

Comparación de modelos para estimar parámetros genéticos de características del crecimiento en vacunos Brahman registrados

Gonzalo Martínez*

Instituto de Producción Animal. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Aptdo. 4579. Maracay 2101. Aragua. Venezuela.

RESUMEN

Para comparar seis modelos animales univariados se utilizaron 17 048 pesos al nacer (PN), 12 147 al destete ajustado a los 205 días (P205) y 10 084 pesos ajustados a 548 días (P548) procedentes de 16 rebaños Brahman registrados localizados en Venezuela. Los modelos incluyeron como efectos fijos el hatillo-año-mes de nacimiento y la edad de madre al parto-sexo del becerro, cambiando solamente en la parte aleatoria: el modelo I incluyó sólo el efecto aditivo directo del animal. En el modelo II se incorporó el efecto ambiental permanente materno, el modelo III incorporó el efecto aditivo materno el cual se asumió independiente del aditivo directo, en el modelo IV se admitió covarianza entre estos efectos genéticos aditivos, el modelo V fue similar al III, pero incorporó también el efecto ambiental permanente materno y el modelo VI fue similar al IV, pero adicionando el efecto ambiental permanente materno. La prueba de la razón de verosimilitud fue utilizada para comparar el modelo I con respecto a los otros. Los resultados demostraron la necesidad de incorporar en las evaluaciones del PN, P205 y P548 el efecto aditivo directo y materno, así como del ambiente permanente materno ($p < 0,01$). Los parámetros genéticos para PN, P205 y P548 fueron con el modelo VI: heredabilidad directa: 0,25(0,03); 0,21(0,05) y 0,29(0,04); heredabilidad materna 0,04 (0,02); 0,12(0,03) y 0,03(0,02), mientras las correlaciones entre el efecto aditivo directo y materno fueron: 0,04(0,15), -0,15(0,12) y -0,21(0,17), respectivamente. Se concluye que los efectos maternos son importantes para todos los pesos afectando el crecimiento de esta población, por lo que su inclusión en el modelo univariado es necesaria en la evaluaciones genéticas.

Palabras clave: peso al nacimiento, destete, postdestete, modelo animal, parámetros genéticos, ganado de carne.

Comparison of models to estimate genetic parameters of growth traits in registered Brahman cattle

ABSTRACT

To compare six univariate animal models, 17 048 birth weights (BW), 12 147 weaning weights adjusted at 205 d (W205) and 10 084 adjusted weights at 548 d (W548) of 16 registered Brahman herds in Venezuela, were used. The models included as fixed effects were herd-year-month of birth and dam age at calving-sex of the calf, changing only in the random part. Model I included only animal additive direct effect, in model II was added the maternal permanent environmental effect, in model III the maternal additive effect was added and was assumed independently from the direct additive, in model IV, the covariance between the additives genetics effects was admitted, model V was similar to III, but incorporated the maternal permanent environmental effect, model VI was similar to the IV, but the maternal permanent environmental effect was included. The likelihood ratio test was used to compare model I vs. the others. The results demonstrated ($p < 0,01$) the need to incorporate in the evaluations of the BW, W205 and W548, the direct and maternal additive genetic

*Autor de correspondencia: Gonzalo Martínez

E-mail: martinezg@agr.ucv.ve

Recibido: marzo 31, 2009

Aceptado: julio 10, 2009

effects as well as the maternal permanent environmental effects. The genetic parameters from model IV for BW, W205 and W548 were for direct heritability: 0.25 (0.03), 0.21 (0.05), and 0.29 (0.04); for maternal heritability: 0.04 (0.02), 0.12 (0.03), and 0.03 (0.02). Genetic correlations between the direct and maternal additive effects for BW, W205 and W548 were: 0.04 (0.15), -0.15 (0.12), and -0.21 (0.17), respectively. It can be concluded that maternal effects are important for all weights and could affect growth and need to be included in the genetic evaluations.

Key words: birth weight, weaning weight, postweaning weight, animal model, genetic parameters, beef cattle.

INTRODUCCIÓN

Los sistemas de producción de carne están ampliamente distribuidos en el país y ocupan, en la generalidad de los casos, áreas que difícilmente pueden ser utilizadas por otros rubros agropecuarios. Es bien conocido que el éxito productivo de estos sistemas se basa en dos factores determinantes del proceso productivo: uno de ellos es la vaca, ya que representa el mayor costo de mantenimiento y depende de su fertilidad y su habilidad materna para mantenerse en el rebaño y no ser descartada, y el otro las crías, las cuales deben sobrevivir y crecer a la mayor tasa posible, por lo que el crecimiento es una de las características de relevancia económica en los sistemas de producción de carne. Los pesos al nacer, al destete y a los 18 meses son de gran importancia en la evaluación genética del crecimiento en los animales (Plasse, 1978; 1979). Es importante señalar que estas variables son afectadas por factores tanto genéticos como no genéticos, que tendrán impacto en la expresión fenotípica del crecimiento (Plasse, 1978; 1979).

Han sido numerosas las investigaciones a nivel internacional para estudiar los componentes de varianza y parámetros genéticos del crecimiento en vacunos de carne, utilizando el modelo animal, incorporando la matriz de relación de parentesco entre los individuos de la población y empleando el método de máxima verosimilitud restringida (Meyer, 1992; Meyer *et al.*, 1993; 1994; Dodenhoff *et al.*, 1999; Ferraz *et al.*, 2004; Guimaraes *et al.*, 2004). En Venezuela la situación no es diferente, existiendo una importante y continúa investigación en el área de genética de vacunos de carne comercial (Plasse *et al.*, 2002a,b; 2004).

