

EVALUACIÓN GENÉTICA MULTIRRACIAL Y SU APLICACIÓN EN PROGRAMAS DE GANADO CRIOLLO¹

M. A. Elzo[‡], G. Martínez[§], y C. Manrique[¶]

[‡]Universidad de Florida, Gainesville, E. U. A., [§]Instituto Colombiano Agropecuario, y [¶]Universidad Nacional de Colombia

RESUMEN

Se discutieron varios factores importantes de considerar cuando se realizan evaluaciones genéticas multirraciales a nivel regional y nacional. El objetivo de estas evaluaciones multirraciales es el de evaluar todos los animales puros y cruzados utilizando toda la información disponible de animales puros y cruzados provenientes de estaciones experimentales y de fincas privadas. Para obtener evaluaciones confiables y minimizar la pérdida de información durante la edición de los datos se recomienda que los grupos contemporáneos multirraciales estén conectados en base a grupos raciales y a toros. Para garantizar una tendencia genética aditiva grupos de animales (especialmente toros) se podrían seleccionar primero por sus predicciones genéticas aditivas y segundo por sus predicciones genéticas noaditivas. Programas de computación y computadores se tendrán que ajustar a las necesidades de evaluación genéticas presentes y futuras a corto plazo. Investigaciones unirraciales continuarán siendo un complemento invaluable de investigaciones multirraciales.

INTRODUCCION

El proyecto de conservación, mejoramiento genético, y uso estratégico de razas bovinas Criollas y Colombianas (Martínez, 1998) considera, en su segunda y tercera fase, la evaluación y selección de animales Criollos utilizados en apareamientos de animales dentro de cada raza, y entre animales de diferentes razas (e.g., Sanmartinero x Brahman) y(o) grupos raciales cruzados (e.g., Sanmartinero x ½ Sanmartinero ½ Brahman). Las evaluaciones genéticas utilizarán registros de caracteres reproductivos y productivos de importancia económica provenientes de fincas experimentales y privadas localizadas en varias regiones de Colombia. Estas evaluaciones también incluirán conjuntos de datos históricos disponibles de estaciones experimentales y de hatos privados. La estructura y el tamaño del resultante conjunto de datos multirracial va a determinar la metodología de evaluación a

¹Proc. Conf. Census y Caracterización de Sistemas de Producción de Ganado Colombiano y Criollo. Bogotá, Colombia, p 150-158.

utilizarse, las comparaciones entre animales (especialmente toros) de diversa composición genética a poder efectuarse, y la exactitud de las evaluaciones aditivas, noaditivas, y totales. Por ello, el objetivo de este trabajo es el de discutir varios factores a considerar tanto en la recolección de datos como en el apareamiento y en la evaluación genética de animales puros y cruzados, durante la segunda y tercera fases del proyecto de conservación y de mejoramiento de razas Criollas y Colombianas. Para facilitar la discusión, en lo que sigue se supondrá que animales Criollos se cruzarán con Cebú. Sin embargo, la discusión acerca de los aspectos metodológicos de evaluación genética multirracial y de la estructura de los datos, *se aplica a cualquier tipo de cruzamiento*.

EFFECTOS GENÉTICOS MULTIRRACIALES

En una población multirracial se definen tres tipos de efectos genéticos: 1) *multirraciales aditivos*, 2) *multirraciales noaditivos*, y 3) *multirraciales totales*. Una población multirracial está compuesta de animales de raza pura, y de animales cruzados, todos los cuales *pueden usarse como progenitores* (Elzo, 1994; Elzo et al., 1997).

Los efectos genéticos *multirraciales aditivos* se deben a los efectos acumulados de todos los genes que afectan un carácter (e.g., peso al nacimiento). Se predicen como desvío del valor de cada animal relativo al de la base genética multirracial aditiva (e.g., el promedio de los valores genéticos aditivos de todos los animales nacidos en 1999).

