

Uso de modelos animales multiraciales en la evaluación genética de bovinos en sistemas de producción tropicales¹

M. A. Elzo^{*}, C. Manrique[#], G. Ossa[#], y O. Acosta[¶]

^{*}Universidad de Florida, Gainesville, Florida, U.S.A.,

[#]Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, e

[¶]Instituto Colombiano Agropecuario

Resumen

Se utilizó animales del rebaño multiracial Romosinuano-Cebú del Centro de Investigaciones TURIPANA para obtener estimaciones de varianzas y covarianzas aditivas y no-aditivas, directas y maternas para peso al nacimiento, peso al destete, y ganancia de peso post-destete. Se obtuvo también predicciones de valores genéticos aditivos y no-aditivos, para los tres caracteres de crecimiento, de todos los toros usados en el rebaño entre 1980 y 1992. Se empleó procedimientos de cálculo multiracial tanto para la estimación de componentes de varianza y covarianza, así como para la predicción de los valores genéticos de los toros. La variabilidad genética aditiva encontrada en este rebaño fue pequeña, especialmente para peso al destete. Los efectos no-aditivos fueron los más grandes en todos los caracteres, lo cual indica una elevada habilidad combinatoria de los animales de las razas Romosinuano y Cebú. Estimaciones regulares de componentes de varianzas y covarianzas podrían ser utilizadas para evaluar el estado de variabilidad genética en poblaciones criollas.

Introducción

Una de las maneras de ayudar a la conservación de la diversidad genética en bovinos es por medio del mantenimiento de rebaños productivos de diversas razas criollas involucrados en cruzamientos intra-raciales e inter-raciales. Para que animales de una raza criolla sean considerados dentro de un sistema de cruzamiento productivo comercial, éstos deben poseer características productivas y(o) reproductivas deseables que les permitan competir con animales de otras razas *Bos taurus*, *Bos indicus*, y con animales de grupos cruzados. Esto implica que animales criollos deberán ser genéticamente evaluados bajo el supuesto de que su uso no será solamente dentro de sus propias razas, sino que también a través de razas. Por lo tanto, 1) la población dentro de la cual se evaluarán estos animales va a ser multiracial, i.e., estará integrada por razas puras y todos los grupos cruzados generados a partir de las razas puras, y 2) el sistema de evaluación genética requerido para evaluar a los animales va a ser multiracial, y deberá considerar efectos genéticos aditivos y no-aditivos. Un rebaño que permite realizar una

¹ Proc. 3rd Iberoamerican Congress on Criollo and Native Breeds, Bogotá, Colombia, 1996, p 1-12.

evaluación genética multiracial es el rebaño Romosinuano(R)-Cebú(C) del Centro de Investigaciones TURIPANA en Colombia. El propósito de esta investigación fue el de caracterizar el rebaño RC de TURIPANA en términos genéticos aditivos y no-aditivos para caracteres de crecimiento. Los objetivos específicos fueron los de obtener: 1) estimaciones de componentes de varianza y covarianza de efectos genéticos aditivos, no-aditivos, y ambientales, para peso al nacimiento (PN), peso al destete (PD), y ganancia de peso post-destete (GP), en las razas R, C, y grupos cruzados RHC, y 2) predicciones de los valores genéticos aditivos y no-aditivos de los toros R, C, y RHC, para PN, PD, y GP.

Materiales y Métodos

Animales

Los animales considerados en este estudio pertenecen al rebaño multiracial RC del Centro de Investigaciones TURIPANA, el cual se ubica en la parte media del Valle del Sinu, Municipio de Cerete, Departamento de Córdoba, Colombia. El centro de TURIPANA está a una altura de 13 m sobre el nivel del mar, tiene una temperatura promedio de 27 EC, una precipitación anual de 1100 mm, y una humedad relativa de 82 %. El manejo del rebaño fue extensivo. Los apareamientos se realizaron entre Abril y Junio, de tal manera que los partos ocurrieron principalmente entre Enero y Marzo.

