

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA  
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**VARIABILIDAD GENÉTICA DEL DESEMPEÑO DE  
CABALLOS CRIOLLOS  
EN PRUEBAS DE RESISTENCIA**

**por**

**Rodrigo Damián LÓPEZ CORREA**

TESIS presentada como uno de los  
requisitos para obtener el título de  
*Magister* en Ciencias Agrarias  
opción Producción Animal

MONTEVIDEO

URUGUAY

Setiembre 2013

Tesis aprobada por el tribunal integrado por Dr. Ignacio Aguilar, Dr. Hugo Naya, y Dr. Raúl Ponzoni, el (día) de (mes) de (año). Autor: Dr. Rodrigo Damián López Correa. Director: Dr. Jorge I. Urioste.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Ing. Agr. (Ph.D) Jorge Urioste por la orientación y apoyo para la culminación de esta etapa de formación académica.

A la Ing. Agr. Federica Llana por brindarme la oportunidad de introducirme en el área del mejoramiento genético equino.

Al Ing. Agr. (M.Sc) Gabriel Rovere y al Lic. (M.Sc) Francisco Peñaricano por sus invaluables aportes y estímulo para la realización de este trabajo.

Al Ing. Agr. (Ph.D) Ignacio Aguilar, Lic. (Ph.D) Hugo Naya y al Dr. Fernando Macedo por su asesoramiento en el área informática.

A la Sociedad de Criadores de Caballos Criollos del Uruguay por su apoyo para la realización de este trabajo.

A todos los compañeros de la cátedra Zootecnia y Mejora Animal por su ayuda y estímulo durante toda esta etapa de formación.

A mi Familia, pilar en mi desarrollo profesional y personal.



## TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN .....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
RESUMEN.....	VIII
SUMMARY.....	IX
<b>1. <u>INTRODUCCIÓN</u> .....</b>	<b>1</b>
<b>1.1. IMPORTANCIA DEL SECTOR EQUINO .....</b>	<b>1</b>
<b>1.2. VARIABLES DE RESPUESTA UTILIZADAS PARA EVALUAR EL DESEMPEÑO .....</b>	<b>2</b>
<b>1.3. EFECTOS AMBIENTALES SOBRE EL DESEMPEÑO .....</b>	<b>3</b>
<b>1.4. PARÁMETROS GENÉTICOS DE CARACTERÍSTICAS RELACIONADAS AL DESEMPEÑO .....</b>	<b>4</b>
<b>1.5. MODELOS DE ANÁLISIS UTILIZADOS PARA EVALUAR EL DESEMPEÑO .....</b>	<b>7</b>
<b>1.6. CARACTERÍSTICAS DE LA MARCHA FUNCIONAL DE CRIOLLOS.....</b>	<b>10</b>
<b>1.7. RELEVANCIA DE LA PROPUESTA, HIPÓTESIS Y OBJETIVOS.....</b>	<b>13</b>
<b>1.7.1. <u>Hipótesis planteada</u>.....</b>	<b>14</b>
<b>1.7.2. <u>Objetivos generales</u>.....</b>	<b>14</b>
<b>1.7.3. <u>Objetivos específicos</u>.....</b>	<b>14</b>
<b>2. <u>GENETIC AND ENVIRONMENTAL PARAMETERS OF PERFORMANCE IN CRIOLLO HORSES COMPETING IN ENDURANCE TRIALS</u>.....</b>	<b>15</b>
<b>2.1. SUMMARY .....</b>	<b>15</b>
<b>2.2. RESUMEN.....</b>	<b>16</b>
<b>2.3. INTRODUCTION.....</b>	<b>17</b>
<b>2.4. MATERIALS AND METHODS .....</b>	<b>19</b>
<b>2.4.1. <u>The “Marcha Funcional”</u> .....</b>	<b>19</b>

2.4.2.	<u>Data</u> .....	19
2.4.3.	<u>Year</u> .....	21
2.4.4.	<u>Owner</u> .....	21
2.4.5.	<u>Rider</u> .....	22
2.4.6.	<u>Pedigree file</u> .....	22
2.4.7.	<u>Maternal lineage effect</u> .....	22
2.4.8.	<u>Statistical models</u> .....	22
	2.4.8.1. Univariate Linear animal model with Fixed Penalty Values (PEN) .....	24
	2.4.8.2. Univariate Censored Linear animal model (CEN).....	25
	2.4.8.3. Univariate Linear animal model (LR4) .....	25
	2.4.8.4. Univariate Linear animal model (LRbin) .....	25
	2.4.8.5. Univariate Threshold animal model (TRbin) .....	26
	2.4.8.6. Bivariate Threshold Linear animal model with missing data (THL).....	26
2.4.9.	<u>Genetic parameter estimation</u> .....	26
2.5.	<b>RESULTS</b> .....	27
	2.5.1. <u>Year</u> ... ..	27
	2.5.2. <u>Owner</u> .....	28
	2.5.3. <u>Rider</u> .....	29
	2.5.4. <u>Maternal lineage effect</u> .....	29
	2.5.5. <u>Genetic parameters</u> .....	30
2.6.	<b>DISCUSSION</b> .....	30
	2.6.1. <u>Traits used to describe performance in the “Marcha”</u> .....	30
	2.6.2. <u>Year</u> .....	31
	2.6.3. <u>Owner</u> .....	32
	2.6.4. <u>Rider</u> .....	33
	2.6.5. <u>Maternal lineage effect</u> .....	34
	2.6.6. <u>Genetic parameters</u> .....	34
2.7.	<b>CONCLUSIONS</b> .....	37
2.8.	<b>REFERENCES</b> .....	38

<b>3. <u>DISCUSIÓN GENERAL</u></b> .....	<b>46</b>
<b>3.1. VARIABLES UTILIZADAS PARA MEDIR EL DESEMPEÑO EN LA “MARCHA</b> .....	<b>46</b>
<b>3.2. ANÁLISIS DE PARTICIPANTES CON REGISTRO DE ABANDONO</b> .....	<b>47</b>
<b>3.3. EFECTOS NO GENÉTICOS</b> .....	<b>48</b>
<b>3.4. EFECTO DEL LINAJE MATERNO</b> .....	<b>50</b>
<b>4. <u>CONCLUSIONES</u></b> .....	<b>50</b>
<b>5. <u>BIBLIOGRAFÍA</u></b> .....	<b>52</b>

## RESUMEN

El principal objetivo fue identificar y cuantificar componentes genéticos (aditivos y linaje maternal) y no genéticos (año, propietario y jinete) que afectan el desempeño en la reconocida prueba de resistencia denominada “Marcha Funcional” de caballos Criollos en Uruguay. Se aplicaron diversos modelos para la inclusión de registros de abandono en el análisis. Se dispuso de 1236 registros individuales de tiempo final (T) y ranking (R), y un pedigrí de 6184 animales para la estimación de heredabilidad de T y R. Se propusieron tres modelos para T: a) asignando valores de penalización para registros sin T observado (PEN); b) ajuste de un modelo de distribución normal censurado (CEN); c) ajuste de un modelo con censura estocástica bivariado entre T y R (THL). Se aplicaron tres modelos univariados para R: a) lineal, definiendo R como binario (LRbin); b) lineal, clasificando R en cuatro clases (LR4); c) umbral con R binario (TRbin). La heredabilidad fue baja a moderada con valores entre 0,07 y 0,14 para PEN 10%, CEN, y THL; mientras que para R la magnitud estuvo entre 0,05-0,08 aplicando LRbin, TRbin, y LR4. El año explicó entre 34% y 41% de la variabilidad observada en T, y entre 10% y 17% para R. El efecto propietario varió entre 4% y 13% para T, y en un rango de 6% a 12% para R. El jinete explicó para la mayoría de los modelos, entre 1% y 2% de las diferencias observadas en T o R, excepto para THL (9-11%). El efecto del linaje maternal varió 1% y 2% de las diferencias observadas en T o R, excepto para THL (9%). El año fue el principal ambiental factor que afectó el desempeño. La magnitud de las heredabilidades obtenidas para T y R denota la existencia de variabilidad genética aditiva para ambos caracteres en la población, lo que permite en parte, su mejora genética mediante la selección. El modelo (THL) demostró ser diferente respecto al resto de las metodologías planteadas. La Marcha dista de cumplir con los objetivos propuestos en una prueba de comportamiento. Para incrementar la precisión en la selección para pruebas de resistencia como la Marcha, se requiere la búsqueda de características que pudieran estar correlacionadas genéticamente al desempeño en la prueba.

**Palabras clave:** heredabilidad, resistencia, caballo, Criollo



## SUMMARY

The main goal was to identify and quantify genetic (additive and maternal lineage) and environmental factors (year, owner, and rider) which affect performance in a well-known endurance trial -“Marcha Funcional” for Criollo horses in Uruguay. Additionally, alternative models were applied to consider the censored nature of performance records. Single records of racing time (T) and ranking (R) from 1236 competitors, and a pedigree file of 6184 animals were used to estimate heritabilities for T and R. For T, three models were proposed: a) to assign different penalty values for non-observed T records (PEN); b) to fit a model with normal censored distribution for T (CEN); c) to fit a stochastic censoring bivariate model between R and T (THL). For R, three models were proposed: a) a linear model for R regarded as binary (LRbin); b) a linear model for R regarded as a four-level trait (LR4); c) a binary threshold univariate model (TRbin). Heritability estimates were low to moderate, ranging from 0.07 to 0.14 for PEN 10%, CEN, and THL models; whereas for R values ranged from 0.05 to 0.08 for LRbin, TRbin, and LR4. The year effect explained between 34%-41% of the differences observed in T, whereas for R it accounted between 10% and 17%. For T, the owner effect explained between 4% and 13% of the variability of performance, whereas for R values ranged from 6% to 12%. The rider effect generally explained between 1% and 2% of the differences observed in T or R except for THL (9-11%). The maternal lineage effect explained between 1% and 2% of the observed differences for T or R under the univariate models, and it accounted for a 9% under THL. Year was the major non-genetic effect which affects variability of performance in the “Marcha”. Heritability estimates for both T and R showed that additive variability may help to partly improve those traits by selection. The THL model showed a different approach to estimate genetic parameters. The “Marcha” does not appear to be regarded as a performance testing of individuals. It is necessary to look for other traits genetically correlated to performance, to help improve accuracy of selection.

**Keywords:** heritability, endurance, horse, Criollo

## **1. INTRODUCCIÓN**

### **1.1. IMPORTANCIA DEL SECTOR EQUINO**

El sector equino ha jugado históricamente un rol preponderante para el hombre, sirviendo como sostén a sus actividades, tales como bélicas, de transporte, ganaderas y en forma creciente a las deportivas, de esparcimiento y con fines terapéuticos (Bowling y Ruvinsky, 2000; MGAP, 2003). En relación a otras especies domésticas los trabajos de investigación en el área del mejoramiento genético han sido de menor cuantía (Tolley *et al.*, 1985); no obstante, desde la última década ha aumentado el interés por el desarrollo de planes de selección para el progreso genético en diversas características (Árnason y Van Vleck, 2000).

En el Uruguay las cifras revelan que existen 400 mil equinos en el país, siendo más del 90% destinados a tareas de campo, mientras que el resto es representado entre otros por equinos de deporte (Gil *et al.*, 2009). La raza equina Criolla forma parte del acervo cultural del país al ser declarada “Patrimonio Cultural Intangible” del Uruguay (Assunção y Vila, 2005). Además es un recurso zoogenético regional utilizado en sistemas productivos ganaderos y más recientemente en deportes ecuestres como el enduro y pruebas de rienda. Sin embargo, existe en la raza una prueba de larga tradición denominada “Marcha Funcional de Criollos” surgida como prueba de comportamiento desde los inicios de la Sociedad de Criadores. La Marcha es una prueba de resistencia que ha mantenido su esencia desde su creación buscando evaluar la resistencia, capacidad de recuperación y rusticidad de los equinos. El concepto de rusticidad puede tener varias acepciones como ser la capacidad de maximizar el uso de nutrientes a partir de cualquier fuente de alimento; la capacidad de soportar la monta con una menor incidencia de lesiones; y de forma más genérica la capacidad de adaptarse a las condiciones ambientales del medio en el que se está inserto (Dowdall, 1982). El mismo autor definió la resistencia vinculada a la prueba como la aptitud para sobreponerse a la fatiga y poder culminar la “Marcha” luego de imponerse a todas sus exigencias. Finalmente el poder de recuperación en este tipo

de disciplinas de largo aliento se vincula a la rapidez con el que un individuo retorna a sus niveles fisiológicos de reposo o basales luego del ejercicio, y es medido básicamente a través de la frecuencia cardíaca y respiratoria durante la inspección veterinaria al finalizar cada etapa (Peyrallo, 2000; Dowdall, 1982).

## **1.2. VARIABLES DE RESPUESTA UTILIZADAS PARA EVALUAR EL DESEMPEÑO**

Entre las variables más utilizadas para medir el desempeño se destaca el tiempo final de carrera (T), orden de llegada o ranking (R), velocidad, ganancias y score de puntuación morfológica y funcional. Las relacionadas al tiempo tienen una larga tradición en Pura Sangre, Cuarto de Milla y Trotones, tales como mejor tiempo en la vida deportiva, tiempo promedio y el mejor registro de tiempo en el año (Hintz, 1980; Ricard, 1998). La aplicación de transformaciones de tiempo en base a logaritmos fue sugerida por Árnason (1994) para ajustar su distribución lo más próximo a la normal y recomendada para la predicción de la tasa de progreso genético. Según Thuneberg-Selonen *et al.* (2001), el uso de registro único de tiempo de carrera por animal es preferible a la incorporación de varios registros. La razón detrás de esta afirmación es la simplificación de las estimaciones y que existe una misma base genética entre los registros. El orden de llegada o ranking se refiere a la ubicación final de los animales en la prueba y es otra alternativa importante para evaluar su actuación desde el punto de vista genético. Se han propuesto varias transformaciones, como la raíz cuadrada del ranking (Jaitner *et al.*, 1994) y la adjudicación de un valor diferencial en términos monetarios acorde al puesto final (Tavernier, 1991).

En competencias de carrera donde el éxito de un animal se basa en producir el menor registro de T, la velocidad es una cualidad apreciable; sin embargo no siempre está asociada a un éxito garantizado, ya que existen otros factores que interactúan con la aptitud del propio animal (Tolley *et al.*, 1985).

Otros posibles criterios para evaluar el desempeño son las ganancias en premios (base monetaria) obtenidas a lo largo de un período determinado (anuales o durante la vida deportiva), y también fueron documentadas sus transformaciones bajo la forma de logaritmos o raíces cuadráticas en caballos de salto (Hintz, 1980) y en Trotones (Pösö *et al.*, 1994). También se emplea el score obtenido en competencias de doma clásica (Stewart *et al.*, 2010).

