



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DEPARTAMENTO DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN ZOOTECNIA

POSGRADO EN PRODUCCIÓN ANIMAL

INTERACCIÓN GENOTIPO POR SISTEMA DE
ALIMENTACIÓN EN LA EVALUACIÓN GENÉTICA DE
BOVINOS JERSEY EN MÉXICO

TESIS

QUE COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS
EN INNOVACIÓN GANADERA**

PRESENTA

Julia Ángela Peralta Aban

Bajo la supervisión de: Rodolfo Ramírez Valverde, Ph.D.



Junio de 2009

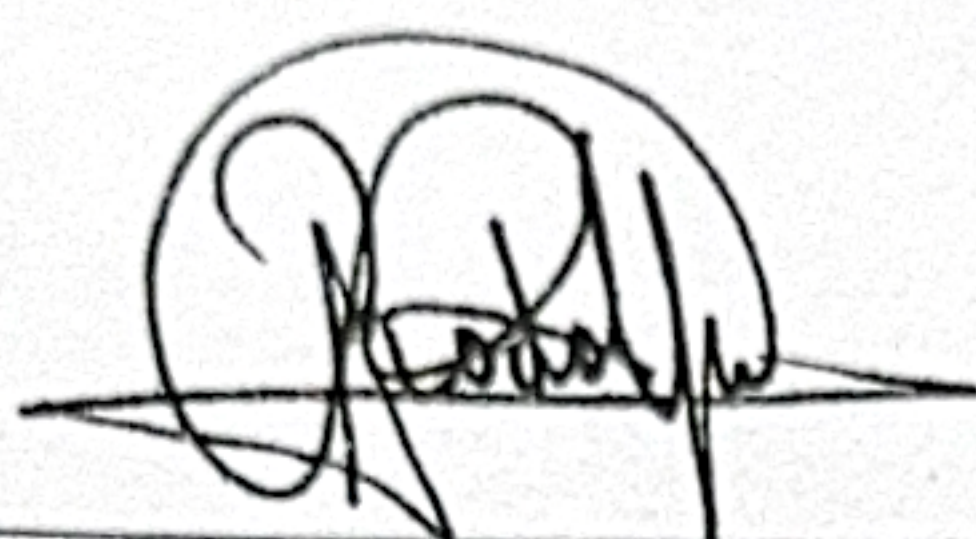
Chapingo, Estado de México.

INTERACCIÓN GENOTIPO POR SISTEMA DE ALIMENTACIÓN EN LA EVALUACIÓN GENÉTICA DE BOVINOS JERSEY EN MÉXICO

Tesis realizada por Julia Ángela Peralta Aban bajo la supervisión del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

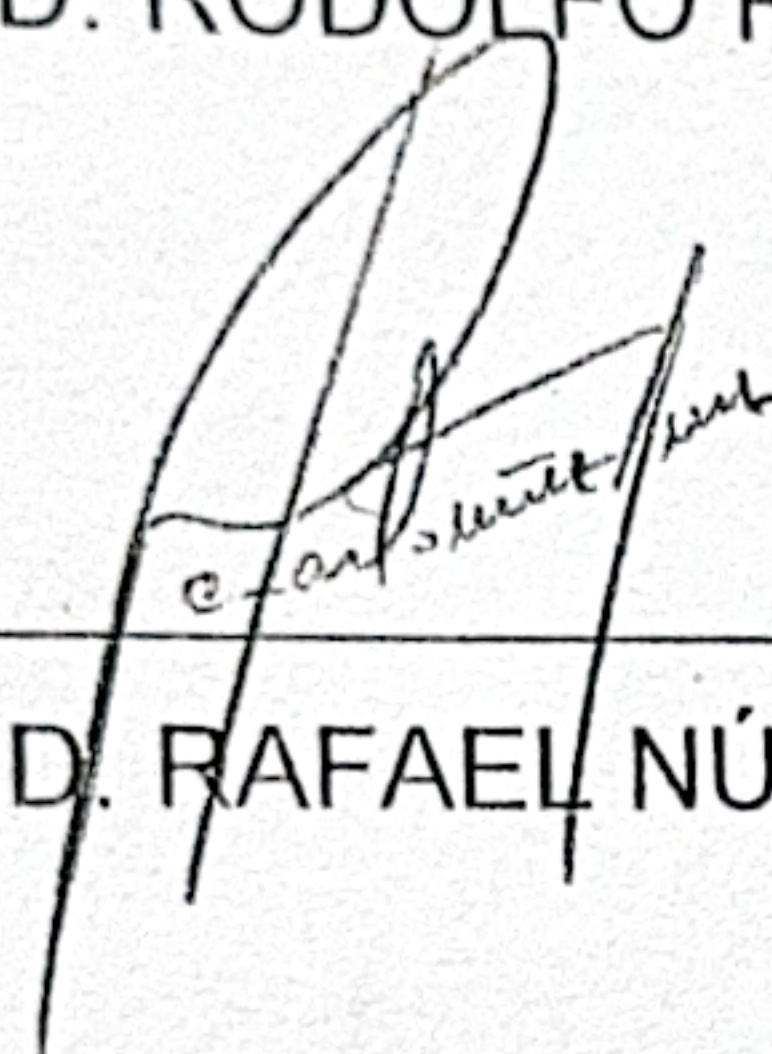
MAESTRO EN CIENCIAS EN INNOVACIÓN GANADERA

DIRECTOR:



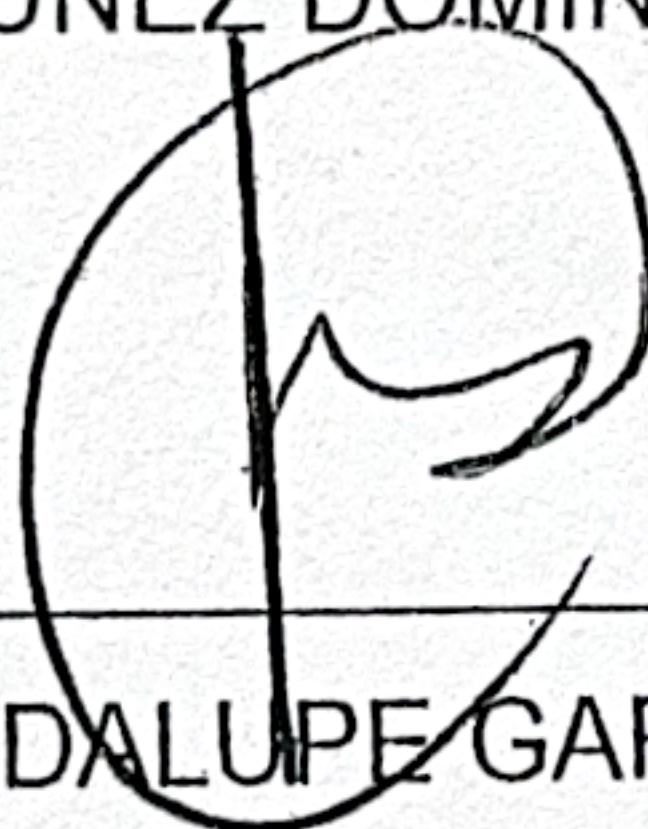
Ph.D. RODOLFO RAMÍREZ VALVERDE

ASESOR:



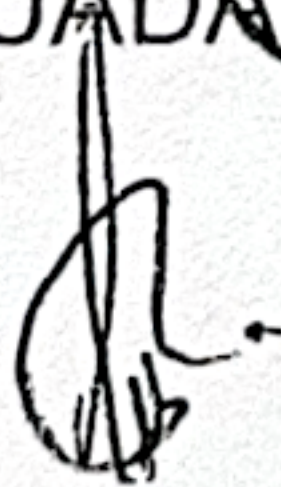
Ph.D. RAFAEL NÚÑEZ DOMÍNGUEZ

ASESOR:



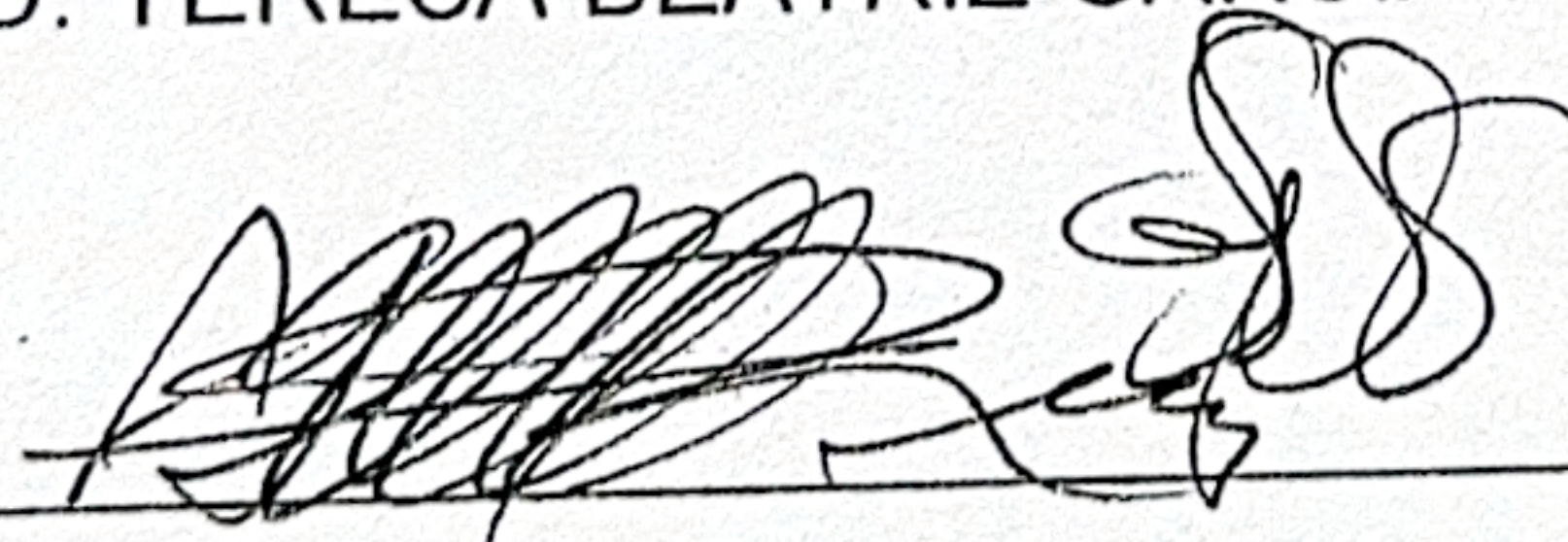
Ph.D. JOSÉ GUADALUPE GARCÍA MUÑIZ

ASESOR:



Ph.D. TERESA BEATRIZ GARCÍA PENICHE

ASESOR:



Ph.D. AGUSTÍN RUÍZ FLORES

A-T 3675

DEDICATORIAS

*A la memoria de mi padre y a la
constancia, dedicación y fortaleza de mi madre*

AGRADECIMIENTOS

A mi Alma Mater, la Universidad Autónoma Chapingo y en especial al Posgrado en Producción Animal del Departamento de Zootecnia por la oportunidad brindada en esta fase de mi vida profesional.

Al Ph.D. Rodolfo Ramírez Valverde, por sus valiosas enseñanzas en la dirección de este proyecto, por su amistad y por sus invaluable consejos, sinceramente, gracias.

A los Ph.D. Rafael Núñez Domínguez, José Guadalupe García Muñiz, Agustín Ruíz Flores y a la Ph.D. Teresa Beatriz García Peniche, por la gran cantidad de conocimientos compartidos y por su activa participación en la realización de esta tesis.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento otorgado para el desarrollo de mis estudios de posgrado.

Al Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología (COMECYT) por el financiamiento otorgado para el proceso de tesis de posgrado.

A la Asociación Mexicana de Ganado Jersey de Registro, por facilitar su base de datos genealógicos y productivos para esta tesis.

Al personal administrativo y de apoyo del Posgrado en Producción Animal por brindarnos las facilidades necesarias para concluir esta tesis.

DATOS BIOGRÁFICOS

Datos personales

Nombre: Julia Ángela Peralta Aban

Fecha de nacimiento: 06 de enero de 1982

Lugar de nacimiento: Tekal de Venegas, Yucatán

CURP: PEAJ820106MYNRBL00

Profesión: Ingeniero Agrónomo Especialista en Zootecnia

Cédula Profesional: 5050233



Desarrollo Académico

1997-2000 **Bachiller Especialista en Administración y Contabilidad Rural.** Centro de Bachillerato Tecnológico Agropecuario (CBTA) No. 165. Izamal, Yucatán.

2001-2006 **Ingeniero Agrónomo Especialista en Zootecnia**
Departamento de Zootecnia
Universidad Autónoma Chapingo

2007-2008 **Maestro en Ciencias en Innovación Ganadera**
Posgrado en Producción Animal
Departamento de Zootecnia
Universidad Autónoma Chapingo

CONTENIDO

DEDICATORIAS	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
DATOS BIOGRÁFICOS	v
CONTENIDO	vi
LISTA DE CUADROS	viii
LISTA DE FIGURAS	ix
1. INTRODUCCIÓN	1
2. REVISIÓN DE LITERATURA	4
2.1 La evaluación genética de animales	5
2.1.1 Valor genético (VG).....	6
2.1.2 Diferencia esperada en la progenie (DEP).....	6
2.1.3 Exactitud	7
2.1.4 Modelación.....	8
2.1.5 Efectos fijos y aleatorios	14
2.1.6 Estimación de componentes de varianza y covarianza.....	15
2.2 La suposición de varianzas homogéneas	17
2.3 Evaluaciones genéticas nacionales	20
2.4 Evaluaciones genéticas internacionales.....	20
2.5 Metodologías para estimar la interacción genotipo x ambiente (GA)	23
2.6 La interacción genotipo x ambiente en evaluaciones genéticas de bovinos para carne.....	23
2.7 Factores que causan GA en bovinos lecheros.....	25
2.7.1 Diferencias en sistemas de alimentación	26
2.7.2 Diferencias en clima y manejos (regiones y países)	28
2.7.3 Diferencias en niveles de producción.....	29

2.8 Literatura citada	30
3. INTERACCIÓN GENOTIPO POR SISTEMA DE ALIMENTACIÓN EN LA EVALUACIÓN GENÉTICA DE BOVINOS JERSEY EN MÉXICO	40
3.1 Introducción.....	43
3.2 Materiales y métodos	44
3.3 Resultados y discusión.....	49
3.4 Conclusiones.....	64
3.5 Literatura citada	65

LISTA DE CUADROS

Cuadro 3.1. Estadísticos descriptivos de los datos para los sistemas de alimentación en confinamiento (CON) y pastoreo (PAS).	46
Cuadro 3.2. Estimadores de las varianzas de efectos genéticos directos (σ^2_u), ambiente permanente (σ^2_p), interacción s×hae (σ^2_t) y residuales (σ^2_e), y heredabilidades (h^2); con el uso del modelo convencional (1) y el modelo con interacción (2).	50
Cuadro 3.3. Estimadores de heredabilidad (en la diagonal) y correlación genética (arriba de la diagonal), para cada variable estudiada de los sistemas de producción en confinamiento y pastoreo, mediante el uso de los modelos bivariados (modelo 3.1, entre paréntesis modelo 3.2).....	52
Cuadro 3.4. Estimadores de correlación producto-momento entre los valores genéticos predichos con los análisis bivariados (modelo 3.1, entre paréntesis modelo 3.2), para todos los animales del pedigrí (r_{VGA}), para todos los sementales (r_{VGS}) y para sementales con progenie en los dos ambientes (r_{VGSP}), provenientes de evaluaciones en confinamiento y pastoreo.	56
Cuadro 3.5. Frecuencias de coincidencia (FC) entre sementales comunes dentro de los 100 con valores genéticos superiores, para las combinaciones ⁷ , confinamiento-pastoreo (FC_{CP}), convencional-confinamiento (FC_{TC}) y convencional-pastoreo (FC_{TP}).	60
Cuadro 3.6. Evaluación conjunta (promedio ponderado = MP) de la interacción genotipo por sistema de alimentación (GA), utilizando los indicadores: correlación genética (r_g), correlación entre los valores genéticos (r_{VG}) y coincidencia en jerarquización de animales superiores (FC).	63

LISTA DE FIGURAS

Figura 3.1. Valores genéticos predichos de cinco sementales con progenie en confinamiento y pastoreo, evaluados con análisis bivariados para producción de leche (PL), y su referencia con lo obtenido del modelo convencional[∞]. 58

Figura 3.2. Valores genéticos predichos de cinco sementales con progenie en confinamiento y pastoreo, evaluados con análisis bivariados para producción de grasa (PG), y su referencia con lo obtenido del modelo convencional[∞]. 59

1. INTRODUCCIÓN

La interacción genotipo por ambiente (GA) existe cuando las diferencias en comportamiento de dos o más genotipos varían en función de los ambientes a los cuales son expuestos. Varios estudios indican la existencia de casos particulares de GA. Por ejemplo, Charagu y Peterson (1998) mostraron evidencias de GA cuando sementales con diversos valores genéticos para producción de leche se compararon en condiciones contrastantes, como Canadá (alimentación con altos niveles de concentrado) y Nueva Zelanda (alimentación basada en pastoreo). En un estudio con datos de México y EE. UU., Cienfuegos-Rivas *et al.* (1999) encontraron evidencias ($p < 0.01$) de GA al comparar los valores genéticos de sementales para la producción de leche en hatos con diferentes niveles productivos en ambos países. Cerón-Muñoz *et al.* (2001) investigaron la existencia de GA mediante correlaciones genéticas de producción de leche en cuatro regiones de Colombia (Cundimarca, Valle del Cauca, Antioquia y Nariño) concluyendo que existe GA principalmente entre Cundimarca y las otras tres regiones.

En el Capítulo 2 de esta tesis se presenta una revisión de literatura donde se discuten conceptos elementales de la evaluación genética de animales, algunos factores que causan GA y metodologías para su estimación, y evidencias de interacción genotipo por ambiente.

En las evaluaciones genéticas nacionales se requiere de consistencia en la jerarquización de animales a través de diferentes ambientes. El conocimiento de la existencia de GA puede tener implicaciones prácticas. Una posibilidad es que GA no esté presente, por tanto, los mejores animales pueden ser seleccionados para su uso en cualquiera de los ambientes. Una segunda posibilidad es que exista GA como un efecto de escala en el comportamiento fenotípico a través de ambientes, es decir, que la jerarquización de animales sea similar pero las ventajas de los mejores genotipos sean menores en el ambiente menos favorable. Una tercera posibilidad es que GA esté presente, mediante cambios en la jerarquización genética de los animales a través de ambientes, lo que implicaría que los mejores animales en una evaluación

genética nacional, pudieran no serlo en todos los ambientes. Al respecto, Hohenboken (1996) destacó que la GA pudiera representar un efecto económicamente importante.