Los datos de PN, PD, y GP, usados en este estudio, fueron recolectados en terneros nacidos entre 1980 y 1992. Los números de animales en el archivo editado de datos fueron los siguientes: 78 toros, 777 vacas, y 2058 terneros con registros de al menos un carácter. Con el propósito de facilitar el cómputo de las predicciones genéticas se definieron cinco grupos raciales. En términos de sus fracciones de alelos R, estos cinco grupos raciales fueron: grupo 1 = (1 - .81)R, grupo 2 = (.80 - .61)R, grupo 3 = (.60 - .41)R, grupo 4 = (.40 - .21)R, y grupo 5 = (.20 - .00)R. Los toros representados en el rebaño fueron solamente 100% R (grupo 1), 100% C (grupo 5), y ½R ½C (grupo 3). Por su parte, las vacas pertenecieron a los cinco grupos raciales. La Tabla 1 presenta los números toros, de vacas, y de terneros por combinación grupo-racial-de-toros H grupo-racial-de-vacas. Debido a que los toros se aparearon con vacas de varios grupos raciales, el número de toros en la última columna (Todos), no es la suma de los números de toros usados por grupo racial de vacas. Estos apareamientos de toros a través de grupos raciales de vacas permiten: 1) la predicción de valores genéticos aditivos de toros que permiten compararlos a través de grupos raciales de vacas, y 2) la predicción de valores genéticos no-aditivos y totales.

Conectividad

Para que registros de terneros de varios grupos raciales se puedan analizar como un archivo único, los grupos contemporáneos de terneros deben estar conectados a través de toros. Grupos contemporáneos se definieron como grupos de terneros de un mismo sexo, nacidos en la misma estación de año, y sujetos a las mismas condiciones de manejo y alimentación. Como los terneros del rebaño RC nacieron en la misma estación dentro de año, y fueron sometidos a las mismas condiciones ambientales, hubo un total de 26 grupos contemporáneos (13 años H 2

sexos). La asignación de los terneros a un grupo contemporáneo fue la misma para PN, PD, y GP. Con el objeto de ilustrar la conectividad en el rebaño RC, la Tabla 2 muestra el uso de algunos toros (por grupo racial) que contribuyeron a crear conectividad a través de años. Toros del grupo 1 fueron los que más contribuyeron a crear conexiones, seguido por toros del grupo 5. Toros del grupo 3 se usaron solamente entre 1980 y 1983, pero ello fue suficiente para conectar estos toros y sus progenies al resto de los animales del rebaño multiracial RC.

Caracteres

Los caracteres de crecimiento considerados en esta investigación fueron PN, PD, y GP. Los registros de PD fueron corregidos a 205 d de edad dentro de ternero, usando la fórmula recomendada por la Federación para el Mejoramiento del Ganado de Carne de Estados Unidos (BIF, 1996). Los pesos de los terneros al año y medio de edad se ajustaron a los 550 d de edad, también basado en una fórmula recomendada por BIF (1996). Las GP se calcularon como la diferencia entre los pesos de los terneros ajustados a los 550 d y aquellos ajustados a los 205 d. Estos registros de PN, PD, y GP fueron utilizados para calcular componentes de varianza y covarianza, así como para obtener las predicciones genéticas de los toros para efectos aditivos y no-aditivos.

Estimación de componentes de varianza y de covarianza

La estructura del rebaño RC permitió el uso de procedimientos de estimación de componentes de varianza y covarianza de máxima verosimilitud restringida para poblaciones multiraciales (MVRM; Elzo, 1994). Cuando se trata de estimar componentes de varianza y covarianza para PN, PD, y GP, lo ideal es utilizar un procedimiento estadístico que calcule todos los componentes de varianza y covarianza genéticos aditivos, no-aditivos, directos y maternos, y ambientales, simultáneamente. Sin embargo, la cantidad disponible de registros en el archivo editado de datos fue demasiado pequeña para obtener estimaciones razonables de las 63 varianzas y covarianzas genéticas y ambientales que debían estimarse para estos tres caracteres en el rebaño multiracial RC. Por ello, bajo el supuesto de que **no** hubo selección de registros de PD y GP, se estimó varianzas y covarianzas (genéticas aditivas y no-aditivas, y ambientales) para cada carácter (PN, PD, GP) separadamente. Se computó varianzas y covarianzas genéticas directas y maternas para PN y PD, y solamente directas para GP.

Modelo. La estimación de varianzas y covarianzas directas y maternas requiere que las predicciones de los efectos genéticos directos y maternos de los animales en el modelo se puedan calcular individualmente. Con el objeto de poder separar los efectos genéticos directos y maternos, se utilizó un modelo de padre y abuelo materno (PAM). El modelo PAM es una aproximación al modelo animal que considera el padre y el abuelo del ternero en el modelo genético en lugar del ternero.

El modelo para registros de PN y PD incluyó: 1) los efectos ambientales de grupo contemporáneo del ternero, y edad de la madre H sexo del ternero, 2) grupo racial de la abuela materna, 3) los efectos genéticos aditivos y no-aditivos directos del padre del ternero, 4) los efectos genéticos aditivos y no-aditivos maternos del abuelo materno del ternero, y 5) efectos

residuales. Los efectos 1 y 2 se consideraron fijos. Los efectos 3, 4, y 5 se supusieron al azar, con media igual a cero, y correlacionados solamente dentro de animal (i.e., dentro de padre, abuelo materno, y ternero). El modelo para GP utilizó los mismos efectos (1 a 5) y suposiciones, pero consideró efectos genéticos directos solamente.