La capacidad aeróbica es muy importante en pruebas de resistencia (Jones, 1989), y está en parte explicada por los genes mitocondriales que están involucrados en el metabolismo de respiración celular. La herencia del componente genético mitocondrial proviene por herencia materna (Lynch y Walsh, 1998), y se conoce como el efecto genético maternal de origen citoplasmático (linaje maternal). Es por esto que se decidió incluir el efecto del linaje maternal en el análisis.

### **1.3. EFECTOS AMBIENTALES SOBRE EL DESEMPEÑO**

Entre los efectos ambientales descritos que influyen sobre el rendimiento de los equinos, se citan el sexo, edad, año de nacimiento y ubicación del evento (Viklund, 2010). La citada autora sostuvo la importancia de incluirlos en el modelo para un mejor ajuste de las estimaciones, pero su inclusión depende del tipo de competición. También se destacó la consideración del grupo contemporáneo para explicar la variabilidad en el desempeño (Villela *et al.*, 2002). El efecto jinete (Röhe *et al.*, 2001), la cabaña de origen (Ekiz y Kocak, 2005), el tipo de pista (Oki y Sasaki, 1996) y la distancia recorrida (Mota *et al.*, 2005) son otros factores reportados que inciden en el comportamiento de los animales en competencia.

La valoración genética del desempeño a partir de registros individuales de cada competencia permite considerar los efectos ambientales propios de cada evento (por ejemplo: efecto de carrera y jinete) y también realizar un análisis genético más adecuado del desempeño mediante el R en la prueba (Bugislaus *et al.*, 2002; Klemetsdal, 1990). Dichos autores destacaron la preferencia en el uso de registros

individuales de competencia por sobre los que resumen el desempeño a lo largo de un período determinado.

El grupo disciplinario de Mejoramiento genético de Facultad de Agronomía (UdelaR) en el marco de un convenio de trabajo con la Sociedad de Criadores de Caballos Criollos del Uruguay desde el 2009, realizó un estudio preliminar de la influencia de los efectos ambientales registrados sobre los participantes de las Marchas de Criollos (López Correa *et al.*, 2010a,b). Los padrillos presentaron un peor desempeño en comparación a las yeguas y machos castrados. Además, si bien no hubo diferencias entre las categorías de edad (mayores y menores de 7 años) utilizadas en la Marcha, el efecto de la edad fue importante. Luego de agrupar las categorías de edad en tres clases, los menores de 10 años tuvieron un mejor desempeño, seguidos de los de 10 años, mientras que, los de peor desempeño fueron los mayores a 10 años. La diferencia entre el grupo de 10 años y el mayor a 10 años no fue estadísticamente significativa. El desempeño también fue diferente para los distintos años de marcha.

#### **1.4. PARÁMETROS GENÉTICOS DE CARACTERÍSTICAS RELACIONADAS AL DESEMPEÑO**

Las estimaciones de parámetros genéticos relacionados al desempeño en pruebas ecuestres varían según el modelo estadístico empleado, la característica, la cantidad y calidad de la información (Ricard *et al.*, 2000). Las heredabilidades reportadas de T fueron moderadas a bajas, principalmente en Pura Sangre, en el orden de 0.1 a 0.2 (Ricard *et al.*, 2000) sugiriéndose una limitante fisiológica al desempeño (Langlois, 1996). En cambio, la heredabilidad reportada para tiempo en trotones estuvo entre 0.11 y 0.45 (Hintz, 1980; Ricard *et al.*, 2000). En otro estudio con dos razas de caballos trotones, Thuneberg-Selonen *et al.* (2001) obtuvieron valores de heredabilidad para T de 0.26 y 0.27.

En su revisión, Ricard *et al.* (2000) señalaron estimaciones de heredabilidad de R entre 0.05 y 0.25 para caballos de salto y doma clásica. En pruebas de resistencia en Francia (85-160 km) se obtuvieron valores de 0.10 para esta característica (Ricard y Touvais, 2007). La correlación estimada entre T y R fue elevada ( $r=0.99$ ) para Cuarto de Milla en Brasil según Villela *et al.* (2002), señalando que animales con un destacado mérito genético aditivo para T también lo poseen para R. En otro estudio, se obtuvo una alta correlación ( $r=0.75-0.8$ ) entre el R y el T tomado como desvío del tiempo del ganador o del promedio del grupo contemporáneo (Tolley *et al.* 1985). En pruebas de resistencia, Ricard y Touvais (2007) hallaron una alta correlación entre velocidad y finalista (binaria) en el orden de 0.87.

En la población de caballos Criollos existe poca información de la variabilidad genética existente y a excepción de la heredabilidad inicialmente reportada para T (0,18) por López Correa *et al.*(2011) no se han hallado antecedentes similares.

En el Cuadro 1 se resumen los valores de heredabilidad de las principales variables de respuesta utilizadas para evaluar genéticamente el desempeño según la disciplina ecuestre. De las variables citadas, las que más se adaptan a las condiciones de nuestro estudio son T y R.

### Cuadro 1.

Estimaciones de heredabilidad de variables de desempeño

<b>Variable</b>	<b>h<sup>2</sup></b>	<b>Referencias</b>
<u>Competencias de velocidad</u>		
	0,04-0,29	Mota <i>et al.</i> (2005)
<b>Tiempo</b>	0,17	Villela <i>et al.</i> (2002)
	0,29-0,49	Ekiz <i>et al.</i> (2005)
<b>Mejor Tiempo</b>	0,28-0,50	Ojala <i>et al.</i> (1986)
<b>Tiempo</b> promedio	0,28-0,41	Minkema (1975)
	0,13	Villela <i>et al.</i> (2002)
<b>Ranking</b>	0,06-0,16	Sobczyńska (2006)
<b>Velocidad</b>	0,26	Ricard y Touvais (2007)
<u>Competencias de salto</u>		
$\sqrt{\text{Ranking}}$	0,05	Ricard <i>et al.</i> (2000)
<b>Logaritmo de ganancias</b>	0,27	Tavernier (1992)
<b>Logaritmo de puntos adjudicado a Ranking</b>	0,32	Foran <i>et al.</i> (1994)
<u>Doma clásica</u>		
<b>Score</b>	0,11-0,15	Viklund <i>et al.</i> (2010)
<b>Mayor nivel alcanzado</b>	0,11	Huizinga y van der Meij (1989)

## **1.5. MODELOS DE ANÁLISIS UTILIZADOS PARA EVALUAR EL DESEMPEÑO**

En el caso de equinos se pretende evaluar genéticamente su desempeño en competencia, pero existen animales que no llegan a completar la prueba y abandonan la misma. Varias estrategias se han reportado para encarar este problema. Una de ellas es la no inclusión de los individuos que abandonan en el análisis (Ekiz y Kocak, 2005), lo cual introduce sesgo en las estimaciones (Klemetsdal, 1992). Las características de tipo censurado (registro no observado), llevan a la pérdida de información, pudiendo generar importantes deficiencias en las estimaciones en el caso de no tomar en cuenta este aspecto al momento del análisis (Sorensen *et al.*, 1998; Urioste *et al.*, 2007a).

Una forma de incorporar los animales sin la variable de respuesta observada es asumiendo la existencia de datos censurados y aplicando la metodología adecuada a esta estructura de datos. En los modelos de regresión censurada o Tobit, el rango de la variable dependiente está restringida de alguna forma (Amemiya, 1984). Sin embargo, a diferencia del modelo de regresión por truncamiento, los valores observados en la variable dependiente no provienen de una muestra truncada de antemano. La censura ocurre porque no se dispone de información sobre algunos registros de la variable respuesta pero todos los datos de la muestra observados se incorporan al análisis (Millones, 2003).

En el área de la reproducción en ganado de carne se utilizó esta metodología para la incorporación de las vacas no paridas al análisis (Donoghue *et al.*, 2004; Urioste *et al.*, 2007b). Asumiendo para los individuos con registro de días al parto una distribución normal y truncada, específica de cada grupo contemporáneo, obtuvieron en forma aleatoria un valor proyectado de parición para cada una de las vacas con dato censurado. En este caso se aplicó una censura a la derecha o superior (Amemiya, 1984) debido a que un individuo con registro censurado no puede recibir un día de parto menor al de alguna vaca con registro de parición observado y



perteneciente a ese mismo grupo contemporáneo. El valor adjudicado a cada registro censurado depende de los efectos fijos considerados, las varianzas así como del parentesco entre los participantes del mismo grupo contemporáneo (Donoghue *et al.*, 2004; Legarra *et al.*, 2011). En caballos de equitación, Ricard y Fournet-Hanocq (1997) incluyeron en la evaluación del largo de vida competitiva registros de animales con dato no observado mediante un modelo de datos censurados.

Una alternativa sencilla y fácil de instrumentar en evaluaciones genéticas para considerar la censura en los datos es a través de la penalización arbitraria de los registros censurados. Se han encontrado antecedentes de este enfoque, aplicado al tratamiento de variables reproductivas en ganado de carne. Johnston y Bunter (1996) propusieron la incorporación de vacas no paridas al análisis de fertilidad agregándoles al último valor obtenido en la característica días al parto un valor constante (21 días), suponiendo que hubieran parido si permanecieran un ciclo estral más con el toro. En equinos Pura Sangre de Carrera, Martin *et al.* (1996) analizaron genéticamente el desempeño incluyendo también los participantes sin tiempo registrado. A éstos les adjudicó un tiempo ficticio conformado por el tiempo final del ganador sumado a los cuerpos de ventaja que los separó del mismo, expresado en segundos.

Por otro lado, el modelo umbral también provee de una metodología para analizar características de tipo censurado (Gianola, 1982; Gianola y Foulley, 1983). Se supone que la expresión fenotípica de una variable categórica observable (O) está dada por una segunda variable, a menudo llamada “liability” (I), continua subyacente, no observable y de distribución normal. El pasaje de determinado umbral en la característica I va a generar las distintas clases (k) de fenotipos observados en cada uno de los participantes para la característica O. La función de distribución normal estándar acumulada  $\Phi(k)$  determina el área bajo la curva de distribución normal hasta incluir la  $k$ -ésima clase. Debido a la posible existencia de  $m$  clases,  $\Phi(k)$  es igual a 1, cuando la  $k$ -ésima clase es igual al número total de clases  $m$ . En base a la distribución normal asumida para la escala subyacente, la  $P(k)$  es la probabilidad de

observar el fenotipo dado por la clase  $k$ , es decir que, es la probabilidad de observar un fenotipo entre los umbrales establecidos por la clase  $k$ . Entonces, según lo señala Mrode (2005), la  $P(k)$  se puede calcular a partir de los umbrales que definen la categoría  $k$ ,  $P(k) = \Phi_{t_k} - \Phi_{t_{(k-1)}}$ . En caballos de salto, Tavernier (1990) aplicó esta metodología para la estimación de parámetros genéticos y componentes de varianza en la característica ranking.

Otra forma de incluir en el análisis los animales con dato no observado es a través de un modelo umbral lineal bivariado (Foulley *et al.*, 1983; Árnason, 1999), en la cual la variable de respuesta es observada solamente si el valor de una segunda variable, no observada pero correlacionada a la anterior, sobrepasa determinado umbral. Este tipo de modelos fueron tratados por Foulley (2004), quien los llamó “modelos estocásticos censurados” o modelos Tobit II. Según Foulley (2004), la censura es controlada por una variable  $w_1 = \{w_{1i}\}$  que no es observada directamente sino que a través de un indicador binario ( $y_{1i} = 0,1$ ) condiciona la ocurrencia de la variable respuesta  $w_2 = \{w_{2ij}\}$ ; donde el subíndice “ $i$ ” corresponde a la unidad experimental o el individuo en nuestro caso, y el subíndice “ $j$ ” es la medida registrada en dicho individuo. La ocurrencia de la variable respuesta se ve condicionada de la siguiente forma:  $w_{2ij}$  es observada efectivamente como  $y_{2ij}$  si  $w_{1i}$  sobrepasa determinado umbral  $c$  ( $w_{1i} > c$ ) y  $w_{2ij}$  no es observado cuando  $w_{1i}$  no sobrepasa dicho umbral  $c$  ( $w_{1i} \leq c$ ).

Se asume entonces que una característica es censurada por una segunda variable correlacionada a ésta, y los registros ausentes en la variable censurada se consideran faltantes en el análisis. Urioste *et al.* (2007b) aplicaron esta metodología en ganado de carne, definiendo el “día de parto” como una variable censurada por otra, la binaria “éxito al parto”.

En caballos de enduro, Ricard y Touvais (2007) consideraron la característica finalista como binaria (1=completa la prueba, 0 = abandona). De acuerdo a los autores, se la definió a dicha variable como continua por dos razones: a) porque utilizó un modelo mixto animal y b) porque era poco aplicable un modelo umbral para estimar el efecto de carrera basado en un reducido número de participantes (16-18).

## **1.6. CARACTERÍSTICAS DE LA MARCHA FUNCIONAL DE CRIOLLOS**

La Marcha no tiene equivalentes exactos en otras partes del mundo, por lo que es necesario un dominio profundo de sus características. Tiene una duración de 15 días y se recorre una distancia de 750 km, dividida en etapas de distinta intensidad, entre la mañana y la tarde. Previo al inicio de la prueba, los animales permanecen juntos en un mismo potrero durante un mes, etapa denominada de “concentración”, la cual busca uniformizar el ambiente pre-competencia. El cometido es asemejar el trabajo y las condiciones a la que estaban sometidos diariamente los equinos en los establecimientos de nuestro país. Es por esto que el abrigo, la dieta y agua depende de lo que pueda proporcionarles naturalmente el potrero al que son llevados todos los animales, durante la concentración y la Marcha. Luego de cada etapa, los equinos vuelven al mismo potrero y no tienen contacto con el jinete hasta el día siguiente. El cuidado y manejo sanitario es el mismo para todos los participantes y no está permitido el uso de medicamentos, excepto la aplicación de ungüento para alguna herida o baños de agua para refrigerarlos al final de cada etapa. Los animales participantes se clasifican de acuerdo a su edad en mayores y menores de 7 años, y de acuerdo al sexo en yeguas, machos enteros y castrados.