Uno de los mayores desafíos que se enfrenta al tratar de modelar estos efectos genéticos aditivos directos y maternos es estimar correctamente la covarianza entre ambos. Algunos estudios indican que dicha covarianza es negativa, mientras otros señalan que es positiva o muy cercana a cero. Sin embargo, es bien sabido que biológicamente no existe ningún antagonismo entre los efectos genéticos aditivos directos y maternos. En este sentido, Meyer *et al.* (1993) señalan que la correlación genética negativa entre el efecto directo y materno se debe más al posible sesgo producto de la estructura de los datos analizados que a un real antagonismo genético entre estas características. Esta conclusión es

reforzada por los hallazgos de otros estudios donde se indican como posibles causas para estimados negativos de la correlación genética entre el efecto directo y materno, el efecto del reporte selectivo (Mallinckrodt *et al.*, 1995), la interacción padre por año (Lee y Pollak, 1997a,b) y la identificación errónea del padre (Lee y Pollak, 1997a; Senneke *et al.*, 2004). Estos problemas no sólo generan estimados negativos de la correlación genética entre el efecto directo y materno, sino que disminuyen los estimados de los parámetros genéticos tanto directo como materno (Lee y Pollak, 1997a), decrecen la ganancia genética (Geldermann *et al.*, 1986; Israel y Weller, 2000), producen sesgo en la selección de toros (Van Vleck, 1970); así como, en los estimados de los valores genéticos (Banos *et al.*, 2001).

En general, las conclusiones de estudios previos indican que en las diferentes fases del crecimiento (al nacer, destete y postdestete) del ganado bovino intervienen factores genéticos aditivos y maternos, y factores no genéticos tales como el ambiental permanente (Meyer, 1992; Meyer *et al.*, 1993, 1994; Dodenhoff *et al.*, 1999; Plasse *et al.*, 2002a,b, 2004; Ferraz *et al.*, 2004; Guimaraes *et al.*, 2004; Senneke *et al.*, 2004). Es importante resaltar que el componente materno ha sido señalado como importante, incluso para peso a 18 meses en rebaños Brahman en Venezuela (Plasse *et al.*, 2002a,b; 2004).

En vista de lo controversial de la información sobre la estimación de componentes de varianza y parámetros genéticos, se propuso como objetivo de la presente investigación comparar diferentes modelos de evaluación genética y estimación de componentes de (co)varianza para peso al nacer, destete y postdestete en vacunos Brahman registrados en Venezuela.

MATERIALES Y MÉTODOS

Hatos estudiados

Se recopiló información histórica de un total de 16 hatos de vacunos Brahman durante el período de 1990 a 2006, correspondientes a la base de datos de la Asociación Venezolana de Criadores de Cebú (ASOCEBU), distribuidos en nueve estados del país: Anzoátegui, Barinas, Cojedes, Falcón, Guárico, Monagas, Portuguesa, Yaracuy

y Zulia, cubriendo ecosistemas desde bosque seco tropical hasta el bosque húmedo tropical. La información fue registrada por el personal de cada hato. Los animales fueron criados a pastoreo, exceptuando aquellos destinados a exposiciones cuyos pesos no fueron incluidos en el presente trabajo. Todos los animales recibieron mezclas de sales y minerales *ad libitum* y tuvieron acceso a agua permanentemente. El plan sanitario incluyó el tratamiento del recién nacido, las vacunaciones rutinarias de ley y de acuerdo a las particularidades de cada hato, así como tratamientos antiparasitarios externos e internos durante el año.

Datos

Los pesos estudiados fueron: al nacer tomado durante las primeras 24 horas de vida (PN), al destete ajustado a los 205 d (P205) y a los 18 meses de edad ajustado a los 548 d (P548). Posterior a una serie de ediciones de los datos originales, la base de datos quedó conformada como se detalla en el Cuadro 1. La base de datos original estuvo conformada por 17299 PN, 16132 P205 y 10283 P548, de los cuales fueron eliminados 251, 3985 y 199 registros, respectivamente. Para PN las principales causas de eliminación de datos fueron: fecha al nacimiento errada, edad de madre faltante, y pesos por encima o por debajo de cuatro desviaciones estándar. Para P205 y para P548 la principal causa de eliminación fue becerros(as) pesados(as) fuera del rango permitido, el cual fue de 45 d por encima o por debajo de los 205 d y 548 d, respectivamente. Entre otras causas se encontraron edad de madre faltante, suplementación selectiva y pesos por encima o por debajo de cuatro desviaciones estándar.

Toda la información del pedigrí disponible fue incluida en los análisis finales con el objeto de incrementar la precisión de los estimados a través de todos los parentescos entre los animales.

En el Cuadro 2 se presenta la estructura de la base de datos utilizada.

Modelos

Los datos fueron analizados previamente para determinar la mejor combinación de los efectos fijos para conformar los grupos de contemporáneos que obtuvieran el menor valor de máxima verosimilitud (-2logL). Para los tres pesos se consideraron dos grupos de contemporáneos: el primer grupo fue definido como aquellos animales de un mismo hato que nacieron en un mismo año y mes, mientras el segundo grupo estuvo conformado por animales hijos de vacas de la misma edad y del mismo sexo.

