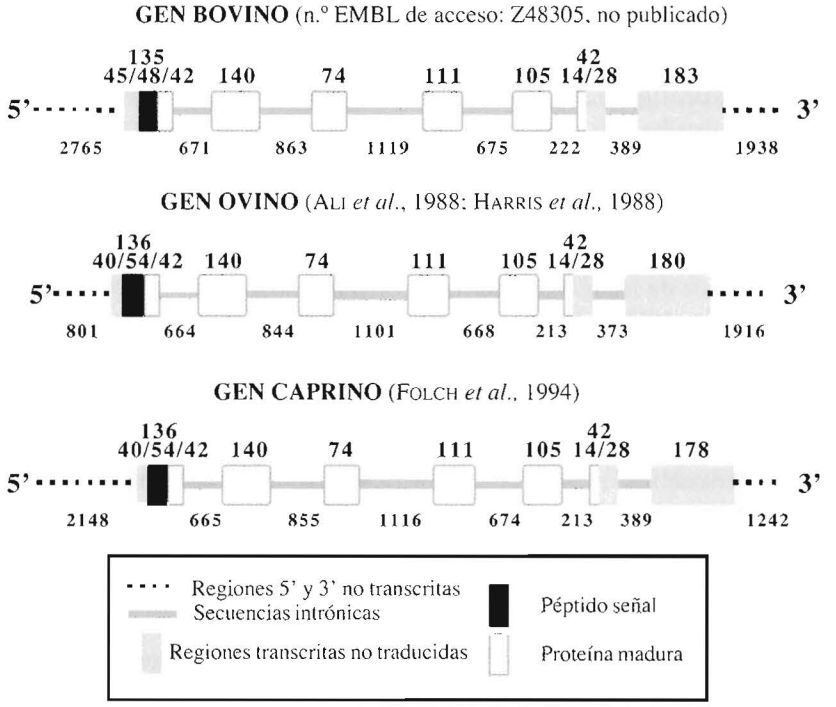


Figura 7. Organización estructural del gen de la β-lactoglobulina en los rumiantes domésticos
Figure 7. Structural organization of the β-lactoglobulin gene in domestic ruminants

CUADRO 6
DIFERENCIAS AMINOACÍDICAS ENTRE LAS VARIANTES DE β-LACTOGLOBULINA BOVINA DE COMPOSICIÓN CONOCIDA
TABLE 6
AMINO ACID DIFFERENCES AMONG BOVINE β-LACTOGLOBULIN VARIANTS OF KNOWN PRIMARY STRUCTURE

Variante	Posiciones aminoacídicas										
	28	45	50	56	59	64	78	108	118	129/130	158
A						GAT (D)			GTC (V)		
B	GAC (D)	GAG (E)	CCT (P)	ATC (I)	GAG (Q)	GGT (G)	ATC (I)	GAG (E)	GCC (A)	GAC (D)	GAG (E)
C					CAC/T (H)						
D		CAG (Q)									
Dr	AAC (N)					GAT (D)			GTC (V)		
Dyak/E											GGG (G)
F			TCT (S)							TAC (Y)	GGG (G)
G							ATG (M)				GGG (G)
W				CTC (L)							
I								GGG (G)			

meras se distinguen por el cambio Y^{20}/H^{20} (GAYE *et al.*, 1986), mientras que la variante C difiere de A por la sustitución puntual D^{85}/N^{85} (ERHARDT, 1989c). A y B están universalmente distribuidas (revisado por LÓPEZ-GÁLVEZ *et al.*, 1994), siendo A el más abundante excepto en la raza Rhönschaf (AMIGO *et al.*, 1996), mientras que el descubrimiento del alelo C en ovejas Merinoland y un cruce de Hungarian Merino x Pleven (ERHARDT, 1989c), llevó al autor a sugerir que este alelo pudiera ser originario de los merinos españoles. Avala esta hipótesis la existencia de la variante C en rebaños merinos de Extremadura (Amigo, comunicación personal).

Ligamiento de los genes de las caseínas

Un aspecto de gran importancia en la genética de las proteínas lácteas es el estrecho ligamiento entre los genes de las cuatro caseínas, situación que fue descubierta y analizada en el ganado vacuno, primero entre las caseínas α_{s1} y β (GROSCLAUDE *et al.*, 1964), a las que poco después se añadió la *k* (GROSCLAUDE *et al.*, 1965). La hipótesis del ligamiento de los cuatro genes de las caseínas se demoró algo más por el tardío descubrimiento de polimorfismo genético en la α_{s2} (GROSCLAUDE *et al.*, 1976b) pero, a partir de ese momento, se confirma con rapidez (GROSCLAUDE *et al.*, 1978). El ligamiento entre los cuatro genes de las caseínas también se ha puesto de manifiesto en ovino (LEVÉZIEL *et al.*, 1991) y porcino (ARCHIBALD *et al.*, 1994), así como entre las caseínas α_{s1} y α_{s2} (GROSCLAUDE *et al.*, 1987) y α_{s1} y β (LEROUX y MARTIN, 1996) del ganado caprino.

En la especie bovina, los genes de las caseínas se encuentran situados en el cromosoma 6 (GALLAGHER *et al.*, 1994), en el orden relativo α_{s1}-β-α_{s2}-*k* (Ferretti *et al.*, 1990; THREADGILL y WOMACK, 1990), dentro de una región que FERRETTI *et al.* (1990) estiman en 250-300 Kb, mientras que THREADGILL y WOMACK (1990) lo cifran en menos de 200 Kb. Un trabajo reciente (RIJNKELS *et al.*, 1997a) confirma la primera hipótesis, cuantificando la zona en 250 Kb desde el punto de inicio de la transcripción de α_{s1} hasta el extremo 3' del gen de la *k*-caseína. El ligamiento y orden relativo de las caseínas está conservado evolutivamente entre los mamíferos, como lo demuestran trabajos análogos al de la especie bovina realizados en ratón (RIJNKELS *et al.*, 1997b) y en el hombre (RIJNKELS *et al.*, 1997c). En ovino, las caseínas residen en el cromosoma 4 ó 6 (ECHARD *et al.*, 1994).

El agrupamiento de las caseínas en una estrecha franja del genoma tiene consecuencias observables, tanto sobre las frecuencias alélicas de estos genes en las poblaciones (ya intuido por KING *et al.* (1965), al constatar la existencia de combinaciones alélicas no aleatorias –*haplotipos*– en las caseínas α_{s1} y β), como sobre la posible aplicación práctica de las variantes genéticas de las proteínas lácteas para la mejora de las características físico-químicas y/o tecnológicas de la leche, por las siguientes razones:

1. Al seleccionar en favor de un determinado alelo hay que considerar la posibilidad de estar "arrastrando" simultáneamente alelos negativos de la misma u otras caseínas para ese carácter u otro de interés. Para evitar este tipo de problemas se recomienda generar frecuencias haplotípicas en lugar de alélicas (LIEN y ROGNE, 1993; VELMALA *et al.*, 1995).

2. La gran mayoría de los trabajos de correlación entre variantes genéticas y caracteres productivos de los últimos quin-

ce años se han restringido al genotipado de algunas de las proteínas lácteas, fundamentalmente β-caseína, *k*-caseína y β-Lg, olvidándose de las demás, lo que pone en entredicho las conclusiones de ellos derivadas y explica seguramente la gran cantidad de información contradictoria que se ha generado (consúltense, por ejemplo, JAKOB y PUHAN, 1992; LIN *et al.*, 1992).

3. El desarrollo de las técnicas electroforéticas, cromatográficas y moleculares durante los últimos años ha permitido no sólo descubrir nuevas variantes genéticas en razas autóctonas de efectivos marginales, sino sobre todo desenmascarar polimorfismos antes indetectables. Sirva como botón de muestra el caso de la variante C de la *k*-caseína bovina, confundida durante mucho tiempo con la B, responsable de tiempos de coagulación bastante superiores (MACHEBOEUF *et al.*, 1993) y totalmente indeseable, pues, para la transformación de la leche en queso.

Por todas estas razones, es necesario una mejora y estandarización de los métodos de genotipado que permitan conocer de forma simultánea las frecuencias alélicas de todas las proteínas lácteas antes de extraer conclusiones sobre el interés de seleccionar a favor o en contra de un determinado haplotipo.

Influencia de las variantes genéticas de las lactoproteínas sobre las propiedades físico-químicas y tecnológicas de la leche

Durante las dos últimas décadas, un gran número de grupos de investigación ha mostrado un considerable interés en utilizar los genes de las lactoproteínas como marcadores genéticos para mejorar los aspectos cuantitativos y cualitativos de la producción láctea así como las propiedades tecnológicas de la leche.

Sin embargo, se ha de tener en cuenta que los efectos atribuidos a una cierta variante genética sobre un parámetro productivo lo son en el sentido estrictamente estadístico o, lo que es lo mismo, las diferencias observadas son meras asociaciones de las que en la mayoría de los casos nada se sabe del mecanismo fisiológico subyacente. A esto hay que añadir su posible efecto sobre otros caracteres productivos relevantes no relacionados con la producción lechera, especialmente los relativos al crecimiento, así como la existencia de combinaciones genotípicas no aleatorias de las caseínas, merced al marcado desequilibrio de ligamiento de sus genes.

Todos los comentarios subsiguientes, salvo mención específica al ovino o al caprino, se refieren a las variantes genéticas de las lactoproteínas bovinas, que son con diferencia las mejor estudiadas.

1. Producción lechera

Las conclusiones publicadas en la extensa bibliografía existente son enormemente confusas e incluso contradictorias pues, a la propia complejidad del carácter bajo estudio, hay que añadir la gran variabilidad de las condiciones experimentales de partida (tamaño de la muestra, razas implicadas, lactoproteínas estudiadas y frecuencias relativas de sus variantes, procedimientos de genotipado y variantes consideradas, método de estimación de la producción de leche –*test-day* vs. producción de la lactación completa–), así como el rigor de los ajustes estadísticos de otros factores igualmente importantes sobre la producción lechera (edad de la vaca, estación, estado sanitario o efectos de otras variantes genéti-

cas –BOVENHUIS *et al.*, 1992; FALAKI *et al.*, 1997–).

Un buen ejemplo lo constituyen las variantes genéticas de la β-Lg y de la *k*-caseína que, según los autores, bien no guardan ninguna correlación con producción lechera (MCLEAN *et al.*, 1984; NG-KWAI-HANG *et al.*, 1984), bien ofrecen mayor producción los haplotipos $\beta\text{-Lg}^{A}/k^{AB}$ (NG-KWAI-HANG *et al.*, 1986), $\beta\text{-Lg}^{AB}/k^{B}$ (FALAKI *et al.*, 1997) o $\beta\text{-Lg}^{B}/k^{AB}$ (YEBROVSKI y KOMISSARENKO, 1982). En el caso de la caseína α_{s1}, se ha descrito tanto la superioridad del genotipo BB (NG-KWAI-HANG *et al.*, 1984, 1986), por otra parte el más abundante en bovino europeo, como la ausencia de cualquier correlación (MCLEAN *et al.*, 1984). Los alelos A^2 y A^3 de β-caseína normalmente están asociados a una producción lechera más abundante (NG-KWAI-HANG *et al.*, 1986).

En caprino, los alelos fuertes en homocigosis de α_{s1} dan menor producción lechera que cualquier combinación de uno de ellos con el alelo intermedio E o los débiles D/F (BARBIERI *et al.*, 1995).

2. *Composición físico-química de la leche*

Las cantidades absolutas así como las proporciones relativas de los distintos constituyentes de la leche, especialmente la grasa y la proteína, dictan el valor de este producto en términos económicos, nutritivos y tecnológicos. Globalmente, los resultados publicados en la bibliografía arrojan conclusiones algo más claras que las comentadas en el capítulo anterior.

2.1. *Cantidad de proteína*

Los genotipos BB de β-Lg (ASCHAFFENBURG y DREWRY, 1957), BC de α_{s1} (MCLEAN *et al.*, 1984; NG-KWAI-HANG *et al.*, 1986), A^1B de β-caseína (NG-KWAI-HANG *et al.*, 1986) y BB de *k*-caseína (MCLEAN *et al.*, 1984; NG-KWAI-HANG *et al.*, 1986; RAMPILLI *et al.* 1988; VAN EENENNAAM y MEDRANO, 1991) están asociados con una cantidad de proteína total superior a los demás.

Los polimorfismos genéticos de las caseínas α_{s1}, β y *k* están asociados con el contenido de la proteína correspondiente (caso de la *k*-caseína), de otras caseínas (los alelos A^1 y A^2 de la β tienen un mayor contenido de caseínas α_s) y/o de proteínas séricas (como la caseína α_{s1}, cuyo genotipo BC está asociado a valores superiores de esta proteína e inferiores de β-Lg -NG-KWAI-HANG y GROSCLAUDE, 1992-).

En la especie caprina, el polimorfismo genético de la caseína α_{s1} (GROSCLAUDE *et al.*, 1987; GROSCLAUDE, 1988) hace oscilar los valores de esta proteína entre 0 (homocigoto nulo) y 7,2 (homocigoto 'fuerte') g/l de leche, lo que tiene importantes consecuencias sobre la cantidad de proteína total (MAHÉ *et al.*, 1993; GROSCLAUDE *et al.*, 1994; BARBIERI *et al.*, 1995).

En tecnología quesera, sin embargo, este parámetro hay que tomarlo con extremo cuidado, pues tan sólo nos interesa la proteína de origen caseínico, que es la que queda retenida en el coágulo inicial. Así, la proporción caseína/proteína total (*casein number*) o el porcentaje de caseína son índices mucho más exactos de la 'capacidad quesera' de la leche.

2.2. *Cantidad de grasa*

En la mayor parte de los trabajos, los alelos B de β-Lg (HOOGENDORN *et al.*, 1969; MCLEAN *et al.*, 1984; NG-KWAI-HANG *et al.*, 1984, 1986) y de β-caseína

(McLEAN *et al.*, 1984; Ng-KWAI-HANG *et al.*, 1986) están presentes en la leche con mayor contenido de grasa. Con la *k*-caseína, los resultados son más contradictorios, pues hay trabajos que consideran favorable el alelo A (BOVENHUIS *et al.*, 1992; FALAKI *et al.*, 1997) mientras que otros se decantan por el B (Ng-KWAI-HANG *et al.*, 1986).

Otro tanto se afirma del genotipo BC de la caseína α_{s1} (MUNRO, 1978; Ng-KWAI-HANG *et al.*, 1986) con relación al homocigoto BB. Por desgracia, en ninguno de ellos se han encontrado animales CC, por lo que no es posible discriminar por genotipos extremos el comportamiento de cada alelo por separado.

En caprino, el parámetro "cantidad de grasa" tiene un comportamiento análogo al de "cantidad de proteína", de tal manera que la leche correspondiente a las variantes fuertes de α_{s1} es la más rica en grasa (GROSCLAUDE *et al.*, 1994; BARBIERI *et al.*, 1995).

3. Propiedades tecnológicas de la leche

La mayor parte de los lactoderivados se fabrican por medio de alguno de estos tres procesos tecnológicos básicos: calentamiento, a temperaturas de entre 60 y 140°C; concentración de la leche, por evaporación o ultracentrifugación; y fermentación, enzimática o microbiana.

3.1. *Estabilidad térmica de la leche*

La estabilidad de la leche y de las proteínas lácteas al calor fue la primera propiedad tecnológica estudiada a la luz del polimorfismo genético de las lactoproteínas (GOUGH y JENNESS, 1961).

Por regla general, la pasteurización, tanto la rápida (72 °C durante 16 sg) como la lenta (63 °C durante media hora), tiene escasos efectos sobre las propiedades de la leche (DALGLEISH, 1993). Por el contrario, los tratamientos a altas temperaturas en cualquiera de sus formas provoca la desnaturalización de la β-Lg y su unión a la *k*-caseína de las micelas (FOX, 1982), proceso que se ve acelerado en las leches evaporadas (SWEETSUR y MUIR, 1980), y que interesa minimizar por sus consecuencias negativas sobre la estabilidad de la leche (KOCAK y ZADOW, 1986).

En este sentido, numerosos trabajos han confirmado diferencias de termoestabilidad entre los alelos A y B de la β-Lg y de la *k*-caseína (revisado en JAKOB y PUHAN, 1992) las cuales, sin embargo, no pueden ser consideradas como un efecto directo de las propiedades de ambas lactoproteínas, pues los alelos más favorables en la leche no concentrada, β-Lg^A y *k*-Cn^A, son los menos estables en la leche concentrada. Semejante contradicción se debe seguramente a la gran influencia que sobre la estabilidad térmica de la leche juegan la cantidad y proporciones relativas de todos los componentes de la leche, hecho que no se tiene en cuenta cuando se estudia tan sólo el polimorfismo genético de dos proteínas.

3.2. *Propiedades de coagulación*

Estudiadas por vez primera por SHERBON *et al.* (1967), las propiedades de coagulación de la leche (tiempo y velocidad de coagulación, así como amplitud máxima del coágulo) son con mucho las que guardan una correlación más estrecha con el polimorfismo genético de las lactoproteínas.

Existe un consenso general a la hora de admitir que el alelo B de la *k*-caseína da

lugar a cuajos más firmes y en menos tiempo que los derivados del alelo A (Ng-Kwai-Hang *et al.*, 1984; Grosclaude, 1988). El efecto del alelo E parece ser similar al del alelo A (Gravert *et al.*, 1991), mientras que el alelo C está asociado a tiempos de coagulación más prolongados que A y B (Macheboeuf *et al.*, 1993).

El polimorfismo genético de la β-caseína está correlacionado con velocidad de coagulación y firmeza del cuajo casi tan significativamente como el de la *k*-caseína. El alelo B exhibe tiempos de coagulación más breves (Mariani *et al.*, 1986) y un cuajo más firme (Rampilli *et al.*, 1988) que A. No ocurre lo mismo con los genotipos de caseína α_{s1} y de β-Lg, para los que se han publicado resultados bastante contradictorios (Jakob y Puhan, 1992).

El polimorfismo de la caseína α_{s1} caprina tiene también efectos muy significativos en los parámetros de coagulación, especialmente sobre la amplitud máxima del coágulo (AA>EE>FF) y la velocidad de coagulación (AA>EE=FF) (Grosclaude *et al.*, 1994).

En la especie ovina, el genotipo AA de la β-Lg ovina proporciona un cuajo más firme y rendimientos queseros superiores a los de AB o BB en la raza Manchega (López-Gálvez *et al.*, 1993), si bien otros autores no encuentran ningún tipo de correlación (Di Stasio *et al.*, 1992).

3.3. *Calidad y rendimiento quesero*

El alelo B de la *k*-caseína proporciona rendimientos queseros de 3,5 a 8% superiores a los del alelo A en la fabricación de los quesos Parmigiano-Reggiano y Parmesano (Mariani *et al.*, 1976), Cheddar (Graham *et al.*, 1986), Camembert (Rahali y Ménard, 1991) o Buttercheese (Erhardt *et al.*, 1996). Los quesos de vacas BB tienen mayor contenido en grasa (Morini *et al.*, 1979; Graham *et al.*, 1986; Marziali y Ng-Kwai-Hang, 1986) y menor porcentaje de agua (Marziali y Ng-Kwai-Hang, 1986; Rahali y Ménard, 1991), aunque la composición final del queso depende también en gran medida del protocolo de elaboración del mismo, sobre todo de la temperatura de cocción (Schaar *et al.*, 1985).

La β-Lg^B muestra rendimientos queseros y porcentajes de proteína (Schaar *et al.*, 1985; Marziali y Ng-Kwai-Hang, 1986; Rahali y Ménard, 1991) superiores a los del alelo A. Otro tanto se puede decir del alelo A^1 de la β-caseína con respecto al A^2 (Marziali y Ng-Kwai-Hang, 1986).

En caprino, los alelos fuertes de la caseína α_{s1} proporcionan rendimientos queseros superiores a los alelos intermedio (E) y débiles (D, F) en un 7 y un 15%, respectivamente (Grosclaude *et al.*, 1994), así como cuajos más firmes (Delacroix-Bouchet *et al.*, 1996), pero un sabor 'a cabra' menos pronunciado en quesos de menos de 2 meses, que se cree debido a la menor actividad lipásica de la leche con alelos fuertes (Lamberet *et al.*, 1996).