La prueba se corre anualmente y consta de etapas con tiempo regulado, semirregulado, y libre. Las etapas reguladas (días 1 a 5 y 11) se consideran de acondicionamiento, y se caracterizan por un único tiempo de arribo computable (tiempo máximo), por lo que animales que llegan antes no sacarán ventaja en la competencia ya que se le computará el tiempo máximo. En las etapas semirreguladas

(días 6 a 8 y 14) consideradas de desgaste, se establece un tiempo mínimo y máximo para que los participantes arriben. En caso de llegar antes de lo exigido se les computa el tiempo mínimo y si se sitúan entre el tiempo mínimo y máximo se les computa el tiempo real. En las etapas libres (días 12, 13 y 15) los individuos solo tienen un tiempo máximo de llegada, pudiendo así imponer un ritmo más exigente sin limitaciones de tiempo mínimo. Todo individuo con un tiempo superior al máximo estipulado en cualquier etapa queda descalificado. El tiempo máximo está establecido para cada etapa y es aplicable a todos los competidores por igual. Existe una jornada de descanso al día 9 de la Marcha. Al final de la prueba, habrá un ganador por cada categoría de edad y corresponderá a los individuos con menor tiempo final (T) acumulado a lo largo de la competencia. Adicionalmente, los participantes se clasifican en tres tipos de finalista (F) dentro de cada categoría de edad:

- A: lo integran, junto al ganador de la prueba, los participantes cuyo tiempo final acumulado se ubica no más allá de un 0,5% del tiempo del ganador de la categoría.
- B: los animales con un tiempo final total entre un 0,5% y 5% del tiempo del ganador de la categoría.
- C: los participantes cuyo tiempo total excede en más de 5% el tiempo del ganador de la categoría.

En el Cuadro 2 se presenta la distribución de animales según F.

### **Cuadro 2**

Total de animales según F

<b>Tipo de finalista</b>	<b>Total de registros (%)</b>
<b>1</b>	99 (8%)
<b>2</b>	448 (36%)
<b>3</b>	178 (15%)
<b>4</b>	511 (41%)

1: finalista A; 2: finalista B; 3: finalista C y 4: abandono

En el Cuadro 3 se presenta un resumen de la variable T.

### **Cuadro 3**

Resumen descriptivo de T (minutos)

	<b>T*</b>
<b>Mínimo</b>	4059
<b>1er. Cuartil</b>	4171
<b>Media</b>	4318
<b>Mediana</b>	4265
<b>3er. Cuartil</b>	4420
<b>Máximo</b>	5140

\*Se excluyen registros de abandono

En el Cuadro 4 se resume el desempeño de individuos que compitieron en la Marcha y que luego fueron utilizados como padres o madres de competidores. De un total de 491 padres de competidores solamente 30 tuvieron una participación previa en la Marcha, mientras que de 952 madres de competidores, 152 de ellas también obtuvieron anteriormente un registro de desempeño en la prueba.

#### **Cuadro 4**

Clasificación de padres (madres) competidores (as)  
según tipo de finalista (F)

	<b>Tipo de Finalista</b>				<b>Total</b>
	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	
Nº de Padres competidores	1	4	6	19	<b>30</b>
Nº de Madres competidoras	26	57	19	50	<b>152</b>

1: finalista A; 2: finalista B; 3: finalista C y 4: abandono

La dificultad de medición o la falta de un registro sistemático a lo largo de las sucesivas “Marchas” no han permitido una evaluación directa de las tres cualidades que se buscan destacar en la prueba (rusticidad, capacidad de recuperación y resistencia). Por tanto, se procuró obtener una medida indirecta mediante las variables de desempeño tiempo final acumulado y las que puedan derivar del ranking final como tipo de finalista.

#### **1.7. RELEVANCIA DE LA PROPUESTA, HIPÓTESIS Y OBJETIVOS**

La información proveniente de competencias es una herramienta importante para las evaluaciones genéticas de los equinos en distintos deportes ecuestres como salto (Tavernier, 1990) y carreras de Pura Sangre y Cuarto de Milla (Villela *et al.*, 2002; Taveira *et al.*, 2004). Sin embargo, existen escasos antecedentes de estudio genético del desempeño en pruebas de resistencia (Ricard y Touvais, 2007). A pesar de ser la raza Criolla la mayoritaria del país (Gil *et al.*, 2009) y destacarse por su versatilidad, previamente ya se reportaba la ausencia de un programa de mejoramiento genético en la raza (Vila *et al.*, 1997), situación que permanece aún incambiada. Este aspecto es de gran interés para la Sociedad de Criadores, lo cual ha servido de base para el establecimiento de convenios de cooperación. Uno de los requisitos de cualquier programa de mejora es tener conocimiento de la variabilidad genética existente en las características de interés.

Dado el marco restringido que impone una tesis de maestría, el estudio pretende centrarse en la estimación de parámetros genéticos (heredabilidad) que contemplen el carácter a menudo censurado de la información presente. Adicionalmente, es relevante consolidar el proceso ya iniciado de caracterización genética de la población Criolla para diversas variables que puedan resultar de eventual interés (López Correa *et al.*, 2011).

### **1.7.1. Hipótesis planteada**

Existe tanto variabilidad genética como ambiental en las características de desempeño de caballos Criollos registradas en las pruebas de resistencias.

### **1.7.2. Objetivos generales**

Caracterizar los componentes genéticos y ambientales que explican el desempeño en la población de Criollos participantes de la Marcha funcional, tomando en cuenta los efectos de censura en los datos a disposición.

### **1.7.3. Objetivos específicos**

- Estimar la heredabilidad entre las variables de desempeño (tiempo final y ranking) bajo distintos modelos alternativos que consideren la alta proporción de datos de abandono en los competidores.
- Estimar la variabilidad observada en tiempo final y ranking atribuida al componente genético debido al linaje maternal.
- Estimar la variabilidad observada en tiempo final y ranking atribuida al componente no genético debido al efecto año, propietario, y jinete.

## **2. GENETIC AND ENVIRONMENTAL PARAMETERS OF PERFORMANCE IN CRIOLLO HORSES COMPETING IN ENDURANCE TRIALS**

### **2.1. SUMMARY**

The main goal was to identify and quantify genetic (additive and maternal lineage) and environmental factors (year, owner, and rider), which affect performance in a well-known endurance trial -“Marcha Funcional” for Criollo horses in Uruguay. Alternative models were applied to consider the censored nature of performance records. Single records of racing time (T) and ranking (R) from 1236 competitors, obtained from 1979 to 2012, and a pedigree file of 6184 animals were used to estimate heritabilities for T and R. For T, three models were proposed: a) to assign different penalty values for non-observed T records (PEN); b) to fit a model with normal censored distribution for T (CEN); c) to fit a stochastic censoring bivariate model between R and T (THL). For R, three models were proposed: a) a linear model for R regarded as binary (LRbin); b) a linear model for R regarded as a four-level trait (LR4); c) a binary threshold univariate model (TRbin). Heritability estimates were low to moderate, ranging from 0.07 to 0.14 for PEN 10%, CEN, and THL models. For R, values ranged from 0.05 to 0.08 for LRbin, TRbin, and LR4. The year effect explained between 34 to 41% of the differences observed in T, whereas for R it accounted between 10% and 17%. For **T**, the owner effect explained between 4% and 13% of the variability of performance, whereas for **R** values ranged from 6% to 12%. The rider effect generally explained between 1% and 2% of the differences observed in T or R except for THL (9-11%). The maternal lineage effect explained between 1% and 2% of the observed differences for T and R under the univariate models, and it accounted for a 9% under THL. The year effect was the major environmental effect affecting performance. The CEN in comparison to PEN 10% is suggested from a conceptual basis as the best model in order to fit censored records. THL showed the highest  $h^2$  estimates for T and R, being able to account for a greater genetic variability of performance.

**Keywords:** heritability, endurance, horse, Criollo



## 2.2. RESUMEN

El principal objetivo fue identificar y cuantificar componentes genéticos (aditivos y linaje maternal) y no genéticos (año, propietario y jinete) que afectan el desempeño en la reconocida prueba de resistencia denominada “Marcha Funcional” de caballos Criollos en Uruguay. Se aplicaron diversos modelos para la inclusión de registros de abandono en el análisis. Se dispuso de 1236 registros individuales de tiempo final (T) y ranking (R), obtenidos entre 1979-2012, y un pedigrí de 6184 animales para la estimación de heredabilidad ( $h^2$ ) de T y R. Se propusieron tres modelos para T: a) asignando valores de penalización para registros sin T observado (PEN); b) ajuste de un modelo de distribución normal censurado (CEN); c) ajuste de un modelo con censura estocástica bivariado entre T y R (THL). Se aplicaron tres modelos univariados para R: a) lineal, definiendo R como binario (LRbin); b) lineal, clasificando R en cuatro clases (LR4); c) umbral con R binario (TRbin). La  $h^2$  fue baja a moderada con valores entre 0.07 y 0.14 para PEN 10%, CEN, y THL; mientras que para R la magnitud estuvo entre 0.05-0.08 aplicando LRbin, TRbin, y LR4. El año explicó entre 34% y 41% de la variabilidad observada en T, y entre 10% y 17% para R. El efecto propietario varió entre 4% y 13% para T, y en un rango de 6% a 12% para R. El jinete explicó para la mayoría de los modelos, entre uno 1% y 2% de las diferencias observadas en T o R, excepto para THL (9-11%). El efecto del linaje maternal varió 1% y 2% de las diferencias observadas en T o R, excepto para THL (9%). El año fue el principal ambiental que afectó el desempeño. El modelo CEN con respecto a PEN 10%, se propone a priori como el modelo conceptualmente más adecuado para incorporar datos censurados. El modelo THL produjo la mayor  $h^2$  en T y R, siendo capaz de capturar una mayor variabilidad genética del desempeño.

**Palabras clave:** heredabilidad, resistencia, caballo, Criollo

### 2.3. INTRODUCTION<sup>1</sup>

The horse has been historically related to mankind ever since its domestication, playing a vital role in warfare, transport and agricultural activities (Ducro, 2011). Recently, there has been a growing interest in developing genetic breeding plans for several traits for the equine species (Árnason and Van Vleck, 2000).

The Criollo horse is the major breed in Uruguay. It is a direct descendant of the Andalusian horses that were introduced by the Spanish conquerors, and since then it has evolved through three hundred years of natural selection (Gil *et al.*, 2009; Vila *et al.*, 1997). It is a genetic resource well known for its versatility, which helps to deal with farm activities, and more recently takes part in equestrian competitions such as reining and endurance (Vila *et al.*, 1997). Moreover, there is a traditional long lasting competition called “Marcha Funcional” which takes place once a year, and is completed during a fortnight after a 750 km ride. Selection could be a way of improving endurance characteristics of the Criollo horse. However, there is a lack of information about additive genetic variability of performance in the “Marcha” which is defined by time (T) and rank related traits (R). Similarly, international reports on genetic parameter estimation of performance for low intensity long lasting trials are scarce (Ricard and Touvais, 2007). In addition, mitochondrial genes, known for being maternally inherited (Lynch and Walsh, 1998) and to intervene in cellular respiration processes, have been associated with racing performance in Thoroughbreds (Harrison and Turrion-Gomez; 2006, Langlois, 1996). Thus, it could be important to include this effect for explaining total genetic variability in performance in long distance races where aerobic capacity plays a key role (Jones, 1989).

---

<sup>1</sup> El presente artículo pretende ser publicado en la revista *Livestock Science* ([www.elsevier.com](http://www.elsevier.com))

Analysis should also account for environmental factors such as contemporary group, trainer and rider effects, which have also proved to be important to explain differences in performance for racing traits (Mota *et al.*, 2005; Ricard *et al.*, 2000)

Low intensity long lasting trials are physically very demanding, and therefore an important proportion of animals do not finish the competition (Bergero *et al.*, 2005; Burger and Dollinger, 1998). Similar results are found in the “Marcha”, with 40% of equines that on average abandon the event every year. It has been suggested that animals without a performance record should be included in the analysis in order to avoid bias in genetic parameter estimation (Klemetsdal, 1992). Several strategies have been reported to include animals without a performance record in the analysis. For time traits, body lengths behind the winner were used to consider non-winning Thoroughbred horses (Martin *et al.*, 1996). In beef cattle, studies on reproductive traits added a penalty value (Johnston and Bunter, 1996) or randomly assigned a phenotype value (Donoghue *et al.* 2004) to include censored (not observed) records. Another approach is fitting a bivariate mixed linear model under stochastic censoring (Foulley *et al.*, 1983; Foulley, 2004) between a binary and a continuous trait, where the latter one is observed (e.g.: time trait) only if the binary trait (e.g.: rank related trait) lies under a given category. Árnason (1999), analysing the genetic performance of Swedish Standardbred trotters, fitted a bivariate model between racing status (binary trait) and best racing time (linear trait), regarding as missing the latter trait if animals did not have an observed record. As for rank related traits in equestrian activities, linear or threshold traits have been fitted (Tavernier, 1991).

The objectives of this paper were: (i) to quantify the genetic and environmental factors that affect performance in the “Marcha” obtaining heritability estimates of time and rank related traits under alternative models, (ii) to discuss the most appropriate performance trait to describe genetic merit in the “Marcha”. Genetic factors included additive, and maternal lineage effects; environmental components included year, owner, and rider. Model comparison will be addressed in a separate study.

## 2.4. MATERIALS AND METHODS

### 2.4.1. The “Marcha Funcional”

The “Marcha” is a 14 day-long resistance race (except for a day of rest on the ninth day of competition), and is mostly divided in morning and afternoon stages, with a minimum of 35 km/day and a maximum 80 km/day. The stages are grouped into three levels of increasing intensity: (i) a regulated phase (a unique time of arrival), (ii) a semi regulated phase (minimum and maximum time of arrival), and animals that arrive earlier than the minimum time required will have a computed time as if they have completed the stage at the minimum time, (iii) the “free” phase (only a maximum time of arrival). The equines that participate are classified into two age groups, animals younger and older than 7 years old. Although they compete in the same race the animals are classified according to their age category.

This event is similar to other endurance trials worldwide; however, it has its own particular features (Verocay, 1999). Firstly, 30 days before the competition, horses are gathered in the same paddock trying to equate their different physical and nutritional status, and then after each stage are managed together, except for stallions in a paddock apart. Secondly, food, water, and shelter are the same for all horses and depend on the conditions provided by nature. Thirdly, no medical treatment is allowed during the course except for foot baths and ointments.

### 2.4.2. Data

The present study considered two performance traits; racing time (**T**) and ranking (**R**), where **T** was a continuous variable measured in minutes that accounted for the accumulated final time obtained throughout the Marcha by each competitor, and **R** reflected the placing of the horses at the end of the competition. The latter was classified in two ways, as a four level (**R4**) or as a binary trait (**Rbin**). The former definition grouped animals that finished the race according to the regulations of the

“Marcha” into the following categories: (1) animals with **T** less or equal than 0.5% relative to winner’s time (includes winner); (2) animals with **T** between 0.5% and 5% relative to winner’s time; (3) animals with **T** greater than 5% relative to winner’s time. We added a fourth group (4) which included the animals that started but abandoned competition. **Rbin** grouped competitors into those which succeeded or failed to complete the race, i.e. finalists and non finalists.