En México se realizan evaluaciones genéticas nacionales de bovinos Jersey desde 2004 (Núñez *et al.*, 2004) utilizando información del comportamiento de los animales en hatos que varían en términos de clima, manejo y niveles de producción. Los valores genéticos predichos se utilizan para toda la población, con la suposición de que los mejores animales que resultan de la evaluación genética nacional, son los mejores indistintamente del ambiente en que se utilizan. Sin embargo, existe la incertidumbre entre los criadores acerca de la posibilidad de la presencia de GA en estas poblaciones y su implicación práctica.

En el Capítulo 3 de esta Tesis se presenta un trabajo de investigación, que tuvo como propósito determinar la existencia de interacción genotipo por sistema de alimentación en la evaluación genética nacional de bovinos Jersey, considerando dos ambientes diferentes: confinamiento y pastoreo.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 La evaluación genética de animales

El propósito principal de las evaluaciones genéticas es predecir el valor genético de los animales, a partir de un conjunto de registros propios y de sus parientes, ajustando los efectos no genéticos particulares de cada animal a evaluar (efectos ambientales). La utilización de modelos estadísticos permite remover parte de los efectos ambientales particulares de los animales y predecir con mayor precisión su valor genético. La disponibilidad de una mayor cantidad de registros de comportamiento propios y de sus parientes, permite lograr mayor precisión en la predicción del valor genético de los animales (Ravangolo *et al.*, 2002).

Los sistemas de evaluación genética son ampliamente aceptados como una forma de predecir el valor genético de los animales (Bertrand y Wiggans, 1998). La meta final en la selección de animales es crear una nueva generación genéticamente superior a la actual, siendo elemento esencial la evaluación genética para la detección correcta de los mejores animales (Wiggans y Gengler, 2002).

La herramienta más confiable para la selección de reproductores es la evaluación genética, cuyo resultado final es la obtención de las diferencias esperadas en la progenie (DEP) y sus exactitudes. Uno de los propósitos de realizar evaluaciones genéticas es obtener la mejor predicción del valor genético de los animales evaluados, como referencia para la selección de características de importancia económica. Con una mejor predicción del valor genético de los animales, se puede proporcionar a los criadores y productores comerciales de ganado, una herramienta de mayor seguridad para la selección y utilización de sementales, acorde con los objetivos de los sistemas de producción.

2.1.1 Valor genético (VG)

Según Bourdon (1997), el valor genético se define como el valor de un individuo como progenitor, es decir, el valor de un individuo como “aportador” de genes a la siguiente generación. Los progenitores transmiten una muestra al azar de sus genes a su descendencia; por tanto, el valor genético no es igual al valor genotípico, sino que sólo representa la parte de valor genotípico que puede ser transmitido de los progenitores a la progenie. El valor genético verdadero no puede medirse directamente; sin embargo, se puede predecir. Los valores genéticos predichos (VGs) son obtenidos a partir de datos de comportamiento, usando técnicas estadísticas.

2.1.2 Diferencia esperada en la progenie (DEP)

La DEP representa la diferencia esperada entre el promedio del comportamiento de la progenie de un animal y el de la progenie de la población evaluada. Por consiguiente, se pueden comparar los valores de DEP de los animales evaluados y elegir los que más se ajusten a los objetivos del criador (Ravangolo *et al.*, 2002).

La DEP es igual a la mitad del VG predicho. Este concepto implica una comparación, así las DEP's permiten comparar o jerarquizar la superioridad de los animales evaluados. Las DEP's proporcionan una predicción del comportamiento futuro de la progenie de un individuo comparada con la de otro individuo, dentro de una misma raza, en un ambiente determinado y para una característica específica. Por ejemplo, el valor de la DEP para un toro Hereford no se debe comparar con la DEP de un toro Angus o de un Limousin (Northcutt y Buchanan, 2004).

Los valores de DEP se publican en las unidades de medida de la característica y en forma de desviación, por arriba (positivo) o por debajo (negativo) de una media poblacional. Por ejemplo, las DEP's para pesos al nacimiento, destete y año se publican en kilogramos, y para las características de tipo en unidades.

Una DEP de +300 kg para producción de leche por lactancia, indica que en situaciones de ambiente similar, la progenie del animal producirá en promedio 300 kg más de leche por lactancia que la progenie de un toro promedio (DEP = 0), perteneciente a la población de animales evaluada, si ambos sementales se aparean con hembras de valor genético similar (Ravangolo *et al.*, 2002).

2.1.3 Exactitud

La predicción del VG de un animal a partir de información propia y de sus parientes, y con base en un modelo estadístico predeterminado, no es absolutamente exacta. La exactitud es un valor que varía entre 0 y 1, e indica la confiabilidad que podemos tener en la DEP predicha. Una exactitud cercana a cero, significa que la DEP correspondiente se estimó con poca información, por tanto, su valor puede variar en forma considerable en próximas evaluaciones, a medida que se agregue nueva información relacionada con ese animal. La magnitud de la exactitud es una medida del riesgo que se asume al tomar decisiones de selección con base en las DEP's; si la exactitud es baja el riesgo es alto. En un programa de mejoramiento genético los animales deben seleccionarse por su valor genético (DEP), mientras que los valores de exactitud indican qué tan extensivamente deberían usarse (Ravangolo *et al.*, 2002).

La exactitud se define como la correlación entre el valor genético predicho y el valor genético verdadero (Bourdon, 1997). Es decir, la exactitud o precisión mide el grado de confianza correspondiente al valor genético predicho.

La precisión o exactitud está influenciada por: (1) el número y parentesco de familiares utilizados en la predicción de la DEP; (2) la calidad de esa información (i.e., registros de parientes y calidad de los pedigrees utilizados, incidencia de datos de paternidad faltantes o incorrectos, etc.); y (3) la conectividad genética de los datos, es decir, la distribución de hijos de los toros en evaluación en los grupos contemporáneos. Sobre este último aspecto, no interesa el número absoluto de hijos de un toro, sino su número efectivo, es

decir, un toro puede tener muchos hijos, pero si estos están mal distribuidos (i.e., en un solo hato-año), éste tendrá un bajo número efectivo de hijos y su DEP tendrá una precisión baja. Por otro lado, un toro con un moderado número de hijos, pero bien distribuidos entre los efectos fijos, gracias a un buen diseño producto de un plan de apareamientos bien conducido, tendrá un buen número efectivo de hijos y su DEP tendrá una precisión alta. Existen otros factores que influyen en la exactitud, como la homogeneidad dentro de los grupos contemporáneos y la variación ambiental que puede existir entre individuos pertenecientes a estos grupos. Lo que más influye en la magnitud de la precisión es la heredabilidad de la característica respectiva en la población, el número de hijos y medios hermanos evaluados, y su distribución en el material de análisis (Plasse y Arango, 2002).

Las características difieren en heredabilidad. Las exactitudes son generalmente más altas para las características con más alta heredabilidad, porque se conoce más información genética por cada medición. En general, las características de crecimiento y de la canal tienen más alta heredabilidad que las características reproductivas, y generalmente tienen valores más altos de exactitud. Por otro lado, para algunos animales la información de comportamiento no está disponible o no reúne los requisitos mínimos de calidad, consecuentemente, la evaluación genética para estos animales se basa sólo en la información de pedigrí y datos de características relacionadas, obteniéndose una exactitud de magnitud menor (BIO, 2002).

2.1.4 Modelación

El avance explosivo de la tecnología computacional ligado a desarrollos teóricos en el área de los modelos estadísticos utilizados en el análisis de datos obtenidos en condiciones reales de producción, permitieron la implementación de métodos muy eficaces para el cálculo de VGs aprovechando la información del control de producción y de pedigrí; por lo que actualmente se puede considerar que dichas implementaciones constituyen una tecnología madura y

su instrumentación es básicamente un ejercicio de aplicación (Montaldo y Barría, 1998).

El desarrollo de metodologías para la evaluación genética de animales ha permitido grandes avances en algunos sistemas, como es el caso de los bovinos productores de leche. Montaldo y Barría (1998) mencionan que una vaca promedio obtenida por IA en EE. UU., incrementa su producción en más de 100 kg de leche por año (aproximadamente 0.32 l/d), por razones puramente genéticas. Esto se ha logrado con el uso de animales superiores a través del uso de los VGs para la selección. Estos VGs son predichos con una metodología desarrollada por Henderson (1973) quien describió varios métodos que pueden usarse para predecir los valores genéticos bajo ciertas circunstancias. Los predictores obtenidos con estos métodos tienen algunas propiedades estadísticas deseables, como el ser insesgados y minimizar la varianza del error de predicción.

La modelación de datos desde el marco teórico de los modelos lineales y mixtos generalizados, ofrece la posibilidad de analizar datos con estructuras de dependencia, desbalances y falta de normalidad; éstos permiten considerar la falta de cumplimiento de los supuestos tradicionales, y modelar de manera flexible estructuras complicadas de datos. Según Abaira y Pérez (1996), existen muchos beneficios que pueden obtenerse por el uso de modelos mixtos: en algunas situaciones se incrementa la precisión de las estimaciones, y en otras, se amplía el espacio de inferencia y se comprende mejor la estructura de los datos. La implementación de estas metodologías ha sido posible gracias al desarrollo de métodos emparentados con el BLUP (mejor predictor lineal insesgado), como el REML (máxima verosimilitud restringida) que se usa para estimar parámetros genéticos, y matrices de varianzas y covarianzas requeridas para ponderar adecuadamente los factores en el modelo (Montaldo y Barría, 1998). Gianola (2006) mencionó que la “norma de oro” para el análisis de datos en ganadería, es la combinación del estimador REML con el predictor BLUP.

Una primera aproximación al uso de los modelos mixtos en evaluaciones genéticas fue presentado por Henderson (1973), llamada Mejor Predictor (BP), el cual minimiza la varianza del error de predicción, pero requiere conocer la distribución de los valores genéticos y sus observaciones.

Posteriormente, la metodología evolucionó al método del Mejor Predictor Lineal (BLP), también conocido como índice de selección, el cual es una forma restringida del BP para proporcionar la mejor predicción lineal. En el caso de suponer la normalidad multivariada, el BLP es similar al BP. En esta metodología los valores de los efectos fijos y los componentes de (co)varianza pueden estimarse conjuntamente.

Según Gianola (2006), los modelos para el análisis genético cuantitativo tienen los componentes siguientes:

1. Una función matemática que relaciona a las observaciones con los parámetros de localización y efectos “aleatorios” (los Bayesianos consideran todas las cantidades desconocidas como aleatorias, en el sentido que tienen una distribución subjetiva de incertidumbre). Los efectos “aleatorios” pueden incluir componentes genéticos, como pueden ser los valores genéticos aditivos (Falconer y Mackay, 1996), de dominancia y de desviaciones epistáticas, así como de efectos ambientales permanentes. Estos factores contribuyen a las correlaciones entre parientes o entre registros longitudinales de comportamiento.
2. Parámetros de dispersión, genética y ambiental, tales como componentes de varianza y covarianza (estos últimos aparecen en modelos multivariados, o en aquellas situaciones en las cuales debe incorporarse una estructura multivariada a un modelo para una respuesta univariada).
3. Supuestos sobre la forma de la distribución conjunta de las observaciones y de los efectos aleatorios (en un contexto Bayesiano, los supuestos se aplican a la distribución conjunta de todos los parámetros desconocidos y los datos).

Las formas funcionales más comúnmente utilizadas en (1) han sido lineales. A pesar de su conveniencia, ésta no es siempre una especificación razonable. En (3) el supuesto más ampliamente usado ha sido el de la normalidad multivariada. Esto se debe a que a menudo se propone que las características se heredan de manera multifactorial, es decir, que hay un gran número de genes que actúan de manera aditiva, y que los efectos de las sustituciones de genes son infinitesimalmente pequeños. Fisher en 1918 estableció las bases para el modelo infinitesimal y se ocupó de las consecuencias de la herencia Mendeliana a nivel fenotípico. El modelo que planteó fue el siguiente:

$$\text{Observación} = \text{valor genético} + \text{residual}$$

y obtuvo un precursor del análisis de varianza, al proponer una partición de la varianza genética en componentes aditivos y de dominancia. A partir de éstos pueden obtenerse las correlaciones esperadas entre los distintos tipos de parientes (Gianola, 2006). Independientemente de Fisher, Wright (1921) obtuvo resultados similares (al menos en lo que respecta a la parte aditiva) mediante un método conocido como “coeficientes de senderos”. El método consiste en describir un sistema de correlaciones mediante modelos lineales de efectos estandarizados.

A pesar de que Fisher describió el cómo considerar las interacciones entre alelos en *locus* distintos, no fue sino hasta que Cockerham (1954) y Kempthorne (1954) propusieron que la varianza total debida a dichas interacciones pudieran separarse en lo que se llaman componentes “epistáticos”, bajo el supuesto de una población grande, panmíctica y en equilibrio de ligamiento. Kempthorne (1954) utilizó el concepto de probabilidad de identidad por descendencia ideado por Malécot en 1948, y descompuso la varianza epistática en varios componentes, dependiendo del número de loci involucrados en la expresión de la característica. Por ejemplo, según Gianola (2006), con dos *loci* la varianza genética epistática puede expresarse como la suma de los componentes de varianza “aditiva x aditiva”, “aditiva x dominancia” y “dominancia x dominancia”. La contribución de Malécot en 1948, permitió

expresar la covarianza entre características medidas en parientes de una población que se aparee al azar, en términos de componentes genéticos de varianza y covarianza. Estos resultados fueron aprovechados más tarde por Henderson (1988), para inferir efectos genéticos de dominancia y de epistasis mediante predicción lineal inesgada.

Otras extensiones adicionales de los modelos genéticos estadísticos han incluido, por ejemplo, efectos maternos (Falconer, 1965; Willham, 1963; Koerkhuis y Thompson, 1997) y herencia citoplásmica y de clonación (Kennedy y Schaeffer, 1990). El modelo de Willham (1963) es interesante estadísticamente, porque supone una estructura multivariada dentro de una univariada. Este modelo incluye covarianzas entre los efectos genéticos directos (expresados en el individuo en el cual fueron medidos) y efectos genéticos maternos (expresados si el individuo se convierte en la madre de crías que a su vez son medidas).

Según Gianola (2006), el problema de “predecir” o “estimar” el valor genético en los candidatos para la selección es muy importante en la zootecnia. Esta distinción semántica ha creado mucha confusión debido a que, hablando estadísticamente, no tiene sentido “estimar” un efecto aleatorio. Por otro lado, la “predicción” tiene una connotación futurística, ya que en la zootecnia uno suele estar interesado en el ordenamiento de candidatos (sementales, por ejemplo) disponibles. El autor menciona que tiene más sentido pensar en términos de “inferir” el valor genético, porque el problema rebasa el de obtener meramente una estimación de un parámetro de localización. Frecuentemente, el investigador está interesado en obtener una medida de la incertidumbre, o quizá, en calcular la probabilidad de eventos ordenados que involucran a los candidatos para selección.

Henderson *et al.* (1959) propusieron un modelo lineal de efectos mixtos (univariado o multivariado), como el siguiente (en forma matricial):

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zu} + \mathbf{e}$$

donde $\mathbf{b}$ es un vector de efectos fijos (en muestreo conceptual repetido), y $\mathbf{u} \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{G})$ y $\mathbf{e} \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{R})$ son vectores de efectos aleatorios no correlacionados; $\mathbf{X}$ y $\mathbf{Z}$ son matrices de incidencia que asocian los registros con los vectores $\mathbf{b}$ y $\mathbf{u}$, y $\mathbf{G}$ y $\mathbf{R}$ son matrices de varianza-covarianza, las cuales son funciones de parámetros de dispersión (conocidos). El vector de efectos aleatorios $\mathbf{u}$ puede incluir efectos de hato, valores genéticos, desviaciones ambientales permanentes comunes a todos los registros del mismo animal (o conjunto de animales), etc.

El Mejor Predictor Lineal Inssegado (BLUP) se obtiene con un procedimiento estadístico que incluye la solución de un conjunto de ecuaciones, obteniéndose estimadores de los efectos fijos y predictores de los efectos aleatorios simultáneamente (Falconer y Mackay, 1996). Su principal diferencia con el BLP, es que no necesitan conocerse los efectos fijos (Henderson, 1973), y supone que se conoce la varianza genética (Falconer y Mackay, 1996). Con este procedimiento se obtienen predictores inssegados, donde la varianza del error es mínima (Núñez y Rodríguez, 1995). La principal ventaja de este método es que permite incluir las relaciones genéticas entre todos los animales a evaluar (Henderson, 1976), y obtener predicciones de los VGs para todos los animales incluidos en el pedigrí.

Las ecuaciones BLUP incluyen la inversa de la matriz de relaciones genéticas aditivas entre todos los animales de la población evaluada. El BLUP tiene la capacidad de incluir no sólo la generación actual de animales, sino también, todos sus ancestros hasta una población base (con padres desconocidos). Los elementos de la matriz de relaciones genéticas se ponderan por un cociente de varianzas, el cual se relaciona directamente con la heredabilidad de la característica. Las características de heredabilidad alta dan mayor peso a los elementos de la diagonal, que son los correspondientes al comportamiento propio del animal, mientras que los elementos fuera de la diagonal reciben mayor peso cuando la heredabilidad es baja, haciendo mayor énfasis en la información de sus parientes (León, 2006).

2.1.5 Efectos fijos y aleatorios

Los modelos para la evaluación genética contienen efectos fijos y aleatorios, por lo cual reciben el nombre de modelos mixtos. Un modelo de efectos fijos se establece cuando los niveles de un factor son seleccionados específicamente, ya que el interés se centra en conocer los efectos en la respuesta de esos niveles particulares (Searle, 1997). En este caso los efectos del factor son constantes desconocidas (Abraira y Pérez, 1996). Los modelos conteniendo únicamente efectos fijos se denominan modelos de efectos fijos o modelo I, nombrado así por Eisenhart en 1947. En algunas situaciones se tiene interés en un factor con un número elevado de posibles niveles y para realizar el experimento es necesario seleccionar aleatoriamente una muestra de ellos (Searle, 1997). En este caso, el modelo se considera de efectos aleatorios y en el modelo matemático del diseño, los factores son variables aleatorias idénticamente distribuidas, según la distribución de la población de niveles de la cual fueron muestreadas. Los modelos con factores de efectos aleatorios se denominan modelos de efectos aleatorios (modelo II, de Eisenhart, 1947). En estos modelos el interés radica en estimar la variabilidad existente en la totalidad de los efectos de la población de niveles (Abraira y Pérez, 1996).

De acuerdo con Searle (1997) algunas preguntas generales deben contestarse para clasificar los efectos como fijos o aleatorios: ¿Cuántos niveles del factor están en el modelo? Si son pocos, entonces quizá ese es un factor fijo; si son muchos, entonces probablemente sea un factor aleatorio. ¿El número de los niveles en la población es suficientemente grande para ser considerado infinito? Si es así, podría ser un factor aleatorio. ¿Los mismos niveles serían utilizados otra vez si se repitiera el experimento? Si es así, tal vez sea un factor fijo. ¿Las inferencias se harán sobre niveles no incluidos en el experimento? Si es así, entonces es factible que ese factor sea aleatorio. ¿Los niveles de un factor fueron determinados de una manera no aleatoria? Si es así, entonces quizá ese factor es fijo.

