

**EVALUACIÓN GENÉTICA DE CUYES (*Cavia porcellus*)
EN NARIÑO - COLOMBIA MEDIANTE INFERENCIA BAYESIANA Y
FRECUENTISTA.**

CARLOS EDÍVER CALVACHE ERASO

**UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS PECUARIAS
PROGRAMA DE ZOOTECNIA
SAN JUAN DE PASTO
2015**

**EVALUACIÓN GENÉTICA DE CUYES (*Cavia porcellus*)
EN NARIÑO - COLOMBIA MEDIANTE INFERENCIA BAYESIANA Y
FRECUENTISTA.**

CARLOS EDÍVER CALVACHE ERASO

**Informe final de trabajo de grado presentado como requisito parcial para
optar al título de ZOOTECNISTA**

**Director
CARLOS E. SOLARTE PORTILLA
Zoot., M.S.c., Ph.D**

**Codirector
WILLIAM O. BURGOS PAZ
Zoot., M.S.c., Ph.D**

**UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS PECUARIAS
PROGRAMA DE ZOOTECNIA
SAN JUAN DE PASTO
2015**

“Las ideas y conclusiones aportadas en la tesis de grado son responsabilidad exclusiva de su autor”

Artículo 1° del acuerdo N° 324 de octubre 11 de 1966, emanado por el Honorable Consejo Directivo de la universidad de Nariño.

Nota de Aceptación

CARLOS E. SOLARTE PORTILLA Zoot. M. Sc. Ph. D.
Director

WILLIAM ORLANDO BURGOS PAZ Zoot. M. Sc. Ph. D.
Codirector

LUIS ERNESTO VITERI SARASTI Zoot., Esp., M.Sc.
Jurado Delegado

LESVY RAMOS OBANDO Zoot., IPA., M.Sc.
Jurado

San Juan de Pasto abril del 2015.

AGRADECIMIENTOS

Quiero reconocer a todas aquellas personas que de mil maneras diferentes han aportado para que esta investigación haya culminado. Si algún mérito tiene este trabajo, es gracias al acompañamiento de todos ellos.

Al Doctor William Burgos Paz, por haber sido un excelente maestro y tutor, por indicarme la luz en la compleja oscuridad del mundo Bayesiano, su conocimiento y experiencia me guiaron e inspiraron para encontrar el camino que conllevo a cumplir esta meta. Mil gracias por compartirme tantos saberes, por motivarme a ser cada día mejor, por encarrilarme en la ciencia genética y por permitirme idealizar grandes cosas con ella.

Al Doctor Carlos Solarte Portilla, por ser el Maestro y el motivo profesional para seguir en esta profesión. Estoy muy agradecido por haberme brindado tanto conocimiento, por enseñarme lo grande y divertido de la investigación, la importancia de la misma en la zootecnia y el estilo de vida que brinda la genética animal. Gracias por haberme indicado el inmenso valor de la “interrogación” y del “por qué” de las cosas.

Al Doctor Jesús Cabrera, por haberme enseñado la magia de la bioquímica y la biología molecular, para trabajar en proyectos como este y estudiar la vida.

Al Profesor Luis Ernesto Viteri, por ofrecerme su conocimiento y motivarme a trabajar en la investigación genética y el mejoramiento animal.

A la Profesora Lesvy Ramos, por su disponibilidad y ayuda en todos los aspectos teóricos y técnicos en cuyes durante mi participación en el grupo de investigación. Muchas gracias también por su gran amistad.

Al Profesor Fernando Soto, por sus consejos matemáticos útiles en este trabajo y en mi profesión.

Al Grupo de investigación de Mejoramiento Genético Animal y a todos sus integrantes, mil y mil gracias compañeras y compañeros, porque este ha sido mi hogar académico un recinto de ciencia, conocimiento, esfuerzo y vocación.

A la Universidad de Nariño, a los docentes y trabajadores de toda índole, porque todos han aportado algo de su sabiduría para mi crecimiento integral.

Al Ingeniero Jorge Collazos, por todo su apoyo en la parte técnica computacional.

En especial quiero dar mil y mil gracias a mis seres queridos mi Madre, mi Padre, mi Hermana, mi Novia y a mis Familiares, quienes han estado conmigo durante esta etapa de vida profesional.

DEDICATORIA

Primero que todo, pongo este trabajo en manos de Dios y se lo dedico a él por haberme dado todo lo necesario para culminarlo.

Dedico esta investigación a mis padres Nilda y Edíver por ser el mejor ejemplo de tenacidad, responsabilidad y esfuerzo, a mi hermana Luisa quien ha sido siempre una incondicional amiga, a mi novia Mary quien ha sido un excelente apoyo, y a mis seres queridos por estar conmigo en todo sentido y en todo lugar, mil gracias y bendiciones para ellos.

RESUMEN

Con el propósito de comparar y valorar la utilidad, la ventaja y el beneficio de los métodos de Inferencia Bayesiana (IB) frente al método de Inferencia Frecuentista (IF) animal BLUP, se evaluó genéticamente una población productiva de 2470 cuyes *Cavia porcellus*, mediante los dos métodos de Inferencia, analizando las variables peso al destete (PDES) y peso a las ocho semanas (P8).

Para esta investigación se consideró un modelo que estimó los componentes de varianza genética aditiva, ambiental permanente y de ambiente común de camada, los cuales permitieron calcular el parámetro genético de heredabilidad, las correlaciones genéticas entre las características y la predicción de los valores genéticos de los animales. Las estimaciones y predicciones fueron desarrolladas con la aplicación de dos procesos matemáticos y estadísticos, el primero basado en la metodología Bayesiana a través de las Cadenas de Markov de Monte Carlo (MCMC del Inglés Markov Chain Monte Carlo) implementando el muestreo de Gibbs (GS del Inglés Gibbs Sampling), y el segundo basado en las técnicas Frecuentistas convencionales, modelo animal BLUP (del Inglés Best Linear Unbiased Predictor - Mejor Predictor Lineal Insesgado) propuesto por Henderson en la década de 1960, y la estimación de Máxima Verosimilitud Restringida REML (por su Inglés Restricted Maximum Likelihood).

Con el análisis y la discusión de los resultados, se concluyó que los procedimientos Bayesianos, para la evaluación genética de cuyes, pueden ser empleados de manera exitosa, son útiles y ventajosos por cuantificar la incertidumbre inherente a las incógnitas. El método de IB permitió obtener una mayor información de los parámetros genéticos a diferencia de la metodología de IF. Por ejemplo, que la media posterior de la heredabilidad del peso al destete fue 0.1272 y que ésta se encuentra en el intervalo de credibilidad del 95% entre 0.0225 y 0.1938. Además fue posible cuantificar la variabilidad de los efectos incluidos en el modelo, encontrándose que el efecto materno está influenciado posiblemente por condiciones de manejo, mientras que el efecto de camada capturó (PDES = 0.449 ± 0.0343 , P8 = 0.489 ± 0.0327) aproximadamente el 50% de la varianza fenotípica.

El ranking de los valores genéticos obtenidos en los dos métodos mostró una alta correlación (PDES = 0.756, P8 = 0.721), lo que demostró que ambos métodos permiten clasificar los animales por su valor genético similarmente.

Palabras Clave: Evaluación genética, Inferencia Bayesiana, Muestreo de Gibbs, BLUP, cuyes (*Cavia porcellus*).

ABSTRACT

In order to compare and evaluate the usefulness, the advantage and benefit of Bayesian inference methods (IB) versus Frequentist inference method (IF) Animal BLUP, productive population of 2470 guinea pig *Cavia porcellus* genetically evaluated by the two methods of inference, analyzing the variables weaning weight (PDES) and weight at eight weeks (P8).

For this research is considered a model that estimates the variance components additive, permanent environmental genetic, common litter environment, which allowed the genetic parameter estimate heritability, genetic correlations between traits and prediction of genetic values animals. The estimates and forecasts were developed with the application of two mathematical and statistical processes, the first based on Bayesian methodology through the Markov Chain Monte Carlo (MCMC English Markov Chain Monte Carlo) implementing Gibbs sampling (GS English Gibbs Sampling), and based on conventional frequentist techniques, animal model BLUP (Best Linear Unbiased English Predictor second - Best linear unbiased predictor) proposed by Henderson in the 1960's, and Restricted Maximum Likelihood estimation REML (for their English Restricted Maximum Likelihood).

With the analysis and discussion of the results, it was concluded that Bayesian methods for the genetic evaluation of guinea pigs, can be used successfully, they are useful and advantageous to quantify the uncertainty inherent unknowns. IB method yielded greater genetic information parameters unlike IF methodology. For example, the rear half of the heritability of weaning weight was 0.1272 and that it is in the range between 95% credibility 0.0225 and 0.1938. In addition it was possible to quantify the variability of the effects included in the model, finding that maternal effect is possibly influenced by driving conditions, while the effect of litter captured (PDES = 0.449 ± 0.0343 , P8 = 0.489 ± 0.0327) about 50% of the phenotypic variance.

The ranking of genetic values obtained from the two methods showed a high correlation (PDES = 0.756, P8 = 0.721), which showed that both methods for classifying animals for breeding value similarly.

Key words: Genetic evaluation, Bayesian inference, Gibbs sampling, BLUP, guinea pigs (*Cavia porcellus*).

CONTENIDO

	pág.
INTRODUCCIÓN.	16
1. DELIMITACIÓN DEL PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN.	18
2. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN.	16
3. OBJETIVOS.	21
3.1 OBJETIVO GENERAL.	21
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.	21
4. MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE.	22
4.1 EL <i>Cavia porcellus</i> (Rodentia:caviidae).	22
4.2 EL CUY COMO ESPECIE DE INTERÉS ZOOTÉCNICO.	22
4.3 MEJORAMIENTO GENÉTICO DEL CUY.	23
4.4 MODELO BLUP Y LA ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS.	24
4.5 APLICACIÓN DEL BLUP EN CUYES.	25
4.6 ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS MEDIANTE MÉTODOS BAYESIANOS.	26
4.7 CADENAS DE MARKOV DE MONTE CARLO – MCMC.	28
4.8 MUESTREO DE GIBBS (GS).	29
4.9 APLICACIÓN DE MODELOS BAYESIANOS EN EVALUACIONES GENÉTICAS ANIMALES.	30
5. DISEÑO METODOLÓGICO.	32
5.1 POBLACIÓN DE ESTUDIO.	32
5.2 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.	32
5.2.1 Procesamiento de datos.	32
5.2.2 Variables productivas de estudio.	32
5.3 EVALUACIÓN GENÉTICA.	33
5.3.1 Modelación de datos.	33
5.3.2 Evaluación genética mediante Inferencia Bayesiana.	34
5.3.2.1 Muestreo de Gibbs.	35

5.3.3 Evaluación genética mediante Inferencia Frecuentista.	37
5.3.4 Obtención y comparación de los valores genéticos.	38
6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.	39
6.1 ANÁLISIS Y ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA DE LAS VARIABLES PRODUCTIVAS.	39
6.1.1 Prueba de normalidad del peso al destete y ocho semanas.	40
6.2 MODELACIÓN DEL PESO AL DESTETE Y PESO A LAS OCHO SEMANAS.	41
6.3 EVALUACIÓN GENÉTICA MEDIANTE INFERENCIA BAYESIANA.	42
6.3.1 Componentes de varianza y parámetros genéticos.	43
6.3.2 Análisis de las distribuciones marginales posteriores de los parámetros genéticos.	46
6.4 EVALUACIÓN GENÉTICA MEDIANTE INFERENCIA FRECUENTISTA.	47
6.4.1 Componentes de varianza y parámetros genéticos.	48
6.5 ANÁLISIS DE LOS EFECTOS FIJOS EN LA MODELACIÓN.	49
6.6 COMPARACIÓN DE LOS VALORES GENÉTICOS OBTENIDOS POR EL PROCEDIMIENTO BAYESIANO Y FRECUENTISTA.	50
6.7 COMPARACIÓN DE LAS METODOLOGÍAS DE INFERENCIA BAYESIANA Y FRECUENTISTA.	52
7. CONCLUSIONES.	58
8. RECOMENDACIONES.	59
BIBLIOGRAFÍA.	50
ANEXOS.	65

LISTA DE TABLAS

	pág.
Tabla 1. Medidas estadísticas de tendencia central del PDES y P8.	39
Tabla 2. Medidas estadísticas de dispersión del PDES y P8.	40
Tabla 3. Medias posteriores (<i>MP</i>) y desvíos estándar posteriores (<i>DEP</i>) de las varianzas aditiva (σ^2_u), de camada (σ^2_c), materna (σ^2_m) y residual (σ^2_e).	44
Tabla 4. Medias (<i>MP</i>) y desvíos estándar posteriores (<i>DEP</i>) de h^2 , c^2 , m^2 y e^2 .	45
Tabla 5. Correlaciones (<i>Cor</i>) y sus desvíos estándar (<i>sd - Cor</i>) entre los parámetros genéticos de las variables.	46
Tabla 6. Estimaciones de la varianza aditiva (σ^2_u), de camada (σ^2_c), materna (σ^2_m), residual (σ^2_e) y fenotípica (σ^2_f) del PDES y P8 por metodología REML.	48
Tabla 7. Parámetros genéticos del PDES, P8 y su respectivo error de muestreo.	48
Tabla 8. Valores genéticos del peso vivo individual al destete.	50
Tabla 9. Valores genéticos del peso vivo individual a las 8 semanas.	50

LISTA DE FIGURAS

	pág.
Figura 1. Ecuación del modelo mixto de Henderson (MME).	24
Figura 2. Distribución de los datos para PDES (izquierda) y P8 (derecha) analizados en este estudio.	41
Figura 3. Graficas de convergencia de cada parámetro.	42
Figura 4. Contraste de la h^2 del PDES con su σ^2_u .	47
Figura 5. Contraste de la h^2 del P8 con su σ^2_u .	47
Figura 6. Correlación de Spearman de los VG's de PDES obtenidos por IB e IF.	51
Figura 7. Correlación de Spearman de los VG's de P8 obtenidos por IB e IF.	52
Figura 8. Contraste de la información y estimaciones de la h^2 del PDES por IB e IF.	55

LISTA DE ANEXOS

	pág.
Anexo A. Estructuras planteadas para el proceso de modelado de PDES y P8.	65
Anexo B. Archivo de parámetros (Parameter File) de TM para PDES y P8.	66
Anexo C. Autocorrelaciones de las incógnitas en el modelo Bayesiano.	67
Anexo D. Gráficas de autocorrelaciones de las incógnitas en el modelo.	68
Anexo E. Resumen estadístico de las Distribuciones Marginales Posteriores.	70
Anexo F. Distribuciones Marginales Posteriores de los parámetros.	71
Anexo G. Límites superior e inferior del 95% de la densidad posterior de las DMP de cada parámetro.	76
Anexo H. Trazo del proceso de muestreo en el método Bayesiano.	77
Anexo I. Archivo de parámetros (Parameter File) de WOMBAT para PDES.	79
Anexo J. Archivo de parámetros (Parameter File) de WOMBAT para P8.	80
Anexo K. Valores genéticos de los mejores 50 animales de la población analizada para PDES y P8.	81

GLOSARIO

CADENAS MCMC: algoritmo matemático de sucesión de ensayos similares u observaciones en el cual cada ensayo tiene el mismo número finito de resultados posibles y en donde la probabilidad de cada resultado para un ensayo dado, depende sólo del resultado del ensayo inmediatamente precedente y no de cualquier resultado previo.

COMPONENTES DE VARIANZA: son las varianzas parciales de la descomposición de la varianza fenotípica total de aquellos aspectos que sean de esencial interés para la mejora genética de la población animal.

CORRELACIÓN GENÉTICA: es el grado de asociación entre los genes que inciden aditivamente sobre dos caracteres. Su importancia radica en que si su valor es alto y positivo, el énfasis de la selección debe ser echa en apenas uno de los caracteres.

EFFECTOS ALEATORIOS: son efectos con un número elevado de niveles tanto que se pueden asumir como “posibles niveles”. Las clases de los factores aleatorios se consideran como muestras de una población infinita de niveles. A diferencia de los efectos fijos estos se modelan por su varianza σ^2 .

EFFECTOS FIJOS: son aquéllos en que las clases o niveles de los mismos comprenden todos los niveles de interés que podrían ser observados y en general el número de clases es pequeño. Estos se caracterizan por que son modelados por su media μ .

EVALUACIÓN GENÉTICA: proceso con el que se establece el grado de variabilidad, los efectos que contribuyen a la misma y la proporción debida a los factores genéticos y ambientales sobre las características de una población. Este se conforma de tres fases: la estimación de los componentes de varianza, la estimación de los parámetros genéticos y la predicción de los valores de cría. Su aplicación se efectúa mediante modelos matemáticos y estadísticos de diferente índole.

FUNCIÓN DE DENSIDAD DE PROBABILIDAD: modelo teórico que describe la forma en que varían los resultados de un experimento aleatorio, es decir, provee de todas las probabilidades de todos los posibles resultados al realizar el experimento aleatorio. Se clasifican como discretas o continuas. En la distribución de probabilidad discreta se puede tomar sólo un número limitado de valores. En la continua, llamada función de densidad, la variable que se está considerando puede tomar cualquier valor dentro de un intervalo dado.

HEREDABILIDAD: es la razón entre la varianza genética y la varianza fenotípica total, esta se define como la fracción de la varianza fenotípica que se debe a la acción aditiva de los genes en la población.

INTERVALO DE CONFIANZA: en la estimación de un parámetro poblacional, un intervalo de confianza es un rango de valores (calculado en una muestra) en el cual se encuentra el verdadero valor del parámetro con una probabilidad determinada. La probabilidad de que el verdadero valor se encuentre en el intervalo construido se denomina nivel de confianza y se denota $1 - \alpha$. La probabilidad de fallo se llama nivel de significancia y se simboliza α . Generalmente se construyen intervalos de confianza $1 - \alpha = 95\%$ (o significancia $\alpha = 5\%$).

INTERVALO DE CREDIBILIDAD: en la percepción Bayesiana donde la credibilidad hace referencia a la probabilidad, la estimación por intervalos se define por una evaluación de las distribuciones *A posteriori* de los parámetros. Así, si $\theta \in \Theta$ es una cantidad desconocida, $C \subset \Theta$ es una región de $100(1 - \alpha)\%$ de credibilidad para θ si $P(\theta \in C | x) \geq 1 - \alpha$. En este caso, $1 - \alpha$ es llamado el nivel de credibilidad. Si θ es un escalar, la región C está dada usualmente por un intervalo $[c_1, c_2]$.

MEJORAMIENTO GENÉTICO: aplicación de principios matemáticos, biológicos y económicos, para encontrar estrategias óptimas de aprovechamiento de la variabilidad genética existente en una especie de animales en particular para maximizar su mérito. Esto involucra tanto la variación genética entre los individuos de una raza, como la variación entre razas y cruces.

MUESTREO DE GIBBS: es un caso especial de las cadenas de Markov (MCMC) usado para aproximar integrales que no pueden ser calculadas en forma cerrada, donde el origen de la distribución $f(\theta)$ está formada por las distribuciones condicionales completas $f_{\theta_i} = (\theta_i | \theta_{-i})$.

VALORES GENÉTICOS: son los valores de los individuos medidos como reproductores y es la capacidad que tiene un animal para transmitir genes de calidad a su progenie.

INTRODUCCIÓN

El *Cavia porcellus* conocido en Latinoamérica como cuy, cobayo o curí, es una especie ligada a la cultura productiva de países andinos como Colombia, Bolivia, Ecuador y Perú. “En Colombia la región donde se concentra su crianza con fines alimenticios y de investigación en las diversas áreas de la producción animal, es el departamento de Nariño”¹.

Según Solarte *et al.*,² la producción de cuyes en Nariño tuvo un auge con la entrada de material genético peruano y la mejora en las condiciones productivas. Posteriormente, los programas de Mejoramiento Genético Animal (MGA) y la selección de reproductores, así como las mejoras ambientales (instalaciones y programas sanitarios, por ejemplo), motivaron el desarrollo de este sistema de producción e hicieron que el cuy alcance un mayor potencial como fuente alimenticia y de alto valor nutricional.

Por otro lado, Gianola³ menciona que en el MGA el mérito de un individuo según el componente genético de sus rasgos productivos, no puede ser observado directamente, así que tiene que inferirse a partir de las medidas productivas tomadas en el animal. Esto demanda el uso de métodos matemáticos y estadísticos razonablemente precisos, para inferir dicho mérito a través de las evaluaciones genéticas, las que tienen por objeto determinar qué proporción del fenotipo se explica por la acción génica y que proporción por el ambiente, lo que básicamente se logra a partir de la estimación de los componentes de varianza, los parámetros genéticos y la predicción de los valores genéticos o también llamados valores de cría y valores reproductivos.

De esta manera, Solarte *et al.*⁴ proponen que las estimaciones y predicciones en una evaluación genética, requieren la utilización de modelos matemáticos que permiten estimar el grado de variabilidad de las diversas fuentes de naturaleza genética y ambiental. Por lo general, en los modelos se asume que las características relacionadas con la producción animal tienen un efecto poligénico aditivo (los genes del individuo) y un componente ambiental (el lugar donde se desenvuelve). Con base en este supuesto, las técnicas para hacer estas estimaciones y predicciones han experimentado una constante evolución, buscando mayores niveles de confiabilidad.

¹ SOLARTE P, C., ROSERO G, C., BURGOS P, W., ZAMBRANO B, G., ERASO C, Y. y MEJÍA L, F. El Cuy Genético. Livestock Research for Rural Development. 2010. p. 1. Vol. 22 No.85. Disponible en: <http://www.lrrd.org/lrrd22/5/sola22085.htm>.

² Ibid., p. 48.

³ GIANOLA, D. Los Métodos estadísticos en el mejoramiento genético. University of Wisconsin, Madison. U.S.A. 2002. P.34. Disponible en: <http://www.ansci.wisc.edu/facstaff/Faculty/pages/gianola/genetic>

⁴ SOLARTE *et al.*, Op. Cit. El Cuy Genético.

En este orden de ideas, se puede citar el modelo animal de IF, basado en la metodología BLUP propuesta por Henderson⁵, “que durante los últimos años, se ha convertido en una poderosa herramienta para la selección genética en la mayoría de las especies domésticas. Debe destacarse que su efectividad en el mundo, ha sido probada con diversas especies de fuerte impacto para la economía de los países industrializados”⁶.

Es así como las variables productivas del cuy, por ejemplo el peso a diferentes edades, se han evaluado bajo IF mediante el modelo animal BLUP, para la estimación de los componentes de varianza, los parámetros genéticos y la predicción de los valores de cría. De esto, con trabajos como el de Solarte et al.,⁷ se han podido desarrollar procesos de mejoramiento genético de sus rasgos productivos, reproductivos y ambientales, además de esquemas de selección del pie de cría, para destinar a la reproducción a los individuos de mejor mérito y elevar el progreso genético de los caracteres poblacionales por cada generación.

Gianola y Fernando⁸ consideran que el desarrollo de nuevas estrategias de análisis de datos, así como el desarrollo de algoritmos computacionales, han motivado a numerosos científicos de la cría, la mejora y la ciencia animal, a proponer estrategias de análisis de datos mediante modelos Bayesianos, las Cadenas de Markov de Monte Carlo (MCMC) y el Muestreo de Gibbs (GS) para la evaluación genética de caracteres de crecimiento y el mejoramiento genético en varias especies animales.

A pesar de que la IB, ha mostrado ciertas ventajas frente a la IF en la evaluación genética de animales, su estudio y aplicación en el *Cavia porcellus*, no había sido posible. Es por esto, que la presente investigación tuvo como objetivo trabajar con la metodología Bayesiana y Frecuentista para estudiar genéticamente los pesos al destete y a las ocho semanas de edad de una población de cuyes, con el fin de evaluar y valorar el aporte de los métodos Bayesianos, en la estimación de los componentes de varianza, los parámetros genéticos y la predicción de los valores de cría. En consecuencia, el impacto de los mismos en su mejoramiento genético animal.

