

Comparación de modelos unicarácter y multicarácter para estimar componentes de (Co) varianza y parámetros genéticos del crecimiento en la raza bovina Costeño con Cuernos

Comparison of single-trait and multi-trait animal models to estimate components of (Co) variance and genetic growth parameters in the bovine breed Costeño con Cuernos

Juan Pérez G.¹, Juan Fernández N.¹, Alina Mitat², Matiluz Doria R.^{1,4}, Juan Rocha M.³, Alberto Menendez-Buxadera²

RESUMEN

Con el objetivo de estimar los componentes de (co)varianza y parámetros genéticos para los rasgos de crecimiento peso al nacer (PN), al destete (PD) y 16 meses de edad (P16) de terneros de la raza bovina Costeño con Cuernos, nacidos entre 1989 y 2011 en un rebaño ubicado en el nordeste de Colombia, se analizaron 3060, 2594 y 1990 registros de PN, PD y P16, respectivamente. Se utilizaron modelos unicarácter (UNI) y multicarácter (MT). Con el modelo UNI se evaluaron seis variantes, en todos los casos se incluyó el efecto aleatorio del animal y el resto de los modelos alternaron el efecto materno, el efecto del ambiente permanente y la relación entre el efecto directo y materno. La bondad de ajuste se determinó con los criterios de información de Akaike (AIC), Bayesiana (BIC) y LogL. Se encontró que para PN y PD los modelos que involucran los efectos directos, maternos y de ambiente permanente materno fueron los de mejor ajuste, y para P16 el modelo que solo tuvo en cuenta el efecto directo. Los valores de la heredabilidad de los modelos UNI y MT fueron similares en PN 0.14 y 0.16, respectivamente. Para PD y P16, el

¹ Centro de Investigación Turipaná, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria – AGROSAVIA, Montería, Córdoba, Colombia

² Facultad de Medicina Veterinaria, Universidad Agraria de la Habana, Mayabeque, Cuba

³ Centro de Investigación Tibaitatá, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria – AGROSAVIA, Cundinamarca, Colombia

⁴ Email: mdoriar@agrosavia.co

Recibido: 3 de febrero de 2020

Aceptado para publicación: 22 de agosto de 2020

Publicado: 25 de noviembre de 2020

modelo MT, en relación con el UNI, incrementó la h^2_a en un 42% (0.27 vs 0.19; 0.31 vs 0.21, respectivamente), así como la h^2_T para PD en un 34% (0.31 vs 0.23). La variabilidad genética encontrada posibilita la aplicación de un proceso de selección y se recomienda utilizar los modelos multicarácter para la evaluación genética del hato.

Palabras clave: parámetros genéticos, efectos directos, efectos maternos, componentes de varianza, ganado criollo

ABSTRACT

The study aimed to estimate the components of (co) variance and genetic parameters for growth traits as birth weight (BW), weaning weight (WW) and weight at 16 months of age (W16) of calves of the creole breed Costeño con Cuernos, born between 1989 and 2011 in a herd located in the northeast of Colombia. For this, 3060, 2594 and 1990 BW, WW and W16 records were analyzed, respectively. Single-trait (UNI) and multi-trait (MT) models were used. Six variants were evaluated with the UNI model, in all cases the random effect of the animal was included and the rest of the models alternated the maternal effect, the effect of the permanent environment and the relationship between the direct and maternal effect. Goodness of fit was determined using the information criteria of Akaike (AIC), Bayesian (BIC) and LogL. For BW and WW models involving direct, maternal, and permanent maternal environment effects showed the best fit, and for W16 the best fit model was the one that only considered the direct effect. The heritability values of the UNI and MT models were similar for BW (0.14 and 0.16, respectively). For WW and W16, the MT model, in relation to the UNI, increased h^2_a by 42% (0.27 vs. 0.19; 0.31 vs. 0.21, respectively), as well as h^2_T for WW by 34% (0.31 vs. 0.23). The genetic variability found allows the application of a selection process and it is recommended to use the multi-trait models for the genetic evaluation of the herd.

Key words: genetic parameters, direct effect, maternal effects, variance components, creole cattle

INTRODUCCIÓN

El ganado Costeño con Cuernos (CCC) es una raza *Bos taurus* proveniente de cruces de animales traídos al continente americano durante la época de conquista, los cuales se han venido adaptando a las condiciones del trópico bajo colombiano (Ossa *et al.*, 2011). El ganado CCC tiene promedios para peso al nacimiento de 29.3 kg, lo que contribuye con la facilidad de parto en esta raza. El promedio de peso al destete a los 8 meses es de 173.3 kg, con una ganancia de peso predestete de 609 g/día, y ganancia de peso

postdestete a 16 meses de 229 g/día. Presenta una edad al primer parto de 37.6 meses, natalidad de 74.6% e intervalo entre partos de 14.1 meses. En hatos de CCC puro se observaron lactancias de 266 días con una producción de 1202 kg de leche (Ossa *et al.*, 2011).

La eficiencia productiva y reproductiva del ganado CCC tiene un gran potencial de ser incrementada, dado que muchos de los núcleos de ganado evaluados corresponden a bancos de germoplasma que han tenido por objetivo mantener la variabilidad genética de esta raza, sin hacer una selección particular por características productivas. Una forma

de incrementar la productividad en los sistemas de producción que utilizan CCC es mediante la implementación de un programa de mejoramiento genético. Para ello, es necesario disponer de un adecuado sistema de control de registros para rasgos de interés económico que estén altamente correlacionados con los objetivos de selección. Esto permite hacer estimaciones de valores genéticos con altos niveles de exactitud y así aumentar la tasa de ganancia genética producto del programa de mejora (Van Vleck *et al.*, 1987).

Hoy día se tienen numerosos resultados disponibles en la literatura sobre parámetros genéticos en animales de carne que pueden servir de guía para un programa de selección (Domínguez *et al.*, 2003; Ossa *et al.*, 2007; Ríos 2008). Sin embargo, en el plano técnico, tales parámetros deben ser solo aplicables a la población y periodo de tiempo donde se estimaron. En el caso de animales criollos de Colombia, los resultados publicados muestran muchas variaciones; lo cual puede deberse a la estructura de los registros utilizados o al uso de modelos unicarácter que no extraen toda la información disponible en los datos (Ossa y Pérez, 2002; Gallego *et al.*, 2006; Ossa *et al.*, 2014; Martínez 2009).

