

# ANNALI

DELLA FACOLTÀ DI AGRARIA DELL'UNIVERSITÀ

\_\_\_\_\_ SASSARI \_\_\_\_\_

DIRETTORE: P. BULLITTA

COMITATO DI REDAZIONE: P. BRANDANO - P. BULLITTA - P. DEIDDA  
M. GREPPI - L. IDDA - F. MARRAS - G. PALMIERI - A. VODRET

## studi sassaresi

ORGANO UFFICIALE  
DELLA SOCIETÀ SASSARESE DI SCIENZE MEDICHE E NATURALI



## L'USO DELL'ANALISI MULTICARATTERIALE NELLA STIMA DELL'EREDITABILITÀ DELLA CURVA DI LATTAZIONE IN BOVINE DA LATTE<sup>(1)</sup>

Aldo CAPPIO-BORLINO<sup>(2)</sup>, Giuseppe PULINA<sup>(3)</sup>, Nicolò P.P. MACCIOTTA<sup>(4)</sup>

### RIASSUNTO

La determinazione dell'ereditabilità *della forma della curva di lattazione* costituisce un problema assai complesso, che oggi sembra risolvibile grazie alla combinazione di due metodi matematici finora sviluppati indipendentemente: il metodo multicaratteriale di analisi delle componenti della varianza, che consente la stima simultanea delle componenti genetiche delle varianze e delle correlazioni dei diversi caratteri quantitativi esaminati; ed il *metodo della modellizzazione matematica* dei fenomeni biologici che, nei casi di applicabilità, consente la rappresentazione matematica dei legami tra le grandezze fondamentali del fenomeno studiato. L'applicazione del metodo dell'analisi multicaratteriale ai parametri della curva di lattazione, i quali sono così trattati come altrettanti caratteri quantitativi "astratti", permette la stima dell'ereditabilità e delle correlazioni genetiche e fenotipiche degli elementi essenziali della forma della curva di lattazione.

Parole chiave: Ereditabilità, Analisi multicaratteriale, Curva di lattazione.

### SUMMARY

## THE HERITABILITY ESTIMATION OF THE DAIRY COW'S LACTATION CURVE SHAPE BY MULTITRAIT ANALYSIS

The heritability estimation of the shape of the lactation curve is quite complex. However, it now seems to be resolvable thanks to a combination of two mathematical methods which up to now have been developed independently. One method is a multitrait analysis of variance components which enables us to estimate the genetic components of phenotypic variance and the trait correlation. The other method is the mathematical modelling of biological phenomena which, when applicable, provides a mathematical description of the relationship between the fundamental quantities under consideration.

Multitrait analysis, when applied to lactation curve parameters, enables us to estimate not only the heritability but also the genetic and phenotypic correlations of the essential elements of the lactation curve.

Key words: Heritability, Multitrait analysis, Lactation curve.

---

(1) Lavoro eseguito con il contributo MURST 60% (titolare prof. G. Pulina).

(2) Assistente ordinario di Fisica. Istituto di Matematica - Facoltà di Scienze MFN dell'Università di Sassari - Corso Angioi 4, 07100 Sassari- tel. 079/228623.

(3) Professore associato di Zootecnica. Istituto di Zootecnica - Facoltà di Agraria dell'Università di Sassari - Via De Nicola, 07100 Sassari - tel. 079/229300.

(4) Ricercatore. Ibidem.

## PREMESSA

L'analisi genetica dei caratteri quantitativi, come è noto, deve essere sviluppata con metodi biometrici applicati ai valori fenotipici dei caratteri ritenuti importanti e misurati su campioni degli animali presi in esame (3). Poiché le differenze che si riscontrano fra gli individui di una popolazione relativamente ad un particolare carattere quantitativo sono dovute sia al patrimonio ereditario che alle condizioni ambientali, la varianza osservata in un campione può essere scomposta in due quote che misurano le differenze genetiche e quelle ambientali: il loro rapporto fornisce una stima dell'importanza del genotipo, rispetto all'ambiente, come causa di variazione.

Il modello generalmente adottato nei problemi di scomposizione della varianza fenotipica dei caratteri metrici, è il così detto *modello lineare misto*, in cui gli effetti di origine ambientale sono trattati come effetti fissi e l'effetto genetico è considerato come un effetto casuale (27): ad esempio, nel caso della stima dei valori genetici di un gruppo di tori rispetto ad un carattere metrico misurato sulle loro progenie, il modello generalmente utilizzato è il seguente:

$$[1.1] \quad Y = X\beta + Zu + e$$

dove  $Y$  rappresenta il vettore delle osservazioni relative al carattere esaminato (quale ad es. la produzione lattea convenzionale di 305 giorni);  $\beta$  si riferisce al vettore degli effetti ambientali trattati come effetti fissi (ad es. l'allevamento, l'anno e la stagione del parto);  $u$  è il vettore degli effetti dei tori;  $X$  e  $Z$  sono due matrici — note come matrici del disegno sperimentale o matrici di incidenza — i cui elementi sono conosciuti; infine  $e$  rappresenta il vettore dei termini di errore (7).

Ponendo eguali a zero le medie degli effetti casuali e dei termini di errore nonché la covarianza fra essi ed assumendo che  $\text{var}(u) = D$  e  $\text{var}(e) = R$ , si ottiene:

$$[1.2] \quad V = \text{var}(Y) = ZDZ' + R$$

Sulla base della [1.2], l'applicazione del metodo dei minimi quadrati generalizzati porta al seguente sistema di equazioni lineari, le cui soluzioni coincidono con i valori degli "stimatori"  $\hat{\beta}$  di  $\beta$ .

$$[1.3] \quad X'V^{-1} X\hat{\beta} = X'V^{-1} Y$$

La soluzione del sistema [1.3] richiede il calcolo preventivo della matrice  $V^{-1}$ , inversa di  $V$ . Poiché  $V$  è per sua natura semidefinita-positiva e solitamente non singolare, l'esistenza dell'inversa è normalmente garantita, ma l'ordine di  $V^{-1}$  coincide con il numero ( $N$ ) delle osservazioni che può essere anche molto grande; inoltre, anche se  $D$  ed  $R$  sono diagonali,  $V=ZDZ' + R$  non è diagonale, per cui il calcolo di  $V^{-1}$  è di solito alquanto faticoso. Nei problemi di genetica, infine, l'interesse non è limitato alla stima di  $\beta$ : è richiesta infatti anche una stima di  $u$  in quanto, benché questo sia un vettore di elementi casuali, i suoi termini rappresentano la stima dei valori genetici degli animali analizzati rispetto al carattere metrico  $Y$ .