The performance file contained 1236 records from horses that participated in the “Marcha” between 1979 and 2012. Each individual had a single record for each trait, **T** and **R**. In case of horses which took part in several trials (4% of animals), only the first record was considered in the analysis. Animals that, for whatever reason, could not start the race and those with no reliable identity were excluded from the analysis.

The competitors were classified into different sex and age groups (Table 1). In a preliminary analysis, no differences were found in performance between the two age categories defined in the “Marcha”. Therefore, later analyses were carried out to determine whether the age should be included in the model. Eventually, according to differences in performance, two distinct age groups could be clearly defined: (i) animals equal to or less than 9 years old, and (ii) animals older than 9 years old.

**Table 1**

Age categories (years) and sex for animals included in the data file

Age	Sex			Total
	Mares	Stallions	Geldings	
≤9	858	53	43	954
>9	253	9	20	282
<b>Total</b>	<b>1111</b>	<b>62</b>	<b>63</b>	<b>1236</b>

Table 2 shows a descriptive summary of the performance file. Regarding **R**, the data consisted of 725 animals that completed the race, and specifically for **R4** the ones that ended the competition were distributed in 99, 448 and 178 animals, for categories 1, 2, and 3, respectively.

**Table 2**

Descriptive statistics summary of the performance file (range)

---

Number of competitors	<b>1236</b>
Number of horses that abandoned	<b>511</b>
Average number of horses per race	<b>37</b> (17-61)
Average racing time (minutes)	<b>4318</b> (4059-5140)
Average number of horses per owner	<b>5</b> (1-80)
Average number of horses per rider	<b>2</b> (1-27)

---

**2.4.3. Year**

The year effect was defined as the year of competition. The regulations of the “Marcha” varied over three distinct periods (1979-1985, 1986-1992, 1993-2012). Regulations primarily differed by the minimum weight allowed to the jockey (including harness and reins): Regulations 1: 100 kg for both age categories (younger and older than 7 years old); Regulations 2: 95 and 100 kg for younger and older than 7 year-old categories, respectively; Regulations 3: 95 kg for both age categories. So the year effect was treated as nested within the regulations effect. The mean number of competitors was 37 (Table 2). The data analysis revealed that a high proportion of equines abandoned, ranging from 17% (5/30) to 78% (14/18) depending on the years.

**2.4.4. Owner**

By identifying the owner of the horse in the competition we tried to capture the trainer effect prior to competition. Forty two percent (93/231) of owners had a single record.

#### **2.4.5. Rider**

The rider effect was estimated from a subset of the equines included in the performance file (885/1236) due to missing identity of some riders. The riders known were grouped into 392 distinct individuals. Sixty one percent (239/392) had a single race record.

#### **2.4.6. Pedigree file**

The pedigree file consisted of 6184 individuals and it was created by tracing back the competitors' ancestors. Pedigree completeness gave on average 97% up to the third ancestral generation, and was computed using the software ENDOG (v4.8, Gutiérrez and Goyache, 2005). A summary of the pedigree related to competitors is shown in Table 3. Briefly, 16 sires had 10 or more competitors (213 horses), and only 3 dams had five or more competitors (16 horses).

#### **2.4.7. Maternal lineage effect**

For each competitor in the performance file, their maternal ancestors were traced back in the pedigree file until the last ancestral mother known in that lineage was found. The number of maternal lineages was 434, and 44% (193/434) had a single competitor in the performance file.

#### **2.4.8. Statistical models**

Different statistical models were applied according to the trait under study and the way of handling records from horses which abandoned the competition. For T, three approaches were proposed: a) to assign different penalty values for non-observed T records (PEN); b) to fit a model with normal censored distribution for T (CEN), and c) to fit a stochastic censoring model (THL) for T, as described by Foulley (2004). The first two approaches mentioned were similar to the way that Urioste *et al.*

(2007a, b) handled censored records. As for R, linear and threshold models were applied.

We made initial explorations to decide whether the year of competition should follow a uniform or a multivariate distribution. Eventually, we assumed a multivariate distribution for this effect, because it reduced considerably bias in the estimation of the additive variance. Also preliminary analyses were carried out to decide if owner, rider, and maternal lineage effects should be considered to account for variability in R and T. The initial model had the following factors: sex, age, regulations, year, and additive genetic effect; assuming for year and additive effects a multivariate normal distribution. Then, owner, rider and maternal lineage effects were included separately or jointly in the same initial model. As no major changes were observed in variance estimates for owner, rider or maternal lineage effects, they were included in the analysis under the same model. We assumed independence between additive genetic and maternal effects, as well as for owner and year effects. In matrix notation the final mixed linear models used had the form:

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}_1\mathbf{a} + \mathbf{Z}_2\mathbf{c} + \mathbf{Z}_3\mathbf{o} + \mathbf{Z}_4\mathbf{m} + \mathbf{e} \quad [1]$$

where  $\mathbf{y}$  is a vector of (observed/censored/missing) T and R records;  $\boldsymbol{\beta}$  is a vector of systematic effects;  $\mathbf{a}$  is a vector of animal genetic effects;  $\mathbf{c}$  is a vector of year nested within regulations effect;  $\mathbf{o}$  is a vector of owner effects;  $\mathbf{m}$  is a vector of maternal lineage effects;  $\mathbf{e}$  is the vector of residual effects;  $\mathbf{X}$ ,  $\mathbf{Z}_1$ ,  $\mathbf{Z}_2$ ,  $\mathbf{Z}_3$ , and  $\mathbf{Z}_4$  are the corresponding incidence matrices. The vector  $\boldsymbol{\beta}$  included the sex effect (females, castrated males, and males), the age effect ( $\leq 9$  years and  $>9$  years), and the rule effect (3 levels). Effects corresponding to  $\mathbf{a}$ ,  $\mathbf{c}$ ,  $\mathbf{o}$ ,  $\mathbf{m}$ , and  $\mathbf{e}$  were assumed to follow a multivariate normal distribution,



$$\text{var} \begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{c} \\ \mathbf{o} \\ \mathbf{m} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{A}\sigma_a^2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{I}\sigma_c^2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{I}\sigma_o^2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{I}\sigma_m^2 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{I}\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

where  $\mathbf{a}$ ,  $\mathbf{c}$ ,  $\mathbf{o}$ ,  $\mathbf{m}$ ,  $\mathbf{e}$  are the vectors of additive, year, owner, maternal lineage, and residual effects, respectively;  $\sigma_a^2$ ,  $\sigma_c^2$ ,  $\sigma_o^2$ ,  $\sigma_m^2$ , and  $\sigma_e^2$  are the corresponding variances to the vectors of effects;  $\mathbf{A}$  represents the matrix of additive genetic relationships between animals in the pedigree file (6,184 x 6,184) and  $\mathbf{I}$  is an identity matrix of order 1236. No correlations were assumed for  $\mathbf{a}$ ,  $\mathbf{c}$ ,  $\mathbf{o}$ ,  $\mathbf{m}$ , and  $\mathbf{e}$  effects.

The rider effect ( $rd$ ) was added as  $Z_5\mathbf{r}$  in the same model described in [1] and followed the same assumptions made for the other factors, but a subset of the performance data with properly recorded rider data was used to get estimates of variability (see above).

Specific notation is addressed for each model in following sections.

The following specific models were used to obtain variance components estimates for each response trait:

#### 2.4.8.1. Univariate Linear animal model with Fixed Penalty Values (PEN)

Animals that abandoned were assigned a  $\mathbf{T}$  value corresponding to the last observed  $\mathbf{T}$  record within the same contemporary group plus a fixed penalty value (a percentage of that specific last animal with  $\mathbf{T}$  record). In a preliminary study (López *et al.*, 2012), penalty values varied between 0.5% and 100%. By increasing penalty values, animals that did not finish the trial were considered to abandon at earlier stages during the “Marcha”, i.e. they completed a much lower number of stages in comparison to animals with ended the event within the same contemporary group. On the other hand, a lower penalty value assumed that horses abandoned at later

stages during the race, so the proportion of race completed did not differ much from those that finished competition within the same contemporary group.

A penalty of 10% was chosen (PEN 10%), due to a strong genetic correlation with breeding values estimated by CEN, this one assumed as the true model,.

#### **2.4.8.2. Univariate Censored Linear animal model (CEN)**

In this approach (see Amemiya, 1984; Korsgaard *et al.*, 2003; Legarra *et al.*, 2011 for statistical details), horses which abandoned (censored record) at any stage of the competition are supposed to finish the trial if they had the opportunity. For the animals with observed **T** record within each contemporary group, it was assumed a truncated normal distribution, from which a **T** value was randomly obtained for each censored record within the same contemporary group. For each contemporary group, the truncated point referred to the last horse with observed **T** within that specific year. Predicted **T** records for each animal that abandoned horse were located at the right side of the truncation point (up to positive infinite). Therefore, an animal with a censored **T** record could not receive a lower value than any equine with observed **T** within the same contemporary group. The model stated in CEN was similar to the final model [1] but the vector **y** included the observed records “yo” and censored records “yc” (animals that abandoned) for **T**.

#### **2.4.8.3. Univariate Linear animal model (LR4)**

The four level trait **R4** was fitted in a linear model following [1].

#### **2.4.8.4. Univariate Linear animal model (LRbin)**

The binary trait **Rbin** was analysed using a linear model following [1].

#### 2.4.8.5. Univariate Threshold animal model (TRbin)

The binary trait **Rbin** was analysed as an ordinal categorical trait, fitting a threshold mixed model. A single threshold with 2 categories for **Rbin** was considered, gathering all animals with observed **T** into one group (category 0), and the animals which abandoned in another group (category 1). The underlying variable was normally distributed, following the infinitesimal model assumptions, and for each individual (described by a particular combination of factors) a location parameter called  $\eta_j$  existed. The threshold model in matrix notation was as follows:

$$\mathbf{I} = \boldsymbol{\eta}j + \mathbf{e}jq$$

where  $\boldsymbol{\eta} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}_1\mathbf{a} + \mathbf{Z}_2\mathbf{c} + \mathbf{Z}_3\mathbf{o} + \mathbf{Z}_4\mathbf{m}$  (see final model [1])

#### 2.4.8.6. Bivariate Threshold Linear animal model with missing data (THL)

**T** records from animals that abandoned were regarded as missing, and were included in the analysis in a threshold-linear model between **T** and **Rbin**, based on the stochastic censoring methodology described by Foulley (2004). By jointly analysing both traits it was hoped to obtain more accurate heritability estimates as well as the genetic correlation between them. In the THL model, **Rbin** determines if the **T** record is absent or not. This means that observed records of horses that abandoned for **Rbin** (included in category 1) determined the value of **T** as missing for those animals. The THL model was similar to the final model [1] but the **y** vector included the observed and missing records for the **T**, and the non-observed values for the underlying variable for **Rbin**.

#### 2.4.9. Genetic parameter estimation

Parameters were drawn from the posterior distribution obtained through Gibbs sampling using the TM program developed by Legarra *et al.* (2011), and Thrgibbs1f90 by Misztal *et al.* (2002), under Bayesian framework. Convergence

diagnostics and the statistical and graphical analysis of the Monte Carlo Markov chain were made by the BOA package (Smith, 2007) using the R platform (R Development Core Team, 2009). A chain of 250,000 iterations was used, with a burn-in of 50,000 rounds and a thinning interval of 50 samples. The heritability estimates were obtained using the whole data (n=1,236) whereas the variability estimates due to the rider effect used a subset of data with identified riders (n=885). In both cases, the variance component estimation used the whole pedigree file (n=6,184).

**Table 3**

Summary of genealogy structure related to competitors (range)

	<b>Total</b>
<b>Number of sires</b>	<b>491</b>
<b>Average number of competitors per sire</b>	<b>2 (1-24)</b>
<b>Number of dams</b>	<b>952</b>
<b>Average number of competitors per dam</b>	<b>1 (1-6)</b>
<b>Average number of horses/maternal lineage</b>	<b>3 (1-20)</b>

## 2.5. RESULTS

### 2.5.1. Year

The year effect under both **CEN** and **PEN 10%** models explained 34% of the phenotypic differences observed in T among trials. When applying the **THL** model, the year effect contributed to 41% of the variability obtained in performance measured by T. The year effect accounted for 11%, 10%, 15%, and 17% of the differences observed in R under **LR4**, **LRbin**, **TRbin**, and **THL** respectively (Table 4).

**Table 4**

Posterior means and standard error (standard deviation for THL models) for additive, year, owner, and maternal lineage variance, and heritability using PEN, CEN, LR4, LRbin, TRbin, and THL models fitted to different response variables (T, R binary or with four levels)

	<b>Model</b>						
	<b>PEN 10%*</b>	<b>CEN</b>	<b>LR4</b>	<b>LRbin</b>	<b>TRbin</b>	<b>THL (T)*</b>	<b>THL (TRbin)</b>
$\sigma^2_A$	0.009 (0.005)	0.011 (0.005)	0.08 (0.05)	0.012 (0.010)	0.11 (0.07)	0.005 (0.001)	0.17 (0.07)
$\sigma^2_{Yr}$	0.044 (0.014)	0.044 (0.014)	0.12 (0.04)	0.026 (0.009)	0.24 (0.09)	0.014 (0.004)	0.33 (0.10)
$\sigma^2_{Ow}$	0.005 (0.002)	0.007 (0.003)	0.07 (0.02)	0.015 (0.006)	0.14 (0.06)	0.004 (0.001)	0.24 (0.07)
$\sigma^2_{Mt}$	0.002 (0.001)	0.002 (0.001)	0.03 (0.02)	0.004 (0.003)	0.04 (0.03)	0.003 (0.001)	0.17 (0.05)
$\sigma^2_R$	0.066 (0.005)	0.062 (0.005)	0.80 (0.05)	0.192 (0.012)	1	0.007 (0.001)	1
$h^2$	0.07 (0.04)	0.09 (0.04)	0.08 (0.04)	0.05 (0.04)	0.07 (0.04)	0.14 (0.03)	0.09 (0.03)
$r_A$							0.32 (0.21)

\*PEN 10%: 10% Penalization model for T; CEN: Censored linear model for T, LR4: Linear model for R4, LRbin: Linear model for Rbin, TRbin: Threshold model for Rbin, THL () threshold linear model estimates for T or Rbin,  $\sigma^2$ : Additive (A), Year (Yr), Owner (Ow), Maternal lineage (Mt), and Residual (R) variance;  $r_A$ : Additive genetic correlation.