Los análisis multicarácter mediante el modelo animal se recomiendan para hacer evaluaciones genéticas, porque realizan la evaluación simultánea de animales para dos o más características, y tienen en cuenta las correlaciones entre ellas (Henderson, 1976). Esto puede beneficiar el análisis al mejorar la exactitud de la evaluación y la respuesta a la selección. Con base a esto, el objetivo de este estudio fue: estimar los componentes de varianza y parámetros genéticos en las variables peso al nacer, al destete y a los 16 meses del ganado CCC, mediante modelos unicarácter y multicarácter, para determinar sus ventajas al desarrollar un programa de mejora genética.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los datos utilizados corresponden a registros productivos del Banco de Germoplasma de la raza bovina CCC, obtenidos entre los años 1989 a 2011. Estos animales se encontraban en el centro de investigación Turipaná de la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Agrosavia), ubicado en el Valle del Sinú (departamento de Córdoba), al nordeste de Colombia, a una altitud de 14 msnm. Este lugar se encuentra en la región Caribe, en una zona agroecológica que presenta una temperatura promedio de 28 °C, humedad relativa de 79-84% y una precipitación anual de 1200 mm, de los cuales aproximadamente el 80% caen entre los meses de mayo a noviembre.

Los animales fueron alimentados con una base forrajera que incluía predominantemente pasto Angleton (*Dichanthium aristatus*) y pasto Guinea Tanzania (*Megathyrus maximus*). En la época seca, la alimentación de las vacas paridas y aquellas próximas a parir fue complementada con ensilaje de maíz. Durante todo el año se suministró agua a voluntad y sal mineralizada. Los terneros fueron destetados a los 240 días de edad y el peso se registró al destete y a los 16 meses de edad.

La estructura de pedigrí fue conformada a partir de 3363 animales que contaban con datos, así como también por sus antecesores que no tenían registros propios (Cuadro 1). El modelo incluyó los efectos de año de nacimiento (1989 a 2011), época de nacimiento, sexo y número de parto. La época de nacimiento se agrupó de acuerdo con el mes de nacimiento: épocas 1, 2, 3 y 4 = nacidos en enero, febrero, marzo, y abril, respectivamente, y en la época 5 se incluyeron los nacidos entre mayo y diciembre (correspondiente a gestaciones ocurridas fuera de la estación de monta, en época de lluvia). El número de partos se conformó en siete clases,

Cuadro1. Estructura de la población de ganado Costeño con Cuernos (CCC) evaluada para el peso al nacer (PN), peso al destete (PD) y peso a los 16 meses (P16)

	PN	PD	P16
Individuos con registros (n)	3060	2 594	1 990
Padre (n)	135	135	127
Madre (n)	817	736	675
Peso promedio (kg \pm de)	29.0 \pm 3.7	169.3 \pm 24.7	218.5 \pm 29.3
Grupos contemporáneos (n)	200	196	167

de = desviación estándar

correspondientes las primeras seis con el orden de parto y la última donde se agruparon las de 7 y más partos. Los registros con datos por encima de tres desviaciones estándar con relación a la media fueron descartados; asimismo, se eliminaron aquellos grupos de contemporáneos (año-época-sexo de la cría) con menos de cinco observaciones.

En el modelo para el análisis de las variables peso al nacer (PN), peso al destete (PD) y peso a los 16 meses de edad (P16) fueron incluidos los efectos fijos de año, época de nacimiento, sexo y número de parto. Se implementó el procedimiento GLM del programa SAS 9.1.3. Los componentes de (co) varianza y los parámetros genéticos fueron estimados mediante modelos unicarácter y multicarácter utilizando el programa ASReml 3 de Gilmour *et al.* (2009).

Bajo el análisis unicarácter se implementaron seis modelos que tuvieron los mismos efectos fijos, pero con variación en sus efectos aleatorios. De esta manera, la importancia de los efectos aleatorios se estimó mediante la inclusión o exclusión de cada uno de los efectos del modelo animal. El modelo 1 incluyó efectos genéticos aditivos como único efecto aleatorio. El modelo 2 incluyó el efecto aditivo directo y el de ambiente permanente materno. El modelo 3 tuvo en cuenta

el efecto aditivo directo más el efecto genético materno y asumió una covarianza igual a cero entre los efectos directos y maternos. El modelo 4 fue igual al modelo 3, pero asumió una covarianza diferente de cero entre los efectos directos y maternos. Los modelos 5 y 6 fueron iguales a los modelos 3 y 4, respectivamente, pero incluyeron el efecto de ambiente permanente materno.

De forma matricial, el modelo más completo (modelo 6) se describe como: $y = Xb + Z_1a + Z_2m + Z_3c + e$ [Covarianza (a,m) ' $\ll 0$], donde y es el vector de observaciones para la variable fenotípica; b es el vector de los efectos fijos que incluye los grupos de contemporáneos para PN y PD (año y época de parto), el sexo del animal (2 niveles), el número del parto de la madre (7 niveles); para P16 (año – época y sexo de la cría) y la edad del individuo como covariable lineal y cuadrática para el carácter respectivo (PD y P16); a es el vector de los efectos aleatorios genético aditivos directos; m es el vector de los efectos aleatorios genético aditivos maternos; c es el vector de los efectos aleatorios del ambiente permanente materno; e es el vector de los efectos aleatorios residuales; X , Z_1 , Z_2 , Z_3 son las matrices de incidencia, que relacionan las observaciones en y con b , a , m y c , respectivamente.

Las distribuciones de los efectos aleatorios del modelo fueron:

$$[a' m' c' e' y'] \sim N\{[0' 0' 0' 0' (Xb)'], \Sigma\}$$

$$\Sigma = \text{var} \begin{bmatrix} a \\ m \\ c \\ e \\ y \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & A\sigma_{am} & 0 & 0 & AZ_a\sigma_a^2 \\ A\sigma_{am} & \sigma_m^2 & 0 & 0 & AZ_m\sigma_m^2 \\ 0 & 0 & I_c\sigma_c^2 & 0 & Z_c\sigma_c^2 \\ 0 & 0 & 0 & I_e\sigma_e^2 & I_e\sigma_e^2 \\ Z_aAZ_a\sigma_a^2 & Z_mAZ_m\sigma_m^2 & Z_c\sigma_c^2 & I_n\sigma_e^2 & V \end{bmatrix}$$

$$V = Z_aAZ_a\sigma_a^2 + Z_mAZ_m\sigma_m^2 + (Z_aAZ_a' + Z_mAZ_m')\sigma_{am} + I_e\sigma_e^2 + I_n\sigma_e^2$$

donde: σ_a^2 es la varianza de los efectos aditivos directos; σ_m^2 es la varianza de los efectos aditivos maternos; σ_c^2 es la varianza de los efectos del ambiente permanente materno; σ_m es la covarianza entre los efectos aditivos directos y maternos; σ_e^2 es la varianza de los efectos residuales; A es la matriz de relaciones aditivas entre todos los individuos; I es la matriz de identidad.