En sus primeras etapas, las evaluaciones genéticas se realizaron bajo el concepto del modelo de semental. Actualmente, la mayoría de las evaluaciones genéticas se realizan usando el modelo animal. Los efectos que se incluyen en el modelo animal, pueden dividirse en: fijos y aleatorios, y dentro de aleatorios en genéticos y no genéticos.

2.1.6 Estimación de componentes de varianza y covarianza

Las diferencias esperadas en la progenie dependen de la estimación de los componentes de varianza y covarianza (Gianola, 2006). Se han propuesto diversos métodos para estimarlos, pero sólo unos cuantos han resistido la prueba del tiempo.

Hofer (1998) realizó una revisión de prácticamente todos los métodos que se habían utilizado hasta esa fecha. Debido a que las bases de datos en Zootecnia pueden ser enormes y desbalanceadas, y que los modelos tienen un número considerable de parámetros de localización “parásitos”, los métodos sencillos similares al ANOVA rara vez producen resultados satisfactorios. Henderson (1953) propuso tres métodos para datos desbalanceados. El más general de ellos, el Método 3, usa formas cuadráticas basadas en un ajuste de cuadrados mínimos de varios submodelos, y produce estimadores insesgados. Harvey (1960, 1970) incorporó este método a un software de estimación de componentes de varianzas y covarianzas, y este programa fue usado ampliamente en la Zootecnia. Searle (1968, 1971) y sus estudiantes clarificaron los métodos de Henderson, y los presentaron en forma matricial.

Las contribuciones posteriores incluyeron la estimación insesgada de norma mínima y su versión de varianza mínima (bajo normalidad) propuesto por Rao (1971) y LaMotte (1973), respectivamente. Estos estimadores pueden plantearse en términos de soluciones al sistema de Ecuaciones de Modelos Mixtos (MME). Sin embargo, Gianola (2006) menciona que para alcanzar el punto óptimo con estos métodos, se requiere el conocimiento del valor verdadero de los parámetros, y la distribución de muestreo de estos

estimadores genera valores negativos para los componentes de varianza con probabilidad no trivial y que, de hecho, en sus contrapartes multivariadas, pueden generar estimaciones complicadas de matrices de covarianza (no positivas definidas). Por tanto, los genetistas recurrieron a la máxima verosimilitud (ML - Maximum Likelihood) y supusieron normalidad para evitar estos problemas, al menos en la estimación. Los estudios de Hartley y Rao (1968) y de Harville (1977) influyeron en la implementación de esto último. Actualmente, muchos algoritmos para estimación por máxima verosimilitud pueden derivarse usando MME (Harville, 1977; Henderson, 1984; Harville y Callanan, 1990).

Dado el sesgo que tiene el estimador de máxima verosimilitud de la varianza residual, el método conocido como máxima verosimilitud “restringida” (REML – Restricted Maximum Likelihood) recibió mucha atención. Las ideas básicas están contenidas en Anderson y Bancroft (1952) y Thompson (1962); sin embargo, Patterson y Thompson (1971) presentaron una descripción más general, adecuada para un modelo de efectos mixtos. El método REML puede considerarse un intento para considerar “pérdida de grados de libertad”, resultante de estimar los efectos fijos. Patterson y Thompson (1971) establecieron que la maximización de la parte invariante con respecto a la localización de la verosimilitud, conduce a ecuaciones de estimación similares a las de ANOVA, en el contexto balanceado. Su objetivo fue reducir el sesgo, pero sería interesante preguntarse si esto ocurre sacrificando precisión. Patterson y Thompson (1971) y Harville (1977) concluyeron que no se pierde información al usar tal verosimilitud “restringida”.

Según Gianola (2006), las distintas representaciones de la verosimilitud restringida conducen a distintos algoritmos para obtener estimadores REML, cada uno de los cuales tiene sus ventajas y sus desventajas.

2.2 La suposición de varianzas homogéneas

Las evaluaciones genéticas en bovinos frecuentemente son realizadas en ambientes heterogéneos, que difieren tanto en medias como en varianzas del comportamiento de los animales a través del tiempo o de los hatos. Las diferencias entre hatos, así como la variabilidad de producción, generalmente son atribuidas a los factores climáticos locales o regionales, e incluso al tipo de manejo.

Los modelos utilizados en las evaluaciones genéticas con el BLUP, se basan en la suposición de varianzas homogéneas. Sin embargo, la presencia de varianzas heterogéneas debido a múltiples factores (hato, sexo, origen geográfico) han sido estudiadas ampliamente en bovinos lecheros (Hill *et al.*, 1983; Mirande y Van Vleck, 1985; Boldman y Freeman, 1990; Dong y Mao, 1990; Short *et al.*, 1990; Ibáñez *et al.*, 1999) y en bovinos para carne (Garrick *et al.*, 1989; San Cristobal *et al.*, 1993; Rodríguez-Almeida *et al.* 1995).

En caso de estar presente, la no consideración de la heterogeneidad de varianzas en la evaluación genética, conduce a un sesgo en la predicción de los valores genéticos, así como a una desproporción de los individuos seleccionados en los ambientes con distinta variabilidad (Díaz y Quintanilla, 2002). Este mismo fenómeno se observó en otras poblaciones y es práctica común en las evaluaciones de características productivas con bovinos lecheros realizar una corrección de la heterogeneidad de varianzas, que de no hacerse producirían sesgos en las evaluaciones genéticas, reduciría el progreso genético y resultaría en un número desproporcionado de animales seleccionados de ambientes con una mayor variabilidad asociada, como se mencionó anteriormente (Vinson, 1987; Alenda y Carabaño, 2002). Everett *et al.* (1982) y Hill (1984) demostraron que la proporción de individuos seleccionados depende de la variabilidad dentro de grupo, viéndose favorecidos aquellos animales que tienen progenie en ambientes diversos. Según Garrick y Van Vleck (1987), es particularmente importante en la evaluación de las hembras, cuyas producciones (y frecuentemente las de su descendencia) se realizan en

un solo hato, la que se ve más afectada por esta heterogeneidad, aunque también Vinson (1987) menciona que la evaluación genética de los toros puede estar sesgada, en la medida en que su descendencia no se distribuya al azar entre los ambientes con distinta variabilidad.

En las evaluaciones genéticas con bases de datos que provienen de animales en distintos ambientes como es el caso de las evaluaciones genéticas internacionales, tiene relevancia el cómo considerar en el modelo la heterogeneidad de varianzas, debido a que en muchos casos se tienen poblaciones con distintos promedios productivos y en consecuencia con distintas varianzas. Quintanilla *et al.* (2002) determinaron la presencia de varianzas heterogéneas entre distintas regiones o países europeos, para el peso al destete de bovinos Charolais; mientras que Ibáñez *et al.* (1999) lo hicieron para características productivas ligadas al nivel de producción del hato, área geográfica, tamaño del hato y el periodo en el que se obtuvieron los datos. Gianola (1986) mencionó que la aproximación más correcta, desde un punto de vista teórico, sería la de incorporar al sistema de valoración BLUP los componentes de varianza correspondientes a cada ambiente, sin embargo, la dificultad de estimar estos parámetros con una precisión adecuada y la mayor complejidad de los modelos a utilizar ha llevado a implementar procedimientos más sencillos en las evaluaciones genéticas nacionales.

Diversos procedimientos se han propuesto para considerar la heterogeneidad de varianzas de los datos en las evaluaciones genéticas, las cuales van desde una simple transformación aritmética de los datos hasta la consideración de la heterogeneidad de varianzas en el modelo. La metodología BLUP permite en cualquier caso tener en cuenta la heterogeneidad de varianzas tratando los efectos aleatorios de los estratos/ambientes con varianzas heterogéneas en distintas subclases (Henderson, 1984; Gianola, 1986). Ello conduce a un gran número de parámetros a estimar y a unas elevadas dimensiones de las ecuaciones de modelos mixtos (EMM). Al respecto, Quaas *et al.* (1989) consideraron que el número de parámetros se podría reducir

considerablemente si las varianzas difieren en escala pero la proporción entre ellas (la heredabilidad) se mantiene constante y si las correlaciones de los efectos aleatorios entre los distintos ambientes/países no difiere de la unidad, lo cual permite a su vez reducir considerablemente el número de ecuaciones en las MME.

Kachman y Everett (1993) y Meuwissen *et al.* (1996) sugirieron tomar en cuenta las varianzas heterogéneas mediante un modelo mixto multiplicativo, que consiste en aplicar un factor de escala multiplicativo a todos los efectos fijos y aleatorios del modelo, y buscan la estabilización de la varianza fenotípica (Brotherstone y Hill, 1986; Weigel y Gianola, 1993) o residual (Robert-Granié *et al.*, 1999). Este método se apoya en la hipótesis de que todos los efectos fijos y aleatorios están afectados de forma similar dentro de grupos (dentro de hatos o dentro de países), de que la heredabilidad permanece constante, y de que las correlaciones genéticas entre grupos son iguales a uno (Wiggans y Van Raden, 1991). Los procedimientos de estimación de estos factores se basan, en algunas ocasiones, en el uso de modelos estructurales sobre las varianzas (Foulley *et al.*, 1990; 1992) y pueden estimarse previamente o simultáneamente en el proceso de solución de las ecuaciones BLUP, de forma que en el cálculo de los factores multiplicativos se tenga en cuenta la variabilidad adicional que introducen factores como la selección, al incorporar relaciones de parentesco entre ambientes (Kachman y Everett, 1993; Meuwissen *et al.*, 1996).

Una aplicación del modelo multiplicativo propuesto por Meuwissen *et al.* (1996) en la evaluación genética de bovinos Angus para características de la canal, fue realizado por Reverter *et al.* (1997). Estos autores estimaron algunos cambios en la jerarquización de los hatos después de ajustar por la heterogeneidad, aunque en general las correlaciones entre los VGs obtenidos con y sin corrección por heterogeneidad, fueron altas. A pesar de sus limitaciones, el modelo mixto multiplicativo parece ser bastante aceptado, y actualmente se está utilizando para corregir la heterogeneidad de varianzas de los grupos de contemporáneos (hato-año-estación) en el programa de mejoramiento genético

(BREEDPLAN) en Australia (Meyer, 1995; Meyer y Garrick, 1996; Reverter *et al.*, 2003).

Abordando el tema de un modo distinto, Foulley *et al.* (1990) y San Cristóbal *et al.* (1993) propusieron un modelo lineal mixto estructural de los logaritmos de las varianzas, que permite poner de manifiesto las fuentes de variabilidad de las varianzas genética y residual, para estimar su importancia y modo de acción. Díaz y Quintanilla (2002) mencionan que este sistema está adaptado a casos donde la heterogeneidad de varianzas está ligada a factores de variación identificables y que, de cierto modo la forma más adecuada para considerar las varianzas heterogéneas dependerá de los factores a los que esté asociada, de la magnitud y el tipo de heterogeneidad de varianzas (genética, residual o ambas), de si existe heterogeneidad entre los cocientes de varianza, y de si la correlación de los efectos aleatorios (genéticos en este caso) entre los distintos ambientes es próxima a la unidad, lo que en definitiva depende también de la existencia de interacción genotipo-ambiente.

2.3 Evaluaciones genéticas nacionales

En México y en muchos países se realizan evaluaciones genéticas nacionales de bovinos, utilizando información del comportamiento de los animales en hatos que varían en términos de clima, manejo y niveles de producción. Generalmente, los valores genéticos predichos se utilizan para toda la población, con la suposición de que los mejores animales que resultan de la evaluación genética nacional, son los mejores indistintamente del ambiente en que se utilizan. Sin embargo, en muchas situaciones existe la incertidumbre del cumplimiento de esta suposición, lo que ha llevado a estudios específicos alrededor del mundo.

2.4 Evaluaciones genéticas internacionales

Algunas de las razas de bovinos tienen gran importancia para varios países. Es por ello que las evaluaciones genéticas internacionales toman mayor importancia, tanto para los países exportadores de material genético como para

los importadores, mismos que disponen de un criterio de comparación entre los países exportadores. De este modo, la evaluación genética internacional se plantea con la idea de obtener evaluaciones genéticas de los animales comparables entre países, lo cual en ocasiones representa una tarea difícil si se consideran las diferencias en condiciones ambientales, sistemas de producción, definición de las características a evaluar, programas de mejoramiento genético puestos en marcha, modelos utilizados en la evaluación genética, etc.

Según Schaeffer (1985), en bovinos lecheros es más relevante predecir el valor genético de los machos, debido a su impacto en la tasa de progreso genético de la población. Por ejemplo, como resultado de la inseminación artificial y de la amplia disponibilidad de semen congelado, algunos sementales de bovinos lecheros producen miles de hijas en varios países, creando así una oportunidad para la evaluación internacional de sementales, aunque a un costo mayor en términos de la complejidad del modelo estadístico y de su implementación.

El servicio de evaluación internacional de toros (INTERBULL) usa una metodología llamada Evaluación Múltiple a través de Países ['Multiple Across Country Evaluation' (MACE)], la cual se basa en el trabajo de Schaeffer (1994). Dicha metodología está en constante evolución y es muy flexible, permitiendo la evaluación de diferentes características en los países participantes.

Una limitante importante de las evaluaciones genéticas internacionales de sementales, es la interacción genotipo x ambiente (en este caso, país); sin embargo, otras limitaciones son artificialmente impuestas por los diferentes sistemas usados para evaluar toros en cada país. Schaeffer (1994) menciona que usando correlaciones genéticas entre países como un indicador de la magnitud de la interacción genotipo x ambiente (GA) y usando información de parentesco a través de una matriz internacional de parentesco de toros, puede combinar datos de los países participantes y generar resultados para cada país en su respectiva escala. De esta manera, los productores y consultores pueden comparar los toros de su país con los de los países participantes y aumentar la intensidad de selección a través una base genética más amplia.

En 1994, INTERBULL implementó la metodología propuesta por Schaeffer (1985), que usa el pedigrí de los machos para generar conexiones entre países; sin embargo, la correlación genética supuesta fue igual a uno, generando así la misma jerarquización de animales en todos los países. Debido a la posibilidad de GA, de diferencias en los criterios de registro, sistemas de evaluación y definición de características, las escalas podrían diferir entre países. En 1995, el método de características múltiples a través de países descrito por Schaeffer (1994) se implementó con correlaciones genéticas inferiores a uno en los pares de países, y se generó una escala única por país. Según Cromie *et al.* (1998), una de las restricciones de esta metodología, es que una misma característica, en países vecinos pequeños con sistemas de producción similares debe ser tratada como dos características diferentes. Asimismo, una característica en un país grande con diferentes condiciones ambientales y sistemas de manejo, tiene que ser tratado como una única característica. Una alternativa fue propuesta por Zwald *et al.* (2003) donde una evaluación sin fronteras reemplazaría el sistema actual basado en las fronteras nacionales. Esta metodología basada en agrupamiento podría usar variables tales como tamaño de hato, y pico de producción y temperatura, para determinar el ambiente en que es agrupado cada hato.

Caraviello (2004) sugiere que los países que no son miembros de alguna organización internacional de evaluaciones genéticas, deben usar la escala de un país miembro similar en temperatura, humedad, medidas de manejo, sistemas de evaluación y base genética. Para la mayoría de los países integrados en una organización, la mejor alternativa es usar su propia escala, aunque una escala global o sub global podría beneficiar a los países no miembros. Se han evaluado varios métodos para generar escalas globales o sub-globales (Powell y VanRaden, 1996; Van der Beek, 1999; Weigel *et al.*, 2001). Powell y VanRaden (1996) generaron una escala global (ponderada por la cantidad de animales en cada país) y una sub-global (donde los países se agruparon según un análisis de “cluster”) para producción de proteína a partir de la información de países individuales.

2.5 Metodologías para estimar la interacción genotipo x ambiente (GA)

Existen varias metodologías propuestas para evaluar GA, pero los modelos bivariados (considerando pares de ambientes como diferentes características) han sido los más usados. Estos modelos permiten estimar la GA, al considerar datos medidos en diferentes ambientes para diferentes características y pueden incluirse en las evaluaciones genéticas, datos de animales cruzados (Wolf y Wulfová, 1998). Los análisis bivariados se usan para obtener estimadores de las correlaciones genéticas y fenotípicas entre características (Meyer, 1991) y la manera de cuantificar GA es mediante la correlación genética entre características (ambientes) y el cálculo de correlaciones entre VGs de una variable obtenidos para los mismos individuos en dos diferentes ambientes (Vargas y Gamboa, 2008).

Cuando las correlaciones genéticas entre ambientes (características) son cercanas a uno, se considera ausencia de GA. Algunos autores (Robertson, 1959; Stanton *et al.*, 1991b) mencionan que cuando la correlación genética es mayor a 0.8, entonces puede considerarse prácticamente como igual a uno.

2.6 La interacción genotipo x ambiente en evaluaciones genéticas de bovinos para carne

La posibilidad de una interacción genotipo por ambiente debe considerarse cuando se trabaja con datos de distintas procedencias geográficas, sistemas de producción, etc., por lo que es un punto particularmente importante en la implementación de una evaluación genética nacional o internacional.

En este sentido, trabajos recientes se han orientado al estudio de la interacción genotipo por país en características de crecimiento para distintas razas de bovinos para carne. Así, Meyer (1995) analizó características de crecimiento en Angus con datos de Australia y Nueva Zelanda, obteniendo correlaciones genéticas entre ambos países de 0.97 y 0.82, para los efectos directos y maternos del peso al destete, respectivamente.

Posteriormente, Mattos *et al.* (2000a) analizaron el peso al destete en Hereford con datos de EE. UU., Canadá y Uruguay, obteniendo también correlaciones genéticas entre países siempre superiores a 0.8, tanto para efectos directos como maternos; por lo que estos autores concluyeron que la evaluación genética en estos países, puede realizarse conjuntamente.

Más recientemente, Lee y Bertrand (2002) estudiaron la interacción genotipo por país en los pesos al nacimiento y al destete, y en el crecimiento post-destete de bovinos Hereford; con datos de Canadá, Argentina, EE. UU. y Uruguay. Estos autores tuvieron resultados similares a los publicados por Mattos *et al.* (2000a) para el peso al destete. Para el crecimiento post-destete las correlaciones menores fueron estimadas en las combinaciones Canadá-Argentina y EE. UU.-Argentina. Así, estos autores concluyeron que, tras ajustar por las varianzas fenotípicas heterogéneas observadas en alguno de los casos, la evaluación conjunta de estos países puede realizarse dado los múltiples parámetros en común, excepto para el crecimiento post-destete que debe ser considerada una característica distinta en las combinaciones EE. UU.-Canadá y Argentina-Uruguay.

Con base en las correlaciones genéticas próximas a la unidad, en casi todos los casos de los trabajos anteriormente mencionados (trabajos que consideran características de crecimiento en bovinos para carne) los autores concluyeron la ausencia de interacción genotipo por país, o bien que si existe es pequeña y poco importante. No obstante, es muy probable que muchas de las conexiones genéticas existentes para estimar GA procedan de toros 'élite' cuyo semen puede no haber sido utilizado al azar y cuya descendencia puede haber recibido un mejor tratamiento que la de los progenitores; este tratamiento preferencial daría lugar a un sesgo en la estimación de la GA (Notter *et al.*, 1992; Reverter *et al.*, 2003).