Perspectivas futuras

En esta revisión, se ha puesto de relieve tanto la complejidad del polimorfismo genético subyacente en las seis proteínas intrínsecas de la leche de las tres especies de rumiantes domésticos, como el comportamiento diferencial de algunas de las variantes sobre ciertos parámetros físico-químicos y tecnológicos de la leche de gran importancia económica.

Sin embargo, las conclusiones apuntadas son fruto de estudios de correlación en su

mayor parte sesgados, por el escaso número de variantes contempladas, por las limitaciones metodológicas inherentes a las técnicas de fenotipado de proteínas y, en el caso de los pequeños rumiantes, por limitarse casi exclusivamente al polimorfismo de la caseína α_{s1}.

Un buen ejemplo de la necesidad de incorporar un mayor número de variantes a tales trabajos lo constituye la variante C de la *k*-caseína, tradicionalmente confundida con la B, asociada recientemente a tiempos de coagulación mucho más prolongados que A o B (MACHEBOEUF *et al.*, 1993). Por otra parte, las nuevas técnicas de genotipado molecular basadas en la PCR ofrecen una alternativa muy interesante frente a los métodos de proteínas, pues el espectro de muestras analizables no está limitado por el sexo, la edad o el estado fisiólogico de los animales, siendo suficiente como punto de partida cualquier tejido que contenga células nucleadas.

Finalmente, es de gran importancia analizar las cuatro caseínas como un todo, merced al marcado desequilibrio de ligamiento existente entre sus genes, con el fin de definir las combinaciones alélicas (haplotipos) óptimas para el objetivo de selección perseguido.

Bibliografía

ABE T., KOMATSU M., OISHI T., KAGEYAMA A., 1975. Genetic polymorphism of milk proteins in Japanese and European cattle breeds in Japan. Japanese Journal of Zootechnical Science, 46, 591-599.

ADDEO F., MAURIELLO R., MOIO L., LAEZZA P., CHIANESE L., DI LUCCIA A., 1992. Ovine casein variant identification using electrophoretic, immunochemical and chromatographic techniques. Milchwissenschatf, 47, 283-287.

ALAIS C., JOLLÈS P., 1961. Etude comparé des caséino-glycopeptides formés par l'action de la préssure sur les caséines des laits de vache, brevis et de chèvre. II. Etude de la partie non peptidique. Biochimica Biophysica Acta, 51, 315-322.

ALAIS C., JOLLÈS P., 1967. Isolation, purification and analysis of two *k*-casein-like fractions from sheep milk. Journal of Dairy Science, 50, 1555-1561.

ALEXANDER L.J., BEATTIE C.W., 1992a. Sequence of porcine β-lactoglobulin cDNA. Animal Genetics, 23, 263-265.

ALEXANDER L.J., BEATTIE C.W., 1992b. The sequence of porcine α_{s1}-casein cDNA: evidence for protein variants generated by altered RNA splicing. Animal Genetics, 23, 283-288.

ALEXANDER L.J., STEWART A.F., MACKINLAY A.G., KAPELINSKAYA T.V., TKACH T.M., GORODETSKII S., 1988. Isolation and characterization of the bovine *k*-casein gene. European Journal of Biochemistry, 178, 395-401.

ALEXANDER L.J., HAYES G., PEARSE M.J., BEATTIE C.W., STEWART A.F., WILLIS I.M., MACKINLAY, A.G., 1989. Complete sequence of the bovine β-lactoglobulin cDNA. Nucleic Acids Research, 17, 6739.

ALI S., CLARK A.J. 1988., Characterization of the gene encoding ovine β-lactoglobulin: similarity to the genes for Retinol Binding Protein and other Secretory Proteins. Journal of Molecular Biology, 199, 415-426.

AMIGO L., RECIO I., RAMOS M., 1996. Genetic polymorphism of ovine proteins: their influence on technological properties of milk. 47th EAAP Annual Meeting, Lillehammer, Norway, 25-29 August.

ARAVE C.W., GILLET T.A., PRICE D.A., MAATHEWS D.H., 1973. Polymorphism in casein of sheep milk. Journal of Animal Science, 36, 241-244.

ARCHIBALD A., COUPERWHITE S., HALEY C.S., BEATTIE C.W., ALEXANDER L.J., 1994. RFLP and linkage analysis of the porcine casein loci - CASAS1, CASAS2, CASB and CASK. Animal Genetics, 25, 349-351.

ASCHAFFENBURG R., 1961. Inherited casein variants in cow's milk. Nature, 192, 431-432.

ASCHAFFENBURG R., DREWRY J., 1955. Occurrence of different β-lactoglobulins in cow's milk. Nature, 176, 218-219.

ASCHAFFENBURG R., DREWRY J., 1957. Genetics of the β-lactoglobulins of cow's milk. Nature, 180, 376-378.

ASCHAFFENBURG R., SEN A., THOMPSON M.P., 1968. Genetic variants of casein in Indian and African Zebu cattle. Comp. Biochem. Physiol, 25, 177-184

BAKER C.M.A., MAN WELL C., 1980. Chemical classification of cattle. I. Breed groups. Animal Blood Groups and Biochemical Genetics, 11, 127-150.

BARANYI M., BÖSZE Z.S., BUCHB ERGER, J., KRAUSE Y. ,1993. Genetic polymorphism of milk proteins in Hungarian Spotted and Hungarian Grey cattle: a possible new genetic variant of β-lactoglobulin. Journal of Dairy Science, 76, 630-636.

BARBIERI M.E., MANFREDI E., ELSEN J.M., RICORDEAU G., BOUILLON J., GROSCLAUDI F., MAHÉ M.F., BIBÉ B., 1995. Influence du locus de la caséine α_{s1} sur les performances laitières et les paramètres génétiques des chèvres de race Alpine. Genetics, Selection and Evolution, 27, 437-450.

BARROSO A., DUNNER S., CAÑÓN J., 1997. Use of a single-strand conformation polymorphism analyisis to perform a simple genotyping of bovine *k*-casein A and B variants. Journal of Dairy Research ,64, 535-540.

BARROSO A., DUNNER S., CAÑÓN J., 1998. Technical Note: Detection of bovine kappa-casein variants A, B, C, and E by means of Polymerase Chain Reaction-Single Strand Conformation Polymorphism (PCR-SSCP). Journal of Animal Science, 76, 1535-1538.

BELL K., 1962. One-dimensional starch gel electrophoresis of bovine skim milk. Nature 195, 705-706. Journal of Dairy Science, 62, 502-504.

BELL K., MCKENZIE H.A., 1964. β-lactoglobulins. Nature, 204, 1275-1279.

BELL K., MCKENZIE H.A., SAHW D.C., 1981b. Bovine β-lactoglobulin E, F and G of Bali (Banteng) cattle. *Bos (Bibos) javanicus*. Australian Journal of Biological Science, 34, 133-147.

BELL K., HOPPER K.E., MCKENZIE H.A., 1981a. Bovine α-lactalbumin C and α_{s1}, β and *k*-caseins of Bali (Banteng) cattle, *Bos (Bibos) javanicus*. Australian Journal of Biological Science, 34, 149-159.

BERGSTROM, S., MANSSON L., HERNELL O., LONNERDAL B., NILSSON A.K., STROMQUIST M., 1992. Cloning and sequencing of human *k*-casein cDNA. DNA Seq., 3, 245-246.

BETTINI T.M., MASINA P., 1972. Proteine e polimorfismo proteico del latte vaccino. Produzione Animale, 11, 107-126.

BLACKBURN D.E., HOBBS A.A., ROSEN J.M., 1982. Rat β-casein cDNA: sequence analysis and evolutionary comparisons. Nucleic Acids Research, 10, 2295-2307.

BLUMBERG B.S., TOMBS M.P., 1958. Possible polymorphism of bovine α-lactalbumin. Nature, 181, 683-684.

BOIRNARD M., PETRISSANT G., 1985. Complete sequence of ovine α_{s2}-casein messenger RNA. Biochimie, 67, 1043-1051.

BOISNARD M., HUE D., BOUNIOL C., MERCIER J.C., GAYE P., 1991. Multiple mRNA species code for two non-allelic forms of ovine α_{s2}-casein. European Journal of Biochemistry, 201, 633-641.

BONSING J., RING J.M., STEWART A.F., MACKINLAY A.G., 1988. Complete nucleotide sequence of the bovine β-casein gene. Australian Journal of Biological Science, 41, 527-537.

BOSZE Z., DEVINOY E., PUISSANT C., FONTAINE M.L., HOUDEBINE L.M., 1993. Characterization of rabbit *k*-casein cDNA: control of expression in vivo and in vitro. Journal of Molecular Endocrinology, 11, 9-17.

BOULANGER A., GROSCLAUDE F., MAHÉ M.F., 1984. Polymorphisme des caséines α_{s1} et α_{s2} de la chèvre (*Capra hircus*). Genetics, Selection and Evolution, 16, 157-176.

BOUNIOL C., PRINTZ C., MERCIER J.C., 1993. Bovine α_{s2}-casein D is generated by exon VIII skipping. Gene, 128, 289-293.

BOUNIOL C., BRIGNON G., MAHÉ M.F., PRINTZ C., 1994. Biochemical and genetic analysis of variant C of caprine α_{s2}-casein (*Capra hircus*). Animal Genetics, 25, 173-177.

BONVENHUIS H., VAN ARENDONK A.M., KORVER S., 1992. Associations between milk protein polymorphisms and milk production traits. Journal of Dairy Science, 75, 2549-2559.

BRAUNITZER G., CHEN R., SCHRANK B., STANGL A., 1972. Automatische Sequenzanalyse eines Proteins (β-lactoglobulin AB). Hoppe-Seyler's Z. Physiol. Chem., 354, 867.

BREW K., CASTELLINO F.J., VANAMAN T.C., HILL R.L., 1970. The complete amino acid sequence of bovine α-lactalbumin. The Journal of Biological Chemistry, 245, 4570.

BRIGNON G., RIBADEAU-DUMAS B., MERCIER J.C., PELISSIER J.P., 1977. Complete amino acid sequence of bovine α_{s2}-casein. FEBS Letters, 76, 274-279.

BRIGMON, G., MAHÉ M.F., RIBADEAU-DUMAS B., MERCIER J.C., 1990. Two of the three genetic variants which are synthesized at a reduced level have an internal deletion possibly due to altered RNA splicing. European Journal of Biochemistry, 193, 237-241.

BRUNNER J.R., 1981. Cow milk proteins: twenty-five years of progress. Journal of Dairy Science, 64, 1038-1054.

CAROLI A., BOLLA P. MIGLIOR F., PAGNACCO G., MEZZELANI A., ROGNONI G., 1989. Genetic control of the *k*-casein C variant in bovine milk. Animal Genetics 20, supl., 1, 60-61.

COLL A., FOLCH J.M., SÁNCHEZ A., 1993. Nucleotide sequence of the goat *k*-casein cDNA. Journal of Animal Science, 71, 2833.

CORRADINI C., 1969. Distribution of the genetic variants of α_{s1}, β and *k*-caseins in milk from Jersey cows in the Netherlands. Netherlands Milk Dairy Journal, 23, 79-83.

CREAMER L.K., Richardson B.C., 1975. A new genetic variant of β-casein. New Zealand Journal of Dairy Science and Technology, 10, 170-171.

CHIANESE L., DI LUCCIA A., MAURIELLE R., FERRARA L., ZEHENDER G., ADDEO F., 1988. Polimorfismo biochimico delle proteine del latte in bovine di razza Podolica. Zootecnia e Nutrizione Animale, 14, 189-197.

CHIANESE L., GARRO P., ADDEO F., LOPEZ-GÁLVEZ G., RAMOS M., 1993. Discovery of an ovine α_{s2}-casein variant. Journal of Dairy Research, 60, 485-493.

CHIANESE L., GARRO G., MAURIELLO R., LAEZZA P., FERRANTI P., ADDEO F., 1996. Occurrence of five α_{s1}-casein variants in ovine milk. Journal of Dairy Science, 63, 49-59.

CHIOFALO L., MICARI P., 1987. Present knowledge on the variants of the milk proteins in the sheep populations reared in Sicily. Experimental observations. Scienza e Tecnica Lattiero-Casearia, 58, 104-114.

DALGLEISH D.G., 1993. Bovine milk protein properties and the manufacturing quality of milk. Livestock Production Science 35, 75-93. Special issue: Biology of Lactation in farm animals.

DALL'OLIO, S., DAVOLI R., RUSSO V., 1989. New caprine β-casein variant. Scienza e Tecnica Lattiero-Casearia, 40, 24-28.

DAS GUPTA, N.A., ALEXANDER L.J., BEATTIE C.W., 1992. The sequence of a porcine cDNA encoding α-lactalbumin. Gene, 110, 265-266.

DAVID V.A., DEUTCH A.H., 1992. Detection of bovine α_{s1}-casein genomic variants using the allele-specific polymerase chain reaction. Animal Genetics, 23, 425-429.

DAVOLI R., DALL'OLIO S., RUSSO V., 1985. Polimorfismo delle proteine del latte nella razza ovina delle Langue. Atti VI Congresso Nazionale ASPA, 349.

DAVOLI R., DALL'OLIO S., BIGI D., 1988. Scienza e Tecnica Lattiero-Casearia, 39, 439-442.

DAWSON S.P., WILDE C.J., TIGHE P.J., MAYER R.J., 1993. Characterization of two novel casein transcripts in rabbit mammary gland. Biochemical Journal, 296, 777-784.

DELACROIX-BOLCHET A., DEGAS C., LAMBERET G., VASSAL L., 1996. Influence des variants AA et FF de la caséine α_{s1} caprine sur le rendement fromager et les caractéristiques sensorielles des fromages. Le Lait, 76, 217-241.

DELFOUR, A., JOLLÈS J., ALAIS C., JOLLÈS P., 1965. Caseino-glycopeptides. Characterization of a methionine residue and of the N-terminal sequence. Biochemical and Biophysical Research Communications, 19, 452.

DEVINOY E., SCHAEFER E., JOLIVET, G., FONTAINE M.L., KRAEHENBUHL J.P., HOUDEBINE L.M., 1988. Sequence of the rabbit alpha-casein cDNA. Nucleic Acids Research, 16, 11813.

DI LUCCIA A., MAURIELLO R., CHIANESSE L., MOIO L., ADDEO F., 1990. *k*-casein polymorphism in caprine milk. Scienza e Tecnica Lattiero-casearia, 41, 305-314.

DI STASIO L., 1983. New phenotypes of α_s-casein in sheep. Animal Blood Groups and Biochemical Genetics, 14, 229-232.

DI STASIO L., MERLIN P., 1979. Polimorfismo biochimici del latte nella razza bovino Grigio Alpina. Rivista di Zootecnia e Veterinaria, 2, 64-67.

DI STASIO L., GIACCONE P., PORTOLANO B., RASERO R., 1992. β-lactoglobulin types and milk production in sheep. Proceedings of the XXIIIrd International Conference on Animal Genetics, Interlaken, Switzerland, 107.

ECHARD G., BROAD T.E., HILL D., PEARCE P., 1994. Present status of the ovine gene map *(Ovis aries)*; comparison with the bovine map. Mammalian Genome, 5, 324-332.

EIGEL, W.N., BUTLER J.E., ERNSTROM C.A., FARRELL H.M., HARWALKAR V.R., JENNES R., WHITNEY R. MCL., 1984. Nomenclature of proteins of cow's milk: fifth revision. Journal of Dairy Science, 67, 1599-1631.

ERHARDT G., 1989a. *K*-Kaseine in Rindermilch - Nachwies eines weiteren Allels (*k*-CnE) in verschidenen Rassen. Journal of Animal Breeding and Genetics, 106, 225-231.

ERHARDT G., 1989b. Genetic polymorphisms of α-lactalbumin and β-lactoglobulin in sheep milk. Animal Genetics, 20, supl. 1, 76-77.

ERHARDT G., 1989c. Evidence for a third allele at the β-lactoglobulin (β-lg) locus of sheep milk and its occurrence in different breeds. Animal Genetics, 20, 197-204.

ERHARDT G., 1993a. A new α_{s1}-casein allele in bovine and its occurrence in different breeds. Animal Genetics 24, 65-66.

ERHARDT G., 1993b. Allele frequences of milk proteins in German cattle breeds and demonstration of α_{s2}-casein variants by isoelectric focusing. Archiv für Tierzucht, 36, 145-152.

ERHARDT G., 1996. Detection of a new *k*-casein variant in milk of Pinzgauer cattle. Animal, Genetics 27, 105-107.

ERHARDT G., MÜNSHER A., BEUING R., GRANDKE, R., RENZ-SCHAUEN, A., 1996. Effect of genetic polymorphism of bovine milk proteins on cheese yield under practical conditions. 47th EAAP Annual Meeting, Lillehammer, Norway, 25-29 August.

ERHARDT, G., JUZCKAT J., PANICKE, L., KRICK-SALECK, H., 1998. Genetic polymorphism of milk proteins in Polish Red Cattle: a new genetic variant of β-lactoglobulin. Journal of Animal Breeding and Genetics, 115, 63-71.

FALAKI M., PRANDI A., CORRADINI C., SNEYERS M., GENGLER N., MASSART S., FAZZINI U., BURNY A., PORTETELLE D., RENAVILLE R., 1997. Relationships of growth hormone gene and milk protein polymorphisms to milk production traits in Simmental cattle. Journal of Dairy Research, 64, 47-56.

FERRANTI P., MALORNI A., NITTI G., LAEZZA P., PIZZANO R., CHIANESE L., ADDEO F., 1995. Primary structure of ovine α_{s1}-caseins: localization of phosphorylation sites and characterization of genetic variants A, C and D. Journal of Dairy Science, 62, 281-296.

FERRETTI L., LEONE P., SGARAMELLA V., 1990. Long range restriction analysis of the bovine casein genes. Nucleic Acids Research, 18, 6829-6833.

FOLCH J.M., COLL A., SÁNCHEZ A., 1993. Rapid Communication: cloning and sequencing of the cDNA encoding goat β-lactoglobulin. Journal of Animal Science, 71, 2832.

FOLCH J.M., COLL A., SÁNCHEZ A., 1994. Complete sequence of the caprine β-lactoglobulin gene. Journal of Dairy Science, 77, 3493-3497.

FOX F.P., 1982. Heat induced coagulation of milk. En Developments in Dairy Chemistry (P.F. Fox) 1: Proteins, Applied Science Publishers, London, 189-228.

FURET J.P., MERCIER J.C., SOULIER S., GAYE P., HUEDELAIE D., VILOTTE J.L., 1990. Nucleotide sequence of ovine *k*-casein cDNA. Nucleic Acids Research, 18, 5286.

GALLAGHER C.S., SCHELLING C.P., GROENEN M.M., WOMACK J.E., 1994. Confirmation that the casein gene cluster resides on cattle chromosome 6. Mammalian Genome, 5, 524.

GAYE P., GAUTRON MERCIER J.C., HAZÉ G., 1977. Amino terminal sequences of the precursors of ovine caseins. Biochemical and Biophysical Research Communications, 79, 903.

GAYE P., HUE-DELAHAIE D., MERCIER J.C., SOULIER S., VILOTTE J.L., FURET P., 1986. Ovine β-lactoglobulin messenger RNA: nucleotide sequence and mRNA levels during functional differentiation of the mammary gland. Biochimie, 68, 1097-1107.

GAYE P., HUE-DELAHAIE D., MERCIER J.C., SOULIER S., VILOTTE J.L., 1987. Complete nucleotide sequence of ovine α-lactalbumin mRNA. Biochimie, 69, 601-608.

GORDON W.G., 1971. α-lactalbumin. En Milk Proteins, II, ed. H.A. McKenzie, Academic Press, New York, 331-365.

GORDON W.G., GROVES M.L., GREENBERG R., JONES S.B., KALAN E.B., PETERSON R.F., TOWNED R.E., 1972. Probable identification of γ-, TS-, R- and S-caseins as fragments of β-casein. Journal of Dairy Scienc, 55, 261.