Le equazioni normali [1.3] possono però essere sostituite da un sistema per molti versi equivalente, ma più semplice da risolvere e molto più utile nei problemi specifici di stima degli effetti genetici sui caratteri produttivi (9). Ammettendo  $\text{var}(u) = G\sigma^2$  (dove  $G$  è una matrice conosciuta non singolare e  $\sigma^2$  è uno scalare eventualmente incognito),  $\text{var}(e) = R\sigma^2$  (dove  $R$  è una matrice non singolare nota), e  $\text{Cov}(u, e') = 0$ , le equazioni normali [1.3] possono essere sostituite dal sistema equivalente:

$$[1.4] \quad \begin{bmatrix} X'R^{-1}X & X'R^{-1}Z \\ Z'R^{-1} & Z'R^{-1}Z + G^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\beta} \\ \hat{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'R^{-1}y \\ Z'R^{-1}y \end{bmatrix}$$

le cui soluzioni  $\hat{\beta}$  e  $\hat{u}$  forniscono rispettivamente la migliore stima lineare non distorta ( $K\hat{\beta}$ ) per qualsiasi funzione stimabile ( $K'\beta$ ) e la migliore previsione lineare non distorta ( $BLUP = \text{Best Linear Unbiased Predictor}$ ) per  $u$ . Il vantaggio fondamentale delle [1.4] rispetto alle [1.3] è che le prime non contengono  $V^{-1}$  ma solo  $G^{-1}$  e  $R^{-1}$ , assai più semplici da calcolare in quanto  $G$  ed  $R$  sono di solito diagonali.

L'origine delle equazioni [1.4] è la funzione della densità di probabilità congiunta di  $Y$  e di  $u$  che, nell'ipotesi di normalità delle distribuzioni, si riduce alla:

$$[1.5] \quad f(Y, u) = C \exp[-1/2(Y - X\beta - Zu)'R^{-1}(Y - X\beta - Zu)] \exp(-1/2u'G^{-1}u)$$

dove  $C$  è una costante. La massimizzazione della [1.5] rispetto a  $\beta$  e ad  $u$  porta alle [1.4], che sono le equazioni normali valide per il modello ad effetti fissi, con l'aggiunta dell'inversa della matrice

di covarianza degli effetti casuali alla submatrice che funge da coefficiente di  $u$ , cioè con  $G^{-1}$  addizionata a  $Z'R^{-1}Z$ .

La determinazione delle varianze e covarianze dei parametri richiede il calcolo di una inversa generalizzata della matrice dei coefficienti delle [1.4]. Rappresentando una  $g$ -inversa nel modo seguente:

$$[1.6] \quad \begin{bmatrix} C_{11} & C_{12} \\ C'_{12} & C_{22} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'R^{-1}X & X'R^{-1}Z \\ Z'R^{-1}X & Z'R^{-1}Z + G^{-1} \end{bmatrix}$$

si ottiene infatti:

$$[1.7] \quad \begin{aligned} \text{var}(K'\hat{\beta}) &= K'C_{11}K\sigma^2 \\ \text{Cov}(K'\hat{\beta}, \hat{u}') &= 0 \\ \text{Cov}(K'\hat{\beta}, \hat{u}'-u) &= C_{12}\sigma^2 \\ \text{var}(\hat{u}) &= \text{Cov}(\hat{u}, u') = (G - C_{22})\sigma^2 \\ \text{var}(\hat{u}-u) &= C_{22}\sigma^2 \end{aligned}$$

In questi ultimi anni il modello lineare misto di Henderson ha assunto una posizione di primo piano nella stima dei valori riproduttivi, grazie alla sua grande versatilità di impiego ed alle notevoli potenzialità di sviluppo, la più proficua delle quali è sicuramente quella che consente di adattare il modello lineare misto alla cosiddetta "analisi multicaratteriale". Questo metodo di calcolo è in grado di stimare simultaneamente le componenti genetiche delle varianze fenotipiche di tutti i caratteri che, in una particolare situazione, sono ritenuti importanti; esso consente quindi di pervenire alla stima di indici di selezione che tengano conto contemporaneamente di un insieme di caratteri, anziché di ciascuno di essi separatamente (10)(23).

## IL MODELLO DELL'ANALISI MULTICARATTERIALE

Il modello lineare generale dell'analisi multicaratteriale può essere rappresentato con un'equazione matriciale della stessa forma delle [1.1]:

$$Y = X\beta + Zu + e$$

Nell'ipotesi, però, che il modello consideri un numero (t) di caratteri e che le osservazioni siano ordinate per animali entro ciascun carattere, si ha:

$$Y = \begin{bmatrix} Y_1 \\ Y_2 \\ \dots \\ Y_t \end{bmatrix}$$

in cui

$Y_1 =$  vettore delle osservazioni relative al carattere 1

$Y_2 =$  vettore delle osservazioni relative al carattere 2

$Y_t =$  vettore delle osservazioni relative al carattere t

Ordinando di conseguenza gli effetti fissi per animale entro ciascun carattere,  $X\beta$  diventa:

$$X\beta = \begin{bmatrix} X_1 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & X_2 & \dots & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \dots & X_t \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \beta_1 \\ \beta_2 \\ \dots \\ \dots \\ \beta_t \end{bmatrix}$$

dove ciascun  $\beta_i$  include gli effetti fissi previsti dal modello per il carattere (i) e le  $(X_i)$  sono le matrici di incidenza relative ai diversi caratteri. Benché gli effetti fissi possano variare da un carattere all'altro, si può adottare per semplicità di calcolo, il medesimo modello per tutti i caratteri. In modo analogo  $Zu$  diventa:

$$Zu = \begin{bmatrix} Z_1 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & Z_2 & \dots & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \dots & Z_t \end{bmatrix} \begin{bmatrix} u_1 \\ u_2 \\ \dots \\ \dots \\ u_2 \end{bmatrix}$$

dove  $u_i$  è il vettore degli effetti genetici relativi al carattere (i) e ciascuna  $Z_j$  rappresenta la corrispondente matrice di incidenza. Per i valori attesi dei termini casuali, sempre in analogia al modello unicaratteriale, si può porre:

$$E \begin{bmatrix} u \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix} \quad ; \quad E(Y) = X\beta$$

Per quanto riguarda la matrice delle varianze e covarianze dei termini di  $u$ , se  $G$  è la matrice delle varianze-covarianze genetiche fra i diversi caratteri, cioè se:

$$G = \begin{bmatrix} g_{11} & g_{12} & .. & .. & g_{1t} \\ g_{21} & g_{22} & .. & .. & g_{2t} \\ .. & .. & .. & .. & .. \\ .. & .. & .. & .. & .. \\ g_{t1} & g_{t2} & .. & .. & g_{tt} \end{bmatrix}$$

è opportuno porre:

$$V \begin{bmatrix} u_1 \\ u_2 \\ \vdots \\ u_t \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} Ag_{11} & Ag_{12} & .. & .. & Ag_{1t} \\ Ag_{21} & Ag_{22} & .. & .. & Ag_{2t} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ Ag_{t1} & Ag_{t2} & .. & .. & Ag_{tt} \end{bmatrix} = A^*G$$

dove (\*) indica il prodotto diretto o di Kronecker fra due matrici. In questo modo il modello incorpora la matrice (A) costruita con i coefficienti di parentela di Wright degli animali in esame, che entrano così a far parte del successivo calcolo delle stime dei valori genetici (6)(11).