Se definieron seis modelos animal univariados de acuerdo a la combinación de los efectos aleatorios directos,

Cuadro 1. Número de observaciones y peso promedio de acuerdo al sexo del animal de vacunos Brahman registrados.

VARIABLES	n	Media	DE	Min	Max
PN					
Machos	7621	35,36	4,89	20	55
Hembras	9427	33,39	4,59	20	55
Total	17048	34,27	4,83	20	55
P205					
Machos	5528	196,34	30,80	89	292
Hembras	6619	182,81	27,32	96	284
Total	12147	188,97	29,72	89	292
P548					
Machos	4331	340,73	54,97	155	504
Hembras	5753	300,12	44,60	135	467
Total	10084	317,57	53,26	135	504

Número de datos (n) para peso al nacer (PN), P205 (205 d) y P548 (548 d). DE = desviación estándar, Min = mínimo y Max = máximo

maternos y ambientales permanentes. El modelo I correspondió a un modelo animal más sencillo que sólo incluyó el efecto aditivo del animal (**a**), el modelo II fue similar al I, pero incluyó además el efecto ambiental permanente de la madre (**c**), el modelo III fue similar al I, pero incluyó además el efecto aditivo materno (**m**), asumiendo que ambos eran efectos independientes [$Cov(a,m) = 0$], el modelo IV fue similar al III, pero asumió que ambos eran efectos dependientes [$Cov(a,m) \neq 0$], el modelo V fue similar al III, pero incorporó adicionalmente el efecto ambiental permanente de la madre (**c**), y por último el modelo VI fue similar al IV, pero se añadió el efecto ambiental permanente de la madre (**c**).

En notación matricial el modelo VI puede ser expresado de la siguiente manera:

$$y = X\beta + Z_1a + Z_2m + Wc + e$$

En donde **y** es el vector de observaciones, **X** es una matriz de incidencia formada por ceros y unos relacionando los elementos **y** con los efectos fijos de β . Por otro lado, Z_1 , Z_2 y **W** corresponden a matrices de incidencia constituidas por ceros y unos y que relacionan los elementos del vector de observaciones con los efectos aleatorios de **a**, **m** y **c**, respectivamente y **e** corresponde al vector de efectos residuales multivariado y normalmente distribuido. Las propiedades asumidas del modelo fueron las siguientes:

$$E(a) = E(m) = E(c) = 0, E(y) = X\beta$$

$$V \begin{bmatrix} a \\ m \\ c \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_a^2 A & \sigma_{(a,m)} A & 0 & 0 \\ \sigma_{(m,a)} A & \sigma_m^2 A & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \sigma_c^2 I_1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \sigma_c^2 I_2 \end{bmatrix}$$

donde σ_a^2 y σ_m^2 representan la varianza genética aditiva para los efectos aditivos directos y efectos aditivos maternos, respectivamente; $\sigma_{(a,m)}$ es la covarianza entre los efectos aditivos directos y los aditivos maternos; σ_c^2 y σ_c^2 corresponden a la varianza debida a los efectos ambientales permanentes y de los efectos ambientales temporales (residual), respectivamente. A es la matriz de parentesco entre los animales considerados en el análisis, I_1 es una matriz identidad de orden $m \times m$ donde m corresponde al número de madres con información para el carácter analizado, I_2 es una matriz identidad de orden $n \times n$ donde n correspondió al número de animales con información para el carácter analizado.

Los análisis para la estimación de los componentes de varianza fueron realizados con el conjunto de programas MTDFREML (Multiple Traits Derivate Free Restricted Maximum Likelihood), el cual utiliza algoritmos simples para obtener los componentes de varianzas (Boldman *et al.*, 1995). En todos los análisis se realizó como primer paso una estimación a un nivel de 1×10^{-6} como criterio de convergencia. Posteriormente en los análisis finales, y para garantizar una convergencia real y no local, se fijó un criterio de convergencia de 1×10^{-9} y para garantizar la obtención de un máximo global, se evaluó la diferencia del Log(L) en dos evaluaciones sucesivas.

Cuadro 2. Características de la estructura de datos de 16 rebaños de vacunos Brahman registrados.

Variables	Número de Datos		
	PN	P205	P548
Registro (n) animales (a)	17048	12147	10048
Padres con hijos (as) con información (p)	35066	35066	35066
Promedio de hijos (as) por padres (h/p)	920	793	662
Madres con hijos (as) con información (m)	18,53	15,32	15,18
Promedio de hijos (as) por madres (h/m)	7093	5901	4912
	2,40	2,06	2,05

Número de datos (n) para peso al nacer (PN), P205 (205 d) y P548 (548 d). DE = desviación estándar, Min = mínimo y Max = máximo

La comparación entre modelos se realizó utilizando la prueba de la razón de verosimilitud (PRV) con el objeto de determinar la significancia de cada parámetro incluido en los modelos (Agresti, 1996). El estadístico de PRV estuvo determinado por la diferencia entre el logaritmo de la función de máxima verosimilitud ($\log L$), siendo la PRV calculada por la fórmula: $-2[\log(MR) - \log(MC)]$, (MR=modelo reducido; MC=modelo completo) la cual sigue una distribución $\chi^2_{(1-\alpha, v)}$ donde α =el nivel de significancia y v el número de grados de libertad, que es la diferencia entre el número de parámetros estimados entre ambos modelos (Agresti, 1996). Todas las comparaciones fueron realizadas tomando el modelo I como base.