Las ecuaciones del modelo mixto son:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z_a & X'Z_m & X'Z_c & X'Z_e \\ Z_a'X & Z_a'Z_a + A'A\alpha_1 & Z_a'Z_m + A'\alpha_2 & Z_a'Z_c & Z_a'Z_e \\ Z_m'X & Z_m'Z_a + A'\alpha_2 & Z_m'Z_m + A'\alpha_3 & Z_m'Z_c & Z_m'Z_e \\ Z_c'X & Z_c'Z_a & Z_c'Z_m & Z_c'Z_c & Z_c'Z_e \\ Z_e'X & Z_e'Z_a & Z_e'Z_m & Z_e'Z_c & Z_e'Z_e \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a \\ m \\ c \\ e \\ y \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z_a'y \\ Z_m'y \\ Z_c'y \\ Z_e'y \end{bmatrix}$$

donde $\begin{bmatrix} \alpha_1 & \alpha_2 \\ \alpha_3 & \alpha_4 \end{bmatrix} = G^{-1}\sigma_{am}^2$ y $G^{-1} = \begin{bmatrix} \sigma_a^2 & \sigma_{am} \\ \sigma_{am} & \sigma_m^2 \end{bmatrix}^{-1}$ y $\alpha_4 = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_{ep}^2}$

Se seleccionaron los modelos con mayor valor de logL y menores criterios de información de Akaike (AIC) y de información Bayesiana (BIC). En esta prueba (PRV), los grados de libertad de la distribución de Chi cuadrado tiene igual número de parámetros en el modelo completo menos el número de parámetros en el modelo reducido.

Para el análisis multicarácter se emplearon los mismos datos y se evaluaron solamente los modelos unicarácter de mejor bondad de ajustes previamente identificados.

La representación general del modelo multicarácter fue:

$$\begin{bmatrix} y_1 \\ y_2 \\ y_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X_1 & 0 & 0 \\ 0 & X_2 & 0 \\ 0 & 0 & X_3 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_1 \\ b_2 \\ b_3 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} Z_1 & 0 & 0 \\ 0 & Z_2 & 0 \\ 0 & 0 & Z_3 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \\ a_3 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} W_1 & 0 & 0 \\ 0 & W_2 & 0 \\ 0 & 0 & W_3 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} m_1 \\ m_2 \\ m_3 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} c_1 \\ c_2 \\ c_3 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} R_1 & 0 & 0 \\ 0 & R_2 & 0 \\ 0 & 0 & R_3 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} e_1 \\ e_2 \\ e_3 \end{bmatrix}$$

donde: y_j es un vector de $n \times ij$ de n registros y j^{th} caracteres analizados simultáneamente en cada i animal; b es el vector de efectos fijos de grupos de contemporáneos para PN y PD (año - época de parto), número de parto (7 niveles), sexo (2 niveles), para P16 (año - época de parto - sexo) y las covariables cuadráticas de edad al destete y edad a los 16 meses para la característica correspondiente. a es el vector de efectos aleatorios genéticos aditivos directos; m es el vector de efectos aleatorios genético aditivo materno; c es el vector de efectos aleatorios maternos de ambiente permanente; e_j es un efecto aleatorio residual correlacionado para los tres rasgos; X_iZ_i, W_i y R_i son matrices de incidencia que relacionan los efectos fijos y aleatorios con el vector de datos. En este modelo se asume que:

$$\text{Var} \begin{bmatrix} a \\ m \\ c \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} G_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & W & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & R_1 \end{bmatrix}$$

En la cual

$$G_1 = \begin{bmatrix} \sigma_a^2 & \sigma_{am} & \sigma_{am} & \sigma_{am} \\ \sigma_{am} & \sigma_m^2 & \sigma_{am} & \sigma_{am} \\ \sigma_{am} & \sigma_{am} & \sigma_c^2 & \sigma_{ce} \\ \sigma_{am} & \sigma_{am} & \sigma_{ce} & \sigma_e^2 \end{bmatrix} \otimes A \quad W = \begin{bmatrix} \sigma_{a1}^2 & \sigma_{a12}^2 & \sigma_{a13}^2 \\ \sigma_{a12}^2 & \sigma_{a2}^2 & \sigma_{a23}^2 \\ \sigma_{a13}^2 & \sigma_{a23}^2 & \sigma_{a3}^2 \end{bmatrix} \otimes A \quad P_1 = \begin{bmatrix} \sigma_{c1}^2 & \sigma_{c12}^2 & \sigma_{c13}^2 \\ \sigma_{c12}^2 & \sigma_{c2}^2 & \sigma_{c23}^2 \\ \sigma_{c13}^2 & \sigma_{c23}^2 & \sigma_{c3}^2 \end{bmatrix} \otimes I_c \quad R_1 = \begin{bmatrix} \sigma_{e1}^2 & \sigma_{e12}^2 & \sigma_{e13}^2 \\ \sigma_{e12}^2 & \sigma_{e2}^2 & \sigma_{e23}^2 \\ \sigma_{e13}^2 & \sigma_{e23}^2 & \sigma_{e3}^2 \end{bmatrix} \otimes I_n$$

donde σ_{ai}^2 ; σ_{mi}^2 ; σ_{ci}^2 ; σ_{ei}^2 ; σ_{a12} ; σ_{m12} ; σ_{w12} y σ_{e12} representan las varianzas para efectos genéticos directos, maternos, de ambiente permanente, residual, covarianza entre efectos genéticos directo, materno, de ambiente permanente y residual respectivamente. A es la matriz de parentesco entre todos los animales; I_c e I_n son matrices de incidencia de los efectos permanente maternos y residual respectivamente y \otimes es el símbolo de producto. La heredabilidad para los efectos aditivos (h_a^2), efecto materno (h_m^2) y total (h_T^2), las correlaciones genéticas entre los efectos directos y maternos (r_{am}); las correlaciones genéticas entre los rasgos para efectos directos (r_a) y maternos (r_m) se calcularon según las siguientes fórmulas:

$$h_a^2 = \frac{\sigma_a^2}{(\sigma_a^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{am} + \sigma_p^2 + \sigma_q^2 + \sigma_e^2)}$$

$$h_m^2 = \frac{\sigma_m^2}{(\sigma_a^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{am} + \sigma_p^2 + \sigma_q^2 + \sigma_e^2)}$$

$$h_T^2 = \frac{(\sigma_a^2 + 0.5\sigma_m^2 + 1.5\sigma_{am})}{(\sigma_a^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{am} + \sigma_p^2 + \sigma_q^2 + \sigma_e^2)}$$

$$r_{am} = \frac{\sigma_{am}}{\sqrt{\sigma_a \sigma_m}}$$

$$r_a = \frac{\sigma_{aa_j}}{\sqrt{\sigma_a^2 + \sigma_{a_j}^2}} \quad r_m = \frac{\sigma_{mm_j}}{\sqrt{\sigma_m^2 + \sigma_{m_j}^2}} \quad r_c = \frac{\sigma_{cc_i}}{\sqrt{\sigma_c^2 + \sigma_{c_i}^2}} \quad r_e = \frac{\sigma_{ee_j}}{\sqrt{\sigma_e^2 + \sigma_{e_j}^2}}$$

La magnitud de los valores de h^2 sirvió como criterio para comparar los resultados de los análisis unicarácter y multicarácter. Las soluciones de ambos modelos para el efecto genético directo y materno proporcionaron los Valores Genéticos (VG) de cada animal. La precisión (acc) fue estimada por:

$$\text{acc} = \sqrt{1 - \frac{\text{Pev}}{\sigma_{\text{ai}}^2}} * 100$$

donde: PEV es el error de predicción del VG para el i^{th} rasgo con varianza σ_{ai}^2 .

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Estimación de Componentes de (co)varianza para Pesos, Mediante Modelo Unicarácter

En general, los resultados de logL, AIC y BIC presentaron una alta variación. Los modelos con mayor número de parámetros pueden ser los de mejor ajuste según logL. Sin embargo, los criterios informativos AIC y BIC, que penalizan por estas diferencias, presentaron algunas divergencias. El Cuadro 2 muestra que las diferencias entre p de los seis modelos oscilaron entre 1 y 3 para un nivel significativo de 0.05%, mientras que el Chi cuadrado expresó valores entre 3.8 y 7.8. De acuerdo con estos resultados, se puede indicar que respecto al modelo 1, con efectos genéticos aditivos como único efecto aleatorio, la inclusión de otros efectos aleatorios mejoró el ajuste del modelo para todos los rasgos, excepto para P16.

Para PN, la inclusión de los efectos genéticos directos y maternos (modelo 3) o la consideración de la covarianza entre ambos efectos genéticos (modelos 4 y 6) no mejoraron los ajustes respecto al modelo 2. Por su parte, el modelo 5 no difiere del modelo 2 usando logL y AIC, pero la mayor penalización aplicada por el BIC sugiere que es el modelo 2 el de mejor ajuste para este rasgo.

Para PD, los modelos 3 al 6 no presentaron grandes diferencias cuando se consideraron los tres criterios comparativos, y ajustaron mejor los datos respecto al modelo 1. Los modelos que asumieron una covarianza no nula entre efectos genéticos directo y maternos (modelos 4 y 6) no difieren entre sí, ni tampoco con el modelo 5 que la excluye. El modelo 2 no manifiesta diferencias con el resto de los modelos y es mucho más simple.

El P16 manifestó uniformidad y ningún modelo fue mejor que el modelo 1, el cual solo incluye efectos genéticos directos. La generalización de esta comparación indicó que no existieron diferencias entre los modelos 2 y 5, y cualquiera de ellos fueron los de mejor ajuste a los datos de PN y PD, mientras para P16 cualquiera de ellos puede aplicarse.

En el presente estudio se hizo particular énfasis en la discusión de los resultados obtenidos con los modelos 2 y 5, lo que facilitó el análisis multicarácter, al asumir nula la covarianza entre efectos directos y maternos. Según Gallegos *et al.* (2011), la incertidumbre para estimar con precisión la covarianza entre los efectos genéticos directos y maternos, es la razón por la cual 13 de 20 asociaciones de ganaderos de bovinos de carne en EEUU utilizaron un valor de cero para esta covarianza en las evaluaciones genéticas nacionales (BIF, 2010). Esto concuerda con Domínguez *et al.* (2009), quienes indican que la definición de modelos debe ser previa a las evaluaciones genéticas, y depende de la información disponible y su estructura, especialmente cuando esta es limitada y cuando el uso de modelos complejos dificulta estimar componentes de (co)varianza con precisión.

Los modelos 2 y 5 tienen en cuenta los efectos maternos. Para Meyer (1992), Ríos (2008) y Martínez (2009), la no inclusión de alguno de estos efectos generará una sobrestimación del componente genético aditivo directo. Los componentes de varianza y parámetros genéticos estimados para los modelos 2 y 5 se muestran en el Cuadro 3,

Cuadro 2. Resultados de los criterios de información de los modelos comparados respecto a logL AIC y BIC del modelo 1

Modelo	P	Peso al nacer			Peso al destete			Peso a 16 meses		
		logL	AIC	BIC	LogL	AIC	BIC	LogL	AIC	BIC
M1	2	0.00	0.	0	0.00	0	0	0,00	0	0
M2	3	+4.00	-6	0	+11.00	0	-11	+0.01	-2	+7
M3	3	+1.00	0	+5	+14.00	-6	-13	+0.01	-2	+7
M4	4	+1.00	+2	+13	+15.00	-6	-15	+0.02	-3	+15
M5	4	+5.00	-6	+5	+15.00	-6	-15	+0.02	-4	+15
M6	5	+5.00	-4	+13	+16.00	-6	-9	+0.02	-4	+23

Cuadro 3. Componentes de varianza y parámetros genéticos del peso vivo (kg) a tres edades en Costeño con Cuernos (modelos unicarácter 5 y 2)