Procedimiento de cálculo. El algoritmo utilizado para calcular las varianzas y covarianzas fue el de Esperanza-Maximización Generalizado (Dempster et al., 1977), aplicado a una población multiracial (EMGM; Elzo, 1996). Para asegurarse de que todas las estimaciones de varianzas son positivas y que las correlaciones estimadas caen dentro del rango (1, -1), el algoritmo usado calculó las raíces cuadradas de las matrices de varianzas y covarianzas (i.e., los elementos de la Descomposición de Cholesky). Posteriormente, las matrices se elevaron al cuadrado (i.e., se multiplicaron por sus transpuestas) para obtener las estimaciones de las varianzas y covarianzas. Las varianzas y covarianzas se estiman en su totalidad, lo cual garantiza que las estimaciones de heredabilidades estén dentro de los límites (0, 1). El algoritmo EMGM: 1) es iterativo, i.e., las estimaciones de varianzas y covarianzas se obtienen por medio de aproximaciones sucesivas (Harville, 1977), y 2) no permite el cómputo de errores estándares de estimación de componentes de varianza y covarianza. Debido al tamaño pequeño del archivo multiracial RC se esperó que: 1) los errores estándares de estimación fueran grandes, 2) la tasa de convergencia fuera extremadamente lenta, y 3) las relaciones entre estimaciones de varianzas y covarianzas (e.g., heredabilidades, correlaciones genéticas) no cambiaran substancialmente después de 16 a 20 iteraciones (observación hecha en estudios de simulación); por ello, arbitrariamente, se impuso un máximo de 26 iteraciones. Las computaciones se realizaron en una máquina IBM RS6000, model 580, utilizando el programa MREMLEM (Elzo, 1996).

Predicción de valores genéticos aditivos y no-aditivos de toros

Se calculó las predicciones de los valores genéticos aditivos y no-aditivos, directos y maternos para PN y PD, y directos solamente para GP, de toros de todos los grupos raciales utilizados en el rebaño multiracial RC entre 1980 y 1992. Las varianzas y covarianzas usadas en las ecuaciones del modelo mixto fueron aquellas estimadas en base a los datos del rebaño multiracial RC.

Los valores genéticos aditivos predichos para los toros miden diferencias esperadas de las progenies relativas al promedio genético de todos los toros de todos los grupos raciales en el rebaño (i.e., se incluye toros pertenecientes a los grupos 1, 3, y 5 en dicho promedio genético). Las predicciones de los valores genéticos no-aditivos de los toros se refieren a las diferencias entre progenies de un mismo toro cruzado con vacas de varios grupos raciales.

El modelo usado para los tres caracteres (PN, PD, y GP) fue el mismo utilizado en el cálculo de las varianzas y covarianzas, excepto que se incluyeron las relaciones de parentesco entre los toros (i.e., los padres y los abuelos de los terneros). Los predicciones genéticas de toros se obtuvieron usando el mismo programa (MREMLEM; Elzo, 1996) empleado para estimar las varianzas y covarianzas.

Resultados y Discusión

Estimación de parámetros genéticos aditivos y no-aditivos

Las estimaciones de varianzas y covarianzas genéticas aditivas y no-aditivas directas y maternas para PN, PD, y GP (expresadas en kg^2), se presentan en la Tabla 3. La Tabla 4 contiene estimaciones de heredabilidades, interactibilidades, y correlaciones aditivas y no-aditivas para PN, PD, y GP. En general, los valores de varianzas y de covarianzas genéticas aditivas y no-aditivas fueron relativamente bajos. Aún así, los valores de varianzas y covarianzas aditivas obtenidas para PN (directas y maternas) y GP (directas), así como sus respectivas heredabilidades y correlaciones genéticas aditivas, estuvieron dentro de los rangos encontrados en razas *Bos taurus* (e.g., Massey and Benyshek, 1981; Wilson et al., 1986). Sin embargo, las covarianzas genéticas aditivas directas y maternas para PD fueron extremadamente bajas, lo cual resultó en estimaciones de heredabilidad de PD para efectos genéticos directos y maternos, y de correlación entre efectos directos y maternos, cercanas a cero. Las varianzas y covarianzas no-aditivas fueron un poco más bajas para PN, y algo más altas que las aditivas, para PD y GP, lo cual se reflejó en los valores de interactibilidad (calculada como la razón entre la varianza no-aditiva y la varianza fenotípica en el grupo racial F_1) obtenidos para estos tres caracteres.