⁵ HENDERSON, C.R. Best Linear Unbiased Estimation And Prediction Under A Selection Model. Department of Animal Science. Cornell University, Ithaca, 1975. N. Y. 14850, U.S.A. Disponible en: <http://www.jstor.org/discover/10.2307/2529430?uid>.

⁶ SOLARTE P., C., SOTO, F. y PÉREZ, T. Multitrait animal model for the estimation of genetic parameters of *Cavia porcellus* in Colombia. 2002. p. 19. Disponible en: <http://promegalac.udenar.edu.co/wp-content/uploads/2010/04>.

⁷ SOLARTE et al., Op. Cit. El Cuy Genético.

⁸ GIANOLA, D. y FERNANDO, R. L. Bayesian methods in animal breeding theory. Journal of Animal Science. 1986. Disponible en: <http://journalofanimalscience.org/content/63/1/217>.

1. DELIMITACIÓN DEL PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

El cuy es un mamífero procedente de Sudamérica y su carne se ha consumido por las comunidades andinas desde épocas ancestrales hasta nuestros días. “Rasgos como la precocidad, facilidad de manejo, comportamiento herbívoro, capacidad para consumir forraje y la aptitud para producir proteína de alto valor biológico, convierten al cuy en un animal de buen desempeño productivo, siendo fundamental para la seguridad alimentaria y la economía de las familias”⁹.

Frente a la necesidad planteada por los productores de obtener animales con mejores índices de ganancia de peso, precocidad, prolificidad, habilidad materna, resistencia, Solarte y Viteri¹⁰ aluden que fue pertinente plantear programas de mejora animal mediante teorías y procedimientos matemáticos y estadísticos propios de la genética aplicada, que orientan al productor a seleccionar y reproducir a los individuos de mayor mérito. Cabe señalar que estos programas inician con la evaluación genética de la población a través de modelos que buscan estimar parámetros genéticos y predecir los valores de cría con mayor grado de confiabilidad.

Es así como la evaluación genética del *Cavia porcellus*, realizada en Colombia específicamente en el departamento de Nariño, por ejemplo el estudio de Solarte et al¹¹, se ha basado en técnicas de naturaleza frecuentista como la metodología del modelo animal BLUP, obteniéndose resultados pertinentes y razonables dentro de la teoría de la genética cuantitativa y el MGA.

Blasco¹² manifiesta que el método de inferencia frecuentista (IF) animal BLUP, asume como conocidos los componentes de varianza-covarianza para los efectos aleatorios del modelo. Desde el punto de vista estadístico, la desventaja de la IF frente a la inferencia bayesiana (IB), es que en el BLUP no se tiene en cuenta el error de estimación de los componentes de varianza, lo cual puede alterar considerablemente la estimación de los parámetros genéticos. Por su parte la IB, es más razonable porque no asume por conocidos los componentes de varianza, sino que busca cuantificar la probabilidad de que determinados valores sean los componentes de varianza verdaderos para un conjunto de datos.

⁹ BURGOS PAZ, W., SOLARTE P, C. y CERON M, M. Efecto del tamaño de camada y número de parto en el crecimiento de cuyes (*Cavia porcellus* Rodentia: caviidae). Revista Lasallista de Investigación. 2010. p. 48. Vol. 7 No.2. Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=69519014007>.

¹⁰ SOLARTE P., C. y VITERI L. Índice de selección, prueba de progenie, y prueba de comportamiento en cuyes. Revista de Zootecnia. Vol. 4, No. 7. 2001. p. 36

¹¹ SOLARTE P., C., SOTO, F., PÉREZ, T. Multitrait animal model for the selection of *Cavia porcellus* parents in Colombia. 2002.

¹² BLASCO, A. The Bayesian controversy in animal breeding. Journal of Animal. Science. 2001. 79:2023-2046. p. 41. Disponible en: <http://www.journalofanimalscience.org/content/79/8/2023.full.pdf>.

Por su parte Gelman *et al.*,¹³ explica que en la IB se ajusta un modelo de probabilidad a un conjunto de datos y su esencia, es el uso específico de la probabilidad para cuantificar la incertidumbre, al inferir los parámetros buscados en la población. Esta inferencia no rechaza ni acepta los valores de los parámetros, si no que delimita probabilísticamente los posibles resultados dependiendo de los datos de la población de estudio y tolera la subjetividad de las probabilidades; es decir deja de ser arbitraria, característica propia de la IF.

Al respecto conviene decir, que autores como Gianola y Fernando¹⁴; Blasco, Piles y Varona¹⁵; Sorensen y Gianola¹⁶; Lee y Wang¹⁷, han explorado y trabajado con procedimientos Bayesianos en la valoración genética de diversas especies productivas, entre los que se encuentran los porcinos y los conejos, puesto que en estas especies por ser multíparas, probablemente los modelos Bayesianos funcionan muy bien. Es preciso entonces, proponer que las técnicas Bayesianas son una opción para evaluar genéticamente al cuy (*Cavia porcellus*), pues hasta el momento no se ha considerado su aplicación para tal fin. No obstante, es claro que el modelo BLUP fue un método que se acopló a los estudios de evaluación genética en los cuyes y por consiguiente es necesario aplicar tanto la Inferencia Bayesiana como la Inferencia Frecuentista en iguales condiciones y en la misma población para compararlas.

¹³ GELMAN, A., CARLIN, J., STERN, H. y RUBIN, D. Bayesian Data Analysis. Test in Statistical Science. Second Edition. 2003. 668 p. ISBN 1-58488-388-X.

¹⁴ GIANOLA, D. y FERNANDO, R. L. Bayesian methods in animal breeding theory. Journal of Animal Science. 1986. Disponible en: <http://journalofanimalscience.org/content/63/1/217>.

¹⁵ BLASCO, A., PILES, M. y VARONA, L. Bayesian analysis of the effect of selection for growth rate on growth curves in rabbits. 2003. Genet. Sel. Evol. 35. INRA, EDP Sciences.

¹⁶ SORENSEN, D. y GIANOLA, D. Likelihood, Bayesian and MCMC Methods in Quantitative Genetics. Statistics for Biology and Health. Springer-Verlag New York, Inc. 2002. 740 p. ISBN 0-387-95440-6.

¹⁷ LEE, C. y WANG, C. Bayesian Inference on Variance Components Using Gibbs Sampling with Various Priors. Laboratory of Statistical Genetics, Institute of Environment and Life Science. Hallym University Kangwon-do, Chuncheon, Korea. Journal of Animal Sciences. 2001.

2. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN.

¿Es útil la implementación de métodos de Inferencia Bayesiana en la evaluación genética de cuyes respecto al método de Inferencia Frecuentista?

3. OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar genéticamente el peso al destete y a las ocho semanas, de una población de cuyes *Cavia porcellus*, en el departamento de Nariño, mediante Inferencia Bayesiana y Frecuentista.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Calcular mediante Inferencia Bayesiana la Distribución Posterior Conjunta y las Distribuciones Marginales Posteriores, de los parámetros genéticos y los componentes de varianza del peso al destete y a las ocho semanas, asumiendo información *A priori* para los efectos genéticos aditivos, ambiental permanentes, residuales y los efectos fijos.
- Estimar los parámetros genéticos y los componentes de varianza del peso al destete y a las ocho semanas bajo el modelo Frecuentista animal BLUP de efectos de ambiente permanente con la técnica REML.
- Predecir los valores genéticos de los animales, mediante Inferencia Bayesiana.
- Predecir los valores genéticos de los animales, mediante Inferencia Frecuentista.
- Comparar el ranking de los valores genéticos de cada animal, obtenidos mediante Inferencia Bayesiana y Frecuentista.

4. MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE.

4.1 El *Cavia porcellus* (Rodentia:caviidae)

“Es un mamífero roedor originario de Suramérica y actualmente se encuentra distribuido a lo largo de la cordillera Andina, desde Venezuela hasta la provincia de Buenos Aires, Argentina”¹⁸. “Las pruebas existentes de estudios estratigráficos en el cerro Sechin (Perú), demuestran que el cuy fue domesticado hace 2500 a 3600 años, cuando los nativos establecieron la cría de estos animales en cautiverio, como fuente de carne para su dieta alimenticia”¹⁹. Zúñiga *et al.*,²⁰ señalan que en Ecuador y Perú, esta especie se distribuye en todo el territorio nacional y en Colombia de manera regional en la zona sur, especialmente en el Departamento de Nariño y otros como Cauca y Putumayo, jugando un rol importante en la economía de campesinos minifundistas y productores comerciales.

4.2 EL CUY COMO ESPECIE DE INTERÉS ZOOTÉCNICO

El cuy es importante como especie productora, por las propiedades saludables de su carne magra, Santos²¹ reporta un nivel de grasa menor al 10%, un alto nivel de proteína (20.3%) y además es baja en colesterol (65mg/100g) y sodio. Ideal para la nutrición de niños, adolescentes, mujeres, deportistas, adultos y situaciones como el embarazo y la lactancia. Con el tiempo, se ha trabajado en las comunidades campesinas y entes gubernamentales, para “resaltar la importancia de la cría técnica, la evaluación y la mejora genética del cuy, para el desarrollo de las producciones y con ello el progreso en la calidad de vida de los productores, aportando en la dinamización de la economía regional”²².

Se estimó que para el 2014, la población de cuyes en los países andinos alcanzó los 36 millones de animales. Perú es el primer productor de carne de cuy a escala mundial, con un censo aproximado de 12 millones de cuyes (Censo Nacional Agropecuario 2012), le siguen Ecuador, Colombia y Bolivia.

¹⁸ BURGOS PAZ, W., CERON, M. y SOLARTE, C. Genetic diversity and population structure of the Guinea pig (*Cavia porcellus*, Rodentia, Caviidae) in Colombia. 2011. p. 711. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3229130/>.

¹⁹ GOBERNACIÓN DE NARIÑO. Plan Estratégico Departamental De Ciencia Y Tecnología De Nariño. San Juan de Pasto. 2012. p. 134. Disponible en: <http://www.ccpasto.org.co/.../29-planeacion>.

²⁰ ZÚÑIGA, H., PINTO, M., HERNANDEZ, J. y TORRES, O. Revisión taxonómica de las especies del genero *Cavia* (Rodentia: Caviidae) en Colombia. En: Acta Zoológica Mexicana. 2002. N° 87, p. 111-123. Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57508708>.

²¹ SANTOS, V.G. Importancia del Cuy y su Competitividad en el Mercado. Archivos Latinoamericanos de Producción Animal. 2007. vol. 15. Disponible en: <http://www.bioline.org.br/request?la07056>.

²² GOBERNACIÓN DE NARIÑO. Op. Cit. p. 134.

Según el Ministerio de Agricultura y Riego del Perú²³ la Asociación Peruana de Promotores de la Carne de Cuy (Apcuy), en 2012 exportó 17 toneladas de carne a Estados Unidos. Por otra parte, “en Colombia la producción de cuyes la encabeza Nariño, reportándose que para el 2011, del inventario total de especies pecuarias el 68.7% son cuyes. Para el 2012, el censo numeró 2.522.682 cuyes de los cuales 1.416.765 son del municipio de Pasto”²⁴. En este municipio, “el consumo estimado es de 172.761 canales/año, con una demanda total de 335.966 canales/año, de esta manera se estima un déficit de producción de 95.970 cuyes/año”²⁵.

4.3 MEJORAMIENTO GENÉTICO DEL CUY

Teniendo en cuenta lo que expresan Solarte *et al.*,²⁶ el mejoramiento genético del cuy en Nariño, se inició en 1975 con la importación de ejemplares peruanos, que superaban en productividad a los animales nativos. Pero estos últimos, se desempeñaban mejor por su resistencia a enfermedades, adaptabilidad y el aprovechamiento de forrajes de baja calidad nutricional. El objetivo fue cruzar las dos líneas para obtener un beneficio y se logró un mejor rendimiento productivo y reproductivo por el efecto de heterosis. Sin embargo, se puso en riesgo el recurso genético regional por su desplazamiento hacia la línea peruana mejorada.

Evidencia molecular mostró, “la baja heterosigocidad y el bajo nivel de diferencia genética entre las líneas de cuyes nativa y peruana. De hecho, la frecuencia alélica entre las dos líneas es similar y la distancia genética es la más pequeña, lo que corrobora la hipótesis de la absorción del genotipo nativo hacia la línea peruana mejorada”²⁷.

Actualmente se conservan pocos núcleos nativos bajo rigurosos criterios de producción, un ejemplo es el que posee la Universidad de Nariño con fines de investigación y cuidado del patrimonio genético regional.

²³ MINISTERIO DE AGRICULTURA Y RIEGO DEL PERÚ. Cuyes situación actual. [citado en 2014- 02-13]. Disponible en: <http://www.minag.gob.peportal/sector-agrario/pecuaria/situacion-de-las-actividades-de-crianza-y-produccion/cuyes>.

²⁴ SECRETARIA DE AGRICULTURA Y MEDIO AMBIENTE, GOBERNACIÓN DE NARIÑO. Consolidado Agropecuario De Nariño. San Juan de Pasto. 2012. p. 235.

²⁵ ARGOTE, F.E., VILLADA, H.S., ARGOTE, H.A. Investigación de mercado sobre el grado de aceptación de la carne de cuy (*cavia porcellus*) en presentaciones de ahumado, croquetas y apanado en la ciudad de pasto. Revista biotecnología del sector agropecuario y agroindustrial. Universidad del Cauca. 2009 Vol.7 No.1. p. 57.

²⁶ SOLARTE P., C., CÁRDENAS, H., ROSERO, C., BURGOS, W. Caracterización molecular de tres líneas de *Cavia porcellus* mediante la aplicación de AFLP. Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias. 2009. Disponible en: <http://rccp.udea.edu.co/index.php/ojs/article/viewFile/257/255>.

²⁷ BURGOS PAZ, W. Op. Cit. Genetic diversity and population structure of the Guinea pig (*Cavia porcellus*, Rodentia:Caviidae) in Colombia. p. 711.

El MGA de los cuyes, y de cualquier otra especie, radica en el control productivo para constituir sistemas de datos con las variables de producción, reproducción, sanidad y las genealogías de varias generaciones. “Esta información se analiza con modelos matemáticos, cuyo objetivo es cuantificar la influencia de factores genéticos y ambientales, estimar parámetros poblacionales y finalmente identificar a los animales por su mérito genético”²⁸. En los últimos años la evaluación genética y la selección de reproductores en cuyes, se lleva a cabo con modelos frecuentistas mixtos, concretamente el Modelo Animal BLUP (del Inglés Best Linear Unbiased Predictor), un ejemplo de ello son los trabajos de Solarte *et al.*,²⁹.

4.4 MODELO ANIMAL BLUP Y LA ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS COMO INFERENCIA FRECUENTISTA

La estructura matemática del modelo animal BLUP, se basa en las Ecuaciones del Modelo Mixto (MME por su sigla en inglés Mixed Model Equation) desarrolladas en la década de 1960 por Henderson³⁰. Dada la necesidad de predecir el valor genético de los individuos, Henderson propuso el modelo lineal de efectos mixtos $Y = X\beta + Zu + E$, bien sea para casos univariados o multivariados. Más tarde el mismo autor, derivó lo que se llamaría BLUP o mejor predictor lineal insesgado y propuso las MME (figura 1), que al resolverlas producen las “soluciones BLUP de u (predicciones de los valores de cría de cada animal) y las estimaciones BLUE (del Inglés Best Linear Unbiased Estimator - mejor estimador lineal insesgado) para β , siendo estas las soluciones de los efectos fijos”³¹.

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z \\ Z'X & Z'Z + A^{-1}\alpha \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\beta} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix}$$

Figura 1. Ecuación del modelo mixto de Henderson (MME)

La solución de las MME, requiere la inclusión de la matriz de parentesco para proporcionar los valores de cría de los individuos con y sin registros. Esto permite valorar animales jóvenes o sin datos de producción y resalta la importancia de

²⁸ SOLARTE P., C. et al. Proyecto de Investigación Selección Mediante Modelos Genómicos y Poligénicos Para El Mejoramiento Genético De Los Bovinos De Leche En El Trópico Alto De Nariño. Universidad De Nariño, Universidad De La Florida (Estados Unidos), Cooperativa Colácteos. Nariño. Colombia. 2013. p. 9.

²⁹ SOLARTE P., C., SOTO, F., PÉREZ, T. Multitrait animal model for the selection of *Cavia porcellus* parents in Colombia. 2002. Y SOLARTE C., SOTO F., PÉREZ T. Multitrait animal model for the estimation of genetic parameters of *Cavia porcellus* in Colombia. 2002.

³⁰ HENDERSON, C. R. The Estimation of Environmental and Genetic Trends from Records Subject to Culling. Source: Biometrics, 1959. Vol. 15, No. 2. pp. 192-218. Published by: International Biometric Society Stable. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/2527669>.

³¹ HENDERSON, C. R. Sire Evaluation And Genetic Trends. Journal of Animal Science. 1973 p. 16. Disponible en: <http://www.journalofanimalscience.org/content/1973/Symposium/10>.

incluir información confiable del parentesco de los individuos. De esto Elzo *et al.*,³² sostiene que la evaluación de un animal por modelo BLUP dependerá entonces de su propia información productiva, que se ajusta por los efectos fijos (por ejemplo: sexo, año, época de parto, etc.) y su genealogía para aumentar la confiabilidad.

La estimación de componentes de varianza y parámetros genéticos se puede hacer mediante el método de máxima verosimilitud (ML del inglés Maximum Likelihood). Sin embargo:

“la ML estima los componentes de varianza y los parámetros como si los efectos fijos se hubieran estimado sin error, es decir, sin contar con los grados de libertad perdidos al estimarlos. Por esta razón se propuso la Máxima Verosimilitud Restringida (REML, del Inglés Restricted Maximum Likelihood), generalizada por Patterson y Thompson en 1971, que proyecta los datos en un subespacio donde no hay efectos fijos, maximizando la verosimilitud de las estimaciones”³³.

Estimar los componentes de varianzas, los parámetros genéticos y predecir los valores de cría de cada individuo, es fundamental para que la evaluación genética de una especie sea completa. Por tanto los métodos REML y BLUP se usan en conjunto con el fin de encontrar las estimaciones y predicciones. De esto se puede mencionar que “la regla de oro en ciencias animales para el análisis genético de datos, es precisamente la combinación del estimador REML, para los parámetros y el predictor BLUP, para los valores de cría”³⁴.

4.5 APLICACIÓN DEL BLUP EN CUYES

La demanda en el consumo de carne de cuy en Nariño se ha desarrollado en conjunto con el nivel de tecnificación en su producción, por lo que surge la necesidad de mejorar genéticamente los caracteres de la especie en aspectos como el índice de ganancia de peso, la precocidad, la prolificidad, la eficiencia, la habilidad materna y el alcance de un buen peso para el sacrificio en menor tiempo. Por lo anterior y como mencionan Solarte *et al.*,³⁵ se planteó usar metodologías matemáticas y estadísticas como el modelo animal BLUP, para estudiar el efecto genético y ambiental sobre los mencionados aspectos productivos y seleccionar los individuos de mayor mérito genético.

³² ELZO, M., VERGARA, G., ÓSCAR, D., ARBOLEDA, E., HURTADO, L., HURTADO, A. y CERÓN, M. Modelación aplicada a las ciencias animales: II. Evaluaciones genéticas. Fondo Editorial BIOGÉNESIS, Universidad de Antioquia, 2012. Primera Edición. ISBN: 978-958-8748-58-0. p. 134.

³³ BLASCO, A. Op. Cit. The Bayesian controversy in animal breeding. Journal of Animal. Science. p. 17.

³⁴ GIANOLA, D. Op. Cit. Los Métodos estadísticos en el mejoramiento genético. p. 12.

³⁵ SOLARTE P., C. *et al.* Op. cit. Caracterización molecular de tres líneas productivas de *Cavia porcellus*, mediante la aplicación de AFLP. p. 50.

Las aplicaciones del modelo BLUP en cuyes realizadas por Solarte *et al.*,³⁶ incluyen el cálculo de los parámetros genéticos de los pesos vivos individuales al nacimiento, destete, cuarta, octava y duodécima semana. La misma metodología se usó en la selección de reproductores *Cavia porcellus*, con el fin de proponer un esquema reproductivo favorable para el progreso genético de la generación siguiente. Para estos estudios, la metodología BLUP mostró resultados pertinentes y razonables dentro de los estándares del enfoque teórico práctico de la genética cuantitativa.

4.6 ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS MEDIANTE MÉTODOS BAYESIANOS

La esencia de los métodos bayesianos, consiste en “describir toda la incertidumbre en torno a cada parámetro de θ determinados en el modelo, dados los datos “ y ” observados en el experimento, usando como medida natural la probabilidad de que dichos parámetros tomen determinados valores”³⁷. Como menciona Box y Tiao³⁸, el cálculo de esta probabilidad basada en el teorema de Bayes, busca estimar la Distribución Posterior Conjunta (DPC) del parámetro dados los datos o $P(\theta|y)$, como un producto de la función de verosimilitud de los datos dado el parámetro o $P(y|\theta)$ y la función de densidad **A priori** $P(\theta)$ de los posibles valores para los parámetros involucrados en la modelación.

Si $\theta = (\sigma^2_u, \sigma^2_e)$, este representa el vector de parámetros incluidos en el modelo, y el vector de datos de la población de análisis está dado por “ y ”, entonces el modelo para calcular la DPC de los parámetros, se puede expresar como:

$$P(\sigma^2_u, \sigma^2_e | y) = P(y|\sigma^2_u, \sigma^2_e) * P(\sigma^2_u, \sigma^2_e) / P(y)$$

“Dónde: $P(\sigma^2_u, \sigma^2_e | y)$ es la distribución posterior conjunta del vector de parámetros σ^2_u, σ^2_e ; $P(y|\sigma^2_u, \sigma^2_e)$ es la función de verosimilitud de los datos, dados los parámetros de interés; $P(\sigma^2_u, \sigma^2_e)$ es la información **A priori** sobre dichos parámetros y $P(Y)$ es la función de probabilidad marginal de los datos para cualquiera de los parámetros, siendo la constante de proporcionalidad para que la DPC integre a 1”³⁹.

³⁶ SOLARTE P., C. *et al.* Op. Cit. Multitrait animal model for the estimation of genetic parameters of *Cavia porcellus* in Colombia.

³⁷ BLASCO, A. Op. Cit. p.19.

³⁸ BOX, G. y TIAO, C. Bayesian inference in statistical analysis. Jhon Wiley and Sons. New York. A Wiley-Interscience Publication. 1992. ISBN 0-471-57428-7. p. 41. Disponible en: http://samples.sainsburysebooks.co.uk/9781118031445_sample_387493.pdf.

³⁹ Ibid., p.19.

La aplicación de las metodologías Bayesianas en MGA, implica el análisis de varios parámetros en conjunto como los efectos fijos, la varianza aditiva, la varianza del ambiente permanente, la varianza del ambiente común, entre otros, y que conducen a tener modelos altamente complejos como:

$$P(\beta, u, p, \sigma^2_u, \sigma^2_p, \sigma^2_e | y) = P(y | \beta, u, p, \sigma^2_u, \sigma^2_p, \sigma^2_e) * P(\beta, u, p, \sigma^2_u, \sigma^2_p, \sigma^2_e) / P(y)$$

Dónde: $P(\beta, u, p, \sigma^2_u, \sigma^2_p, \sigma^2_e | y)$, es la DPC de los parámetros; $P(y | \beta, u, p, \sigma^2_u, \sigma^2_p, \sigma^2_e)$ es la verosimilitud; $P(\beta, u, p, \sigma^2_u, \sigma^2_p, \sigma^2_e)$ es la información **A priori** sobre dichos parámetros y $P(Y)$ es la función de probabilidad marginal de los datos para cualquier valor de los parámetros.