La determinación del índice de herencia total (h_t) se efectuó siguiendo la ecuación propuesta por Willham (1972) para dicho parámetro: $h_t^2 = (\sigma_a^2 + 0,5\sigma_m^2 + 1,5\sigma_{am}^2) / \sigma_f^2$, donde: σ_a^2 = varianza genética aditiva directa, σ_m^2 = varianza genética aditiva materna, σ_{am}^2 = covarianza genética aditiva directo-materna y σ_f^2 = varianza fenotípica.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Peso al nacer

En el Cuadro 3 se presentan los resultados de los seis modelos estudiados para PN. En general, se puede observar que el componente genético materno y el ambiental permanente tuvieron un efecto importante ($p < 0,0001$) sobre PN. Es evidente que la no inclusión de alguno de estos dos efectos generará una sobrestimación del componente genético aditivo directo, puesto que parte de la variación debida a cualquiera de ellos será incluida en la varianza aditiva directa del animal. La varianza aditiva directa se redujo en 20,3; 30,7 y 33,0% con la inclusión por separado (II, III y IV) de los componentes maternos (genético o ambiental permanente). La reducción fue 29,6 y 30,7% con la inclusión en un mismo modelo (V y VI) de los componentes maternos genético y ambiental. Estos resultados concuerdan con lo encontrado en rebaños doble propósito en Venezuela (Román *et al.*, 2007) y Hereford en clima templado (Senneke *et al.*, 2004).

El índice de herencia directo (h_d^2) se redujo con la inclusión de cualquiera de los dos componentes maternos (genético y ambiental), como consecuencia de una reducción del componente aditivo directo. El h_d^2 estimado con el modelo I (0,35) cambió a 0,28 con el modelo II y a 0,24 con los modelos III y IV. El cambio fue similar cuando se incluyó el efecto genético materno y ambiental en conjunto (modelos V y VI) siendo el estimado de 0,25. A pesar que el índice de herencia materno (h_m^2) sólo explicó entre 6 y 7% de la varianza fenotípica con los modelos III y IV,

Cuadro 3. Estimadores de los componentes de varianza-covarianza, parámetros genéticos y ambientales para peso al nacer en vacunos Brahman registrados en Venezuela.

Componente	Modelos					
	I	II	III	IV	V	VI
σ_a^2	5,64	4,49	3,91	3,78	3,97	3,91
σ_m^2	-	-	1,11	1,02	0,62	0,59
σ_{am}	-	-	-	0,15	-	0,06
σ_c^2	-	0,99	-	-	0,59	0,59
σ_e^2	10,58	10,47	10,95	11,02	10,76	10,76
σ_f^2	16,22	15,95	15,97	15,97	15,91	15,91
h_d^2	0,35 (0,02)	0,28 (0,02)	0,24 (0,02)	0,24 (0,03)	0,25 (0,02)	0,25 (0,03)
h_m^2	-	-	0,07 (0,01)	0,06 (0,01)	0,04 (0,01)	0,04 (0,01)
h_t^2	0,35	0,28	0,28	0,28	0,27	0,27
r_{am}	-	-	-	0,08 (0,12)	-	0,04 (0,15)
c^2	-	0,06 (0,01)	-	-	0,04 (0,01)	0,04 (0,01)
Log	29970,77	-29943,48	-29941,99	-29941,80	-29936,58	-29936,54
PRV	-	27,29	28,78	28,97	34,19	34,21
P	-	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001

σ_a^2 = Varianza genética aditiva directa, σ_m^2 = Varianza genética aditiva materna, σ_{am} = Covarianza entre los efectos genético aditivo directo y materno, σ_c^2 = Varianza ambiental materna permanente, σ_e^2 = Varianza ambiental temporal (residual), σ_f^2 = Varianza fenotípica, h_d^2 = Índice de herencia directo, h_m^2 = Índice de herencia materno, h_t^2 = Índice de herencia total, r_{am} = Correlación genética aditiva-materna, c^2 = Proporción de la varianza fenotípica debida a la varianza ambiental materna permanente, Log = Logaritmo de la función de máxima verosimilitud, PRV = Prueba de razón de verosimilitud, P = probabilidad.

Valores entre paréntesis corresponden al error típico del dato.

y 4% con los modelos V y VI, en todos los casos fue importante su incorporación en la estimación como se desprende de los PRV. Este índice también presentó cambios importantes con la estimación conjunta del efecto genético y ambiental permanente materno. Esto puede ser observado al comparar los modelos III y IV con los modelos V y VI. Cuando se incorporó el efecto ambiental permanente en los modelos V y VI, el h_m^2 se redujo en 42,9 y 33,3%, con respecto a los modelos III y IV, respectivamente. Asimismo, este cambio fue significativo si se compara el valor de Log del modelo V con el III con una diferencia de 5,41 ($p=0,0200$), mientras al comparar el valor de Log del modelo VI con el IV, la diferencia fue 5,26 ($p=0,0212$). Esto es indicativo de que no incorporar el ambiente permanente materno al modelo de estimación de los componentes de varianza generará una sobrestimación del componente genético aditivo materno, resultados evidentes en vista que al no incluir el componente materno ambiental permanente, una parte importante de la varianza debido a este efecto es incluida como varianza genética materna, por lo que produciría una sobre estimación del índice de herencia materno.