Infine se:

$$R = \begin{bmatrix} r_{11} & r_{12} & .. & .. & r_{1t} \\ r_{21} & r_{22} & .. & .. & r_{2t} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ r_{t1} & r_{t2} & .. & .. & r_{tt} \end{bmatrix}$$

è la matrice delle varianze e covarianze fra i caratteri relativa ai termini di errore, si potrà porre:

$$V \begin{bmatrix} e_1 \\ e_2 \\ \vdots \\ e_t \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} Ir_{11} & Ir_{12} & .. & .. & Ir_{1t} \\ Ir_{21} & Ir_{22} & .. & .. & Ir_{2t} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \ddots & \vdots \\ Ir_{t1} & Ir_{t2} & .. & .. & Ir_{tt} \end{bmatrix} = I * R$$

La stima delle matrici delle varianze-covarianze genetiche e di errore può essere fatta con metodi ed algoritmi diversi, ciascuno dei quali presenta specifici pregi e difetti (12)(25). Esse, oltre ad essere evidentemente informative di per sé, sono utilizzate nel modello per risolvere le equazioni che consentono di ricavare i valori *BLUE* e *BLUP* dei vettori  $\beta$  ed  $u$ . In analogia al sistema [1.4], valido per il metodo unicaratteriale, le equazioni del modello lineare misto multicaratteriale possono essere scritte nella forma:

$$[2.1] \begin{bmatrix} X'R^{-1}X & X'R^{-1}Z \\ Z'R^{-1} & Z'R^{-1}Z + A^{-1}G^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\beta} \\ \hat{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'R^{-1}Y \\ Z'R^{-1}Y \end{bmatrix}$$

Un aspetto specifico di queste equazioni applicate al modello multicaratteriale è che la presenza di errori anche molto piccoli nella stima delle varianze e covarianze comporta una sensibile riduzione dell'attendibilità delle soluzioni relative ai valori genetici (12): se il modello utilizzato in concreto non prevede la selezione, l'uso dei valori stimati delle varianze e covarianze non determina una distorsione eccessiva delle previsioni; in presenza di selezione, invece, una stima non corretta delle varianze e covarianze produce, di solito, una distorsione accentuata delle previsioni (29). D'altra parte, nei problemi di stima dei valori riproduttivi con l'analisi multicaratteriale, è abbastanza frequente che contemporaneamente uno o più caratteri siano utilizzati per la selezione: ad esempio, nel *culling* sequenziale le lattazioni successive sono considerate come caratteri quantitativi diversi ed allo stesso tempo come indici di scarto degli animali che non raggiungono i valori prefissati della produzione lattea. In seguito alla selezione le varianze dei valori genetici ovviamente diminuiscono, i valori genetici di animali inizialmente non correlati possono diventare correlati ed i termini di errore possono mostrare correlazione sia fra loro che con i valori genetici. La conseguenza ovvia è che le stime delle varianze e delle covarianze, calcolate senza tener conto della selezione, diventano fortemente distorte. Un esempio significativo riguarda la stima della correlazione fra la prima e

la seconda lattazione: se il metodo di calcolo della covarianza richiede che i dati siano completi per entrambi i caratteri da correlare, il fatto che alcuni animali vengano scartati a causa della scarsa produzione nella prima lattazione si traduce in una distorsione notevole delle stime successive. Tuttavia, Rothschild et al. (21) hanno dimostrato che l'adozione del metodo di stima basato sulla massima verosimiglianza (ML) riesce a ridurre in misura apprezzabile la distorsione introdotta dal *culling*. Un effetto analogo si può però ottenere anche con un metodo ML semplificato, noto come "metodo ristretto della massima verosimiglianza" (*REML = Restricted Maximum Likelihood*)(20)(22)(30).

#### LA SEMPLIFICAZIONE DELLE EQUAZIONI DEL MODELLO MULTICARATTERIALE TRAMITE TRASFORMAZIONI CANONICHE

Il numero elevato di equazioni richieste dall'analisi multicaratteriale rischia di rendere troppo complessi i calcoli relativi alla determinazione della matrice delle varianze-covarianze necessaria per la stima dei valori genetici. Tuttavia, tale limite può essere parzialmente superato, almeno nei casi in cui il modello prevede un solo criterio di classificazione casuale e quando tutti i caratteri considerati sono misurati su ciascun animale con eguali matrici di incidenza (18). Con queste ipotesi è infatti applicabile l'algoritmo delle "trasformazioni canoniche", il quale consente di trasformare i dati sperimentali relativi ad un gruppo di caratteri fra loro correlati in un insieme di valori di nuove "variabili canoniche" che non presentano più correlazione fra loro. Diventa così possibile stimare le componenti della varianza con un'analisi unicaratteriale condotta separatamente su ciascuna delle variabili canoniche (13)(14). I risultati ottenuti possono quindi essere riportati alla scala originaria con la semplice applicazione della trasformazione canonica inversa.

Questo metodo può essere impiegato proficuamente in tutte quelle situazioni sperimentali in cui si vogliono determinare i valori riproduttivi di gruppi di tori in base alle osservazioni relative ad un insieme di caratteri produttivi, misurati su campioni di figlie dei tori in prova. Ad esempio Lin e Lee (16) hanno utilizzato i dati sperimentali relativi ai cinque caratteri seguenti, rilevati su ciascun animale di un campione di vacche Frisone: 1) produzione lattea in 308 giorni (M308); 2) peso

corporeo al 462° giorno di età (BW462); 3 ) peso al primo parto (BWF); 4) variazione del peso fra il 56° e il 112° giorno della prima lattazione (WG56); 5) variazione del peso tra il 112° ed il 168° giorno della prima lattazione (WG112). La scelta di tali caratteri era motivata dal fatto che osservazioni precedenti avevano indicato una alta ereditabilità ed una elevata correlazione (15).