“Si $y = (y_1, y_2, \dots, y_n)$, son n elementos de una muestra de datos, entonces la probabilidad de esa muestra, dado un valor para cada uno de los parámetros en θ' , es la función de verosimilitud $P(y|\theta)$, si los valores para θ' fueran los verdaderos. Al asignar otros valores distintos a los elementos en θ' , se obtendrá otro valor de $P(y|\theta)$, y así sucesivamente para todos los valores comprendidos en el espacio paramétrico multidimensional de θ' ”⁴⁰. Es importante aclarar que la muestra “y” está fijada, lo que cambian son los conjuntos de valores en θ' para los cuales se obtienen los diferentes valores de $P(y|\theta)$.

Después de calcular la DPC, el objetivo es encontrar las Distribuciones Marginales Posteriores (DMP) de cada parámetro por separado, especificadas por $P(\theta_i|y)$. “Estas distribuciones se obtienen mediante la marginalización o integración de la DPC con respecto a las otras incógnitas diferentes de aquella para la cual se quiere obtener la DMP”⁴¹, por ejemplo: si $\theta' = \{\sigma^2_u, \sigma^2_e\}$, las inferencias acerca de σ^2_u se obtienen de su DMP, la cual se calcula de la siguiente forma:

$$P(\sigma^2_u | y) = \int P(\sigma^2_u, \sigma^2_e | y) d\sigma^2_e = \int P(\sigma^2_u | \sigma^2_e, y) * P(\sigma^2_e | y) d\sigma^2_e$$

La limitante para aplicar este proceso de inferencia, es el grado de dificultad para generar la DPC y la complejidad para la marginalización múltiple en problemas multivariados. Pero “la capacidad de cálculo de las computadoras en los últimos años y los métodos de **Cadenas de Markov de Monte Carlo** (MCMC del inglés Markov Chain Monte Carlo), redujeron estas dificultades para la aplicación práctica de los métodos Bayesianos, los cuales han experimentado un gran avance hasta la actualidad”⁴².

⁴⁰ HARVILLE, D. Bayesian inference for variance components using only error contrast. Biometrika Oxford Journals. 1974. p. 135. 61: 383-385. Disponible en: <http://biomet.oxfordjournals.org>.

⁴¹ SORENSEN, D., WANG, C., JENSEN, J., y GIANOLA, D. Bayesian analysis of genetic change due to selection using Gibbs sampling. Genetic, Selection and Evolution GSE. 1994. p. 312. 26: 333-360. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2709136/>.

⁴² BLASCO, A. Op. Cit. p 34.

4.7 CADENAS DE MARKOV DE MONTE CARLO - MCMC

En genética animal, los modelos son complejos por el número de incógnitas (parámetros) incluidas en ellos. El cálculo de una DPC y su marginalización para obtener la DMP de cada parámetro adquiere una alta complejidad y requiere la solución de un gran número de integrales.

Para superar esta dificultad, “conviene usar métodos numéricos que permiten resolver las integrales mediante aproximaciones y obtener muestras aleatorias de la DPC para todas las incógnitas”⁴³. Después de un número suficiente de muestras se puede obtener una aproximación de la DPC y por tanto, de las DMP’s. “Para encontrar estas distribuciones se usan los métodos de Cadenas de Markov Monte Carlo”⁴⁴.

Las MCMC: “Son algoritmos de simulación para generar muestras de las distribuciones y estimas *A posteriori*. Estos simulan valores sucesivos de una densidad propuesta, que no tiene que ser necesariamente parecida a la densidad *A posteriori*. Cada valor simulado depende solo del anterior, de ahí la noción de cadenas de Markov”⁴⁵. “Estas generan un proceso Markoviano cuya distribución estacionaria es la DPC, después de un cierto número de muestras iniciales, periodo denominado “burn-in”. Aquí se elimina la dependencia del proceso de partida arbitraria y se espera que las muestras obtenidas provengan de la distribución estacionaria”⁴⁶. Si el algoritmo se implementa correctamente, la convergencia de la cadena está garantizada, aunque es necesario simular el proceso, un número elevado de iteraciones para que el muestreo se realice en todo el espacio paramétrico sin ninguna restricción. En este sentido, uno de los algoritmos más comunes es el Muestreo de Gibbs.

⁴³ ROBERT, C. y CASELLA, G. Monte Carlo Statistical Methods. Springer, New York. 1999. p. 122. Disponible en: <http://www.stat.ufl.edu/archived/casella/MCSM08/short07class.pdf>.

⁴⁴ GILKS, W., RICHARDSON, S., y SPIEGELHALTER, J. Markov Chain Monte Carlo in practice. Chapman & Hall, London. 1996. p. 74.

⁴⁵ AUSIN, C. Métodos de Cadenas de Markov Monte Carlo. Departamento de estadística. Universidad Carlos III de Madrid. 2012. p. 89. Disponible en: http://halweb.uc3m.es/esp/Personal_/personas/causin/esp/2012-2013/SMB/Tema8.pdf.

⁴⁶ GUZMAN, E. Metodologías frecuentista y bayesiana para estimar la respuesta a la selección por tamaño de camada en conejos. Universidad Autónoma de Chihuahua. México. 2005. p. 54. Disponible en: <http://eprints.uach.mx/131/1/ZOO-TP-00065.pdf>.

4.8 MUESTREO DE GIBBS (GS)

El muestreo de Gibbs (GS de su sigla en inglés Gibbs Sampling) es un caso especial de las MCMC usado para aproximar integrales que no pueden ser calculadas en forma cerrada, donde el origen de la distribución $\pi(\theta)$ está formada por las distribuciones condicionales completas $\pi(\theta_i) = \pi_i(\theta_i | \theta_{-i})$. Se asume que la distribución de interés es $\pi(\theta)$, donde el vector puede descomponerse en $k \geq 2$ subvectores, $\theta = (\theta_1, \dots, \theta_k)$. Cada uno de los componentes θ_i de θ puede ser un escalar, un vector o una matriz. Se considera que las distribuciones condicionales completas $\pi_i(\theta_i) = \pi_i(\theta_i | \theta_{-i})$ están disponibles, pudiendo generar valores de las mismas sin excesivo costo computacional, siendo θ_i el vector. $(\theta_1, \dots, \theta_{i-1}, \theta_{i+1}, \dots, \theta_k)$ ⁴⁷.

“El GS es una técnica para muestrear la distribución de una variable aleatoria a partir del muestreo secuencial de una serie de distribuciones condicionales en dicha variable”⁴⁸.

Una descripción sencilla de este proceso, es la siguiente. “Si un vector de parámetros tiene cuatro elementos, $\theta' = \{\beta, u, \sigma^2_u, \sigma^2_e\}$, la implementación consistirá en partir de los valores iniciales de los parámetros y obtener sucesivas iteraciones que representan las muestras aleatorias de las distribuciones condicionales”⁴⁹:

$$\beta | u, \sigma^2_u, \sigma^2_e, y \sim p(\beta | u, \sigma^2_u, \sigma^2_e, y)$$

$$u | \beta, \sigma^2_u, \sigma^2_e, y \sim p(u | \beta, \sigma^2_u, \sigma^2_e, y)$$

$$\sigma^2_u | \beta, u, \sigma^2_e, y \sim p(\sigma^2_u | \beta, u, \sigma^2_e, y)$$

$$\sigma^2_e | \beta, u, \sigma^2_u, y \sim p(\sigma^2_e | \beta, u, \sigma^2_u, y)$$

En la iteración siguiente, los parámetros condicionales toman los valores encontrados en la iteración anterior y así sucesivamente. El orden del muestreo de las condicionales anteriores es arbitrario, incluso, no todas las incógnitas deben necesariamente ser actualizadas en la siguiente iteración. El muestreo debe realizarse un elevado número de veces para minimizar el error de MCMC.

⁴⁷ MONZALVE G., N. Modelos jerárquicos bayesianos espaciales en epidemiología agrícola. Tesis Doctoral Universidad Politécnica de Valencia. Valencia España 2013. p. 15. Disponible en: <https://riunet.upv.es/bitstream/handle/10251/19161/tesisUPV4036.pdf?sequence=1>.

⁴⁸ MUNILLA LEGUISAMO, S. Inferencia bayesiana sobre los parámetros de dispersión genéticos y ambientales en modelos animales con efectos maternos. Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área Ciencias Agropecuarias. 2004. p. 48. Disponible en: <http://ri.agro.uba.ar/cgi-bin/library.cgi?a=d&c=tesis&d=2011>.

⁴⁹ GUZMAN, E. Op. Cit. p. 23.

4.9 APLICACIÓN DE MODELOS BAYESIANOS EN EVALUACIONES GENÉTICAS ANIMALES

El método de Inferencia Bayesiana fue introducido al MGA por “Daniel Gianola, primero en investigación con caracteres umbral (variables discretas como las cualitativas) con J.L Foulley, y más tarde en trabajos en los que se desarrollaron aplicaciones a prácticamente todos los campos del mejoramiento animal”⁵⁰, un ejemplo significativo de ello, se observa en Gianola y Fernando⁵¹. Posteriormente, la investigación mediante técnicas Bayesianas se desarrolló en todo el mundo para especies mayores y menores (bovinos, caprinos, porcinos, equinos e incluso especies acuícolas). A continuación se citan algunos ejemplos de la utilidad de este método de inferencia en el mejoramiento genético de animales.

En el Instituto Leibniz de Biología Animal, Alemania. Mendes *et al.*,⁵² Usaron métodos bayesianos y GS en el análisis cuantitativo de los parámetros en búfalos. El artículo proporciona la estimación de parámetros para doble propósito (carne y leche) de la raza Jaffarabadi brasileña. Con datos de producción de leche duración de la lactancia, peso a diferentes edades, y la ganancia diaria de peso. El análisis fue bivariado, se realizó GS para las estimaciones de varianza y covarianza, promedio de lactancia, su duración, los valores medios de los rasgos de peso, heredabilidades y correlaciones.

En el Instituto de Ciencias Agrícolas de España. Blasco *et al.*,⁵³ trabajaron con Inferencia Bayesiana, MCMC y GS en la estimación de parámetros genéticos y la respuesta a la selección con cerdas Large White. En este estudio se evaluó la tasa de ovulación, el cuidado prenatal y la supervivencia de las dos primeras paridades. Además analizaron la ovulación en la pubertad usando un modelo animal, y la supervivencia prenatal con un modelo animal de repetibilidad. Para los efectos aditivos y residuales asumieron información *A priori* de una distribución normal y se supuso que los componentes de varianza seguían distribuciones chi-cuadrado invertidas; también calcularon las heredabilidades y la respuesta a la selección de cuatro generaciones.

⁵⁰ BLASCO, A. Op. Cit. The Bayesian controversy in animal breeding. Journal of animal. Science. p. 19.

⁵¹ GIANOLA, D. y FERNANDO, R. L. Op. Cit. Bayesian methods in animal breeding theory. Journal of Animal.

⁵² MENDES, C.H., MENDES, A.C., RAMOS, A.A, CARNEIRO, P.L., SIEWERDT, F. y PALA, A. Genetic parameters by Bayesian inference for dual purpose Jaffarabadi buffaloes. Leibniz Institute for Farm Animal Biology, Dummerstorf, Germany. 2012. Archiv Tierzucht 55 6, 567-576, ISSN 0003-9438.

⁵³ BLASCO, A. SORENSEN, D. y BIDANEL, J. Bayesian Inference of Genetic Parameters and Selection Response for Litter Size Components in Pigs Universidad Politecnica de Valencia, Valencia, Spain, National Institute of Agricultural Sciences, Research Centre Foulum, Tjele DK-8830, Denmark and Station de Génétique Quantitative et Appliquée, INRA. 1998 by the Genetics Society of America.

En la Universidad Politécnica de Valencia, España, Blasco *et al.*,⁵⁴ realizaron un trabajo de selección por capacidad uterina en conejos. Las conejas se ovariectomizaron unilateralmente antes de la pubertad, y se seleccionaron para aumentar y disminuir el tamaño de camada. Mediante un BLUP se realizaron dos análisis, el primero basado en mínimos cuadrados y el segundo en técnicas Bayesianas con la ayuda de GS. Tres *A priori*s diferentes fueron usados para las componentes de varianza, esto apenas influyó en los resultados, pues las medias posteriores para las heredabilidades variaron de 0.09 a 0.12 y las medias de las repetibilidades de 0.18 a 0.22. La respuesta a ocho generaciones de selección fue simétrica y condujo a una divergencia de 0.16 conejos por generación, lo que representa un 2% de la media de la población base por generación.

⁵⁴ BLASCO, A., ARGENTE, M., SANTACREU, M., SORENSEN, D. y BIDANEL, J. A. Bayesian analysis of response to selection for uterine capacity in rabbits Departamento de Ciencia Animal; Universidad Politécnica de Valencia, Valencia Spain. Journal of Animal Breeding and Genetics. 2001.

5. DISEÑO METODOLÓGICO

5.1 POBLACIÓN DE ESTUDIO

La genealogía y los datos productivos correspondientes a la población evaluada en esta investigación, fueron tomados de los registros del programa de Mejoramiento Genético Animal de la Universidad de Nariño, recopilados desde 1996 en el centro Cuyícola de la granja experimental “Botana”, propiedad de esta universidad. En detalle, la base de datos analizada contenía la información de 2470 animales entre machos y hembras, registrada desde el año 2008 hasta el 2012. La base de datos estaba compuesta por la información de identificación del padre y la madre del animal, el sexo, número de parto de la madre (NUPAR), grupo contemporáneo (GC), tamaño de camada al nacimiento (TCN), tamaño de camada al destete (TCD), registro de la camada, peso al nacimiento (PNAC), peso al destete (PDES) y peso a las ocho semanas (P8) de 2392 animales. Los 78 individuos restantes conforman la población base o parental y se desconoce su registro paterno, materno y productivo.

5.2 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

5.2.1 Procesamiento de datos. En principio, la depuración y preparación de la información se realizó con el uso de scripts o programas sencillos escritos en el lenguaje Visual FoxPro 9. Posteriormente el análisis de los registros y la construcción de las gráficas, conllevó al aprendizaje del lenguaje de programación R⁵⁵, donde finalmente se prepararon los archivos con los datos necesarios para llevar a cabo los análisis con los procedimientos Bayesiano y Frecuentista.

5.2.2 Variables productivas de estudio. Se analizaron las variables productivas peso al destete (PDES) tomado a los 15 días del nacimiento y el peso a las ocho semanas de edad (P8) de cada individuo. Estas variables tienen gran relevancia en la producción de cuyes, porque con ellas se lleva a cabo la selección y determinación del destino productivo o reproductivo de hembras y machos. Asimismo se tomaron en cuenta caracteres que se incluyeron en el análisis como efectos fijos por ejemplo el sexo (macho y hembra), NUPAR (1 a 6 partos), GC (19 niveles) y TCN (1 a 9 crías), que son rasgos que causan diferencias en la expresión de las variables de interés.

En cada una de las variables respuesta, se realizó un análisis estadístico descriptivo a fin de explorar las medidas de tendencia central y de dispersión de los datos. Igualmente se comprobó el supuesto de normalidad de los datos mediante la prueba de Shapiro Wilk. Los análisis estadísticos así como las gráficas

⁵⁵ THE R PROJECT FOR STATISTICAL COMPUTING. [citado en 2014 - 04 - 04]. Disponible en: <http://www.r-project.org/>.

relacionadas con éstas estimaciones y las funciones de densidad fueron realizados con el programa R.

5.3 EVALUACIÓN GENÉTICA

La evaluación genética se realizó con dos metodologías: una Bayesiana empleándose MCMC con muestreo de Gibbs y otra Frecuentista con el modelo animal BLUP desarrollada con el procedimiento REML. En los dos casos se consideró un único modelo con los mismos efectos fijos, el efecto genético del animal, un efecto de ambiente permanente y el efecto ambiental común de camada. Este esquema se realizó con el objetivo de comparar ambas metodologías en cuanto a la estimación de parámetros. Más adelante se describe las aproximaciones estadísticas aplicadas.

5.3.1 Modelación de Datos. La modelación consiste en la búsqueda de la mejor relación entre los efectos fijos y aleatorios para explicar un conjunto de datos, y se espera que los parámetros estimados se encuentren dentro de los rangos biológicos óptimos en la especie animal de estudio.

Para modelar las variables PDES y P8, inicialmente se evaluó, mediante inferencia bayesiana, la contribución de los diferentes efectos como el sexo, NUPAR, GC, TCN, la camada, la madre y el animal, en el comportamiento de las estimaciones y las soluciones obtenidas mediante modelos univariados y multivariados. Para ello se siguió los procedimientos *backward*, *forward* y *stepwise* de eliminación e inclusión de efectos en regresiones.

Es así como se planteó y ejecutó, para el caso Bayesiano, 56 modelos diferentes (ver Anexo A) cada uno con diversos valores *A priori* para las varianzas. Luego se compararon y se seleccionaron aquellos modelos con menor residuo, mínimo error estándar y soluciones apropiadas. De estos, se eligieron 10 modelos, cuya estructura también se consideró para iniciar la modelación por el método Frecuentista. Posteriormente, y siguiendo las condiciones de comparación y selección, se determinó el siguiente modelo multivariado para concretar las evaluaciones genéticas por las dos vías de inferencia.

$$\underbrace{Y}_{PDES, P8} = \underbrace{X\beta}_{\text{sexo} + \text{nupar} + \text{gc} + \text{tcn}} + \underbrace{Zu}_{\text{animal}} + \underbrace{Wp}_{\text{madre}} + \underbrace{Wc}_{\text{camada}} + \underbrace{E}_{\text{error}}$$

5.3.2 Evaluación Genética Vía Inferencia Bayesiana. Con base en el modelo animal propuesto por Henderson⁵⁶, en esta investigación se evaluó un modelo que consideró el efecto de ambiente permanente y de ambiente común de camada para el peso al destete (PDES) y peso a las ocho semanas (P8), así.

$$Y = X\beta + Zu + Wp + Wc + E$$

Donde,

Y = vector de observaciones para las variables PDES y P8.

β = vector de efectos fijos (sexo, NUPAR, GC y TCN).

u = vector aleatorio de los efectos genéticos aditivos (animal).

p = vector del efecto de ambiente permanente.

c = vector del efecto de ambiente común de camada.

E = residual del modelo.

X, Z, W = matrices de incidencia que relacionan los vectores de los efectos con el vector de observaciones.

Adicionalmente se asumió que el vector de datos “ y ” con los registros de PDES y P8, sigue una **Distribución Normal Multivariada** condicionada en los parámetros del modelo, así.

$$y | \beta, u, p, c, \mathcal{R} \sim N(X\beta + Zu + Wp + Wc, \mathcal{R})$$

Donde β es el vector de efectos fijos de sexo, NUPAR, GC y TCN. Los vectores u , p y c contienen los valores genéticos aditivos (el animal), los efectos ambiental permanente materno y del ambiente común de la camada respectivamente; \mathcal{R} es la matriz de varianzas - covarianzas de los residuales y las matrices X, Z, W son matrices de incidencia conocidas.

Como información *A priori* se asumieron distribuciones normales para los valores genéticos aditivos, el efecto permanente, de camada y los efectos residuales⁵⁷.

- $u / A, \sigma^2_u \sim N(0, G)$
- $p / \sigma^2_p \sim N(0, P)$
- $c / \sigma^2_c \sim N(0, C)$
- $e / \sigma^2_e \sim N(0, R)$

⁵⁶ HENDERSON, C. R. Op. Cit. The Estimation of Environmental and Genetic Trends from Records Subject to Culling. Source.

⁵⁷ GUZMAN, E. Op. Cit. p. 28.

Basándose en Gianola y Fernando⁵⁸, la Distribución Posterior Conjunta de los parámetros (β , u , p , c , σ^2_u , σ^2_p , σ^2_c , σ^2_e) del modelo fue la siguiente.

$$f(\beta, u, p, \sigma^2_u, \sigma^2_p, \sigma^2_c, \sigma^2_e | y) \propto f(y | \beta, u, p, \sigma^2_u, \sigma^2_p, \sigma^2_c, \sigma^2_e) * f(\beta, u, p, \sigma^2_u, \sigma^2_p, \sigma^2_c, \sigma^2_e) = f(y | \beta, u, p, \sigma^2_u, \sigma^2_p, \sigma^2_c, \sigma^2_e) * f(\beta) * (f(u | A\sigma^2_u) * f(\sigma^2_u)) * (f(p | \sigma^2_p) * f(\sigma^2_p)) * (f(c | \sigma^2_c) * f(\sigma^2_c)) * f(\sigma^2_e)$$

Donde se asumió independencia entre β y los componentes de varianza, y de los componentes de varianza entre sí. Para evaluar el efecto de estas suposiciones sobre los resultados se probaron diferentes valores **A priori**.

Este proceso de evaluación se realizó con el programa TM - Threshold Model⁵⁹, escrito en lenguaje Fortran90 y adaptado para el cálculo numérico con MCMC y GS bajo el sistema operativo Linux.

TM requiere de tres archivos para iniciar la modelación: a) Archivo de parámetros, donde se describen las instrucciones de ejecución (Anexo B). b) Pedigree, con la identificación del animal, padre y madre. c) Archivo de datos, en él se estructuran todos los efectos según la modelación y se debe construir en el siguiente orden:

- Covariables
- Efectos fijos
- Efectos ambientales
- Efecto del Animal
- Variables continuas
- Variables policotomicas
- Variables binarias

5.3.2.1 Muestreo de Gibbs. Basándose en la representación de Blasco⁶⁰, a continuación se describe de manera sencilla, como se realizó computacionalmente el muestreo de Gibbs en el software TM, para el cálculo de la Distribución Posterior Conjunta de los parámetros β , u , p , c , σ^2_u , σ^2_p , σ^2_c , σ^2_e .

- a) El proceso de iteración inició con la selección al azar de los valores para los parámetros de la función de densidad posterior

$$f(\beta, u, p, c, \sigma^2_u, \sigma^2_p, \sigma^2_c, \sigma^2_e | y).$$

⁵⁸ GIANOLA, D. y FERNANDO, R. L. Op. Cit. Bayesian methods in animal breeding theory. p. 222.

⁵⁹ LEGARRA, A., VARONA, L. y LOPEZ de MATURANA, E. TM - Threshold Model. INRA, UR 631, F-31326 Castanet - Tolosan, France. 2011. Disponible en <http://snp.toulouse.inra.fr/~alegarra/>.

⁶⁰ BLASCO, A. Op. Cit. The Bayesian controversy in animal breeding. Journal of animal p. 37.