Los efectos genéticos *multirraciales noaditivos* se refieren a las interacciones entre genes de una o más razas que resultan de la interacción de los alelos de un toro y de los alelos de todas las vacas apareadas con este toro. En los modelos genéticos que se discutirán aquí se considerará solamente las interacciones entre genes de diferentes razas presentes en estos apareamientos. Se predicen como desvíos del valor de las interacciones interraciales de un animal relativo al de la base noaditiva genética interracial (e.g., el promedio de los valores de interacción de los genes de diferentes razas de todos los toros y de todas las vacas apareadas en 1999).

Los efectos genéticos *multirraciales totales* se refieren a la suma de los valores genéticos aditivos más las interacciones genéticas interraciales. Se predicen como la suma de los correspondientes valores genéticos predichos aditivos y noaditivos.

CONJUNTOS DE DATOS MULTIRRACIALES

El proyecto de conservación y mejoramiento genético considera la recolección de registros reproductivos (e.g., edad de la madre parto, facilidad

al parto), de producción de carne (e.g., peso del ternero al nacimiento, destete, año, 16 meses, y 20 meses de edad, peso al sacrificio, y mediciones de canal), y de producción y calidad de leche (e.g., producción de leche por día, porcentaje de grasa y de sólidos totales). Estos registros se van a medir en animales de todas las composiciones raciales *disponibles* en cada una de las fincas experimentales y privadas que forman parte del proyecto. Es *fundamental* que haya *concordancia* en los registros a recolectar y *uniformidad* al procedimiento de recolección de registros en *cada una de las fincas experimentales y privadas que participen en el proyecto*. Ello va a permitir: 1) utilizar todos los registros recolectados en las evaluaciones regionales y nacionales, 2) disminuir la pérdida de registros durante el paso de edición de datos previo a cada evaluación genética, lo cual, a su vez, va a aumentar la exactitud de las resultantes predicciones genéticas.

La composición racial de los animales en los grupos contemporáneos multirraciales en cada finca, y los tipos de registros que se recolecten en cada animal van a determinar la forma y la extensión de las evaluaciones genéticas a poder realizarse, las cuales, a su vez, van a determinar las comparaciones genéticas multirraciales aditivas, noaditivas, y totales posibles de efectuarse. El objetivo ideal sería poder comparar todos los animales de todas las razas puras y de todos los grupos cruzados involucrados en el proyecto. Aún cuando este objetivo no sea actualmente parte del proyecto de conservación y mejoramiento, talvez podría considerarse como una posible alternativa en el futuro.

GRUPOS CONTEMPORÁNEOS MULTIRRACIALES Y CONECTIVIDAD

Los *grupos contemporáneos multirraciales* son la **base** de una evaluación genética multirracial. Están formados *por animales puros y cruzados* de similar edad y sometidos a similares condiciones ambientales (clima, finca, alimentación, manejo). Los toros (padres, abuelos maternos) **deben** haberse apareado con *vacas de varios grupos raciales* puros y (o) cruzados. Desde un punto de vista estadístico, la situación óptima ocurriría si todos los grupos raciales puros y cruzados estuvieran presentes en cada grupo contemporáneo multirracial. Claramente esto no es factible. Por ello, las evaluaciones genéticas que utilizan datos de varios años y(o) de muchas fincas utilizan el concepto de *conectividad* para poder efectuarlas.

Conectividad permite que los grupos contemporáneos multirraciales estén compuestos de solamente una fracción de los grupos raciales puros y cruzados en una población multirracial. Como mínimo, un grupo contemporáneo multirracial va a estar compuesto de *dos* grupos raciales. Para que grupos contemporáneos multirraciales estén conectados, se requiere que toros estén presentes en al menos dos de ellos.

Otro factor a considerar es la posibilidad de que las crías puras y(o) cruzadas de un toro se comporten de manera diferente en dos grupos

contemporáneos multirraciales distintos, i.e., de que exista interacción genotípico-ambiental. Para cubrir esta posibilidad, es necesario extender el concepto de conectividad de considerar solamente toros, a considerar toros y grupos raciales como puentes de conexión entre grupos contemporáneos multirraciales. Por lo tanto, grupos contemporáneos multirraciales van a estar conectados si:

- 1) tienen al menos un grupo racial en común (*grupos raciales de referencia*),
- 2) tienen toros (padres y abuelos maternos) en común (*toros de referencia*), y
- 3) los toros se aparearon con vacas de varios grupos raciales (*cruzamientos intra e interracial*).