Il modello statistico prevedeva: l'allevamento, l'anno e la stagione del parto, come effetti fissi; il padre e l'errore residuo, come effetti casuali. Poiché i cinque caratteri esaminati erano rilevati su tutte le vacche e a ciascun carattere era applicato il medesimo modello, erano rispettate le condizioni richieste per l'impiego di una trasformazione canonica, capace di ridurre i dati sperimentali ad un insieme di valori di variabili canoniche che non presentavano fra loro correlazioni, né genetiche né ambientali. Il modello lineare misto da applicare all'iesimo carattere canonico diventa, in tale situazione, il seguente:

$$[3.1] \quad Y_j^* = Xb_j^* + Zu_j^* + e_j^*$$

$$v \begin{bmatrix} u_i^* \\ e_i^* \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\lambda_i & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$

$$E \begin{bmatrix} u_i^* \\ e_i^* \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}$$

in cui:

- $Y_j^*$  è il vettore dei valori relativi all'iesimo carattere,
- $b_j^*$  è il vettore degli effetti fissi,
- $u_j^*$  è il vettore degli effetti casuali,
- $X, Z$  sono le matrici di incidenza associate rispettivamente a  $b_j^*$  ed a  $u_j^*$ ,
- $A$  è la matrice dei coefficienti di parentela dei tori,
- $\lambda_j$  è l'iesimo autovalore della matrice  $R^{-1}G$ , dove  $R$  e  $G$  sono le matrici di varianza-covarianza, rispettivamente, di errore e genetica.

Il sistema di equazioni che consente di stimare  $b_j^*$  e  $u_j^*$  per l'iesimo "carattere canonico" diventa allora:

$$[3.2] \quad \begin{bmatrix} X'X & X'Z \\ ZX & ZZ + A^{-1}(1/\lambda_i) \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_i^* \\ u_i^* \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'Y_i^* \\ ZY_i^* \end{bmatrix}$$

Le stime delle varianze genetiche e di errore possono essere calcolate usando l'algoritmo *REML* nel modo seguente:

$$[3.3] \quad \sigma_e^2 = [e_j^{*'} e_j^* + \text{tr}(WCW')]/N$$

$$\sigma_e^2 = [u_j^{*'} A^{-1} u_j^* + \text{tr}(A^{-1} C_{22})]/q$$

dove :

$N$  è il numero complessivo delle osservazioni,  
 $W$  è dato da  $[X : Z]$ ,  
 $C_{22}$  è calcolata sulla base di una matrice inversa generalizzata della matrice dei coefficienti delle [3.2], del tipo:

$$C = \begin{bmatrix} C_{11} & C_{12} \\ C_{21}' & C_{22} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'X & X'Z \\ ZX & ZZ + A^{-1}(1/\lambda_i) \end{bmatrix}$$

$q$  è il numero dei tori,  
 $\text{tr}$  è l'operatore "traccia".

Poiché il metodo della stima è iterativo — fino alla convergenza dei valori di  $Y_i^*$  calcolati con i corrispondenti valori misurati — è necessario disporre di un primo insieme di valori per le matrici  $R$  e  $G$  da sottoporre alla trasformazione canonica con cui iniziare il ciclo delle stime. Questi valori iniziali possono essere ricavati dalla letteratura oppure, qualora manchino indicazioni in proposito, essere fissati arbitrariamente. La maggior parte degli studi sulla determinazione dei parametri che qui interessano, riportano i valori stimati dell'ereditabilità ( $h^2$ ) e delle correlazioni genetiche ( $r_A$ ) e fenotipiche ( $rp$ ), anziché i valori che compaiono come elementi di  $R$  e di  $G$ , cioè le varianze e le covarianze; gli elementi di  $R$  e di  $G$  possono tuttavia essere calcolati facilmente a partire da ( $h^2$ ), ( $r_A$ ) ed ( $rp$ ) e dalla conoscenza della componente della varianza attribuibile all'effetto paterno. Durante il processo iterativo di calcolo gli elementi non diagonali delle matrici  $R$  e  $G$  sulla scala delle variabili canoniche, cioè di  $R^*$  e di  $G^*$ , possono essere

direttamente posti eguali a zero, essendo questo il valore da ottenere al termine delle iterazioni. Questa posizione, infatti, accelera il raggiungimento della convergenza, ottenuta la quale gli elementi di  $R^*$  e di  $G^*$  possono essere riportati alla scala originaria con la semplice applicazione della trasformazione canonica inversa:

$$[3.4] \quad \begin{aligned} G &= Q^{-1}G^*Q^{-1'} \\ R &= Q^{-1}R^*Q^{-1'} \end{aligned}$$

in cui  $Q$  rappresenta la matrice della trasformazione canonica costruita con gli autovettori corrispondenti ai diversi autovalori ( $\lambda_j$ ).

Qualche difficoltà di calcolo può sorgere nella determinazione di  $A^{-1}$ , inversa di una matrice dei coefficienti di parentela fra i tori, che può essere anche molto grande. Le relazioni di parentela più rilevanti fra i tori usati per l'inseminazione strumentale però, sono quelle dovute ai padri ed ai nonni materni: in questo caso è possibile utilizzare un metodo di calcolo relativamente semplice e rapido, che consente di determinare l'inversa di  $A$  direttamente da questi due elementi del pedigree degli animali in prova (8).

E' ancora diffusa l'idea che il metodo dell'analisi multicaratteriale sia riducibile ad un elegante algoritmo di sintesi capace di dare una forma compatta ad un insieme di risultati che potrebbero essere raggiunti altrettanto bene applicando in successione a ciascuno dei caratteri esaminati il metodo più tradizionale dell'analisi unicaratteriale. Bisogna invece sottolineare che tra i due metodi sussiste una fondamentale differenza di merito, facilmente comprensibile se si considera che l'analisi multicaratteriale è la sola capace di tenere conto simultaneamente di tutte le intercorrelazioni — positive e negative — eventualmente presenti tra i diversi caratteri esaminati, consentendo di conseguenza la stima dei parametri genetici e fenotipici in base ad un corredo informativo molto più completo. Al contrario, l'analisi unicaratteriale tradizionale permette soltanto il calcolo delle correlazioni semplici fra due caratteri per volta, ma non delle eventuali correlazioni fra i due caratteri esaminati e quelli rimanenti. Peraltro, anche quando i caratteri studiati siano due soltanto, il metodo dell'analisi bicaratteriale è preferibile a quello dell'analisi unicaratteriale ripetuta su ciascuno dei caratteri.

Un aspetto fondamentale di questa differenza — non semplicemente formale ma di merito — dei due metodi è che le stime delle correlazioni genetiche e fenotipiche cambiano di solito a seconda del metodo utilizzato e tale cambiamento può interessare non solo il valore ma persino il segno dei parametri. Gli autori sopra citati hanno condotto un esame comparato dei risultati che si ottengono: a) con l'analisi unicaratteriale, b) con un'analisi multicaratteriale limitata a cinque caratteri e c) con un'analisi multicaratteriale estesa a 19 caratteri. Le stime (Tabella 1) dell'ereditabilità di (M308), di (BWF) e di (BW462) sono più alte nell'analisi unicaratteriale che in entrambe le analisi multicaratteriali; quelle dell'ereditabilità di (WG56) e di (WG112) sono, al contrario, più basse. Nel caso della correlazione genetica di (M308) con (WG56) e con (WG112) si verifica anche un'inversione di segno, che risulta positivo nell'analisi unicaratteriale e negativo in entrambe le analisi multicaratteriali.