Componentes de varianza	Modelo unicarácter 5			Modelo unicarácter 2		
	PN	PD	P16	PN	PD	P16
σ^2_a	2.00	118.60	157.58	1.86	141.80	169.93
σ^2_m	0.45 ^{ns}	43.17	15.25 ^{ns}	-	-	-
σ^2_c	0.60	26.53 ^{ns}	0 ^{ns}	0.60	57.77	7.91
σ^2_e	10.51	414.90	551.19	10.51	402.38	546.81
σ^2_p	13.57	603.22	724.03	12.99	601.96	724.66
h^2_a	0.14±0.03	0.19±0.05	0.21±0.05	0.14±0.04	0.23±0.05	0.23±0.05
h^2_m	0.00±0.04	0.07±0.03	0.02±0.02	-	-	-
h^2_T	0.16±0.07	0.23±0.05	0.22±0.05	-	-	-

PN: Peso al nacimiento; PD: Peso al destete; P16: Peso a los 16 meses

σ^2_a = varianza genética aditiva directa; σ^2_m = varianza genética aditiva materna; σ^2_c = varianza de efectos ambientales permanente; σ^2_e = varianza del error; σ^2_p = varianza fenotípica total; h^2_a = heredabilidad efectos directos; h^2_m = heredabilidad efectos maternos; h^2_T = heredabilidad total

observándose que la heredabilidad de los efectos directos fue más alta que la estimada para los efectos maternos. En general, las h^2_a para los tres caracteres fueron bajos según la clasificación de Preston y Willis (1974), lo que sugiere que la varianza fenotípica total está más influida por efectos ambientales y

genéticos no aditivos. Los valores de heredabilidad materna para el peso al nacer sugieren que es muy poco el efecto materno.

Para el PN, en ganado CCC, Martínez *et al.* (2006) y Ossa *et al.* (2008) informaron valores superiores para la heredabilidad di-

recta (0.17 ± 0.0 y 0.28 ± 0.05) a los encontrados en el presente trabajo, y cercanos a los de heredabilidad materna (0.012 ± 0.003 y 0.081 ± 0.030 , respectivamente). Valores inferiores para la heredabilidad directa para PN (0.12 ± 0.07) fueron encontrados por Domínguez *et al.* (2003) y superiores por Gallego *et al.* (2006), Assan (2012) y Ndofor *et al.* (2012) y Martínez *et al.* (2018) con valores de 0.38 ± 0.017 , 0.25 ± 0.003 , 0.39 y 0.19 , respectivamente. Respecto a la heredabilidad materna, en otros estudios (Gallegos *et al.*, 2011; Assan, 2012; Ndofor *et al.*, 2012) encontraron valores superiores (0.03 , 0.10 y 0.17 , respectivamente) al encontrado en este estudio

Los valores de heredabilidad directa y materna para el PD indicaron que en el componente genético influye la habilidad que tienen las crías para su propio crecimiento y la de las madres para criar un ternero. La heredabilidad directa que se estimó es cercana a la encontrada por Martínez *et al.*, (2006) en ganado CCC (0.210 ± 0.074), y por Martínez *et al.* (2018) en ganado Romosinuano (0.21 ± 0.12), así como en otras razas por Caires *et al.* (2009) y Martínez (2009) (0.19 ± 0.07 y $0.18-0.45$, respectivamente). Valores superiores fueron encontrados por Ndofor *et al.* (2012) y Caires *et al.* (2009) ($0.25-0.35$). En el presente estudio se encontró una heredabilidad materna del PD similar a la encontrada por Martínez *et al.* (2006), Gallego *et al.* (2006) y Ossa *et al.* (2008) (0.05 ± 0.038 para ganado CCC, 0.05 ± 0.025 para Blanco Orejinegro y 0.06 ± 0.01 para Cebú Cubano, respectivamente). Valores superiores fueron descritas por Ribeiro *et al.* (2009) y Eaglen *et al.* (2013) ($0.18-0.20$).

Al igual que el peso al destete, la h^2_a para P16 meses está muy influenciada por la alimentación y el manejo brindado a los animales. En la heredabilidad directa para P16 meses se obtuvieron estimaciones inferiores a las de este estudio por Gallego *et al.* (2006) y Martínez *et al.* (2009) en ganado Blanco Orejinegro (0.09) y Sanmartinero (0.14),

respectivamente. Asimismo, valores superiores fueron reportados por Assan (2012) y Caires *et al.* (2009) de 0.24 ± 0.07 y $0.09-0.63$, respectivamente.

Estimación de Componentes de (co)varianza para Pesos, Mediante Modelo Multicarácter

El Cuadro 4 presenta los valores de los componentes de (co)varianza y los estimadores de parámetros para las características PN, PD y P16 en bovinos CCC, obtenidos a través de análisis multicarácter según modelos 2 y 5. Similar a los resultados del modelo unicarácter, los efectos genéticos, así como de ambiente permanente materno, no fueron significativos en dos de tres caracteres analizados por el modelo 5. Por el contrario, los resultados del modelo 2 multicarácter y unicarácter fueron muy similares.

Al comparar los componentes de varianza genéticos para cada carácter estimados por modelo unicarácter y multicarácter (Cuadros 3 y 4), se presentó un incremento entre 9 y 50% en la varianza genética directa en el modelo 5, mientras que estos aumentos fueron del 9 al 23% en el modelo 2. Dado que la varianza fenotípica total se mantuvo prácticamente sin cambios en ambos procedimientos, consecuentemente los estimados de heredabilidad presentaron un incremento en los modelos multicarácter. Lo anterior es de esperarse ya que los modelos multicarácter se benefician de las covarianzas genéticas entre los caracteres involucrados (Mrode, 1996). Al respecto, Thompson y Meyer (1986) plantearon que cuando los datos provienen de poblaciones con selección de caracteres correlacionados genéticamente, los análisis unicarácter pueden estar sesgados, mientras que con los análisis multicarácter se puede reducir el sesgo.