- b) El sistema tomó valores arbitrarios de inicio para \mathbf{u} , \mathbf{p} , \mathbf{c} , $\sigma^2_{\mathbf{u}}$, $\sigma^2_{\mathbf{p}}$, $\sigma^2_{\mathbf{c}}$, $\sigma^2_{\mathbf{e}}$ y se muestreo un valor al azar de β en la función condicional

$$f(\beta | \mathbf{u}, \mathbf{p}, \mathbf{c}, \sigma^2_{\mathbf{u}}, \sigma^2_{\mathbf{p}}, \sigma^2_{\mathbf{c}}, \sigma^2_{\mathbf{e}}, \mathbf{y}).$$

- c) Con el valor de β muestreado y los valores anteriores de \mathbf{u} , \mathbf{p} , \mathbf{c} , $\sigma^2_{\mathbf{u}}$, $\sigma^2_{\mathbf{p}}$, $\sigma^2_{\mathbf{e}}$ se muestreo un valor al azar de \mathbf{u} en la función condicional

$$f(\mathbf{u} | \beta, \mathbf{p}, \mathbf{c}, \sigma^2_{\mathbf{u}}, \sigma^2_{\mathbf{p}}, \sigma^2_{\mathbf{c}}, \sigma^2_{\mathbf{e}}, \mathbf{y}).$$

- d) De esta manera, se realizó sucesivamente el mismo procedimiento para cada incógnita o parámetro con las siguientes funciones condicionales

$$f(\mathbf{p} | \beta, \mathbf{u}, \mathbf{c}, \sigma^2_{\mathbf{u}}, \sigma^2_{\mathbf{p}}, \sigma^2_{\mathbf{c}}, \sigma^2_{\mathbf{e}}, \mathbf{y}).$$

$$f(\mathbf{c} | \beta, \mathbf{u}, \mathbf{p}, \sigma^2_{\mathbf{u}}, \sigma^2_{\mathbf{p}}, \sigma^2_{\mathbf{c}}, \sigma^2_{\mathbf{e}}, \mathbf{y}).$$

$$f(\sigma^2_{\mathbf{u}} | \beta, \mathbf{u}, \mathbf{p}, \mathbf{c}, \sigma^2_{\mathbf{p}}, \sigma^2_{\mathbf{c}}, \sigma^2_{\mathbf{e}}, \mathbf{y}).$$

$$f(\sigma^2_{\mathbf{p}} | \beta, \mathbf{u}, \mathbf{p}, \mathbf{c}, \sigma^2_{\mathbf{u}}, \sigma^2_{\mathbf{c}}, \sigma^2_{\mathbf{e}}, \mathbf{y}).$$

$$f(\sigma^2_{\mathbf{c}} | \beta, \mathbf{u}, \mathbf{p}, \mathbf{c}, \sigma^2_{\mathbf{u}}, \sigma^2_{\mathbf{p}}, \sigma^2_{\mathbf{e}}, \mathbf{y}).$$

$$f(\sigma^2_{\mathbf{e}} | \beta, \mathbf{u}, \mathbf{p}, \mathbf{c}, \sigma^2_{\mathbf{u}}, \sigma^2_{\mathbf{p}}, \sigma^2_{\mathbf{c}}, \mathbf{y}).$$

Una vez se obtiene los valores muestreados de β , \mathbf{u} , \mathbf{p} , \mathbf{c} , $\sigma^2_{\mathbf{u}}$, $\sigma^2_{\mathbf{p}}$, $\sigma^2_{\mathbf{c}}$, $\sigma^2_{\mathbf{e}}$, se considera que ha ocurrido *una iteración* ($l = 1$) y el proceso de muestreo reinicia sistemáticamente al primer paso descrito anteriormente. Debido a que las primeras iteraciones generan números aleatorios sin información, estos deben ser descartados de las estimaciones, este procedimiento se denomina *burn - in* o calentamiento. En consecuencia, a mayor cantidad de iteraciones, mejores estimaciones de los parámetros.

Para determinar el número adecuado de iteraciones y obtener la Distribución Posterior Conjunta de los parámetros, en primer lugar, se llevó a cabo el reconocimiento y aprendizaje del programa TM, con 10.000 l , donde se examinó el comportamiento de los modelos y las estimaciones, incurriendo en un tiempo de ejecución de 15 minutos por cada uno de los 56 modelos.

Posteriormente, se evaluaron las estimaciones y se incrementó el número de iteraciones entre 20.000 l y 80.000 l . En esta fase se probó la convergencia de la modelación, la calidad de los resultados y los parámetros estimados.

Tras el avance en aspectos de interpretación y dominio de la herramienta computacional, se ejecutó análisis con 100.000í y 500.000í. Cabe destacar que los autores del programa TM, mencionan que esta cantidad de iteraciones es suficiente para ejecutar incluso modelos genéticos más complejos. No obstante para esta investigación se contemplaron 1.000.000í que permitirán garantizar los resultados encontrados. El tiempo de ejecución por cada uno de los modelos fue de 55 minutos.

El análisis de las salidas del modelo bayesiano y la construcción de las Distribuciones Marginales Posteriores se realizaron en el paquete *Bayesian Output Analysis Program* - BOA (Programa de Análisis de Salidas Bayesianas) implementado en el programa estadístico R⁶¹. Aquí, las cadenas MCMC resultado del muestreo de Gibbs, se leyeron, procesaron, analizaron y se graficaron para cada parámetro.

5.3.3 Evaluación Genética mediante Inferencia Frecuentista. Como se mencionó previamente, el modelo empleado en las dos metodologías fue el mismo. No obstante se tuvo en cuenta que el valor esperado para PDES y P8:

$$E = \begin{bmatrix} y \\ u \\ p \\ c \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X\beta \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}; \text{ y Var} = \begin{bmatrix} u \\ p \\ c \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A \sigma^2 u & 0 & 0 & 0 \\ 0 & I \sigma^2 p & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I \sigma^2 c & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I \sigma^2 e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} G & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P & 0 & 0 \\ 0 & 0 & C & 0 \\ 0 & 0 & 0 & R \end{bmatrix}$$

Y las distribuciones asumidas para los efectos aleatorios fueron:

$$\begin{aligned} u &\sim MVN(0, A\sigma^2u), \\ p &\sim MVN(0, I\sigma^2p), \\ c &\sim MVN(0, I\sigma^2c), \\ e &\sim MVN(0, I\sigma^2e). \end{aligned}$$

En este modelo el sistema de ecuaciones MME tuvo la siguiente estructura:

$$\begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \\ \hat{p} \\ \hat{c} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'W & X'V \\ Z'X & Z'Z + A^{-1}\alpha1 & Z'W & Z'V \\ W'X & W'Z & W'W + I\alpha2 & W'V \\ V'X & V'Z & V'W & V'V + I\alpha3 \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ W'y \\ V'y \end{bmatrix}$$

$$\text{Dónde: } \alpha1 = \sigma^2_e / \sigma^2_a, \alpha2 = \sigma^2_e / \sigma^2_p \text{ y } \alpha3 = \sigma^2_e / \sigma^2_c$$

⁶¹ SMITH, B.J. BOA: An R Package for MCMC Output Convergence Assessment and Posterior Inference. Journal of Statistical Software. The University of Iowa. November 2007, Volume 21, Issue 11.

La evaluación bajo inferencia Frecuentista se llevó a cabo en el software WOMBAT⁶², un programa que usa la metodología REML para la estimación de los componentes de varianza y los parámetros genéticos. Los valores solución de los efectos fijos se obtuvieron del \hat{b} en el vector de soluciones de las MME.

5.3.4 Obtención y comparación de los valores genéticos. En el proceso bayesiano los valores de cría de cada animal con su respectiva desviación estándar se calcularon en TM, estos se encontraron en el archivo de soluciones producto de la ejecución del modelo⁶³. En el caso frecuentista las soluciones para cada animal se encontraron en el archivo RnSol_animal generado en WOMBAT⁶⁴.

Por la diferencia entre los procedimientos de IB e IF para el cálculo de los valores de cría, estos no se pueden comparar como si fuesen “variables relacionadas linealmente” asumiendo para ellas una distribución normal multivariada. Por consiguiente, para comparar los valores genéticos entre los procedimientos IB e IF se eligió como estrategia, el análisis de su ordenamiento o posición en el ranking, y así determinarlos como variables medidas a través de una escala ordinal como lo propone Camacho⁶⁵. Esta comparación se realizó mediante la prueba de Correlación de Spearman en el paquete estadístico R.

⁶² MEYER, K. WOMBAT- A tool for mixed model analyses in quantitative genetics by restricted maximum likelihood (REML). Journal of Zhejiang University SCIENCE B ISSN 1673-1581 (Print); ISSN 1862-1783 (Online). 2007. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2064953/>.

⁶³ LEGARRA, A., VARONA, L. y LOPEZ de MATURANA, E. Op. Cit. TM - Threshold Model - manual. p. 21.

⁶⁴ MEYER, K. Manual of WOMBAT. A program for Mixed Model Analyses by Restricted Maximum Likelihood (REML). Animal Genetics and Breeding. University of New England Armidale, Australia. 2010.

⁶⁵ CAMACHO S, J. Asociación entre variables. Correlación no paramétrica. Programa de Maestría en Epidemiología, Posgrado en Ciencias Veterinarias, UNA. 2008. Disponible en: <http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script>.

6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En esta sección se presentan los resultados obtenidos del análisis de datos desde los puntos de vista de la inferencia bayesiana e inferencia frecuentista. Dado que el objetivo de este trabajo fue analizar la aplicabilidad de metodologías bayesianas en la estimación de parámetros y valores genéticos en cuyes, los resultados serán discutidos mediante la comparación con las estimaciones frecuentistas de parámetros genéticos que generalmente se han realizado. De acuerdo con la revisión de literatura, por primera vez se reporta el uso de métodos de inferencia bayesiana para la evaluación genética en cuyes, tanto en el departamento, así como a nivel nacional y mundial.

6.1 ANÁLISIS Y ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA DE LAS VARIABLES PRODUCTIVAS

El análisis descriptivo de las variables PDES y P8 permitió cuantificar el comportamiento, la tendencia y la variación de los datos previo a las evaluaciones genéticas. En la Tabla 1, se presentan los estadísticos de tendencia central de las variables analizadas. De estos resultados se puede destacar que el 50% de los cuyes superó los 276 g al destete y los 623.5 g a las ocho semanas, con esto es posible esperar que se encuentre un potencial genético en los animales presentes en la granja experimental Botana.

La media encontrada de PDES se acerca a la presentada por Burgos *et al.*,⁶⁶ para cuyes hembra (313.66 g). Pero en este caso el promedio fue mayor debido a que el valor es propio de animales cuyo TCN fue de 3 crías y el número de parto fue el tercero, condiciones que favorecen la ganancia de peso.

Tabla 1. Medidas estadísticas de tendencia central del PDES y P8.

Variable	Mínimo	Cuartil 1		Media	Cuartil 3	
		25%	Mediana		75%	Máximo
PDES	126	235.5	276	281.1	325	522
P8	350	559	623.5	637.8	812.2	1124

Por su parte, el promedio de P8 observado en éste estudio concuerda con el reportado por David y Escobar⁶⁷, para una población de cuyes de la misma granja.

⁶⁶ BURGOS PAZ, W. et al. Op Cit. Efecto del tamaño de camada y número de parto en el crecimiento de cuyes (*Cavia porcellus* Rodentia: caviidae).

⁶⁷ DAVID E, D. Y ESCOBAR Z, P. Evaluación del desempeño productivo y reproductivo de una raza sintética en *Cavia porcellus* formada a partir de cuyes nativos y peruanos en el departamento de Nariño. Tesis de pregrado Universidad de Nariño. 2014.

No obstante, las citadas autoras encontraron una media superior para animales peruanos mejorados (770.1 g) y que puede ser influenciado por las características propias de la población empleada para la formación de la raza sintética, la cual se constituyó por animales seleccionados por altos pesos.

En la Tabla 2, se consignan los estadísticos de dispersión para las dos variables analizadas, los cuales reflejan la variabilidad fenotípica en los datos de peso obtenidos de la población de cuyes en la granja Botana.

Tabla 2. Medidas estadísticas de dispersión del PDES y P8.

Variable	Media	sd	Varianza	C.V.
PDES	281.1	63.154	3988.49	22.46
P8	637.8	120.909	14619.13	18.96

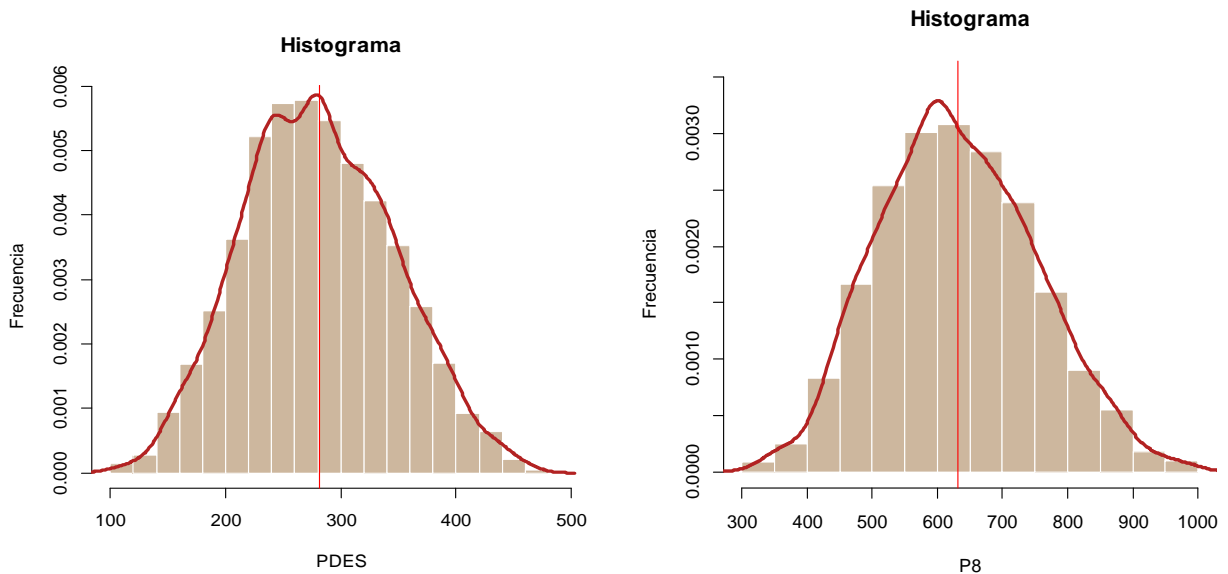
Los programas de mejoramiento de una población animal, se sustentan en la presencia de variabilidad para la característica de interés, de la cual se puede extraer el componente de varianza asociado a la genética de los individuos. Respecto al coeficiente de variación calculado en este trabajo para el PDES, el valor fue de 22.46% y para el P8 de 18.96%. Cifras que confirman la presencia de variabilidad fenotípica en los dos pesos evaluados, por tanto, es posible realizar pruebas de evaluación y selección genética a fin de incrementar de manera sostenida la productividad de las poblaciones. Éstas cantidades son similares a las expuestas por Camacho⁶⁸ de 23% y 17.3% para los dos rasgos respectivamente.

6.1.1 Prueba de normalidad del peso al destete y ocho semanas. Las teorías y metodologías propuestas para las evaluaciones genéticas del cuy en este trabajo de investigación, especialmente la de estadística Bayesiana, se basa en que los datos obtenidos de los caracteres evaluados, sigan una distribución normal. Bajo éste supuesto, se puede realizar adecuadamente los procesos de muestreo, estimación y predicción aunque, en estudios más avanzados, es posible asumir que la distribución de los datos no sea necesariamente normal.

En este sentido, se evaluó la tendencia de normalidad de las variables analizadas y como se observa en la figura 2, correspondiente al histograma y la densidad estimada para cada variable, las variables de peso a evaluar en cuyes siguieron una distribución normal. Numéricamente la condición de normalidad también se probó mediante la prueba de Shapiro – Wilk ($W_{PDES} = 0.886$ y $W_{P8} = 0.8185$, $P > 0.05$).

⁶⁸ CAMACHO F, C. Evaluación genética multirracial en cuyes *Cavia porcellus* en Nariño Colombia. Tesis de pregrado del programa de Zootecnia Universidad de Nariño. 2014.

Figura 2. Distribución de los datos para PDES (izquierda) y P8 (derecha) analizados en este estudio.



6.2 MODELACIÓN DEL PESO AL DESTETE Y PESO A LAS OCHO SEMANAS

Para la modelación de las variables productivas, el primer paso consistió en establecer los efectos fijos y aleatorios que describan mejor el comportamiento de los dos pesos evaluados. Este procedimiento se realizó con el programa TM y se inició con modelos sencillos con un efecto fijo como:

$$PDES, P8 = \text{sexo} + \text{animal}$$

Hasta llegar a modelos con efectos fijos y aleatorios por ejemplo:

$$PDES, P8 = \text{animal} + \text{madre} + \text{camada} + \text{sexo} + \text{nupar} + \text{gc}.$$

A medida que se incluían los efectos fijos y aleatorios, se lograba un mejor ajuste de las variables y se observó una disminución de los residuos, especialmente al incorporar el efecto de camada. De igual manera, para llegar al modelo final, fue relevante la inclusión del efecto grupo contemporáneo y el efecto materno, pues estos contribuyeron a una mejor descripción de los caracteres, probablemente por su incidencia en las condiciones de ambiente. Con la modelación de los efectos, se seleccionaron modelos que estimaban los parámetros con el error estándar más bajo y los que se comportaban adecuadamente en el proceso de modelación computacional, a medida que se aumentaban las condiciones de iteración.

El modelo escogido para llevar a cabo la modelación final fue:

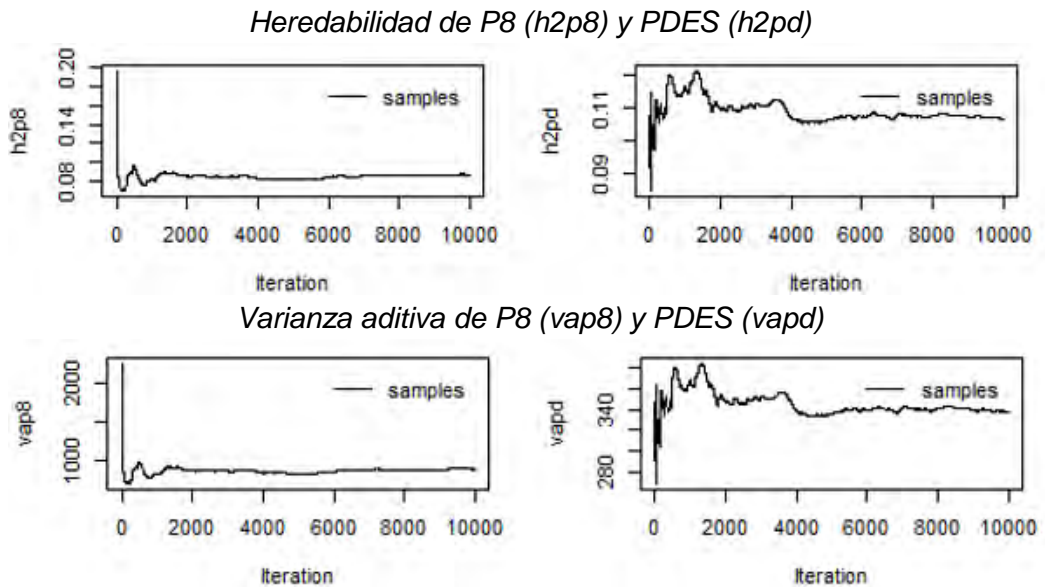
PDES, P8 = efectos fijos (sexo, nupar, gc, tcn) + efecto común de camada (camada) + efecto materno (madre) + efecto genético (animal)

6.3 EVALUACIÓN GENÉTICA MEDIANTE INFERENCIA BAYESIANA

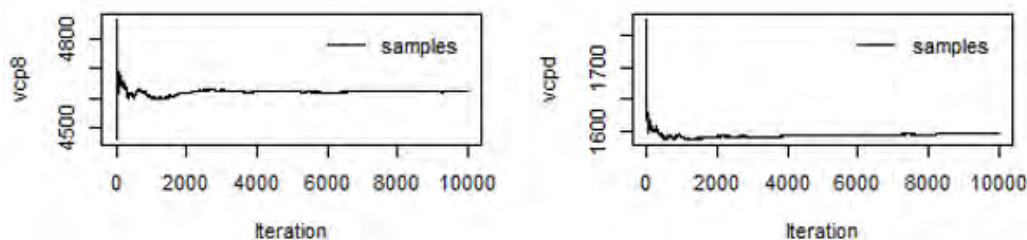
Una vez establecido el modelo a evaluar, se aplicó el muestreo de Gibbs, a través del lanzamiento de una cadena Markoviana de 1.000.000í y un periodo de *burn-in* de 200.000í, la Densidad Posterior Conjunta se obtuvo tras almacenar un dato estimado por parámetro en el proceso de muestreo cada 100í. De este modo, se contó con 8000 valores muestreados para cada parámetro estimado en el modelo.

Con las salidas del Gibbs Sampling, se analizó gráfica y matemáticamente la convergencia del modelo, encontrándose que el procedimiento realizado fue correcto tal y como se puede apreciar en la Figura 3. Las muestras obtenidas de cada parámetro fueron altamente similares, aunque a partir de la iteración 2000 la variación de los parámetros estimados disminuyó, por lo que los primeros 2000 datos fueron descartados de acuerdo con el periodo de burn-in.

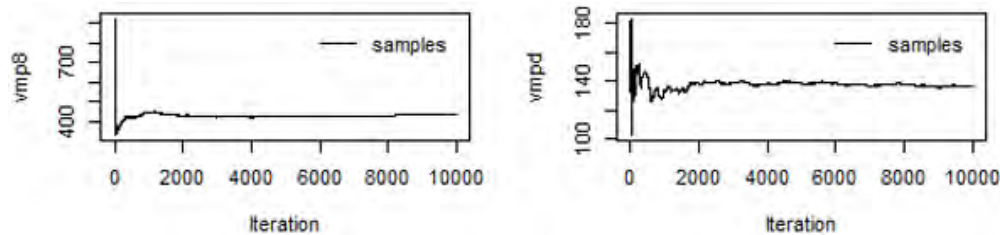
Figura 3. Gráficas de la convergencia de cada parámetro.



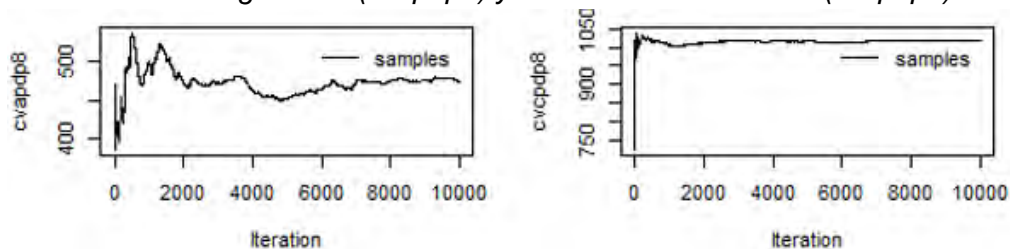
Varianza de camada de P8 ($vcp8$) y PDES ($vcpd$)



Varianza efecto materno de P8 ($vmp8$) y PDES ($vmpd$)



Correlación genética ($cvapdp8$) y correlación de camada ($cvcdp8$)



Las autocorrelaciones (AC) permitieron estimar que las muestras de cada parámetro, son diferentes a medida que se alejan en orden de iteración. En el caso de la heredabilidad, cuando se comparó una muestra con la siguiente la correlación fue 0.92, cuando se comparó con las muestras alejadas 5 iteraciones la correlación fue 0.75, para la décima iteración de distancia fue 0.61 y con la iteración 50 fue de 0.17. En consecuencia, a medida que se avanzaba y se separaban las muestras, las estimaciones de una sección fueron independientes de las anteriores, validando el supuesto de aleatoriedad del proceso markoviano. Las AC de los demás parámetros se encuentran en la tabla del Anexo C y en el Anexo D se presentan las gráficas correspondientes de las AC de cada parámetro; mientras que el resumen estadístico de los parámetros se presenta en el Anexo E.

6.3.1 Componentes de varianza y parámetros genéticos. La estimación de los componentes de varianza fue la primera fase para conseguir los parámetros genéticos. En la inferencia bayesiana (IB), con estos valores obtenidos de las cadenas markovianas fue posible estimar los datos de su media y desviación estándar a partir de las distribuciones posteriores.

En la Tabla 3, se muestra los promedios posteriores y la desviación estándar posterior de las varianzas del efecto genético aditivo, ambiente materno, ambiente común de camada y el residual en las variables PDES y P8.