Al observar los resultados de los modelos III, IV, V y VI es interesante resaltar que la estimación [Cov (a,m) \neq 0] o no [Cov (a,m) = 0] de la covarianza genética entre el componente genético directo y genético materno no afectó

de forma significativa los componentes de varianza σ_a^2 ; σ_c^2 y σ_f^2 , ni los estimados h_d^2 y h_t^2 .

En general, PN fue influenciado por los componentes maternos tanto genético como ambiental permanente. Se destaca que existe poca información con respecto a la comparación de modelos para peso al nacer (Meyer *et al.*, 1993; Román *et al.*, 2007; Senneke *et al.*, 2004).

Peso al destete

Los resultados obtenidos de los estimados de componentes de varianza-covarianza y de los índices de herencia directo y materno correspondientes a P205 se presentan en el Cuadro 4. En este caso la incorporación al modelo del efecto ambiental permanente o del genético aditivo materno resultó en un cambio significativo en la composición de la varianza fenotípica, como se puede observar en los modelos II, III y IV, así como la incorporación de ambos al mismo tiempo en el modelo, tal como se constata en los modelos V y VI. En todos los casos existió una reducción significativa ($p < 0,0001$) de la varianza genética directa de 48,0% cuando se incorporó el efecto ambiental permanente de la madre y de 60,2% cuando se añadió el efecto genético aditivo materno, asumiendo que no existió relación entre el componente genético directo y materno [Cov (a,m) = 0], mientras la reducción fue 57,3%

Cuadro 4. Estimadores de los componentes de varianza-covarianza, parámetros genéticos y ambientales para peso al destete (P205) en vacunos Brahman registrados en Venezuela.

Componente	Modelos					
	I	II	III	IV	V	VI
σ_a^2	211,28	109,93	84,10	90,30	87,76	92,89
σ_m^2	-	-	111,26	124,41	48,80	56,24
σ_{am}	-	-	-	-16,11	-	-10,60
σ_c^2	-	97,43	-	-	61,63	62,09
σ_e^2	258,32	242,62	268,01	264,37	253,21	250,48
σ_f^2	469,60	449,98	463,37	436,08	451,41	451,09
h_d^2	0,45 (0,03)	0,24 (0,03)	0,18 (0,02)	0,20 (0,03)	0,19 (0,03)	0,21 (0,03)
h_m^2	-	-	0,24 (0,02)	0,27 (0,03)	0,11 (0,02)	0,12 (0,03)
h_t^2	0,45	0,24	0,30	0,28	0,25	0,23
r_{am}	-	-	-	-0,15 (0,10)	-	-0,15 (0,12)
c^2	-	0,22 (0,02)	-	-	0,14 (0,02)	0,14 (0,02)
Log	-39361,25	-3922,48	-39226,40	-39225,48	-39200,59	-39199,99
PRV	-	133,27	134,83	135,77	160,66	161,26
P	-	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001

σ_a^2 = Varianza genética aditiva directa, σ_m^2 = Varianza genética aditiva materna, σ_{am} = Covarianza entre los efectos genético aditivo directo y materno, σ_c^2 = Varianza ambiental materna permanente, σ_e^2 = Varianza ambiental temporal (residual), σ_f^2 = Varianza fenotípica, h_d^2 = Índice de herencia directo, h_m^2 = Índice de herencia materno, h_t^2 = Índice de herencia total, r_{am} = Correlación genética aditiva-materna, c^2 = Proporción de la varianza fenotípica debida a la varianza ambiental materna permanente, Log = Logaritmo de la función de máxima verosimilitud, PRV = Prueba de razón de verosimilitud, P = probabilidad.

Valores entre paréntesis corresponden al error típico del dato.

cuando se incorporó el efecto genético aditivo materno, permitiendo la estimación de la covarianza entre el componente genético directo y materno [$Cov(a,m) \neq 0$]. La situación fue similar con la incorporación de ambos efectos maternos al mismo tiempo en el modelo con una reducción de 58,5 y 56,0%, respectivamente. Estos resultados son esperados, en vista de la relación estrecha que existe entre la vaca y su becerro, durante la etapa de lactancia, donde la habilidad materna de la vaca ejerce una influencia directa e importante sobre la expresión fenotípica de su cría.

Los cambios anteriormente descritos en la composición de la varianza fenotípica trajeron como consecuencia que h_d^2 se redujera con la inclusión de cualquiera de los dos componentes maternos (genético y ambiental) de 0,45 a 0,24; 0,18 y 0,20 con la inclusión del efecto ambiental permanente de la madre, del efecto genético aditivo materno [$Cov(a,m) = 0$] y del efecto genético aditivo materno [$Cov(a,m) \neq 0$] respectivamente. Asimismo, la reducción fue a 0,19 y 0,21, con la incorporación de ambos efectos maternos (genético y ambiental) al mismo tiempo en el modelo. La tendencia fue la misma para h_t^2 con una reducción de 0,45 a 0,24, 0,30, 0,28, 0,25 y 0,23 para los modelos II al VI, respectivamente.