El tema de interacción genotipo-ambiente en bovinos para carne aún no concluye y debe ser objeto de análisis específicos para conocer la magnitud de GA en diversas poblaciones, las características y los países que difieren

ampliamente en sus condiciones climáticas o de manejo; antes de determinar el modelo más adecuado para llevar a cabo la evaluación genética con datos originados en distintos países, debe asegurarse de la ausencia de GA (Díaz y Quintanilla, 2002).

En las evaluaciones genéticas de bovinos productores de leche existen estudios para determinar la magnitud de la GA, un resumen de los casos más relevantes se describen a continuación:

2.7 Factores que causan GA en bovinos lecheros

Con el desarrollo de técnicas reproductivas como la congelación de semen y la inseminación artificial, se ha generado un gran intercambio de material genético alrededor del mundo. Esto ha permitido, que la importación de semen de razas mejoradas se utilice en forma rutinaria, como una estrategia para mejorar la productividad de hatos de nivel inferior, lo que frecuentemente se realiza sin una evaluación de seguimiento del comportamiento de los genes introducidos en el nuevo ambiente; entendiendo por ambiente como lo define Stanton *et al.* (1991a): no sólo las condiciones físicas y climáticas, sino también la producción, el manejo nutricional y sanitario, las restricciones económicas, y las políticas agropecuarias en general.

Varios países que se dedican a la industria lechera, importan material genético mediante semen o vacas para reemplazar o mejorar razas nativas. Ésta sería una estrategia eficaz si la importación de animales se realizara hacia condiciones de producción similares a donde los animales fueron evaluados. Banos y Smith (1991) reportaron que la GA disminuiría los beneficios potenciales si la estrategia es basada solamente en la importación de material genético superior, mientras que Payne y Hodges (1997) también destacaron que ignorar la GA cuando los ambientes entre exportadores e importadores varían ampliamente, puede llevar a fracasos muy costosos.

Dadas las tendencias en los mercados de productos de origen animal de los últimos años y los posibles ambientes futuros en México y el mundo, el

mejoramiento genético deberá proveer de animales mejor adaptados para mantener la biodiversidad bajo una gran variedad condiciones. Toro (2005) menciona que el estudio de interacción genotipo por ambiente es y será importante, si se quiere identificar los genotipos más deseables en un ambiente dado, por lo cual en los últimos años se ha estudiado esta interacción y su aplicación para diferentes definiciones de genotipos y ambientes; en el futuro los estudios en este tema continuarán dada la variedad de recursos ambientales y genéticos en el mundo.

La definición de genotipo generalmente ha considerado las diferencias individuales en poblaciones específicas y el genotipo más usado ha sido Holstein. Las definiciones de ambiente pueden agruparse en tres tipos de diferencias: 1) en sistemas de alimentación, 2) en climas y manejos (muchas veces expresadas como diferencias en regiones o países), y 3) en niveles de producción. En algunas ocasiones las inferencias de los resultados involucran la combinación de definiciones o la inferencia indirecta a través de la definida como primaria. A continuación se presenta una descripción de los trabajos más recientes en bovinos lecheros, con diferentes definiciones de ambiente establecidas y con los genotipos específicos en estudio.

2.7.1 Diferencias en sistemas de alimentación

Algunos investigadores destacan la preocupación por utilizar sementales con evaluaciones genéticas en sistemas de pastoreo, porque las evaluaciones de los sementales se basan predominantemente en datos de sus hijas en producción intensiva (Kearney *et al.*, 2004) de modo que si existe GA, entonces pudiera no maximizarse el aumento genético de los hijos de sementales seleccionados basados en las evaluaciones genéticas de sistemas de producción intensivas.

Con base en estudios recientes que cuantifican la GA para leche y componentes de la leche de bovinos Holstein en confinamiento y pastoreo, los valores de r_g han sido variables, aunque la mayoría mayores que 0.8. En

sistemas de producción canadienses (Boettcher *et al.*, 2003) y en los de (Weigel *et al.*, 1999) se estimaron valores mayores que 0.88 para producciones de leche, grasa y proteína, por lo que concluyeron que GA no fue importante para estos sistemas de alimentación. Fahey *et al.* (2007) estimaron correlaciones entre 0.85 y 0.93 para producciones de leche, grasa y proteína en hatos con alta producción; sin embargo, en hatos de baja producción, las correlaciones genéticas para producción de leche fluctuaron entre 0.25 y 0.79, y para producción de proteína entre 0.80 y 0.83; resultados que fueron similares a los reportados por Kearney *et al.* (2004) pero con mayores estimadores de r_g . En ambos estudios, los autores concluyeron que la presencia de GA ocurrió sólo para algunas variables y en condiciones de baja producción.

Kolver *et al.* (2002) probaron la presencia de GA en la producción de leche y fertilidad, cuando compararon dietas basadas en concentrados y en forrajes. Los autores concluyeron que la magnitud de GA puede ser mayor si los estudios se basan en comparaciones cuyos ambientes sean más diversos o a través de niveles de alimentación bien diferenciados.

En Irlanda, Buckley *et al.* (2000) no encontraron GA para la producción de leche, grasa o proteína de bovinos Holstein importados de alto mérito genético y animales de mérito genético estándar en tres sistemas de pastoreo con diferentes niveles de intensificación. Cromie *et al.* (1998) reportaron correlaciones genéticas altas (mayores a 0.95) entre niveles de alimentación con concentrado para la producción de leche, grasa o proteína, entre hatos Holstein nativos de Irlanda e importados.

Weigel *et al.* (2001) reportaron r_g de 0.91 a 0.96 entre países basados en alimentación de animales en confinamiento o entre países basados en pastoreo; sin embargo, entre países basados en confinamiento y en pastoreo, los valores fluctuaron entre 0.80 y 0.90, por lo que concluyeron que en algunos casos no es clara la ausencia de GA.

Asimismo, Charagu y Peterson (1998) mostraron evidencias de GA cuando sementales Holstein con diversos valores genéticos para producción de leche se correlacionaron en condiciones contrastantes, como Canadá (alimentación con altos niveles de concentrado) y Nueva Zelanda (alimentación basada en pastoreo).

En Irlanda, Cromie *et al.* (1998) divulgaron una GA mínima entre el 25% superior y el 25% inferior de los hatos de vacas lecheras, basándose en datos de consumo de concentrado por vaca por año. Las correlaciones genéticas estimadas entre hatos con mayor consumo y los hatos de menor consumo fueron 0.92, 0.89 y 0.91 para las producciones de leche, grasa y proteína, respectivamente.

2.7.2 Diferencias en clima y manejos (regiones y países)

Durante mucho tiempo ha existido la preocupación sobre si la GA afectará la jerarquización de animales debido a las diferencias climáticas y de manejo en las que se utilizarán. Por lo anterior, diversos estudios reportaron que GA no fue significativa para las regiones o países que estudiaron (Boettcher *et al.*, 2003; Carabaño *et al.*, 1990; Stanton *et al.*, 1991b); mientras que otros estudios (Stanton *et al.*, 1991a) publicaron correlaciones genéticas para la producción de leche entre EE. UU. y América Latina (0.91 y 0.82), y Colombia y México (0.82 y 0.90), y Norman *et al.* (2005) reportaron estimadores de correlaciones que fluctuaron entre 0.74 y 0.82, en las evaluaciones genéticas regionales y nacionales de EE. UU., lo cual puede implicar un cambio en la jerarquización de los sementales.

Cienfuegos-Rivas *et al.* (1999) publicaron GA significativa para la producción de leche de vacas Holstein en México y Estados Unidos, principalmente con las de alta producción en EE. UU. y las de México.

Vargas y Gamboa (2008) estimaron correlaciones entre los valores genéticos para la producción de leche de sementales evaluados en Costa Rica y los mismos sementales evaluados en EE. UU., obteniendo estimadores de 0.64

para Holstein y 0.78 para Jersey, ambos valores distintos ($p < 0.01$) de la unidad. Por otro lado, Cerón-Muñoz *et al.* (2001) investigaron la existencia de GA mediante correlaciones genéticas de producción de leche en cuatro regiones de Colombia (Cundimarca, Valle del Cauca, Antioquia y Nariño) concluyendo que existe GA principalmente entre Cundimarca y las otras tres regiones.

Veerkamp y Goddard (1998) reportaron correlaciones genéticas para características productivas que variaron de 0.79 a 0.97 entre hatos en seis estados Australianos. También para condiciones australianas, Hayes *et al.* (2003) analizaron la producción de proteína en la leche y obtuvieron estimadores de correlaciones genéticas de 0.78. En el mismo estudio, las correlaciones genéticas fueron 0.9 entre los percentiles 5% y 95%, considerando diferentes ambientes basados en un índice de temperatura y humedad. En Holanda, Calus *et al.* (2002) dividieron los hatos en cuatro grupos de manejo, y las correlaciones genéticas para producción de proteína en leche variaron de 0.73 a 0.86.

En México, Valencia *et al.* (2008) reportaron correlaciones genéticas para producción de leche entre regiones Norte (N), Centro (C) y Sur (S) de 0.73, 0.38 y 0.93, para los ambientes pareados N-C, N-S y C-S, respectivamente.

2.7.3 Diferencias en niveles de producción

En la literatura existe abundante evidencia que muestra cómo las diferencias en niveles de producción de leche pueden causar la GA (Danell, 1982; Hill *et al.*, 1983; Lofgren *et al.*, 1985; De Veer y Van Vleck, 1987; Carabaño *et al.*, 1990; Dodenhoff y Swalve, 1998; Jara y Barría, 2000). Por lo anterior, diversos trabajos muestran la existencia de correlaciones genéticas entre ambientes menores a la unidad, para producción de leche en distintos países con diferencias en niveles de producción (Stanton *et al.*, 1991a; Stanton *et al.*, 1991b; Cienfuegos-Rivas *et al.*, 1999; Costa *et al.*, 2000; Barría *et al.*, 2002).

Robertson *et al.* (1960) obtuvieron estimadores de correlaciones genéticas de 0.87 a 0.96 entre los hatos de Holstein Friesian británicas agrupadas en niveles

de manejo bajos, medios, o altos. En Brasil, Araújo *et al.* (2001) reportaron correlaciones genéticas entre niveles bajo (< 1165) medio (≥ 1165 y < 1375) y alto (≥ 1375) en producción de leche (kg por lactancia), mayores a 0.94 entre los niveles pareados.

La variabilidad en resultados dependiendo la definición de genotipos y ambientes, muestran la importancia de realizar estudios que determinen la magnitud de la GA bajo condiciones específicas.

2.8 Literatura citada

- Abraira V., y A. Pérez. 1996. Métodos Multivariantes en Bioestadística. Ed. Centro de Estudios Ramón Areces. <http://www.monografias.com/trabajos7/anva/anva.html>. Consultada el 18 de marzo de 2007.
- Alenda R., y M. J. Carabaño. 2002. Estado y demandas actuales de los programas de mejora vacuno de leche. XI Reunión Nacional de Mejora Genética Animal, Pamplona, España. <http://acteon.webs.upv.es/CONGRESOS/XI%20Reunion%20MG%20Pamplona/Docs%20XI/index.htm>. Consultada el 18 de septiembre de 2008.
- Anderson, R. L., and T. A. Bancroft. 1952. Statistical Theory in Research. McGraw-Hill. New York, USA. 399 p.
- Araújo, C. V., R. A. Torres, C. N. Costa, P. S. Lopes, C. S. Pereira, R. F. Euclides, y R. A. T. Filho. 2001. Interação reprodutor x rebanho na produção de leite da raça holandesa no Brasil. Revista Brasileira de Zootecnia 30(3): 992-999.
- Banos, G., and C. Smith. 1991. Selecting bulls across countries to maximize genetic improvement in dairy cattle. Journal of Animal Breeding Genetics 108: 174–181.
- Bertrand, J. K., and G. R. Wiggans. 1998. Validation of data and review of results from genetic evaluation systems for US beef and dairy cattle. In: Proceedings. 6th World Congress of Genetics Applied Livestock Production 27: 425-432.
- BIO (Beef Improvement Ontario). 2002. A Guide to BIO's Genetic Evaluations. www.biobeef.com/TechCorner/GEGuide.htm. Consultada el 25 de marzo de 2007.
- Boettcher, P. J., J. Fatehi, and M. M. Schutz. 2003. Genotype x environment interactions in conventional versus pasture-based dairies in Canada. Journal of Dairy Science 86: 383–389.

- Boldman, K. G., and A. E. Freeman. 1990. Adjustment for heterogeneity of variances by herd production level in dairy cow and sire evaluation. *Journal of Dairy Science* 73: 503-512.
- Bourdon, R. M. 1997. *Understanding Animal Breeding*. Prentice Hall, Inc. New Jersey, USA. 523 p.
- Brotherstone, S., and W. G. Hill. 1986. Heterogeneity of variance amongst herds for milk production. *Animal Production* 42: 297-303.
- Buckley, F., P. Dillion. S. Crosse, F. Flynn, and M. Rath. 2000. The performance of Holstein Friesian dairy cows of high and medium genetic merit for milk production on grass-based feeding systems. *Livestock Production Science* 64: 107–119.
- Calus, M. P., A. F. Groen, and G. de Jong. 2002. Genotype x environment interaction for protein yield in dutch dairy cattle as quantified by different models. *Journal of Dairy Science* 85: 3115–3123.
- Carabaño, M. J., L. D. Van Vleck, and G. R. Wiggans. 1989. Estimation of genetic parameters for milk and fat yields of dairy cattle in Spain and the United States. *Journal of Dairy Science* 72: 3013–3022.
- Carabaño, M. J., K. M. Wade, and L. D. Van Vleck. 1990. Genotype by environment interactions for milk and fat production across regions of the United States. *Journal of Dairy Science* 73: 173-180.
- Caraviello, D. Z. 2004. Evaluaciones genéticas internacionales. Instituto Babcock. Universidad de Wisconsin. *Reproducción y Genética* 614: 1-9.
- Cerón-Muñoz, M. F., H. Tonhati, C. Costa, y F. Benavides. 2001. Interacción genotipo-ambiente en ganado Holstein colombiano. *Archivos latinoamericanos en Producción Animal* 9(2): 74-78.
- Charagu, P., and R. Peterson. 1998. Estimates of G x E effects for economic efficiency among daughters of Canadian and New Zealand sires in Canadian and New Zealand dairy herds. *Interbull Bulletin* 18: 105-110.
- Cienfuegos-Rivas, E. G., P. A. Oltenacu, R. W. Blake, S. J. Schwager, H. Castillo-Juárez, and F. J. Ruiz. 1999. Interaction between milk yield of Holstein cows in Mexico and the United States. *Journal of Dairy Science* 82: 2218-2223.
- Cockerham, C. C. 1954. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for the analysis of covariances among relatives when epistasis is present. *Genetics* 39: 859-882.
- Cromie, A. R., D. L. Kelleher, F. J. Gordon, and M. Rath. 1998. Genotype by environment interaction for milk production traits in Holstein-Friesian dairy cattle in Ireland. *In: Proceedings of INTERBULL Mtg., Rotorua, New Zealand XVII*: 100-104.

- Costa, C. N., R. W. Blake, E. J. Pollak, P. A. Oltenacu, R. L. Quaas, and S. R. Searle. 2000. Genetic Analysis of Holstein cattle populations in Brazil and the United States. *Journal of Dairy Science* 83: 2963–2974.
- Danell, B. 1982. Interaction between genotype and environment in sire evaluation for milk production. *Acta Agriculturae Scandinavica* 32: 104-113.
- De Veer, J. C., and L. D. Van Vleck. 1987. Genetic parameters for first lactation milk yields at three levels of herd production. *Journal of Dairy Science* 70: 1434-1441.
- Díaz C., y R. Quintanilla. 2002. Estado y nuevas demandas de los programas de mejora de vacuno de carne. XI Reunión Nacional de Mejora Genética Animal. Pamplona, España. <http://acteon.webs.upv.es/CONGRESOS/XI%20Reunion%20MG%20Pamplona/Docs%20XI/index.htm>. Consultada el 18 de septiembre de 2008.
- Dodenhoff, J., and H. H. Swalve. 1998. Heterogeneity of variances across regions of northern Germany and adjustment in genetic evaluation. *Livestock Production Science* 53: 225-236.
- Dong, M. C., and I. L. Mao. 1990. Heterogeneity of (co)variance and heritability in different levels of intraherd milk production variance and of herd average. *Journal of Dairy Science* 73: 843-851.
- Everett, R.W., J. F. Keown, and J. F. Taylor. 1982. The problem of heterogeneous within herd error variances when identifying elite cows. *Journal of Dairy Science* 65(Supl.1): 1(Abstr.).
- Fahey, A. G., M. M. Schutz, D. L. Lofgren, A. P. Schinckel, and T. S. Stewart. 2007. Genotype by environment interaction for production traits while accounting for heteroscedasticity. *Journal of Dairy Science* 90: 3889–3899.
- Falconer, D. S. 1965. Maternal effects and selection response. *Genetics Today*. In: *Proceedings XI International Congress of Genetics*, Pergamon, Oxford 3: 763-774.
- Falconer, D. S., and T. F. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Fourth Edition. Ed. Longman. Malaysia. 464 p.
- Foulley, J. L., D. Gianola, M. San Cristobal, and S. Im. 1990. A method for assessing extent and sources of heterogeneity of residual variances in mixed linear models. *Journal of Dairy Science* 73: 1612-1624.
- Foulley, J. L., M. San Cristobal, D. Gianola, and S. Im. 1992. Marginal likelihood and Bayesian approaches to the analysis of heterogeneous residual variances in mixed linear Gaussian models. *Computational Statistics and Data Analysis* 13: 291-305.

- Garrick, D. J., E. J. Pollak, R. L. Quaas, and L. D. Van Vleck. 1989. Variance heterogeneity in direct and maternal weight traits by sex and percent purebred for Simmental-sired calves. *Journal of Animal Science* 67: 2515-2525.
- Garrick, D. J., and L. D. Van Vleck. 1987. Aspects of selection for performance in several environments with heterogeneous variances. *Journal of Animal Science* 65: 409-421.
- Gianola, D. 1986. On selection criteria and estimation of parameters when the variance is heterogeneous. *Theoretical and Applied Genetics* 72: 671-677.
- Gianola, D. 2006. Los Métodos Estadísticos en el Mejoramiento Genético. <http://www.ansci.wisc.edu/facstaff/Faculty/pages/gianola/geneticimprovement.pdf>. Consultada el 05 de mayo de 2007.
- Hartley, H. O., and J. N. K. Rao. 1968. Maximum likelihood estimation for the mixed analysis of variance model. *Biometrika* 54: 93-108.
- Harvey, W. R. 1960. Least-squares analysis of data with unequal subclass numbers. United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service. Washington, USA. Bulletin 20-8.
- Harvey, W. R. 1970. Estimation of variance and covariance components in the mixed model. *Biometrics* 26: 485-504.
- Harville, D. A. 1977. Maximum likelihood approaches to variance component estimation and to related problems. *Journal of the American Statistical Association* 72(328): 320-338.
- Harville, D. A., and T. P. Callanan. 1990. Computational aspects of likelihood-based components. *Biometrics* 24: 749-778.
- Hayes, B.J., M. Carrick, P. Bowman, and M. E. Goddard. 2003. Genotype x environment interaction for milk production of daughters of Australian dairy sires from test-day records. *Journal of Dairy Science* 86: 3736-3744.
- Henderson, C. R. 1953. Estimation of variance and covariance components. *Biometrics* 9: 226-252.
- Henderson, C. R. 1973. Sire evaluation and genetic trends. *In: Proceedings of the Animal Breeding and Genetics Symposium in Honor of Dr. Jay L. Lush*. American Society of Animal Science and the American Dairy Science Association. Champaign, Illinois, USA. pp: 10-41.
- Henderson, C. R. 1976. A simple method for computing the inverse of a numerator relationship matrix used in prediction of breeding values. *Biometrics* 32: 69-83.
- Henderson, C. R. 1984. Applications of Linear Models in Animal Breeding. University of Guelph, Ontario, Canada. 423 p.