Tabella 1 - Stime dei parametri genetici e fenotipici (Lin e Lee, 1986)\*

Carattere	M308	BWF	WG56	WG112	BW462
<b>Analisi con 1 carattere</b>					
M308	0,393	0,516	0,193	0,594	0,613
BWF	0,151	0,420	-0,423	0,062	0,858
WG56	-0,108	-0,104	0,111	0,143	-0,390
WG112	-0,169	0,055	-0,233	0,084	-0,033
BW462	0,120	0,715	0,026	0,081	0,110
<b>Analisi con 5 caratteri</b>					
M308	0,340	0,675	-0,240	-0,468	0,740
BWF	0,655	0,304	-0,506	-0,748	0,875
WG56	-0,224	-0,383	0,316	0,833	-0,121
WG112	-0,436	-0,688	0,737	0,320	-0,495
BW462	0,671	0,850	-0,004	-0,435	0,276
<b>Analisi con 19 caratteri</b>					
M308	0,085	0,766	-0,481	-0,587	0,396
BWF	0,726	0,277	-0,488	-0,649	0,510
WG56	-0,379	-0,485	0,340	0,757	0,283
WG112	-0,417	-0,614	0,749	0,332	0,077
BW462	0,481	0,589	0,205	0,039	0,298

(\*)L'ereditabilità è riportata sulla diagonale, le correlazioni genetiche sopra e le correlazioni fenotipiche sotto la diagonale

I risultati delle stime della ereditabilità e delle correlazioni genetiche, ambientali e fenotipiche, relative ai caratteri (M308)

e (BWF), ottenute con il metodo dell'analisi unicaratteriale e con differenti analisi multicaratteriali estese a 2, 3, 4, 5 e 19 caratteri (Tabella 2) permettono di valutare gli effetti raggiunti con l'esame simultaneo di un numero crescente di caratteri sulla stima dei parametri. La stima dell'ereditabilità di un determinato carattere, nonché la stima delle correlazioni genetiche, ambientali e fenotipiche fra due caratteri, cambiano sensibilmente a seconda che nuovi caratteri vengano aggiunti oppure sottratti dal modello di analisi. Questa differenza è facilmente comprensibile se si tiene presente che essa è conseguenza diretta dell'uso di differenti matrici di varianze-covarianze.

Tabella 2 - Stime dell'ereditabilità e delle correlazioni tra M308 e BWF con differenti metodi di analisi (Lin e Lee, 1986)

Caratteri inclusi nel modello	Ereditabilità		Correlazioni tra M308 e BWF		
	M308	BWF	Gen.	Fen.	Amb.
Un solo carattere	0,393	0,420	0,516	0,151	-0,099
Due caratteri (M308,BWF)	0,335	0,304	0,775	0,760	0,753
Tre caratteri (M308,BWF,WG56)	0,352	0,335	0,606	0,589	0,580
Quattro caratteri (M308,BWF,WG56,WG112)	0,350	0,307	0,707	0,683	0,658
(M308,BWF,WG112,BW462)	0,354	0,308	0,825	0,797	0,785
Cinque caratteri (M308,BWF,WG56, WG112,BW462)	0,340	0,304	0,675	0,655	0,646
Diciannove caratteri	0,085	0,277	0,766	0,726	0,749

In tale situazione sorge il problema del numero di caratteri da esaminare nei casi concreti di stima dei valori genetici finalizzati al miglioramento degli allevamenti: la scelta fra le diverse possibilità deve essere condotta in funzione delle finalità produttive specifiche dell'allevamento e delle informazioni disponibili. In tutti i casi, comunque, il metodo dell'analisi multicaratteriale migliora l'accuratezza della stima del valore genetico degli animali in prova.

Schaeffer et al. (22) hanno valutato la varianza degli errori delle previsioni (PEV) — che evidentemente diminuisce al crescere dell'accuratezza — ottenuta rispettivamente con l'analisi unicaratteriale e con un'analisi condotta simultaneamente su due caratteri (Tabella 3).

Tabella 3 - Riduzione percentuale delle varianze dell'errore di previsione nell'analisi multicaratteriale, rispetto all'analisi unicaratteriale ( $h_1^2 = 0,1$ ;  $h_2^2 = 0,25$ ) (Shaeffer et al., 1978)

Correlazioni		Numero di animali valutati					
Errore	Genetica	10		20		40	
		car1	car2	car1	car2	car1	car2
0,1	0,3	0,92	0,13	0,87	0,14	1,00	0,14
0,1	-0,3	2,15	1,35	2,28	1,45	2,35	1,49
0,1	0,7	6,77	1,92	7,19	2,06	7,39	2,12
0,1	-0,7	9,46	4,72	10,03	5,05	10,32	5,21
0,5	0,3	0,01	1,96	0,01	2,09	0,01	2,16
0,5	-0,3	7,22	8,91	7,66	9,52	7,88	9,84
0,5	0,7	3,28	0,07	3,48	0,08	3,58	12,08
0,5	-0,7	18,79	15,93	19,93	17,02	20,31	17,58

La riduzione percentuale della varianza di errore dipende sensibilmente dalla differenza tra le correlazioni genetiche e le correlazioni degli errori: maggiore è, in valore assoluto, la differenza tra le correlazioni, maggiore è la riduzione della *PEV* che, per entrambi i caratteri, si ottiene con l'analisi multicaratteriale. Inoltre, quando la correlazione di errore è più piccola della correlazione genetica, il carattere con la riduzione percentuale maggiore della *PEV* è quello con l'ereditabilità più bassa, e viceversa. L'aumento del numero degli animali esaminati produce invece l'effetto costante di ridurre la *PEV* e quindi di aumentare l'accuratezza della stima dei parametri, anche se la sua influenza è minima rispetto a quella determinante delle correlazioni (29).

In base a questi risultati sembra lecito prevedere, ad esempio, che l'analisi multicaratteriale condotta sulla produzione lattea e sulla produzione totale di grasso dovrebbe ridurre la *PEV* di non più del 5%, in quanto i valori dell'ereditabilità di questi caratteri sono simili e la differenza tra la correlazione genetica e la correlazione di errore è piccola; al contrario l'analisi multicaratteriale condotta sulla produzione lattea e sui tassi lipidico e proteico dovrebbe portare ad una maggiore riduzione percentuale della *PEV*.

## L'ANALISI MULTICARATTERIALE APPLICATA ALLA STIMA DELL'EREDITABILITA' DEI PARAMETRI DELLE CURVE DI LATTAZIONE

Il metodo dell'analisi multicaratteriale, grazie al calcolo simultaneo delle varianze e delle correlazioni fra più caratteri quantitativi, permette evidentemente una stima più precisa dei valori genetici degli animali in prova ed una determinazione di indici di selezione più attendibili.