Factores que pueden haber contribuido a las estimaciones de varianzas y covarianzas obtenidas en este estudio serían los siguientes:

- 1) tamaño pequeño del archivo de datos. Datos de un número mayor de toros y rebaños van a mejorar las estimaciones;
- 2) sistema de selección de toros usado en el rebaño multiracial RC. Existe un alto grado de parentesco entre los toros del rebaño multiracial RC, e.g., la mayoría de los toros R descendientes de los toros que iniciaron el rebaño (toros base), se originaron de cuatro padres R; en el grupo de toros C, la mayoría de los toros que son progenies de los toros base, provinieron de un padre C). Reemplazo de padres con toros de varias familias e incorporación de toros de otros rebaños al grupo de reproductores aumentará la variabilidad genética en el rebaño;
- 3) procedimiento de estimación de componentes de varianza y de covarianza ignoró el parentesco entre los toros. Animales emparentados tienen una variabilidad entre ellos menor que la del promedio del rebaño, lo cual si no se considera en el procedimiento de cálculo, hace que las estimaciones de varianzas y covarianzas del rebaño sean subestimadas. Incorporación de parentesco y de consanguinidad en el programa de computación debería aumentar los valores de estimación de varianzas y covarianzas en el rebaño multiracial RC.

Predicción de los valores genéticos aditivos y no-aditivos de los toros

Las diferencias esperadas de las progenies (DEP) de los 78 toros identificados en el archivo editado de datos se presentan en las Figuras 1 (PN), 2 (PD), y 3 (GP). Además de las DEP para efectos aditivos y no-aditivos, estas figuras incluyen DEP de efectos genéticos totales, las cuales son iguales a la suma de las DEP aditivas y no-aditivas de cada toro. Las Figuras 1 y 2 contienen seis gráficos: una columna con tres gráficos de DEP de efectos genéticos directos y otra con tres gráficos de DEP de efectos genéticos maternos. La Figura 3 contiene solamente

tres gráficos de DEP de efectos genéticos directos.

Los toros dentro de cada gráfico están ordenados por grupo racial, y, dentro de grupo racial, por número de identificación del toro. Los primeros 48 toros dentro de cada gráfico son del grupo 1 (señalados por letras R en las abcisas), los siguientes 12 toros pertenecen al grupo 3 (letras X en las abcisas), y los últimos 18 toros son del grupo 5 (letras C en las abcisas). El objetivo de este ordenamiento fue el de visualizar si hubo alguna tendencia en los diferentes efectos genéticos (aditivos, no-aditivos, y totales directos y maternos) entre los años 1980 y 1992, en base a los toros representados como padres (para efectos directos) y abuelos maternos (para efectos maternos) durante este período. Las figuras de los tres caracteres indican que no ocurrió una tendencia genética apreciable en ninguno de los caracteres y efectos genéticos dentro de carácter durante los años considerados en este análisis.

Las DEP en cada gráfico reflejan la variabilidad del efecto genético relativa a la variabilidad ambiental del carácter en cuestión. Por ello, las DEP de los toros para efectos genéticos aditivos de PD fueron las más pequeñas. Por otra parte, las mayores DEP se observaron en los efectos genéticos no-aditivos de los toros para GP. Las DEP de los toros en las tres figuras señalan que:

- 1) no hubo diferencias apreciables en las predicciones de valores genéticos aditivos directos de los toros de los tres grupos raciales para PN, PD, y GP.
- 2) las predicciones de los valores genéticos no-aditivos directos de los toros de los tres grupo raciales fueron mayores que las correspondientes a los valores genéticos aditivos directos.
- 3) los toros C tuvieron predicciones de valores genéticos no-aditivos directos más grandes que las de los toros R y F₁ RHC para PN, PD, y GP. Estas predicciones fueron, en su mayoría, positivas para los tres caracteres de crecimiento en los toros F₁ RHC y C. En cambio, la mayoría de los toros R tuvieron predicciones negativas de valores genéticos no-aditivos directos para PN y PD, y positivas para GP.
- 4) las predicciones de los efectos genéticos maternos aditivos y no-aditivos para PN y PD fueron predominantemente negativas en toros C, y positivas para toros R y F₁ RHC.
- 5) las predicciones de los efectos genéticos totales directos de los toros F₁ RHC y C fueron, en general, mayores que las de toros R para PN y PD; lo opuesto ocurrió con las predicciones de los efectos genéticos totales maternos. Para GP, el orden, de mayor a menor, de los desvíos genéticos totales de los toros fue C, R, y F₁ RHC.