- Henderson, C. R., S. R. Searle, O. Kempthorne, and C. M. Krosigk. 1959. Estimation of environmental and genetic trends from records subject to culling. *Biometrics* 15: 192-218.
- Henderson, C. R. 1988. Theoretical basis and computational methods for a number of different animal models. *Journal of Dairy Science* 71(Suppl. 2): 1-16.
- Hill, W. G., M. R. Edwards, M. K. A. Ahmed, and R. Thompson. 1983. Heritability of milk yields and composition at different levels of variability of production. *Animal Production* 36: 59-68.
- Hill, W. G. 1984. On selection among groups with heterogeneous variance. *Animal Production* 39: 473-477.
- Hofer, A. 1998. Variance component estimation in animal breeding: a review. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 115: 247-265.
- Hohenboken, W. D. 1996. Genotype x environment interaction. *In: Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia. Sociedade Brasileira de Zootecnia. Fortaleza, Brasil.* 33: 21-34.
- Ibáñez, M.A., M.J. Carabaño, and R. Alenda. 1999. Identification of sources of heterogeneous residual and genetic variances in milk yield data from the Spanish Holstein-Friesian population and impact on genetic evaluation. *Livestock Production Science* 59: 33-49.
- Jara A., y N. Barría. 2000. Interacción genético ambiental para características de producción y puntaje de células somáticas en vacas lecheras. XVI Reunión de Producción Animal y III Congreso Uruguayo de Producción Animal. Montevideo, Uruguay. Marzo de 2000.
- Jeyaruban, M. G., D. J. Johnston, and H. U. Graser. 2009. Estimation of genotype x environment interactions for growth, fatness and reproductive traits in Australian Angus cattle. *Animal Production Science* 49: 1-8.
- Kachman, S. D., and R. W. Everett. 1993. A multiplicative mixed model when the variances are heterogeneous. *Journal of Dairy Science* 76: 859-867.
- Kearney, J. F., M. M. Schutz, P. J. Boettcher, and K. A. Weigel. 2004. Genotype x environment interaction for grazing versus confinement. I. Production traits. *Journal of Dairy Science* 87: 501-509.
- Kempthorne, O. 1954. The correlation between relatives in a random mating population. *In: Royal Society (London) Proceedings B.* 143: 103-113.
- Kennedy, B. W., and L. R. Schaeffer. 1990. Reproductive technology and genetic evaluation. *In: Advances in Statistical Methods for Genetic Improvement of Livestock.* D. Gianola and K. Hammond (Eds.), Springer-Verlag, New York, USA. pp: 507-532.
- Koerkhuis, A. N. M., and R. Thompson. 1997. Models to estimate maternal effects for juvenile body weight in broiler chickens. *Genetics Selection Evolution* 29: 225-249.

- Kolver, E. S., J. R. Roche, M. J. De Veth, L. Thorne, and A. R. Napper. 2002. Total mixed rations *versus* pasture diets: evidence for a genotype by diet interaction in dairy cow performance. Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production. Hamilton, New Zealand. 62: 246–251.
- LaMotte, L. R. 1973. Quadratic estimation of variance components. Biometrics 29: 311-330.
- Lee, D. H., and J. K. Bertrand. 2002. Investigation of genotype x country interactions for growth traits in beef cattle. Journal of Animal Science 80: 330-337.
- León, E. 2006. El BLUP en el Mejoramiento Genético del Cerdo. Reseña bibliográfica. Instituto de Investigaciones Porcinas Gaveta Postal #1, Punta Brava, La Habana, Cuba. 14p.
- Lofgren, D. L., W. E. Vinson, R. E. Pearson, and R. L. Powell. 1985. Heritability of milk yield at different herd means and variances for production. Journal of Dairy Science 68: 2737-2739.
- Mattos, D., J. K. Bertrand, and I. Misztal. 2000a. Variance and covariance components for weaning weight for Herefords in three countries. Journal of Animal Science 78: 33–37.
- Mattos, D., I. Misztal, and J. K., Bertrand. 2000b. Investigation of genotype x environment interactions for weaning weight for Herefords in three countries. Journal of Animal Science 78: 2121-2126.
- Meuwissen, T. H. E., G. De Jong, and B. Engel. 1996. Joint estimation of breeding values and heterogeneous variances in large data files. Journal of Dairy Science 79: 310-316.
- Meyer, K. 1991. Estimating variances and covariances for multivariate animal models by restricted maximum likelihood. Genetics Selection Evolution 23: 67-83.
- Meyer, K. 1995. Estimates of genetic parameters and breeding values for New Zealand and Australian Angus cattle. Australian Journal of Experimental Agriculture 46: 1219-1229.
- Mirande, S. L., and L. D. Van Vleck. 1985. Trends in genetic and phenotypic variances for milk production. Journal of Dairy Science 68: 2278-2286.
- Montaldo H., y N. Barría. 1998. Mejoramiento Genético de Animales. Ciencia al Día. 1(2): 1-19. <http://www.ciencia.cl/CienciaAlDia/volumen1/numero2/articulos/cad-2-3.pdf>. Consultada el 28 de marzo de 2007.
- Norman, H. D., P. M. VanRaden, R. L. Powell, J. R. Wright, and W. R. VerBoort. 2005. Effectiveness of national and regional sire evaluations in predicting future-daughter milk yield. Journal of Dairy Science 88: 812-826.
- Northcutt, L. S., and D. S. Buchanan. 2004. Expected progeny difference: Part I, background on breeding value estimation. <http://sfbfp.ifas.ufl.edu/1BGBVE.html>. Consultada el 05 de abril de 2008.

- Notter, D. R., B. Tier, and K. Meyer. 1992. Sire x herd interactions for weaning weight in beef cattle. *Journal of Animal Science* 70: 2359-2365.
- Núñez D., R. y F. A. Rodríguez A. 1995. Modelos que se usan actualmente en evaluaciones genéticas nacionales. *In: Memorias del curso intensivo "Introducción a la Metodología de los Modelos Mixtos. Aplicaciones al Mejoramiento Animal"*. 31 de julio-11 de agosto. Facultad de Zootecnia, Universidad Autónoma de Chihuahua. Chihuahua, México. 209 p.
- Núñez D., R., R. Ramírez V., A. Ruiz F., y J. Domínguez V. 2004. Resumen de Evaluaciones Genéticas para Ganado Jersey 2004. Boletín Técnico Departamento de Zootecnia. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 44 p.
- Patterson, H. D., and R. Thompson. 1971. Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika* 58(3): 545-554.
- Payne, W. J. A., and J. Hodges. 1997. *Tropical Cattle, Origins, Breeds and Breeding Policies*. Blackwell Science Ltd., Oxford. 328 p.
- Plasse D., y J. Arango. 2002. Más sobre las pruebas genéticas de toros. *Venezuela Bovina*. 53:60. <http://www.pcca.com.ve/vb/articulos/vb53p60.html>. Consultada el 23 de marzo de 2009.
- Powell, R. L., and P. M. VanRaden. 1996. Examination of international genetic evaluations of Holstein bulls. *Journal of Dairy Science* 79:1659-1665.
- Quaas, R. L., D. J. Garrick, and W. H. Mcelhenney. 1989. Multiple trait prediction for a type of model with heterogeneous genetic and residual covariance structures. *Journal of Animal Science* 67: 2529-2535.
- Quintanilla R., D. Laloë, and G. Renand. 2002. Heteroskedasticity and genotype by environment interaction across European countries for weaning weight in Charolais breed. *In: 33rd ICAR Session and Interbull Meeting*. Interlaken (Suiza). 26-31 May de 2002. pp: 147-150.
- Rao, C. R. 1971. Estimation of variance and covariance components: MINQUE theory. *Journal of Multivariate Analysis* 1: 257-275.
- Ravangolo, O., G. Rovere, I. Aguilar, D. Gimeno, y D. La Buonora. 2002. Evaluación Genética Nacional Raza Holando. Boletín Técnico. Instituto Nacional para el Mejoramiento Lechero. Facultad de Agronomía. Instituto Nacional de Investigaciones. Montevideo, Uruguay. 59 p.
- Reverter, A., B. Tier, D. J. Johnston, and H. U. Graser. 1997. Assessing the efficiency of multiplicative mixed model equations to account for heterogeneous variance across herds in carcass scan from beef cattle. *Journal of Animal Science* 75: 1477-1485.
- Reverter, A., D. J. Johnston, and H. U. Graser. 2003. First experiences with an across country genetic evaluation system for beef cattle. *European Association for Animal Production* 107:139-146.

- Robert-Granié, C., B. Bonaïti, D. Boichard, and A. Barbat. 1999. Accounting for variance heterogeneity in French dairy cattle genetic evaluation. *Livestock Production Science* 60: 343-357.
- Robertson, A. 1959. The sampling variance of the genetic correlation coefficient. *Biometrics* 15: 469-485.
- Robertson, A., L. K. O'Connor, and J. Edwards. 1960. Progeny testing dairy bulls at different management levels. *Animal Production* 2: 141-150.
- Rodríguez-Almeida, F. A., L. D. Van Vleck, and L. V. Cundiff. 1995. Heterogeneity of variance by sire breed, sex, and dam breed in 200- and 365-day weights of beef cattle from a top cross experiment. *Journal of Animal Science* 73: 2579-2588.
- San Cristobal M., J. L. Foulley, and E. Manfredi. 1993. Inference about multiplicative heteroskedastic components of variance in a mixed linear Gaussian model with an application to beef cattle breeding. *Genetics Selection Evolution* 25: 3-30.
- Schaeffer, L. R. 1985. Model for international evaluation of dairy sires. *Livestock Production Science* 12: 105-115.
- Schaeffer, L. R. 1994. Multiple-country comparison of dairy sires. *Journal of Dairy Science* 77: 2671-2678.
- Searle, S. R. 1968. Another look at Henderson's methods of estimating variance components. *Biometrics* 24: 749-787.
- Searle, S. R. 1971. Topics in variance component estimation. *Biometrics* 27: 1-76.
- Searle, S. R. 1997. *Linear Models*. John Wiley and Sons. New York, USA. 532 p.
- Searle, S. R., G. Casella, and C. E. McCulloch. 1992. *Variance components*. John Wiley and Sons. New York, USA. 501 p.
- Short, T. H., R. W. Blake, R. L. Quaas, and L. D. Van Vleck. 1990. Heterogeneous within-herd variance.1. Genetic parameters for first and second lactation milk yield of grade Holstein cows. *Journal of Dairy Science* 73: 3312- 3320.
- Stanton, T. L., R. W. Blake, R. L. Quaas, and L. D. Van Vleck. 1991a. Response to selection of United States Holstein sires in Latin America. *Journal of Dairy Science* 74: 651-664.
- Stanton, T. L., R. W. Blake, R. L. Quaas, L. D. Van Vleck, and M. J. Carabaño. 1991b. Genotype by environment interaction for Holstein milk yield in Colombia, Mexico, and Puerto Rico. *Journal of Dairy Science* 74: 1700-1714.
- Thompson, W. A. 1962. The problem of negative estimates of variance components. *Annals of Mathematical Statistics* 33: 273-289.

- Toro, M. A. 2005. Achievements of research in the field of animal breeding and selection. *In: Animal Production and Animal Science Worldwide. WAAP Book of the Year 2005.* Rosati A., A. Tewolde and C. Mosconi (ed). Wageningen Academic Publishers. The Netherlands. pp: 37-48.
- Valencia, M., H. Montaldo, and F. Ruíz. 2008. Interaction between genotype and geographic region for milk production in Mexican Holstein cattle. *Archivos de Zootecnia* 57: 1-7.
- Van der Beek, S. 1999. Exploring the (inverse of the) international genetic correlation matrix. *International Bull Evaluation Service* 22: 14-20.
- Vargas L. B., y G. Gamboa Z. 2008. Estimación de tendencias genéticas e interacción genotipo x ambiente en ganado lechero de Costa Rica. *Técnica Pecuaria en México* 46(4): 371-386.
- Veerkamp, R. F., and M. E. Goddard. 1998. Covariance functions across herd production levels for test day records on milk, fat and protein yields. *Journal of Dairy Science* 81: 1690–1701.
- Vinson, W. E. 1987. Potential bias in genetic evaluation from differences in variation within herds. *Journal of Dairy Science* 70: 2450-2455.
- Weigel, K. A., and D. Gianola. 1993. A computationally simple Bayesian method for estimation of heterogeneous within-herd phenotypic variances. *Journal of Dairy Science* 76: 1455-1465.
- Weigel, K. A., T. Kriegl, and A. L. Pohlman. 1999. Genetic analysis of dairy cattle production traits in a management intensive rotational grazing environment. *Journal of Dairy Science* 82: 191–195.
- Weigel, K. A., R. Rekaya, N. R. Zwald, and W. F. Fikse. 2001. International genetic evaluation of dairy sires using a multiple-trait model with individual animal performance records. *Journal of Dairy Science* 84: 2789-2795.
- Wiggans, G. R., and P. M. Van Raden. 1991. Method and effect of adjustment for heterogeneous variance. *Journal of Dairy Science* 74: 4350-4347.
- Wiggans, G. R., and N. Gengler. 2002. Evaluation and Methods. *In: Genetic Selection. Ency. Dairy Sci.* Fox, P., and Fuquay, J. (ed.). Elsevier Science Ltd. Academic Press. London United Kingdom. 2: 1207-1212.
- Willham, R. L. 1963. The covariance between relatives for characters composed of components contributed by related individuals. *Genetics* 19: 18-27.
- Wolf, J., and M. Wolfová. 1998. Making models for production traits. *In: International Workshop "Introduction of BLUP Animal Model in Pigs.* Research Institute of Animal Production, Praha-Uhrineves, 3-5 september 1998. 37 p.
- Wright, S. 1921. Systems of mating. I. The biometric relations between parent and offspring. *Genetics* 6: 111-123.

Zwald, N. R., K. A. Weigel, W. F. Fikse, and R. Rekaya. 2003. Application of a multiple-trait herd cluster model for genetic evaluation of dairy sires from seventeen countries. *Journal of Dairy Science* 86: 376-382.

3. INTERACCIÓN GENOTIPO POR SISTEMA DE ALIMENTACIÓN EN LA EVALUACIÓN GENÉTICA DE BOVINOS JERSEY EN MÉXICO

RESUMEN

Interacción genotipo por sistema de alimentación en la evaluación genética de bovinos Jersey en México

Julia Ángela Peralta Aban

Tesis de Maestría en Ciencias en Innovación Ganadera

Universidad Autónoma Chapingo

Director de tesis: Ph.D. Rodolfo Ramírez Valverde

En bovinos lecheros se han realizado estudios para determinar la magnitud de la interacción genotipo por ambiente (GA), con resultados variables. El objetivo fue determinar la magnitud de la GA para características de leche y componentes de la leche, en evaluaciones genéticas de bovinos Jersey en dos sistemas de alimentación: confinamiento (C) y pastoreo (P). Las características analizadas fueron producción de leche (PL), grasa (PG) y proteína (PP) por lactancia, y porcentaje de proteína (%P) en la leche. El número de lactancias y los pedigrís utilizados fueron aproximadamente 5,000 y 18,000. Para estimar los parámetros genéticos y predecir los valores genéticos de los animales, se utilizó el modelo animal y el programa MTDFREML. Se realizaron análisis bivariados considerando como dos características distintas al comportamiento en C y P. Los criterios para evaluar la GA fueron: 1) correlación genética; 2) correlación entre valores genéticos predichos; y 3) frecuencia de coincidencia en jerarquización. La magnitud de la GA dependió de la característica estudiada y del criterio utilizado. Las correlaciones genéticas estimadas (0.45 a 0.77) sugirieron la presencia de GA ($p < 0.05$). Las correlaciones entre los valores genéticos de animales evaluados en C o P (0.84 a 0.96 para PL, PP y %P, y 0.78 a 0.83 para PG), sugirieron cambios de magnitud pequeña a moderada en la jerarquización de animales. Las frecuencias de coincidencia entre los sementales comunes dentro de los 100 superiores en C y P, variaron entre 0.70 y 0.86, indicando cambios moderados en la jerarquización de los sementales para PL y %P, y cambios considerables para PG y PP. Considerando los tres criterios sobre la existencia de GA, se concluyó: para PL es probable que no exista; para PP y %P es posible, aunque no claramente; y para PG es probable que sea de magnitud considerable. Las diferencias de escalas para C y P, en registros productivos, varianzas y valores genéticos, parecen ser la causa principal de las posibles GA detectadas, más que los cambios en la jerarquización de los animales, por lo que no se justifican análisis nacionales separados para los sistemas de alimentación estudiados.

Palabras clave: Interacción genotipo por ambiente, confinamiento vs pastoreo, bovinos lecheros, Jersey.

ABSTRACT

Genotype interaction by feeding system in the genetic evaluation of Jersey cattle in Mexico

Julia Ángela Peralta Aban

Thesis of Master of Science in Innovación Ganadera

Universidad Autónoma Chapingo

Under the advice of: Rodolfo Ramírez Valverde, Ph.D.

Several studies of dairy cattle have been carried out to determine the magnitude of the genotype-environment interaction (GE), with variable results. The objective was to determine the magnitude of the GE for milk traits and components, in genetic evaluations of Jersey cattle that produce in two feeding systems: confinement (C) and grazing (G). The analyzed traits were milk production (MP), fat (FY) and protein (PY) by lactation, and protein percentage (%P) in milk. The number of lactations and pedigrees used were approximately 5,000 and 18,000. To estimate genetic parameters and to predict genetic values of the animals, an animal model and the MTDFREML program were used. Bivariate analyses were performed considering two different traits from the performance of cows in C and G. The criteria for assessing the GE were: 1) genetic correlation, 2) correlation between predicted breeding values, and 3) frequency of coincidence in ranking. The magnitude of the GE depended on the studied traits and the estimation criterion used. Estimators of genetic correlations (0.45 to 0.77) suggested the presence of GE ($p < 0.05$). Correlations between the genetic values of animals evaluated in C or G (0.84 to 0.96 for PL, PP and %P, and 0.78 to 0.83 for PG), suggested changes of small to moderate magnitude in the ranking of the animals. The frequencies of coincidence between the common sires within the 100 superior ones in C and G, ranged between 0.70 and 0.86, indicating moderate changes in the ranking of sires for MY and %P, and considerable changes for FY and PY. Considering the three criteria about the existence of GE, it was concluded: for MY, it is probable that GE does not exist, for PY and %P it is possible, although not clearly, and for FY it is probable that GE is of considerable magnitude. The differences of scales for C and G, in performance records, variances and genetic values, seem to be the main cause of the possible GE detected, more than the changes in ranking of the animals: for that reason separated national analyses are not justified for the feeding systems studied.