### 2.5.2. Owner

For **T**, the owner effect explained between 4% and 5% of the variability of performance for the univariate models (**PEN 10%** and **CEN**), however, this training effect increased up to a 13% with the **THL** model. Regarding **R**, the owner effect ranged between 6% and 12%, obtaining a maximum value for **THL**, and followed by the **TRbin** model (Table 4).

### 2.5.3. Rider

The rider effect accounted for 1% of the variability observed in in T under **CEN** and **PEN 10%**, whereas it rose to a maximum value of 11% when using the **THL** model (11%). For **R**, the rider effect ranged from 1% to 2% under the univariate models, and it went up to a maximum value of 9% under the **THL** model (Table 5).

**Table 5**

Posterior means (mean) and standard error (se) for variance component estimation and heritability including the rider effect using PEN, CEN, LR4, LRbin, TRbin, and THL models fitted to different response variables (T, R binary or with four levels)

<b>Model</b>							
	<b>PEN 10%</b>	<b>CEN</b>	<b>LR4</b>	<b>LRbin</b>	<b>TRbin</b>	<b>THL (T)</b>	<b>THL (TRbin)</b>
$\sigma^2_A$	0.010 (0.004)	0.011 (0.005)	0.10 (0.05)	0.017 (0.011)	0.12 (0.09)	0.04 .001)	0.21 0.11)
$\sigma^2_{Yr}$	0.032 (0.010)	0.027 (0.009)	0.11 (0.04)	0.025 (0.010)	0.30 (0.12)	0.012 (0.003)	0.50 (0.18)
$\sigma^2_{Ow}$	0.004 (0.002)	0.004 (0.002)	0.07 (0.03)	0.012 (0.006)	0.13 (0.07)	0.005 (0.001)	0.30 0.10)
$\sigma^2_{Mt}$	0.002 (0.001)	0.001 (0.001)	0.03 (0.02)	0.004 (0.003)	0.04 (0.04)	0.003 (0.001)	0.23 (0.07)
$\sigma^2_{Rd}^*$	0.001 (0.001)	0.001 (0.001)	0.01 (0.01)	0.003 (0.003)	0.03 (0.03)	0.004 (0.001)	0.22 (0.07)
$\sigma^2_R$	0.052 (0.005)	0.039(0.004)	0.70 (0.06)	0.159 (0.013)	1	0.005 (0.001)	1
$h^2$	0.10 (0.04)	0.13 (0.06)	0.10 (0.05)	0.08 (0.05)	0.07 (0.05)	0.11 (0.03)	0.08 (0.04)
$r_A$							0.31 (0,20)

Estimates obtained from a subset of the performance file (n=885). For other references see Table 4

### 2.5.4. Maternal lineage effect

The maternal lineage effect explained 1% of the total variability in T when univariate models were fitted; however, the effect increased up to a 9% through the **THL** model. For **R**, maternal lineage accounted for 2% of the performance using the univariate models, whereas it increased to a 9% in the THL model (Table 4).

### **2.5.5. Genetic parameters**

Heritability estimates were low for all traits, but certainty was important irrespective of the model fitted (Table 4).

A secondary result, was the high uncertainty obtained for the genetic correlation between the **T** and **R** under the bivariate THL model.

## **2.6. DISCUSSION**

Our study constitutes the first genetic analysis of performance of the Criollo horse breed in the “Marcha”. Furthermore, it may help to provide more information about genetic performance analysis on endurance-related events. We evaluated the genetic and environmental factors underlying performance in trials of long duration, revealing it is a complex phenotype to analyse. Despite limitations due to the low number of performance records and the data structure, we consider that the analysis conducted provided useful insights on genetic aspects of the Criollo breed.

### **2.6.1. Traits used to describe performance in the “Marcha”**

The use of ranks for describing performance among low-ranked horses can though be misleading, as pointed out by Viklund (2010), since in many instances for those cases the major goal is to complete the race, whereas to compete for a certain finishing place becomes less challenging than for top-ranked horses. Rank transformations were reported to account for the level of competitors within a race (Ricard, 1998). Similarly, the regulations of the “Marcha” define for **R4** three types of competitors among the animals that complete the race; however, there is little difference among those categories, so that genetic variability due to elite and non-elite horses could be difficult to thoroughly appreciate. Further, **R4** is not a usual rank categorical trait such as placing; it is defined on a time basis, so it is more similar to that described by Hintz (1980) to measure racing performance, i.e. time as

a deviation from winning time. Rank enables to compare the level of competitors within and between events (Bokor *et al.*, 2005). In contrast, time traits can only describe the differences among competitors within the same race, but performance of animals from different years is not directly comparable because it cannot clearly describe the level of rivalry between events. Ranks are also an indirect measure of mental strength which is needed to overcome difficulties during the competition and to maintain a desire to win. This has been previously stated in Thiruvankadan *et al.* (2009), regarding percentage at first placing as a way to account for willingness to win, whereas percentage of first to third placing revealed a horse's level relative to other competitors within the same race.

An advantage of the T defined in the “Marcha” relative to other racing events such as Thoroughbred (Hintz, 1980) is that all animals that finished the event have a computed time record; thus, bias could be reduced in genetic parameter estimation of performance. On the other hand, a long lasting trial like the “Marcha” needs to conduct horses strategically by slowing down or speeding up the pace when appropriate, in order to preserve a good physical and mental state throughout the event. Therefore, a T trait does not completely reflect a horse's genetic potential for those disciplines. Incidentally, time is related to speed, which does not necessarily reflect its capability to finish a resistance race such as the “Marcha”. Consequently, the use of speed as a measure of performance in endurance events seems to be unsuitable, showing our discrepancy with Ricard and Touvais (2007).

### **2.6.2. Year**

The present study showed that the year effect was the major environmental effect affecting performance; it was responsible for a great deal of the variability observed in T, irrespective of the models used. Thus, considering it in the analysis prevented from overestimating the additive genetic variance related to performance as it was observed in our study (unpublished data), and it partly explained why  $h^2$  for T decreases with length of race (Oki and Sasaki, 1996).



These results are similar to the race effect reported for studies on finish time and speed in Korean Thoroughbreds (Park, 2011) and Arab racehorses (Schurink *et al.*, 2009), respectively. However, for R, the year effect was not larger than the genetic additive variance, showing that R is a different trait to describe genetic performance in the “Marcha”. The year effect could explain other environmental effects, such as type of track and number of competitors, considered as important for genetic analysis of performance (Mota *et al.*, 1998). The contemporary group has been generally fitted as a fixed effect in several equestrian disciplines (Árnason, 1994 for Trotters races; Taveira *et al.*, 2004 for Thoroughbred races). Villela *et al.* (2002) justified the race effect as fixed effect in a genetic study of competition traits in Quarter horses, due to a strong correlation among competitors’ performance in the same event. We decided to assume a multivariate normal distribution for the year effect (contemporary group) in the “Marcha”, because it proved to be an important source of variation that affects performance, and could help to reduce bias in the estimation of the additive genetic variance.

### **2.6.3. Owner**

By means of the owner effect we could measure the importance of training prior to competition, being a relevant environmental influence on equine performance (Ricard *et al.*, 2000). The analysis of the owner and rider effect following a multivariate normal distribution agrees with Árnason (1994) who suggested this approach as the most suitable in order to reduce errors in the estimation of breeding values. Besides, older animals that enter in the competition have both more chance of participating in other endurance rides (80-120 km) and having a longer period of training previous to the “Marcha”. Thus, it is more likely that genetic and training effects are more often confounded among mature horses. Although the data structure was not ideal, variability estimates of performance due to the owner effect were obtained. Hence, a month period previous to the start of the “Marcha” seems not to be enough for eliminating conditioning differences among competitors, basically

explained by different training and nutritional schemes. This agrees with previous reports indicating that metabolic response to training remains stable after more than one month of subsequent inactivity (Essén-Gustavsson *et al.*, 1989; López-Rivero and Piercy, 2004).

#### **2.6.4. Rider**

The low estimate of the rider effect obtained by the univariate models (1-2%) of the phenotypic variation was likely to be underestimated for several reasons. Firstly, the quantity and distribution of the data was not the most appropriate showing a great proportion of riders with a single race record. Secondly, the strategy followed by the rider during the “Marcha” is vital to finish the event. Thus, we agree with Mota *et al.* (2005) who concluded that non-genetics effects become even more important in long distance trials, wherein the riders increase their relative influence. Thirdly, most of the riders participated for a single owner, so both effects might be confounded. Above all, the threshold linear model accounted for a greater variability owing to the rider effect (9-11%), similar to the range of variation reported for other equestrian activities, such as 4 to 8% for eventing horses (Kearsley, 2008), 17% for Spanish trotters (Gómez *et al.*, 2011), and near 5% for Korean Thoroughbreds (Park, 2011).

On the other hand, there seem to be no major differences in riders’ skills, since most of them are used to participating in equestrian activities related to work and leisure. As a result, it seems they all have a common basic ability developed for horse sports. A large proportion of riders had a single record, and we wished to account for the variability represented by the jockey in the performance of a horse, so we assumed it followed a multivariate normal distribution in the analysis to improve data structure. Röhe *et al.* (2001) reported minor differences in a genetic study on performance in German trotters by fitting the rider effect either as fixed or random in the model.

### **2.6.5. Maternal lineage effect**

Genetics of performance in Thoroughbred racing has proved to be differently associated with paternal and maternal lineages, being more strongly associated with the latter one (Langlois, 1996). The mitochondrial heredity through the maternal pathway showed a possible explanation (Langlois, 1996). In the present study, it was a relevant source of genetic variation in the performance in the “Marcha” (1-9%). An important proportion of maternal lineages were represented by a single horse during the period of study; hence, variability of performance due to this specific maternal component could not be entirely accounted for. Moreover, the estimates were obtained with great uncertainty. For ranks in steeplechase races, Bokor *et al.* (2007) reported maternal component estimates in France ( $0.024 \pm 0.007$ ), and in the United Kingdom and Ireland ( $0.001 \pm 0.002$ ), but the maternal component captured also the common environment shared by offspring of the same mare. In contrast, the effect of raising ability in the broodmares seems to have lower influence on the Criollo performance in the “Marcha” as it is not a precocious breed (Porte, 1993) with a minor participation of younger animals (5-6 year-old) in the event (50/1236).

The maternal lineage effect estimate was highest for both **T** and **R** when using the threshold-linear model, indicating a different approach relative to the other models fitted. Langlois *et al.* (1996) found in French steeplechase races a maternal component of variance for earnings, a value which was midway to our range of estimates.

### **2.6.6. Genetic parameters**

The low  $h^2$  of **T** obtained with **PEN 10%** and **CEN** could reflect the great environmental influence that affects competition traits (Tolley *et al.*, 1985). An important proportion of animals that did not end competition made it difficult to obtain accurate estimates, with a greater risk of underestimating the additive genetic variance as the proportion of censored records increases (Donoghue *et al.*, 2004).

The **CEN** model, in comparison to **PEN 10%**, is suggested from a conceptual basis as the best model in order to fit censored records. In **CEN**, the assigned value to each individual without an observed **T** depends on the fixed effects, the variances, and the relationship between competitors within the same contemporary group (Legarra *et al.*, 2011). The **PEN 10%** does not have a biological criterion to determine the penalty value, in contrast to studies on non-winning Arabian racehorses (Schurink *et al.*, 2009), which had their racing time calculated in terms of the distance to the winner in body lengths (2.5 m estimated for one body length); or to studies on reproductive traits in beef cattle (Johnston and Bunter, 1996). Moreover, the **PEN 10%** model was less suitable to account for genetic variability, because the same penalty value was assigned to all animals that abandoned within the same year of competition. So, we agree with Hughes (1999) who reported that applying the same penalty value to all censored records gives an important bias in variance estimates.

The highest heritability estimate for **R** was obtained when fitting an univariate linear model with four categories (**LR4**). The greater ability to capture genetic variability in **R** under **LR4** could be attributed to the grouping of animals which failed to end the race in a single class, as denoted by Tozaki *et al.* (2011), but also by classifying horses that completed the event into three categories. The threshold model **TRbin** gave a higher estimate of  $h^2$  for **R** than fitting it through a linear model. This could be explained because threshold models are more adequate to make inferences from categorical data (Gianola, 1982; Thompson, 1979). Heritability estimates for an all or none trait on the observable scale could be biased since there is an important proportion of non-additive genetic effect on the outward scale (Lynch and Walsh, 1998). However, the estimates on the observed scale (**LRbin**) did not differ much from the results on the underlying scale (**TRbin**). This might be a result of the lower magnitude of the heritability estimate for **Rbin** on the underlying scale, and since the incidence of equines that completed the event is around 60%, both reasons may have prevented an increase in non-additive genetic bias (Dempster and Lerner, 1950).

Varona *et al.* (1999a), estimating variance components for calving difficulty (polychotomous trait) in Gelbvieh calves, found a greater relative value of residual variance ( $e^2_R$ ) when it was treated as a linear trait than when it was fitted as a threshold model. Similar results were found in our work but for the **R** binary trait, so this could account for the greater heritability estimate obtained with the threshold approach (**TRbin**  $e^2_R$  =65%,  $h^2$  =0.07; **THL**  $e^2_R$  =52%,  $h^2$  =0.09, **LRbin**  $e^2_R$  =77%,  $h^2$  =0.05)

On the other hand,  $h^2$  estimates of **T** and **R** with **THL** showed the highest value, being able to account for a greater genetic variability of performance. This fact could be partly explained by the information mutually provided by the genetically correlated traits ( $r = 0.32$ ) as suggested by Varona *et al.* (1999b). Casellas *et al.* (2007) also found a better goodness of fit to both quantitative and categorical traits when a bivariate threshold-linear model was applied in comparison to a univariate model approach.

Fitting censored records in the analysis enabled the use of an important proportion of records from our database; thus, loss of information and biased in estimation of genetic parameters was reduced, as previously reported by Huizinga *et al.* (1990) in equines. Moreover, including animals that abandoned the “Marcha” helped to account for variability in genetic merit among competitors, being the genetic component particularly important in endurance events, as suggested to overcome their high physical requirements (Ricard and Touvais, 2007). It also confirmed the multi-factorial background responsible for the equine potential in sport disciplines (Tozaki *et al.*, 2011; Tolley *et al.*, 1985). Although we tried to reduce bias in the estimation of genetic parameters by including information of animals that abandoned, there has been a pre-selection of the data since owners decide which animals enter the race. So only by using the results given from the “Marcha” we were probably unable to capture the entire genetic variability related to performance in the Criollo horse population.