I caratteri misurati come dati sperimentali diretti, tuttavia, sono sempre molto specifici per cui hanno un contenuto informativo limitato: ad esempio, i dati relativi al carattere "produzione latte complessiva" di una lattazione non danno alcuna informazione sulla persistenza della produzione, né sulla entità del picco produttivo o sulla sua distanza dal parto, e così via. In tale situazione l'unico modo per accrescere l'informazione è quello di aumentare il numero dei caratteri, che però comporta una complicazione crescente dei calcoli necessari per risolvere le equazioni del modello multicaratteriale. Il problema si semplifica invece notevolmente nei casi in cui sia possibile l'unificazione delle informazioni relative a diversi caratteri in poche grandezze, non osservabili ma legate ai dati sperimentali, che possono essere trattate come altrettanti nuovi "caratteri astratti". Ciò si verifica, in particolare, quando le grandezze interessanti il fenomeno studiato sono — tutte o in parte — rappresentabili da funzioni matematiche in cui compaiono uno o più parametri, capaci di sintetizzare le informazioni corrispondenti a diversi caratteri sperimentali diretti. Un caso specifico è quello della produzione latte bovina, per la quale si conoscono, da tempo, diversi tipi di funzioni matematiche in grado di rappresentarne, in modo più o meno preciso, l'evoluzione temporale relativa ad una intera lattazione (2) (17). Una delle prime rappresentazioni matematiche della curva di lattazione è la funzione polinomiale inversa suggerita da Nelder (19):

$$[4.1] \quad n/Y_n = A_0 + A_1n + A_2n^2$$

in cui: ( $Y_n$ ) è la produzione latte giornaliera media relativa alla settimana ( $n$ ) ed  $A_0$ ,  $A_1$ ,  $A_2$  sono dei parametri la cui conoscenza consente la ricostruzione dell'intera curva di lattazione. Il modello più noto e più diffuso nelle applicazioni è però la funzione gamma incompleta suggerita originariamente da Wood (31,32):

$$[4.2] \quad Y = an^b \exp(-cn)$$

in cui: (Y) è la produzione giornaliera media nella settimana (n), ed (a), (b) e (c) sono dei parametri direttamente corrispondenti a diversi elementi caratterizzanti la curva di lattazione: in particolare il  $\ln(a)$  può essere riferito alla produzione iniziale, per cui rappresenta una sorta di coefficiente di scala dell'intera produzione; (b) misura il tasso di incremento produttivo fino al picco di lattazione; (c) fornisce una misura del decremento produttivo dopo il picco. I valori stimati di (a), (b) e (c) possono poi essere combinati tra loro per fornire una stima della persistenza (s), della distanza del picco dal parto ( $t_m$ ), e dell'entità del picco stesso ( $Y_m$ ), secondo le relazioni:

$$[4.3] \quad s = [-(b + 1)\ln c] ; t_m = (b/c) ; Y_m = [a(b/c)^b e^{-b}]$$

Grossman et al. (5) hanno recentemente proposto un'interessante modifica del modello di Wood — consistente nell'aggiunta di un termine in seno e coseno con argomento corrispondente al giorno della lattazione misurato in radianti — che consente di tenere conto in maniera più precisa delle variazioni stagionali della produzione lattea non comprese nell'effetto della stagione del parto. In termini logaritmici, la funzione di Grossman diventa:

$$[4.4] \quad \ln(Y) = \ln(a) + b\ln(n) + cn + u\sin(x) + v\cos(x)$$

dove (u) e (v) sono due nuovi parametri che rappresentano le variazioni stagionali di (Y) corretta per la stagione del parto, e (x) rappresenta il giorno dell'anno espresso in radianti. La funzione [4.4] è lineare rispetto ai parametri, per cui questi possono essere stimati con il metodo semplice della regressione lineare multipla. La possibilità di operare una selezione orientata all'ottenimento di curve di lattazione con la forma desiderata è legata all'esistenza di una rilevante componente genetica nella varianza fenotipica dei diversi parametri. Data l'importanza tecnica di tale possibilità, diversi autori si sono interessati alla determinazione dell'ereditabilità e delle correlazioni genetiche dei parametri che compaiono nelle diverse funzioni in grado di rappresentare le curve di lattazione. Ad esempio, Shanks et al. (28) hanno stimato l'ereditabilità dei parametri della funzione gamma incompleta

riferita alla prima lattazione, trovando i seguenti valori: per  $\ln(a)$  0,10, per (b) 0,06, per (c) 0,14. Secondo tali autori, inoltre, la persistenza della lattazione avrebbe un'ereditabilità di 0,02, la distanza del picco dal parto di 0,02 e l'entità del picco di 0,23; essi hanno infine ipotizzato che una selezione orientata all'innalzamento del picco dovrebbe comportare un aumento di tutti i parametri della funzione di Wood, senza modifica, però, né della persistenza della lattazione né della distanza del picco dal parto. Analogamente, Ferris et al. (4) hanno stimato l'ereditabilità dei parametri delle curve di lattazione e della produzione latte complessiva in 305 giorni, ed hanno suggerito la possibilità di determinare, su tali basi, tre diversi indici di selezione per la forma della curva di lattazione e per la produzione totale. Altre stime di ereditabilità e di correlazioni genetiche dei parametri della funzione gamma incompleta si trovano nel lavoro di Schneeberger (26). Tutti questi risultati, ed altri che si ritrovano in letteratura, sono stati ottenuti, però, applicando ai diversi parametri delle curve di lattazione il metodo dell'analisi unicaratteriale, la quale, come si è detto, non è in grado di tenere conto delle covarianze in modo completo, ma soltanto di fornire le correlazioni semplici tra le diverse coppie possibili di parametri. Nel caso delle diverse funzioni in grado di rappresentare la curva di lattazione delle vacche, la correlazione semplice tra le varie coppie di parametri è però poco informativa, perché tali coppie, a loro volta, sono di solito fortemente correlate con i parametri rimanenti. In tale situazione è quindi particolarmente utile l'applicazione del modello lineare misto di analisi multicaratteriale che, come si è visto, consente la stima simultanea delle ereditabilità di tutti i caratteri esaminati nonché delle loro correlazioni fenotipiche e genetiche. Inoltre, la combinazione dei due metodi — quello della rappresentazione funzionale della curva di lattazione e quello dell'analisi multicaratteriale delle varianze dei parametri della funzione prescelta trattati come altrettanti caratteri quantitativi "astratti" — permette di ricavare dai dati sperimentali la massima informazione sulla possibilità di un controllo genetico della forma della curva di lattazione.