Key words: Genotype-environment interaction, confinement vs grazing, dairy cattle, Jersey.

3.1 Introducción

La interacción genotipo por ambiente (GA) ocurre cuando existen diferencias en la expresión de los genotipos a través de ambientes (Stanton *et al.*, 1991). En evaluaciones genéticas nacionales, el conocimiento de la existencia de GA puede tener implicaciones económicas importantes, ya que puede reducir la respuesta a la selección (Robertson, 1959; Carabaño *et al.*, 1989; Cerón-Muñoz *et al.*, 2001). Una posibilidad es que la GA no esté presente, por tanto, los mejores animales pueden seleccionarse para su uso en cualquier ambiente. Una segunda posibilidad es que la GA esté presente como un efecto de escala en el comportamiento fenotípico a través de los ambientes, es decir, que la jerarquización de animales sea similar pero las ventajas de los mejores genotipos sean menores en el ambiente menos favorable. Una tercera posibilidad es que la GA esté presente, mediante cambios en la jerarquización genética de los animales a través de ambientes, lo que implicaría que los mejores animales en una evaluación genética nacional, pudieran no ser los mejores en todos los ambientes, requiriéndose más de una evaluación.

En bovinos lecheros se han realizado diversos estudios para determinar la magnitud de la interacción entre valores genéticos de los animales y diferentes pares de ambientes (países, regiones, niveles o sistemas de producción, entre otros), con resultados variables dependiendo de los genotipos y ambientes específicos evaluados (Cerón-Muñoz *et al.*, 2001; Boettcher *et al.*, 2003; Valencia *et al.*, 2008).

En México, a partir de 2004 se realizan evaluaciones genéticas nacionales de bovinos Jersey (Núñez *et al.*, 2004). Los valores genéticos predichos se utilizan para toda la población, con la suposición de que los mejores animales que resultan de la evaluación genética nacional, lo son indistintamente del ambiente en que se utilizan. En la mayoría de los animales, la alimentación se realiza en confinamiento total, sin embargo, algunos de los criadores alimentan a sus animales con base en el pastoreo. En esta situación, los valores genéticos de animales obtenidos en un ambiente pueden no ser predictores adecuados del

comportamiento de la progenie en otro ambiente, por tanto, existe la duda si los sementales serán jerarquizados en forma similar cuando los registros de sus hijas son realizados en ambientes diferentes. Dado que la mayoría de animales se encuentran en condiciones de confinamiento, es importante determinar si la superioridad o inferioridad genética mostrada por la progenie de los animales en este sistema, se expresa en los hatos que practican un sistema de producción basado en el pastoreo.

El objetivo de este estudio fue determinar la magnitud de la interacción genotipo (valores genéticos de los animales) por ambiente (confinamiento y pastoreo), en la evaluación genética mexicana de bovinos Jersey para rendimiento y sus componentes.

3.2 Materiales y métodos

Origen de la Información

La información analizada provino de las bases de datos productivos y genealógicos de la Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Jersey de Registro. Los hatos participantes se localizan en siete estados de la república mexicana, la mayoría en el clima templado de la zona centro del país.

Los genotipos corresponden a los valores genéticos individuales de todos los animales, y de los sementales en particular por considerarse los de mayor impacto en el mejoramiento genético. Los ambientes fueron definidos de acuerdo con el manejo alimenticio base en los hatos, como sistemas en confinamiento (estabulación total) y en pastoreo (pastoreo todo el año o pastoreo al menos durante seis meses más estabulación en la época de escasez de forraje).

Las características analizadas incluyeron las producciones de leche (PL), grasa (PG) y proteína (PP) por lactancia, y los porcentajes de grasa (%G) y proteína (%P) en la leche. Para PL fueron utilizadas 3341 lactancias provenientes de 2062 vacas en confinamiento y 1781 lactancias de 955 vacas en pastoreo, con

un pedigrí final de 18432 animales; para PG y %G se usaron 3244 registros de 2035 vacas en confinamiento y 1750 lactancias de 916 vacas en pastoreo, con 18273 animales en el pedigrí; y para PP y %P se utilizaron 3251 lactancias de 2036 vacas en confinamiento y 1468 en registros de 864 vacas pastoreo, con un pedigrí de 18156 animales.

Modelos de análisis

Los registros de producción utilizados fueron colectados de lactancias ocurridas de 1998 a 2008. En las variables consideradas se ajustaron las lactancias a 305 d y equivalente maduro; las lactancias con valores de producción por arriba o por abajo de tres desviaciones estándar fueron eliminadas. Los grupos contemporáneos se formaron combinando los efectos de hato, año y estación. Las estaciones se definieron considerando la distribución de precipitación y temperatura mensual a través de 10 años en las estaciones climatológicas más cercanas a cada rancho. En todos los hatos, sólo dos estaciones fueron definidas (junio a octubre, lluvias; noviembre a mayo, seca). La conexión entre grupos contemporáneos se determinó usando el programa AMC (Roso y Schenkel, 2006). Información general acerca de los estadísticos descriptivos en los datos considerados para los sistemas de alimentación en confinamiento y pastoreo se muestran en el Cuadro 3.1.

Los análisis estadísticos para estimar los parámetros genéticos y predecir los valores genéticos de los animales, se realizaron utilizando el modelo animal, mediante el programa de máxima verosimilitud restringida, sin el uso de derivadas y multivariado (MTDFREML, Boldman *et al.*, 1995).

Primeramente se estudiaron modelos univariados considerando toda la información de las variables (modelo convencional). Los modelos finales se basaron en la selección de los efectos aleatorios con mejor ajuste para cada variable, utilizando una prueba de ji-cuadrada, de acuerdo con la metodología descrita por Domínguez-Viveros *et al.* (2003) partiendo del modelo completo convencional:

$$y = Xb + Zu + Wp + e$$

[Modelo 1]

donde y es el vector de registros de comportamiento para cada variable de producción y componentes de la leche; b es el vector de efectos fijos, que incluyó el efecto de hato-año-estación; u es el vector de valores genéticos aditivos directos; p es el vector de efectos de ambiente permanente de la vaca; e es el vector de efectos residuales; y X , Z , y W son las matrices de incidencia que asocian a los vectores correspondientes con los registros de producción. Para este modelo se asumió:

$$E[y] = Xb, E[u] = E[p] = E[e] = 0, y$$

$$\text{var} \begin{bmatrix} u \\ p \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_u^2 & 0 & 0 \\ 0 & I_V\sigma_p^2 & 0 \\ 0 & 0 & I_N\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

donde, V es el número de vacas; N es el número de registros; A es la matriz de relaciones genéticas aditivas entre los animales; I_V e I_N son matrices de identidad de orden V y N .

Cuadro 3.1. Estadísticos descriptivos de los datos para los sistemas de alimentación en confinamiento (CON) y pastoreo (PAS).

Concepto	Variable ^z					
	PL		PG y %G		PP y %P	
	CON	PAS	CON	PAS	CON	PAS
Hatos, No.	7	6	7	6	7	6
Sementales, No.	218	231	213	228	218	222
Sementales comunes ^y , No.	91		88		89	
GC ^x , No.	45	43	45	42	45	35
Lactancias/GC, No.	72.2	41.4	72.1	41.7	72.2	41.9
Media de producciones (Desviación estándar)	8726 (2166)	5305 (1249)	417 (107)	220 (52)	327 (84)	198 (54)
Media de porcentajes (Desviación estándar)			4.79 (0.56)	4.15 (0.62)	3.76 (0.54)	3.76 (0.60)

^zPL = producción de leche por lactancia, kg; PG = producción de grasa por lactancia, kg; PP = producción de proteína por lactancia, kg; %G = porcentaje de grasa en leche, %P = porcentaje de proteína en leche.

^ySementales con hijas en ambos ambientes.

^xGC = grupos contemporáneos (hato-año-estación).

Los efectos aleatorios en los modelos finales para PL, PG, PP incluyeron los genéticos aditivos directos y los de ambiente permanente de la vaca, mientras que para %G y %P sólo se consideraron los efectos genéticos aditivos directos. Estos modelos convencionales fueron utilizados para comparar y estimar efectos ambientales y sus interacciones con los genotipos.

Según Calus *et al.* (2002), en la estimación de valores genéticos la GA usualmente no es considerada, lo que puede sesgar los valores genéticos predichos y reducir la eficiencia de la selección, dado que los animales pueden jerarquizarse en forma diferente a través de los ambientes.

Para considerar y cuantificar la variabilidad de la GA, a los modelos convencionales previamente definidos se les adicionó el efecto aleatorio no correlacionado de la interacción semental por hato-año-estación ($I_{(s \times hae)}$) como un componente de varianza adicional, por lo que los valores genéticos fueron predichos excluyendo esta forma de GA. En este modelo, la varianza de la interacción $s \times hae$ como proporción de la varianza fenotípica total explica la magnitud de GA. La representación con matrices del modelo con interacción $s \times hae$ fue:

$$y = Xb + Zu + Wp + I_t + e \quad \text{[Modelo 2]}$$

donde, t es el vector de efectos aleatorios de la interacción ($s \times hae$), I es la matriz de incidencia que asocia la interacción t con y . Las suposiciones fueron las mismas que para el modelo 1; además $E[t] = 0$ y varianza de $t = I_s \sigma_t^2$, con I_s como una matriz identidad de orden igual al número de niveles de la interacción ($s \times hae$) y σ_t^2 la varianza de los efectos aleatorios de interacción.

Con base en los modelos seleccionados en los análisis univariados, se realizaron análisis bivariados considerando el comportamiento en cada categoría de varianza (confinamiento y pastoreo) como una característica separada. En este caso, “característica” se refiere a mediciones del mismo parámetro biológico en los dos sistemas de alimentación. Así, por ejemplo, PL

en confinamiento fue considerado como la primera característica y PL en pastoreo fue considerada como la segunda característica.

La representación con matrices en el modelo bivariado fue:

$$\begin{bmatrix} y_1 \\ y_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X_1 & 0 \\ 0 & X_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_1 \\ b_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} Z_1 & 0 \\ 0 & Z_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} u_1 \\ u_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} W_1 \\ W_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} p_1 \\ p_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} e_1 \\ e_2 \end{bmatrix} \quad \text{[Modelo 3]}$$

donde los términos en el modelo son los ya descritos para el modelo 1, pero con los subíndices 1 y 2 representando los dos sistemas de alimentación (confinamiento y pastoreo). Para cada variable analizada, los efectos aleatorios incluidos en los análisis bivariados fueron los determinados previamente en los respectivos casos univariados [**Modelo 3.1**, derivado del modelo convencional (modelo 1); **Modelo 3.2**, derivado del modelo con interacción (modelo 2)].

Criterios para la evaluación de la GA

Para determinar la magnitud de la GA se utilizaron los criterios siguientes:

1. Varianza de la interacción $s \times h$ como proporción de la varianza fenotípica total. Para cada característica, el porcentaje del cociente de la varianza de la interacción sobre el de la varianza fenotípica, se obtuvo a partir de los resultados de utilizar el modelo 2. La prueba de razón de verosimilitudes fue utilizada para evaluar la significancia de la inclusión de la interacción; el modelo 2 representó al modelo completo y el modelo 1 al reducido (Domínguez-Viveros *et al.*, 2003).

2. Correlación genética en los análisis bivariados. Las correlaciones genéticas (r_g) obtenidas en los análisis de los modelo 3.1 y 3.2 para cada variable, fueron los indicadores de la magnitud de la interacción genotipo por ambiente, donde $r_g < 1$ indicó la presencia de la GA. La prueba de razón de verosimilitudes se usó para probar si la r_g entre los dos sistemas fue menor que uno (Robert *et al.*, 1995). La verosimilitud con correlación genética igual a uno se obtuvo al encontrar el valor máximo dada esta restricción (modelo reducido) además se obtuvo la verosimilitud del modelo evaluado sin esta restricción

(modelo completo) y las diferencias en 2xlog de verosimilitud se usaron para probar el resultado mediante una prueba de ji-cuadrada con un grado de libertad.

3. Correlación entre los valores genéticos predichos de los análisis bivariados. Los estimadores de las correlaciones producto-momento de Pearson y de rango de Spearman (SAS, 2002) entre los valores genéticos predichos de los animales obtenidos con los modelos 3.1 y 3.2 para los valores con la “característica” 1 (confinamiento) y la 2 (pastoreo), se usaron para determinar la magnitud de la GA en la jerarquización de los valores genéticos predichos de todos los animales provenientes de la evaluación en confinamiento y pastoreo. Adicionalmente, para determinar el impacto en la jerarquización de los animales de mayor uso en los dos ambientes, este criterio se utilizó sólo con los sementales, y con los sementales con progenie en los dos ambientes. En este estudio no se publicaron las correlaciones de rango, debido a que los estimadores fueron prácticamente los mismos que sus respectivos estimadores de correlaciones producto-momento, con pequeñas variaciones para sólo algunos de los estimadores y sin patrón de cambio definido.

4. Coincidencia entre los valores genéticos de los sementales superiores. Para determinar la importancia en la jerarquización de los animales de mayor impacto en el mejoramiento genético, la frecuencia de coincidencia (FC) se utilizó como un indicador de cambios en la jerarquización de animales superiores. En este trabajo la FC fue calculada para los 100 sementales con valores genéticos más altos obtenidos en los análisis para confinamiento y pastoreo, en los dos ambientes (modelos 3.1 y 3.2).

3.3 Resultados y discusión

Varianza de la interacción s $\times$ hae

En el Cuadro 3.2 se muestran los estimadores de heredabilidad y de componentes de (co)varianzas para el modelo convencional (modelo 1) y el que

incluyó la interacción s×hae (modelo 2). Para todas las variables estudiadas, la inclusión del efecto aleatorio de la interacción s×hae explicó ($p<0.05$) mejor la variabilidad entre registros. Con el modelo que incluyó la interacción se determinaron proporciones de $\sigma^2_{s \times hae}$ sobre la varianza fenotípica (c^2), de 5.7, 5.1, 6.8, 6.4 y 34.8% para PL, PG, PP, %G y %P, respectivamente. Con excepción de la c^2 para %P, las demás proporciones estuvieron dentro del rango (1 a 7%) de las estimadas en otros estudios para la interacción semental × hato o semental × hato-año-estación en bovinos lecheros (Tong *et al.*, 1977; Meyer, 1987; Banos y Shook, 1990; Araújo *et al.*, 2001; Calus *et al.*, 2002; Vargas y Gamboa, 2008).

Cuadro 3.2. Estimadores de las varianzas de efectos genéticos directos (σ^2_u), ambiente permanente (σ^2_p), interacción s×hae (σ^2_t) y residuales (σ^2_e), y heredabilidades (h^2); con el uso del modelo convencional (1) y el modelo con interacción (2).

Modelo /Variable	σ_u^2	σ_p^2	σ_t^2	σ_e^2	h^{2^z}
1/ Producción de leche	43.012	25.324		116.321	0.23 _(0.03)
1/ Producción de grasa	501.632	455.608		3129.342	0.12 _(0.03)
1/ Producción de proteína	331.855	273.175		2481.935	0.11 _(0.03)
1/ Porcentaje de grasa	0.058			0.212	0.22 _(0.02)
1/ Porcentaje de proteína	0.048			0.149	0.24 _(0.02)
2/ Producción de leche	44.065	25.337	10.577*	106.307	0.24 _(0.03)
2/ Producción de grasa	507.838	447.810	211.443*	2938.816	0.12 _(0.03)
2/ Producción de proteína	338.314	271.715	212.884*	2289.230	0.11 _(0.03)
2/ Porcentaje de grasa	0.056		0.017*	0.194	0.21 _(0.03)
2/ Porcentaje de proteína	0.049		0.069*	0.080	0.25 _(0.02)

* La inclusión del efecto fue importante ($p<0.05$) según la prueba de razón de verosimilitudes.

^z Error estándar entre paréntesis.

Los estimadores de c^2 obtenidos en este estudio, sugieren que el no considerar la interacción podría sesgar la predicción de los valores genéticos y reducir la efectividad de la selección (Banos y Shook, 1990; Calus *et al.*, 2002), e indica que posiblemente los sementales podrían jerarquizarse diferente en ambientes distintos. Por tanto, la inclusión de esta interacción en el modelo convencional podría parcialmente considerar la posible GA, como un factor de ajuste para

varianzas heterogéneas entre subclases hatos-año-estación. En un estudio de simulación, Carneiro *et al.* (2006) mostró que la heterogeneidad en las medias genéticas entre hatos, afecta considerablemente la estimación de la exactitud de los valores genéticos predichos.

Jeyaruban *et al.* (2009) mencionaron que una interacción semental $\times$ hato puede resultar importante, cuando la progenie de sementales dentro de un hato tiene más alto parecido que su progenie en otro hato, debido a tratamiento preferencial. En este estudio, aproximadamente 1/3 de los sementales tuvieron progenie en producción en los dos sistemas de alimentación (Cuadro 3.1). Banos y Shook (1990) mencionaron que no incluir una interacción importante semental $\times$ hato, puede provocar una sobrestimación de la exactitud de los sementales evaluados, aunque los cambios en jerarquización de sementales pueden no afectarse considerablemente, y esos sesgos pueden ser más severos en los valores genéticos de sementales cuyas hijas están produciendo en uno o pocos hatos.

En general, los valores de los estimadores de las varianzas genéticas en el modelo con interacción (2) fueron sólo marginalmente mayores que los obtenidos con el modelo sin interacción (1), mientras que las varianzas residuales fueron sólo marginalmente menores (Cuadro 3.2). Por lo anterior, también las heredabilidades estimadas con ambos modelos difirieron sólo marginalmente (≤ 0.01 entre los respectivos valores con modelo 1 ó 2), lo que sugiere cambios menores en la predicción de valores genéticos con el uso de cualquiera de los dos modelos. Dependiendo de la característica, los estimadores de heredabilidad fluctuaron entre 0.11 y 0.24 para el modelo 1, y entre 0.11 y 0.25 para el modelo 2. Resultados similares fueron obtenidos por Calus *et al.* (2002) para PP de bovinos Holstein, pero con valores mayores en las heredabilidades (0.29 vs 0.32).