Por ejemplo, los grupos multirraciales 1 (Ramosinuano, $\frac{1}{2}$ Ramosinuano $\frac{1}{2}$ Brahman), y 2 ($\frac{1}{2}$ Ramosinuano $\frac{1}{2}$ Brahman, Brahman) estarían conectados si un mismo toro Brahman tuviera crías en ambos grupos multirraciales.

POBLACIONES MULTIRACIALES CRIOLLO-NOCRIOLLO

La distribución geográfica de las razas Criollas y de las razas nociollas con las cuales se cruce va a influenciar el grado de conectividad entre grupos raciales que exista en Colombia. La distribución de las poblaciones criollas en Colombia es esencialmente regional, y sus dominios raramente se superponen. Por ejemplo, Ramosinuano está en la zona de la costa atlántica, Sanmartinero en el piedemonte llanero y en la altillanura, Blanco Orejinegro en la zona andina, Hartón del Valle en el valle del Cauca. Por otra parte, animales de razas cebuínas (principalmente Brahman) están distribuidos en todas las regiones del país. Por ello, probablemente la mayoría de las conexiones entre grupos raciales va a estar dadas por toros (e.g., padres, abuelos maternos) Cebú.

La distribución geográfica de las razas Criollas y de sus cruces con Cebú sugiere la probable existencia de *varias subpoblaciones multirraciales* regionales Criollo-Cebú en Colombia. En la fase 2 del proyecto de conservación y mejoramiento se tendrá que realizar una determinación exacta del grado de conectividad que actualmente existe entre grupos contemporáneos multirraciales debida a grupos raciales en común y al uso de toros en común dentro y entre regiones. Los resultados de este estudio van a ser uno de los factores a considerar para designar grupos raciales de referencia y los toros de referencia que se van a utilizar en el proyecto.

Probablemente la *opción más conservadora* sería la de tratar de conectar todas las razas criollas irrespectivo de los tipos de evaluación genética que se puedan hacer en estos momentos. El tener conectividad intra e interracial a nivel nacional ayudará a disminuir las pérdidas de datos

durante su edición, y va a crear una gran flexibilidad en el tipo y complejidad de evaluaciones genéticas que se puedan realizar a nivel regional y nacional.

Estaciones experimentales (e.g., Turipaná, La Libertad) van a ser *extremadamente importantes para lograr un buen grado de conectividad* entre grupos raciales de referencia y entre toros de referencia. Fincas privadas van a tener, en su mayoría, un número limitado de grupos raciales. Por ello, las estaciones experimentales deberán tener rebaños multirraciales más completos que incluyan, por ejemplo, las razas parentales, F1, F2, y retrocruzas. Rebaños multirraciales más complejos podrían ser necesarios, pero esto va a depender de los cruzamientos existentes en el resto de la población multirracial nacional colombiana, y del grado de conexión existente en el conjunto nacional de datos.

MODELOS DE EVALUACIÓN GENÉTICA

Los modelos de evaluación genética a emplearse en el proyecto de conservación y mejoramiento van a estar determinados por:

- 1) los tipos de caracteres a evaluarse (e.g., continuo: peso al año; discontinuo: facilidad al parto),
- 2) el tipo de población o subpoblación (unirracial, multirracial),
- 3) la presencia de efectos genéticos adicionales por carácter (e.g., maternos, interraciales en dos o más loci),
- 4) la existencia de interacciones genético-ambientales,
- 5) la cantidad y conectividad de los conjuntos de datos disponibles,
- 6) las suposiciones biológicas y estadísticas de los modelos,
- 7) la existencia de programas de computación apropiados, y
- 8) la existencia de computadores que permitan realizar los cálculos necesarios en un tiempo prudente.