## 2.7. CONCLUSIONS

The heritability estimates were low and similar for T and R, confirming the important influence of environmental factors in equestrian disciplines. Though, the limited number of records and the unbalanced distribution of the data (e.g. rider and owner information) may have prevented from obtaining more accurate estimates of heritability. However, these traits can be genetically improved like other production traits with similar heritability values (e.g. using indicator traits with higher heritability and good genetic correlations with the traits of interest). The R traits seem to be better alternatives to describe performance in endurance-related events. Moreover, handling R as a binary trait could be used as a primary criterion for analysis of performance, since to complete the trial might better reflect the genetic background for this competition. The year was the major non-genetic effect which affects variability of performance in the “Marcha”, followed by the owner effect, revealing that prior training effects are not counteracted with a common month period previous the start of competition. Findings on the effects of maternal lineage are interesting but further studies are warranted before it could complement breeding values in a genetic evaluation of performance. The threshold linear model showed a different approach to estimate genetic parameters, and future studies should consider the predictive ability of models in order to select the most appropriate for genetic evaluation of performance. Given the low heritability of R and T, there is a need to look for other traits that could be genetically correlated to performance, so as to help improving accuracy of selection. If those traits are measured earlier in life, they could in addition reduce generation interval, and thus, genetic progress would be maximized.

## 2.8. REFERENCES

Amemiya, T. 1984. Tobit Models: A Survey. *Journal of Econometrics*. 24, 3-61.

Árnason, T. 1999. Genetic evaluation of Swedish standard-bred trotters for racing performance traits and racing status. *J. Anim. Breed. Genet.* 116, 387–398.

Árnason, T. 1994. The importance of different traits in genetic improvement of trotters, in: *Proceedings of the 5<sup>th</sup> World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Vol. 17. Guelph, Canada, 462-469.

Árnason, T., Van Vleck, L.D. 2000. Genetic improvement of the horse, in: Bowling A.T., Ruvinsky A. (Eds.), *The Genetics of the Horse*, CABI, Oxon, pp. 473-497.

Bergero, D., Assenza, A., Caola, G. 2005. Contribution to our knowledge of the physiology and metabolism of endurance horses. *Livest. Prod. Sci.* 92, 167–176.

Bokor, Á., Blouin, C., Langlois, B. 2007. Possibility of selecting racehorses on jumping ability based on their steeplechase race results in France, the United Kingdom and Ireland. *J. Anim. Breed. Genet.* 124, 124–132.

Bokor, Á., Blouin, C., Langlois, B., Stefler, J. 2005. Genetic parameters of racing merit of Thoroughbred horses in steeplechase races *Ital. J. Anim. Sci. (Suppl. 3)*. 4, 43-45.

Burger, D., Dollinger, S., 1998. Raisons d'élimination, état de santé et carrière sportive des chevaux dans les raids d'endurance en Europe et dans les pays arabes: approche statistique. *Prat. Vet. Equine.* 30, 91–97.

Casellas, J., Caja, J., Ferret, A., Piedrafita, J. 2007. Analysis of litter size and days to lambing in the Ripollesa ewe. I. Comparison of models with linear and threshold approaches. *J. Anim. Sci.* 85, 618-624.

Dempster, E. R., Lerner, I. M. 1950. Heritability of threshold characters. *Genetics* 35, 212-236.

Donoghue, K. A., Rekaya, R., Bertrand, J.K. 2004. Comparison of methods for handling censored records in beef fertility data: Simulation study. *J. Anim. Sci.* 82, 351-356.

Ducro, B.J. 2011. Relevance of test information in horse breeding. Doctoral thesis. Wageningen University. pp. 170.

Essén-Gustavsson, B. McMiken, D. Karlström, K., Lindholm, A., Persson, S., Thornton, J. 1989. Muscular adaptation of horses during intensive training and detraining. *Equine Vet. J.* 21, 27-33.

Foulley, J. L. 2004. Prediction of random effects in linear mixed models under stochastic censoring. pp. 129–132 in *Proc. Int. Conf. Stat. Health Sci.*, Nantes, France, June 23–25, 2004. Univ. Nantes, Nantes, France.

Foulley, J. L., Gianola, D., Thompson, R. 1983. Prediction of genetic merit from data on categorical and quantitative variates with an application to calving difficulty, birth weight and pelvic opening. *Genet. Sel. Evol.* 15, 401–424.

Gianola, D. 1982. Theory and analysis of threshold characters. *J. Anim. Sci.* 54, 1079-1096.



- Gil, A. Nari, A. Irigoyen, D. 2009. Propuestas de líneas de investigación y acciones para el PLANISA. Montevideo, Uruguay. <http://www.acadvet.org/wp-content/uploads/PLANISA> (accessed on 25 November 2010).
- Gómez, M. D., Varona, L., Molina, A., Valera, M. 2011. Genetic evaluation of racing performance in trotter horses by competitive models. *Livest. Sci.* 140, 155–160.
- Gutiérrez, J.P., Goyache, F. 2005. A note on ENDOG: a computer program for analysing pedigree information. *J. Anim. Breed. Genet.* 122,172-176.
- Harrison, S.P., Turrion-Gomez, J.L. 2006. Mitochondrial DNA: An important female contribution to thoroughbred racehorse performance. *Mitochondrion* 6, 53–66.
- Hintz, R.L. 1980. Genetic of performance in the horse. *J. Anim. Sci.* 51, 582-594.
- Hughes, J.P. 1999. Mixed effects models with censored data with application to HIV RNA levels. *Biometrics* 55, 625-629.
- Huizinga, H. A., Korver, S., van der Meij, G. J. W. 1990. Stationary performance testing of stallions from the Dutch Warmblood riding horse population. II. Estimated heritabilities of and correlations between successive judgements of performance traits, in: Genetic studies on performance of the Dutch Warmblood riding horse. Chapter 4, 53-64. Doctoral thesis. Wageningen Agricultural University, The Netherlands, pp.119.
- Johnston, D.J., Bunter, K.L. 1996. Days to calving in Angus cattle: genetic and environmental effects, and covariances with other traits. *Livest. Prod. Sci.* 45, 13-22.
- Jones, W.E. 1989. Equine sports medicine. Lea, Philadelphia. pp.329.

Kearsley, C. Genetic Evaluation of Sport Horses in Britain. 2008. Doctoral thesis. The University of Edinburgh, Edinburgh, pp.120.

Klemetsdal, G. 1992. Estimation of genetic trend in racehorse breeding. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section A Animal Science*, 42, .226-231.

Korsgaard, I.R., Sandø Lund, M., Sorensen, D., Gianola, D. 2003. Multivariate Bayesian analysis of Gaussian, right censored Gaussian, ordered categorical and binary traits using Gibbs sampling. *Genet. Sel. Evol.* 35, 159-183.

Langlois, B. 1996. A consideration of the genetic aspects of some current practices in Thoroughbred horse breeding. *Ann. Zootech.* 45, 41-51.

Langlois, B., Blouin, C., Tavernier, A. 1996. Nouveaux résultats d'estimation de l'heritabilite' des gains en course des pur sang en France. *Genet. Sel. Evol.* 28, 275–283.

Legarra, A., Varona, L., López de Maturana, E. 2011. TM Threshold Model. pp. 33.

López, R., Peñagaricano, F., Rovere, G., Urioste, J.I. 2012. Comparación de modelos para la estimación de heredabilidad de tiempo final en pruebas de resistencia en caballos Criollos. XXXVII Congreso Sociedad Chilena de Producción Animal Libro de Resúmenes, Termas de Catillo, Chile, 24-26 Octubre 2012, pp. 21- 22.

López-Rivero, J.L., Piercy, R. J. 2004. Muscle physiology; responses to exercise and training, in: Hinchcliff, R. W., Kaneps, A. J., Geor, R. J. (Eds.). *Equine sports medicine and surgery: basic and clinical sciences of the equine athlete*, Saunders, Edinburgh, pp. 45-76.

Lynch, M., Walsh, B. 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits*, Sinauer Associates, Massachusetts, pp. 980.

Martin, G.S., Strand, E., Kearney, M.T., 1996. Use of statistical models to evaluate racing performance in Thoroughbreds. *J. Am. Vet. Med. Assoc.* 209, 1900–1906.

Misztal, I., Tsuruta, S., Strabel, T., Auvray, B., Druet, T., Lee, D. 2002. BLUPF90 and related programs (BGF90). Proc. 7th. WCGALP, Montpellier, France. CD-ROM communication 28:07.

Mota, M., Abrahão, A., Oliveira, H. 2005. Genetic and environmental parameters for racing time at different distances in Brazilian Thoroughbreds. *J. Anim. Breed. Genet.* 122, 393-399.

Mota, M.D.S., Oliveira, H.N., Silva, R.G. 1998. Genetic and environmental factors that affect the best time of Thoroughbred horses in Brazil. *J. Anim. Breed. Genet.* 115, 123-129.

Oki H., Sasaki, Y. 1996. Estimation of genetic trend in racing time of Thoroughbred horses in Japan. *Anim. Sci. Technol. (Jpn.)* 67, 120-124.

Park, K.D. 2011. Genetic parameters of finish time in Korean Thoroughbred racehorses. *Livest. Sci.* 140, 49-54.

Porte, F.E. 1993. Evaluación Técnica del Caballo Criollo Chileno 1893-1993. Santiago, Chile.

R Development Core Team. 2009. R: A Language and Environment for Statistical Computing, in: R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.

Ricard, A., Touvais, M. 2007. Genetic parameters of performance traits in horse endurance races *Livest. Sci.* 110,118-125.

- Ricard, A., Bruns, E., Cunningham, E.P. 2000. Genetic of performance traits, in: Bowling, A.T., Ruvinsky, A. (Eds.), *The Genetics of the Horse*, CABI, Oxon, pp. 411-438.
- Ricard, A. 1998. 6th. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Armidale, Australia, 11-16 January, pp. 388-395.
- Röhe, R., Savas, T., Brka, M., Willms, F., Kalm, E. 2001. Multiple-trait genetic analyses of racing performances of German trotters with disentanglement of genetic and driver effects. *Arch. Tierz., Dummerstorf*, 44(6): 579-587.
- Schurink, A., Theunissen, M.C.J., Ducro, B.J., Bijma, P., van Grevenhof, E.M. 2009. Identification of environmental factors affecting the speed of purebred Arabian racehorses in The Netherland. *Livest. Sci.* 125, 97–100.
- Smith, B.J. 2007. Boa: An R package for MCMC output convergence assessment and posterior inference.
- Taveira RZ, Mota MDS, Oliveira HN. 2004. Population parameters in Brazilian Thoroughbred. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 121(6):384–391
- Tavernier, A. 1991. Genetic evaluation of horses based on ranks in competitions. *Genet. Sel. Evol.* 23, 159–173.
- Thiruvankadan, A.K., Kandasamy, N., Panneerselvam, S. 2009. Inheritance of racing performance of trotter horses: An overview. *Livest. Sci.* 124, 163–181.
- Thompson, R. 1979. Sire evaluation. *Biometrics* 35, 339-353.
- Tolley, E.S., Notter, D.R., Marlowe, T.J. 1985. A review of the inheritance of racing performance in horses. *Animal Breeding Abstracts* 53, 163-185.

- Tozaki, T., Miyake, T., Kakoi, H., Gawahara, H., Hirota, K., Nakano, Y., Kurosawa, M. 2011. Heritability estimates for racing performance in Japanese Thoroughbred racehorses using linear and non-linear model analyses. *J. Anim. Breed. Genet.* 1-7.
- Urioste, J.I., Misztal, I., Bertrand, J.K. 2007a. Fertility traits in spring-calving Aberdeen Angus cattle. 1. Model development and genetic parameters. *J. Anim. Sci.* 85, 2854-2860.
- Urioste, J.I., Misztal, I., Bertrand, J.K. 2007b. Fertility traits in spring-calving Aberdeen Angus cattle. 2. Model comparison. *J. Anim. Sci.* 85, 2861-2865.
- Varona, L., Misztal, I., Bertrand, J.K. 1999a. Threshold-linear versus linear-linear analysis of birth weight and calving ease using an animal model: I. Variance component estimation. *J. Anim. Sci.* 77, 1994-2002.
- Varona, L., Misztal, I., Bertrand, J. K. 1999b. Threshold-linear versus linear-linear analysis of birth weight and calving ease using an animal model: II. Comparison of models. *J. Anim. Sci.* 77, 2003-2007.
- Verocay, M.J.A. 1999. Informe de observaciones y resultados del estudio de la 28ª Marcha Funcional del caballo Criollo. Sta. Teresa – Mayo de 1997, in: Sociedad de Criadores de Caballos Criollos del Uruguay. (Eds.), Anuario. Garibaldi, Montevideo, pp. 169-171.
- Viklund, Å. 2010, Genetic evaluation of Swedish Warmblood horses. Doctoral thesis. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, pp. 55.
- Vila, F., Valera, M., Molina, A. 1997. The Criollo horse in Uruguay, in: Animal genetic resources information. FAO and UNEP, 22, pp. 43-52. Rome, Italy.

Villela, L., Mota, M., Oliveira, H. 2002. Genetic parameters of racing performance traits of Quarter horses in Brazil. *J. Anim. Breed. Genet.* 119, 229-234.

### **3. DISCUSIÓN GENERAL**

#### **3.1. VARIABLES UTILIZADAS PARA MEDIR EL DESEMPEÑO EN LA “MARCHA”**

Las variables que evalúan el desempeño en la “Marcha”, tiempo final acumulado (T) y las vinculadas al orden de llegada (R) según las definidas en el capítulo 2. (R4: tres tipos de finalista según el reglamento de la “Marcha” más el grupo de no finalistas; Rbin: finalistas y no finalistas), probaron tener una base genética heredable. El reducido tamaño de la base de datos impidió obtener estimaciones más precisas de los parámetros genéticos para las variables de desempeño. A diferencia de otras disciplinas ecuestres a nivel internacional en las que solamente se registra el desempeño de los primeros finalistas (Creagh *et al.*, 2010), en la “Marcha” todos los que finalizan la prueba tienen su registro de desempeño, ya sea en base a su tiempo final acumulado o al tipo de finalista (A, B, o C). Por tanto, existe una ventaja relativa de la “Marcha Funcional de Criollos” para la evaluación genética del desempeño. La moderada a baja heredabilidad obtenida para T y R por un lado evidencia la gran influencia ambiental en este tipo de disciplinas. Por otro lado, el potencial genético para estas competencias podría no estar plenamente reflejado a través de tales variables. La falta de una definición precisa y objetiva de dichas características dificulta una medición directa de las mismas, o la búsqueda de criterios de selección que pudieran mejorar por vía indirecta el desempeño genético en la “Marcha”.