GORODESTSKII S.I., KALEDIN A.S., 1987. Analysis of nucleotide sequence of bovine *k*-casein cDNA. Genetika, 23, 398-404.

GORODESTSKII S.I., ZALJAR'EV V.M., KYARSHI'LITE D.R., KAPELINSKAYA T.V., SKRYABIN K.G., 1986. Cloning and nucleotide sequence of cDNA for bovine αs1-casein. Biokhimiia, 51, 1402-1409.

GOUGH P., JENNESS R., 1961. Heat denaturation of β-lactoglobulins A and B. Journal of Dairy Science, 44, 1163 (abstract).

GRAHAM E.R.B., MCLEAN D.M., ZVIEDRANS P., 1986. Effect of milk protein genotypes on cheesemaking. XXIInd Dairy Congress, The Hague, The Netherlands, 68.

GRAVERT H.O., SCHULTE-COERNO H., OLOFFS K., 1991. The relevance of *k*-casein for genetic differences in cheesemaking properties. Specialists' Meeting of the International Circle of Dairy Research Leaders on Genetic Polymorphisms of Milk Pro-Ç teins, 11-12 April, Laboratory of Dairy Science, Swiss Federal Institute of Technology, Zurich, Switzerland.

GROENEN M.A.M., DIJKHOF R.J.M., VERSTEGE A.J.M., van der POEL, J.J., 1993. The complete sequence of the gene encoding bovine α_{s2}-casein. Gene, 123, 187-193.

GROSCLAUDE F., 1988. Le polymorphisme génétique des principales lactoprotéines bovines. INRA Productions Animales, 1, 5-17.

GROSCLAUDE F., 1991. Structure, déterminisme génétique et polymorphisme des 6 lactoprotéines principales des bovins, des caprins et des ovins. En Journées sur la qualité des laits à la production et aptitude fromagère, colloque INRA-ENSA, Rennes.

GROSCLAUDE F., GARNIER J., RIBADEAU-DUMAS B., JEUNET R., 1964. Étroite dépendance des loci contrôlant le polymorphisme des caséines α_s et β. C.R. Hebd. Séances Acad. Sci., Paris, 259, 1569-1571.

GROSCLAUDE F., PUJOLLE J., GARNIER J., RIBADEU-DUMAS B., 1965. Déterminisme génétique des caséines k du lait de vache; étroite liaison du locus *k*-Cn avec les loci α_{s1}-Cn et β-Cn. C.R. Hebd. Séances Acad. Sci., Paris, 261, 5229-5232.

GROSCLAUDE F., PUJOLLE J., GARNIER J., RIBADEAU-DUMAS B., 1966. Mise en évidence de deux variantes supplémentaires des protéines du lait de vache: α_{s1}-CnD et LgD. Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys., 6, 215-222.

GROSCLAUDE F., MAHÉ M.F., MERCIER J.C., RIBADEAU-DUMAS B., 1972. Localisations des substitutions d'acides aminés différentiant les variants A et B de la *k*-caséine bovine. Annales de Génétique et de Sélection Animales, 4, 515-521.

GROSCLAUDE F., MAHÉ M.F., RIBADEAU-DUMAS B., 1973. Structure primaire de la caséine α_{s1} et de la caséine β bovine. European Journal of Biochemistry, 40, 323.

GROSCLAUDE F., MAHÉ M.F., MERCIER J.C., 1974. A comparaison du polymorphisme génétique des lactoprotéines du Zebú et des bovins. Annales de Génétique et de Sélection Animales, 6, 305-329.

GROSCLAUDE F., MAHÉ M.F., MERCIER J.C., BONNEMAIRE J., TEISSIER J.H., 1976a. Polymorphisme des lactoprotéines des bovines Népalais. I. Mise en évidence, chez le yak, et caractérisation biochimique de deux nouveaux variants: β-lactoglobuline D (yak) et caséine α_{s1}-E. Annales de Génétique et de Sélection Animales, 8, 461-479.

GROSCLAUDE F., MAHÉ M.F., MERCIER J.C., BONNEMAIRE J., TEISSIER J.H., 1976b. Polymorphisme des lactoprotéines de bovines Népalais. II. Polymorphisme des caséines 'α_s-mineurs'; le locus α_{s2}-Cn est-il lié aux loci α_{s1}-Cn, β-Cn et *k*-Cn? Annales de Génétique et de Sélection Animales, 8, 481-491.

GROSCLAUDE F., JOUDRIER P., MAHÉ M.F., 1978. Polymorphisme de la caséine α_{s2} bovine: étroite liaison du locus α_{s2}-Cn avec les loci α_{s1}-Cn, β-Cn et *k*-Cn; mise en évidence d'une délétion dans le variant α_{s2}-Cn D. Annales de Génétique et de Sélection Animale, 10, 313-327.

GROSCLAUDE F., MAHÉ M.F., ACCOLAS J.P., 1982. Note sur le polymorphisme génétique des lactoprotéines

de bovins et de yaks Mongols. Annales de Génétique et de Sélection Animales, 14, 545-550.

GROSCLAUDE F., MAHÉ M.F., BRIGNON C., DI STASIO L., JEUNET R., 1987. A mendelian polymorphism underlying quantitative variations of goat α_{s1}-casein. Genetics, Selection and Evolution, 19, 399-412.

GROSCLAUDE F., RICORDEAU G., MARTÍN P., REMEUF F., VASSAL L., BOUILLON J., 1994. Du gène au fromage: le polymorphisme de la caséine α_{s1} caprine, ses effets, son évolution. INRA Productions Animales, 7, 3-19.

HALL L., CRAIG R.K., EDBROOKE M.R., CAMPBELL P.N., 1982. Comparison of the nucleotide sequence of cloned human and guinea-pig pre-α-lactalbumin cDNA with that of chicken pre-lysozyme cCNA suggests evolution from a common ancestor. Nucleic Acids Research, 10, 3503-3515.

HALL L., LAIRD J.E., PASCALL J.C., CRAIG R.K., 1984. Guinea-pig casein A cDNA. European Journal of Biochemistry, 138, 585-589.

HALL L., EMERY, D.C., DAVIES M.S., PARKER D., CRAIG R.K., 1987. Organization and sequence of the human α-lactalbumin gene. Biochemical Journal, 242, 735-742.

HAN S.K., CHUNG E.Y., LEE K.M., 1983. Studies on the genetic polymorphism of milk proteins in Korean cattle. Proceedings of the 5th World Conference on Animal Production, 2, 51-52.

HANSSON L., EDLUNG A., JOHANSSON T., HERNELL O., STROMQUIST M., LINDQUIST S., LONNERDAL B., BERGSTROM S., 1994. Structure of the human β-casein encoding gene. Gene, 139, 193-199.

HARRIS S., ALI S., ANDERSON S., ARCHIBALD A.L., CLARK A.J., 1988. Complete nucleotide sequence of the genomic ovine gene. Nucleic Acids Research, 16, 10379-10380.

HAYES H.C., PETIT E.J., 1993. Mapping of the β-lactoglobulin gene and of an immunoglobulin M heavy chain-like sequence to homeologous cattle, sheep and goat chromosomes. Mammalian Genome, 4, 207-210.

HIROAKA Y., SEGAWA T., KUWAJIMA K., SUGAI S., MURAI N., 1980. α-lactalbumin: a calcium metallo-protein. Biochemical and Biophysical Research Communications, 93, 1098-1104.

HOOGENDORN M.P., MOXLEY J.E., HAWES R.O., MACRAE H.F., 1969. Separation and gene frequencies of blood serum transferrin, casein and β-lactoglobulin loci of dairy cattle and their effects on certain production traits. Canadian Journal of Animal Science, 49, 331-341.

IKONEN T., RUOTTINEN O., ERHARDT G., OJALA M. , 1996. Allele frequencies of the major milk proteins in the Finnish Ayrshire and detection of a new *k*-casein variant. Animal Genetics, 27, 179-181.

JAKOB E., 1991. Frequencies of casein phenotypes and haplotypes in different breeds in Switzerland and the effect of *k*-casein C and E on renneting properties of milk. Material of Specialists Meeting of the International Circle of Dairy Research Leaders on Genetic Polymorphism of Milk Proteins, Zurich, 11-12 April.

JAKOB E, PUHAN Z., 1992. Technological properties of milk as influenced by genetic polymorphism of milk proteins - a review. International Dairy Journal, 2, 157-178.

JANSÀ M., LEROUX C., SÁCHEZ-BONASTRE A., MARTÍN P., 1994. Occurrence of a LINE sequence in the 3' UTR of the goat α_{s1}-casein E encoding allele associated with reduced protein synthesis level. Gene, 147, 179-187.

JAUBERT A., MARTÍN P., 1992. Reverse-phase HPLC analysis of goat caseins. Identification of α_{s1} and α_{s2} genetic variants. Le Lait, 72, 235-247.

JOLIVET G., DEVINOY, E., FONTAINE M.L., HOUDEBINE L.M., 1992. Structure of the gene encoding rabbit α_{s1}-casein. Gene, 113, 257-262.

JOLLÉS J., ALAIS C., JOLLÉS P., 1968. The tryptic peptide with the rennin-sensitive linkage of cow's *k*-casein. Biochimica Biophysica Acta, 168, 591.

JOLLÉS J., FIAT A.M., SCHOENTGEN F., ALAIS C., JOLLÉS P., 1974. The amino acid sequence of sheep *k*-A-casein. II. Sequence studies concerning the *k*-A-caseinoglycopeptide and establishment of the complete primary structure of the protein. Biochimica Biophysica Acta, 365, 335.

JONES W.K., YU-LEE L.Y., CLIFT S.M., BROWN T.L., ROSEN J.M., 1985. The rat casein multigene family. Fine structure and evolution of the β-casein gene. The Journal of Biological Chemistry, 260, 7042.

JORDANA J., SÁNCHEZ A., JANSÀ M., MAHÉ M.F., GROSCLAUDE F., 1991. Estudio comparativo de las

razas caprinas españolas en relación a las variantes de la caseína α_{s1}. ITEA, 11, 598-600.

KAMINSKI S., 1996. Bovine kappa-casein (CASK) gene - molecular nature and application in dairy cattle breeding. Journal of Applied Genetics, 37, 179-196.

KING J.W.B., 1966. The casein of sheep's milk. En Polymorphismes Biochimiques des Animaux, Proceedings of the Xth European Conference on Animal Blood Groups and Biochemical Polymorphisms, Paris, 427-431.

KING J.W.B., Aschaffenburg R., KIDDY C.A., THOMPSON M.P., 1965. Non-independent occurrence of α_{s1} and β-casein variants of cow's milk. Nature, 206, 424.

KOCAK H.R., ZADOW J.G., 1986. Storage problems in UHT milk: age gelation. Food Technol. Australia, 38, 148-151.

KOCZAN D., HOBOM G., SEYFERT H.M., 1991. Genomic organization of the bovine α_{s1}-casein gene. Nucleic Acids Research, 19, 5591-5596.

KOLDE H.J., BRAUNITZER G., 1983. The primary structure of ovine β-lactoglobulin. 1. Isolation of the peptides and sequence. Milchwissenschaft, 38, 18-20.

KRAUSE I., BUCHBERGER J., WEIB G., PFLÜGLER M., KLOSTERMEYER H., 1988. Isoelectric focusing in immobilized pH gradients with carrier ampholytes added for high-resolution of bovine β-lactoglobulins: characterization of a new genetic variant. Electrophoresis, 9, 609-613.

KUMAGAI I., TAMAKI E., KAKINUMA S., MIURA K., 1987. Molecular cloning and sequencing of cDNA encoding goat pre-α-lactalbumin. The Journal of Biological Chemistry, 101, 511-517.

LAIRD J.E., JACK L., HALL L., BOULTON A.P., PARKER D., CRAIG R.K., 1988. Structure and expression of the guinea-pig α-lactalbumin gene. Biochemical Journal, 254, 85-94.

LAMBERET G., DEGAS C., DELACROIX-BOUCHET A., VASSAL L., 1996. Influence des caractères liés aux allèles A et F de la caséine α_{s1} caprine sur la flaveur chèvre: fabrications fromagères ave échange de protéines et de matières grasses. Le Lait, 76, 349-361.

LARSEN B., THYMANN W., 1966. Studies on milk protein polymorphism in Danish cattle and the interaction of the controlling genes. Acta Agricultura Scandinavica, 7, 189-205.

LARSEN B., GRUCHY C.L., MOUSTGAAD J., 1974. Studies on blood groups and polymorphic protein systems in Jersey cattle on the Isle of Jersey. Acta Agricultura Scandinavica, 24, 99-110.

LEROUX C., MARTÍN P., 1996. The caprine α_{s1}- and β-casein genes are 12 kb apart and convergently transcribed. Proceedings of the XXVth International Conference on Animal Genetics, Tours, France, 147.

LEROUX C., MARTÍN P., MAHÉ M.F., LEVÉZIEL H., MERCIER J.C., 1990. Restriction fragment length polymorphism identification of goat α_{s1}-casein alleles: a potential tool in selection of individuals carrying alleles associated with a high level protein synthesis. Animal Genetics, 21, 341-351.

LEROUX C., MAZURE N., MARTÍN P., 1992. Mutations away from splice site recognition sequences might cis-modulate alternative splicing of goat α_{s1}-casein transcripts. Structural organization of the relevant gene. The Journal of Biological Chemistry, 267, 6147-6157.

LEVÉZIEL H., METENIER L., GUERIN G., CULLEN P., PROVOT C., BERTAUD M., MERCIER J.C., 1991. Restriction fragment length polymorphism of ovine casein genes: close linkage between the α_{s1}, α_{s2}, β and *k*-casein loci. Animal Genetics, 22, 1-10.

LEVÉZIEL H., METENIER L., MAHÉ M.F., CHOPLAIN J., FURET J.P., PABOEUP G., MERCIER J.C., GROSCLAUDE F., 1988. Identification of the two common alleles of the bovine *k*-casein locus by the RFLP technique, using the enzyme HindIII. Genetics, Selection and Evolution, 20, 247-254.

LEVÉZIEL H., RODELLAR C., LEROUX C., PEPIN L., GROHS C., VAIMAN D., MAHÉ M.F., MARTÍN P., GROSCLAUDE F., 1994. A microsatellite within the bovine *k*-casein gene reveals a polymorphism correlating strongly with polymorphisms previously described at the protein as well as at the DNA level. Animal Genetics, 25, 223-228.

LEVINE W.B., ALEXANDER L.J., HOGANSON G.E., BEATTIE C.W., 1992. Cloning and sequencing of the porcine *k*-casein cDNA. Animal Genetics, 23, 361-363.

LIEN S., ROGNE S., 1993. Bovine casein haplotypes: number, frequencies and applicability as genetic markers. Animal Genetics, 24, 373-376.

LIEN S., ALESTROM P., KLUNGLAND H., ROGNE S., 1992. Detection of multiple β-casein (CASB) alleles by amplification created restriction sites (ACRS). Animal Genetics, 23, 333-338.

LIN C.Y., SABOUR M.P., LEE A.J., 1992. Direct typing of milk proteins as an aid for genetic improvement of dairy bulls and cows: a review. Animal Breeding Abstracts 60, 1.

LÓPEZ-GÁLVEZ G., 1993. Estudio del polimorfismo de las proteínas de leche de oveja de las razas Manchega y Segureña. Aptitud a la coagulación y rendimiento quesero. Tesis Doctoral, Facultad de Veterinaria, Universidad Complutense, Madrid.

LÓPEZ-GÁLVEZ G., RAMOS M., MARTÍN-ÁLVAREZ P.J., JUÁREZ M., 1993. Influence of milk protein polymorphism on cheese producing ability in the milk of Manchega ewes. International Seminar on Factors affecting Yield of Cheese and System for its control. FIL-IDF. Cork, Ireland.

LÓPEZ-GÁLVEZ G., RAMOS M., JUÁREZ M., 1994. Revisión. Polimorfismo genético de las proteínas de leche de oveja. Revista Española de Ciencia y Tecnología de los Alimentos, 34, 609-622.

LÓPEZ-GÁLVEZ G., JUÁREZ M., RAMOS M. 1995. Two dimensional electrophoresis and immunoblotting for the study of ovine whey protein polymorphism. Journal of Dairy Research 62, 311-320.

MACHEBOEUF D., COULON J.B., D'HOUR P., 1993. Effect of breed, protein genetic variants and feeding on cows' milk coagulation properties. Journal of Dairy Research, 60, 43-54.

MAES E., PRIEELS J.P., DOLMANS M., LEONIS J., 1976. Identification of two genetic variants of goat α-lactalbumin. Arch Int Physiol Biochim, 84, 641-642.

MAHÉ M.F., GROSCLAUDE F., 1989. αs1-CnD, another allele associated with a decreased synthesis rate at the caprine α_{s1}-casein locus. Genetics, Selection and Evolution, 21, 127-129.

MAHÉ M.F., MANFREDI E., RICORDEAU G., PIACÈRE A., GROSCLAUDE F., 1993. Effets du polymorphisme de la caséine α_{s1} sur les performances laitières: analyse intradescendande de boucs de race Alpine. Genetics, Selection and Evolution, 26, 151-157.

MARIANI P., LOSI G., RUSSO V., CASTAGNETTI G.B., GRAZIA, L., MORINI D., FOSSA E., 1976. Prove di caseificazione con latte caratterizzato dalle varianti A e B della *k*-caseina nella produzione del formaggio Parmigiano-Reggiano. Scienza e Tecnica Lattiero-Casearia, 27, 208-227.

MARIANI P., MEAZZA M., RESMINI P., PAGANI M.A., PECORARI M., FOSSA E., 1986. Osservazioni su tipi di β-caseina e caratteristiche di coagulazione del latte. L'Industria del Latte, 22, 35-58.

MARTÍN P., 1993. Polymorphisme génétique des lactoprotéines caprines. Le Lait, 73, 511-532.

MARTÍN P., GROSCLAUDE F., 1993. Improvement of milk protein quality by gene technology. Livestock Production Science, 35, 95-115. Special issue: Biology of Lactation in farm animals.

MARTÍN P., BRIGNON G., FURET J.P., LEROUX C., 1996. The gene encoding α_{s1}-casein is expressed in human mammary epithelial cells during lactation. Le Lait, 76, 523-535.

MARZIALI A.S., NG-KWAI-HANG K.F., 1986. Effects of milk composition and genetic polymorphism on cheese composition. Journal of Dairy Science, 69, 2533-2542.

MAURIELLO R., ADDEO F., PIERAGOSTINI E., BUFANO G., 1990. Casein polymorphism in Altamurana sheep breed. Scienza e Tecnica Lattiero-casearia, 41, 357-364.

MCGILLIVRAY R.T., BREW, K., BARNES K., 1979. The amino acid sequence of goat α-lactalbumin. Archives of Biochemistry and Biophysics, 197, 404-414.

MCLEAN D.M., GRAHAM E.R.B., PONZONI R.W., MCKENZIE H.A., 1984. Effects of milk protein genetic variants on milk yield and composition. Journal of Dairy Research, 51, 531-546.

MEDRANO J.F., AGUILAR-CÓRDOVA E., 1990. Genotyping of bovine *k*-casein loci following DNA sequence amplification. Bio/Technology, 8, 144-146.

MEPHAM T.B., GAYE P., MARTÍN P., MERCIER J.C., 1992. Biosynthesis of milk protein. En Advanced Dairy Chemistry (P.F. Fox) 1: Proteins, Applied Science Publishers, London, 491-543

MERCIER J.C., GROSCLAUDE F., 1993. Génétique moléculaire des protéines du lait et de leurs gènes. En Biologie de la Lactation, Editions INSERM/INRA Editions, Paris/Versailles, 319-347.

MERCIER J.C., BRIGNON C., RIBADEAU-DUMAS B., 1973. Structure primaire de la caséine *k*B bovine. Sequence complete. European Journal of Biochemistry 35, 222.

MERCIER J.C., HAZE G., PETRISSANT G., HUE-DELAHAIE, D., BOISNARD M., 1978. Biochemical and Biophysical Research Communications, 85, 662-670.