Estimaciones de componentes de varianza y covarianza con procedimientos multiraciales que consideren el parentesco entre los animales probablemente va a aumentar los valores estimados de estos parámetros, lo cual va a afectar las predicciones genéticas de los toros. Sin embargo, si las relaciones entre efectos directos y maternos es similar a la obtenida en este estudio, el único efecto en la Figuras 1, 2, y 3, va a ser el que los puntos en los gráficos van a estar más separados; la forma de los gráficos será similar a la reportada aquí.

Implicaciones

Esta investigación demostró que es posible utilizar procedimientos multiraciales para estimar el grado de variabilidad genética aditiva y no-aditiva en rebaños multiraciales pequeños. Además, señaló la necesidad de tener una base genética amplia dentro de cada rebaño, o de utilizar información de varios rebaños, para poder obtener estimadores de varianzas y covarianzas aditivas y no-aditivas, directas y maternas, que reflejen la variabilidad genética existente en la población multiracial total. Los valores de las predicciones genéticas no-aditivas para caracteres de crecimiento, particularmente para ganancia post-destete, indican una gran habilidad combinatoria de animales Romosinuano con Cebú. Estimaciones periódicas de componentes de varianzas y covarianzas genéticas podrían ser utilizadas como una herramienta para evaluar el grado de variabilidad poblaciones criollas.

Referencias

- BIF. 1996. Guidelines for uniform beef improvement programs, 7th Ed. Beef Improvement Federation, Kansas State Univ., KS.
- Dempster, A. P., N. M. Laird, y D. B. Rubin. 1977. Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. *J. R. Stat. Soc. Ser. B* 38:1.
- Elzo, M. A. 1994. Restricted maximum likelihood procedures for the estimation of additive and nonadditive genetic variances and covariances in multibreed populations. *J. Anim. Sci.* 72:3055.
- Elzo, M. A. 1996. Unconstrained procedures for the estimation of positive definite covariance matrices using restricted maximum likelihood in multibreed populations. *J. Anim. Sci.* 74:317.
- Harville, D. A. 1977. Maximum likelihood approaches to variance component estimation and to related problems. *J. Am. Stat. Assoc.* 72:320.
- Massey, M. E., y L. L. Benyshek. 1981. Estimates of genetic and environmental effects on performance traits from Limousin field data. *J. Anim. Sci.* 54:46.
- Wilson, D. E., P. J. Berger, y R. L. Wilham. 1986. Estimates of beef growth trait variances and heritabilities determined from field records. *J. Anim. Sci.* 63:386.

Tabla 1. Número de toros, vacas, y terneros por grupo-racial-de-toros × grupo-racial-de-vacas

Grupo racial de toros ^a	Grupo racial de vacas ^a					Todos
	1	2	3	4	5	
1	41 ^b	16	16	26	26	48
	297 ^c	31	37	67	55	487
	978 ^d	52	118	161	108	1417
3	4	0	11	0	3	12
	16	0	102	0	5	123
	16	0	144	0	5	165
5	7	8	16	1	14	18
	25	24	60	0	58	167
	37	43	198	2	196	476
Todos	52	24	43	27	43	78
	338	55	199	67	118	777
	1031	95	460	163	309	2058

^a 1 = (1- .81)R, 2 = (.80 - .61)R, 3 = (.60 - .41)R, 4 = (.40 - .21)R, 5 = (.20 - .00)R.

^b Número de toros; ^c Número de vacas; ^d Número de terneros.

Tabla 2. Conectividad del rebaño multiracial RC a través de años

Grupo Racial ^a	Toro	Año												
		80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92
1	76163	x	x	x	x									
	78061			x	x	x	x							
	78095		x	x	x	x								
	80031				x	x	x	x						
	80179					x	x	x	x					
	83027								x	x				x
	84079								x	x	x			
	86099										x	x	x	
	87035											x	x	x
	88003												x	x
3	74223			x	x									
	76237	x	x											
	77041	x		x										
5	33	x	x	x	x	x		x						
	74197		x	x	x		x							
	79023								x					
	81191				x	x	x							
	83019						x			x	x	x		
	83021									x	x		x	

^a 1 = (1- .81)R, 3 = (.60 - .41)R, 5 = (.20 - .00)R.