En general, modelos lineales se utilizan en los análisis genéticos de caracteres continuos, y modelos no lineales se recomiendan (Gianola y Foulley, 1983) para análisis genéticos de caracteres discontinuos. Sin embargo, modelos lineales se han usado frecuentemente (e.g., Varona et al., 1999) para evaluar animales por caracteres continuos (e.g., pesos y ganancias de peso), y discontinuos (e.g., facilidad al parto), aún cuando, modelos no lineales son más exactos para este último tipo de caracteres. Por ello, como ilustración, se describirá un modelo lineal.

Supóngase que se desea evaluar animales para peso al destete y ganancia de peso entre el destete y los 16 meses de edad en una población multirracial Criollo (e.g., Sanmartinero)-Cebú (e.g., Brahman), utilizando un modelo animal lineal multirracial. El modelo multirracial animal tendría la siguiente forma:

Registros (peso al destete, ganancia de peso entre destete y 16 meses)

$$\begin{aligned}
 &= \\
 &\text{Grupo contemporáneo multirracial} \\
 &+ \\
 &\text{Edad de la madre} \times \text{sexo del ternero} \times \text{fracción Criolla de la madre} \\
 &+ \\
 &\text{Grupo genético aditivo directo (fracción Criolla del ternero)} \\
 &+ \\
 &\text{Grupo genético aditivo materno (fracción Criolla de la madre)} \\
 &+ \\
 &\text{Grupo genético noaditivo directo (fracción Criolla/Cebú del ternero)} \\
 &+ \\
 &\text{Grupo genético noaditivo materno (fracción Criolla/Cebú de la madre)} \\
 &+ \\
 &\text{Animal aditivo directo (ternero)} \\
 &+ \\
 &\text{Animal aditivo materno (madre)} \\
 &+ \\
 &\text{Animal noaditivo directo (fracción Criolla/Cebú del ternero)} \\
 &+ \\
 &\text{Animal noaditivo materno (fracción Criolla/Cebú de la madre)} \\
 &+ \\
 &\text{Residuo}
 \end{aligned}$$

Los efectos ambientales (los dos primeros) y los genéticos de grupo se consideran fijos, y los efectos genéticos animales y el residuo se asumen que son aleatorios.

Este modelo multirracial supone que cada grupo racial tiene un conjunto único de parámetros genéticos. Los parámetros genéticos (heredabilidades y correlaciones) se calcularían utilizando metodologías multirraciales (Elzo, 1994, 1996).

Este tipo de análisis genético se utilizó en las evaluaciones multirraciales y la estimación de parámetros genéticos en las poblaciones multirraciales Angus-Brahman de la Universidad de Florida (Elzo y Wakeman, 1998; Elzo et al., 1998b), Romosinuano-Cebú (Elzo et al., 1996, 1998a), y Sanmartinero-Cebú (Elzo et al., 1999). En estas investigaciones el modelo usado fue uno de padre y de abuelo materno, cuya forma fue similar al modelo animal presentado arriba, con el padre reemplazando al animal, y el abuelo materno reemplazando a la madre. El modelo multirracial de padre y abuelo materno ha sido mucho más estable numéricamente que el modelo animal multirracial. El comportamiento numérico de los conjuntos de datos multirraciales del proyecto de conservación y mejoramiento va a determinar el modelo apropiado a usar para obtener evaluaciones confiables.

ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS MULTIRRACIALES

Las evaluaciones genéticas multirraciales van a requerir parámetros genéticos aditivos y noaditivos, y ambientales de todas las razas puras, y de todos los grupos cruzados. Los parámetros genéticos aditivos (heredabilidades, correlaciones aditivas), noaditivos (interactibilidades, correlaciones noaditivas), ambientales y fenotípicos (correlaciones ambientales y fenotípicas) de los grupos cruzados se obtendrán como funciones lineales de varianzas y covarianzas intrarraciales e interraciales aditivas, noaditivas, y ambientales base (Elzo, 1994, 1996). Esta estrategia tiene la enorme ventaja de que se necesita calcular un número muy *reducido* de varianzas y covarianzas para poder estimar los parámetros de *cualquier* combinación de grupos raciales.