MERCIER J.C., GAYE P., SOULIER S., HUE-DELAHAIE D., VILOTTE J.L., 1985. Construction and identification of recombinant plasmids carrying cDNAs coding for ovine α_{s1}, α_{s2}, β, *k*-casein and β-lactoglobulin. Nucleotide sequence of α_{s1}-casein cDNA. Biochimie, 67, 959-971.

MERCIER J.C., VILOTTE J.L., PROVOT C., 1990. Structure and function of milk protein genes. En Genome Analysis in Domestic Animals (H. Geldermann y F. Ellendorf), VCH, Weinheim, Germany, 233-258.

MIRANDA G., ANGLADE P., MAHÉ M.F., ERHARDT G., 1993. Biochemical characterization of the bovine genetic *k*-casein C and E variants. Animal Genetics, 24, 27-31.

MOHR U., KOCZAN D., LINDER D., HOBOM G., ERHARDT G., 1994. A single point mutation results in A allele-specific exon skipping in the bovine α_{s1}-casein mRNA. Gene, 143, 187-192.

MORINI D., LOSI G., CASTAGNETTI G.B., MARIANI P., 1979. Prove di caseificazione con latte caratterizzato dalle varianti A e B della *k*-caseina: rilievi sul formaggio stagionato. Scienza e Tecnica Lattiero-Casearia, 30, 243-262.

MUNRO G.L., 1978. Effect of genetic variants of milk proteins on yield and composition of milk. Proceedings of the XXth International Dairy Congress, Paris, 10.

NAKASHI H.L., GRANTHAM F.H., GULLINO P.M., 1984. Expression of *k*-casein in normal and neoplastic rat mammary gland is under the control of prolactin. The Journal of Biological Chemistry, 259, 14894-14898.

NEELIN J.M., 1964.Variants of *k*-casein revealed by improved starch gel electrophoresis. Journal of Dairy Science, 47, 506-509.

NG-KWAI-HANG, K.F., GROSCLAUDE F., 1992. Genetic polymorphism of milk proteins. En Advanced Dairy Chemistry (P.F. FOX) 1: Proteins, Applied Science Publishers, London, 405-455.

NG-KWAI-HANG K.F., HAYES J.F., MOXLEY, J.E., MONARDES H.G., 1984. Association of genetic variants of casein and milk serum proteins with milk, fat and protein production by dairy cattle. Journal of Dairy Science, 67, 835-840.

NG-KWAI-HANG K.F., HAYES J.F., MOXLEY J.E., MONARDES H.G., 1986. Relationships between milk protein polymorphisms and major milk constituents in Holstein-Friesian cows. Journal of Dairy Science, 69, 22-26.

OLLIVIER-BOUSQUET, M., 1993. Sécrétion des caséines: régulation hormonale. En Biologie de la Lactation, Editions INSERM/INRA Editions, Paris/Versailles, 367-387.

PASSEY R.J., MACKINLAY A.G., 1995. Characterisation of a second, apparently inactive copy of the bovine β-lactoglobulin gene. European Journal of Biochemistry, 233, 736-743.

PÉREZ M.D., CALVO M., 1995. Interaction of β-lactoglobulin with retinol and fatty acids and its role as a possible biological function for this protein: a review. Journal of Dairy Science, 78, 978-988.

PIREDDA G., PAPOFF C.M., SANNA S.R., CAMPUS R.L., 1993. Influence of ovine α_{s1}-casein genotype upon the physicochemical and lactodynamographic characteristics of milk. Scienza e Tecnica Lattiero-casearia, 44, 135-143.

PRÉAUX G., BRAUNITZER G., SCHRANK B., STANGL A., 1979. The amino acid sequence of goat β-lactoglobulin. Hoppe-Seyler's Z. Physiol. Chem., 360, 1595-1604.

PRINZENBERG E.M., HIENDLEDER S., IKONEN T., ERHARDT G., 1996. Molecular genetic characterization of new bovine kappa-casein alleles $CSN3^F$ and $CSN3^G$ and genotyping by PCR-RFLP. Animal Genetics, 27, 347-349.

PROVOT C., PERSUY M.A., MERCIER J.C., 1989. Complete nucleotide sequence of ovine β-casein cDNA: inter-species comparison. Biochimie, 71, 827-832.

PROVOT C., PERSUY M.A., MERCIER J.C., 1995. Complete sequence of the ovine β-casein gene. Gene, 154, 259-263.

QASBA P.K., SAFAYA S.K., 1984. Similarity of the nucleotide sequences of rat α-lactalbumin and chicken lysozyme genes. Nature, 308, 377-380.

RAHALI V., MENARD J.L., 1991. Influence des variants génétiques de la β-lactoglobuline et la *k*-caséine sur la composition du lait et son aptitude fromagère. Le Lait, 71, 275-297.

RAMPILLI M., CAROLI A., BOLLA P., PIRLO G., 1988. Relationships of milk protein genotypes with casein composition and rennet ability of milk during lactation. Scienza e Tecnica Lattiero-Casearia, 39, 262-279.

RAMUNNO L., RANDO A., DI GREGORIO P., MASSARI M., BLASSI M., MASINA P., 1991. Structura genetica di alcune populazioni caprine allevate in italian a locus della caseina α_{s1}. IX Congr. Naz ASPA, 579-589.

RAMUNNO L., COSENZA G., RANDO A., MACCIOTTA N.P.P., PAPPALARDO M., MASINA P., 1997. Identification of carriers of the Welsh α_{s1} variant using an allele-specific PCR method. Animal Genetics, 28, 150-158.

RANDO A., PAPPALARDO M., CAPUANO M., DI GREGORIO P., RAMUNNO L., 1996. Two mutations might be responsible for the absence of β-casein in goat milk. Proceedings of the XXVth International Conference on Animal Genetics, Tours, France, 50.

RECIO I., PÉREZ-RODRÍGUEZ M.L., AMIGO L., RAMOS M., 1997. Study of the polymorphism of caprine milk caseins by capillary electrophoresis. Journal of Dairy Research, 64, 515-523.

RIBADEAU-DUMAS B., BRIGNON G., GROSCLAUDE F., MERCIER J.C., 1972. Structure primaire de la caséine β bovine. European Journal of Biochemistry, 25, 505.

RICHARDSON B.C., CREAMER L.K., 1976. Comparative micelle structure. The isolation and characterization of the major ovine caseins. New Zealand Journal of Dairy Science, 11, 46-53.

RIJNKELS M., WHEELER D.A., DE BOER P.M., PIERER F.R., 1997b. Structure and expression of the mouse casein gene locus. Mammalian Genome, 8, 9-15.

RIJNKELS M., KOOIMAN P.M., DE BOER H.A., PIEPER F.R. 1997a. Organization of the bovine casein locus. Mammalian Genome, 8, 148-152.

RIJNKELS M., MEERSHOEK E., DE BOER H.A., PIEPER F.R. 1997c. Physical map and localization of the human casen gene locus. Mammalian Genome 8, 285-286.

ROBERTS B.T., DITULLIO P., VITALE J., HEHIR K., GORDON K., 1992. Cloning of the goat β-casein gene and expression in transgenic animals. Gene, 121, 255-262.

ROLLEMA H.S., 1992. Casein association and micelle formation. En Advanced Dairy Chemistry (P.F. Fox) 1: Proteins, Applied Science Publishers, London, 111-140.

RUSSO V., MARIANI P., 1978. Polimorfismo delle proteine del latte e relazioni tra varianti genetiche e caratteristiche di interesse zootecnico, technologico e caseario. Rivista di Zootecnia e Veterinaria, 6, 365-379.

RUSSO V., DAVOLI R., DALL'OLIO S., TEDESCHI M., 1986. Ricerche sul polimorfismo del latte caprino. Zootecnia e Nutrizione Animale, 12, 55-62.

SAIKI R.K., SCHARF S., FALOONA F., MULLIS K.B., HORN G.T., ERLICH H.A., ARNHEIM N., 1985. Enzymatic amplification of β-globin genomic sequences and restriction site analysis for diagnosis of sickle cell anemia. Science, 230, 1350-1354.

SCHAAR J., HANSSON B., PETTERSON H.E., 1985. Effects of genetic variants of *k*-casein and β-lactoglobulin on cheesemaking. Journal of Dairy Research, 52, 429-437.

SCHMIDT D.G., 1964. Starch gel electrophoresis of *k*-casein. Biochimica Biophysica Acta, 90, 411-414.

SEIBERT B., ERHARDT G., SENFT B., 1985. Procedure for simultaneous phenotyping of genetic variants in cow's milk by isolectric focusing. Animal Blood Groups and Biochemical Genetics, 16, 183-191.

SEIBERT B., ERHARDT G., SENFT B., 1987. Detection of a new *k*-casein variant in cow's milk. Animal Genetics, 18, 269-272.

SERBON J.W., LEDFORD R.A., REGENSTEIN J., THOMPSON M.P., 1967. Variants of milk proteins and their possible relation to milk properties. Journal of Dairy Science, 50, 951 (abstract).

SOULIER S., MERCIER J.C., VILOTTE J.L., ANDERSON J., CLARK A.J., PROVOT C., 1989. The bovine and ovine genomes contain multiple sequences homologous to the α-lactalbumin-encoding gene. Gene, 83, 331-338.

STAMBEKOV S.Z., SHAPIRO Y.U.O., MANDRUSOVA E.E., ROMANYUF N.A., 1974. Polymorphism of milk proteins in Latvian Darkheaded ewes. D.S.A., 39, 1100.

STEWART A.F., BONSING J., BEATTLE C.W., SHAH F., WILLIS I.M., MACKINLAY A.G., 1987. Complete nucleotide sequences of bovine α_{s2} and β-casein cDNAs: comparisons with related sequences in

other species. Molecular Biology and Evolution, 4, 231-241.

SWAISGOOD H.E., 1992. Chemistry of the caseins. En Advanced Dairy Chemistry (P.F. Fox) 1: Proteins. Applied Science Publishers, London, 63-110.

SWEETSUR A.W.M., MUIR D.D., 1980. Effect of concentration by ultrafiltration on the heat stability of skimmilk. Journal of Dairy Research, 47, 327-335.

THEPOT, D., DEVINOY E., FONTAINE M.L., HOUDEBINE L.M., 1991. Structure of the gene encoding rabbit β-casein. Gene, 97, 301-306.

THOMPSON M.D., DAVE J.R., NAKASHI H.L., 1985. Molecular cloning of mouse mammary gland *k*-casein: comparison with rat *k*-casein and rat and human g-fibrinogen. DNA 4, 263-271.

THOMPSON M.P., KIDDY C.A., PEPPER L., ZITTLE C.A., 1962. Variations in the α_s-casein fraction of individual cow's milk. Nature, 195, 1001-1002.

THREADGIL D.W., WOMACK J.E., 1990. Genomic analysis of the major bovine milk protein genes. Nucleic Acids Research, 18, 6935-6942.

VAN EENENNAM A., MEDRANO J.F., 1991. Milk protein polymorphisms in California dairy cattle. Journal of Dairy Science 74, 1730-1742.

VELMALA R., VILKKI J., ELO K., MÄKI-TANILA A, 1995. Casein haplotypes and their association with milk production traits in the Finnish Ayrshire cattle. Animal Genetics, 26, 419-425.

VILOTTE J.L., SOULIER S., 1992. Isolation and characterization of the mouse α-lactalbumin encoding gene: interspecies comparison, tissue- and stage-specific expression. Gene, 119, 287-392.

VILOTTE J.L., SOULIER S., MERCIER J.C., GAYE P., HUE-DELAHAIE D., FURET, P., 1987. Complete nucleotide sequence of bovine α-lactalbumin gene: comparison with its rat counterpart. Biochimie, 69, 609-620.

VILOTTE J.L., SOULIER S., PPRINTZ C., MERCIER J.C., 1991. Sequence of the goat α-lactalbumin-encoding gene: comparison with the bovine gene and evidence of related sequences in the goat genome. Gene, 98, 271-276.

VILOTTE J.L., SOULIER S., MERCIER J.C., 1992. Sequence of the murine α-lactalbumin encoding cDNA: interspecies comparison of the coding frame and deduced preprotein. Gene, 112, 251-255.

VOGLINO G.F., 1972. A new β-casein variant in Piedmont cattle. Animal Blood Groups and Biochemical Genetics, 3, 61-62.

WANG M.G., SCOTT W.A., RAO K.R., UDEY J., CONNER G.E., BREW K., 1989. Recombinant bovine a-lactalbumin obtained by limited proteolysis of a fusion protein expressed at high levels in E. coli. The Journal of Biological Chemistry, 264, 21116-21121.

WAUGH D.F., von HIPPEL P.H., 1956. Journal of the American Chemical Society, 78, 4576.

WHITNEY R. McI., BRUNNER J.R., EBNER K.E., FARRELL H.M., JOSEPHSON J.R.V., MORR C.V., SWAISGOOD H.E., 1976. Nomenclature of the proteins of the cow's milk: fourth revision. Journal of Dairy Science, 59, 795.

WOYCHIK J.H., 1964. Polymorphism in *k*-casein of cow's milk. Biochemical and Biophysical Research Communications, 16, 267-271.

YEBROVSKY L.S., KOMISSARENKO A., 1982. Effect of genotype on intra-breed variation in the amino acid content of milk proteins. Proceedings of the XXIst International Dairy Congress, Moscú, 1, 46.

YOSHIMURA M., BANERJEE M.R., OKA T., 1986. Nucleotide sequence of a cDNA encoding mouse β-casein. Nucleic Acids Research, 14, 8224.

ZARAZAGA I., GARCÍA-MURO E., MARTÍN-BRURRIEL I., RODELLAR C., 1996. Genotyping milk proteins by PCR in the Spanish Menorquina cattle breed. Proceedings of the XXVth International Conference on Animal Genetics, Tours, France, 43.

(Aceptado para publicación el 23 de diciembre de 1998)

ITEA (1999), Vol. **95A N.° 2,** 180-187

NECESIDADES ENERGÉTICAS DE MANTENIMIENTO Y DINÁMICA DE LOS DEPÓSITOS ADIPOSOS EN CABRAS BLANCA CELTIBÉRICA

L. Torrano
J. Valderrábano

Dpto. Tecnología en Producción Animal.
Servicio de Investigación Agroalimentaria-DGA
Apdo. 727. 50080 Zaragoza
España

RESUMEN

Las necesidades energéticas de mantenimiento y el efecto del nivel de ingestión sobre la dinámica de los depósitos grasos en cabras Blanca Celtibérica fueron determinados en un grupo de 36 cabras alojadas individualmente y alimentadas con gránulos de alfalfa deshidratada ofrecida a 6 niveles crecientes entre 31 y 75 g MS/kg $PV^{0.75}$/día. Durante el ensayo, se registró el peso vivo y el espesor de la grasa en la 4ª esternebra de los animales mediante ultrasonidos, estimándose, además, la digestibilidad *in vivo* de la dieta.

La relación lineal derivada entre la variación de peso y la ingestión de materia orgánica digestible (MODI) permitió establecer el nivel de mantenimiento para esta raza en 28,8 g MODI/kg $PV^{0.75}$/día y el correspondiente a la ganancia de 1 g de peso en 2,6 g MODI. En términos de energía metabolizable (EM) dichos valores equivalieron a 432 kJ EM/kg $PV^{0.75}$/día y 39 kJ EM/g ganado, respectivamente. El espesor de la grasa medido en la 4ª esternebra presentó una variación lineal entre -1,14 y 1,40 mm para el rango de ingestiones establecido, que se correspondió con una variación estimada de los depósitos adiposos entre -1,07 y 1,31 g/kg $PV^{0.75}$/día, respectivamente. Los resultados obtenidos sugieren que las necesidades energéticas de mantenimiento de esta raza son similares a las obtenidas en razas de aptitud lechera de zonas templadas y que la variación del espesor de grasa esternal podría ser utilizada como indicador de la dinámica de los depósitos adiposos en ganado caprino.

Palabras clave: Energía, Necesidades de mantenimiento, Ultrasonidos, Espesor de grasa esternal, Caprino.

SUMMARY
ENERGY REQUIREMENTS FOR MAINTENANCE AND DYNAMIC OF BODY FAT DEPOTS IN BLANCA CELTIBERICA GOATS

Energy requirements for maintenance and the effect of level of intake on the dynamic of body fat depots have been studied on 36 Blanca Celtiberica goats. The animals were individually housed and fed at six levels of feeding ranging from 31 to 75 g DM/kg $LW^{0.75}$/day of pelleted lucerne. Measurements were made of live weight,

ultrasonic breastbone fat thickness at 4th sternebra and of *in vivo* digestibility of the diet.

A lineal relationship between liveweight change and digestible organic matter intake (MODI) was found. Requirements were then calculated being 28.8 g MODI/kg $LW^{0.75}$/day for maintenance and 2.6 g MODI for 1 g gain, which in terms of metabolizable energy (ME) are equivalent to 432 kJ ME/kg $LW^{0.75}$/day and 39 kJ ME/g gain, respectively. Fat thickness at 4th sternebra varied linearly from -1.14 to 1.40 mm with the established range of intakes and appeared associated with an estimated variation of body fat depots from -1.07 to 1.31 g/kg $LW^{0.75}$/day, respectively. Results obtained suggest that energy requirements for maintenance in Blanca Celtiberica goats are similar to those found for dairy goats in temperate areas and that fat thickness variation could be used as a parameter of body fat dynamic.

Key words: Energy, Maintenance requirements, Ultrasounds, Breastbone fat thickness, Goats.

Introducción

Los resultados experimentales acerca de los factores de la dieta en el ganado caprino son muy limitados respecto a los disponibles para ovino y vacuno (SAUVANT *et al.*, 1991). Por este motivo, con frecuencia se aplican valores obtenidos para ovejas (MASSON *et al.*, 1991) de los que frecuentemente deben hacerse extrapolaciones, si bien existen diferencias notables para determinados tipos de alimentos entre ambas especies (DEVENDRA, 1978; TISSERAND *et al.*, 1986).

La explotación del ganado caprino está muy vinculada al medio, máxime en razas, como la Blanca Celtibérica, cuya utilización se orienta hacia la producción de carne dentro de sistemas de producción extensivos. En condiciones de clima mediterráneo, la variabilidad estacional de recursos forrajeros disponibles condiciona de manera importante el estado nutritivo de los animales a lo largo del año (SANTUCCI *et al.*, 1991). En estas condiciones, el aprovechamiento racional de los recursos naturales sin comprometer la producción animal exige el conocimiento de las necesidades nutritivas específicas de este ganado y la evolución de las reservas corporales con el plano de alimentación previsto a medio plazo.

Si bien la notación de la condición corporal por palpación en la región lumbar se ha mostrado como buen indicador del estado de reservas corporales en el ganado ovino (RUSSEL *et al.*, 1969), la distribución de los depósitos adiposos en el caso del ganado caprino ha sugerido (SANTUCCI, 1984) la estimación del nivel de grasa esternal como indicador del estado de engrasamiento de este ganado. Sin embargo, tanto la subjetividad de la notación de la condición corporal (EVANS, 1978) como la dificultad que en ocasiones presenta categorizar el nivel de grasa esternal en el ganado caprino por palpación (SANTUCCI, 1984) se han esgrimido con frecuencia para cuestionar este método. Recientemente, los trabajos desarrollados por DELFA *et al.* (1995, 1997) sobre la composición tisular de cabras Blanca Celtibérica han puesto en evidencia la precisión de los ultrasonidos en el animal vivo para valorar diferentes medidas de la canal y sugieren el empleo

del espesor de la grasa en la región esternal para estimar el nivel de reservas corporales *in vivo*. Sin embargo, se desconocen las necesidades energéticas de mantenimiento de esta raza así como la dinámica de esas reservas corporales cuando el nivel de ingestión se mantiene por encima o por debajo de las necesidades de mantenimiento, aspectos que fueron abordados en el presente trabajo.