Correlación genética en los análisis bivariados

Los estimadores de r_g obtenidos de análisis bivariados, con el uso de los modelos convencional (3.1) o con interacción (3.2), oscilaron entre 0.45 y 0.77 para las características estudiadas (excluyendo %G, donde el estimador se encontró fuera del espacio muestral), y fueron diferentes ($p < 0.05$) de la unidad (Cuadro 3.3). Lo anterior sugiere que la jerarquización de los animales podría depender del ambiente donde produjeron sus hijas; y confirma el tipo de GA detectado al utilizar el criterio de la inclusión del efecto aleatorio de la interacción ($s \times hae$, modelo 2), aunque esto último explicaría sólo parcialmente la interacción genotipo por sistema de manejo, dadas las diferencias marginales de las r_g .

Cuadro 3.3. Estimadores de heredabilidad (en la diagonal) y correlación genética (arriba de la diagonal), para cada variable estudiada de los sistemas de producción en confinamiento y pastoreo, mediante el uso de los modelos bivariados (modelo 3.1, entre paréntesis modelo 3.2).

Variable	Confinamiento	Pastoreo
Producción de leche	0.27 (0.27)	0.76 (0.77)* 0.15 (0.17)
Producción de grasa	0.15 (0.15)	0.45 (0.50)* 0.13 (0.12)
Producción de proteína	0.12 (0.12)	0.60 (0.60)* 0.13 (0.13)
Porcentaje de grasa	0.27 (0.27)	1.00 (1.00) ^z 0.15 (0.15)
Porcentaje de proteína	0.31 (0.31)	0.65 (0.64)* 0.17 (0.18)

* Coeficiente diferente de la unidad ($p < 0.05$).

^z Estimador fuera del espacio muestral.

Con base en estudios recientes que cuantifican la GA para leche y sus componentes en bovinos Holstein en confinamiento y pastoreo, los valores de r_g han sido variables, aunque la mayoría mayores que 0.8 (estimadores de $r_g < 0.8$ son indicadores de GA con importancia práctica; Robertson, 1959). En sistemas

de producción canadienses (Boettcher *et al.*, 2003) y de los EE. UU. (Weigel *et al.*, 1999) se estimaron valores mayores de 0.88 para PL, PG y PP, por lo que concluyeron que GA no fue importante para estos sistemas de alimentación. Fahey *et al.* (2007) estimaron r_g entre 0.85 y 0.93 para PL, PG y PP en hatos con alta producción; sin embargo, en hatos de baja producción, para PL fluctuaron entre 0.25 y 0.79, y para PP entre 0.80 y 0.83; resultados similares a los reportados por Kearney *et al.* (2004b), pero con mayores valores de r_g . En ambos estudios, los autores concluyeron que la presencia de GA ocurrió sólo para algunas variables y en condiciones de baja producción. Weigel *et al.* (2001) reportaron r_g de 0.91 a 0.96 entre países con sistemas de producción basados en alimentación de animales en confinamiento o entre países con sistemas de producción basados en pastoreo; sin embargo, entre países basados en confinamiento y en pastoreo, los valores fluctuaron entre 0.80 y 0.90, por lo que concluyeron que en algunos casos no es clara la ausencia de GA.

En general, los estimadores de correlaciones genéticas entre confinamiento y pastoreo obtenidos en otros estudios son superiores a los del presente estudio. Algunos factores que pudieran explicar estas diferencias son: 1) el número y estructura de la población en estudio (Jorjani *et al.*, 2005); los estimadores de r_g dependen del número efectivo de hijas por semental, por lo que errores de muestreo pueden causar sesgos en su estimación (Banos y Shook, 1990); el número de lactancias consideradas en este estudio representan del 2 al 50% de las usadas en los otros estudios, mientras que el número promedio de hijas en los sementales con progenie en los dos ambientes fue 21.6; 2) las diferencias en los niveles de producción por vaca entre confinamiento y pastoreo (Boettcher *et al.*, 2003); en este estudio las vacas en confinamiento produjeron 64% más leche que las de pastoreo (Cuadro 3.1), mientras que en los otros estudios la superioridad de confinamiento sobre pastoreo osciló entre 6 y 16%, por lo que se puede inferir que los sistemas de alimentación considerados en otros países no son tan diferentes como los del presente estudio; 3) el modelo utilizado en la estimación de las correlaciones genéticas; en este estudio se utilizó el modelo

animal, mientras que en los otros estudios se usó el modelo de semental; Schaeffer (2001) mostró que la utilización del modelo animal provoca mayores cambios en la jerarquización de animales que el modelo de semental, especialmente para las vacas; 4) la expresión de los genes es particularmente diferente en ambientes muy contrastantes; para este estudio la mayoría de los hatos en pastoreo sólo practica el confinamiento en 3 ó 4 meses del año, mientras que para los otros estudios en 5 ó 6 meses del año se tiene un manejo similar en ambos sistemas; y 5) el número de lactancias utilizadas; tanto en el presente estudio como en los demás mencionados anteriormente, se utilizaron varias lactancias; sin embargo, Lofgren *et al.* (1983) mostraron que el desecho de animales reduce la correlación para evaluaciones genéticas de sementales en PL, por lo que para evitar este problema en algunas investigaciones sólo se utilizan las primeras lactancias.

Con excepción de PP, las heredabilidades estimadas en confinamiento fueron mayores que las de pastoreo (estimadores mayores de 0.02 a 0.14, modelo 3.1) en las demás variables estudiadas (Cuadro 3.3) resultados similares a los obtenidos en otros estudios (Weigel *et al.*, 1999; Boettcher *et al.*, 2003; Kearney *et al.*, 2004a; Fahey *et al.*, 2007). Las mayores heredabilidades provenientes de confinamiento que de pastoreo (para los modelos 3.1 ó 3.2) se debieron principalmente a las mayores varianzas genéticas aditivas, ya que los estimadores obtenidos en confinamiento fueron de 1.53 a 4.03 veces los de pastoreo (dependiendo de la característica). Así mismo, las varianzas de residuales en confinamiento para variables de producción (PL, PG y PP) también fueron mayores que las de pastoreo, pero los estimadores para confinamiento sólo fueron de 1.08 a 2.29 veces las de pastoreo; por el contrario, para las variables de porcentaje (%G y %P) la situación fue la opuesta, ya que los residuales en pastoreo fueron de 1.19 y 1.43 veces los de confinamiento. Estos patrones de comportamiento en los estimadores de varianza coinciden con los valores fenotípicos mayores para confinamiento que en pastoreo (medias y desviaciones estándar) para PL, PG y PP, y similares para %G y %P (Cuadro 3.1).

Como consecuencia de las diferencias en patrones de los estimadores de (co)varianzas y heredabilidades para confinamiento y pastoreo, las medias y desviaciones estándar de los valores genéticos predichos fueron mayores para confinamiento que para pastoreo; similar a lo reportado por Boettcher *et al.* (2003) quienes atribuyeron a un efecto de escala los mayores valores genéticos predichos en confinamiento. Carabaño *et al.* (1989) mencionaron que se espera un efecto de escala cuando se tienen diferencias en varianzas genéticas para dos ambientes. Al respecto, Hammami *et al.* (2008) concluyeron que las diferencias en varianzas genéticas aditivas para PL entre vacas Holstein de Luxemburgo y Túnez, provocaron un efecto de escala y generaron GA.

Las metodologías convencionales para la evaluación genética de animales suponen homogeneidad de varianzas; sin embargo, es poco frecuente que esto ocurra con datos de campo; para la mayoría de las características biológicas, la varianza está en función de la media: a medida que la media incrementa, también incrementa la varianza (Fahey *et al.*, 2007). Boldman y Freeman (1990) mencionaron que los sementales con mayores porcentajes de sus hijas en hatos con mayores varianzas podrían ser sobrevaluados. Boettcher *et al.* (2003) determinaron mayores valores en los estimadores de heredabilidad para los hatos en confinamiento que para los de pastoreo, y sugirieron que las diferencias genéticas entre animales fueron expresadas en mayor grado por los hatos manejados en confinamiento. Esta diferencia, posiblemente, es el resultado de una expresión más completa del potencial genético verdadero en el mejor ambiente (Hill *et al.*, 1983, Cerón-Muñoz *et al.*, 2004). Aunque el “mejor” ambiente es discutible, ya que según Boettcher *et al.* (2003), en sistemas de confinamiento las “vacas ideales” son las que producen más leche con entradas de energía máximas; mientras que en sistemas basados en pastoreo, los genotipos óptimos son los que producen niveles de leche altos o moderados con entradas limitadas de energía.

Correlación entre los valores genéticos predichos de los análisis bivariados

En el Cuadro 3.4 se muestran los estimadores de correlaciones producto-momento entre los valores genéticos predichos con los análisis bivariados (modelos 3.1 y 3.2) de confinamiento y pastoreo. El adicionar la interacción (s×hae, modelo 3.2) sólo se reflejó en cambios relativamente importantes respecto al modelo sin interacción (modelo 3.1) para la variable PG, mientras que para las demás variables los valores fueron muy similares. Los cambios en dirección fueron los esperados, pero su magnitud fue pequeña.

Cuadro 3.4. Estimadores de correlación producto-momento entre los valores genéticos predichos con los análisis bivariados (modelo 3.1, entre paréntesis modelo 3.2), para todos los animales del pedigrí (r_{VGA}), para todos los sementales (r_{VGS}) y para sementales con progenie en los dos ambientes (r_{VGSP}), provenientes de evaluaciones en confinamiento y pastoreo.

Variable	r_{VGA}	r_{VGS}	r_{VGSP}
Producción de leche	0.96 (0.96)	0.96 (0.96)	0.95 (0.95)
Producción de grasa	0.78 (0.78)	0.78 (0.83)	0.78 (0.81)
Producción de proteína	0.88 (0.88)	0.88 (0.88)	0.86 (0.86)
Porcentaje de grasa ^z	1.00 (1.00)	1.00 (1.00)	1.00 (1.00)
Porcentaje de proteína	0.89 (0.89)	0.96 (0.96)	0.84 (0.83)

^zEstimadores fuera del espacio muestral.

Considerando que los estimadores de $r_g < 0.8$ son indicadores de GA con importancia práctica (Robertson, 1959) las estimaciones de correlaciones entre valores genéticos en los dos ambientes para PL, PP y %G en todos los animales, los sementales o los sementales con progenie en los dos ambientes ($r_{VG} > 0.83$), sugieren que los animales evaluados fueron jerarquizados de manera similar utilizando los registros de sus hijas en confinamiento o pastoreo. Por tanto, la GA por cambios en la jerarquización de animales es menos probable para estas características, particularmente más definitivo en el caso de la variable prioritaria PL. En el caso de PG, los valores alrededor de 0.8

sugieren la posible GA con cambios en la jerarquización de animales en función del ambiente, lo que pudo haber ocurrido parcialmente porque esta característica se calcula con %G y PL, por tanto, puede estar sujeta a errores de medición en ambas (Carabaño *et al.*, 1990) o por inconsistencias en la calidad del alimento cosechado en pastoreo a través del año (Weigel *et al.*, 1999). La razón de las diferencias en los estimadores y las dificultades de estimación en PG y %G no son claras.

Los estimadores de correlaciones entre valores genéticos predichos con el modelo convencional (1) y los provenientes de los análisis bivariados en confinamiento o pastoreo (modelos 3.1 y 3.2) para las variables estudiadas en todos los animales, los sementales, y los sementales con progenie en los dos ambientes, fluctuaron entre 0.95 y 1.00 para convencional-confinamiento, y entre 0.83 y 0.97 para convencional-pastoreo. Lo anterior, sugiere que las diferencias genéticas entre animales se expresaron en mayor grado para los hatos manejados en confinamiento, posiblemente debido en forma parcial a la mayor contribución de registros en confinamiento para la evaluación genética nacional (Cuadro 3.1). Por otro lado, estos estimadores altos de las correlaciones, indican que los valores genéticos predichos con el modelo convencional podrían usarse con relativa confianza en ambos sistemas de alimentación; por tanto no parecen justificarse análisis nacionales separados para estos sistemas.

Para ejemplificar la posible presencia de GA y los cambios en jerarquización de los valores genéticos predichos con los análisis bivariados con registros de confinamiento o pastoreo (modelo 3.1) y en los análisis convencionales (modelo 1), en las Figuras 3.1 y 3.2 se muestran gráficamente dichos valores, para las características más contrastantes (PL y PG) en términos de la posible GA de los mismos cinco sementales con progenie en los dos ambientes y escogidos aleatoriamente.

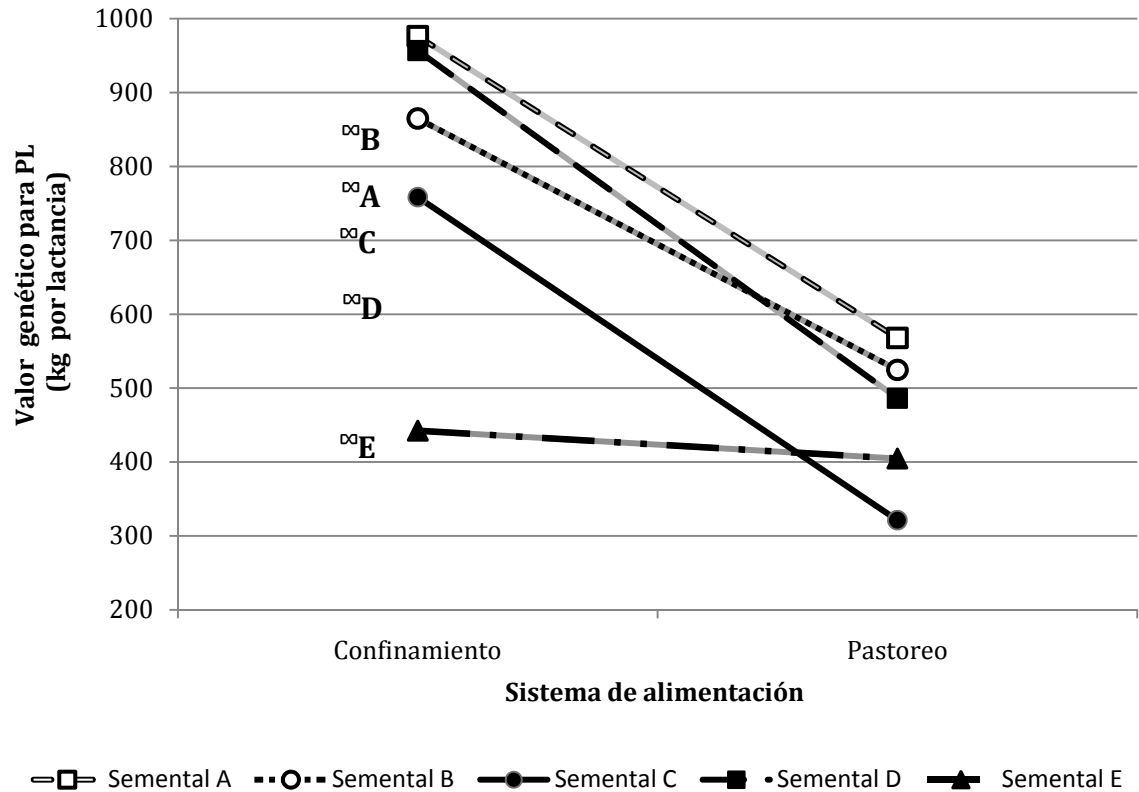


Figura 3.1. Valores genéticos predichos de cinco sementales con progenie en confinamiento y pastoreo, evaluados con análisis bivariados para producción de leche (PL), y su referencia con lo obtenido del modelo convencional ∞ .

Para el caso de menor posible GA (PL, Figura 3.1), se pueden notar los cambios de magnitud pequeña en la jerarquización de los sementales y la clara tendencia a tener menores valores en pastoreo, indicando prácticamente los cambios por efecto de escala. Por el contrario, para el caso de mayor posible GA (PG, Figura 3.2), se pueden observar cambios de mayor magnitud tanto por efecto de escala como por la jerarquización de los animales en los dos ambientes. Así mismo, en ambos casos (PL y PG) se puede confirmar la mayor semejanza entre los valores genéticos predichos con el modelo convencional y los obtenidos de confinamiento.

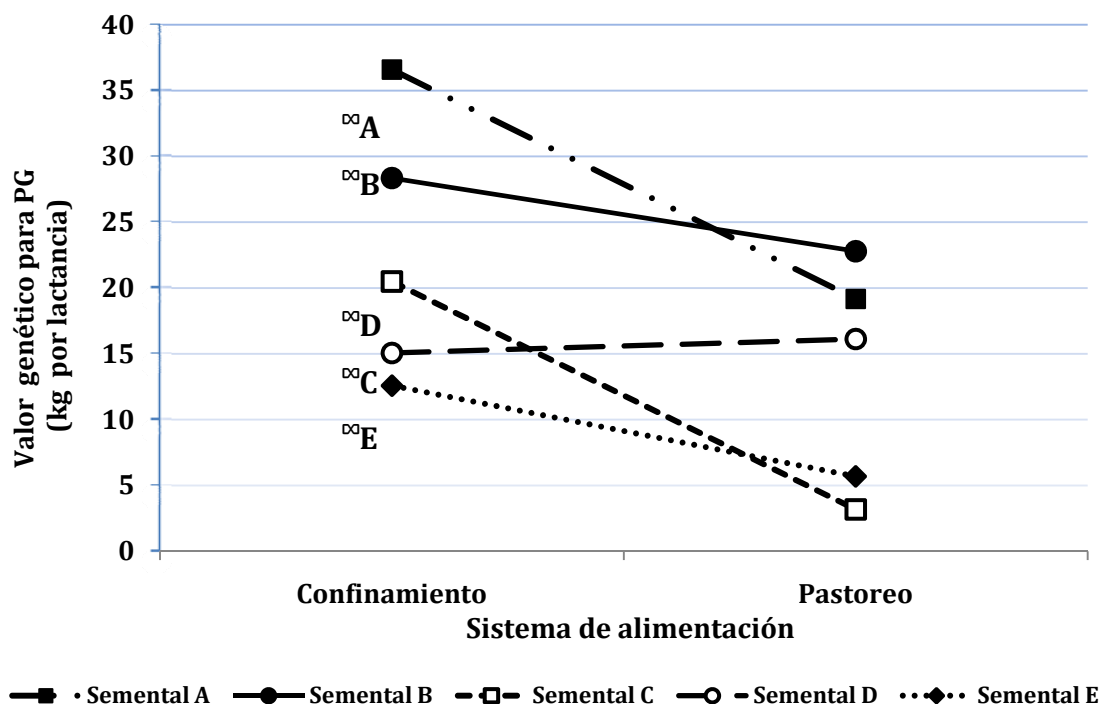


Figura 3.2. Valores genéticos predichos de cinco sementales con progenie en confinamiento y pastoreo, evaluados con análisis bivariados para producción de grasa (PG), y su referencia con lo obtenido del modelo convencional[∞].

Coincidencia entre los valores genéticos de los sementales superiores

En el Cuadro 3.5 se muestran las frecuencias de coincidencia entre los sementales comunes dentro de los 100 superiores en confinamiento y pastoreo (FC_{CP}). Las diferencias entre usar el modelo bivariado sin y con interacción (modelos 3.1 y 3.2) fueron de magnitud pequeña, por lo que sólo se reportan los estimadores obtenidos con el análisis convencional sin interacción $s \times hae$ (modelo 3.1). Las FC_{CP} variaron entre 0.70 y 0.86, sugiriendo cambios moderados en la magnitud de la jerarquización de los sementales superiores para PL y PP, y cambios de magnitud considerable para PG y PP. Dichos cambios eran de esperarse de acuerdo con lo reportado por Mulder *et al.* (2004) en relación con la observación más probable de cambios en jerarquización de animales, para los sementales superiores.