Estos conjuntos de parámetros genéticos aditivos y noaditivos se recalcularán anualmente incluyendo *todos los datos disponibles* (históricos y actuales). Los parámetros recalculados anualmente se utilizarán para predecir los valores genéticos del año corriente. Mantener conjuntos de estimaciones de parámetros actualizados será otra de las tareas necesarias de realizar en el programa de conservación y mejoramiento de las razas Criollas y Colombianas.

Tendencias en las varianzas y covarianzas así como de las heredabilidades, interactibilidades, ambientalidades, y correlaciones (genéticas aditivas y noaditivas, ambientales, y fenotípicas) van a dar una visión mucho más clara de los cambios en la variabilidad genética intrarracial e interracial en la población multirracial nacional de Colombia.

PREDICCIÓN DE VALORES GENÉTICOS MULTIRRACIALES

El objetivo de una evaluación genética multirracial es el de predecir los efectos genéticos *multirraciales aditivos, noaditivos, y totales* de los animales utilizando información de animales de todos los grupos raciales. Cada animal va a tener: 1) una predicción aditiva, 2) múltiples predicciones noaditivas, una por *cada* tipo de cruzamiento (intrarracial e interracial) considerado, y 3) múltiples predicciones totales (aditivas + noaditivas), una por *cada* tipo de cruzamiento (intrarracial e interracial) considerado. La razón por tener múltiples predicciones noaditivas y totales es que la probabilidad de tener interacciones interraciales en un locus va a ser diferente dependiendo de la composición racial del grupo con el cual se aparee un individuo.

Los valores multirraciales de predicción se les denomina desvíos esperados de predicción multirraciales (DEPM). Las siglas para los diferentes efectos genéticos evaluados por animal serían DEPMA para los aditivos, DEPMN para los noaditivos, y DEPMT para los totales.

Estos valores predichos aditivos (DEPMA), noaditivos (DEPMN), y totales (DEPMT) se utilizarán para seleccionar los mejores toros, vacas, y

terneros de acuerdo a criterios de selección definidos por los productores y(o) genetistas. Estos criterios de selección, si emplean varios caracteres, probablemente ponderarán estas predicciones con algún valor económico.

Una manera conservadora de utilizar estos valores de predicción multirraciales en selección, sería la de:

- 1) escoger un grupo de animales por sus valores predichos aditivos, y
- 2) escoger los mejores animales por sus valores predichos noaditivos *dentro del grupo anterior* (Elzo et al., 1998a).

Esta estrategia permitirá aumentar el valor genético del rebaño en términos aditivos y noaditivos.

Promedios de los DEPMA, DEPMN, y DEPMT servirán para investigar las tendencias genéticas aditivas, noaditivas, y totales existentes en cada subpoblación multirracial (e.g., Sanmartinero x Cebú, Romosinuano x Cebú), y en la población multirracial nacional (e.g., Todas las Razas Criollas y Cebú).

Las tendencias genéticas obtenidas sobre la base de los datos poblacionales reales van a permitir que genetistas y productores:

- 1) realizar una evaluación objetiva del impacto de la selección efectuada en cada una de las razas Criollas y en Cebú, y
- 2) sugerir ajustes y cambios de estrategia de selección y de apareamientos en las subpoblaciones multirraciales y en la población multirracial nacional de Colombia.

Es importante señalar que los *efectos potenciales* de cada cambio sugerido deberían ser *investigados antes de ser implementados*. Datos históricos acumulados en estaciones experimentales (Turipaná, La Libertad) ya han permitido determinar la factibilidad de realizar evaluaciones multirraciales con los conjuntos de datos Romosinuano-Cebú y Sanmartinero-Cebú respectivamente. Un próximo paso sería el de realizar un análisis multirracial con un conjunto de datos que incluya información de varias estaciones experimentales y de varios rebaños.