Material y métodos

Treinta y seis cabras Blanca Celtibérica de 1 año de edad, con un peso vivo medio de 26,5 ± 0,70 kg y 19,1 ± 0,54 mm de espesor de grasa medida por ultrasonidos a nivel de la 4ª esternebra, fueron distribuidas en 6 lotes homogéneos y alojadas individualmente en jaulas con suelo de rejilla. Previo a la introducción en las jaulas, los animales fueron tratados frente a parásitos internos con 2,5 ml/10 kg PV de Albendazol 2%.

Los animales recibieron una dieta a base de gránulos de alfalfa deshidratada (*Medicago sativa* L.) de 8 mm de sección ofrecida a 6 niveles crecientes de oferta (31, 39, 47, 55, 62 y 75 g MS/kg $PV^{0.75}$/día), correspondientes a un rango de -40 a +45% del nivel teórico de las necesidades de mantenimiento propuestas por el NRC (1981) para ganado caprino. La ración fue ofrecida a los animales en dos comidas iguales a las 09.00 y 16.00 h. Durante un periodo pre-experimental de 7 días los animales recibieron una dieta común de 700 g de gránulos de alfalfa deshidratada con el fin de homogeneizar su contenido digestivo, tras el cual se registró su peso vivo. Durante los 42 días siguientes, los animales recibieron la dieta correspondiente al tratamiento asignado a cada uno de ellos en función de su peso vivo, disponiendo en todo momento de bloques minerales y agua a voluntad.

A los 21 días de iniciar el periodo experimental, cuatro animales de cada lote fueron alojados en jaulas metabólicas para determinar la digestibilidad *in vivo* de la dieta. Durante los 3 días de adaptación a las nuevas cajas y los siguientes 5 días de medidas, los animales continuaron recibiendo la dieta correspondiente a su tratamiento, registrándose diariamente la cantidad de alimento rehusado y de heces producidas por cada individuo.

El contenido en materia seca de la oferta, rehusado y heces se determinó sobre muestras desecadas a peso constante en estufa de aire forzado a 60ºC, en las que posteriormente se determinó su contenido en cenizas (AOAC, 1990) y fibra neutro-detergente (Goering y Van Soest, 1970). Asimismo, se determinó el contenido en proteína bruta (AOAC, 1990) de las muestras de oferta. El contenido en energía metabolizable (EM) de los pellets de alfalfa deshidratada se estimó a partir de la relación EM = 0,15 x DMOD% (Maff, 1975).

El peso de las cabras se registró previo a la distribución de la ración con una frecuencia semanal. Con el fin de determinar la evolución de los depósitos adiposos con el tratamiento, al inicio y fin del ensayo se midió en cada cabra el espesor de la grasa a nivel medio de la 4ª esternebra mediante ecografía por ultrasonidos (Scanner Toshiba Sonolayer, Modelo Sal-32B, con sonda de 5 MHz) de acuerdo con el método descrito por Delfa *et al.* (1995).

La variación de peso de cada animal se estimó por regresión entre el peso vivo de cada cabra durante el período experimental y el tiempo en días. El efecto del tratamien-

to sobre el nivel de ingestión, digestibilidad de la materia orgánica y de la fibra neutro-detergente, variación de peso vivo y variación de espesor de grasa esternal fue analizado mediante análisis de varianza a una vía.

Resultados y discusión

La composición química media del alimento, en relación a la materia seca, fue de 92,4% materia seca, 12,57% cenizas, 17,6% proteína bruta y 37,58% fibra neutro-detergente. La digestibilidad tanto de la materia orgánica como de la fibra neutro-detergente disminuyeron significativamente ($p<0,05$) con el nivel de ingestión, mientras aumentaban las ganancias de peso vivo ($p<0,001$) y del espesor de grasa en la 4ª esternebra ($p<0,01$) al incrementarse el plano de alimentación (cuadro 1). La disminución en la digestibilidad de la dieta con el nivel de ingestión resultó similar a la observada en ganado ovino (VALDERRÁBANO, 1979) y vacuno (ZINN *et al.*, 1995), probablemente, como consecuencia de un aumento de la velocidad de paso asociado al incremento de materia seca ingerida (LINDBERG, 1988).

El nivel de ingestión para mantenimiento se determinó a partir de la regresión establecida entre la variación de peso vivo (VPV) y la ingestión diaria de materia orgánica digestible (MODI), ambas expresadas en términos de valor relativo al peso metabólico ($PV^{0,75}$). La inclusión de un término cuadrático no mejoró el ajuste de la ecuación por lo que se utilizó la relación lineal entre ambas variables. La ecuación obtenida en el presente estudio fue:

$$(1)\ VPV = -11,0 + 0,382\ MODI$$
$$(\pm 0,86) \quad (\pm 0,0299)$$
$$r = 0,988^{***}$$

A partir de la ecuación anterior se estimó el nivel de ingestión para mantenimiento del peso vivo en 28,8 g de MODI/kg $PV^{0,75}$/día, que en términos de energía metabolizable equivale a 432 KJ EM/kg $PV^{0,75}$/día. La relación lineal observada en el presente estudio entre la variación de peso y la ingestión de materia orgánica digestible coincide con las observadas tanto por ZEMMELINK *et al.* (1991) como por ASH y NORTON (1987) y ABATE (1989) entre la variación de peso vivo y la energía metabolizable ingerida estimada. Por otra parte, la energía metabolizable para mantenimiento establecida en el presente trabajo estuvo comprendida entre los valores 424 y 438 kJ EM/kg $PV^{0,75}$/día propuestos para la especie caprina por el NRC (1981) y AFRC (1998), respectivamente, y resultó muy próxima a las necesidades de mantenimiento establecidas por AGUILERA *et al.* (1991) en cabra Granadina (421 kJ EM/kg $PV^{0,75}$/ía) y por MOHAMED y OWEN (1980) en British Saanen (434 kJ EM/kg $PV^{0,75}$/día). Estos resultados sugieren que las necesidades energéticas de mantenimiento en la cabra Blanca Celtibérica son similares a las de otras razas de aptitud lechera criadas en zonas templadas.

La ecuación establecida entre la variación del peso vivo y la ingestión de materia orgánica digestible permitió calcular el nivel de ingestión para la ganancia de 1 g de peso en 2,6 g MODI, que en términos energéticos equivale a 39 kJ EM. La estimación de las necesidades energéticas para la ganancia de peso resultó un 30% superior al valor adoptado por el NRC (1981) para el ganado caprino (30,1 kJ EM/g). No obstante, la estimación del NRC está basada en la media de tan solo tres valores muy divergentes aportados en la bibliografía, lo que resta validez a esta cifra. Así, mientras el coste energético para la ganancia de peso

CUADRO 1
VALORES MEDIOS DE INGESTIÓN DE MATERIA SECA (MSI) Y DE MATERIA ORGÁNICA DIGESTIBLE (MODI), DIGESTIBILIDAD DE LA MATERIA ORGÁNICA (DMO), DIGESTIBILIDAD DE LA FIBRA NEUTRO-DETERGENTE (DFND) Y VARIACIÓN DEL PESO VIVO (VPV) Y DEL ESPESOR DE LA GRASA EN LA 4ª ESTERNEBRA (VESP) EN FUNCIÓN DEL NIVEL DE OFERTA

TABLE 1
MEAN DRY MATTER INTAKE (MSI), DIGESTIBLE ORGANIC MATTER INTAKE (MODI), ORGANIC MATTER DIGESTIBILITY (DMO), NEUTRO-DETERGENT FIBRE DIGESTIBILITY (DFND) AND CHANGE OF LIVEWEIGHT (VPV) AND OF BREASTBONE FAT THICKNESS AT 4TH STERNEBRA (VESP) FOR EACH LUCERNE ALLOWANCE

Tratamientos	I	II	III	IV	V	VI	e.s.	Signif.
MSI (g/kg $PV^{0.75}$/d)	30,5	34,7	46,1	54.0	59,6	73,2	1,25	***
DMO (%)	64,9	64,8	63,1	62,6	63,4	62,3	0,58	*
DFND (%)	44,3	44,8	42.2	42,3	41,7	40,3	0,86	*
MODI (g/kg $PV^{0.75}$/d)	17,3	19,7	25,4	29,6	33,0	39,9	0,70	***
VPV (g/kg $PV^{0.75}$/d)	-4,6	-3,3	-1.7	0,3	2,5	3,8	0,75	***
VESP (mm)	-1,14	-0,83	-0.40	-0,20	0.50	1,40	0,333	**

e.s.: error estandard de la media.

derivado del presente estudio resultó similar al obtenido, ZEMMELINK *et al.* (1991), en cabras West African Dwarf (38,1 kJ EM/g), fue superior a las estimaciones realizadas por ABATE (1989) y ASH y NORTON (1987) en cabras Keniatas (27,9 kJ EM/g) y cabras Cashmere Australianas (24,8 kJ EM/g), respectivamente. Estas discrepancias en relación al coste energético de las ganancias de peso pueden haber sido debidas a causas tan diversas como el genotipo animal, diseños experimentales, calidad de la dieta, estimación del valor energético de los alimentos, composición de las variaciones de peso, etc. (ZEMMELINK *et al.*, 1991; GHOSH y MOITRA, 1992).

El análisis de la evolución de las reservas corporales con la ingestión se realizó a partir de la relación establecida entre la variación del espesor de la grasa en la 4ª esternebra (VESP) y la ingestión media de materia orgánica digestible de cada lote (cuadro 1):

$$(2)\ VESP = -3{,}09 + 0{,}108\ MODI$$
$$(\pm 0{,}295)\quad (\pm 0{,}0103)$$
$$r = 0{,}982^{***}$$

Con el fin de poder facilitar la interpretación del espesor de la grasa en la 4ª esternebra (ESP4) en términos de peso de los depósitos adiposos (DA), se derivó una ecuación de regresión entre estos dos parámetros utilizando valores de cantidad de grasa en los depósitos adiposos (subcutánea, intermuscular y visceral) y espesor de grasa previamente determinados en esta misma raza mediante disección de la canal y ultrasonidos, respectivamente, por DELFA *et al.* (1997):

$$(3)\ DA\ (g/kg\ PV^{0,75}) = -498,88 + 39,272\ ESP4\ (mm)$$
$$(\pm 97,539) \quad (\pm 3,5593)$$
$$r = 0,980^{***}$$

A partir de esta ecuación se estableció que la cantidad media de grasa estimada al inicio del ensayo (2934 g/animal) experimentó una variación que osciló desde una pérdida de 1,07 g/kg $PV^{0,75}$/día en el tratamiento con menor nivel de ingestión hasta una ganancia de 1,31 g/kg $PV^{0,75}$/día en el tratamiento con mayor nivel de oferta (figura 1). Estas variaciones representaron en el conjunto del período de estudio un descenso del 18% frente a un aumento del 20% de la cantidad de depósitos adiposos iniciales, respectivamente.

Las relaciones (2 y 3) anteriormente descritas sugieren que, dentro del rango de valores estudiados, las modificaciones en la grasa corporal varían linealmente con la ingestión. Por otra parte, a partir de dichas ecuaciones se deduce que el incremento en 1 mm del espesor de la grasa esternal en la 4ª esternebra representa una deposición a razón de 0,94 g grasa/kg $PV^{0,75}$/día, lo que precisaría del aporte de 136 kJ EM/kg $PV^{0,75}$/día por encima del nivel establecido para mantenimiento.

Los resultados obtenidos indican que las necesidades energéticas de mantenimiento de esta raza (432 KJ EM/kg $PV^{0,75}$/día) son similares a las obtenidas en razas de aptitud lechera de zonas templadas y que las varia-

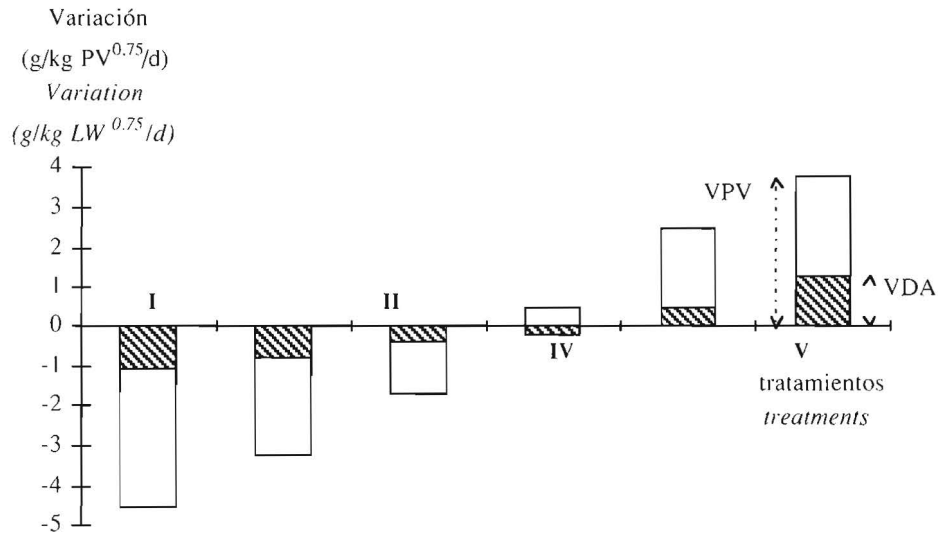


Figura 1. Variaciones del peso vivo (VPV) y de los depósitos adiposos (VDA) en función del nivel de ingestión

Figure 1. Effect of level of intake on liveweight (VPV) and body fat depots change (VDA)

ciones de los depósitos adiposos varían linealmente con la ingestión dentro del rango de valores estudiados. Estos sugieren, asimismo, la utilización del espesor de la grasa esternal como un parámetro indicativo de la dinámica de las reservas corporales, permitiendo establecer estrategias de alimentación a medio plazo.

Agradecimientos

Los autores quieren expresar su agradecimiento a Enrique Morago, Miguel Angel Tejero y Fidel Lahoz por su inestimable ayuda en el desarrollo del trabajo de campo, así como a Rafael Delfa y Carmen González, por su valiosa colaboración en la interpretación de los resultados. Este trabajo ha sido financiado por el proyecto INIA-SC93-052.

Bibliografía

ABATE A., 1989. Metabolizable energy requirements for maintenance of Kenyan goats. Small Rum. Res., 2, 299-306.

AFRC, 1998. The nutrition of goats. Report No. 10, 118. Ed. CAB International, Wallingford (UK).

AGUILERA J.F., LARA L., MOLINA E., PRIETO C., 1991. Energy balance studies with growing Granadina goats during fasting and maintenance. Small Rum. Res., 5, 109-115.

AOAC, 1990. Official methods of analysis (15th edition). Ed. Association Official Analytical Chemists. Arlington (USA).

ASH A.J., NORTON B.W., 1987. Studies with the Australian Cashmere goat. I. Growth and digestion in male and female goats given pelleted diets varying in protein content and energy level. Aust. J. Agric. Res., 38, 957-969.

DELFA R., TEIXEIRA A., GONZÁLEZ C., 1995. Ultrasonic measurements of fat thickness and longissimus dorsi depth for predicting carcass composition and body fat depots of live goats. Proc. EAAP, 46th Annual Meeting, 276, Prague (Czech Republic).

DELFA R., GONZÁLEZ C., TEIXEIRA, A., 1997. Utilización de ultrasonidos en cabras adultas, predicción de la composición de la canal y de los depósitos adiposos del cuerpo. Proc. VII Congreso Internacional de Zootecnia. Producción, Calidad y Medio Ambiente, pp. 58, Bragança (Portugal).

DEVENDRA C., 1978. The digestive efficiency of goats. World Rev. Anim. Prod., 14, 9-22.

EVANS D.G., 1978. The interpretation and analysis of subjective body condition scores. Anim. Prod., 26, 119-125.

GHOSH T.K., MOITRA D.N., 1992. Comparison of body composition and energy utilization of Black Bengal goats under stallfed and grazing conditions. Small Rum. Res., 8, 199-205.

GOERING H.K., VAN SOEST P.J., 1970. Forage fiber analysis (apparatus, reagents, procedures and some applications). Agric. Handbook. N.º 379, 2. Ed. US Department of Agriculture. Washington, D.C. (USA).

LINDBERG J.E., 1988. Retention times of small feed particles and of water in the gut of dairy goats fed at different levels of intake. J. Anim. Physiol. Anim. Nutr., 59, 173-181.

MAFF, 1975. Energy allowances and feeding systems for ruminants. Technical Bulletin 33, 79. Ed. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food. London (UK).

MASSON C., RUBINO R., FEDELE V., 1991. Forage utilization in goats. 145-159. En: Goat Nutrition, P. Morand-Fehr (Ed.), 308. Ed. Pudoc. Wageningen (Netherlands).

MOHAMMED H.H., OWEN E., 1980. Comparison of the maintenance energy requirements of sheep and goats. Anim. Prod., 30, 479.

NRC, 1981. Nutrient Requirements of Goats: Angora, Dairy and Meat Goats in Temperate and Tropical Countries. En: Nutrient Requirements of Domestic Animals, N.º 15, 91. Ed. National Academy Press, Washington, D.C. (USA).

RUSSEL A.J.F., DONEY J.M., GUNN R.G., 1969. Subjective assessment of body fat in live sheep. J. Agric. Sci., Camb., 72, 451-454.

SANTUCCI P., 1984. Essai de mise au point d'une méthode d'estimation de l'état d'engraissement des chèvres Corses. Seminaire FAO, Sous reseau caprin: Groupe nutrition de la chèvre laitière. Grangeneuve (Suisse).

SANTUCCI P.M., BRANÇA A., NAPOLEONE M., BOUCHE R., AUMONT G., POISOT F., ALEXANDRE G., 1991. Body condition scoring of goats in extensive conditions, pp. 240-255. En: Goat Nutrition, P. Morand-Fehr (Ed.), 308. Ed. Pudoc, Wageningen (Netherlands).

SAUVANT D., MORAND-FEHR P., GIGER-REVERDIN S., 1991. Dry matter intake of adult goats, 25-36. En: Goat Nutrition, P. Morand-Fehr (Ed.), 308. Ed. Pudoc, Wageningen (Netherlands).

TISSERAND J.L., BELLET B., MASSON C., 1986. Effet du traitement des fourrages par la soude sur la composition de l'écosystème microbien du rumen des ovins et des caprins. Reprod. Nutr. Dévelop., 26, 313-314.

VALDERRÁBANO J., 1979. Techniques of measuring intake by grazing sheep. M. Phil. Thesis, University of Reading (UK), 145.

ZEMMELINK G., TOLKAMP B.J., OGINK N.W.M., 1991. Energy requirements for maintenance and gain of West African Dwarf goats. Small Rum. Res., 5, 205-215.

ZINN R.A., ADAM C.F., TAMAYO M.S., 1995. Interaction of feed intake level on comparative ruminal and total tract digestion of dry-rolled and steam-flaked corn. J. Anim. Sci., 73, 1239-1245.

(Aceptado para publicación el 8 de enero de 1999)

ITEA (1999), Vol. 95A N.° 2, 188-203

RESPUESTA PRODUCTIVA DE DOS RAZAS DE GANADO VACUNO MANEJADAS EN DOS CUBIERTAS VEGETALES DE MONTAÑA

K. Osoro*
E. Fernández Prieto*
R. Celaya*
G. Noval*
L. Alonso**
P. Castro*

* Centro de Investigación Aplicada y Tecnología Agroalimentaria
** Asociaciones de criadores de las razas Asturiana de los Valles y Asturiana de la Montaña
España

RESUMEN

Para estudiar las diferencias en respuesta productiva de dos razas de distinto tamaño, cuando son manejadas en diferentes cubiertas vegetales, se trabajó durante tres estaciones de pastoreo en puerto (junio-setiembre) con 74 vacas de raza Asturiana de los Valles (AV) (56 con cría y 18 secas) y otras 74 vacas de raza Asturiana de la Montaña (AM) (46 con cría y 28 secas). La cubierta vegetal disponible estaba constituida por *Agrostis-Festuca-Nardus* y *Calluna vulgaris*, siendo la diferencia que en uno de los tratamientos el matorral de Calluna cubría el 30% de la superficie (M30) y en el otro tratamiento el 70% (M70).

No se encontraron diferencias significativas entre ambas razas en lo que a variaciones de peso y ganancias de terneros de refiere. Sin embargo, la cubierta vegetal afectó muy significativamente ($p<0,001$) tanto a las variaciones de peso de las madres como a las ganancias de los terneros. Como resultado lógico, las vacas con cría tenían variaciones de peso significativamente más desfavorables que las vacas secas.