Tabla 3. Medias posteriores (*MP*) y desvíos estándar posteriores (*DEP*) de las varianzas aditiva (σ^2_u), de camada (σ^2_c), materno (σ^2_p) y residual (σ^2_e).

Característica	Varianzas	<i>MP</i>	<i>DEP</i>
PDES	σ^2_u	389.422451	201.0054
	σ^2_c	1361.52183	124.1134
	σ^2_p	169.687204	101.8206
	σ^2_e	1111.42013	109.7870
P8	σ^2_u	909.232791	465.3915
	σ^2_c	5224.23439	491.7073
	σ^2_p	399.504008	242.2589
	σ^2_e	4133.38482	306.3742

Los componentes de varianza obtenidos de la IB fueron semejantes a los encontrados por Camacho⁶⁹, estudio que se efectuó también con animales de la granja Botana. Cabe señalar que en el trabajo referido se modelaron los mismos efectos fijos y aleatorios pero con un modelo multirracial y en una población de diferentes proporciones raciales.

Sin embargo, la utilización de IB permitió encontrar nuevos resultados para la evaluación genética de cuyes. El más importante, fue que la descomposición de la varianza fenotípica de las variables analizadas en los componentes de varianza σ^2_u , σ^2_p , σ^2_c y σ^2_e , demostró la existencia de variabilidad en torno a cada uno de estos componentes y permitió apreciar de forma natural su incertidumbre. Así mismo, cada distribución sirvió para el reconocimiento de los intervalos de probabilidad de máxima densidad, los cuales representan la probabilidad de que la incógnita tome cualquier valor dentro de los límites marcados por el intervalo.

Así como en el trabajo de Solarte *et al.*,⁷⁰ y Camacho⁷¹, se encontró que una alta proporción de la varianza fenotípica, se explica por el componente de varianza materno y de camada. Desde el punto de vista de la IB, los efectos materno y de camada son también importantes en la evaluación genética de cuyes, ya que juntos representan casi el 50% de la información fenotípica que se puede extraer de la base de datos. Pero a diferencia de la IF, por vía bayesiana usando los valores de la media posterior y el desvío estándar posterior de la Tabla 3, se puede calcular el CV de la varianza materna y de camada. En tal sentido, la camada es un efecto al parecer controlado por el modelo (CV σ^2_c = 9.11% para PDES, CV σ^2_c = 9.41% para

⁶⁹ CAMACHO F, C. Op Cit.

⁷⁰ SOLARTE P., C. *et al.* Op. Cit. Multitrait animal model for the estimation of genetic parameters of *Cavia porcellus* in Colombia.

⁷¹ CAMACHO F, C. Op Cit.

P8), y que el componente σ^2_c captura apropiadamente la información. Sin embargo el CV de la varianza materna de las dos variables es alto (60.007% para PDES y 60.63% para P8) lo que indicó que aún se puede considerar otros niveles de ajuste o manejo, como la utilización de jaulas por madre, ya que no se descarta el evento de que una hembra amamante las crías de otra.

En la Tabla 4, se muestra la media y la desviación estándar posterior de los parámetros genéticos heredabilidad (h^2), así como también la proporción de varianza explicada por los efecto común de camada (c^2), efecto materno (m^2) y el ambiente residual (e^2), tomados de las DMP del PDES y P8.

Tabla 4. Medias posteriores (MP) y desvíos estándar posteriores (DEP) de h^2 , c^2 , m^2 y e^2 .

Característica	Parámetro	MP	DEP
PDES	h^2	0.1272	0.0623
	c^2	0.4491	0.0343
	m^2	0.0557	0.0326
	e^2	0.3680	0.0449
P8	h^2	0.0846	0.0416
	c^2	0.4894	0.0327
	m^2	0.0373	0.0220
	e^2	0.3888	0.0369

Las heredabilidades de los rasgos de éste estudio, fueron más bajas que las encontradas por Solarte *et al.*,⁷² cuyos valores fueron 0.13 ± 0.05 para PDES y 0.34 ± 0.04 para P8. En cuanto a la efecto de camada, el valor encontrado de c^2 para PDES fue similar al estimado por el anterior autor de 0.53 ± 0.03 y para el caso de P8 el valor fue análogo pero muy superior al estimado por Camacho⁷³ que fue 0.33 ± 0.044 .

Así como se comentó en la discusión de los componentes de varianza, los valores de los parámetros bayesianos, en contraste con los frecuentistas de anteriores trabajos, demuestran similitud entre sí. Es importante resaltar que las estimas bayesianas, tuvieron mayor ventaja por ofrecer una información más amplia, esto debido a la cuantificación de la incertidumbre de todos los efectos. Adicionalmente se contó con la distribución de densidad posterior y los límites del intervalo al 95% de probabilidad para cada parámetro, brindando un mejor grado y calidad de indicadores estadísticos para el proceso de inferencia.

⁷² SOLARTE P., C. *et al.* Op Cit. El cuy genético.

⁷³ CAMACHO F, C. Op Cit.

En este trabajo se encontró una correlación genética aditiva entre PDES y P8 de 0.42469 ± 0.02 (Tabla 5), similar a la obtenida por Solarte *et al.*,⁷⁴ mediante IF que fue de 0.40 ± 0.07 . Éste valor indicó que existe un grado medio de asociación entre el efecto de los genes aditivos que actúan sobre las variables analizadas. Para el caso de la correlación residual el valor fue 0.46304 ± 0.04 , en concordancia con el encontrado por el mismo autor y colaboradores que corresponde al 0.40 ± 0.03 .

Tabla 5. Correlaciones (*Cor*) y sus desvíos estándar (*sd - Cor*) entre los parámetros genéticos de las variables.

Parámetro	<i>Cor</i>	<i>sd - Cor</i>	
h^2	0.42469	0.02	<i>Cor - Aditiva</i>
c^2	0.35298	0.06	<i>Cor - Camada</i>
m^2	0.33893	0.05	<i>Cor - Materna</i>
e^2	0.46304	0.04	<i>Cor - Residual</i>

6.3.2 Análisis de las distribuciones marginales posteriores (DMP) de los parámetros genéticos. En esta sección se presentan las DMP, estimadas para los componentes de varianza genética aditiva y las heredabilidades de las variables analizadas. La posibilidad de obtener muestras a partir de métodos iterativos en la inferencia bayesiana, permitió describir la función de densidad y construir la curva de la distribución de los parámetros con sus respectivos límites superior e inferior, que comprenden el 95% de probabilidad de la distribución posterior.

Al comparar las gráficas de la densidad marginal posterior de las varianzas genéticas aditivas (derecha) con las de la heredabilidad (izquierda) en las figuras 4 y 5, tanto para el peso al destete como para el peso a las ocho semanas, se observó su correspondencia, pues la h^2 se estima a partir de la σ^2_u .

Sin embargo, las pequeñas diferencias en las gráficas permiten determinar que existe una variación dentro de las estimaciones realizadas y por tanto, los valores de los parámetros cuentan con un error o incertidumbre inherente a su estimación. Este hecho demuestra que a pesar de contar con una única base de datos, el error propio del muestreo permite identificar la fluctuación de la heredabilidad y cuantificar la probabilidad con la que este mismo parámetro (h^2) se pueda emplear en la evaluación y selección de los individuos. En tal sentido, se observó que con un 95% de credibilidad, la h^2 para PDES se localiza entre 0.0225 y 0.1938, mientras que para P8 se encuentra entre 0.0197 y 0.169. Más adelante se realizará la comparación en su interpretación respecto a la h^2 estimada por el método de IF.

⁷⁴ SOLARTE P., C. *et al.* Op. Cit. Multitrait animal model for the estimation of genetic parameters of *Cavia porcellus* in Colombia.

Figura 4. Contraste de la h^2 del PDES con su σ^2_u .

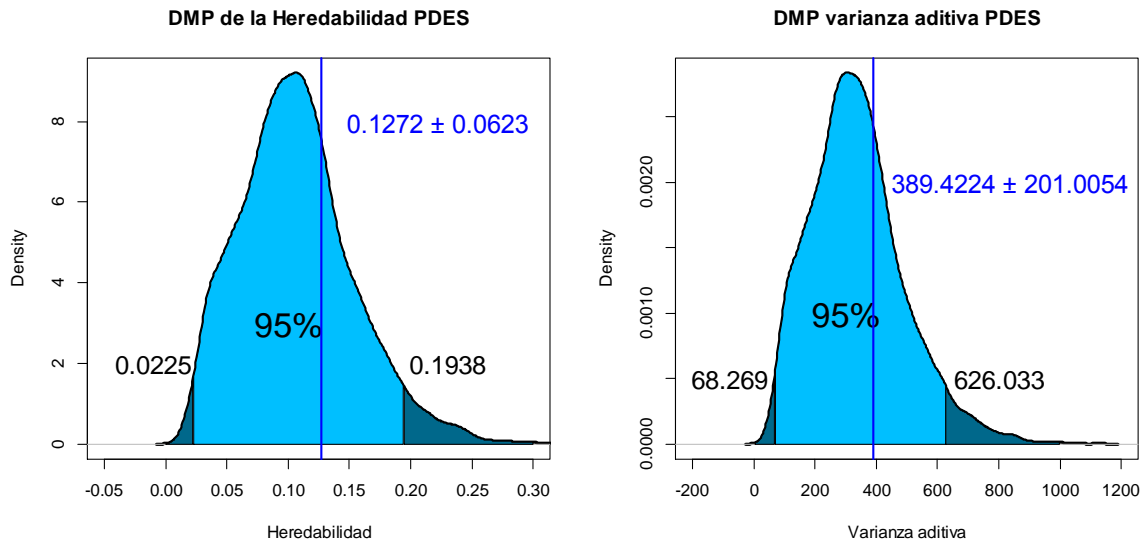
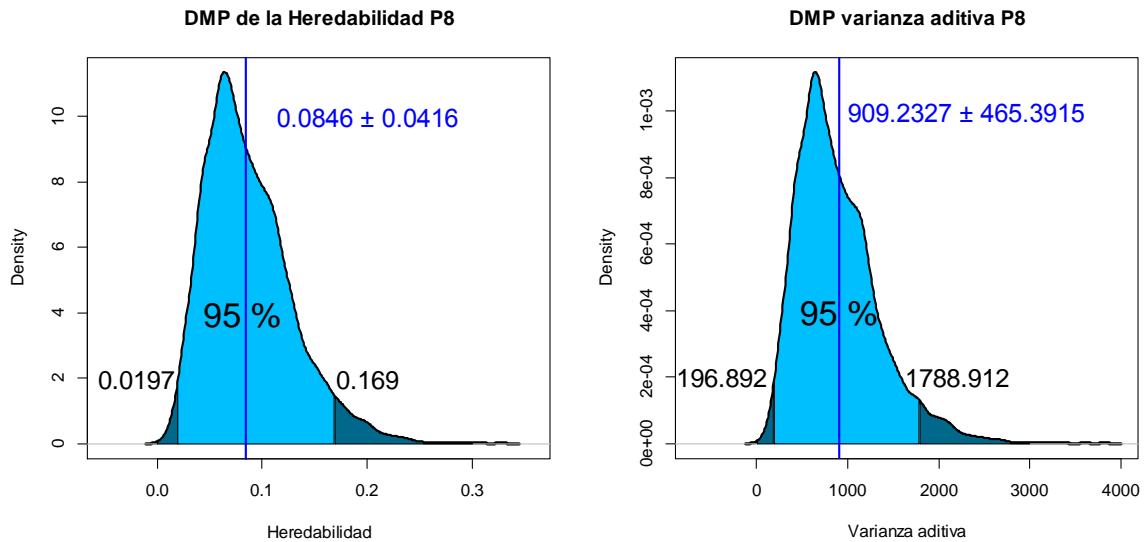


Figura 5. Contraste de la h^2 del P8 con su σ^2_u .



Las distribuciones marginales posteriores de los parámetros restantes, se encuentran en el Anexo F, con ellas es posible corroborar la complementariedad de unas con otras y que agrupadas pueden estructurar la distribución conjunta de la varianza fenotípica total. Así mismo en el Anexo G se expone la tabla de los límites superior e inferior del 95% de probabilidad de las incógnitas.

6.4 EVALUACIÓN GENÉTICA MEDIANTE INFERENCIA FRECUENTISTA

Para comparar los resultados obtenidos con la metodología bayesiana, se analizó la misma base de datos en iguales condiciones de modelación mediante métodos de inferencia frecuentista (IF), los cuales efectúan procesos que buscan la

verosimilitud de los parámetros de una muestra, para inferir en toda la población. En consecuencia, la dinámica y estructura de los valores presentados a continuación, difieren de los resultados bayesianos por la perspectiva de los procesos matemáticos y estadísticos de cálculo, a pesar de que en ambas metodologías se cuantificó la influencia de los mismos efectos.

6.4.1 Componentes de varianza y parámetros genéticos. En la Tabla 6, se presentan los valores estimados para cada componente de varianza por vía de IF. Si se comparan los estimados de los componentes de varianza para PDES con los obtenidos mediante IB (Tabla 3), los dos métodos estimaron varianzas similares. Esto no ocurrió en el caso de P8, donde las varianzas obtenidas por REML son mayores, lo que conllevó a estimar valores más altos de h^2 . Para las demás varianzas, también se encontraron diferencias entre los dos métodos (IB e IF).

Tabla 6. Estimaciones de la varianza aditiva (σ^2_u), de camada (σ^2_c), materna (σ^2_p), residual (σ^2_e) y fenotípica (σ^2_f) del PDES y P8 por metodología REML.

Variable	σ^2_u	σ^2_c	σ^2_p	σ^2_e	σ^2_f
PDES	331.17	1502.33	142.35	1059.08	3034.93
P8	14096.96	27953.58	3866.25	31118.43	77035.22

En este punto se puede resaltar que la σ^2_c , σ^2_p , σ^2_e y la σ^2_f , se aproximan a las encontradas por Camacho⁷⁵, así como en el caso de los parámetros, esto debido a la aplicación de las mismas metodologías de inferencia frecuentista.

Respecto a los parámetros estimados (Tabla 7), en primer lugar, se puede apreciar que los valores son del mismo orden comparados con los de IB (Tabla 4). Además, los errores de muestreo calculados por WOMBAT, son similares a las desviaciones estándar posteriores de TM de cada solución.

Tabla 7. Parámetros genéticos del PDES, P8 y su respectivo error de muestreo.

Variable	h^2	c^2	m^2	e^2
PDES	0.1091 ± 0.027	0.495 ± 0.044	0.046 ± 0.032	0.348 ± 0.046
P8	0.182 ± 0.045	0.362 ± 0.027	0.05 ± 0.020	0.404 ± 0.038

También se observó que la h^2 del PDES, resultó menor que la obtenida por IB con un valor de 0.1091 ± 0.027. Aunque no es posible identificar si el muestreo bayesiano estimó mejor este valor que el proceso convencional, se identificó que existe una variación inherente a los datos, que podrían repercutir en las estimaciones de los parámetros y que debe ser considerada en las evaluaciones

⁷⁵ CAMACHO F, C. Op Cit. p. 49

genéticas de la especie. La heredabilidad obtenida por IF en éste estudio fue menor que la calculada por Solarte *et al.*,⁷⁶ de 0.13 ± 0.05 .

La h^2 del P8, superó ampliamente a la estimada mediante proceso bayesiano con un valor de 0.182 ± 0.045 , probablemente influenciada por los demás componentes de varianza estimados y el efecto de aditividad estadística. De todas maneras, se requiere de simulación para determinar si las diferencias se deben a los métodos iterativos de estimación por REML. Respecto a los estimativos de c^2 , m^2 y e^2 , en contraste con los valores de IB, no existió gran variación, pero los valores como tal son equivalentes con los reportados por Camacho⁷⁷ porque en su trabajo también se utilizó el modelo animal BLUP desarrollado mediante REML.

6.5 ANÁLISIS DE LOS EFECTOS FIJOS EN LA MODELACIÓN.

La evaluación de los efectos fijos contribuyó en el ajuste del PDES y P8 en las dos vías de inferencia. Tanto en el caso bayesiano como en el frecuentista, estos efectos se comportaron de igual manera y las conclusiones que se pueden obtener son similares. En cuanto al sexo, los machos presentaron mayor peso en los dos caracteres, resultado que también se encontró en el trabajo de David y Escobar⁷⁸. En cuanto al efecto de número de parto, los animales de mejor rendimiento fueron aquellos nacidos entre los primeros órdenes, especialmente en el tercero; y en lo referente al tamaño de camada al nacimiento, los cuyes nacidos en partos con menor tamaño de camada fueron los de mayor peso. Estas observaciones ya han sido realizadas y discutidas ampliamente en el trabajo de Burgos *et al.*,⁷⁹ así como en el de David y Escobar⁸⁰.

Respecto al análisis de los diferentes grupos contemporáneos, su inclusión permitió hacer un ajuste de las variables, observándose que el efecto año época es importante, especialmente cuando se mide con una agrupación trimestral por año para determinar las temporadas favorables. Es importante resaltar que en cada época y en cada año, hay condiciones climáticas y ambientales que inciden en la expresión de las características de interés y que pueden ser determinantes en todos los aspectos relacionados con el ciclo productivo.

⁷⁶ SOLARTE P., C. *et al.* Op. Cit. Multitrait animal model for the estimation of genetic parameters of *Cavia porcellus* in Colombia.

⁷⁷ CAMACHO *et al.* Op Cit. Evaluación genética multirracial en cuyes *Cavia porcellus* en Nariño Colombia.

⁷⁸ DAVID E, D. Y ESCOBAR Z, P. Op Cit.

⁷⁹ BURGOS PAZ, W. *et al.* Op Cit. Efecto del tamaño de camada y número de parto en el crecimiento de cuyes (*Cavia porcellus* Rodentia: caviidae).

⁸⁰ DAVID E, D. Y ESCOBAR Z, P. Op Cit.

6.6 COMPARACIÓN DE LOS VALORES GENÉTICOS OBTENIDOS POR LOS PROCEDIMIENTOS BAYESIANO Y FRECUENTISTA.

La predicción de los valores genéticos (VG's) podría definirse como la etapa final de una evaluación genética, pero la principal para iniciar la selección de los futuros reproductores de una población productiva de animales.

Por la elevada cantidad de individuos evaluados, no se indican todos los valores de cría, por tal motivo, en el Anexo K se presentan los VG's de los mejores cincuenta (50) animales obtenidos por la IB e IF. Es así como las cifras se agruparon para su presentación y a continuación se muestra la estadística descriptiva (Tabla 8 y 9) de los resultados de la predicción.

Tabla 8. Valores genéticos del peso vivo (g) individual al destete.

Medida	VG's PDES	
	I. Bayesiana	I. Frecuentista
Máximo	+30.878	+23.329
Cuartil 3	+5.533	+6.931
Promedio	+3.024	+5.1
Mediana	+2.128	+2.050
Cuartil 1	-7.525	-4.483
Mínimo	-33.663	-25.565

Tabla 9. Valores genéticos del peso vivo (g) individual a las 8 semanas.

Medida	VG's P8	
	I. Bayesiana	I. Frecuentista
Máximo	+49.4151	+39.295
Cuartil 3	+9.5205	+6.950
Promedio	+7.5749	+3.199
Mediana	+4.8351	+2.106
Cuartil 1	-7.5948	-4.430
Mínimo	-50.0738	-25.565

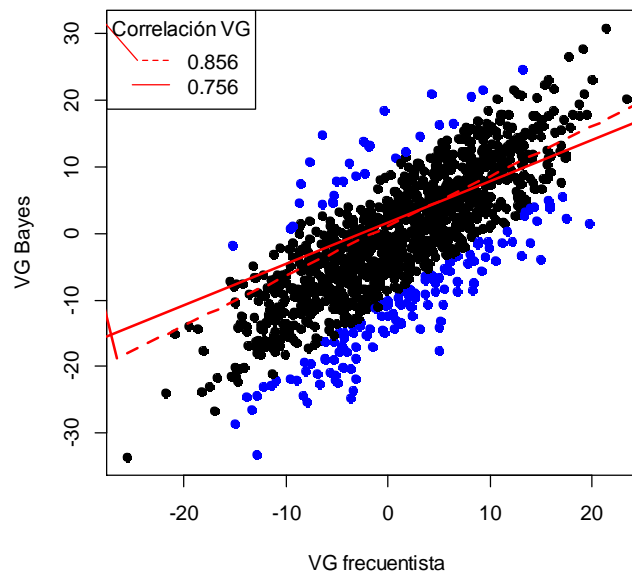
Analizando la estadística descriptiva de los VG's obtenidos por la inferencia bayesiana y frecuentista, se encontró una alta similitud entre los resultados, así mismo los valores de ambos métodos de inferencia, cumplieron el supuesto de normalidad. Los VG's de IB fueron más grandes que los estimados por IF, dado que el modelo bayesiano considera que todos los efectos son aleatorios, es decir que los VG's además de considerar una solución similar a los mínimos cuadrados, contempla la varianza de cada efecto.

Uno de los objetivos de este estudio fue comparar el ranking de los valores genéticos, para determinar la correlación entre los resultados del modelo bayesiano con los del modelo frecuentista. En primera instancia, por el método de Pearson se encontró una correlación de 0.77 entre los valores del peso al destete y de 0.70 entre los valores del peso a las 8 semanas.

Una aproximación para comparar los valores genéticos obtenidos en ambas metodologías, fue la comparación de los valores como variables ordinales o reorganizadas, en esta ocasión el método de correlación de Spearman⁸¹, donde se encontró un valor de 0.756 entre los VG's de la variable PDES y de 0.721 entre los valores reproductivos de la variable P8. Lo anterior mostró que la relación entre en los valores genéticos estimados por las vías de IB e IF fue de moderada a alta.

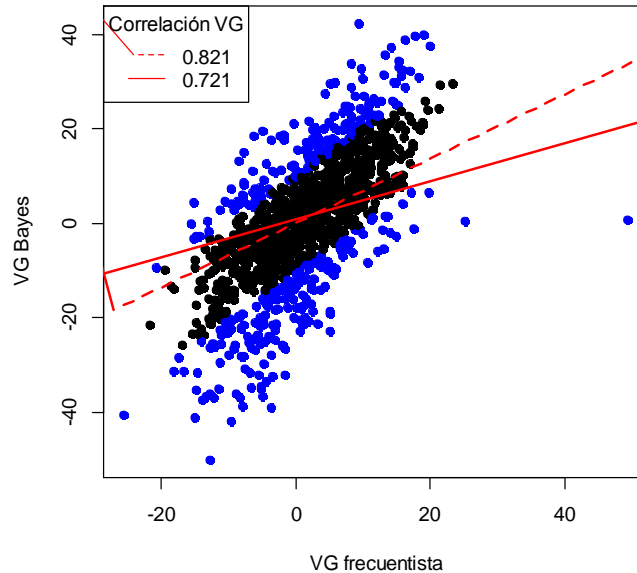
En las figuras 6 y 7, se presentan las gráficas de la correlación por el método de Spearman, donde se observa la agrupación de las cifras por su correlación. Si se obvian los valores extremos de la dispersión (puntos resaltados en color azul) se aprecia que la correlación de las cifras aumenta de 0.756 a 0.856 para el caso PDES y de 0.721 a 0.821 para el caso P8, es decir, que la influencia de los valores altos corresponde a la tendencia de los datos y por tanto no se encuentran valores que sean diametralmente opuestos en los dos métodos aplicados.

Figura 6. Correlación de Spearman de los VG's de PDES obtenidos por IB e IF. La línea punteada marca la regresión.



⁸¹ GONZALEZ, F. Regresión y correlación. Métodos estadísticos aplicados a las auditorías sociopolíticas. [citado en 2014-12-28]. p. 3. Disponible en: <http://www2.uca.es/serv/fag/fct/downloads/tema2.pdf>.