Al comparar la magnitud de los valores de la heredabilidad de los resultados de los análisis unicarácter y multicarácter, se observó una similitud para la variable peso al nacer de 0.14 y 0.16 respectivamente; mien-

Cuadro 4. Componentes de varianza y parámetros genéticos del peso vivo (kg) a tres edades en ganado Costeño con Cuernos (modelos multicarácter 5 y 2)

Componente de varianza	Modelo multicarácter 5			Modelo multicarácter 2		
	PN	PD	P16	PN	PD	P16
σ^2_a	2.18	163.90	241.10	2.04	151.20	209.20
σ^2_m	0.00	25.28	0.00	No	No	No
σ^2_c	0.47	4.50 ^{ns}	0.00	0.54	56.28	18.21 ^{ns}
σ^2_e	10.41	412.50	543.80	10.46	398.60	547.80
σ^2_p	13.07	605.87	784.93	13.04	606.02	775.20
h^2_a	0.16±0.04	0.27±0.04	0.30±0.04	0.15±0.04	0.24±0.05	0.27±0.05
h^2_m	0.00	0.04±0.02	0.00	-	-	-
h^2_T	0.16±0.05	0.31±0.05	0.30±0.04	-	-	-

PN: Peso al nacimiento; PD: Peso al destete; P16: Peso a los 16 meses

σ^2_a = varianza genética aditiva directa; σ^2_m = varianza genética aditiva materna; σ^2_c = varianza de efectos ambientales permanente; σ^2_e = varianza del error; σ^2_p = varianza fenotípica total; h^2_a = heredabilidad efectos directos; h^2_m = heredabilidad efectos maternos; h^2_T = heredabilidad total

tras que para peso al destete, en el modelo 5 se observa una ligera ventaja del análisis multicarácter, donde la h^2_a se incrementa 42%, al pasar de 0.19 en el análisis unicarácter a 0.27 en el multicarácter. Igualmente, la h^2_T se incrementa 34% (de 0.23 a 0.31). Similar situación ocurrió para el peso a 16 meses, donde hubo un incremento para h^2_a de 0.21 a 0.30, que equivale a 42%. Para el modelo 2, el rasgo que presentó mayor incremento (17%) de la h^2_a fue el peso a 16 meses al aumentarse de 0.23 a 0.27.

La heredabilidad para el efecto directo del peso al destete del modelo 5 multicarácter es similar al promedio reportado por Domínguez *et al.* (2009), en una revisión donde hace referencia a un valor medio no ponderado de 0.27 para la h^2_a del PD en todas las razas de bovinos de carne estudiadas. En general, la h^2_a estimada para el P16 y la varianza genética aditiva directa sugieren que

en la población estudiada existe suficiente variabilidad genética para el mejoramiento de dicho rasgo, con base en la selección de los animales superiores. La h^2_a del P16 se incrementó con respecto al PD. Esta tendencia es similar, aunque con heredabilidades de menor magnitud a las descritas en bovinos Tabapúa (Sousa *et al.*, 2010) y Nelore (Albuquerque y El Faro, 2008).

Estimadores de Correlaciones Genéticas y Fenotípicas entre Pesos

Los valores de correlaciones genéticas y fenotípicas para las tres características (PN, PD, P16) en los modelos 2 y 5 presentaron valores muy similares. La correlación genética entre el peso al nacer y el peso al destete para los modelos 2 y 5, fueron altas y positivas (Cuadro 5), lo que podría indicar que algunos de los genes que actúan para el peso al nacer intervienen en el peso al destete.

Cuadro 5. Correlaciones genéticas y fenotípicas entre las características de crecimiento en ganado criollo Costeño Con Cuernos, estimadas por dos modelos multicarácter (Por encima de la diagonal las correlaciones genéticas y por debajo de la diagonal las correlaciones fenotípicas)

Rasgos	Modelo multicarácter 5			Modelo multicarácter 2		
	PN	PD	P 16	PN	PD	P 16
PN	-	0.65±0.12	0.75±0.10	-	0.54±0.13	0.71±0.11
PD	0.19±0.02	-	0.96±0.02	0.19±0.02	-	0.92±0.04
P16	0.20±0.02	0.66±0.01	-	0.20±0.02	0.66±0.01	-

PN: Peso al nacimiento; PD: Peso al destete; P16: Peso a los 16 meses

Valores bajos y positivos (0.21 y 0.16) fueron hallados por Martínez *et al.* (2006) en esta misma raza (CCC) y Ossa *et al.* (2007) en Romosinuano.

De igual manera, en ambos modelos (2 y 5), la correlación genética entre el peso al nacer y el peso a 16 meses fue alta y positiva, aunque más elevada que la encontrada entre el peso al nacer y el peso al destete, lo cual es quizás consecuencia del efecto materno, que tuvo una mayor influencia sobre el peso al destete y muy poca sobre el peso al nacer y el peso a los 16 meses de edad. Estos resultados son contrarios a los referidos por Ossa *et al.* (2007), quienes encontraron correlaciones nulas entre el peso al nacer y peso a los 16 meses de edad, en ganado criollo Romosinuano.

La correlación genética entre el peso al destete y el peso a 16 meses (modelos 2 y 5) fue alta y positiva, y señala que estos dos caracteres manifiestan una base genética común; de manera que un proceso de selección sobre el peso al destete produciría un aumento en el peso a los 16 meses. Similares tendencias fueron publicadas por Gallego *et al.* (2006) y Ossa *et al.* (2007) en las razas criollas colombianas, Blanco Oreginegro y Romosinuano, respectivamente.

La correlación fenotípica entre peso al nacer y los pesos al destete fueron de 0.19 y 0.20, respectivamente (Cuadro 5), valores que son considerados bajos, pero positivos, lo que indica una baja determinación de un rasgo precedente en el siguiente. Resultados similares fueron hallados por Ossa *et al.* (2007) para la raza Romosinuano.

En ambos modelos 2 y 5, las correlaciones fenotípicas entre PD y P16 fueron de 0.66, considerada como positiva alta. Como las causas genéticas y ambientales se combinan para dar la correlación fenotípica y ambos caracteres tienen baja heredabilidad, entonces la relación está dada principalmente por la correlación ambiental. Este resultado es similar al hallado por Ossa *et al.* (2007) en ganado criollo Romosinuano, pero difiere del resultado de Martins *et al.* (2000), quienes informaron una correlación nula entre el peso al destete y el peso a los 500 días de edad.

Los modelos de rasgos múltiples redujeron el sesgo introducido por la selección secuencial y permiten obtener estimadores de las correlaciones genéticas y fenotípicas, con el beneficio de cuantificar las respuestas a la selección (Ramírez-Valverde *et al.*, 2007). Se espera que las ventajas potencia-

Cuadro 6. Precisión de los Valores Genéticos (VG) para los rasgos de crecimiento según los modelos utilizados

Modelo	Unicarácter	Multicarácter	Incremento (%)
Peso al nacer			
Modelo 2	28.50	34.90	6.40 ^{ns}
Modelo 5	33.40	38.90	5.50 ^{ns}
Incremento %	4.90 ^{ns}	4.00 ^{ns}	
Peso al Destete			
Modelo 2	33.40	37.70	4.30 ^{ns}
Modelo 5	28.90	41.80	12.90 ^{ns}
Incremento %	-4.50 ^{ns}	4.10 ^{ns}	
Peso a 16 meses			
Modelo 2	29.90	39.60	9.70 ^{ns}
Modelo 5	27.80	43.60	15.80 (P<0,01)
Incremento %	-2.10 ^{ns}	6.00 ^{ns}	

les de la implementación de modelos animales de rasgos múltiples se muestren en el momento de la selección y, para esto, es necesario evaluar las correlaciones entre la BV estimada por ambos procedimientos.