Es de valorar la significativa ($p<0,001$) interacción que se dió entre raza y tratamiento para las variaciones de la segunda mitad de la estación de pastoreo (período 2), así como de la raza x el estado fisiológico ($p<0,05$). Las variaciones de peso de dicho período en el tratamiento M70 fueron menos desfavorables en las vacas de raza A.M. que en las de raza A.V., diferencia que no se había apreciado en las situaciones menos desfavorables en cuanto a disponibilidad de alimento (pasto), tratamiento M30 y período 1.

Son de destacar las buenas ganancias obtenidas por los terneros de raza A.M. similares a los terneros de raza A.V., a pesar del pequeño tamaño de las madres.

En conclusión, la elección de una raza u otra habrá de realizarse teniendo en consideración las condiciones del medio en cuanto a disponibilidad de alimento, además de otras características y condiciones de mercado, siendo la raza A.M. más favorable

para condiciones adversas y de escasa disponibilidad de pasto, pero no cuando dicha disponibilidad es abundante.

Palabras clave: Vacuno, Raza, Vegetación, Producción Animal.

SUMMARY

PRODUCTIVE RESPONSES OF TWO BREEDS OF BEEF COWS MANAGED IN TWO DIFFERENT HILL VEGETATION COVERS

Two autoctonous beef cattle breeds with different body size were managed in two different hill vegetation covers. The principal species in the vegetation community were *Agrostis-Festuca-Nardus* and *Calluna vulgaris*. Seventy four Asturiana de los Valles (AV) beef cows (56 suckling and 18 dry) and other seventy four Asturiana de la Montaña (AM) beef cows (46 suckling and 28 dry) were allocated in two plots with different *C. Vulgaris* cover 30% of the total area (C_3) or 70% of the total area (C_7).

There were not significant differences between breeds in live weight changes, milk production and calves live weight gains. However vegetation cover affected significantly ($p< 0.001$) in either cow live weight and body condition changes as on calves live weight gains. Significant ($p< 0.01$) interaction between breed and vegetation cover on live weight changes during the second half of the grazing season (August to September: period 2) were observed, and also between breed and physiological status ($p< 0.05$). In that less favoured condition (treatment C_7 period 2) cows of AM breed had better live weight changes than AV cows, however on treatment C_3 in either period 1 or 2 AV cows had slightly better total body weight changes than AM cows.

In conclusion, cattle breed must be chosen considering vegetation availability and enviroment and market conditions, being in general the breed with smaller body size the most apropiated for those less favoured conditions, but not when pasture availability is high.

Key words: Cattle, Breed, Vegetation, Animal Production.

Introducción

Las razas de una misma especie pueden diferir significativamente en su rusticidad, tamaño, conducta de pastoreo, etc, por lo que su comportamiento productivo en una misma condición de vegetación disponible puede ser bien diferente. Por ello, dependiendo también de los recursos pastables disponibles y de las condiciones del medio, la respuesta de las razas de una misma especie podría diferir significativamente.

Así, FITZHUGH (1978) ya apuntó que se podían dar importantes interacciones entre genotipo y medio, según los cambios en demanda energética y producción. La capacidad de ingestión y la necesidad de nutrientes para el mantenimiento están relacionadas con el tamaño corporal. TAYLOR *et al.* (1986), compararon la ingestión de 25 razas británicas, concluyendo que las diferencias entre ellas se debían en un 80% a las diferencias de peso. Estudios teóricos (ILLIUS y GORDON, 1987) indican que el tamaño del animal puede influir en la habili-

dad de pastar, de tal forma que cuando la disponibilidad es baja, los animales de mayor tamaño tienen dificultades frente a los de menor tamaño para obtener una ingesta suficiente. No obstante, cuando las condiciones empiezan a ser más favorables, son los animales de mayor capacidad de ingestión y tamaño los que más rápidamente incrementan la ingestión (PETIT *et al.* 1995), aunque existe una elevada variabilidad individual (FAVERDIN *et al.* 1997; IINGRAD 1997). Diversos trabajos experimentales realizados con vacuno (ZOBY y HOLMES 1983) o con ovino (ALLEN y WHITTAKER, 1970; y OSORO *et al.* 1999) corroboran dicha situación. En animales en lactación, su potencial lechero podría afectar en las recuperaciones de las madres, siendo menores en los animales con mayor potencial lechero (D'HOUR *et al.* 1995), al tiempo que la capacidad de ingestión interferiría en dicha respuesta. Este efecto de la producción lechera sobre las recuperaciones ha sido también observado en la comparación de las razas Parda Alpina y Pirenaica, manejadas en pastoreo en la montaña pirenaica, con menores recuperaciones de la raza más lechera, la Parda Alpina. (CASASÚS 1998).

En algunos trabajos realizados con vacuno de carne se han comparado las diferencias en la eficiencia entre genotipos (WRIGHT *et al.*, 1994) o entre animales de una misma raza pero con diferente tamaño (FERRER *et al.*, 1995). No obstante, MORRIS y WILTON (1976) revisando los efectos del tamaño de la vaca concluyeron que aunque el tamaño afecta a la producción y a la demanda energética, en general la eficiencia biológica no se ve afectada por el tamaño de la vaca.

El objetivo del presente trabajo es comparar la respuesta productiva de dos razas asturianas autóctonas de vacuno de carne de una misma región, cuando son manejadas en zonas de montaña pero sobre dos cubiertas vegetales bien diferentes en cuanto a disponibilidad de recursos pastables apetecibles.

Material y métodos

Localización

El comportamiento de rebaños de vacas de cría de las dos razas asturianas; la Asturiana de los Valles (AV) y la Asturiana de la Montaña (AM), que se diferencian significativamente en su peso (peso medio y condición corporal al inicio: AV 481 kg C.C. 2,83; AM 416 kg C.C. 2,97. esd. 8,4 y 0,06), fue comparado durante tres estaciones de pastoreo en años consecutivos (1995-1997) en la finca de Cueva Palacios (Quirós), localizada a 1.700 m de altitud. La vegetación de la misma está constituida fundamentalmente por herbáceas (*Agrostis-Festuca-Nardus*) y matorral de *Calluna vulgaris*. El matorral de *Calluna* en uno de los tratamientos (M30) cubre el 30% de la superficie mientras que en el otro (M70) supone el 70% de la superficie. Se manejaron dos parcelas de 30 ha una por tratamiento o cubierta vegetal.

Manejo del rebaño

Se utilizaron los registros de un total de 74 vacas de raza Asturiana de los Valles (56 con cría y 18 secas) y otras 74 vacas de raza Asturiana de la Montaña (46 con cría y 28 secas). Las vacas de raza AM subieron a este puerto por primera vez en 1995, mientras que la mayoría de raza AV ya había subido en años anteriores.

La época de paridera de las vacas se situó en invierno, entre enero y marzo. Los animales se manejaban en pastoreo en las zonas bajas hasta mediados de junio, momento en que subieron a los pastos de montaña, en los cuales se realizó el estudio.

Los animales se manejaron en pastoreo continuo y el período de estudio para la comparación de razas y estados fisiológicos se extendió desde mediados de junio a mediados de setiembre, aunque las vacas sin cría prolongaron la estación de pastoreo en puerto, hasta avanzado octubre.

Diseño experimental

El diseño experimental tuvo tres factores principales objeto de comparación: la raza, la cubierta vegetal y el estado fisiológico de las madres, además de la variable año al haber sido repetido el diseño durante tres años.

En el cuadro 1 se presenta la distribución de los animales de ambas razas (AV y AM) en cada uno de los tratamientos de cubierta vegetal (M30 y M70) a lo largo de los tres años de estudio (1995-1997).

Controles

Disponibilidad de pasto: semanalmente se midió la altura de las especies apetecibles *Agrostis capillaris* y *Festuca rubra* con una regla graduada (BARTHRAM, 1986) en 160 puntos distribuidos al azar en la zona ocupada por vegetación herbácea, con el fin de cuantificar la disponibilidad de pasto apetecible y por lo tanto la presión de pastoreo sobre la comunidad vegetal preferida (pastizal).

Producción animal: los animales se pesaron y se evaluó la condición corporal de las vacas siguiendo los criterios de LOWMNAN *et al.* (1976) al inicio (junio) y final (setiembre) de la estación de pastoreo en puerto con una pesada intercalada entre el 8 y 11 de agosto. Al final de la estación de pastoreo también se determinó la producción de leche de las vacas con cría mediante la técnica de LE DU *et al.* (1979), siendo la diferencia entre ordeños de 8 horas.

Análisis estadístico

Se analizó el efecto de las variables principales: raza (R), cubierta vegetal (CV) y estado fisiológico (EF), además de la variación interanual (efecto año -A-) y sus interacciones en las variaciones de peso y condición corporal de las vacas, así como sobre su producción de leche y ganancia de los terneros. Se realizaron análisis de varianza según el modelo y=u+R*CV*EF+ error y según el modelo y=u+A*CV para cada una de las razas y estados fisiológicos con el fin de estudiar el efecto año. La interacción del año con el resto de las variables principales no pudo realizarse al ser el modelo muy desequilibrado por faltar vacas sin cría en el tratamiento M30, en el año 1995. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa Genstat V (LAWES AGRICULTURAL TRUST, 1984).

Resultados

Disponibilidad de especies apetecibles

La cantidad de pasto apetecible fue decreciendo a lo largo de la estación de pastoreo debido a que el nivel de utilización del pasto era mayor que el de su crecimiento. Dicha reducción en la disponibilidad de pasto fue más lenta en el tratamiento M30,

CUADRO 1
DISTRIBUCIÓN DE ANIMALES POR TRATAMIENTO, RAZA Y ESTADO FISIOLÓGICO
TABLE 1
DISTRIBUTION OF ANIMALS PER TREATMENT, BREED AND PHISIOLOGICAL STATUS

	Cubierta de matorral (%)							
	30				70			
Raza	A. Valles		A. Montaña		A. Valles		A. Montaña	
Estado Fisiológico	Cría	Seca	Cría	Seca	Cría	Seca	Cría	Seca
Año 1995	18	–	5	1	6	4	6	12
Año 1996	8	3	7	3	7	3	7	3
Año 1997	8	4	11	4	9	4	10	5
Total	34	7	23	8	22	11	23	20

con mayor cobertura de herbáceas, que en el M70. En el cuadro 2 se presentan las alturas medias de las especies apetecibles para los períodos 1 y 2 y para el conjunto de la estación de pastoreo, en los tres años de estudio. Se puede observar también que, además de las mencionadas diferencias entre tratamientos (M30 y M70), existen diferencias importantes entre años y sobre todo en el período 1 de 1996.

Variaciones de peso y condición corporal de las vacas:

Raza: Se puede observar que, sin considerar los efectos de la cubierta vegetal disponible y del estado fisiológico, no existen diferencias significativas entre ambas razas para las variaciones totales de peso siendo éstas de -0,40 kg/día para las AV y de -0,36 kg/día para las AM (± 0,035).

Cubierta vegetal: Las variaciones de peso debidas a la cubierta vegetal disponible fueron muy significativas ($p<0,001$). Así, mientras las variaciones de peso medio de las vacas de ambas razas en conjunto era de +0,11 kg/día en el tratamiento M30, en el tratamiento M70 las vacas perdían 0,13 kg/día (±0,035). Estos resultados están ligeramente afectados al no ser equilibrado el número de animales por tratamiento.

Estado fisiológico: Igualmente las diferencias debidas al estado fisiológico fueron muy significativas ($p<0,001$) para las variaciones medias de peso y condición corporal a lo largo de la estación de pastoreo en puerto. Mientras las vacas con cría para el conjunto de ambas razas perdían 0,17kg/día, las secas recuperaron 0,33 kg/día (±0,039). En cuanto a las variaciones en condición corporal, las primeras perdieron 0,23 puntos en el período de pasto-

CUADRO 2
ALTURA DE LAS HERBÁCEAS APETECIBLES DISPONIBLES EN LOS TRATAMIENTOS M30 Y M70 A LO LARGO DE LOS AÑOS DE ESTUDIO
TABLE 2
MEAN SWARD SURFACE HEIGHT (CM) OF THE AVAILABLE PREFERRED SPECIES IN EACH TREATMENT AND YEAR

	Tratamientos	
	M30	M70
Año		
1995		
Período 1: 18/6-11/8	4,08	3,39
Período 2 :11/8-10/9	2,98	2,51
Media: 18/6-10/9	3,64	3,04
1996		
Período 1: 18/6-8/8	5,67	4,93
Período 2: 8/8-13/9	3,87	2,79
Media: 18/6-13/9	4,70	3,91
1997		
Período 1: 16/6-9/8	4,47	3,79
Período 2: 9/8-10/9	3,80	2,57
Media: 16/6-10/9	4,22	3,34

reo, mientras que las secas aumentaron 0,13 (± 0,052).

Interacciones: Una vez presentadas estas cifras medias generales, el análisis verdaderamente interesante resulta de los efectos principales jerarquizados y de sus interacciones. En el cuadro 3 se presentan los resultados de dicho análisis. En el podemos observar que las interacciones Raza x Vegetación y Raza x Estado fisiológico fueron significativas ($p< 0.01$ y $p< 0.05$), en especial debido a las variaciones del segundo período de pastoreo en la primera interacción y a las variaciones del primer período en la segunda interacción (cuadro 3). La interacción vegetación x estado fisiológico no fue significativa y la triple interacción raza x vegetación x estado fisiológico fue significativa ($p< 0,01$) en las variaciones de peso de las vacas en el período 1.

El hecho de que la interacción raza x vegetación sea significativa es algo que merece ser analizado en mayor profundidad. En el período 2 de pastoreo se observa que las variaciones de peso de las vacas, tanto en lactación como secas, de la raza AM son más desfavorables que la raza AV en el tratamiento M30, mientras que en el tratamiento M70, si bien en el primer período no existen diferencias entre ambas razas, en el período 2 las pérdidas de peso son claramente inferiores en las vacas de raza AM en comparación a las de raza AV, tanto en las secas como en las que se encuentran amamantando sus terneros.

CUADRO 3
EFECTO DE LA CUBIERTA VEGETAL (CV), RAZA (R), ESTADO FISIOLÓGICO (EF) Y SUS INTERACCIONES EN LAS VARIACIONES DE PESO Y CONDICIÓN CORPORAL

TABLE 3
EFFECT OF THE VEGETATION COVER, BREED, PHYSIOLOGICAL STATUS AND THEIR INTERACTIONS ON COW LIVE WEIGHT AND BODY CONDITION CHANGES

	Cubierta vegetal (1)													
	M30				M70									
Raza (2)	AV		AM		AV		AM		esd.	R	CV	EF	RxCV	RxEF
Estado fisiológico(3)	L	S	L	S	L	S	L	S						
Nº de vacas	34	7	23	8	22	11	23	20						
Peso vaca (Kg)	472	498	426	411	485	489	418	405	12,0	***	NS	NS	NS	NS
Condición corporal	2,65	3,12	2,89	3,21	2,77	3,18	2,89	3,17	0,081	*	NS	***	NS	NS
Variaciones peso (Kg/día):(*)														
Período1	0,32	0,44	0,04	0,72	-0,02	0,56	-0,05	0,50	0,066	*	***	***	NS	NS
Período 2	-0,33	0,24	-0,47	0,12	-0,74	-0,39	-0,59	-0,10	0,081	NS	***	***	**	NS
Total	0,06	0,36	-0,17	0,47	-0,32	0,17	-0,27	0,25	0,050	NS	***	***	**	*
Var. C. Corporal.	-0,11	0,10	-0,35	0,39	-0,27	0,14	-0,25	0,24	0,068	NS	NS	***	NS	***

(1) Porcentaje de cobertura de la superficie por Matorral de *Calluna vulgaris* 30% (M30) ó 70% (M70).
(2) Raza AV: Asturiana de los Valles; AM: Asturiana de la Montaña.
(3) Estado fisiológico: L - En lactación; S - Seca.
(*) Período1: 17/6 - 9/8. Período 2: 9/8 - 14/9. Total 17/6 - 14/9.

La interacción raza x estado fisiológico se debe a que en el tratamiento M30 son las vacas AM en lactación las únicas que pierden peso y las secas de la misma raza las que más recuperan en el conjunto de la estación de pastoreo, mientras que en el tratamiento M70 los animales de raza AM tienen variaciones de peso más favorables para un mismo estado fisiológico. El efecto del estado fisiológico oscila alrededor de los 0,5 kg/día en variación de peso en AM y también en AV en el caso del tratamiento M70 y alrededor de 0,3 kg/día en el M30.

Año: Las diferencias entre años (1995-1996-1997) en cuanto a las variaciones de peso de las vacas con cría de una y otra raza durante la estación de pastoreo, se pueden observar en los cuadros 4 y 5. Las diferencias fueron más significativas ($p< 0,01$) en la raza Asturiana de la Montaña con mayores pérdidas (M30 -0,32 kg/día; M70 -0,50 kg/día) el primer año, frente a las del último año en el que las vacas del tratamiento M30 mantuvieron el peso y las del M70 perdieron de media 0,25 kg/día, es decir, la mitad que el primer año (cuadro 4).

En las vacas de raza Asturiana de los Valles, hubo también diferencias significativas ($p<0,05$) interanuales, aunque con variaciones de peso positivas entre 0 y + 0,23 kg/día en el tratamiento M30 y pérdidas de peso entre 0,23 y 0,44 kg/día en el tratamiento M70 (cuadro 5). La interacción año x cubierta vegetal, no fue significativa para ninguna de las variables estudiadas.

Las vacas sin cría, como era lógico, tuvieron variaciones de peso más favorables en comparación con aquellas que amamantaban sus terneros. Las de raza AV tenían unas recuperaciones de unos 0,3 kg/día mejores en el tratamiento M30 que el M70, aunque las diferencias, debido al escaso número de animales y la fuerte variación interanual e intralote (esd ± 0,168) no fueron significativas. También las variaciones interanuales fueron de una cuantía similar.

En las vacas secas de raza AM, sí hay diferencias muy significativas ($p<0,001$) en las variaciones de peso de un año y otro en el tratamiento M70, en el que mantuvieron el peso el primer año, mientras que el segundo y tercero recuperaron 0,51 y 0,36 kg/día, respectivamente (esd 0,129). En el tratamiento M30 las vacas secas recuperaron entre los 0,43 kg/día de media del primer año (1995) y los 0,58 kg/día del tercer año (1997).

Ganancia de peso de los terneros

Raza: Por lo que respecta a la ganancia de peso de los terneros, es destacable la ausencia de diferencias significativas entre los terneros de ambas razas para el conjunto de la estación de pastoreo, ni por períodos, no siendo significativa la interacción de la raza x vegetación disponible (cuadro 6).

Cubierta vegetal: La cubierta vegetal afectó muy significativamente ($p< 0,001$) a las ganancias de los terneros, tanto en el período 1 como en el período 2. Ello dio lugar a que el peso de los terneros de uno y otro tratamiento al final de la estación de pastoreo en puerto también fuera significativamente diferente. Las ganancias medias diarias (kg) fueron de 0,92, 0,67 y 0,81 para el período 1,2 y el conjunto, respectivamente en el tratamiento M30, mientras que en el tratamiento M70 era de 0,74, 0,34 y 0,57 kg/día. Como ya hemos apuntado no hubo interacción significativa de la cubierta vegetal con la raza (cuadro 6).