El h_m^2 también presentó cambios importantes con la estimación conjunta del efecto genético y ambiental permanente materno. Esto puede ser observado al comparar

los modelos III y IV con los modelos V y VI. Cuando se incorporó el efecto ambiental permanente a los modelos V y VI, h_m^2 se redujo en 54,2 y 55,6%, con respecto a los modelos III y IV, respectivamente. Asimismo, este cambio fue estadísticamente significativo si se compara el valor de Log, del modelo V con el III con una diferencia de 25,9 ($p < 0,0001$) y al comparar el valor de Log del modelo VI con el IV la diferencia fue 25,5 ($p < 0,0001$), lo que implica que no incorporar el ambiente permanente materno al modelo de estimación de los componentes de varianza, generará como consecuencia una sobrestimación del componente genético aditivo materno, en vista que parte de la variación debida al ambiente permanente materno será incorporada como variación genética materna. La estimación o no de la $Cov(a,m)$ en ningún caso afectó los estimados de las varianzas genéticas aditivas directa ni materna.

En mamíferos es de esperar esta fuerte evidencia de la existencia de un efecto materno tanto genético como ambiental. El efecto genético es principalmente representado por la producción de leche, y el ambiente materno por el cuidado que da la madre a su cría durante la etapa del nacimiento al destete. Lo anteriormente descrito ha sido indicado claramente por investigaciones previas en vacunos de carne y en todos los casos el efecto materno, tanto ambiental permanente como genético, tuvo un impacto significativo sobre los estimados de los componentes de varianza-covarianza y de los índices de

herencia para peso al destete entre 7 a 8 meses de edad (Meyer, 1992; Meyer *et al.*, 1993, 1994; Dodenhoff *et al.*, 1999; Ferraz *et al.*, 2004; Guimaraes *et al.*, 2004; Senneke *et al.*, 2004; Quintero *et al.*, 2007), más específicamente en vacunos Brahman para peso ajustado a los 205 d (Plasse *et al.*, 2002a, b; 2004), así como para vacunos doble propósito en Venezuela (Román *et al.*, 2007).

En general, se puede concluir que para P205, el no incorporar el efecto materno, tanto ambiental permanente como genético en los modelos de estimación de componentes de varianza, traería como consecuencia una sobrestimación del σ^2_a , en vista que la mayor parte de variación debida a estos dos componentes sería incorporada como variación debida al componente animal. Esto a su vez indicaría una ganancia genética aumentada, lo que llevaría a conclusiones erróneas sobre el programa genético en curso.

Peso a los 18 meses de edad

Los resultados correspondientes P548 se resumen en el Cuadro 5. Existe una reducción significativa de la varianza genética aditiva directa (σ^2_a) con la incorporación tanto del componente ambiental permanente, así como del componente genético aditivo materno, tanto cuando ambos componentes fueron incorporados individualmente (modelos II, III y IV), como en los modelos donde ambos componentes maternos fueron incorporados simultáneamente, lo cual puede observarse en la PRV.

La reducción en la varianza genética aditiva directa con la incorporación del elemento ambiental permanente fue de 11,7%. Asimismo, la reducción fue 15,0 y 10,3% con la incorporación del componente genético aditivo materno, cuando se asumió que la $Cov(a,m)=0$ y la $Cov(a,m)\neq 0$, respectivamente. En este sentido, las reducciones fueron de 16,3 y 9,7% con la incorporación del componente ambiental permanente materno y genético aditivo materno al mismo tiempo, cuando se asumió que la $Cov(a,m)=0$ y la $Cov(a,m)\neq 0$, respectivamente. Cabe resaltar que aunque el efecto de añadir al modelo el ambiente permanente materno o genético aditivo o ambos, tuvo un efecto claro (en todos los casos fue significativa) en la reducción de la varianza genética aditiva directa, su efecto no fue tan marcado como ocurrió en P205, lo cual es de esperarse ya que a partir del momento del destete han transcurrido entre 10 y 11 meses, por lo que el efecto materno se va disipando en el tiempo.

Esto ha sido señalado por otros autores para peso a los 12 y 14 meses de edad en vacunos de carne (Meyer, 1992; Meyer *et al.*, 1993, 1994; Dodenhoff *et al.*, 1999; Ferraz *et al.*, 2004; Guimaraes *et al.*, 2004; Senneke *et al.*, 2004) y más específicamente en ganado Brahman en Venezuela. Para peso a 18 meses también ha sido indicado el componente materno como importante (Plasse *et al.*, 2002a,b; 2004), así como para vacunos doble propósito en Venezuela para peso a los 12 meses, pero no para peso a los 18 meses (Román *et al.*, 2007).

La reducción en el valor de h^2_d sigue la misma tendencia que los componentes de varianza, con la inclusión de cualquiera de los dos componentes maternos (ambiental o genético) o de ambos. En este sentido, la reducción en el valor fue 9,4% con la incorporación del elemento ambiental permanente y 15,6 y 9,4% con la incorporación del componente genético aditivo materno, cuando se asumió que la $Cov(a,m)=0$ y la $Cov(a,m)\neq 0$, respectivamente. La reducción fue 15,6 y 9,4% con la incorporación del componente ambiental permanente materno y genético aditivo materno al mismo tiempo, cuando se asumió que la $Cov(a,m)=0$ y la $Cov(a,m)\neq 0$, respectivamente.