Figura 7. Correlación de Spearman de los VG's de P8 obtenidos por IB e IF. La línea punteada marca la regresión.



6.7 COMPARACIÓN DE LAS METODOLOGÍAS DE INFERENCIA BAYESIANA Y FRECUENTISTA.

En el mejoramiento genético de las especies, las metodologías de análisis evolucionan con el tiempo en aspectos teórico-prácticos para acelerar e incrementar la precisión de la selección de reproductores. Por lo anterior, se resalta que el presente trabajo tuvo como prioridad comparar los procesos estadísticos de IB e IF, para indagar si la evaluación genética con métodos bayesianos funciona en la evaluación del *Cavia porcellus*.

Desde el punto de vista de la inferencia y la precisión la escuela Bayesiana contempla una perspectiva diferente a la escuela Frecuentista. Una breve demostración de esto, se presenta en los siguientes numerales propuestos por Blasco⁸² :

- a) La *perspectiva Frecuentista* “considera que el valor del parámetro que se quiere estimar (como es el caso de h^2) es una cantidad fija determinada y su inferencia se basa en observar cómo se distribuirán hipotéticas estimas del parámetro de interés si la experiencia se repitiera infinitas veces. Por ejemplo con una h^2 de 0.20 ± 0.05 , no se está indicando que la probabilidad de que la h^2 se encuentre entre 0.15 y 0.25 es del 95%, sino que si se repitiera el experimento infinitas veces aparecerían infinitos intervalos de

⁸² BLASCO, A. Op. Cit. The Bayesian controversy in animal breeding. Journal of animal p. 9 y p.19.

confianza (de los que el intervalo [0.15, 0.25] es un ejemplo) que consideraría al valor verdadero en un 95% de los casos”.

- b) En la *perspectiva Bayesiana*, “se obtendría primero la función de densidad de probabilidad $P(h^2|y)$ después del muestreo aleatorio de los posibles parámetros incluidos en el modelo según la necesidad. Una vez obtenida esa densidad es posible hacer inferencias de diferentes maneras: se puede averiguar entre que valores se encuentra la h^2 con una probabilidad del 90%, o que probabilidad tiene el que la heredabilidad este entre 0.15 y 0.17. Incluso en aspectos más prácticos simplemente se puede concluir por ejemplo, que el promedio de la distribución posterior marginal de la h^2 es de 0.34 ± 0.02 con un intervalo de probabilidad del 95% comprendido entre 0.033 y 0.423”.

La estadística de inferencia Bayesiana permite tener certeza de los valores de cada parámetro obtenido; es decir, con cuanta probabilidad se puede encontrar un valor de conveniencia del parámetro para la población, como es el caso de h^2 , c^2 , m^2 , e^2 . De hecho se pueden estimar las probabilidades para encontrar múltiples valores del mismo parámetro de interés mediante su DMP. A diferencia de los métodos convencionales donde solo se encuentra el valor del parámetro con su error de estimación.

Específicamente para el caso de h^2 , como uno de los criterios de selección en una característica, se puede analizar las ventajas de la inferencia bayesiana respecto al modelo animal usando BLUP-REML.

Para el PDES, la h^2 estimada usando IF fue de 0.1091 ± 0.027 , mientras que para IB la media de la distribución posterior marginal de h^2 fue de 0.1272 con valores extremos Mínimo = 0.01072 y un Máximo = 0.31581. La utilización de IB permitió avanzar en la interpretación del valor de h^2 y fue posible determinar que con un 95% de credibilidad, el valor del parámetro se encontró entre 0.0225 y 0.1938.

Respecto al P8, con el método frecuentista se estimó que la h^2 fue de 0.182 ± 0.045 y en el proceso bayesiano la media de la distribución posterior marginal de h^2 fue de 0.0846 con valores extremos Mínimo = 0.006114 y un Máximo = 0.32733, y con un 95% de credibilidad, la distribución posterior marginal de la heredabilidad estuvo comprendida entre 0.0197 y 0.1690.

En la IF, el índice de herencia h^2 de P8 fue 0.182 ± 0.045 , cifra que puede considerarse como la más verosímil pues, estadísticamente, se ubicó en el centro del intervalo de confianza con el supuesto de 5% de error muestral⁸³. Por el

⁸³ BLASCO, A. La significación es irrelevante y los P-valores engañosos. ¿Qué hacer? Departamento de Ciencia Animal. Universidad Politécnica de Valencia. 2011. *ITEA*, Vol. 107 (1), 48-58.

contrario la heredabilidad del mismo carácter en la IB osciló entre 0.0197 y 0.1690 y dentro de este intervalo el promedio posterior fue 0.0846 con un 95% de credibilidad, lo que implica que hubo una variación inherente a la estimación del parámetro que se la debe medir a través de la incertidumbre o de su probabilidad.

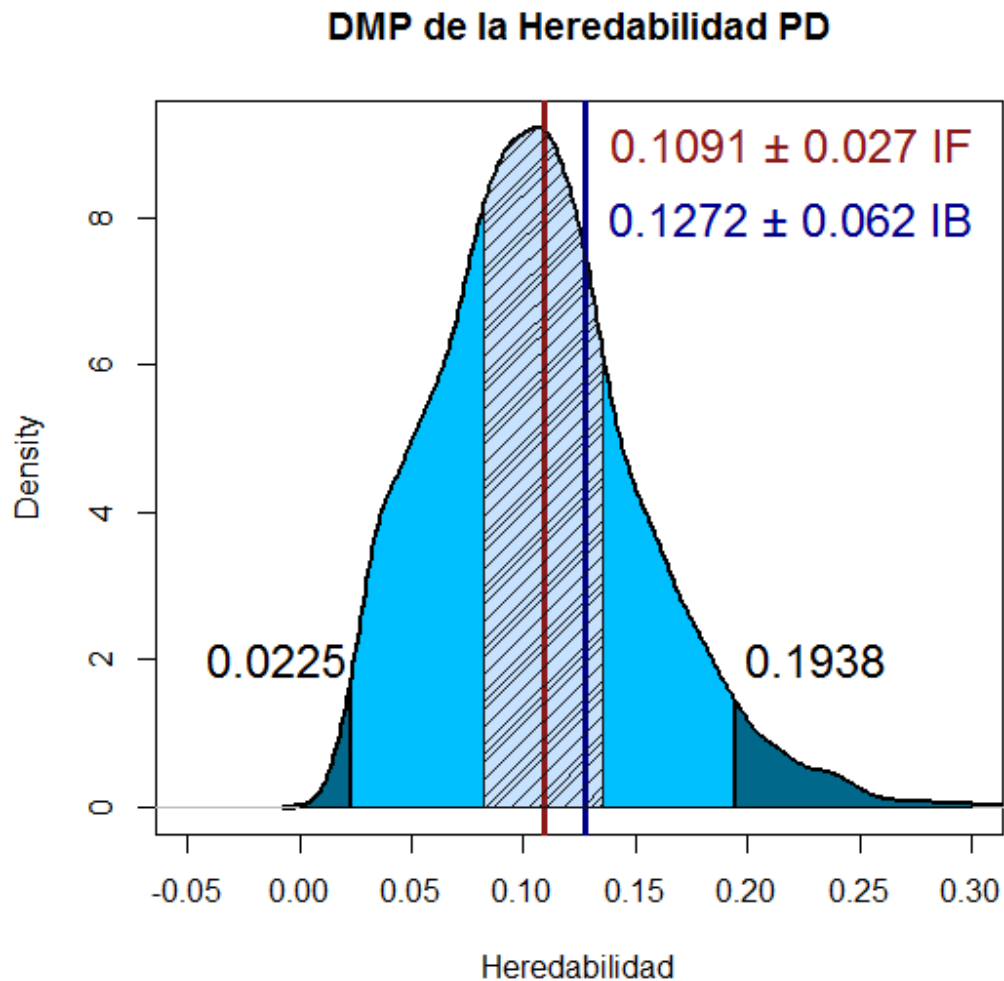
El valor obtenido con IF a través de BLUP-REML se ubicó dentro de la distribución posterior marginal encontrada con el método bayesiano. Esto supone, que no solo se puede usar únicamente dicho valor frecuentista, sino que depende mucho de la probabilidad que tienen otros valores del mismo parámetro de ser el verdadero. De aquí que se debe prestar cuidado a la información de la variabilidad del parámetro, que ofrece la IB en la distribución *A posteriori*.

La principal ventaja de usar métodos bayesianos, es que permite establecer un valor de probabilidad para los parámetros estimados acorde con el muestreo condicionado en los datos y en los demás parámetros del modelo; hecho que con la IF no es posible alcanzar, pues el valor máximo verosímil del parámetro evaluado, solo se obtiene si el mismo experimento se repitiera infinitas veces. Es decir, que con IB, es posible estimar un valor como el de la heredabilidad, con una probabilidad específica, y por tanto preguntar: ¿Cuál es la probabilidad de encontrar una heredabilidad de 0.25? o ¿qué tan probable es una heredabilidad de 0.17? Estos cálculos se obtienen de la conversión de la DMP del parámetro hacia valores Z.

Una ilustración gráfica de las diferencias entre la información y las estimaciones del proceso de Gibbs Sampling y el animal BLUB bajo la técnica REML, se encuentra en la Figura 8, donde se analizó la heredabilidad del peso al destete. Dicha ilustración se puede hacer para cualquiera de los parámetros, en este caso se utilizó la variable PDES por el estilo de curva que tomó su distribución marginal posterior, para aprovechar su buena expresión y amplitud, al mismo tiempo fue más didáctico realizar el contraste entre los valores de h^2 de ambas metodologías.

La Figura 8 muestra la superposición de la DMP y el valor del parámetro obtenido por IF, este último representado por la línea y la cifra de color rojo. Como se espera, la estimación por IF se ubicó en el centro de la distribución y cuenta con el intervalo de confianza 0.1091 ± 0.027 . El trazo de color azul corresponde a la h^2 calculada mediante el proceso Markoviano de Bayes y representa la media posterior del parámetro de la población con la respectiva área y límites del 95% de probabilidad.

Figura 8. Contraste de la información y estimaciones de la h^2 del PDES por IB e IF.



Con la observación de la gráfica, es claro que mientras en IF se estima la cifra de h^2 por máxima verosimilitud, solo se obtiene la zona rayada, en cambio en la estadística Bayesiana se cuenta con toda la distribución de la incógnita, dándole una ventaja significativa al método, por cuantificar la incertidumbre de todos los parámetros evaluados.

Uno de los aspectos destacados de la técnica bayesiana, es el alcance teórico práctico que tienen las cifras y su probabilidad (densidades posteriores) estimadas mediante el muestreo. Gracias a eso, tanto investigadores como productores pueden escoger la probabilidad del parámetro de interés, para lograr una mayor cobertura al momento de inferir sobre la población productiva o de estudio.

Con la obtención de las densidades posteriores de los parámetros, se cuenta con el **Intervalo de Credibilidad** de cada estimado; dependería ya del investigador como decide interactuar con dicho intervalo, según el parámetro que considere le sirva para tomar medidas apropiadas en la población y emprender hacia el mejoramiento de las variables de interés.

La funcionalidad y la practicidad de los métodos de estadística convencional han repercutido en la preferencia por parte de los investigadores y productores, para aplicar su doctrina en la mejora de las especies, incluida la del cuy en los últimos años. Sin embargo, en este trabajo se pudo demostrar que la estadística bayesiana puede jugar un papel preponderante en la selección de reproductores con mérito genético superior, pues además de estimar parámetros con apropiado sentido biológico, la estimación de los mismos a partir de un muestreo aleatorio, en el que se aplicó el principio de la incertidumbre en torno a los posibles valores del espacio muestral de cada incógnita modelada y de los datos fenotípicos⁸⁴, contribuyó a determinar la presencia de una alta variabilidad en la evaluación genética de cuyes.

Finalmente, cabe resaltar que en IB la probabilidad y el muestreo son la base fundamental en la búsqueda de los parámetros “verdaderos” y de esta manera tener la credibilidad y la certeza de las cifras estimadas, que permiten tomar las decisiones apropiadas para la selección y reproducción.

⁸⁴ GIANOLA, D. y FERNANDO, R. L. Op. Cit. Bayesian methods in animal breeding theory. Journal of Animal.

7. CONCLUSIONES

- Los procedimientos basados en la estadística bayesiana, fueron útiles en la evaluación genética de los cuyes y para su aplicación requirieron de la misma información usada en inferencia frecuentista.
- El uso de inferencia bayesiana, aportó nueva información sobre los componentes de varianza, parámetros genéticos y la solución de los efectos fijos en el cuy (*Cavia porcellus*), respecto a la metodología frecuentista del modelo animal BLUP; por tener en cuenta la incertidumbre asociada a todas las incógnitas del modelo.
- La principal ventaja de usar métodos bayesianos, es que permite establecer un valor de probabilidad para los parámetros estimados acorde con el muestreo condicionado en los datos y en los demás parámetros del modelo; hecho que con la IF no es posible alcanzar, pues el valor máximo verosímil de los parámetros, solo se obtiene si el mismo experimento se repitiera infinitas veces.
- Se tiene por primera vez, una medida de la incertidumbre de la variación en la estimación de los efectos más importantes en cuyes como son el efecto de camada y el efecto materno, donde se observó, por ejemplo, que hay que buscar estrategias para el manejo de las madres y así incrementar la precisión en las estimaciones.
- Las estimaciones de la heredabilidad por vía frecuentista BLUP-REML de ambas variables, coinciden o están dentro los valores de las distribuciones marginales posteriores estimadas por vía bayesiana. Pero la información bayesiana, muestra que hay una amplia variabilidad en la estimación de la varianza genética aditiva.
- En la evaluación bajo métodos bayesianos, se puede contar con la medición de la incertidumbre en torno a la heredabilidad, esto permite estimar con que probabilidad se puede obtener la heredabilidad manejada y por tanto, en un programa de mejoramiento es posible tener mayor precisión en el progreso genético de la población.
- Los efectos fijos empleados, aportaron información en ambos modelos de inferencia, donde se destaca que los individuos de número de tercer parto o aquellos nacidos en tamaños de camada pequeños, alcanzan un mejor peso.

- Los valores genéticos encontrados por vía bayesiana y frecuentista tuvieron una alta correlación ($r_{PDES} = 0.756$, $r_{Pg} = 0.721$), por lo cual el ranking de los individuos de acuerdo con su valor genético, no presentó grandes cambios entre los modelos. Sin embargo, el método bayesiano aquí evaluado, arroja valores genéticos considerando la incertidumbre inherente de los parámetros.
- Uno de los aspectos destacados de la técnica bayesiana, es el alcance teórico práctico que tienen las cifras y su probabilidad (densidades posteriores) estimadas mediante el muestreo. Gracias a eso, tanto investigadores como productores pueden escoger la probabilidad del parámetro de interés, para lograr una mayor cobertura al momento de inferir sobre la población productiva o de estudio.
- En inferencia bayesiana la probabilidad y el muestreo, son la base fundamental en la búsqueda de los parámetros “verdaderos” para tener la credibilidad y la certeza de las cifras estimadas, que permiten tomar las decisiones apropiadas para la selección y reproducción.

8. RECOMENDACIONES

- Aplicar métodos de inferencia Bayesiana para la evaluación genética en otras variables productivas del cuy (*Cavia porcellus*) como el peso al nacimiento, peso a las cuatro semanas, peso a las doce semanas y en variables reproductivas como el intervalo entre partos y el tamaño de camada al nacimiento.
- Para futuros trabajos, se recomienda evaluar otras distribuciones de probabilidad como Poisson, Weibull, Chi - cuadrado, entre otras; para modelar las varianzas de cada parámetro.
- Identificar aspectos de manejo como la jaula individual en las madres, para tener mayor control de los individuos y mejorar las estimaciones de los parámetros y finalmente incrementar la precisión en la evaluación genética.
- Se recomienda establecer y hacer uso de técnicas reproductivas en los cuyes, como por ejemplo, la inseminación artificial para concretar la fase de selección y reproducción en un programa de mejoramiento genético animal.

BIBLIOGRAFÍA

- ARGOTE, F.E., VILLADA, H.S. y ARGOTE, H.A. Investigación de mercado sobre el grado de aceptación de la carne de cuy (*cavia porcellus*) en presentaciones de ahumado, croquetas y apanado en la ciudad de pasto. Revista biotecnología en el sector agropecuario y agroindustrial. Universidad del Cauca. 2009 Vol.7 No.1. Disponible en: <http://www.unicauca.edu.co/biotecnologia>.
- AUSIN, C. Métodos de Cadenas de Markov Monte Carlo. Departamento de estadística. Universidad Carlos III de Madrid. 2012. Disponible en: <http://halweb.uc3m.es/Personal/personas/causin/esp/20122013/SMB/Tema8.pdf>.
- BLASCO, A. La significación es irrelevante y los P-valores engañosos. ¿Qué hacer? Departamento de Ciencia Animal. Universidad Politécnica de Valencia. 2011. *ITEA, Vol. 107 (1), 48-58*.
- BLASCO, A. The Bayesian controversy in animal breeding. Journal of Animal. Science. 2001. 79:2023-2046. p. 41. Disponible en: <http://www.journalofanimalscience.org/content/79/8/2023.full.pdf>.
- BLASCO, A., ARGENTE, M., SANTACREU, M., D. SORENSEN y BIDANEL, J. A. Bayesian analysis of response to selection for uterine capacity in rabbits Departamento de Ciencia Animal; Universidad Politécnica de Valencia, Valencia Spain. Journal of Animal Breeding and Genetics. 2001.
- BLASCO, A., PILES, M. y VARONA, L. A. Bayesian analysis of the effect of selection for growth rate on growth curves in rabbits. 2003. Genet. Sel. Evol. 35. INRA, EDP Sciences. DOI: 10.1051/gse: 2002034.
- BLASCO, A., SORENSEN, D. y BIDANEL, J. Bayesian Inference of Genetic Parameters and Selection Response for Litter Size Components in Pigs Universidad Politecnica de Valencia, Valencia 46071, Spain, National Institute of Agricultural Sciences, Research Centre Foulum, Tjele DK-8830, Denmark and Station de Génétique Quantitative et Appliquée, INRA. 1998 by the Genetics Society of America.
- BOX, G. y TIAO, C. Bayesian inference in statical analisys. Jhon Wiley and Sons. New York. A Wiley-Interscience Publicarion. 1992. ISBN 0-47 1-57428-7. p. 41. Disponible en: http://samples.sainsburysebooks.co.uk/sample_387493.pdf.
- BURGOS PAZ, W. SOLARTE P., C., CERON, M. Efecto del tamaño de camada y número de parto en el crecimiento de cuyes (*Cavia porcellus* Rodentia: caviidae). Revista Lasallista de Investigacion. 2010. Vol. 7 No. 2. Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=69519014007>.

- BURGOS PAZ, W., CERON, M. y SOLARTE PORTILLA, C. Genetic diversity and population structure of the Guinea pig (*Cavia porcellus*, Rodentia, Caviidae) in Colombia. 2011. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc>.
- CAMACHO F, C. Evaluación genética multirracial en cuyes *Cavia porcellus* en Nariño Colombia. Tesis de pregrado del programa de Zootecnia Universidad de Nariño. 2014.
- CAMACHO S, J. Asociación entre variables. Correlación no paramétrica. Programa de Maestría en Epidemiología, Posgrado en Ciencias Veterinarias, UNA. 2008. Disponible en: <http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script>.
- DAVID E, D. Y ESCOBAR Z, P. Evaluación del desempeño productivo y reproductivo de una raza sintética en *Cavia porcellus* formada a partir de cuyes nativos y peruanos en el departamento de Nariño. Tesis de pregrado Universidad de Nariño. 2014.
- ELZO, M., VERGARA, G., ÓSCAR, D., ARBOLEDA, E., HURTADO, L., HURTADO, A. y CERÓN, M. Modelación aplicada a las ciencias animales: II. Evaluaciones genéticas. Fondo Editorial BIOGÉNESIS, Universidad de Antioquia, 2012. Primera Edición. ISBN: 978-958-8748-58-0. p. 134.
- GELMAN, A., CARLIN, J., STERN, H. y RUBIN, D. Bayesian Data Análisis. Test in Statistical Science. Second Edition. 2003. 668 p. ISBN 1-58488-388-X.
- GIANOLA, D. Los Métodos estadísticos en el mejoramiento genético. University of Wisconsin, Madison. 2002. http://www.ansci.wisc.edu/facstaff/Faculty/pages/gianola/genetic_improvement.pdf.
- GIANOLA, D. y FERNANDO, R. Bayesian methods in animal breeding theory. Journal of Animal Science. 1986. 63:217-244. Disponible en: <http://journalofanimalscience.org/content/63/1/217.full.pdf+html>.
- GILKS, W., RICHARDSON, S. y SPIEGELHALTER, J. Markov Chain Monte Carlo in practice. Chapman & Hall, London. 1996.
- GOBERNACION DE NARIÑO. Plan Estratégico De Ciencia Y Tecnología De Nariño. San Juan de Pasto. 2012.
- GONZALEZ., F. Regresión y correlación. Métodos estadísticos aplicados a las auditorias sociopolíticas. [citado en 2014-12-28]. Disponible en: <http://www2.uca.es/serv/fag/fct/downloads/tema2.pdf>.

- GUZMAN, E. Metodologías frecuentista y bayesiana para estimar la respuesta a la selección por tamaño de camada en conejos. Universidad Autónoma de Chihuahua. Mexico. 2005. Disponible en: <http://eprints.uach.mx /131/1/ZOO-TP-00065.pdf>.

- HARVILLE, D. Bayesian inference for variance components using only errorcontrast. Biometrika Oxford Journals. 1974. 61: 383-385. Disponible en: <http://biomet.oxfordjournals.org>.

- HENDERSON, C. R. Best Linear Unbiased Estimation And Prediction Under A Selection Model. Department of Animal Science. Cornell University, Ithaca. 1975. N. Y. 14850, U.S.A. Disponible en: <http://www.jstor.org/discover/10.2307/2529430?uid>.

- -----. The Estimation of Environmental and Genetic Trends from Records Subject to Culling. Source: Biometrics, 1959. Vol. 15, No. 2. pp. 192-218. Published by: International Biometric Society Stable. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/2527669>.

- -----. Sire Evaluation And Genetic Trends. Journal of Animal Science. 1973. p. 16. Disponible en: <http://www.journalofanimalscience.org /content /1973/Symposium/10>.

- LEE, C. y WANG, C. Bayesian Inference on Variance Components Using Gibbs Sampling with Various Priors. Laboratory of Statistical Genetics, Institute of Enviroment y Life Sience. Hallym University Kangwon-do, Chuncheon, Korea. Asian Australasian Journal of Animal Sciences. 2001. Disponible en < <http://www.ajas.info/journal/view.php?number=19941>>.

- MENDES, C.H., MENDES, A.C., RAMOS, A.A, CARNEIRO, P.L., SIEWERDT, F. y PALA, A. Genetic parameters by Bayesian inference for dual purpose Jaffarabadi buffaloes.Leibniz Institute for Farm Animal Biology, Dummerstorf, Germany. Archiv Tierzucht 55. 2012. ISSN 0003-9438.

- MEYER, K. WOMBAT - A tool for mixed model analyses in quantitative genetics by restricted maximum likelihood (REML) Journal of Zhejiang University SCIENCE B ISSN 1673-1581 (Print); ISSN 1862-1783 (Online). 2007. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles /PMC2064953/>.

- MEYER, K. Manual of WOMBAT. A program for Mixed Model Analyses by Restricted Maximum Likelihood (REML). Animal Genetics and Breeding Unit,University of New England Armidale, AUSTRALIA. 2010.