PROGRAMAS DE COMPUTACIÓN Y COMPUTADORES

Las evaluaciones genéticas multirraciales se van a realizar utilizando la versión más reciente del programa MREMLEM (Elzo, 1999). Este programa de investigación funciona en máquinas con sistemas operativos UNIX y Windows. El programa MREMLEM puede estimar componentes de varianza y covarianza genéticos aditivos, y noaditivos, y ambientales en poblaciones multirraciales compuestas de dos razas puras y de todos los cruces posibles entre ellos. Futuras versiones de este programa van a ser capaces de analizar más de dos razas. La versión actual de este programa requiere una cantidad elevada de memoria RAM. La versión siguiente va a utilizar memoria temporalmente asignada, y se espera que sus requerimientos de memoria RAM sean mucho menores. Esta versión es la

que se podría utilizar para conducir los análisis regionales y nacionales de Colombia en el futuro. Aún así, modelos multirraciales complejos que utilicen conjuntos de datos grandes van a tener que correrse en microcomputadores rápidos y, probablemente, con una gran cantidad de memoria RAM.

Sin embargo, la rapidez y la capacidad de memoria y de disco de los microcomputadores han aumentado notablemente en los últimos tres años, y esta tendencia no se observa que vaya a disminuir en los próximos años. Microcomputadores con procesadores INTEL, con capacidad de 2 a 4 GB de memoria RAM, varios discos permanentes de más de 30 GB, diskettes de 250 MB, monitores de 21 pulgadas, se venden a precios bajos comparados con aquellos de solamente un año atrás. Esto ha hecho que sea factible adquirir equipos de computación necesarios para conducir evaluaciones genéticas que involucran masivas cantidades de ecuaciones y de datos a costos razonables.

El proyecto de conservación y de mejoramiento necesita considerar la adquisición de equipos de computación apropiados para:

- 1) almacenar y mantener los datos multirraciales históricos que existen, y aquellos que se recolectarán en el futuro,
- 2) el desarrollo de programas de computación de evaluación genética y de análisis económico de los rebaños como empresas,
- 3) realizar evaluaciones genéticas intrarraciales y multirraciales dentro de fincas, regionales, y nacionales.

El plan de adquisición de equipos deberá también considerar un *plan de mantenimiento y de reemplazo de estos equipos de computación*. Este aspecto es crítico para el establecimiento de: 1) un sitio *estable* para la mantención de la base de datos utilizados para la conservación y el mejoramiento genético de todas las razas Criollas y Colombianas, y 2) sistemas *confiables* de evaluaciones genéticas a nivel regional y nacional en Colombia.

OBSERVACIONES FINALES

Colombia con su enorme diversidad racial de animales Criollos (Bejarano et al., 1986; Martínez, 1998) se ha constituido, literalmente, en una reserva de variabilidad genética Criolla en América. Animales Criollos y sus cruces con razas cebuínas y taurinas tienen grandes ventajas de adaptación, reproductivas, y productivas sobre animales taurinos seleccionados en zonas templadas introducidos en regiones subtropicales y tropicales.

Desafortunadamente los números de animales de las razas Criollas Colombianas, en su gran mayoría, han disminuido en años recientes. Para que esta tendencia se invierta, se va a requerir de un esfuerzo concertado de parte de criadores puros, productores comerciales, y genetistas en universidades y organizaciones estatales. En gran medida este ha sido un problema de percepción errónea de la capacidad de los animales Criollo. Por

ello, es importante realizar evaluaciones genéticas anuales de animales Criollos y de sus cruces con animales cebuínos y taurinos a nivel regional y nacional. Estas evaluaciones van no solamente a documentar las ventajas de tener un sistema objetivo de selección de animales puros y cruzados, sino que también permitirán ponerle un valor monetario a los cambios genéticos debidos a la mayor representación de aquellos animales seleccionados por sus predicciones genéticas aditivas y noaditivas.

Se debe recordar que el mejoramiento genético es solamente *uno* de los aspectos a considerar en una empresa ganadera. Por ello, se debería realizar análisis económicos que incluyan el impacto de los cambios genéticos, y del manejo reproductivo, de alimentación, y sanitarios, que necesariamente van a acompañan a los programas de mejoramiento genético. La interpretación de estos análisis económicos va a tener que temperarse con las fluctuaciones de los valores de los productos agropecuarios en el tiempo.