Tabla 3. Estimaciones de varianzas y covarianzas genéticas y ambientales para caracteres de crecimiento en el rebaño multiracial RC

Covarianza ^a	Par de efectos ^b	Caracteres		
		Peso al nacimiento	Peso al destete	Ganancia de peso post-destete
Additiva Romosinuana	(d,d)	3.3	23.9	154.4
	(d,m)	-1.1	50.1	
	(m,m)	1.7	164.0	
Aditiva Cebú	(d,d)	4.7	32.1	236.7
	(d,m)	-2.4	3.2	
	(m,m)	2.8	36.3	
No-aditiva Romo/Cebú (1 locus)	(d,d)	2.5	206.5	427.2
	(d,m)	-2	17.3	
	(m,m)	1.3	76.5	
Ambiental Romosinuana	(e,e)	12.3	1228.0	1407.2
Ambiental Cebú	(e,e)	15.2	1729.0	1007.8

^a Covarianzas en kg²

^b d = efectos genéticos directos; m = efectos genéticos maternos; e = efectos ambientales.

Tabla 4. Estimaciones de heredabilidades, interactibilidades, y correlaciones genéticas para caracteres de crecimiento en el rebaño multiracial RC

Grupo racial	Parametro genético ^a	Caracteres		
		Peso al nacimiento	Peso al destete	Ganancia de peso post-destete
Romosinuano	h^2 (d)	.22	.02	.10
	r (d,m)	-.46	.80	
	h^2 (m)	.11	.11	
Cebú	h^2 (d)	.26	.02	.19
	r (d,m)	-.66	.09	
	h^2 (m)	.16	.02	
F ₁ Romo/Cebú (1 locus)	i^2 (d)	.13	.10	.23
	r_i (d,m)	-.11	.14	
	i^2 (m)	.07	.04	

^a h^2 = heredabilidad; r = correlación genética aditiva; i^2 = interactibilidad; r_i = correlación genética no-aditiva; d = efectos genéticos directos; m = efectos genéticos maternos.