- MINISTERIO DE AGRICULTURA Y RIEGO DEL PERÚ. Cuyes situación actual. [citado en 2014- 02-13]. Disponible en: <http://www.minag.gob.peportal/sector-agrario/pecuaria/situacion-de-las-actividades-de-crianza-produccion/cuyes>.
- MONZALVE G., N. Modelos jerárquicos bayesianos espaciales en epidemiología agrícola. Tesis Doctoral universidad politécnica de valencia. Valencia España 2013. Disponible en: <https://riunet.upv.es/bitstream/handle/10251/19161/tesisUPV4036.pdf?sequence=1>.
- MUNILLA LEGUISAMO, S. Inferencia bayesiana sobre los parámetros de dispersión genéticos y ambientales en modelos animales con efectos maternos. Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área Ciencias Agropecuarias. 2004. Disponible en: <http://ri.agro.uba.ar/cgi-bin/library.cgi?a=d&c=tesis&d=2011>.
- LEGARRA, A., VARONA, L. y LOPEZ de MATURANA, E. TM - Threshold Model. INRA, UR 631, F-31326 Castanet - Tolosan, France. 2011. Disponible en <http://snp.toulouse.inra.fr/~alegarra/>.
- ROBERT, C. y CASELLA, G. Monte Carlo Statistical Methods. Springer, New York. 1999. Disponible en: <http://www.stat.ufl.edu/archived/casella/MCSM08/short07class.pdf>.
- SANTOS, V.G. Importancia del Cuy y su Competitividad en el Mercado. Archivos latinoamericanos de producción animal. 2007. vol. 15. <http://www.bioline.org.br/request?la07056>.
- SECRETARIA DE AGRICULTURA Y MEDIO AMBIENTE, GOBERNACIÓN DE NARIÑO. Consolidado Agropecuario De Nariño. San Juan de Pasto. 2012.
- SMITH, B.J. BOA: An R Package for MCMC Output Convergence Assessment and Posterior Inference. Journal of Statistical Software. The University of Iowa. November 2007, Volume 21, Issue 11.
- SOLARTE P., C. *et al.* Investigación Selección Mediante Modelos Genómicos Y Poligénico Para El Mejoramiento Genético De Los Bovinos De Leche En El Trópico Alto De Nariño. Universidad De Nariño, Universidad De La Florida, Cooperativa Colácteos De Nariño San Juan de Pasto. Colombia. 2013.
- SOLARTE P., C., ROSERO G, C, BURGOS PAZ, W, ZAMBRANO B, G, ERASO C, Y. y MEJÍA LÓPEZ, F. El Cuy Genético. *Livestock Research for Rural Development*. 2010. Vol. 22 No. 85.

- SOLARTE P., C., ROSERO G, C., BURGOS PAZ, W., ZAMBRANO B, G., ERASO C, Y. y MEJÍA LÓPEZ, F. Evaluaciones genéticas del cuy (*Cavia porcellus*). Revista veterinaria argentina. 2011.
- SOLARTE P., C., CÁRDENAS, H., ROSERO, C., BURGOS, W. Caracterización molecular de tres líneas de *Cavia porcellus* mediante la aplicación de AFLP. 2007. Disponible en <http://rccp.udea.edu.co/index.php/ojs/article/view>.
- SOLARTE P., C., SOTO, F., PÉREZ, T. Multitrait animal model for the estimation of genetic parameters of *Cavia porcellus* in Colombia. 2002. Disponible en: <http://promegalac.udenar.edu.co/wp-content/uploads/2010/04/.pdf>.
- SOLARTE P., C., SOTO, F., PÉREZ, T. Multitrait animal model for the selection of *Cavia porcellus* parents in Colombia. 2002. Disponible en: <http://promegalac.udenar.edu.co/wp-content/uploads/2010/04/.pdf>.
- SOLARTE P., C. y VITERI L. Índice de selección, prueba de progenie, y prueba de comportamiento en cuyes. Revista de Zootecnia. Vol. 4, No. 7. 2001. p. 36
- SORENSEN, D. y GIANOLA, D. Likelihood, Bayesian and MCMC Methods in Quantitative Genetics. Statistics for Biology and Health. Springer-Verlag New York, Inc. 2002. 740 p. ISBN 0-387-95440-6.
- SORENSEN, D., WANG, C., JENSEN, J. y GIANOLA, D. Bayesian analysis of genetic change due to selection using Gibbs sampling. Genetic, Selection and Evolution GSE. 1994. 26: 333-360. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>
- THE R PROJECT FOR STATISTICAL COMPUTING. [citado en 4 abril de 2014]. Disponible en <http://www.r-project.org/>.
- ZÚÑIGA, H., PINTO M., HERNANDEZ, J. y TORRES, O. Revisión taxonómica de las especies del genero *Cavia* (Rodentia: Caviidae) en Colombia. En: Acta Zoológica Mexicana. 2002. N° 87, p. 111-123. Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57508708>.

ANEXOS

Anexo A. Estructuras planteadas para el proceso de modelado de PDES y P8.

- m1.* PDES = animal
- m2.* PDES, P8 = animal
- m3.* PDES, P8 = sexo + animal
- m4.* PDES, P8 = sexo + nupar + animal
- m5.* PDES, P8 = animal + nupar + sexo
- m6.* PDES, P8 = sexo + nupar + gc + tcn + animal
- m7.* PDES, P8 = gc + animal + tcn + sexo + nupar
- :
- :
- :
- m16.* PDES, P8 = sexo + nupar + gc + tcn + animal + madre
- m17.* PDES, P8 = sexo + nupar + gc + tcn + animal + madre + camada
- m18.* PDES, P8 = sexo + nupar + gc + tcn + camada + animal + madre
- m19.* PDES, P8 = animal + madre + camada + sexo + nupar + gc + tcn
- :
- :
- :
- m29.* PDES, P8 = sexo + animal + madre + camada
- m30.* PDES, P8 = sexo + nupar + animal + madre + camada
- m31.* PDES, P8 = sexo + nupar + gc + animal + madre + camada
- m32.* **PDES, P8 = sexo + nupar + gc + tcn + camada + madre + animal**
- :
- :
- :
- :
- m40.* PDES, P8 = sexo + nupar + animal
- m41.* PDES, P8 = sexo + nupar + animal + madre
- m42.* PDES, P8 = sexo + nupar + animal + madre + camada
- m43.* PDES, P8 = sexo + nupar + camada + madre + animal
- :
- :
- :
- :
- M53.* PDES, P8 = animal + madre + camada + sexo + nupar + gc
- m54.* PDES, P8 = animal + madre + camada + sexo + nupar + gc + tcn
- m55.* PDES, P8 = sexo + nupar + animal + madre + gc + tcn + camada
- m56.* PDES, P8 = camada + sexo + gc + animal + madre + tcn

Anexo B. Archivo de parámetros (Parameter File) de TM para PDES y P8.

Data file
datacuy
Pedigree file
geneacuy
Model
animal
7 Number of effects (including animal)
1 Number of genetic groups
2 Number of traits
0 Number of threshold traits
0 Categories for the threshold traits
2 Number of random environmental effects
1 Number of animal effects
2 6 23 100 600 2000 Levels for each effect (for animals do not include genetic group)
1 1 1 1 1 1 Model for trait 1
1 1 1 1 1 1 Model for trait 2 ...
Task
VCE
Total number of iterations
1000000
Burn-in (discarded only in the results and solutions file)
200000
Thin interval (samples are taken every...)
100
Genetic variance
1 0
0 1
Permanent (keep always this title)
permanent 1
1 0
0 1
permanent 2
1 0
0 1
Residual
1 0
0 1

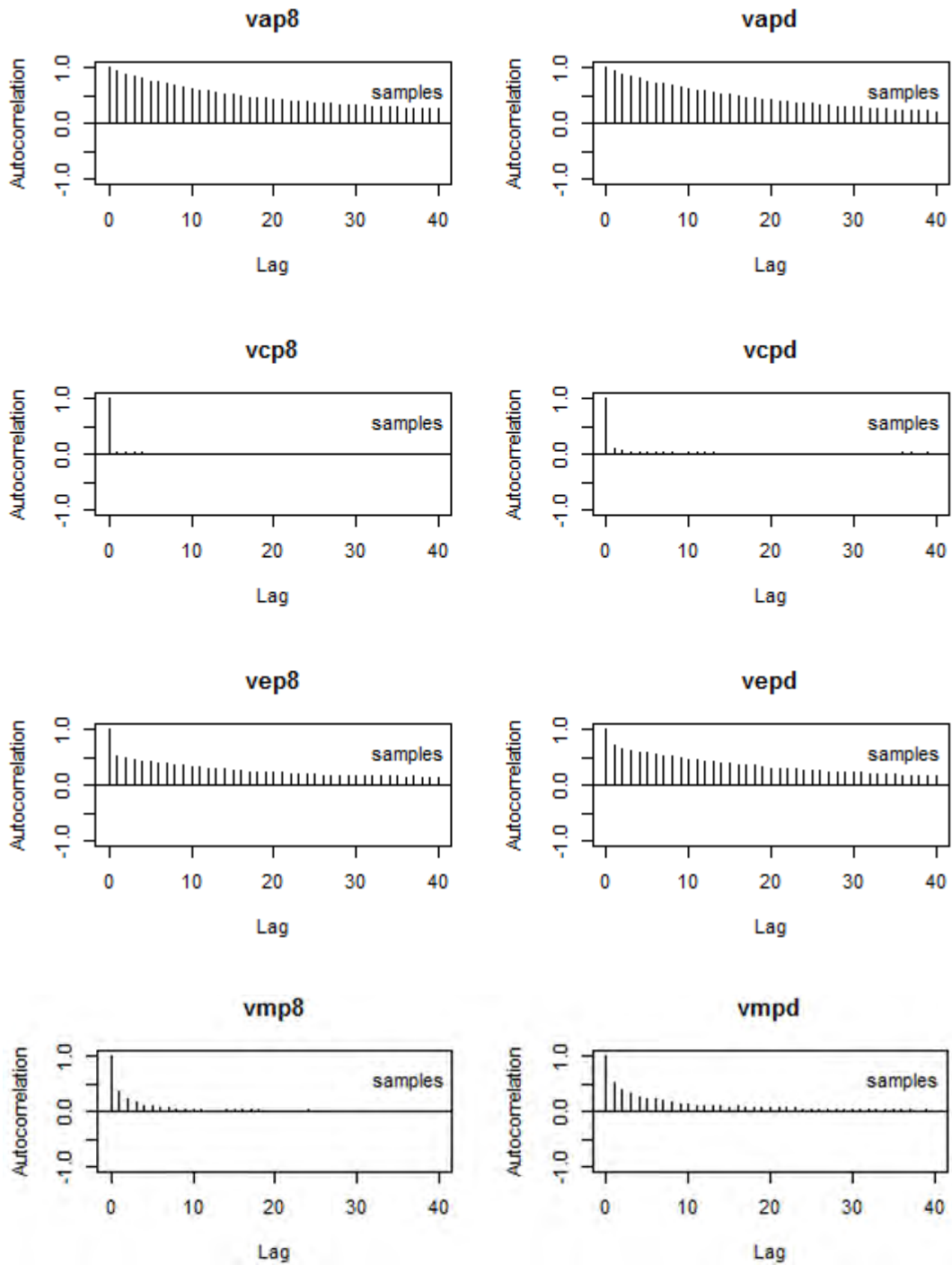
Anexo C. Autocorrelaciones de las incógnitas en el modelo Bayesiano.

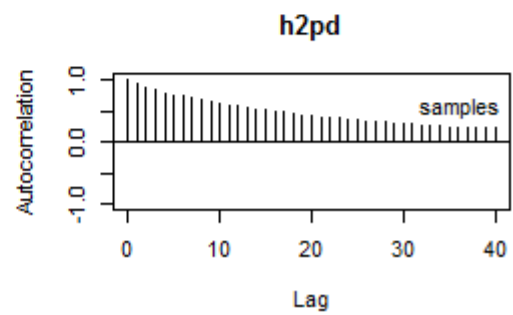
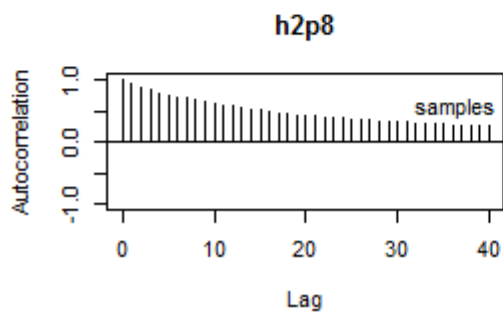
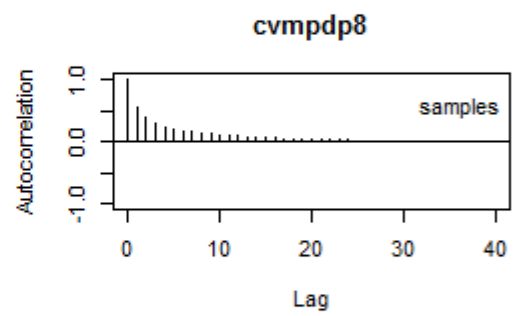
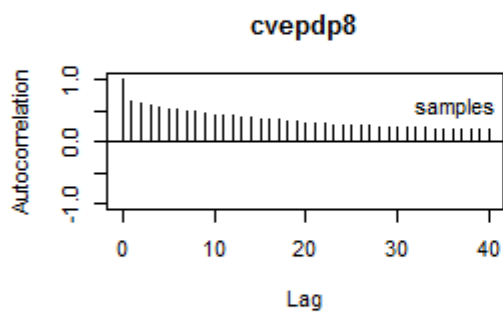
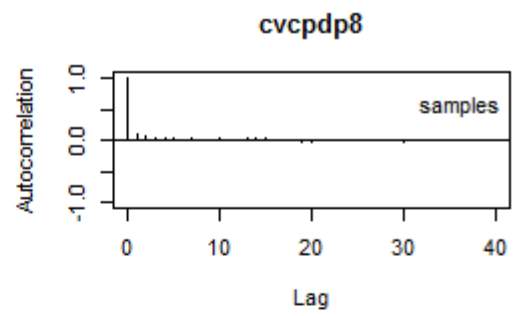
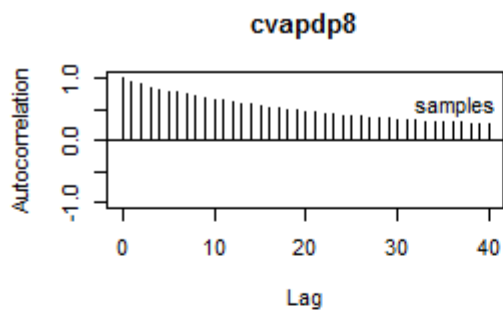
LAGS AND AUTOCORRELATIONS:
=====

Chain: samples

	Lag 1	Lag 5	Lag 10	Lag 50
h2p8	0.92001288	0.75518077	0.61351517	0.177059868
h2pd	0.91895103	0.75670598	0.61851529	0.135191015
vap8	0.92541052	0.75738448	0.61657545	0.176790515
vapd	0.92359233	0.75593310	0.61508233	0.134900674
vcp8	0.04873821	0.02110177	0.01019038	-0.016947503
vcpd	0.09912478	0.02638517	0.02554855	-0.001601196
vep8	0.52250704	0.41185148	0.33889124	0.092021934
vepd	0.69752974	0.56725299	0.46128314	0.101445888
vmp8	0.34399682	0.09529084	0.03207175	0.033994556
vmpd	0.51947334	0.22230919	0.12429588	0.009519906
cvapdp8	0.93530957	0.78862232	0.65529903	0.187972150
cvcpdp8	0.09389040	0.02171815	0.02317901	-0.005109405
cvepdp8	0.64407846	0.53254692	0.43461666	0.123620813
cvmpdp8	0.53937563	0.19557336	0.11244493	0.006844105

Anexo D. Gráficas de autocorrelaciones de las incógnitas del modelo.



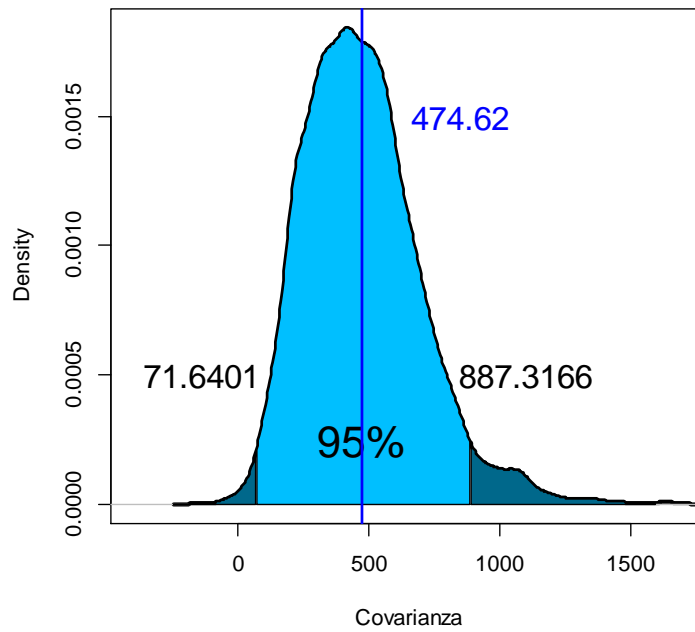


Anexo E. Resumen estadístico de las Distribuciones Marginales Posteriores.

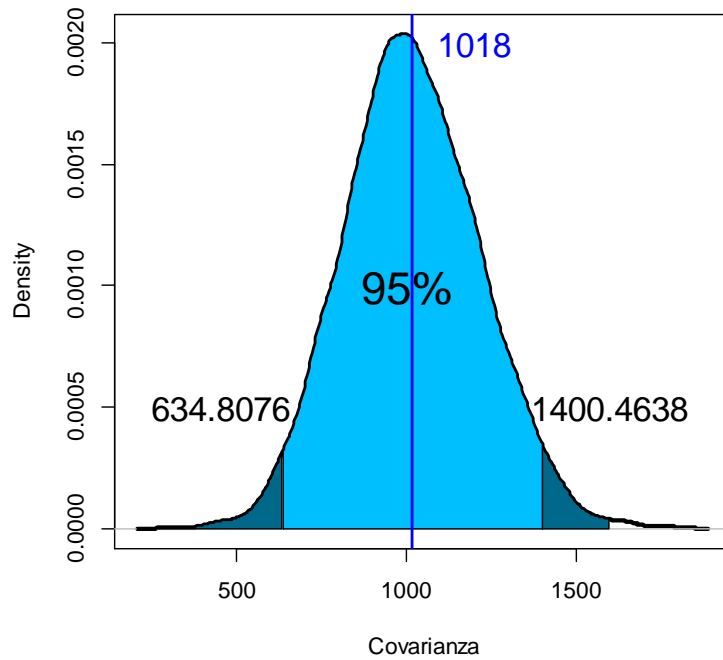
	Mean	SD	MC Error	0.025	0.5	0.975
h2p8	8.676496e-02	0.04094798	0.003274858	0.02643198	0.0798983	0.1840851
h2pd	1.064061e-01	0.04594523	0.003548226	0.03077638	0.1034945	0.2100019
vap8	8.894906e+02	440.18737560	35.316565467	263.71002947	806.6994135	1980.6892873
vapd	3.370625e+02	151.63376993	11.647160345	94.89035148	323.5967141	686.6517961
cvapdp8	4.746243e+02	220.57275849	18.543564978	126.60576631	452.6183222	1000.8607935
cvcpdp8	1.018085e+03	198.05810115	2.686984193	645.03769234	1010.8445322	1416.9513421
cvepdp8	1.023207e+03	134.56523848	9.294337174	732.75484187	1029.8590709	1264.3410964
cvmpdp8	2.922679e+01	121.86068684	3.325371388	-173.45717619	15.2423784	299.8820701
vcp8	4.625023e+03	456.72849120	5.952415453	3781.7628410	4605.9052986	5556.3198428
vcpd	1.596697e+03	138.70861363	2.483043920	1340.1969541	1590.9874378	1884.7535577
vep8	4.235549e+03	303.47297268	17.912844172	3566.2808970	4248.2830240	4793.2043902
vepd	1.079388e+03	87.68651413	5.821573657	887.32696600	1084.0753305	1237.0725057
vmp8	4.316688e+02	243.21217949	5.772055530	67.84427836	395.0270124	989.0416922
vmpd	1.365309e+02	91.20120964	2.842034046	6.70000000	123.2787960	345.0607301

Anexo F. Distribuciones Marginales Posteriores de los parámetros.