CUADRO 4

DIFERENCIAS INTERANUALES EN LAS VARIACIONES DE PESO Y PRODUCCIÓN DE LECHE DE REBAÑOS DE RAZA ASTURIANA DE LA MONTAÑA MANEJADOS EN DOS CUBIERTAS VEGETALES DIFERENTES (MATORRAL DE CALLUNA 30% -M30- Y 70% -M70- DE LA SUPERFICIE)

TABLE 4

EFFECT OF YEAR ON LIVE WEIGHT AND BODY CONDITION CHANGES, MILK PRODUCTION AND CALVES LIVE WEIGHT GAINS IN ASTURIANA DE LA MONTAÑA HERDS GRAZING TWO DIFFERENT VEGETATION COVERS (CALLUNA COVER 30% -M30- OR 70% -M70- OF THE SURFACE)

	Cubierta vegetal (CV)									
	M30			M70				Significación		
Año	1995	1996	1997	1995	1996	1997	esd.	Año	CV	Año x CV
Nº de vacas	5	7	11	6	7	10				
Peso vaca (kg)	401	442	423	377	447	427	22,8	**	NS	NS
C. Corporal	2,40	3,32	2,84	2,46	3,25	2,78	0,142	***	NS	NS
Peso ternero (kg)	78	128	122	89	133	129	19,1	**	NS	NS
Prod. leche final (kg/día)	1,56	2,18	1,55	1,25	1,62	0,70	0,423	*	**	NS
Variaciones peso (kg/día)*										
Vacas: Período 1	-0.13	0.08	0,20	-0,13	-0,20	-0,04	0,14	NS	*	NS
Vacas: Período 2	-0,62	-0,57	-0,25	-1,07	-0,48	-0,51	0,18	**	NS	NS
Total	-0,32	-0,19	0,00	-0,50	-0,31	-0,25	0,11	**	**	NS
Terneros:										
Período 1	0,74	0,99	0,93	0,72	0,78	0,65	0,11	NS	**	NS
Período 2	0,55	0,65	0,80	0,32	0,47	0,40	0,08	*	***	NS
Total	0,67	0,85	0,87	0,56	0,66	0,54	0,08	NS	***	NS
Var. C. Corporal:										
Vacas	-0,20	-0,43	-0,27	-0,37	-0,39	-0,22	0,16	NS	NS	NS

(*) Período 1: 17/6 - 9/8. Período 2: 9/8 - 14/9. Total 17/6 - 14/9.

CUADRO 5

DIFERENCIAS INTERANUALES EN LAS VARIACIONES DE PESO Y PRODUCCIÓN DE LECHE DE REBAÑOS DE RAZA ASTURIANA DE LOS VALLES MANEJADOS EN DOS CUBIERTAS VEGETALES DIFERENTES (MATORRAL DE CALLUNA 30% -M30- Ó 70% -M70- DE LA SUPERFICIE)

TABLE 5

EFFECT OF YEAR ON LIVE WEIGHT AND BODY CONDITION CHANGES, MILK PRODUCTION AND CALVES LIVE WEIGHT GAINS IN ASTURIANA DE LOS VALLES HERDS GRAZING TWO DIFFERENT VEGETATION COVERS (CALLUNA COVER 30% -M30- OR 70% -M70- OF THE SURFACE)

	Cubierta vegetal (CV)							Significación		
	M30			M70						
Año	1995	1996	1997	1995	1996	1997	esd.	AÑO	CV	Año x CV
Nº de vacas	18	8	8	6	7	9				
Peso Vaca (kg)	468	467	492	465	482	498	26,1	NS	NS	NS
C. Corporal	2,69	2,6	2,88	2,79	2,61	2,84	0,085	***	NS	NS
Peso ternero (kg)	133	146	138	136	157	146	16,3	NS	NS	NS
Prod. leche final (kg/día)	1,34	1,23	1,49	1,30	1,26	0,30	0,341	NS	NS	NS
Variaciones peso (kg/día)*										
Vacas: Período 1	0,43	0,46	0,19	-0,09	0,09	-0,16	0,14	*	***	NS
Período 2 .	-0,36	-0,09	-0,22	-0,94	-0,70	-0,79	0,14	*	***	NS
Total	0,12	0,23	0,01	-0,42	-0,23	-0,43	0,09	*	***	NS
Terneros:										
Período 1	0,84	1,09	0,93	0,70	0,83	0,76	0,08	**	***	NS
Período 2	0,58	0,58	0,84	0,19	0,37	0,28	0,06	***	***	**
Total	0,74	0,88	0,89	0,50	0,64	0,55	0,06	**	***	NS
Var. C. Corporal:										
Vacas	-0,04	0,08	-0,30	-0,31	0,02	-0,47	0,09	***	**	NS

(*) Período 1: 17/6 - 9/8. Período 9/8 - 14/9. Total 17/6 - 14/9.

Año: El año afectó significativamente tanto a las ganancias del período 1 que fueron de 0,77, 0,94 y 0,82 kg/día (sed. 0,047) ($p<0,01$) para el primero, segundo y tercer año, como a las del período 2: 0,43, 0,54 y 0,60 kg/día (sed. 0,037) ($p<0,001$) y también a las del conjunto de la estación de pastoreo: 0,63, 0,77 y 0,72 kg/día (sed. ±0,034) ($p<0,001$).

En el tratamiento M30 las ganancias de los terneros se incrementaron en ambas razas significativamente del primero al segundo año, manteniéndose el tercer año. El incremento fue de 0,67 a 0,87 kg/día en la raza AM y de 0,74 a 0,89 kg/día en la AV. Sin embargo, en el tratamiento M70, es donde se produce un incremento notable del primero al segundo año (de 0,56 a 0,66 kg/día en la raza AM y de 0,50 a 0,64 kg/día en la raza AV y se experimenta una disminución de la ganancias en el tercer año, variación que se observa también en ambas razas (cuadros 4 y 5).

La cubierta vegetal disponible afectó muy significativamente a las variaciones de peso de las vacas con cría y a las ganancias de los terneros en ambas razas.

La interacción año x cubierta vegetal no fue significativa para ninguna de las variables estudiadas, salvo para las ganancias de los terneros asturianos de los valles durante el período 1 ($p<0,01$).

Producción de leche

Raza: La raza no afectó significativamente a la producción de leche al final de la estación de pastoreo, ya que era similar en ambas razas (AV 1,22 kg/día vs AM 1,45 kg/día) (sed. 0,152).

Cubierta vegetal: La producción de leche al final de la estación de pastoreo también se vio significativamente ($p< 0,001$) afectada por la cubierta vegetal. De tal forma que mientras las vacas del tratamiento M30 producían 1,51 kg/día, en las de tratamiento M70 era de 1,08 kg/día (sed. ± 0,149). La interacción raza x cubierta vegetal no fue significativa.

Año: Las diferencias interanuales en la producción de leche al final de la estación de pastoreo, que oscilaron entre los 1,15 kg/día del último año y los 1,57 kg/día del segundo (sed. 0,185), no fueron estadísticamente significativas.

Discusión

Resulta interesante observar que los terneros de raza AM son capaces de obtener unas ganancias medias de 0,81 kg/día, llegando a alcanzar los 0,90 kg/día en el primer período (17/6 - 9/8), es decir, similares a los de la raza AV, y muy superiores a aquellos 0,55 - 0,65 kg/día observados en los rebaños de fincas colaboradoras (I.E.P.A. 1995). Ello induce a pensar que existe en esta raza un potencial de crecimiento que no se manifiesta en el caso de los rebaños controlados, probablemente debido a las severas condiciones de manejo y presión de pastoreo al que son sometidos en las zonas de montaña en que se manejan (Parque de Covadonga), dado que las vacas del rebaño experimental procedían, en su mayoría, de los rebaños de las fincas colaboradoras controladas.

Los resultados muestran la mayor capacidad de las razas de menor tamaño para defenderse en situaciones de escasa disponibilidad de pasto apetecible, aunque la producción lechera podría interferir en la manifestación clara de dicho comportamiento. Por lo tanto, se vienen a corrobo-

CUADRO 6
DIFERENCIAS ENTRE LAS RAZAS ASTURIANA DE LOS VALLES (AV) Y ASTURIANA DE LA MONTAÑA (AM) EN PRODUCCIÓN DE LECHE DE LAS MADRES Y GANANCIAS DE LOS TERNEROS EN DOS CUBIERTAS VEGETALES DIFERENTES (MATORRAL 30%, M30 Y MATORRAL 70%, M70)

TABLE 6

DIFFERENCES BETWEEN ASTURIANA DE LOS VALLES AND ASTURIANA DE LA MONTAÑA BREEDS IN MILK PRODUCTION AND CALVES LIVE WEIGHT GAINS GRAZING TWO DIFFERENT VEGETATION COVERS (CALLUNA COVER 30% -M30- OR 70% -M70- OF THE SURFACE)

	Cubierta vegetal (CV)					Sign.	
	M30		M70				
RAZA (R)	AV	AM	AV	AM	esd.	R	CV
Nº terneros							
Peso terneros (kg)							
inicial	142	112	145	118	10,5	***	NS
final	216	185	196	169	11,3	***	*
Ganancias (kg/día)*							
período 1	0,93	0,90	0,76	0,70	0,052	NS	***
período 2	0,66	0,68	0,29	0,39	0,042	NS	***
Total	0,82	0,81	0,57	0,57	0,038	NS	***
Prod. leche final(kg/d).	1,32	1,76	1,06	1,13	0,207	NS	**

(*) Período 1: 17/6 - 9/8. Período 2: 9/8 - 14/9. Total 17/6 - 14/9.

trar las indicaciones de ILLIUS y GORDON (1987) en el sentido de que el tamaño del animal podría influir en la habilidad de pastar, defendiéndose mejor los animales de menor tamaño en las condiciones de escasa disponibilidad de pasto. En las mismas condiciones de cobertura vegetal, OSORO *et al.* (1999) observaron un comportamiento diferencial similar entre dos razas de ovino, también con una diferencia en tamaño, porcentualmente similar al de estas dos razas de vacuno.

DAVIS *et al.* (1983, 1985), trabajando con vacas de raza Hereford y BUTTS *et al.* (1984a) con vacas de raza Angus manejadas en pastoreo, señalan la negativa correlación existente entre la eficiencia y el peso de la vaca en el momento del parto. Aunque bien es cierto que las vacas de mayor tamaño, generalmente, destetan terneros con pesos más altos (BUTTS *et al.* 1984b). Las respuestas al tamaño de la vaca cuando se trabaja con una misma raza no son a veces nada claras. Por ejemplo, en rebaños de vacas de raza Rubia Gallega con paridera en invierno no se observó el efecto del peso post-parto de la vaca sobre el peso del ternero en el momento del destete (ESCOBAL, 1984). Sin embargo, BOCCO (1985) en un rebaño de la misma raza, pero con partos en otoño y manejado en la misma finca, estimó un incremento de 15 ± 1 kg en el peso a los 270 días por cada 100 kg de incremento en el peso de la

madre. Resulta difícil concluir dada la complejidad que representa el tratar de definir la naturaleza de las relaciones entre la eficiencia económica del proceso de producción de carne en sistemas de pastoreo y el tamaño de los animales, dado que entran en juego numerosas variables, incluidas las genéticas como el potencial de crecimiento de los terneros procedentes de animales de distinto tamaño, tal como analizaron MORRIS y WILTON (1977).

FITZHUGH (1978) ya apuntó que se podrían dar importantes interacciones entre el genotipo y el medio. Sin embargo MORRIS y WILTON (1976) señalaron que el tamaño afecta a la producción y a la demanda energética, pero no así a la eficiencia biológica. Los resultados del presente trabajo vienen a reflejar que dicha respuesta está muy condicionada a la disponibilidad de recursos pastables y si esta disponibilidad es escasa, como ocurrió en el período 2 de este trabajo (tratamiento M70 en las condiciones del ensayo), la raza de menor tamaño (AM) tendría una situación menos desfavorable que la de mayor tamaño (AV), aunque la producción de leche podría interferir en la manifestación de los resultados. Con los resultados obtenidos, se ha tratado de calcular un índice que permita comparar la eficiencia productiva, considerando las variaciones de peso de la vaca y también las de su ternero en el caso de los lactantes. Dichas variaciones, en gramos por k., de peso vivo de la madre se reflejan en la figura 1 y en ella se puede observar como la productividad temporal de las vacas con cría es mayor cuando la disponibilidad o altura de pasto apetecible es más bien alta (4,5 cm). Sin embargo, cuando la disponibilidad es baja (inferior a 3,5 cm, muy frecuente en los pastos de montaña) el incremento de peso del ternero no compensa las pérdidas de peso de su madre y son las de raza AM las que mayor eficiencia productiva presentan.

Diversos trabajos hacen referencia a las interacciones entre genotipo y ambiente, con efectos tanto en el plano productivo (FREEDEN *et al.* 1987; JENKINS y FERRERLL 1994) como en las variables reproductivas (MORRIS *et al* 1993; NUGENT *et al.* 1993), y en general se describe que las razas de mayor potencial lechero o de crecimiento, presentan mejores rendimientos en ambientes nutricionales menos restrictivos. Así, cuando las necesidades de lactación y reproducción se encuentran cubiertas al igual que en el presente trabajo (Tratamiento M30 y Período 1 del Tratamiento M70), no se observan diferencias raciales destacables en la eficiencia de producción. Así generalmente, las diferencias entre genotipos sólo se manifiestan en condiciones extremas, como las del período 2 en el tratamiento M70, coincidiendo con lo observado por MICOL *et al.* (1997).

Por tanto, las relaciones entre el tamaño de la raza y la eficiencia estarían condicionadas por la disponibilidad de alimento, capacidad de producción lechera o aptitud materna y potencial de crecimiento de los terneros, por lo que relacionar algunas de estas variables de forma aislada con la eficiencia podría dar resultados poco claros tal como apunta MORRIS y WILTON (1976). De ahí que no siempre se cumpla que las vacas de mayor tamaño sean menos eficientes tal como observaron MORRIS y WILTON (1976) y BUTTS *et al.* (1984a), ya que la eficiencia –como hemos señalado– depende de múltiples factores que interaccionan (FREEDEM *et al.* 1987).

CASASÚS (1998) observó, comparando dos razas de similar tamaño, Parda Alpina y Pirenaica, una mayor eficiencia de la primera, en buena parte debido a su mayor

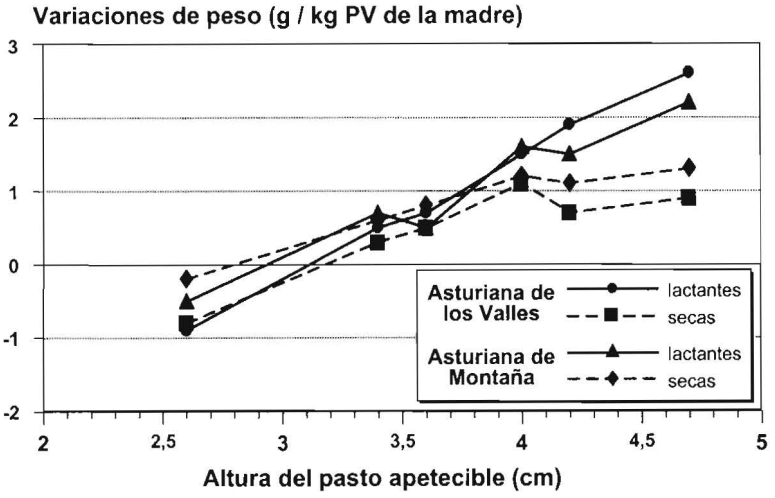


Figura 1. Eficiencia productiva de las razas Asturiana de los Valles y Asturiana de la Montaña en relación con su peso vivo, estado fisiológico y altura de las especies apetecibles disponibles
Figure 1. Productive efficiency of the two breeds, Asturiana de los Valles and Asturiana de la Montaña, according to teir body weight, physiological status and the sward height of preferred grases

producción lechera, aunque las recuperaciones de peso de las madres fueron mayores en la raza Pirenaica, en especial cuando la disponibilidad de alimento era escasa; es decir, que en este trabajo las variaciones de peso fueron afectadas por la producción lechera de las madres y no por su tamaño.

Por lo tanto, la elección de una especie u otra o tipo de rebaño (monoespecífico o mixto) o de una raza u otra dentro de la especie considerada, deberá realizarse teniendo presentes las condiciones del medio en cuanto a la disponibilidad de alimento, así como otras características, resultando claro que, al menos en nuestra situación, cuando las condiciones del medio son severas entre dos razas de similar producción lechera, es la de menor tamaño, la Asturiana de la Montaña, la que mejor comportamiento productivo tiene, pero no así cuando la disponibilidad de alimento es aceptable o abundante.

Agradecimientos

A todos los compañeros y compañeras del programa de Investigación en Producción de Carne del C.I.A.T.A. y muy en especial a Ricardo Abella y Lisardo Acebal, por su desinteresado y costoso esfuerzo dedicado al manejo, control y seguimiento del rebaño.

También queremos agradecer a la CICYT la financiación del proyecto AGF95 - 0277 que ha hecho posible la obtención de los resultados del presente trabajo.

Bibliografía

ALLDEN W.G., WHITAKER A.M., 1970. The determinants of herbage intake by grazing sheep: the interrelationship of factors influencing herbage intake and availability. Aust. Agric. Res. 21, 755-761.

BARTHRAN G.T., 1986. Experimental techniques: the HFRO swardstick. Biennial Report. Hill Farming Research Organisation, 1984-85, 29-30.

BOCCO O.A., 1985. Producción intensiva con vacas de carne con paridera de otoño: efecto de 1) dos cargas ganaderas en pastoreo de otoño e invierno, 2) fecha de salida al pasto en primavera, 3) suplementación en terneros dobles. Master of Science I..A.M. Zaragoza.

BUTTS W.T. JR , ONKS D.O., NELL J.B., CORRICK J.A., HOLLOWAY J.W., 1984a. Relationships between traits of cow-calf pairs and a measure of partial efficiency. J. Anim. Sci. 59, 1179-1184.

BUTTS W.T., MCCURLEY J.R., BOVARD K.P., 1984b. Growth patterns of Angus, Hereford and Shorthorn cattle. II Relationship of growth patterns of dams with progeny performance. J. Anim. Sci. 59, 1205-1212.

CASASÚS, I., 1998. 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. Tesis doctoral. Universidad de Zaragoza.

DAVIS M.E., RUTLEDGE J.J., CUNDIFF L.V., HAUSER E.R., 1983. "Life cycle efficiency of beef production: I. Cow efficiency rations for progeny weaned. J.Anim. Sci. 57, 832-851.

DAVIS M.E., RUTLEDGE J.J., CUNDIFF L.V., HAUSER E.R., 1985. Life cycle efficiency of beef production: VI Relationship of cow efficiency ratios for progeny slaughtered to growth, condition, fertility and milk production of the dam. J.Anim. Sci. 60, 69-81.

D'HOUR P., PETIT M., PRADEL P., GAREL J.P., 1995. Evolution du poids et de la production laitière au pâturage de vaches allaitantes Salers et Limousines dans deux milieux. 2èmes Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants, París: 105-108.

ESCOBAL I. 1984. Vacas de cría con paridera al final del invierno: Efecto de la carga ganadera y fecha de parto en las variaciones de peso de las vacas y crecimiento de los terneros hasta el destete. Master of Science I.A.M. Zaragoza.

FAVERDIN P., AGRABRIEL J., BOCQUIER F., INGRAND S., 1997. Maximiser l'ingestion de fourrages per les ruminants: maitrise des facteurs liés aux animaux et leur conduite. 4 èmes Rencontres Recherches Ruminants, Paris: 65-74.

FERRER R., PETIT M., D'HOUR P., 1995.The effect of sward height on grazing behaviour and herbage intake of three sizes of Charolais cattle grazing cocksfoot (Dactylis glomerata) swards. Anim. Sci. 61, 511-518.

FITZHUGH H.A., 1978. Animal size and efficiency, with special reference to the breeding female. Anim. Prod. 27, 393-401.

Freeden H.T., G.M. W., RAHNEFELD G.W., LAWSON J.E., NEWMAN J.A.,1987. Breed cross comparisons of beef cow productivity relative to winter feed inputs. J. Anim. Sci. 64, 714-727.

I.E.P.A., 1995. Resultados de investigación agroalimentaria 1990-94: 129-170. Consejería de Medio Rural y Pesca. Principado de Asturias.

ILLIUS A.W., GORDON I.J., 1987. The allometry of food intake in grazing ruminants. J. Anim. Ecol. 56, 989-999.

INGRAND S., AGRABRIEL J., 1997. Typology of the evolution of intake by Charolais cows around calving. Anim. Sci. 65, 361-371.