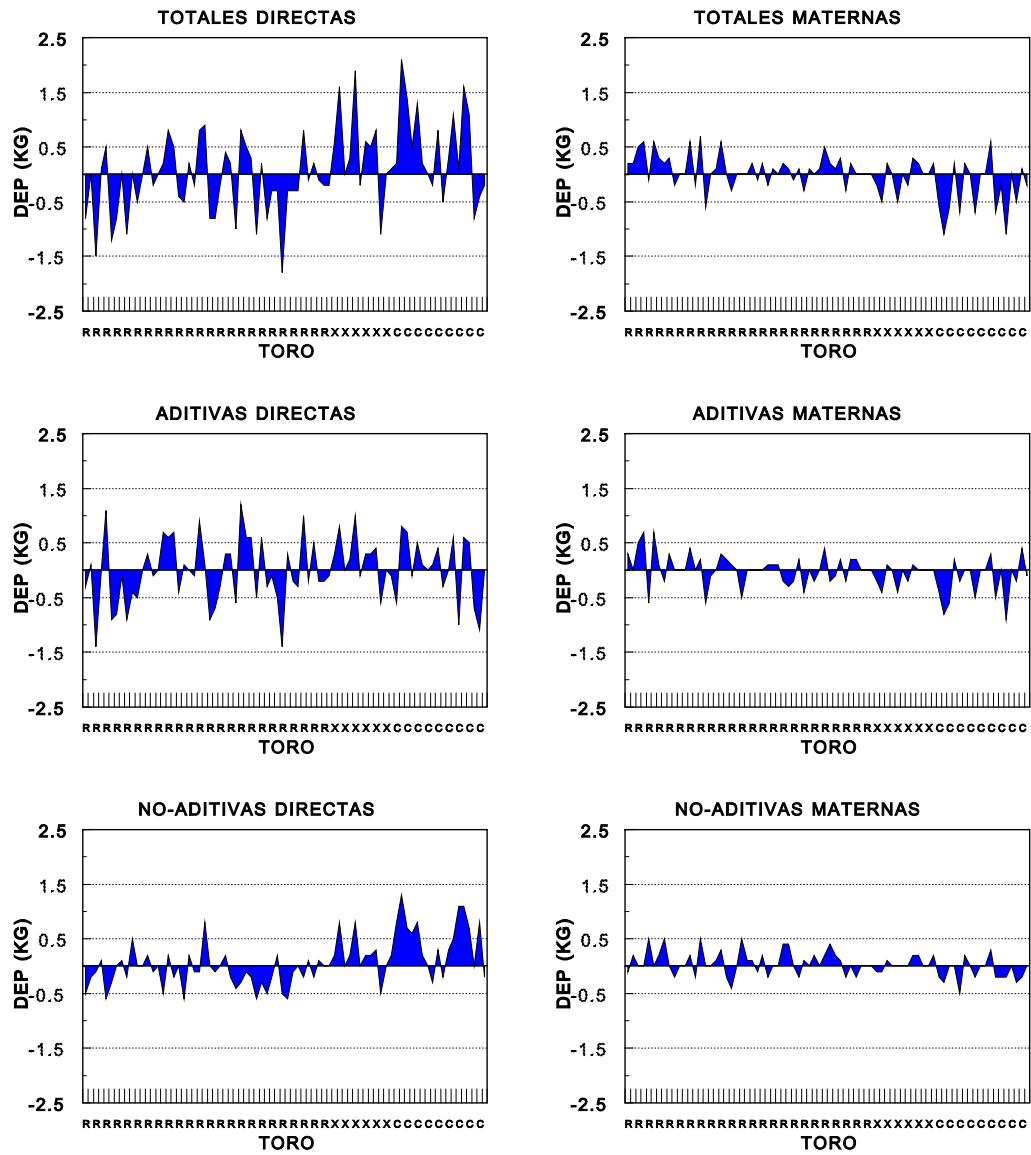


Figura 1. DEP de toros para peso al nacimiento

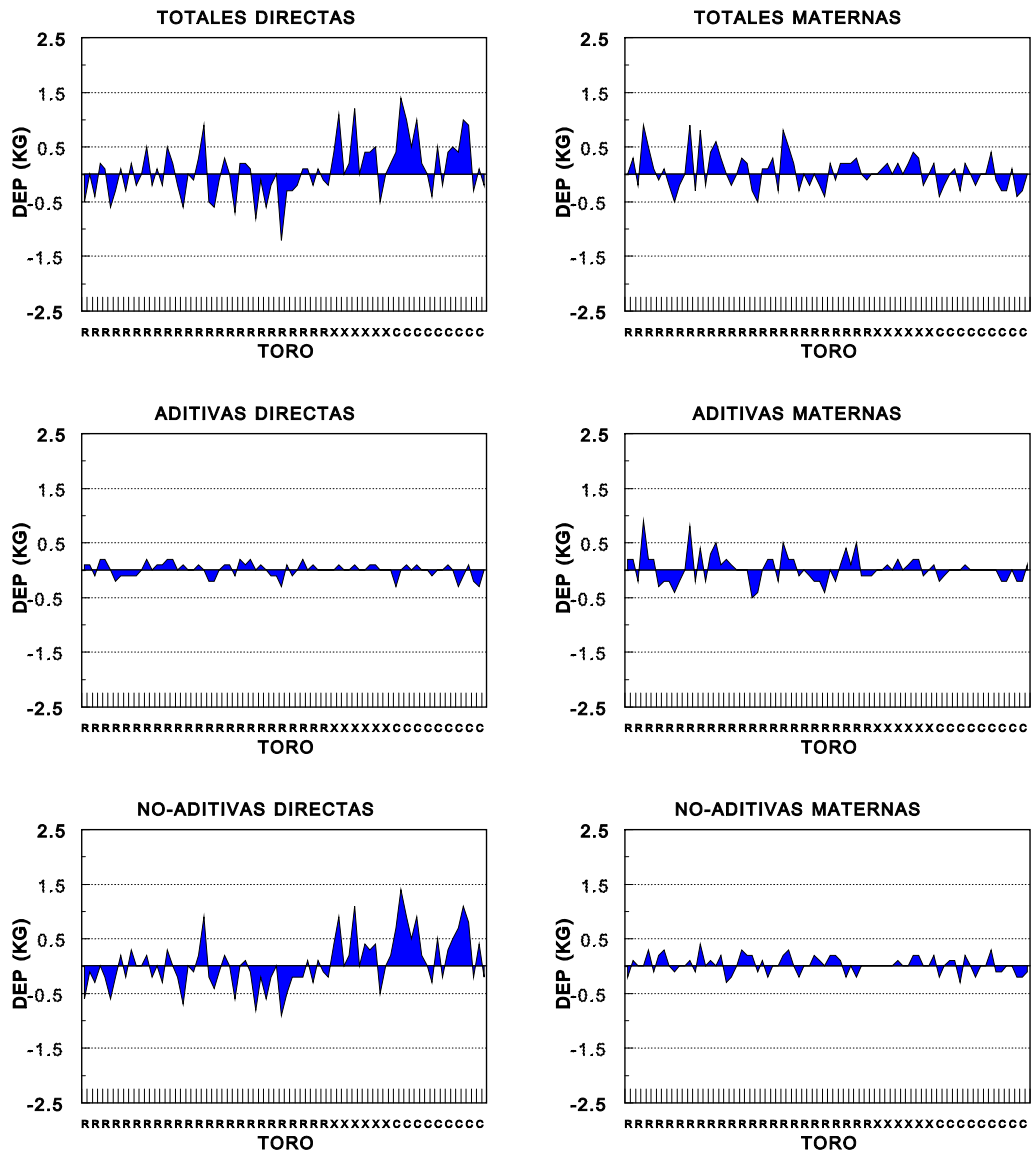