En el Cuadro 3.5 también se muestran las frecuencias de coincidencia (FC) entre los valores genéticos predichos con el análisis convencional y los de confinamiento (FC_{TC}), y entre los del convencional y los de pastoreo (FC_{TP}). Los valores altos para ambos indicadores en las variables estudiadas ($FC > 0.76$) confirman la semejanza práctica de los valores genéticos obtenidos de análisis separados de confinamiento y pastoreo, y los predichos con el análisis conjunto convencional. Los resultados también confirman la mayor semejanza convencional-confinamiento que convencional-pastoreo.

Cuadro 3.5. Frecuencias de coincidencia (FC) entre sementales comunes dentro de los 100 con valores genéticos superiores, para las combinaciones^z, confinamiento-pastoreo (FC_{CP}), convencional-confinamiento (FC_{TC}) y convencional-pastoreo (FC_{TP}).

VARIABLE	FC_{CP}	FC_{TC}	FC_{TP}
Producción de leche	0.86	0.98	0.87
Producción de grasa	0.72	0.91	0.81
Producción de proteína	0.70	0.92	0.76
Porcentaje de grasa ^y	1.00	1.00	1.00
Porcentaje de proteína	0.84	0.90	0.88

^z Valores genéticos de confinamiento y pastoreo proviene de los análisis bivariados sin interacción $s \times hae$ (modelo 3.1), y los convencionales se refiere a los predichos con el análisis tradicional univariado (modelo 1).

^y Estimadores fuera del espacio muestral.

Discusión general

El uso del criterio de la inclusión de la interacción $s \times hae$ al modelo convencional, sugiere una posible GA para la población en estudio. Los resultados obtenidos al incluir esta interacción, indican la posible necesidad de incorporarla en los modelos para la evaluación genética nacional de bovinos Jersey en México, para reducir los efectos semental $\times$ ambiente particulares a cualquier grupo contemporáneo (GC) y para considerar la distribución de la progenie de sementales a través de GC en la estimación de sus exactitudes. Sin embargo, su ventaja es sólo marginal en la jerarquización de animales, y

por tanto es sólo una explicación parcial a la presencia de una posible interacción entre los genotipos y los sistemas de alimentación estudiados.

Considerando el criterio de los estimadores de r_g , los resultados de este estudio sugieren la presencia de GA entre confinamiento y pastoreo (r_g de 0.45 a 0.77), para PL, PG, PP y %P; sin embargo, se requiere una mayor y mejor base de datos para tener conclusiones definitivas, particularmente en el caso de PL, la cual puede considerarse la variable principal, y de %G, la cual no pudo estimarse con precisión.

Los resultados en patrones de (co)varianzas, heredabilidades y valores genéticos predichos en confinamiento y pastoreo (varianzas genéticas aditivas y fenotípicas, heredabilidades y promedio de valores genéticos, mayores en confinamiento que en pastoreo) sugieren la posible heterogeneidad de varianzas en los datos provenientes de confinamiento y pastoreo, y GA por posibles efectos de escala en las varianzas. Hill (1984) sugirió que cuando se ignora la heterogeneidad de varianzas, se puede provocar la selección de una mayor proporción de animales provenientes de los hatos con mayor variabilidad, lo que resulta en disminución de la respuesta a la selección y del mejoramiento genético a largo plazo. Lo anterior indica que se requiere investigación futura relacionada con el ajuste de varianzas heterogéneas de registros en confinamiento y pastoreo, y considerar la posibilidad de incluir diferentes varianzas a través de ambientes.

En general, para las variables estudiadas utilizando el criterio de correlaciones entre los valores genéticos de animales evaluados en confinamiento o pastoreo (r_{VG} de 0.84 a 0.96 para PL, PP y %P, y de 0.78 a 0.83 para PG) sugiere algunos cambios en la jerarquización de animales con evaluaciones basadas en registros provenientes de hijas en confinamiento o pastoreo; sin embargo, estos resultados parecen no justificar análisis nacionales separados, particularmente esto fue más evidente en PL. La semejanza entre los valores genéticos predichos con la forma convencional y los obtenidos con información de registros de confinamiento fue mayor que entre la convencional y de pastoreo,

indicando que el problema de utilizar los valores genéticos obtenidos nacionalmente puede ser más severa para los criadores de hatos en sistemas de pastoreo que para los de confinamiento.

En general, los valores de magnitud baja en las FC entre los valores genéticos de sementales superiores en confinamiento y pastoreo (0.70 a 0.86) sugieren cambios importantes en la jerarquización de los animales que más impacto deberían tener en el progreso genético de esta población; por tanto, debe tenerse especial consideración de la posible GA para estos animales. Para PL y PP se esperarían cambios en la jerarquización de magnitud moderada; sin embargo, para PG y PP se esperarían cambios de magnitud considerable.

Los resultados de este estudio considerando los criterios utilizados para la determinación de la magnitud de la GA, sugieren que las causas principales de GA entre confinamiento y pastoreo, posiblemente sean más las diferencias de escalas en los registros productivos que generan diferencias en las varianzas y en los valores genéticos de los animales, que cambios significativos prácticos en la jerarquización de animales. Para PL las evidencias indican que en los hatos de confinamiento o pastoreo, se puede utilizar con relativa confianza los valores genéticos provenientes de la evaluación nacional. Para las variables relacionadas con componentes de la leche, posiblemente se requiera el acopio de mayor y mejor información, con el propósito de establecer recomendaciones definitivas; pero dado que la GA parece ser no demasiado severa en la jerarquización de animales y que probablemente la mayor producción *per se* no sea el principal propósito de hatos en pastoreo, se sugiere usar cuidadosamente los resultados de la evaluación genética nacional.

Robertson (1959) estableció que los estimadores de $r_g < 0.8$ son indicadores de GA con importancia práctica, lo que ha sido citado en muchos de los estudios relacionados con esta área (Meyer, 1995; Valencia *et al.*, 2008; Jeyaruban *et al.*, 2009); sin embargo, dada la variedad y complejidad de situaciones específicas, se han utilizado otras formas de determinar su importancia práctica. En este estudio, los criterios específicos para su determinación incluyeron los

indicadores: 1) correlación genética, 2) correlación entre valores genéticos, y 3) frecuencia de coincidencia en jerarquización de animales superiores. Debido a que el uso de una u otra alternativa generó resultados diferentes, una manera de conjuntarlas es considerar su evaluación por separado y ponderarlas por su importancia práctica. Así, para este estudio se propone la clasificación arbitraria en las categorías siguientes: valores en el indicador ≥ 0.90 se traduce en una clara no GA, de 0.85 a 0.89 significa una probable no GA, de 0.80 a 0.84 en una no clara pero posible GA, de 0.75 a 0.79 en una probable GA, y ≤ 0.74 se considera una clara GA. Para conjuntar los resultados considerando los tres indicadores y facilitar su interpretación conjunta, estas cinco categorías fueron transformadas a una escala ordinal, dándoles valores de 1, 2, 3, 4 y 5, respectivamente. Para la obtención del conteo final, dado el impacto en su utilización práctica, la correlación entre valores genéticos fue ponderada como el doble de las demás. Los resultados de su aplicación a este estudio se muestran en el Cuadro 3.6.

Cuadro 3.6. Evaluación conjunta (promedio ponderado = MP) de la interacción genotipo por sistema de alimentación (GA), utilizando los indicadores: correlación genética (r_g), correlación entre los valores genéticos (r_{VG}) y coincidencia en jerarquización de animales superiores (FC).

Variable ^z	Indicadores (entre paréntesis escala ordinal) ^y			MP ^w
	r_g	r_{VG} ^x	FC	
PL	0.76 (4)	0.96 (1)	0.86 (2)	2.0
PG	0.45 (5)	0.78 (4)	0.72 (5)	4.5
PP	0.60 (5)	0.88 (2)	0.70 (5)	3.5
%P	0.65 (5)	0.89 (2)	0.84 (3)	3.0

^z PL = producción de leche, PG = producción de grasa, PP = producción de proteína y %P = porcentaje de proteína (porcentaje de grasa no fue estimable).

^y Entre paréntesis valoración en escala ordinal con las categorías siguientes: 1 = indicador ≥ 0.90 (clara no GA), 2 = indicador entre 0.85 y 0.89 (probable no GA), 3 = indicador entre 0.80 y 0.84 (no clara, pero posible GA), 4 = indicador entre 0.75 y 0.79 (probable GA), y 5 = indicador ≤ 0.74 (clara GA).

^x Corresponde al promedio de los estimados con todos los animales, los sementales y los sementales con progenie de los dos ambientes.

^w Promedio ponderado de los tres indicadores en su escala ordinal (ponderación r_g = FC = 0.25, y r_{VG} = 0.50).

Para PL el promedio ponderado de los tres indicadores (2.0) sugirió que es probable que no exista una GA de importancia práctica, por lo que cabría esperar que no hubiera cambios importantes en la jerarquización de animales en los ambientes considerados, mientras que para PP el valor obtenido de los tres indicadores (3.0), aunque no claramente, indicó que es posible que haya interacción; por el contrario, el promedio ponderado de los indicadores para PG (4.5), indicó que es probable que exista interacción de magnitud considerable, mientras que el valor para PP (3.5), aunque no claramente, sugiere que es probable que también exista la interacción.

En general, se requiere de mayor información e investigación dirigida a beneficiar criadores de hatos en pastoreo, para maximizar la utilidad y eficiencia en el uso del sistema de alimentación. La posible generalización de los resultados de este estudio para otros países con sistemas de alimentación similares, podría requerir el considerar la magnitud de las diferencias entre los ambientes específicos. Al respecto, Weigel *et al.* (2001) mencionaron que las bajas estimaciones de GA pueden reflejar diferencias reales entre los sistemas de producción, o pueden simplemente reflejar falta de información debido a la pobre conectividad genética entre ambientes. El manejo de animales en pastoreo es una práctica realizada cada vez por un mayor número de productores lecheros (Weigel *et al.*, 1999), por tanto, de especial importancia es considerar estos sistemas para la evaluación genética más adecuada de sus animales.

3.4 Conclusiones

La determinación de la presencia y magnitud de la interacción genotipo por sistema de alimentación (confinamiento y pastoreo) en la evaluación genética de bovinos Jersey en México, dependió de la característica estudiada y del criterio de estimación utilizado. Para producción de leche es probable que no exista interacción, mientras que para producción y porcentaje de proteína, aunque no claramente, es posible que haya interacción; por el contrario, para

producción de grasa es probable que exista interacción de magnitud considerable.

Las diferencias de escalas para confinamiento y pastoreo, en términos de registros productivos, varianzas y valores genéticos, parecen ser la causa principal de las posibles interacciones detectadas entre los genotipos y ambientes, más que los cambios prácticos en la jerarquización de los animales, por lo que no se justifican análisis nacionales separados para los dos sistemas de alimentación estudiados. Se recomienda investigación futura relacionada con el ajuste de varianzas heterogéneas de registros en confinamiento y pastoreo, y considerar la posibilidad de incluir diferentes varianzas a través de ambientes.

3.5 Literatura citada

- Araújo, C. V., R. A. Torres, C. N. Costa, P. S. Lopes, C. S. Pereira, R. F. Euclydes, y R. A. T. Filho. 2001. Interação reprodutor x rebanho na produção de leite da raça holandesa no Brasil. *Revista Brasileira de Zootecnia* 30(3): 992-999.
- Banos, G., and G. E. Shook. 1990. Genotype by environment interaction and genetic correlations among parities for somatic cell count and milk yield. *Journal of Dairy Science* 73: 2563-2573.
- Boettcher, P. J., J. Fatehi, and M. M. Schutz. 2003. Genotype x environment interactions in conventional versus pasture-based dairies in Canada. *Journal of Dairy Science* 86: 383-389.
- Boldman, K. G., and A. E. Freeman. 1990. Adjustment for heterogeneity of variances by herd production level in dairy cow and sire evaluation. *Journal of Dairy Science* 73: 503-512.
- Boldman, K. G., L. A. Kriese, L. D. Van Vleck, C. P. Van Tassell, and S. D. Kachman. 1995. A manual for use of MTDFREML. A set of programs to obtain estimates of variances and covariances (Draft). USDA, ARS 114 p.
- Calus, M. P., A. F. Groen, and G. de Jong. 2002. Genotype x environment interaction for protein yield in dutch dairy cattle as quantified by different models. *Journal of Dairy Science* 85: 3115-3123.
- Carabaño, M. J., L. D. Van Vleck, and G. R. Wiggans. 1989. Estimation of genetic parameters for milk and fat yields of dairy cattle in Spain and the United States. *Journal of Dairy Science* 72: 3013-3022.
- Carabaño, M. J., K. M. Wade, and L. D. Van Vleck. 1990. Genotype by environment interactions for milk and fat production across regions of the United States. *Journal of Dairy Science* 73: 173-180.

- Carneiro, A. P. S., R. A. Torres, P. S. Lopes, R. F. Euclides, P. L. S. Carneiro, y E. E. Cunha. 2006. Erros na classificação de touros, vacas e touros jovens genéticamente superiores avaliados na presença de heterogeneidade. *Revista Brasileira de Zootecnia* 35(5): 1907-1914.
- Cerón-Muñoz, M. F., H. Tonhati, C. Costa, y F. Benavides. 2001. Interacción genotipo-ambiente en ganado Holstein colombiano. *Archivos latinoamericanos en Producción Animal* 9(2): 74-78.
- Cerón-Muñoz, M. F., H. Tonhati, C. Costa, D. Rojas-Sarmiento, and D. M. Echeverri. 2004. Factors that cause genotype by environment interaction and use of a multiple-trait herd-cluster model for milk yield of Holstein cattle from Brazil and Colombia. *Journal of Dairy Science* 87: 2687–2692.
- Domínguez-Viveros, J., R. Núñez-Domínguez, R. Ramírez-Valverde y A. Ruíz-Flores. 2003. Evaluación genética de variables de crecimiento en bovinos Tropicarne: I. Selección de modelos. *Agrociencia* 37: 227-239.
- Fahey, A. G., M. M. Schutz, D. L. Lofgren, A. P. Schinckel, and T. S. Stewart. 2007. Genotype by environment interaction for production traits while accounting for heteroscedasticity. *Journal of Dairy Science* 90: 3889–3899.
- Hammami, H., B. Rekik, H. Soyeurt, C. Bastin, J. Stoll, and N. Gengler. 2008. Genotype $\times$ environment interaction for milk yield in Holsteins using Luxembourg and Tunisian populations. *Journal of Dairy Science* 91: 3661–3671.
- Hill, W. G., M. R. Edwards, and R. Thompson. 1983. Heritability of milk yield and composition at different levels and variability of production. *Animal Production* 36: 59–68.
- Hill, W. G. 1984. On selection among groups with heterogeneous variance. *Animal Production* 39: 473–477.
- Jeyaruban, M. G., D. J. Johnston, and H. U. Graser. 2009. Estimation of genotype $\times$ environment interactions for growth, fatness and reproductive traits in Australian Angus cattle. *Animal Production Science* 49: 1–8.
- Jorjani, H., U. Emanuelson, and W. F. Fikse. 2005. Data subsetting strategies for estimation of across-country genetic correlations. *Journal of Dairy Science* 88: 1214–1224.
- Kearney, J. F., M. M. Schutz, P. J. Boettcher, and K. A. Weigel. 2004a. Genotype $\times$ environment interaction for grazing versus confinement. I. Production traits. *Journal of Dairy Science* 87: 501–509.
- Kearney, J. F., M. M. Schutz, and P. J. Boettcher. 2004b. Genotype $\times$ environment interaction for grazing vs. confinement. II. Health and Reproduction traits. *Journal of Dairy Science* 87: 510–516.

- Lofgren, D. L., B. G. Casell, H. D. Norman, and B. T. McDaniel. 1983. Effects of culling on sire evaluations by mixed models. *Journal of Dairy Science* 66: 2418-2425.
- Meyer, K. 1987. Estimates of variances due to sire x herd interactions and environmental covariances between paternal half-sibs for first lactation dairy production. *Livestock Production Science* 17: 95-115.
- Meyer, K. 1995. Estimates of genetic parameters and breeding values for New Zealand and Australian Angus cattle. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 46: 1219-1229.
- Mulder, H. A., A. F. Groen, G. de Jong, and P. Bijma. 2004. Genotype by environment interaction for yield and somatic cell score with automatic and conventional milking systems. *Journal of Dairy Science* 87: 1487–1495.
- Núñez D., R., R. Ramírez V., A. Ruiz F., y J. Domínguez V. 2004. Resumen de Evaluaciones Genéticas para Ganado Jersey 2004. Boletín Técnico Departamento de Zootecnia. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 44 p.
- Robert, C., J. L. Foulley, and V. Ducrocq. 1995. Genetic variation of traits measured in several environments. I. Estimation and testing of homogeneous genetic and intra-class correlations between environments. *Genetics Selection Evolution* 27: 111-123.
- Robertson, A. 1959. The sampling variance of the genetic correlation coefficient. *Biometrics* 15: 469-485.
- Roso, V. M., and F. S. Schenkel. 2006. AMC- A computer program to assess the degree of connectedness among contemporary groups. In: *Proceedings the of 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Belo Horizonte, Brazil. August 13-18. Poster 27-26.
- SAS User's Guide: Statistics. 2002. Version 9.1.3 Edition. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- Schaeffer, L. R. 2001. Multiple trait international bull comparisons. *Livestock Production Science* 69: 145–153.
- Stanton, T. L., R. W. Blake, R. L. Quaas, L. D. Van Vleck, and M. J. Carabaño. 1991. Genotype by environment interaction for Holstein milk yield in Colombia, Mexico, and Puerto Rico. *Journal of Dairy Science* 74: 1700-1714.
- Tong, A. K. W., B. W. Kennedy, and J. E. Moxley. 1977. Sire by herd interactions for milk yield and composition traits. *Canadian Journal of Animal Science* 57: 383-388.
- Valencia, M., H. Montaldo, and F. Ruíz. 2008. Interaction between genotype and geographic region for milk production in Mexican Holstein cattle. *Archivos de Zootecnia* 57: 1-7.

- Vargas L. B., y G. Gamboa Z. 2008. Estimación de tendencias genéticas e interacción genotipo x ambiente en ganado lechero de Costa Rica. *Técnica Pecuaria en México* 46(4): 371-386.
- Weigel, K. A., T. Kriegl, and A. L. Pohlman. 1999. Genetic analysis of dairy cattle production traits in a management intensive rotational grazing environment. *Journal of Dairy Science* 82: 191–195.
- Weigel, K. A., R. Rekaya, N. R. Zwald, and W. F. Fikse. 2001. International genetic evaluation of dairy sires using a multiple-trait model with individual animal performance records. *Journal of Dairy Science* 84: 2789-2795.