El uso exclusivo de datos de competición para el análisis genético del desempeño ha sido reportado en otras disciplinas ecuestres (Albertsdóttir, 2007; Thorén, 2008), pudiendo generar una subestimación de la heredabilidad para las variables analizadas. Los bajos niveles de heredabilidad obtenidos para T y R en la “Marcha” podrían ser atribuidos en parte a que los caballos participantes no reflejan cabalmente la variabilidad genética de toda la población Criolla, más aún cuando hay cabañas que están especializadas en otras pruebas funcionales de la raza, con escasa o nula

participación en la “Marcha”. Por tanto, esto puede llevar a un sesgo en las estimaciones de parámetros genéticos y eventualmente del mérito genético para el desempeño en la “Marcha”. Además, la variabilidad genética vinculada a la subpoblación de Criollos que participa en la “Marcha” estaría en cierta medida subrepresentada, ya que una baja proporción de los futuros reproductores de las manadas “Marcheras” son generalmente probados en dicho evento (30/491 para machos enteros y 152/952 para yeguas).

### **3.2. ANÁLISIS DE PARTICIPANTES CON REGISTRO DE ABANDONO**

La alta proporción de registros de animales que abandonaron la prueba llevó a considerar la pertinencia de su inclusión en el análisis. A través de un estudio preliminar, la exclusión de los no finalistas produjo una sobreestimación de la heredabilidad, explicada por una menor capacidad de cuantificar la variación ambiental, principalmente atribuida al “año de Marcha”. Por tanto, se determinó la inclusión de los registros de abandono bajo diversos modelos de análisis, con el objetivo reducir el sesgo en las estimación de parámetros genéticos. El sesgo en la estimación de la heredabilidad fue sugerido previamente por Janssens *et al.* (2007) ante la imposibilidad de contemplar animales sin registro de ranking en pruebas de salto. Pero a diferencia de nuestro estudio, esto produciría una subestimación de la heredabilidad. Concordamos con el citado autor, en que un sesgo en la estimación de los parámetros genéticos resultaría en una valoración genética de los animales poco precisa y por tanto la selección de los candidatos sería ineficiente. De los modelos propuestos, el modelo umbral lineal (THL) evidenció un enfoque diferente para la valoración genética del desempeño. Según Tavernier (1991) el desempeño de equinos podría estar explicado por una variable subyacente y dicho potencial se refleja en el ranking final de los animales en competencia. De los modelos univariados analizados, la heredabilidad obtenida con modelo umbral y el lineal para R no difirieron, por lo que se debería también profundizar en el análisis para poder considerar el más adecuado en una evaluación genética.



### 3.3. EFECTOS NO GENÉTICOS

El uso de registros individuales de competencia permitió analizar la influencia de efectos no genéticos propios de cada “Marcha” particular, lo que coincide con lo sugerido por Thuneberg-Selonen *et al.* (1999) al favorecer este enfoque en contraste con un resumen de registros de competencia.

El efecto año de “Marcha” fue el efecto ambiental que más contribuyó a explicar la variabilidad observada en el desempeño, por lo que asumir una distribución multivariada para dicho efecto logró capturar diferencias entre grupo de competidores, tipo de terreno, factores climáticos y de oferta alimenticia propia de cada año en que se corrió la prueba. La importancia de la inclusión del efecto carrera en el análisis también fue puntualizado por Bugislaus *et al.* (2002) para trotones en Alemania porque evitó la sobreestimación de heredabilidad para tiempo de carrera.

La consideración del efecto propietario permitió capturar en cierta medida la influencia de la preparación física y nutricional sobre los animales que llegan a la “Marcha”. Si bien la estructura de datos dificultó una cuantificación más precisa del efecto propietario sobre las diferencias observadas en el desempeño, se verificó que el mes de concentración previo al inicio de la “Marcha” no pudo equiparar el ambiente pre-prueba entre los competidores.

El efecto jinete posibilitó estimar en cierto grado la importancia del mismo en esta competencia de largo aliento, donde la estrategia trazada resulta vital para finalizar la prueba y más aún culminar en las primeras posiciones. Esto coincide con Sobczyńska (2006), quien sostuvo que se espera una mayor influencia del jinete en competencias de mayor recorrido. La reducida representación del jinete con más de tres montas y en algunos casos con una exclusiva participación para un único propietario pudo llevar a una subestimación de la influencia del jinete en la “Marcha”. Sin embargo, la experiencia de la mayoría de los jinetes en el manejo cotidiano de equinos en diversas actividades puede señalar también una cierta capacidad que es compartida

por los jockeys para la conducción de los animales, lo que explicaría su menor efecto sobre la variabilidad observada en el desempeño. La consideración del efecto jinete y entrenador también fue importante para evitar la sobreestimación de parámetros genéticos vinculados al desempeño en caballos Pura Sangre de Carrera (Preisinger *et al.*, 1990).

El sexo de los equinos influyó en el comportamiento de los participantes en la “Marcha”, siendo los padrillos los que presentaron peor desempeño, no encontrándose diferencias entre hembras y machos castrados. Esto contrasta con el mejor desempeño observado en machos (enteros y castrados) respecto a hembras para competencias de velocidad en Pura Sangre de Carrera (Mota *et al.*, 1998), trotones (Saastamoinen y Ojala, 1991) y Cuarto de Milla (Buttram, 1988). Sin embargo, los resultados obtenidos en la “Marcha” para padrillos no permiten concluir sobre su aptitud para dicha competencia. Por un lado, es evidente el manejo diferencial al que son sometidos los padrillos antes y durante el transcurso de la prueba, siendo destinados a un potrero aparte donde la calidad nutritiva generalmente es inferior a la del resto de los competidores (Moor, 1992). En pruebas similares de resistencia se sugiere que problemas de comportamiento podría explicar el peor desempeño de los padrillos (Ridgway, 1989).

En cuanto a la edad de competición, las pruebas de enduro (90-160 km) en Francia según Ricard y Touvais (2007) evidenciaron una mayor probabilidad de finalizar la competencia en los caballos más jóvenes, destacándose un rango de edades similar a lo hallado en nuestro trabajo (6-9 años). A diferencia de otras razas equinas para deporte como los Cuarto de Milla y Trotones que comienzan a participar de carreras tan jóvenes como a los 2 años (Buttram, 1988, Saastamoinen y Nylander, 1994) la menor precocidad de la raza Criolla (Porte, 1993; Dowdall, 1982) y la particular exigencia de pruebas de resistencia (Kearsley, 2008, Bergero *et al.*, 2005) parecen justificar la baja proporción de participantes en la “Marcha” a edades tan tempranas como los cuatro y cinco años.

### **3.4. EFECTO DEL LINAJE MATERNO**

El estudio del linaje materno contribuyó a explicar una porción del componente genético relacionado al desempeño. Esto coincide con estudios en humanos reportándose una importante influencia de la herencia materna en la aptitud genética de individuos para pruebas aeróbicas de resistencia (Pérusse *et al.* 2001). Esto se explica porque la genética de la mitocondria, organelo que interviene en la respiración celular, es de herencia materna y la misma se relaciona con la capacidad aeróbica que es una cualidad importante en pruebas de resistencia.

## **4. CONCLUSIONES**

Las heredabilidades obtenidas para T y R fueron similares y bajas, confirmando la importante influencia ambiental en competencias ecuestres, y particularmente en pruebas de resistencia como la Marcha.

Las variables vinculadas a R se sugieren como una mejor alternativa para describir el desempeño en competencias de resistencia. El R clasificado como binario, permite establecer un primer criterio de clasificación del desempeño donde finalizar la prueba refleja en parte la aptitud genética del individuo. Las heredabilidades obtenidas para T con los modelos de Penalización al 10% (PEN 10%) y Censurado (CEN) fueron similares. Esto permitirá trabajar con el modelo más simplificado como el PEN para estimar parámetros genéticos relacionados al desempeño. El modelo umbral lineal (THL) utilizado fue un enfoque diferente respecto al resto de las metodologías planteadas. Nuestros resultados confirman la necesidad de incluir los abandonos para una mejor estimación de parámetros genéticos. Es importante considerar en futuros trabajos la habilidad predictiva de los modelos para incorporar el más adecuado en futuras evaluaciones genéticas.

El efecto año fue el principal factor que influyó sobre la variabilidad observada en el desempeño en la “Marcha”. Luego de los efectos no genéticos le siguió en

importancia el propietario, y se demostró que la preparación diferencial con el que llegan los animales a la prueba no es contrarrestada con un mes de concentración previo al inicio de la misma. El número limitado de registros y su estructura desbalanceada, como en el caso de jinetes y propietario, no ha permitido obtener estimaciones precisas de parámetros genéticos vinculados al desempeño. El linaje materno es una variable cuyo aporte podría contribuir a obtener una mejor representación del componente genético relacionado al desempeño. Su inclusión en el análisis podría complementar la valoración genética del desempeño, pero se requiere profundizar su estudio incorporando un mayor número de datos, siendo indispensable contar con una base de datos genealógicos y de desempeño consistente y actualizada.

Si bien el número de participantes ha venido aumentando, la Marcha dista de cumplir con los objetivos propuestos en una prueba de comportamiento. Por un lado, es bajo el número de reproductores evaluados directamente en la Marcha. Además, se verificó que independientemente el resultado de la prueba dichos animales son empleados como reproductores.

La selección directa por comportamiento en la Marcha no es una opción. Con el objetivo de incrementar la precisión en la selección de animales para pruebas de resistencia como la Marcha, se hace necesaria la búsqueda de características que estén correlacionadas genéticamente con el desempeño en la prueba. Si fuese posible medir dichas variables temprano en la vida de los animales, se podría reducir el intervalo generacional y por tanto el progreso genético aumentaría.

## 5. BIBLIOGRAFÍA

- Albertsdóttir E. 2007. Genetic analysis of competition traits in Icelandic Horses. Licentiate thesis. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, pp. 24.
- Amemiya T. 1984. Tobit Models: A Survey. *Journal of Econometrics*, 24(1-2 issue): 3-61.
- Árnason T, Van Vleck LD. 2000. Genetic improvement of the horse. En: Bowling AT, Ruvinsky A. (Eds.). *The Genetics of the Horse*. Oxon: CABI. 473-497.
- Árnason T. 1999. Genetic evaluation of Swedish standard-bred trotters for racing performance traits and racing status. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 116(5): 387–398.
- Árnason T. 1994. The importance of different traits in genetic improvement of trotters. En: *Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Guelph, Canada, August 7-12, 1994*, Vol. 17, 462-469.
- Assunção F, Vila F. 2005. Declaratoria patrimonio cultural. En: *Anuario de la Sociedad de Criadores de Caballos Criollos del Uruguay*. (Eds.). Montevideo: El País. 309-311.
- Bergero D, Assenza A, Caola G. 2005. Contribution to our knowledge of the physiology and metabolism of endurance horses. *Livestock Production Science*, 92 (2): 167–176.
- Bokor Á, Blouin C, Langlois B. 2007. Possibility of selecting racehorses on jumping ability based on their steeplechase race results in France, the United Kingdom and Ireland. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 124(3): 124–132.

- Bokor Á, Blouin C, Langlois B, Stefler J. 2005. Genetic parameters of racing merit of Thoroughbred horses in steeplechase races. *Italian Journal Animal Science*, 4(3): 43-45.
- Bowling AT, Ruvinsky A. 2000. (Eds.). *The Genetics of the Horse*. Oxon: CABI. pp.527.
- Bugislaus AE, Röhe R, Geyer I, Kalm E. 2002. Estimation of genetic parameters for racing performances in German trotters after consideration of individual races. En: *Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Montpellier, France, August 19-23, 387-390.
- Burger D, Dollinger S, 1998. Raisons d'élimination, état de santé et carrière sportive des chevaux dans les raids d'endurance en Europe et dans les pays arabes: approche statistique. *Pratique Vétérinaire Equine*, 30(118): 91– 97.
- Buttram ST, Willham RL, Wilson DE, Heird JC. 1988. Genetics of Racing Performance in the American Quarter Horse: I. Description of the Data. *Journal of Animal Science*, 66(11): 2791-2799.
- Casellas J, Caja J, Ferret A, Piedrafita J. 2007. Analysis of litter size and days to lambing in the Ripollesa ewe. I. Comparison of models with linear and threshold approaches. *Journal of Animal Science*, 85(3): 618-624.
- Creagh FE, Hickson RE, Rogers CW. 2010. Brief communication: Preliminary examination of sport horse competition data for genetic evaluation. En: *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, 70th Conference Massey University, June 23-25, Vol. 70, 143-145.
- Dempster ER, Lerner I. M. 1950. Heritability of threshold characters. *Genetics*, 35(2): 212-236.

- Donoghue KA, Rekaya R, Bertrand JK. 2004. Comparison of methods for handling censored records in beef fertility data: Simulation study. *Journal of Animal Science*, 82(2): 351-356.
- Dowdall CR. 1982. (Eds.). *Criando Criollos*. Buenos Aires: Hemisferio Sur. pp.409.
- Ducro BJ. 2011. Relevance of test information in horse breeding. Doctoral thesis. Wageningen University. pp. 170.
- Ekiz B, Kocak O. 2005. Phenotypic and genetic parameter estimates for racing traits of Arabian horses in Turkey. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 122(5): 349-356.
- Ekiz B, Kocak Ö, Yilmaz A. 2005. Phenotypic and genetic parameter estimates for racing traits of Thoroughbred horses in Turkey. *Archiv Tierzucht*, 48 (2): 121-129.
- Essén-Gustavsson B, McMiken D, Karlström K, Lindholm A, Persson S, Thornton J. 1989. Muscular adaptation of horses during intensive training and detraining. *Equine Veterinary Journal*, 21(1): 27-33.
- Foran MK, Cromie AR, Reilly MP, Kelleher DL, Brophy PO. 1994. Analysis of show jumping data in the Irish sport horse population. 45th Annual Meeting of the European Association for Animal Production, Edinburgh, Scotland, September 5-8, p. 363.
- Foulley JL. 2004. Prediction of random effects in linear mixed models under stochastic censoring. En: *Proceedings of International Conference on Statistics in Health Science*, Universite de Nantes, June 23–25, Nantes, France. pp. 129–132.

- Foulley JL, Gianola D, Thompson R. 1983. Prediction of genetic merit from data on categorical and quantitative variates with an application to calving difficulty, birth weight and pelvic opening. *Genetics Selection Evolution*, 15(3): 401–424.
- Gianola D, Foulley JL. 1983. Sire evaluation for ordered categorical data with a threshold model. *Genetics Selection Evolution*, 15(2):201-224.
- Gianola D. 1982. Theory and analysis of threshold characters. *Journal of Animal Science*, 54(5):1079-1096.
- Gil A, Nari A, Irigoyen D. 2009. Propuestas de líneas de investigación y acciones para el PLANISA. Montevideo. Consultado 25 noviembre 2012. Disponible en:  
[http://www.iica.int/Esp/regiones/sur/uruguay/Documentos%20de%20la%20Oficina/Planisa\\_Trabajo\\_final\\_090904.pdf](http://www.iica.int/Esp/regiones/sur/uruguay/Documentos%20de%20la%20Oficina/Planisa_Trabajo_final_090904.pdf).
- Gómez MD, Varona L, Molina A, Valera M. 2011. Genetic evaluation of racing performance in trotter horses by competitive models. *Livestock Science*, 140(1):155–160.
- Gutiérrez JP, Goyache F. 2005. A note on ENDOG: a computer program for analysing pedigree information. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 122(2): 172-176.
- Harrison SP, Turrion-Gomez JL. 2006. Mitochondrial DNA: An important female contribution to thoroughbred racehorse performance. *Mitochondrion*, 6: 53–66.
- Hintz RL. 1980. Genetic of performance in the horse. *Journal of Animal Science*, 51(3): 582-594.