Las variaciones entre VG fueron superiores para el procedimiento multicarácter respecto al unicarácter. Esta mayor variabilidad fue de 8.1% para PN, 12.9% para PD y solo 3.7% para P16. Las correlaciones entre los VG estimados por ambos procedimientos fueron superiores a 0.945, lo cual indicó que sería válido seleccionar los mismos animales cualquiera sea el modelo aplicado; en otras palabras, no existirían cambios en el orden de mérito. La otra ventaja de los modelos multicarácter está en el incremento de la precisión de los VG estimados, y este indicador es una de las mejores herramientas disponibles para maximizar la respuesta al programa de selección (Mokhtari y Rashidi, 2010). Dicho incremento es particularmente importante cuando se puede obtener con los mis-

mos datos disponibles y sin grandes gastos adicionales, excepto los dedicados al servicio de computación.

Otros estudios también mostraron ventajas al implementar análisis de rasgos múltiples para rasgos de crecimiento en poblaciones de ganado vacuno debido al aumento de los estimadores de heredabilidad y la mejora de la precisión de los valores estimados de reproducción (Ramírez-Valverde *et al.*, 2007).

El Cuadro 6 presenta los estimados de precisión de los valores genéticos para los tres rasgos evaluados. Estos resultados indicaron que cualquiera sea el modelo o el rasgo analizado, el procedimiento multicarácter proporcionó un aumento en la precisión de los VG entre 4.3 y 15.8%. La precisión del VG estimado, según el modelo 5, siempre fue superior al modelo 2 cuando se aplicó un análisis multicarácter. Cuando se utilizaron modelos unicarácter esta tendencia sólo se cumplió para PN.

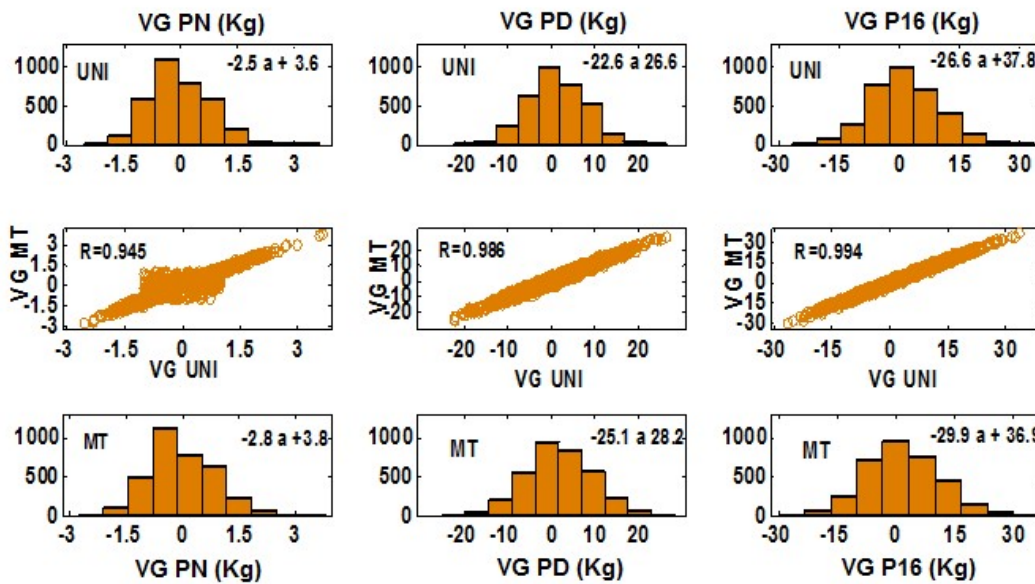


Figura 1. Distribución de frecuencias y correlación entre los valores genéticos estimados según modelos unicarácter (UNI) y multicarácter (MT) en ganado Costeño Con Cuernos

La implementación exitosa de modelos multicarácter depende en gran medida de la cantidad y estructura de los datos. En el presente estudio, se logró convergencia para todos los modelos evaluados, a pesar de los diversos componentes de (co) varianza que se estimaron y la reducida información, lo cual fue compensado quizás por la estructura equilibrada de la base datos.

CONCLUSIONES

- Los valores de heredabilidad y correlaciones genéticas para los peso al nacer, peso al destete y peso a los 16 meses de edad están dentro de lo informado en las publicaciones disponibles y deben interpretarse como la caracterización genética de la raza criolla Costeño Con Cuernos.
- El uso de los modelos multicarácter presentó ventajas respecto al procedimiento unicarácter, particularmente en una mayor precisión del valor genético en el peso a los 16 meses.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Sistema de Bancos de Germoplasma de la Nación para la Alimentación y la Agricultura (SBGNA) con sede en el C.I. Turipaná de AGROSAVIA, por permitir el acceso a los bovinos usados en esta investigación, y el apoyo de todos los investigadores, técnicos y asistentes de investigación que participaron en este estudio.