Il primo tentativo per realizzare tale sintesi di metodi matematici è stato compiuto recentemente da Batra et al. (1), che hanno operato sui dati sperimentali relativi alle produzioni latte giornaliere medie per settimana di un campione di oltre 1000 primipare. Essi, relativamente alle funzioni da adattare alla curva di lattazione delle singole vacche, hanno prescelto la funzione gamma incompleta modificata da Grossman [4.3] e la

funzione polinomiale inversa di Nelder [4.1]; il modello statistico utilizzato nell'analisi delle componenti della varianza dei parametri delle due funzioni era il modello lineare misto multivariabile di Henderson, accompagnato dalla trasformazione canonica delle variabili da analizzare [3.1] e dall'uso dell'algoritmo *REML* per la stima della varianza genetica e della varianza di errore dei nuovi parametri "canonici". I valori iniziali degli elementi delle matrici *R* e *G*, necessari per il primo ciclo delle stime iterative dei valori genetici, erano quelli della letteratura sull'ereditabilità dei parametri delle curve di lattazione (24); l'inversa della matrice dei coefficienti di parentela ( $A^{-1}$ ), che compare nelle equazioni del modello [3.2], era ricavata, con il metodo diretto suggerito da Henderson (8), dai dati del pedigree relativi al padre ed al nonno materno degli animali in prova. Nella tabella 4 sono riportati i valori medi dei parametri delle due funzioni utilizzate per rappresentare le curve di lattazione, insieme ai corrispondenti valori di ( $R^2$ ), e le stime dell'ereditabilità ( $h^2$ ) dei diversi parametri nonché di alcuni elementi fondamentali dell'andamento della produzione latte.

Tabella 4 - Valori medi ed ereditabilità dei parametri delle curve di lattazione (Batra et al.,1978).

Parametro	Media	SD	$h^2$
Funzione gamma modificata			
ln(a)	2,59	0,31	0,11
b	0,26	0,16	0,07
c	0,031	0,014	0,04
u	-0,001	0,033	0,01
v	0,002	0,031	0,04
$R^2$	0,685	0,170	.....
Funzione polinomiale inversa			
$A_0$	0,2719	0,3362	0,28
$A_1$	-0,0008	0,0656	0,26
$A_2$	0,0026	0,0023	0,21
$R^2$	0,908	0,104	.....
Caratteri della lattazione			
Produzione in 308 giorni(kg)	4307	1102	0,41
Produzione massima giorn.(kg)	23	7	0,23
Distanza del picco dal parto in settimane	8	3	0,18
Persistenza (equazione [4.3])	4,43	0,35	0,21

I valori di ( $R^2$ ) indicano che la funzione polinomiale inversa si adatta ai risultati sperimentali relativi all'andamento temporale della produzione lattea meglio della funzione gamma modificata (90,8% vs 68,5%). Le stime dell'ereditabilità dei parametri della curva di lattazione variano da 0,01 a 0,11 per la funzione gamma e da 0,21 a 0,28 per la funzione polinomiale inversa. Questi ultimi valori indicano la possibilità di modificare la forma della curva di lattazione attraverso la selezione: infatti, nella funzione polinomiale inversa,  $A_0$  misura il ritmo di aumento della produzione fino al picco,  $A_1$  indica la pendenza media della curva di lattazione ed  $A_2$  indica il ritmo di diminuzione dopo il picco.

La tabella 5 riporta le correlazioni genetiche e fenotipiche dei parametri della funzione gamma modificata, che sono significativamente ( $P < 0,05$ ) diverse da zero quando i loro valori assoluti sono maggiori di 0,07.

Tabella 5 - Correlazioni genetiche (sopra la diagonale) e fenotipiche (sotto la diagonale) tra i parametri della funzione gamma (Batra et al., 1978)

Carattere	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1.ln(a)	-	-,30	,07	,75	,38	,51	,36	-,28	-,30
2.b	-,72	-	,26	-,59	,40	,57	,77	,76	,56
3.c	-,40	,82	-	,26	-,45	-,04	,25	-,28	-,56
4.u	,10	-,07	-,02	-	-,22	-,06	-,12	-,65	-,73
5.v	-,01	-,02	,00	-,02	-	,91	,75	,73	,76
6.Prod.308gg.	,46	-,03	-,20	,03	-,05	-	94	,65	56
7.picco prod.	-,06	,64	,65	-,02	-,05	,17	-	,66	,48
8.Sett.picco	-,67	,70	,17	-,07	-,03	,54	,31	-	,94
9.Persistenza	-,53	,27	-,29	-,08	-,04	,24	,76	,03	-

La correlazione negativa, sia genetica che fenotipica, esistente fra la produzione lattea iniziale (lna) e la curvatura prima del picco produttivo (b) implica che una selezione indirizzata all'aumento della produzione iniziale dovrebbe comportare anche una diminuzione di tale curvatura. Invece la correlazione positiva tra la curvatura prima del picco (b) e quella dopo il picco (c) indica che le curve di lattazione con picco anticipato dovrebbero avere anche un calo rapido dopo il picco. Inoltre, la produzione iniziale presenta una correlazione genetica positiva con la produzione complessiva in 308 giorni e con l'entità del picco produttivo, ma negativa con la distanza del picco dal parto e con la persistenza: pertanto, le primipare con maggiore produzione iniziale dovrebbero presentare un picco più alto e

più anticipato ed una produzione complessiva più elevata, ma anche minore persistenza. Le significative correlazioni positive, sia genetiche che fenotipiche, tra il ritmo di aumento fino al picco (b), la produzione al picco, la distanza del picco dal parto e la persistenza della produzione implicano che le vacche con curva di lattazione a crescita iniziale più veloce dovrebbero presentare anche picchi produttivi più elevati e maggiore persistenza, ma dovrebbero raggiungere il picco in un tempo più lungo. Le correlazioni positive tra la produzione complessiva in 308 giorni, l'entità del picco, la distanza del picco dal parto e la persistenza indicano che gli animali con produzione complessiva maggiore dovrebbero anche avere un picco più elevato ed una maggiore persistenza, ma dovrebbero raggiungere il picco più tardi. La distanza del picco dal parto è correlata positivamente sia con l'entità del picco stesso che con la persistenza, per cui le vacche con picco produttivo più elevato e con persistenza maggiore dovrebbero raggiungere il picco più tardi; ossia la selezione indirizzata all'innalzamento del picco produttivo dovrebbe produrre anche un aumento dei valori dei parametri (b) e (c). Infine, la significativa correlazione positiva tra la produzione complessiva in 308 giorni, la produzione iniziale, l'entità del picco produttivo e la persistenza indica che i gruppi di progenie di tori con produzione totale più elevata dovrebbero avere anche produzione iniziale superiore, picco produttivo più alto e persistenza maggiore.

La tabella 6 riporta le correlazioni genetiche e fenotipiche tra i parametri della funzione polinomiale inversa. Il fatto che le correlazioni — fenotipica e genetica — tra ( $A_0$ ) ed ( $A_2$ ) siano rispettivamente di 0,85 e di 0,94 indica che le primipare con più elevato ritmo di aumento della produzione lattea fino al picco dovrebbero avere anche una più rapida diminuzione della produzione dopo il picco.