- Hughes JP. 1999. Mixed effects models with censored data with application to HIV RNA levels. *Biometrics*, 55(2): 625-629.
- Huizinga HA, van der Meij GJW 1989. Estimated Parameters of Performance in Jumping and Dressage Competition of the Dutch Warmblood Horse. *Livestock Production Science*, 21(4): 333-345.
- Huizinga HA, Korver S, van der Meij GJW. 1990. Stationary performance testing of stallions from the Dutch Warmblood riding horse population. II. Estimated heritabilities of and correlations between successive judgements of performance traits, en: *Genetic studies on performance of the Dutch Warmblood riding horse*. Chapter 4, 53-64. Doctoral thesis. Wageningen Agricultural University, The Netherlands, pp.119.
- Jaitner J, Reinhardt F, Preisinger R. 1994. Estimation of breeding values for thoroughbreds in Germany. 45th Annual Meeting of the European Association for Animal Production, Edinburgh, Scotland, September 5-8, p. 359.
- Janssens S, Buys N, Vandepitte W. 2007. Sport status and the genetic evaluation for show jumping in Belgian sport horses. 58th Annual Meeting of the European Association for Animal Production, Dublin, Ireland, August 26-29, p.1-9.
- Johnston DJ, Bunter KL. 1996. Days to calving in Angus cattle: genetic and environmental effects, and covariances with other traits. *Livestock Production Science*, 45(1):13-22.
- Jones WE. 1989. (Eds.). *Equine sports medicine*. Philadelphia: Lea. pp.329.
- Kearsley C. 2008. *Genetic Evaluation of Sport Horses in Britain*. Doctoral thesis. The University of Edinburgh, Edinburgh, pp.120.

- Klemetsdal G. 1992. Estimation of genetic trend in racehorse breeding. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section A Animal Science*, 42(4): 226-231.
- Klemetsdal G. 1990. Breeding for performance in horses: A review. En: *Proceedings of the 4th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Edinburgh, Scotland, July 23-27, Vol. 16, 184-193.
- Korsgaard, I.R., Sandø Lund, M., Sorensen, D., Gianola, D. 2003. Multivariate Bayesian analysis of Gaussian, right censored Gaussian, ordered categorical and binary traits using Gibbs sampling. *Genet. Sel. Evol.* 35, 159-183.
- Langlois B. 1996. A consideration of the genetic aspects of some current practices in Thoroughbred horse breeding. *Annales de Zootechnie*, 45: 41-51.
- Langlois B, Blouin C, Tavernier A. 1996. Nouveaux résultats d'estimation de l'heritabilite' des gains en course des pur sang en France. *Genetics Selection Evolution*, 28(3): 275-283.
- Legarra, A, Varona, L, López de Maturana, E. 2011. TM Threshold Model. pp. 33.
- López R, Peñagaricano F, Rovere G, Urioste JI. 2012. Comparación de modelos para la estimación de heredabilidad de tiempo final en pruebas de resistencia en caballos Criollos. XXXVII Congreso Sociedad Chilena de Producción Animal Libro de Resúmenes, Termas de Catillo, Chile, 24-26 Octubre 2012, pp. 21-22.
- López Correa R, Peñagaricano F, Rovere G, Urioste JI. 2011. Heredabilidad de tiempo final en pruebas de resistencia para la población de caballos Criollos. En: VIII Simposio Internacional de Recursos Genéticos de América Latina y el Caribe, Quito, Ecuador, Noviembre 21-23, Resúmenes de los Trabajos presentados, p.281-282.

- López Correa R, Peñagaricano F, Rovere G. 2010a. Creación y descripción de una base de datos de caballos Criollos para evaluación de desempeño en pruebas de resistencia. En: III Congreso Asociación Uruguaya de Producción Animal, Montevideo, Uruguay, Noviembre 4-5, Revista Agrociencia, p.185.
- López Correa R, Peñagaricano F, Rovere G. 2010b. Efecto de la edad y el sexo sobre el desempeño de caballos criollos en pruebas de resistencia. En: III Congreso Asociación Uruguaya de Producción Animal, Montevideo, Uruguay, Noviembre 4-5, Revista Agrociencia, p.186.
- López-Rivero JL, Piercy RJ. 2004. Muscle physiology; responses to exercise and training, en: Hinchcliff RW, Kaneps AJ, Geor RJ. (Eds.). Equine sports medicine and surgery: basic and clinical sciences of the equine athlete. Edinburgh: Saunders. pp. 45-76.
- Lynch M, Walsh B. 1998. (Eds.). Genetics and analysis of quantitative traits. Massachusetts: Sinauer Associates. pp. 980.
- Martin GS, Strand E, Kearney MT. 1996. Use of statistical models to evaluate racing performance in Thoroughbreds. Journal of the American Veterinary Medical Association, 209(11):1900–1906.
- MGAP- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, 2003. Recursos Zoogenéticos. Informe Uruguay. p.60.
- Millones EA. 2003. Modelos Probit y Tobit aplicados al estudio de la oferta laboral de los trabajadores secundarios en el Perú. Monografía. Facultad de Ciencias Matemáticas, E.A.P. de Estadística, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú. pp14.

- Minkema D. 1975. Studies on the genetics of trotting performance in Dutch trotters. I. The heritability of trotting performance. *Annales de génétique et de sélection animale*, 7(1): 99-121.
- Misztal I, Tsuruta S, Strabel T, Auvray B, Druet T, Lee D. 2002. BLUPF90 and related programs (BGF90). Proceedings of the 7th. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Montpellier, France. CD-ROM communication 28:07.
- Moor J. 1992. 14 años de Marchas. Material de divulgación. [Inédito] p.20.
- Mota M, Abrahão A, Oliveira H. 2005. Genetic and environmental parameters for racing time at different distances in Brazilian Thoroughbreds. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 122(1-6):393-399.
- Mota MDS, Oliveira HN, Silva RG. 1998. Genetic and environmental factors that affect the best time of Thoroughbred horses in Brazil. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 115(1-6): 123-129.
- Mrode RA. 2005. (Eds.). Linear models for the prediction of animal breeding values. Wallingford: CABI. pp.344.
- Ojala M, Van Vleck LD, Quaas R L. 1986. Factors influencing best annual racing time in Finnish horses. Consultado 25 mayo 2012. Disponible en: <http://digitalcommons.unl.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1356&context=animalscifacpub>
- Oki H, Sasaki Y. 1996. Estimation of genetic trend in racing time of Thoroughbred horses in Japan. *Animal Science and Technology (Japan)*, 67(2):120-124.

- Park KD. 2011. Genetic parameters of finish time in Korean Thoroughbred racehorses. *Livestock Science*, 140(1-3): 49-54.
- Pérusse L, Gagnon J, Province MA, Rao DC, Wilmore, JH, Leon, AS, Bouchard, C, Skinner, JS. 2001. Familial aggregation of submaximal aerobic performance in the heritage family study. *Medicine and science in sports and exercise*, 33(4):597-604.
- Peyrallo, R. 2000. Les raids d'endurance équestre en Picardie-France. En: Anuario de la Sociedad de Criadores de Caballos Criollos del Uruguay. (Eds.). Montevideo: El País. 229-234.
- Porte, FE. 1993. Crecimiento y desarrollo del caballo Criollo chileno. En: Porte FE. (Eds.). Evaluación técnica del caballo Criollo chileno 1893-1993. Santiago de Chile: Sin Editorial. 105-130.
- Pösö J, Ojala M, Vilva V. 1994. Heritability estimates of trotting performances traits for early career and annual records. En: Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Guelph, Canada, August 7–12, Vol. 17, 471–474.
- Preisinger R, Wilkens J, Kalm E. 1990. Breeding values and estimation of genetic trends in German Thoroughbred horses. En: Proceedings of the 4th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Edinburgh, Scotland, July 23-27, Vol. 16, 462-469.
- R Development Core Team. 2009. R: A Language and Environment for Statistical Computing, en: R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Ricard A, Touvais M. 2007. Genetic parameters of performance traits in horse endurance races. *Livestock Science*, 110 (1):118-125.

- Ricard A, Bruns E, Cunningham EP. 2000. Genetic of performance traits. En: Bowling AT, Ruvinsky A. (Eds.). *The Genetics of the Horse*. Oxon: CABI. 411-438.
- Ricard A. 1998. Developments in the genetic evaluation of performance traits in horses. En: 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Armidale, Australia, January 11-16, Vol. 24. 388-395.
- Ricard A, Fournet-Hanocq F. 1997. Analysis of factors affecting length of competitive life of jumping horses. *Genetics Selection Evolution*, 29(2): 251-267.
- Ridgway K.J. 1989. Selecting and conditioning the equine athlete. En: Jones WE. (Eds.). *Equine sports medicine*. Philadelphia: Lea. 281-316.
- Röhe R, Savas T, Brka M, Willms F, Kalm E. 2001. Multiple-trait genetic analyses of racing performances of German trotters with disentanglement of genetic and driver effects. *Archiv Tierzucht*, 44(6): 579-587.
- Saastamoinen MT, Nylander A. 1994. Genetic and phenotypic parameters for early career performance and age at the beginning of the career in Standardbred trotters. En: *Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Guelph, Canada, August 7–12, Vol. 17, 458-461.
- Schurink A, Theunissen MCJ, Ducro BJ, Bijma, P, van Grevenhof EM. 2009. Identification of environmental factors affecting the speed of purebred Arabian racehorses in The Netherland. *Livestock Science*, 125(1): 97–100.
- Smith BJ. 2007. Boa: An R package for MCMC output convergence assessment and posterior inference.

- Sobczyńska M. 2006. Genetic correlations between racing performance at different racing distances in Thoroughbreds and Arab horses. *Czech Journal Animal Science*, 51(12): 523-528.
- Sorensen DA, Gianola D, Korsgaard IR. 1998. *Acta Agriculturae Scandinavica. Acta Agriculturae Scandinavica Section A Animal Science*, 48(4):222–229.
- Stewart ID, Woolliams JA, Brotherstone S. 2010. Genetic evaluation of horses for performance in dressage competitions in Great Britain. *Livestock Science*, 128(1-3): 36-45.
- Taveira RZ, Mota MDS, Oliveira HN. 2004. Population parameters in Brazilian Thoroughbred. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 121(6):384–391
- Tavernier A. 1992. Is the performance at 4 years in jumping informative for later results?. En: 43rd Annual Meeting of the European Association for Animal Production, Madrid, Spain, September 13–17, 552–553.
- Tavernier A. 1991. Genetic evaluation of horses based on ranks in competitions. *Genetics Selection Evolution*, 23(2):159-173.
- Tavernier A. 1990. Estimation of breeding value of jumping horses from their ranks. *Livestock Production Science*, 26(4):159–173.
- Thiruvankadan AK, Kandasamy N, Panneerselvam S. 2009. Inheritance of racing performance of trotter horses: An overview. *Livestock Science*, 124(1-3): 163–181.
- Thompson R. 1979. Sire evaluation. *Biometrics*, 35(1): 339-353.

- Thorén E. 2008. International Sport Horse Data for Genetic Evaluation. Doctoral thesis. Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala, pp. 48.
- Thuneberg-Selonen T, Mäntysaari E, Ojala M. 2001. Estimation of genetic parameters for racing performance and racing status. En: 52nd Annual Meeting of the European Association for Animal Production, Budapest, Hungria, August 25-29, 1-4.
- Thuneberg-Selonen T, Pösö J, Mäntysaari E, Ojala M. 1999. Use of individual race results in the estimation of genetic parameters of trotting performance for Finnhorse and Standardbred trotters. *Agricultural and Food Science in Finland*, 8(4-5): 353-363.
- Tolley ES, Notter DR, Marlowe TJ. 1985. A review of the inheritance of racing performance in horses. *Animal Breeding Abstracts*, 53(3): 163-185.
- Tozaki T, Miyake T, Kakoi H, Gawahara H, Hirota K, Nakano Y, Kurosawa M. 2011. Heritability estimates for racing performance in Japanese Thoroughbred racehorses using linear and non-linear model analyses. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 1-7.
- Urioste JI, Misztal I, Bertrand JK. 2007a. Fertility traits in spring-calving Aberdeen Angus cattle. 1. Model development and genetic parameters. *Journal of Animal Science*, 85(11): 2854-2860.
- Urioste JI, Misztal I, Bertrand JK. 2007b. Fertility traits in spring-calving Aberdeen Angus cattle. 2. Model comparison. *Journal of Animal Science*, 85(11): 2861-2865.



- Varona L, Misztal I, Bertrand JK. 1999a. Threshold-linear versus linear-linear analysis of birth weight and calving ease using an animal model: I. Variance component estimation. *Journal of Animal Science*, 77(8): 1994-2002.
- Varona L, Misztal I, Bertrand JK. 1999b. Threshold-linear versus linear-linear analysis of birth weight and calving ease using an animal model: II. Comparison of models. *Journal of Animal Science*, 77(8): 2003-2007.
- Verocay M.J.A. 1999. Informe de observaciones y resultados del estudio de la 28ª Marcha Funcional del caballo Criollo. Sta. Teresa – Mayo de 1997, en: Sociedad de Criadores de Caballos Criollos del Uruguay. (Eds.), Anuario. Garibaldi, Montevideo, pp. 169-171.
- Viklund Å. 2010. Genetic evaluation of Swedish Warmblood horses. Doctoral thesis. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, pp. 55.
- Viklund Å, Braam Å, Näsholm A, Strandberg E, Philipsson J. 2010. Genetic variation in competition traits at different stages and time periods and correlations with traits at field tests of 4-year-old Swedish Warmblood horses. *Animal*, 4(6): 682-691.
- Vila F, Valera M, Molina A. 1997. The Criollo horse in Uruguay. En: *Animal genetic resources information*. FAO and UNEP, 22, pp. 43-52. Rome, Italy.
- Villela L, Mota M, Oliveira H. 2002. Genetic parameters of racing performance traits of Quarter horses in Brazil. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 119(4): 229-234.