Figura 2. DEP de toros para peso al destete

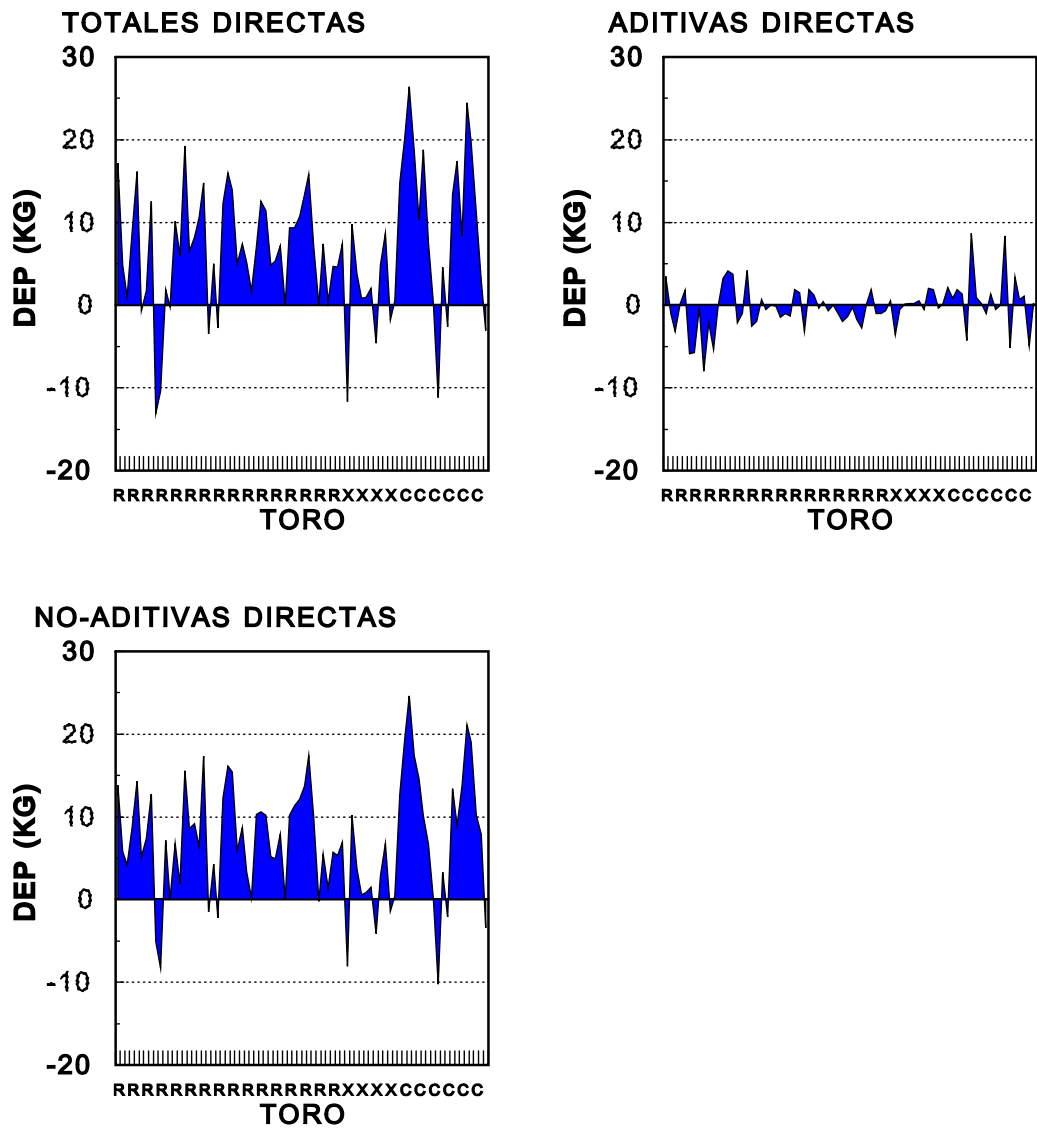


Figura 3. DEP de toros para ganancia de peso post-destete