Aunque el componente materno ambiental y genético sólo explicaron entre 4 y 5% de la variación fenotípica cuando fueron incorporados por separados y entre 4 y 6% de la variación fenotípica, estos fueron incorporados simultáneamente, cuando se asumió que la $Cov(a,m)=0$ y la $Cov(a,m)\neq 0$, respectivamente. Esto implica que su incorporación en el modelo es importante y evita que el h^2_d sea sobrestimado. De esta manera, se puede indicar que, bajo un enfoque univariado de la evaluación del peso a los 548 días, se debe tener en cuenta el efecto aditivo directo del animal y ambos componentes maternos, tanto el ambiental permanente como el genético aditivo.

El h^2_m no tuvo cambios importantes con la estimación conjunta del efecto genético y ambiental permanente materno. Esto puede ser observado al comparar los modelos III y IV con los modelos V y VI. A pesar que cuando se incorporó el ambiental permanente a los modelos V y VI el h^2_m se redujo en 50,0 y 40,0%, con respecto a los modelos III y IV, respectivamente. Este cambio no fue significativo si se compara el valor de Log del modelo V con el III con una diferencia de 1,16 ($p=0,2815$), mientras al comparar el valor de Log del modelo VI con el IV la diferencia fue 1,45 ($p=0,2285$).

CONCLUSIONES

Bajo el enfoque univariado asumido, todos los efectos aleatorios incluidos en el modelo fueron importantes en la explicación de la varianza total, por lo que se sobrestima el índice de herencia directo al no incluir ambos componentes maternos. Los índices de herencia directo y total en general fueron similares para PN y P548 debido a las bajas

Cuadro 5. Estimadores de los componentes de varianza-covarianza, parámetros genéticos y ambientales para peso a los 18 meses de edad (P548) en vacunos Brahman registrados en Venezuela.

Componente	Modelos					
	I	II	III	IV	V	VI
σ_a^2	278,09	245,49	236,43	249,47	232,69	251,08
σ_m^2	-	-	32,43	39,53	20,56	27,50
σ_{am}	-	-	-	-13,25	-	-17,82
σ_c^2	-	34,78	-	-	20,38	23,82
σ_e^2	587,91	579,51	592,46	586,30	585,63	575,61
σ_f^2	866,00	-	861,32	462,05	859,26	860,19
h_d^2	0,32 (0,03)	0,29 (0,03)	0,27 (0,03)	0,29 (0,03)	0,27 (0,03)	0,29 (0,04)
h_m^2	-	-	0,04 (0,01)	0,05 (0,01)	0,02 (0,01)	0,03 (0,02)
h_t^2	0,32	0,29	0,29	0,29	0,28	0,28
r_{am}	-	-	-	-0,13 (0,15)	-	-0,21 (0,17)
c^2	-	0,04 (0,01)	-	-	0,02 (0,02)	0,03 (0,02)
Log	-35945,32	35940,27	- 35939,41	- 35939,10	- 35938,25	-35937,65
PRV	-	5,05	5,91	6,22	7,07	7,67
P	-	0,0246	0,0151	0,0446	0,0292	0,0516

σ_a^2 = Varianza genética aditiva directa, σ_m^2 = Varianza genética aditiva materna, σ_{am} = Covarianza entre los efectos genético aditivo directo y materno, σ_c^2 = Varianza ambiental materna permanente, σ_e^2 = Varianza ambiental temporal (residual), σ_f^2 = Varianza fenotípica, h_d^2 = Índice de herencia directo, h_m^2 = Índice de herencia materno, h_t^2 = Índice de herencia total, r_{am} = Correlación genética aditiva-materna, c^2 = Proporción de la varianza fenotípica debida a la varianza ambiental materna permanente, Log = Logaritmo de la función de máxima verosimilitud, PRV = Prueba de razón de verosimilitud.

Válcores entre paréntesis corresponden al error típico del dato.

correlaciones entre los efectos genéticos aditivos y al bajo valor de la varianza materna. Para P205 existieron diferencias importantes entre el índice de herencia directo y total al incorporar el efecto genético materno, enfatizando la necesidad de incluir el efecto genético materno en las estimaciones de los componentes de varianza. El índice de herencia materno para P205 varió de forma significativa cuando fue estimado obviando el ambiente permanente materno, indicando la necesidad de incluir éste último efecto para evitar una sobrestimación del efecto genético materno. La estimación o no de la covarianza entre los componentes genéticos aditivos directos y maternos no afectó los estimados de las covarianzas ni de los índices de herencia, sin embargo, el mejor ajuste de los datos se obtuvo con el modelo que estimó esta covarianza e incluyó el efecto ambiental permanente materno. Por último, es recomendable para futuras investigaciones comparar modelos bajo un enfoque multivariado, con el fin de observar el comportamiento de los componentes de varianza y los parámetros genéticos.