Tabella 6 - Correlazioni genetiche (sopra la diagonale) e fenotipiche (sotto la diagonale) tra i parametri della funzione polinomiale inversa (Batra et al., 1978)

Carattere	1	2	3	4
1. $A_0$		-0,99	0,94	-0,11
2. $A_1$	-0,96		-0,91	0,03
3. $A_2$	0,85	-0,92		-0,44
4. Produzione in 308 d	0,01	-0,06	-0,24	

Il ritmo di crescita iniziale è invece correlato negativamente con la pendenza media dell'intera curva di lattazione: una

selezione orientata verso la riduzione della distanza del picco dal parto dovrebbe pertanto ridurre anche la pendenza media della curva. La produzione totale in 308 giorni presenta correlazione negativa, sia genetica che fenotipica, con il ritmo della diminuzione della produzione dopo il picco ( $A_2$ ): le primipare complessivamente più produttive dovrebbero avere pertanto un calo produttivo più lento. In altri termini, la produzione lattea giornaliera dovrebbe aumentare o diminuire con maggiore lentezza nelle vacche complessivamente più produttive. Infine, il fatto che le correlazioni — genetica e fenotipica — tra la produzione in 308 giorni e la pendenza media della curva di lattazione ( $A_1$ ) siano rispettivamente di 0,03 e di -0,06 indica che una selezione indirizzata all'aumento della produzione totale non dovrebbe comportare sensibili cambiamenti della pendenza media della curva di lattazione.

## BIBLIOGRAFIA

- 1) BATRA T.R., LIN C.Y., McALLISTER A.J., LEE A.J. (1978). Multitrait estimation of genetic parameters of lactation curves in Holstein heifers. "J. Dairy Sci.", 70, 2105.
- 2) CAPPIO-BORLINO A., PULINA G., CANNAS A., ROSSI G. (1989). I modelli matematici delle curve di lattazione. Ed. Istituto di Zootecnica della Facoltà di Agraria, Sassari.
- 3) FALCONER D.S. (1964). Introduction to quantitative genetics. Ed. Oliver and Boyd, London.
- 4) FERRIS T.A., MAO I.L., ANDERSON C.R. (1985). Selecting for lactation curve and milk yield in dairy cattle. "J. Dairy Sci.", 68, 1438.
- 5) GROSSMAN M.A., KUCK A.L., NORTON H.W. (1986). Lactation curves of purebred and crossbred dairy cattle. "J. Dairy Sci.", 69, 195.
- 6) HAYES J.F., HILL W.G. (1981). Modification of estimates of parameters in the construction of genetic selection indices ('bending'). "Biometrics", 37, 483.
- 7) HENDERSON C.R. (1953). Estimation of variance and covariance components. "Biometrics", 9, 226.
- 8) HENDERSON C.R. (1975 a). Inverse of a matrix of relationships due to sires and maternal grandsires. "J. Dairy Sci.", 58, 1918.
- 9) HENDERSON C.R. (1975 b). Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. "Biometrics", 31, 423.
- 10) HENDERSON C.R., QUASS R.L. (1976). Multiple trait evaluation using relative records. "J. Anim. Sci.", 43, 1188.
- 11) HENDERSON C.R. (1976). Multiple trait sire evaluation using the relationship matrix. "J. Dairy Sci.", 59, 769.

- 12) HENDERSON C.R. (1983). Estimation of variances and covariances under multiple trait models. "J. Dairy Sci.", 67, 1581.
- 13) HOTELLING M. (1936). Relations between two sets of variates. "Biometrics", 28, 321.
- 14) LEE A. J. (1983). Simplified mixed model sire evaluation for multiple traits. "J. Dairy Sci.", 66, 119.
- 15) LIN C.Y., McALLISTER A.J., LEE A.J. (1985). Multitrait estimation of relationship of first lactation yields to body weight changes in Holstein heifers. "J. Dairy Sci.", 68, 2594.
- 16) LIN C.Y., LEE A.J. (1986). Sequential estimation of genetic and phenotypic parameters in multitrait mixed model analysis. "J. Dairy Sci.", 69, 2696.
- 17) MASSELIN S., SAUVANT D., CHAPOUTOT P., MILAN D. (1987). Les modeles d'ajustement des courbes de lactation. "Ann. Zootech.", 36 (2), 171.
- 18) MEYER K. (1985). Maximum likelihood estimation of variance components for a multivariate mixed model with equal design matrices. "Biometrics", 41, 153.
- 19) NELDER J. A. (1966). Inverse polynomials, a useful group of multifactor response functions. "Biometrics", 22, 128.
- 20) PATTERSON H.D., THOMPSON R. (1971). Recovery of interblock information when block sizes are unequal. "Biometrika", 56, 545.
- 21) ROTHSCHILD M.F., HENDERSON C.R., QUAAS R.L. (1979). Effects of selection on variances and covariances of simulatates first and second lactations. "J. Dairy Sci.", 62, 996.
- 22) SCHAEFFER L.R., WILTON J.W., THOMPSON R. (1978) . Simultaneous estimation of variance and covariance components from multitrait mixed model equations. "Biometrics", 34, 199.
- 23) SCHAEFFER L. R. (1983). Sire and cow evaluation under multiple trait models. "J. Dairy Sci.", 67, 1567.
- 24) SCHAEFFER L.R. (1985). Estimation of variances and covariances within the allowable parameter space. "J. Dairy Sci.", 69, 187.
- 25) SCHEFFE H. (1959). The analysis of variance. Ed. Wiley, New York.
- 26) SCHNEEBERGER M. (1981). Inheritance of lactation curve in Swiss Brown cattle. "J. Dairy Sci.", 64, 475.
- 27) SEARLE S.R. (1971). Topics in variance components estimation. "Biometrics", 27, 1.
- 28) SHANKS R.D.P., BERGER P.S., FREEMAN A.E. (1981). Genetic aspects of lactation curves. "J. Dairy Sci.", 64, 1852.
- 29) SLANGER W.D., HENDERSON C.R. (1975). Effects of errors in variances and covariances of prediction error variance. "J. Dairy Sci.", 58, 774.
- 30) THOMPSON R. (1973). The estimation of variance and covariance components with an application when records are subject to culling. "Biometrics", 22, 527.
- 31) WOOD P.D.P. (1966). Algebraic model of the lactation curve in cattle. "Nature", 216, 164.
- 32) WOOD P.D.P. (1977). A note on seasonal fluctuations in milk production. "Anim. Prod.", 15, 89.

---

Gli autori ringraziano il Sig. A. Argiolas per la collaborazione prestata.

Pervenuto in redazione il 30-6-92

Gli estratti possono essere richiesti a:

For reprints apply to:

Prof. Giuseppe Pulina - Istituto di Zootecnica, Facoltà di Agraria - Via De Nicola, 07100 SASSARI