JENKINS T.G., FERRELL C.L., 1994.Productivity through weaning of nine breeds of cattle under varying feed availabilities: I. Initial evaluation J. Anim. Sci. 72, 2787-2797.

LAWES AGRICULTURAL TRUST, 1984. Genstat V, Mark 4.04B. Rothamsted Experimental Station, Harpenden Hertfordshire.

LE DUY L.P., MACDONALD A.J., PEART J.N., 1979. Comparison of two techniques for estimating the milk production of suckler cows. Livest. Produc. Sci. 6, 277-281.

LOWMAN B.G., SCOTT N.A., SOMERVILLE S.H., 1976. Condition scoring suckler cows. East of Scotland College of Agriculture. Bulletin no. 6. 1-31.

MICOL D., DEDIEU B., AGABRIEL J., BÉRANGER C., 1997. Adaptation de la production de viande bovine aux systèmes extensifs d'élevage. Fourrages 149, 3-20.

MORRIS C.A., WILTON J.W., 1976. Influence of body size on the biological efficiency of cows: a review. Can. J. Anim. Sci. 56, 613-647.

MORRIS C.A., WILTON J.M., 1977. The influence of body size on the economic efficiency of cows; a review. Anim. Breed. Abstr.45: 139-153.

MORRIS C.A., BAKER R.L, HICKEY D.L., JOHNSON D.L., CULLEN N.G., WILSON J.A., 1993. Evidence of genotype by environment interaction for reproductive and maternal traits in beef cattle. Anim. Prod. 56, 69-83.

NUGENT R.A.III, JENKINS T.G., ROBERTS A.J., KLINDT J., 1993. Relationship of post-partum interval in mature beef cows with nutritional environmnet, biological type and serum IGF-1 concentrations. Anim. Prod. 56, 193-200.

OSORO K., OLIVAN M., CELAYA R., MARTÍNEZ A., 1999. Effects of genotype on the performance and intake characteristics of sheep grazing contrasting hill vegetation communities. Anim Sci (In press).

PETIT M., GAREL J.P., D'HOUR P., AGABRIEL J., 1995. The use of forages by the beef cow herd. En Recent developments in the nutrition of herbivores. Proceedings of the IVth International Symposium on the Nutrition of Herbivores, Clermont-Ferrand, France, September 11-15, 1995. M.Journet, E. Grenet, M.H. Farce, M. Thériez, C. Demarquilly. (Ed.). INRA Editions, París, 473-496.

TAYLOR S.C.S., MOORE A.J., THIESSEN R.B., 1986. Voluntary food intake in relation to body weight among British breeds of cattle. Anim. Prod. 42, 11-18.

WRIGHT I.A., JONES J.R., MAXELL T.J., RUSSEL A.J.F., HUNTER E.A., 1994. The effect of genotype X environment interactions on biological efficiency in beef cows. Anim. Prod. 58, 197-207.

ZOBY J.L.F., HOLMES W., 1983. The influence of size of animal and stocking rate on the herbage intake and grazing behaviour of cattle. J. Agric. Sci., Camb.100, 139-148.

(Aceptado para publicación el 13 de enero de 1999)

CIHEAM

CENTRO INTERNACIONAL DE ALTOS ESTUDIOS AGRONÓMICOS MEDITERRÁNEOS
INSTITUTO AGRONÓMICO MEDITERRÁNEO DE ZARAGOZA

CIHEAM/IAMZ - Cursos 1998-99-00

	CURSOS	FECHAS	LUGAR	ORGANIZACIÓN
PRODUCCIÓN VEGETAL	*MEJORA GENÉTICA VEGETAL	5 Oct. 98/ 11 Jun. 99	Zaragoza	IAMZ
	*OLIVICULTURA Y ELAIOTECNIA	1 Oct. 99/ 26 Mayo 00	Córdoba	UCO/CA-JA/CSIC/ INIA/COI/IAMZ
	UTILIZACIÓN SOSTENIBLE DE RECURSOS EN LOS SISTEMAS DE AGRICULTURA DE SECANO DE LA REGIÓN MEDITERRÁNEA	18-29 Oct. 99	Rabat	IAMZ/IAV Hassan II
	INTRODUCCIÓN DE PLANTAS TRANSGÉNICAS EN LA AGRICULTURA: EVALUACIÓN Y CRITERÍOS DE DECISIÓN	22-26 Nov. 99	Zaragoza	IAMZ
	USO DE LOS MARCADORES MOLECULARES EN MEJORA VEGETAL	7-18 Feb. 00	Barcelona	IAMZ/IRTA
	OPTIMIZACIÓN DE LOS PROCESOS DE MEJORA DE ESPECIES LEÑOSAS FRUTALES Y FORESTALES: ASPECTOS FISIOLÓGICOS Y GENÉTICOS	6-10 Mar. 00	Zaragoza	IAMZ
	OPTIMIZACIÓN DE LOS PROCESOS DE SELECCIÓN Y MEJORA DE ESPECIES LEÑOSAS FRUTALES Y FORESTALES: DISEÑO DE EXPERIMENTOS Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO	13-17 Mar. 00	Zaragoza	IAMZ
	CONTROL INTEGRADO DE PLAGAS Y ENFERMEDADES EN CULTIVOS PROTEGIDOS	5-16 Jun. 00	Zaragoza	IAMZ
PRODUCCIÓN ANIMAL	REQUISITOS DE CALIDAD DE LA CANAL Y DE LA CARNE DE RUMIANTES PARA SU COMERCIALIZACIÓN	19-30 Oct. 98	Zaragoza	IAMZ
	PLANIFICACIÓN Y DESARROLLO DE CAMPAÑAS DE SANEAMIENTO GANADERO	8-12 Feb. 99	Zaragoza	IAMZ/FAO
	TÉCNICAS MOLECULARES EN MEJORA GENÉTICA ANIMAL	15-26 Mar. 99	León	IAMZ/Univ. León
	PASTORALISMO Y DESARROLLO EN ZONAS ÁRIDAS Y SEMIÁRIDAS MEDITERRÁNEAS	22 Mar./ 3 Abr. 99	Rabat	IAMM/IAMZ/ IAV Hassam II
	APLICACIONES DE LA TECNOLOGIA NIRS EN LA EVALUACIÓN DE PRODUCTOS AGRARIOS	12-16 Abr. 99	Zaragoza	IAMZ/UCO
	DIVERSIFICACIÓN DE ESPECIES DE PECES EN LA ACUICULTURA MARINA MEDITERRÁNEA	24-28 Mayo 99	Zaragoza	IAMZ/FAO
	*PRODUCCIÓN ANIMAL	4 Oct. 99/ 9 Jun. 00	Zaragoza	IAMZ
	*ACUICULTURA	10 Ene./ 30 Jun. 00	Las Palmas de Gran Canaria	ULPGC/ICCM/ IAMZ
	VALORIZACIÓN DE PRODUCTOS LÁCTEOS DE OVINOS Y CAPRINOS EN EL ÁREA MEDITERRÁNEA. TECNOLOGÍAS ACTUALES Y PERSPECTIVAS DE MERCADO	10-19 Abr. 00	Surgères	IAMZ/ENILIA

	CURSOS	FECHAS	LUGAR	ORGANIZACIÓN
MEDIO AMBIENTE	RÍOS Y RIBERAS DE RÉGIMEN MEDITERRÁNEO Y SU GESTIÓN	21 Sep./ 2 Oct. 98	Zaragoza	IAMZ
	ARBUSTOS FORRAJEROS: SU PAPEL EN EL DESARROLLO Y LA CONSERVACIÓN DEL MEDIO AMBIENTE DE LAS ZONAS ÁRIDAS Y SEMIÁRIDAS MEDITERRÁNEAS	28 Sep./ 9 Oct. 98	Rabat	IAMZ/IAV Hassan II
	*ORDENACIÓN RURAL EN FUNCIÓN DEL MEDIO AMBIENTE	5 Oct. 98/ 11 Jun. 99	Zaragoza	IAMZ
	ECONOMÍA DE LOS RECURSOS NATURALES	15-26 Mar. 99	Zaragoza	IAMZ
	DEFENSA CONTRA INCENDIOS FORESTALES	18-29 Oct. 99	Zaragoza	IAMZ/MIMAM/FAO
	USO CONJUNTO DE AGUAS SUPERFICIALES Y SUBTERRÁNEAS	8-12 Nov. 99	Zaragoza	IAMZ
	EVALUACIÓN DEL IMPACTO AMBIENTAL DE LAS INSTALACIONES ACUÍCOLAS EN EL MEDITERRÁNEO	17-21 Ene. 00	Zaragoza	IAMZ/FAO
	ESTRATEGIAS DE REPOBLACIÓN FORESTAL EN LA REGIÓN MEDITERRÁNEA	7-18 Feb. 00	Zaragoza	IAMZ
	EVALUACIÓN Y MANEJO DE RECURSOS PESQUEROS EN EL MEDITERRÁNEO	27-31 Mar. 00	Fuengirola	IAMZ/IEO
	TURISMO EN ZONAS RURALES: ESTRATEGIAS Y PROMOCIÓN	3-7 Abr. 00	Zaragoza	IAMZ
	ESTADO ECOLÓGICO DE LAS AGUAS SUPERFICIALES: MÉTODOS DE MEDIDA Y ESTRATEGIAS DE GESTIÓN	8-19 Mayo 00	Zaragoza	IAMZ
COMERCIALIZACIÓN	GESTIÓN DE LA CALIDAD. NUEVOS CONCEPTOS Y SU APLICACIÓN EN EL MARKETING AGROALIMENTARIO	9-20 Nov. 98	Zaragoza	IAMZ
	COMERCIALIZACIÓN DE LOS PRODUCTOS DEL MAR: TENDENCIAS Y RETOS	14-18 Dic. 98	Zaragoza	IAMZ
	GESTIÓN DE LOS CANALES DE DISTRIBUCIÓN ALIMENTARIA	11-22 Ene. 99	Zaragoza	IAMZ
	LA ORGANIZACIÓN MUNDIAL DEL COMERCIO Y SU IMPACTO EN EL MARKETING INTERNACIONAL AGROALIMENTARIO	22-26 Feb. 99	Zaragoza	IAMZ/OMC
	DESARROLLO DE NUEVOS PRODUCTOS EN EL SECTOR AGROALIMENTARIO	26 Abr./ 7 Mayo 99	Zaragoza	IAMZ
	*MARKETING AGROALIMENTARIO	4 Oct. 99/ 9 Jun. 00	Zaragoza	IAMZ

(*) Cursos de Especialización Postuniversitaria del correspondiente Programa Master of Science. Se desarrollan cada dos años:

- MEJORA GENÉTICA VEGETAL: 98-99; 00-01; 02-03
- OLIVICULTURA Y ELAIOTECNIA: 99-00; 01-02; 03-04
- PRODUCCIÓN ANIMAL: 99-00; 01-02; 03-04
- ACUICULTURA: 99-00; 01-02; 03-04
- ORDENACIÓN RURAL EN FUNCIÓN DEL MEDIO AMBIENTE: 98-99; 00-01; 02-03
- MARKETING AGROALIMENTARIO: 99-00; 01-02; 03-04

Se destinan primordialmente a titulados superiores en vías de especialización postuniversitaria. No obstante se estructuran en ciclos independientes para facilitar la asistencia de profesionales interesados en aspectos parciales del programa. Los participantes que cumplan los requisitos académicos pueden optar a la realización del 2º año para la obtención del Título Master of Science. El plazo de inscripción para los cursos de Producción Animal, Marketing Agroalimentario y Olivicultura y Elaiotecnia finaliza el 15 de Mayo 1999. El plazo de inscripción para el curso de Acuicultura finaliza el 30 de Junio 1999. El plazo de inscripción para los cursos de Mejora Genética Vegetal y Ordenación Rural en Función del Medio Ambiente finaliza el 15 de Mayo 2000.

Los cursos de corta duración están orientados preferentemente a investigadores y profesionales relacionados en el desarrollo de sus funciones con la temática de los distintos cursos. El plazo de inscripción para los cursos de corta duración finaliza 90 días antes de la fecha de inicio del curso.

Los candidatos de países miembros del CIHEAM (Albania, Argelia, Egipto, España, Francia, Grecia, Italia, Líbano, Malta, Marruecos, Portugal, Túnez y Turquía) podrán solicitar becas que cubran los derechos de inscripción, así como becas que cubran los gastos de viaje y de estancia durante el curso. Los candidatos de otros países interesados en disponer de financiación deberán solicitarla directamente a otras instituciones nacionales o internacionales.

En la página Web se proporciona información sobre los cursos programados y se facilita el formulario de inscripción: http://www.iamz.ciheam.org

Para mayor información dirigirse a: Instituto Agronómico Mediterráneo de Zaragoza
Apartado 202 - 50080 ZARAGOZA (ESPAÑA)
Teléfono 976 57 60 13 - Fax 976 57 63 77
e-mail: iamz@ iamz.ciheam.org – Web http://www.iamz.ciheam.org

INSCRIPCIÓN EN AIDA

* Si desea Ud. pertenecer a la Asociación, rellene la ficha de inscripción así como la carta para la domiciliación del pago de la cuota de asociado y envíelas a AIDA. Aptdo. 727. 50080 Zaragoza.

El abajo firmante solicita su inscripción como miembro de la Asociación Interprofesional para el Desarrollo Agrario.

Apellidos ..... Nombre .....

Dirección postal .....

Teléfono .....

Profesión..... Empresa de trabajo .....

Área en que desarrolla su actividad profesional .....

CUOTA ANUAL: Firma.

❑ Sólo una Serie de ITEA { ❑ P. Animal / ❑ P. Vegetal } 4.000 ptas. ó 24 €

❑ Ambas Series 5.500 ptas. ó 33 €

FORMA DE PAGO:

❑ Cargo a cuenta corriente o libreta
❑ Cheque bancario
❑ Cargo a tarjeta
❑ VISA
❑ MASTERCARD

Tarjeta número:

□□ □□□□□□□□□□□□□□□□

Fecha de caducidad: ..... / .....

SR. DIRECTOR DE .....

Muy Sr. mío:

Ruego a Vd. se sirva adeudar en la cuenta cte./libreta n.º..... que matengo en esa oficina, el recibo anual que será presentado por la "Asociación Interprofesional para el Desarrollo Agrario".

Atentamente,

Firmado:

BANCO O CAJA DE AHORROS: .....

SUCURSAL: .....

DIRECCIÓN CALLE/PLAZA: ..... N.º .....

CÓDIGO POSTAL: .....

POBLACIÓN: .....

INFORMACIÓN PARA AUTORES

Tipo de artículos que pueden ser enviados para su consideración al Comité de Redacción: se admite todo aquel que contribuya al intercambio de información profesional y trate de los más recientes avances que existan en las distintas actividades agrarias.

Una *información para autores* más detallada puede ser solicitada al Comité de Redacción. Rogamos sea leída detenidamente, prestando atención especial a los siguientes puntos:

CONDICIONES GENERALES

Los artículos, en castellano, serán enviados por triplicado a:
Sr. Director de la Revista ITEA - Apartado 727 - 50080 ZARAGOZA

RECOMENDACIONES EN LA PREPARACIÓN DE LOS ORIGINALES

La extensión máxima será de 25 folios de texto mecanografiado a doble espacio, cuadros y figuras incluidos. Los artículos que superen dicha extensión serán considerados sólo excepcionalmente.

Los artículos se remitirán a dos evaluadores anónimos expertos en el tema y el autor recibirá un informe del Comité de Redacción con las correcciones de dichos evaluadores. Una vez realizadas las correcciones el autor enviará un sólo ejemplar mecanografiado y una copia en disquete, para agilizar el trabajo en imprenta. Si el Comité de Redacción considera que se han atendido las consideraciones del informe, enviará una carta de aceptación al remitente, y el artículo pasará de inmediato a imprenta.

Los autores recibirán un juego de las primeras pruebas de impresión que deberán ser revisadas y devueltas rápidamente a la Redacción. El retraso en el retorno de las pruebas determinará que el artículo sea publicado con las correcciones del Comité de Redacción.

El título no incluirá abreviaturas y será corto y preciso. En la misma página se incluirán los nombres completos de los autores, así como la dirección postal y nombre de la Entidad en donde se haya realizado el trabajo.

Se incluirá en primer lugar un resumen corto de 200-250 palabras y hasta seis palabras clave. Además, se añadirá un resumen en *inglés* de la misma extensión, sin olvidar el *título* traducido y las palabras clave (Keywords).

A continuación del resumen vendrá el artículo completo, procurando mantener una disposición lógica, considerando cuidadosamente la jerarquía de títulos, subtítulos y apartados.

Los dibujos, gráficos, mapas y fotografías deben titularse todos *figuras*. Los *cuadros* y *figuras* deben llevar numeración diferente, pero ambos en cifras árabes.

Los pies o títulos de cuadros y figuras deben redactarse de modo que el sentido de éstos pueda comprenderse sin necesidad de acudir al texto. Los títulos, pies y leyendas de los cuadros y figuras se traducirán al inglés y se incluirán en letra cursiva, bajo el correspondiente en español.

Los dibujos, gráficos, mapas, fotografías y diapositivas serán presentados en la mejor calidad posible.

En general se evitará el uso de abreviaturas poco conocidas, que en todo caso serán debidamente explicadas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

En el *texto* las referencias deben hacerse mediante el apellido de los autores en mayúsculas seguido del año de publicación, todo entre paréntesis.

Al final del trabajo, y precedida de la mención *Referencias Bibliográficas*, se hará constar una lista alfabética de todas (y únicamente) las referencias utilizadas en el texto. En el caso de incluir varios trabajos del mismo autor se ordenarán cronológicamente.

Cuando se citen revistas[1], libros[2], capítulos de libro[3] y comunicaciones a congresos[4] se hará según los siguientes ejemplos:

(1) HERRERO J., TABUENCA M.C., 1966. Épocas de floración de variedades de hueso y pepita. An. Aula Dei, 8 (1), 154-167.

(2) STELL R.G.D., y TORRIE J.H., 1986. Bioestadística: principios y procedimientos (segunda edición) 622 pp. Ed. McGraw-Hill. México.

(3) GAMBORG O.L., 1984. Plant cell cultures: nutrition and media, pp. 18-26. En: Cell Culture and Somatic Cell Genetics of Plants. Vol. 1, I.K. Vasil (Ed.), 825 pp. Ed. Academic Press, Orlando (EEUU).

(4) ANGEL I., 1972. The use of fasciculate form (determinate habit) in the breeding of new Hungarian pepper varieties. Third Eucarpia Meeting on Genetics and Breeding of Capsicum, 17-24, Universidad de Turín (Italia).

ITEA

Información Técnica Económica Agraria
Revista de la Asociación Interprofesional para el Desarrollo Agrario

AÑO XXX (1999), Vol. 95A N.º 2

ÍNDICE

Página

M.ª J. MILÁN, G. CAJA.- Caracterización estructural de las explotaciones ovinas en raza ripollesa en Cataluña 91

M. QUINTANA SOSSA, J.L. PÁEZ, O. ACOSTA, O. TORRES, G. OSSA, E. GUTIÉRREZ.- Translocación cromosómica 1/29, su alta frecuencia en bovinos Romosinuanos y sus efectos en la reproducción 109

M. DEL POZO, I.A. WRIGHT, P. COLGROVE, T. WHYTE.- Rendimiento animal y dinámica vegetal en praderas de raigrás inglés/trébol blanco pastadas por cabritos cachemir a diferentes alturas de pasto 119

A. BLASCO, L. VARONA.- Ajuste y comparación de curvas de crecimiento 131

A. BARROSO, S. DUNNER, J. CAÑÓN.- Polimorfismo genético de las lactoproteínas de los rumiantes domésticos - revisión ... 143

L. TORRANO, J. VALDERRÁBANO.- Necesidades energéticas de mantenimiento y dinámica de los depósitos adiposos en cabras blanca celtibérica 180

K. OSORO, E. FERNÁNDEZ PRIETO, R. CELAYA, G. NOVAL, L. ALONSO, P. CASTRO.- Respuesta productiva de dos razas de ganado vacuno manejadas en dos cubiertas vegetales de montaña 188