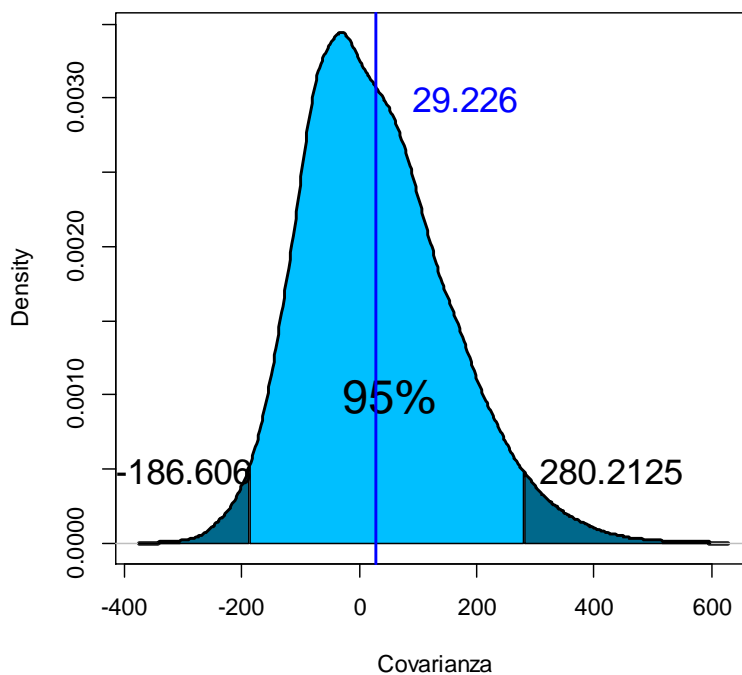
DMP de la covarianza aditiva



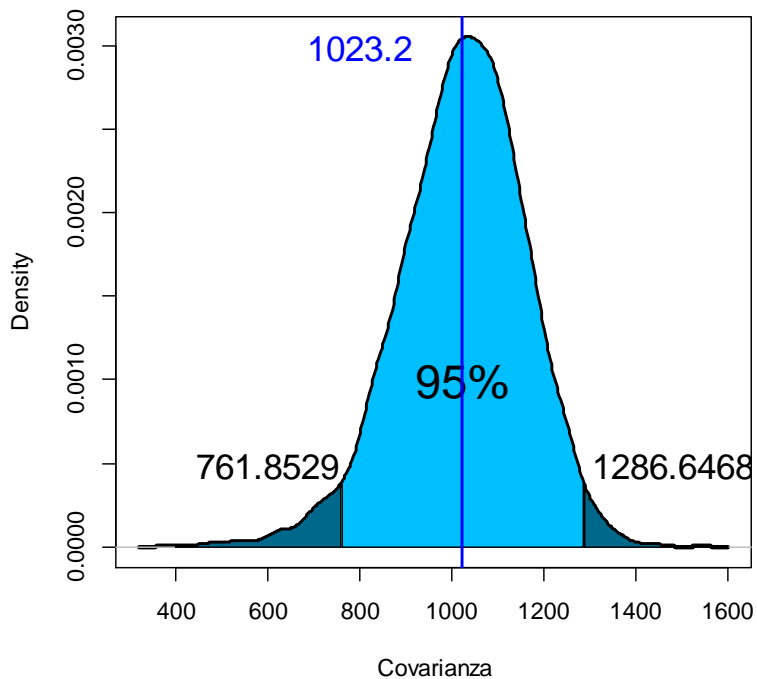
DMP de la covarianza de camada



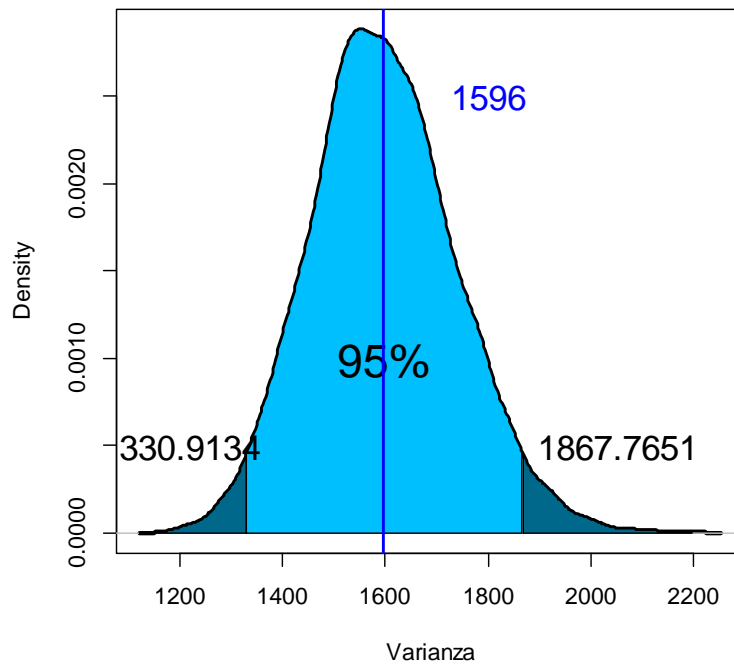
DMP de la covarianza materna



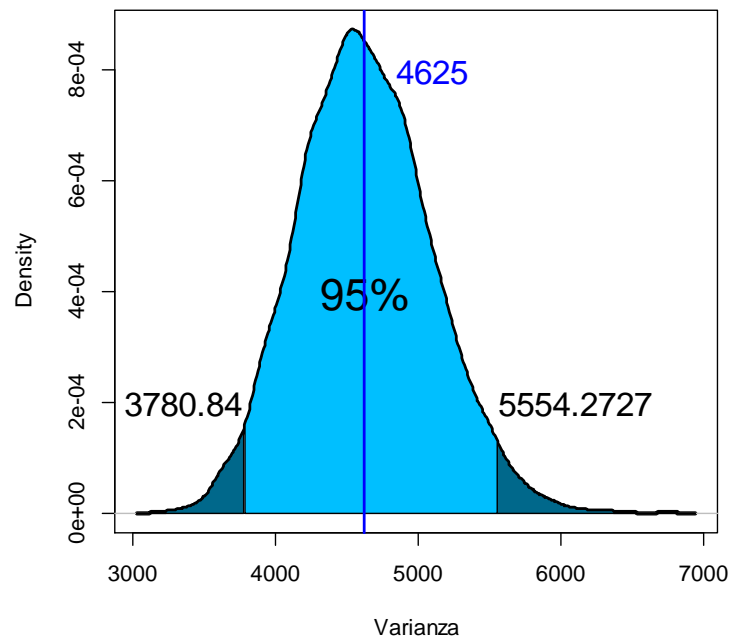
DMP de la covarianza residual



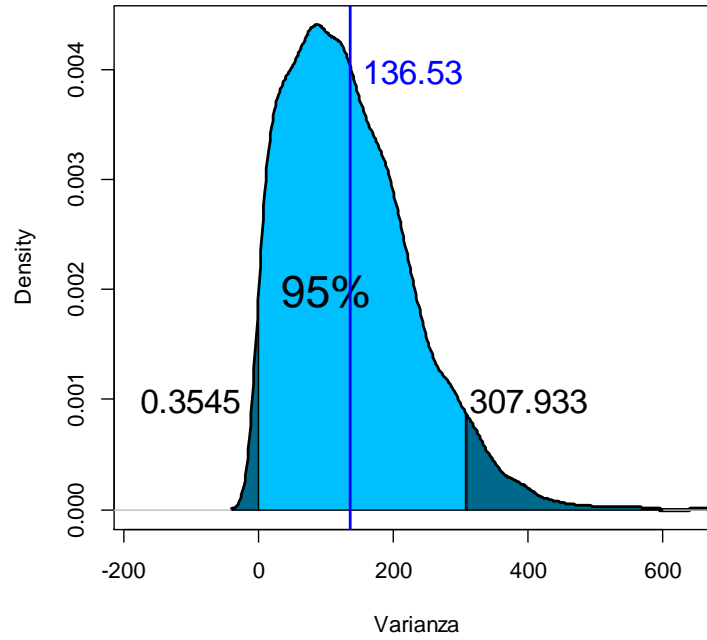
DMP de la varianza de camada de PDES



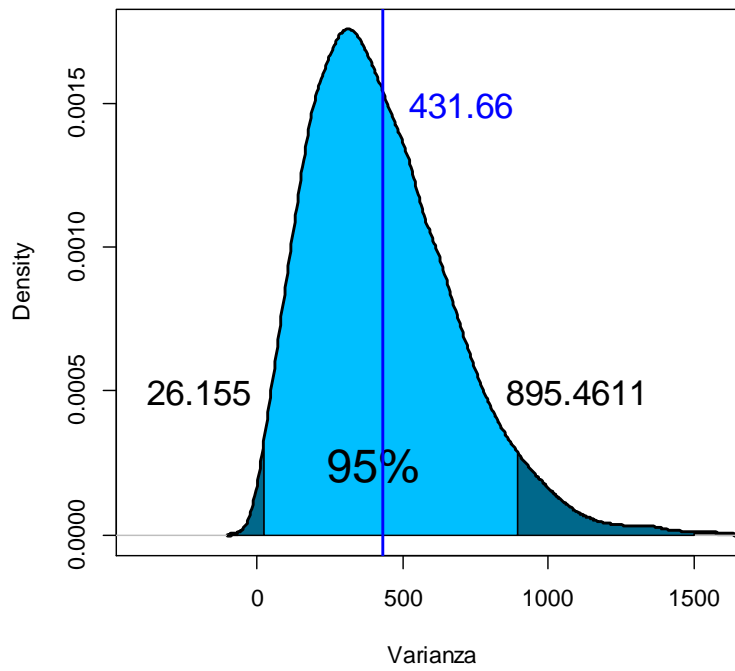
DMP de la varianza de camada de P8



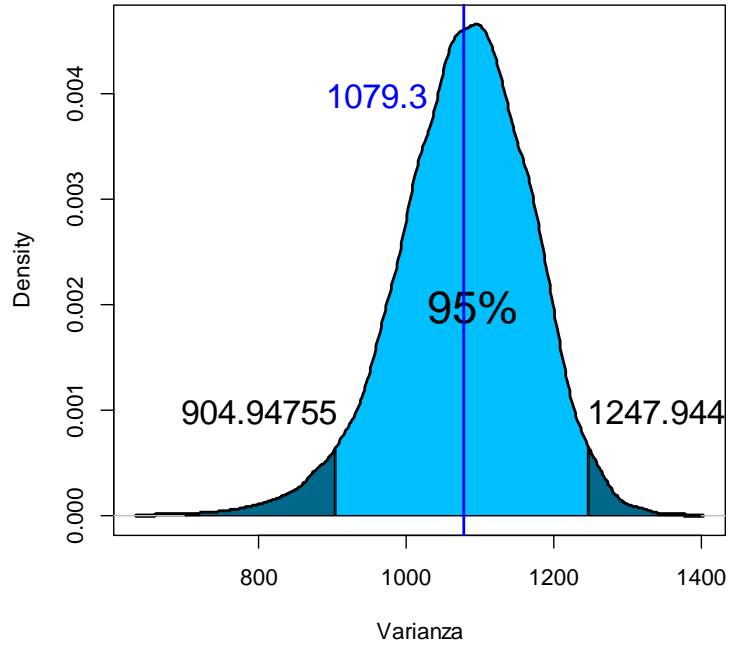
DMP de la varianza materna de PDES



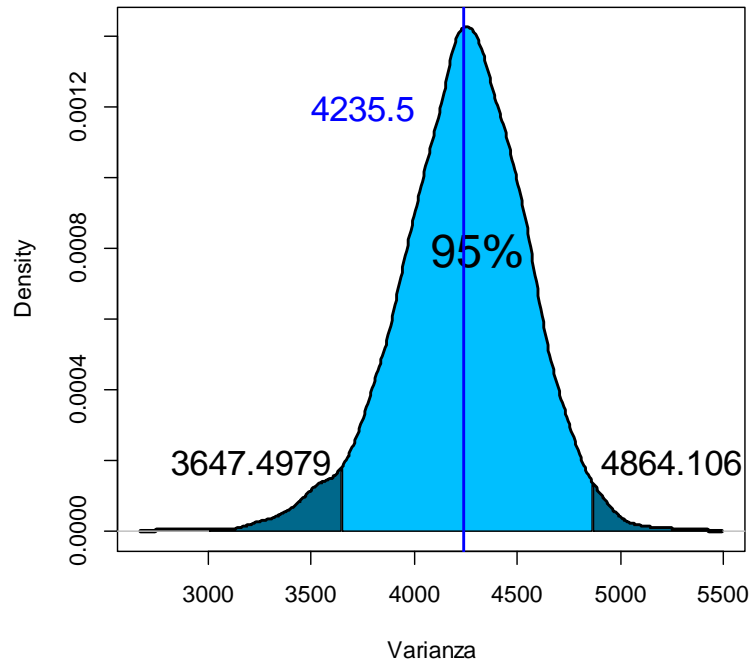
DMP de la varianza materna de P8



DMP de la varianza residual de PDES



DMP de la varianza residual de P8



Anexo G. Límites superior e inferior del 95% de la densidad posterior de las DMP de cada parámetro.

HIGHEST PROBABILITY DENSITY INTERVALS:

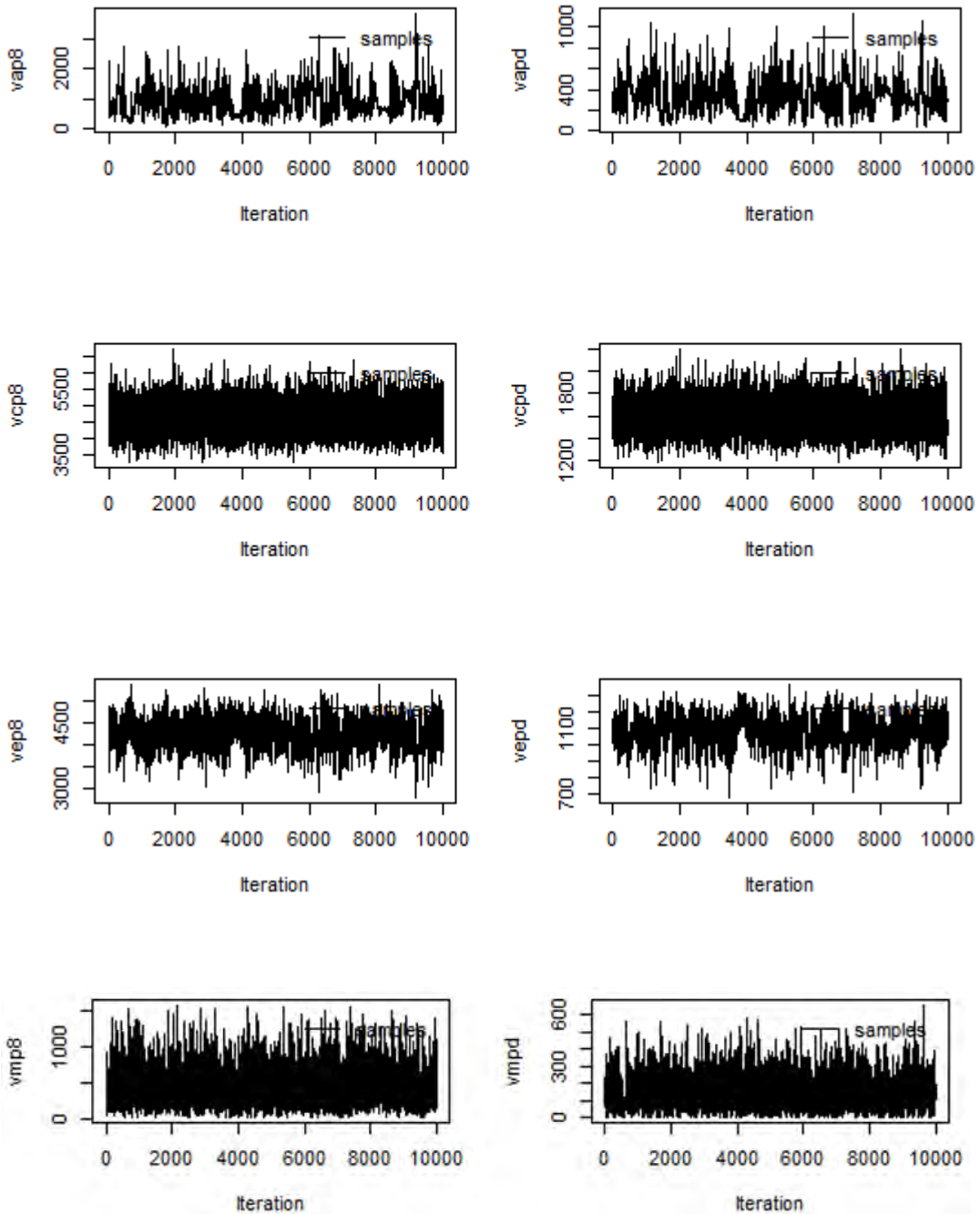
=====

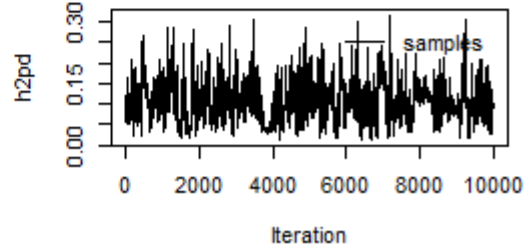
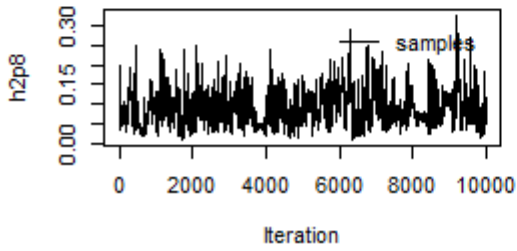
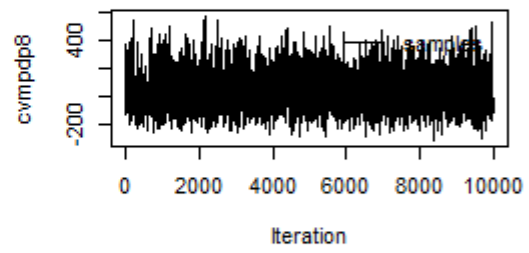
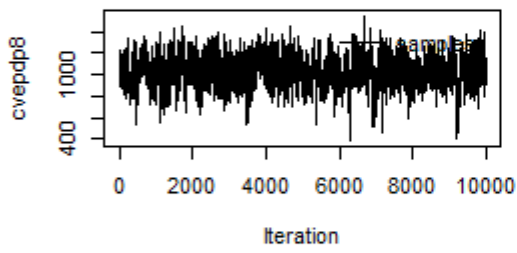
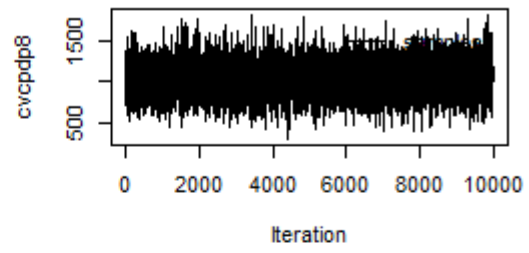
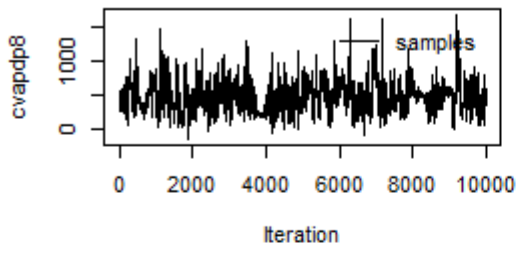
Alpha level = 0.05

Chain: samples

	Lower Bound	Upper Bound
h2p8	0.01971461	0.1690140
h2pd	0.02259399	0.1938079
vap8	196.89208364	1788.9123453
vapd	68.26882472	626.0332758
cvapdp8	71.64013883	887.3166489
cvcpdp8	634.08768733	1400.4638910
cvepdp8	761.85295217	1286.6468668
cvmpdp8	-186.60661266	280.2125311
vcp8	3780.84009534	5554.2727125
vcpd	1330.91349471	1867.7651488
vep8	3647.49795514	4864.1059291
vepd	904.94755082	1247.9437869
vmp8	26.15505182	895.4611005
vmpd	0.35457465	307.9330590

Anexo H. Trazo del proceso de muestreo en el método Bayesiano.





Anexo I. Archivo de parámetros (Parameter File) de WOMBAT para PDES.

```
COM PDvsP8 @,sire,dam,cama,sex,nup,gc,tcn,pd,p8 (19-11-14)
ANAL UNIV
PEDS ../genea.dat
DATA ../new4.dat
  animal 10000
  sire 100
  dam 300
  camada 700
  sexo 2
  nup 6
  gc 19
  tcn 9
  pd
  #p8
END

MODEL
  RAN animal nrm
  RAN dam nrm
  RAN camada ide
  FIX sexo
  FIX nup
  FIX gc
  FIX tcn
  tr pd
END MOD

VAR residual 1
  0
VAR animal 1
  0
VAR dam 1
  0
VAR camada 1
  0
```

Anexo J. Archivo de parámetros (Parameter File) de WOMBAT para P8.

```
COM PDvsP8 @, sire, dam, cama, sex, nup, gc, tcn, pd, p8 (19-21-14)
RUNOP --OLD
COM RRM CUY
ANAL UNIV
PEDS ../genea.dat
DATA ../mcutrow.dat
  animal 10000
  sire 100
  dam 300
  camada 700
  sexo 2
  nup 6
  gc 19
  tcn 9
  #pd
  p8
END

MODEL
  RAN animal nrm
  RAN dam nrm
  RAN camada ide
  FIX sexo
  FIX nup
  FIX gc
  FIX tcn
  tr p8
END MOD

VAR residual 1
  0
VAR animal 1
  0
VAR dam 1
  0
VAR camada 1
  0
```


Anexo K. Valores genéticos de los mejores 50 animales de la población analizada.

Valores Genéticos del Peso al Destete						
Posición	Animal	sexo	VG - IB	VG - IF	Padre	Madre
1	1234	M	30.878	23.329	115	198
2	1892	M	30.703	23.154	1556	1478
3	1022	H	30.534	23.148	212	121
4	902	M	29.345	23.093	115	198
5	891	M	29.984	23.034	214	420
6	2143	M	28.435	23.014	1571	1463
7	221	M	28.306	24.932	36	30
8	562	M	28.067	24.823	31	18
9	1129	M	28.012	23.544	136	259
10	1031	H	27.878	23.192	136	218
11	721	H	27.634	23.054	136	218
12	987	H	27.323	20.845	194	392
13	1315	H	27.301	20.293	675	803
14	567	M	27.002	19.542	31	10
15	2018	H	26.396	19.432	1495	1645
16	812	M	26.102	19.287	212	197
17	509	M	25.808	19.182	34	24
18	436	M	25.514	19.454	71	26
19	1023	H	25.220	19.152	136	238
20	482	H	24.926	18.850	34	16
21	907	H	24.633	18.548	255	224
22	277	H	24.339	18.246	65	47
23	1256	H	24.045	17.945	136	228
24	765	M	23.751	17.643	99	259
25	660	M	23.457	17.341	4	63
26	324	M	23.163	17.039	65	41
27	1500	M	22.869	16.737	886	939
28	1953	M	22.575	16.435	1592	1516
29	334	H	22.281	16.134	62	58

Posición	Animal	sexo	VG - IB	VG - IF	Padre	Madre
30	993	M	21.987	15.832	247	88
31	781	M	21.694	15.530	248	126
32	1062	M	21.400	15.228	248	123
33	234	M	21.106	14.926	4	63
34	819	H	20.812	14.624	212	190
35	123	H	20.518	14.322	4	63
36	439	H	20.224	14.021	31	18
37	910	M	19.930	13.719	99	271
38	701	H	19.636	13.417	247	287
39	604	M	19.342	13.115	6	21
40	1445	M	19.048	12.813	212	944
41	98	H	18.755	12.511	31	18
42	105	H	18.461	12.209	31	22
43	678	M	18.167	11.908	248	174
44	551	H	17.873	11.606	71	26
45	86	M	17.579	11.304	6	17
46	205	M	17.285	11.002	29	53
47	919	M	16.991	10.700	132	382
48	1709	H	16.697	10.398	1092	1328
49	444	M	16.403	10.097	36	30
50	380	M	16.109	10.023	36	51

Valores Genéticos del Peso a las Ocho Semanas						
Posición	Animal	sexo	VG - IB	VG - IF	Padre	Madre
1	1892	M	49.415	39.295	1556	1478
2	2192	M	49.390	39.034	1592	1516
3	1022	H	49.303	39.005	212	121
4	1234	M	49.256	36.767	115	198
5	1031	H	49.104	36.345	136	218
6	1022	H	49.093	36.541	212	121

Posición	Animal	sexo	VG - IB	VG - IF	Padre	Madre
7	1129	M	47.345	36.943	136	259
8	2031	M	47.203	36.546	1493	1510
9	902	M	46.562	34.503	115	198
10	891	M	46.231	34.638	214	420
11	2143	M	45.866	34.122	1571	1463
12	567	M	45.455	33.605	31	10
13	1782	H	45.343	33.089	701	660
14	1402	M	44.816	32.573	701	660
15	482	H	44.410	32.056	34	16
16	577	M	44.004	31.540	65	42
17	665	M	43.598	31.023	115	200
18	773	H	43.192	30.507	247	264
19	812	M	42.786	29.991	212	197
20	765	M	42.380	29.474	99	259
21	324	M	41.974	28.958	65	41
22	660	M	41.568	28.442	4	63
23	735	M	41.162	27.925	99	243
24	2188	H	40.756	27.409	1351	1453
25	330	H	40.350	26.893	71	25
26	1392	M	39.944	26.376	721	759
27	1051	M	39.538	25.860	115	198
28	1445	M	39.132	25.343	212	944
29	1533	M	38.725	24.827	247	270
30	2019	H	38.319	24.311	1495	1645
31	678	M	37.913	23.794	248	174
32	155	M	37.507	23.278	31	69
33	86	M	37.101	22.762	6	17
34	561	M	36.695	22.245	45	51
35	1346	M	36.289	21.729	675	731
36	959	M	35.883	21.213	247	93
37	1002	H	35.477	20.696	247	158
38	1307	H	35.071	20.180	721	732

Posición	Animal	sexo	VG - IB	VG - IF	Padre	Madre
39	1702	H	34.665	19.663	1092	1545
40	871	M	34.259	19.147	136	238
41	919	M	33.853	18.631	132	382
42	234	M	33.447	18.114	4	63
43	444	M	33.041	17.598	36	30
44	1556	M	32.634	17.082	721	706
45	910	M	32.228	16.565	99	271
46	819	H	31.822	16.049	212	190
47	380	M	31.416	15.532	36	51
48	123	H	31.010	15.016	4	63
49	2333	M	30.604	14.500		
50	1709	H	30.198	13.983	1092	1328