LITERATURA CITADA

1. **Albuquerque LG, El Faro L. 2008.** Comparações entre os valores genéticos para características de crescimento de bovinos da raça Nelore preditos com modelos de dimensão finita ou infinita. *Rev Bras Zootecn* 37: 238-246. doi: 10.1590/S1516-35982008000200009
2. **Assan N. 2012.** Genetic parameters estimation and trends for birth weight in cattle. *Asian Austral J Anim* 2: 274-281. doi: 10.5713/ajas.2008.70149

3. **BIF. 2010.** Guidelines for uniform beef improvement programs. 9th ed. Raleigh, GA, USA: Beef Improvement Federation. North Carolina State University.
4. **Caires D, Souza L, Malhado C, Carneiro P, Martins Filho R. 2009.** Tendência genética e fenotípica para características de crescimento em bovinos da raça Indubrasil no estado do Sergipe. Rev Bras Saúde Prod Anim 10: 813-820.
5. **Domínguez J, Nunez R, Ramírez R, Ruiz R. 2003.** Evaluación genética de variables de crecimiento en bovinos Tropicarne: I. Selección de modelos. Agrociencia 37: 323-335.
6. **Domínguez J, Rodríguez F, Ortega J, Flores A. 2009.** Selección de modelos, parámetros genéticos y tendencias genéticas en las evaluaciones genéticas nacionales de bovinos Brangus y Salers. Agrociencia 43: 107-117.
7. **Eaglen SA, Fuerst-Walt B, Fuerst C, Sölkner J. 2013.** Evaluating maternal traits in the Austrian Murboden cattle: genetic parameters and inbreeding depression. Interbull Bull 47: 230-235.
8. **Gallego JL, Martínez RA, Moreno FL. 2006.** Índice de consanguinidad y caracterización fenotípica y genética de la raza bovina criolla Blanco Orejinegro. RCTA 7: 16-24. doi: 10.21930/rcta.-vol7_num1_art:55
9. **Gallegos R, Ramírez R, Núñez R, Ruíz A, Rodríguez FA. 2011.** Interacción semental x ambiente en la estimación de la correlación genética entre efectos directos y maternos en bovinos para carne. Agrociencia 45: 687-697.
10. **Gilmour A, Gogel B, Cullis B, Thompson R. 2009.** ASReml User Guide Release 3.0. UK: NSW Department of Industry and Investment. 372 p.
11. **Henderson CR. 1976.** A simple method for computing the inverse of a numerator relationship matrix used in prediction of breeding values. Biometrics 32: 69-83. doi: 10.2307/2529339
12. **Martins A, Martins Filho R, Lima M, Lobo B. 2000.** Influencia de fatores genéticos e de meio sobre o crescimento de bovinos da raça Nelore Estado do Maranhao. Rev Bras Zootecn 29: 103-107. doi: 10.1590/S1516-359820000-00100014
13. **Martínez G. 2009.** Comparación de modelos para estimar parámetros genéticos de características de crecimiento en vacunos Brahman registrados. Rev Fac Agron Luz 35: 34-42.
14. **Martínez R, Pérez J, Herazo T. 2006.** Evaluación fenotípica y genética del crecimiento en la raza Costeño con Cuernos. RCTA 7: 12-20.
15. **Martínez RE, Ramírez R, Núñez R, García JG. 2018.** Parámetros y tendencias genéticas de variables de crecimiento para bovinos Romosinuano en México. Nova Scientia 10: 310-325. doi: 10.21640/ns.v10i21.1595
16. **Meyer K. 1992.** Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. Livest Prod Sci 31: 179-204. doi: 10.1016/0301-6226(92)90017-X
17. **Mokhtari M, Rashidi A. 2010.** Genetic trends estimation for body weights of Kermani sheep at different age using multivariate animal models. Small Ruminant Res 88: 23-26. doi: 10.1016/j.smallrumres.2009.11.003
18. **Mrode R. 1996.** Linear models for the prediction of animal breeding values. England: CAB International. 187 p.
19. **Ndofor H, Ebangi A, Agu C, Okenyi N. 2012.** Estimation of genetic parameters for preweaning and postweaning growth traits in the Gudali beef cattle using multiple trait derivative free restricted maximum likelihood. Afr J Biotechnol 11: 14410-14416. doi: 10.5897/AJB12.1038

20. **Ossa G, Pérez J. 2002.** Efecto del medio y la herencia sobre el peso al nacer, destete y 16 meses de edad en la raza Costeño con Cuernos. *Rev MVZ Córdoba* 7: 143-147. doi: 10.21897/rmvz.1054
21. **Ossa G, Suárez M, Pérez J. 2007.** Efectos del medio y la herencia sobre los pesos al nacimiento, al destete y a los 16 meses de edad en terneros de la raza criolla Romosinuano. *RCTA* 8: 81-92.
22. **Ossa G, Pérez J, Guerra D, González-Peña D, Jiménez F, Gallego J, Onofre G, et al. 2008.** Parámetros genéticos y tendencias genéticas de rasgos de crecimiento de la raza criolla colombiana Costeño con Cuernos. *RCTA* 2: 133-139.
23. **Ossa G, Abuabara Y, Pérez JE, Martínez G. 2011.** El ganado criollo colombiano Costeño con Cuernos (CCC). *Anim Genet Resour* 48: 101-107. doi: 10.1017/S2078633611000014
24. **Ossa GA, Narváez HJ, Noriega JG, Pérez JE, Vergara OD. 2014.** Parámetros y tendencias genéticas para características de crecimiento en una población de ganado criollo Romosinuano. *Livestock Res Rural Dev* 26(10). [Internet]. Disponible en: <http://www.lrrd.org/lrrd26/10/ossa26191.html>
25. **Preston T, Willis M. 1974.** Producción intensiva de carne. Ciudad de México: Ed Diana. 736 p.
26. **Ramírez-Valverde R, Hernández-Alvarez OC, Núñez-Domínguez R, Ruiz-Flores A, García-Muñiz JG. 2007.** Análisis univariado vs multivariado en la evaluación genética de variables de crecimiento en dos razas bovinas. *Agrociencia* 41: 271-282.
27. **Ribeiro S, Pereira J, Verneque R, Silva M, Bergmann J. 2009.** Efeito da covariância genética aditivo-materna sobre estimativas de parâmetros genéticos e em avaliações genéticas de características de crescimento de animais Tabapuã. *Arq Bras Med Vet Zoo* 61: 401-406. doi: 10.1590/S0102-0935200900-0200017
28. **Ríos Á. 2008.** Estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento predestete de bovinos. *Revisión. Tec Pecu Mex* 46: 37-67.
29. **Sousa C, Oliveira S, Albuquerque L, Boligon A, Filho R. 2010.** Estimación de funções de covariância para características de crecimiento da raça Tabapuã utilizando modelos de regressão aleatória. *Rev Bras Zootecn* 39: 1037-1045. doi: 10.1590/S1516-35982010000500014
30. **Thompson R, Meyer K. 1986.** A review of theoretical aspects in the estimation of breeding values for multi-trait selection. *Livest Prod Sci* 15: 299-313. doi: 10.1016/0301-6226(86)90071-0
31. **Van Vleck L, Pollack E, Branford E. 1987.** Genetics for the animal sciences. USA: WH Freeman. 432 p.