Finalmente, aún cuando el énfasis de este trabajo fue el de evaluaciones genéticas multirraciales, ello no implica en lo absoluto que evaluaciones genéticas unirraciales (e.g., Duran et al., 1986; Manrique et al., 1999; Martínez, 1999) se deban descuidar. Estas investigaciones: 1) constituyen el punto de partida de las investigaciones multirraciales, 2) son un punto de referencia base con el cual se pueden comparar investigaciones multirraciales, y 3) sirven para revalidar estimaciones de parámetros genéticos unirraciales en análisis multirraciales. Por ello, investigaciones unirraciales constituyen un complemento importante y necesario de las investigaciones multirraciales.

BIBLIOGRAFÍA

- Bejarano, A., G. Hernández, G., y G. Rico. 1986. Proyecto de desarrollo ganadero con base en el uso de las razas criollas y colombianas. Publ. Misc. No. 628-ISSN-534-5391, Ministerio de Agricultura, Bogotá, Colombia. p 1-72.
- Durán, C. V., R. Campos, y L. A. Álvarez. 1996. Programa de Investigación: Conservación, mejoramiento, y utilización del ganado criollo Hartón del Valle. Mem. III Congreso Iberoamericano de Razas Criollas y Nativas, Bogotá, Colombia, p 1-19.
- 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.* 72:3055-3065.
- Elzo, M. A. 1996. Unconstrained Procedures for the Estimation of Positive Definite Covariance Matrices Using Restricted Maximum Likelihood in Multibreed Populations. *J. Anim. Sci.* 74:317-328.

- Elzo, M. A., and D. L. Wakeman. 1998. Covariance components and predictions for additive and nonadditive preweaning growth genetic effects in an Angus-Brahman multibreed herd. *J. Anim. Sci.* 76:1290-1302.
- Elzo, M. A., C. Manrique, G. Ossa, y O. Acosta. 1998a. Additive and nonadditive genetic variability for growth traits in the Turipaná Romosinuano-Zebu multibreed herd. *J. Anim. Sci.* 76:1539-1549.
- Elzo, M. A., C. Manrique, G. Ossa, y O. Acosta. 1996. Uso de modelos animales multirraciales en la evaluación genética de bovinos en sistemas de producción tropicales. Mem. III Congreso Iberoamericano de Razas Criollas y Nativas, Bogotá, Colombia, p 1-12.
- Elzo, M. A., G. Martínez, F. González, y H. Huertas. 1999. Variabilidad y predicciones genéticas para características de carne en el rebaño multirracial Sanmartinero-Cebú de La Libertad. Mem. Sem. Internacional Caracterización Genética y Potencial Productivo del Ganado Criollo Sanmartinero, p 54-81.
- Elzo, M. A., R. L. West, D. D. Johnson, y D. D. Wakeman. 1998b. Genetic variation and prediction of additive and nonadditive genetic effects for six carcass traits in an Angus-Brahman multibreed herd. *J. Anim. Sci.* 76:1810-1823.
- Gianola, D., y J. L. Foulley. 1983. Sire evaluation for ordered categorical data with a threshold model. *Genet. Sel. Evol.* 15:201-224.
- Manrique, C., G. Martínez, F. González, y H. Huertas. 1999. Parámetros genéticos del ganado Sanmartinero. Mem. Sem. Internacional Caracterización Genética y Potencial Productivo del Ganado Criollo Sanmartinero, p 26-30.
- Martínez, G. 1998. Conservación, mejoramiento genético y uso estratégico de las razas bovinas Criollas y Colombianas en fincas del trópico cálido. Mimeógrafo, Federación Nacional de Criadores de Razas Colombianas, e Instituto Colombiano Agropecuario, Villavicencio, Colombia, p 1-19.
- Martínez, G. 1999. Potencial genético y productivo del ganado Sanmartinero en sistemas de carne y de doble propósito. Mem. Sem. Internacional Caracterización Genética y Potencial Productivo del Ganado Criollo Sanmartinero, p 31-42.
- Varona, L., I. Misztal, y J. K. Bertrand. 1999. Threshold-linear versus linear analysis of birth weight and calving ease using an animal model: II. Comparison of models. *J. Anim. Sci.* 77:2003-2007.