AGRADECIMIENTO

El autor desea expresar su agradecimiento a ASOCEBU y los hatos que permitieron la utilización de la base de datos. Asimismo, al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad Central de

Venezuela por el financiamiento del estudio (PI 01-00-6215-2006).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agresti, A. 1996. An Introduction to Categorical Data Analysis. John Wiley & Sons, New York, EUA.
- Banos, G.; G.R. Wiggins; R.L. Powell. 2001. Impact of paternity errors in cow identification on genetic evaluations and international comparisons. *J. Dairy Sci.* 84: 2523-2529.
- Boldman, K.G.; L.A. Kriese; L.D. Van Vleck; C.P. Van Tassel; S.D. Kachman. 1995. A manual for use of MTDFREML. A set of programs to obtain estimates of variances and covariances (DRAFT). U.S. Department of Agriculture, Agriculture Research Service, Lincoln, EUA.
- Dodenhoff, J.; L.D. Van Vleck; K.E. Gregory. 1999. Estimation of direct, maternal and grandmaternal genetic effects for weaning weight in several breeds of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 77: 840-845.
- Ferraz, P.B.; A. Ramos; L.O. Da Silva; J.C. De Sousa; M.M. De Alencar. 2004. Alternative animal models to estimate heritabilities and genetic correlations between direct and maternal effects of pre and post-weaning weights of Tabapuã cattle. *Arch. Latinoam. Prod. Anim.* 12: 119-125.

- Geldermann, H.; U. Pieper; W.E. Weber. 1986. Effect of misidentification on the estimation of breeding value and heritability in cattle. *J. Anim. Sci.* 63: 1759-1768.
- Guimaraes, J.E.; P. Lopez; R. De Almeida; L. Campos; R. Euclides; C. De Araujo; C. Silva Pereira. 2004. Maternal effects on the genetic evaluation of Tabapuã beef cattle. *Genet. Mol. Biol.* 27: 517-521.
- Israel, C.; J.I. Weller. 2000. Effect of misidentification on genetic gain and estimation of breeding value in dairy cattle populations. *J. Dairy Sci.* 83: 181-187.
- Lee, C.; E.J. Pollak. 1997a. Influence of sire misidentification on sire x year interaction variance and direct-maternal genetic covariance for weaning weight in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 75: 2858-2863.
- Lee, C.; E.J. Pollak. 1997b. Relationship between sire x year interactions and direct-maternal genetic correlation for weaning weight of Simmental cattle. *J. Anim. Sci.* 75: 68-75.
- Mallinckrodt, C.H.; B.L. Golden; R.M. Bourdon. 1995. The effect of selective reporting on estimates of weaning weight parameters in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 73: 1264-1270.
- Meyer, K. 1992. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. *Livest. Prod. Sci.* 31: 179-204.
- Meyer, K.; M.J. Carrick; B.J. Donnelly. 1993. Genetic parameters for growth traits of Australian beef cattle from a multibred selection experiment. *J. Anim. Sci.* 71: 2614-2622.
- Meyer, K.; M.J. Carrick; B.J. Donnelly. 1994. Genetic parameters for milk production of Australian beef cows and weaning weight of their calves. *J. Anim. Sci.* 72: 1155-1165.
- Plasse, D. 1978. Aspectos de crecimiento de *Bos indicus* en el trópico americano. 1^{ra} Parte. *World Rev. of Anim. Prod.* 14: 29-48.
- Plasse, D. 1979. Aspectos de crecimiento de *Bos indicus* en el trópico americano. 2^{da} Parte. *World Rev. Animal Prod.* 15: 21-38.
- Plasse, D.; O. Verde; J. Arango; L. Camaripano; H. Fossi, R. Romero; C. Rodríguez; J. Rumbos. 2002a. (Co)variance components, genetic parameters and annual trends for calf weights in a Brahman herd kept on floodable savanna. *Gen. Mol. Res.* 1: 282-297.
- Plasse, D.; O. Verde; H. Fossi; R. Romero; R. Hoogestein; P. Bastidas; J. Bastardo. 2002b. (Co)variance components, genetic parameters and annual trends for calf weights in a pedigree Brahman herd under selection for three decades. *J. Anim. Breed. Gen.* 119: 141-153.
- Plasse, D.; J. Arango; H. Fossi; L. Camaripano; G. Llamozas; A. Pierre; R. Romero. 2004. Genetic and non-genetic trends for calf weights in a *Bos indicus* herd upgraded Brahman. *Livest. Res. for Rural Develop.* 16 (7). Disponible en: <http://www.cipav.org.co/lrrd/lrrd16/7/plas16046.htm>. [Consulta: 19-07-2008].
- Quintero, J.; J. Triana; J. Quijano; E. Arboleda. 2007. Influencia de la inclusión del efecto materno en la estimación de parámetros genéticos del peso al destete en un hato de ganado de carne. *Rev. Col. Cienc. Pec.* 20: 117-123.
- Román R.; J. Aranguren; Y. Villasmil; L. Yáñez; E. Soto. 2007. Comparación de modelos para estimar parámetros genéticos de crecimiento en ganado mestizo doble propósito. *Rev. Cien. FCV-LUZ* 17: 395-404.
- Senneke, S.L.; M.D. MacNeil; L.D. Van Vleck. 2004. Effects of sire misidentification on estimates of genetic parameters for birth and weaning weights in Hereford cattle. *J. Anim. Sci.* 82: 2307-2312.
- Van Vleck, L.D. 1970. Misidentification and sire evaluation. *J. Dairy Sci.* 53: 1697-1702.
- Willham, R.L. 1972. The role of maternal effects in animal breeding: III-Biometrical aspects of maternal effects in animal. *J. Anim. Sci.* 35: 1288-1302.