

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

Departamento de Enseñanza, Investigación y Servicio en
Zootecnia

COMPARACIÓN ENTRE ANÁLISIS UNIVARIADOS Y MULTIVARIADOS EN LA EVALUACIÓN GENÉTICA DE VARIABLES DE CRECIMIENTO PARA POBLACIONES BOVINAS MEXICANAS

TESIS
QUE COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRO EN CIENCIAS EN PRODUCCIÓN ANIMAL

PRESENTA
Octavio César Hernández Álvarez



DIRECCIÓN GENERAL ACADÉMICA
DEPTO. DE SERVICIOS ESCOLARES
OFICINA DE EXÁMENES PROFESIONALES

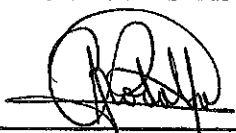
Noviembre de 2005
Chapingo, Estado de México

COMPARACIÓN ENTRE ANÁLISIS UNIVARIADOS Y MULTIVARIADOS EN LA EVALUACIÓN GENÉTICA DE VARIABLES DE CRECIMIENTO PARA POBLACIONES BOVINAS MEXICANAS

Tesis realizada por **Octavio César Hernández Álvarez** bajo la dirección del
Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito
parcial para obtener el grado de:

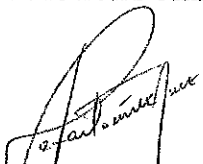
MAESTRO EN CIENCIAS EN PRODUCCIÓN ANIMAL

DIRECTOR:



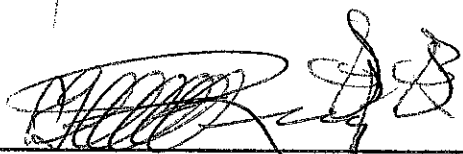
Ph. D. Rodolfo Ramírez Valverde

ASESOR:



Ph. D. Rafael Núñez Domínguez

ASESOR:



Ph. D. Agustín Ruiz Flores

ASESOR:



Ph. D. José Guadalupe García Muñiz

Agradecimientos

A Dios, por los dos grandes regalos que me otorgó, la vida y mi familia.

A mi *Alma Mater*, la Universidad Autónoma Chapingo, especialmente al Posgrado en Producción Animal, por darme la oportunidad para realizar este sueño.

Al Ph. D. Rodolfo Ramírez Valverde, por sus grandes consejos en la dirección de este proyecto, sus conocimientos, su amistad y sobre todo, su tiempo invertido. Sinceramente gracias.

A los Ph. D. Rafael Núñez Domínguez, Agustín Ruíz Flores y José Guadalupe García Muñiz, por su amistad, por la gran cantidad de conocimientos compartidos conmigo y su activa participación en la realización de este trabajo.

Al MC Joel Domínguez Viveros, por su amistad, las sugerencias aportadas para la realización de este trabajo y por todos los conocimientos que me ha proporcionado.

A la Universidad Autónoma Chapingo, por proporcionarme el financiamiento necesario a través de la ayudantía de investigación.

A la Asociación Angus Mexicana y la Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Tropicarne, por facilitar sus registros productivos y genealógicos para la realización de este proyecto.

A las secretarías del Departamento de Zootecnia y Posgrado en Producción Animal, por su amistad y apoyo, en especial a Lupita, Ofelia, Maru, Martha, Blanca, Ángeles y Maria Antonieta.

Datos Biográficos

Datos personales

Nombre	Octavio César Hernández Álvarez
Fecha de Nacimiento	20 de octubre de 1981
Lugar de nacimiento	Misantla, Veracruz
No. Cartilla militar	C-6025500
CURP	HEAO811020HVZRLC08
Profesión	Ingeniero Agrónomo Especialista en Zootecnia
Ced. Profesional	4362307

Desarrollo académico

1996-1999	Preparatoria Agrícola. Universidad Autónoma Chapingo.
1999-2003	Ingeniero Agrónomo Especialista en Zootecnia. Departamento de Zootecnia. Universidad Autónoma Chapingo.
2003-2005	Maestro en Ciencias en Producción Animal. Posgrado en Producción Animal. Universidad Autónoma Chapingo.

Índice

Contenido	Pág.
Agradecimientos.....	ii
Dedicatorias.....	iii
Datos biográficos.....	iv
Índice.....	v
Lista de cuadros.....	vi
INTRODUCCIÓN.....	1
REVISIÓN DE LITERATURA.....	3
Metodologías para la evaluación genética de animales.....	3
Características de los análisis univariados y multivariados.....	8
Ventajas de los análisis multivariados.....	10
Uso de información extra.....	11
Mejoramiento de la exactitud.....	12
Mejora en la estructura de los datos.....	14
Corrección de sesgos por selección.....	15
Selección simultánea de características.....	17
Desventajas de los análisis multivariados.....	18
Uso de parámetros inexactos.....	18
Costos computacionales.....	19
Metodologías de comparación de modelos.....	20
Resultados en la comparación de modelos univariados y multivariados.....	21
Literatura citada.....	27
COMPARACIÓN ENTRE ANÁLISIS UNIVARIADOS Y MULTIVARIADOS EN LA EVALUACIÓN GENÉTICA DE VARIABLES DE CRECIMIENTO PARA POBLACIONES BOVINAS MEXICANAS....	33

Lista de cuadros

Cuadro	Pág.
1. Estadísticos descriptivos para pesos al nacimiento (PN), al destete (PD) y al año (PA) en las razas de ganado estudiadas.....	39
2. Heredabilidades directas (h^2_d) y maternas (h^2_m) estimadas mediante análisis univariados o multivariados en las razas estudiadas, para pesos al nacimiento (PN), al destete (PD) y al año (PA).....	44
3. Promedios de correlaciones entre valores genéticos predichos obtenidos de pares de muestras usando validación cruzada, para leche (L), y los pesos al nacimiento (PN), al destete (PD) y al año (PA), en los diferentes análisis dentro de raza.....	46
4. Promedios de exactitudes para leche (L), y los pesos al nacimiento (PN), al destete (PD) y al año (PA) en los diferentes análisis dentro de raza.....	48
5. Correlaciones entre valores genéticos predichos de la mejor alternativa de análisis con las alternativas de análisis adicionales en las razas estudiadas, para leche (L), y pesos al nacimiento (PN), al destete (PD) y al año (PA).....	50
6. Porcentajes de coincidencia del mejor 20% de los animales ordenados por su valor genético, entre la mejor alternativa de análisis y las demás alternativas de análisis en las razas estudiadas, para leche (L), y pesos al nacimiento (PN), al destete (PD) y al año (PA).....	51
7. Promedios de valores genéticos predichos del mejor 20% de los animales de la mejor alternativa de análisis ordenados de acuerdo con cada alternativa de análisis, para leche (L), y pesos al nacimiento (PN), al destete (PD) y al año (PA).....	52

INTRODUCCIÓN

En bovinos productores de carne, algunas de las características de crecimiento económicamente importantes son los pesos al nacimiento (PN), destete (PD), año (PA) y 18 meses (P18M); ya que proporcionan información sobre las ganancias de peso de los animales, y generalmente se consideran en la selección de reproductores para mejorar la eficiencia productiva. La predicción de valores genéticos para estas características sirve para proporcionar criterios objetivos a utilizarse en la selección de reproductores.

Un problema común en este tipo de explotaciones es que ocurre selección de animales al momento del destete, lo que ocasiona que los individuos que se pesan al año o 18 meses sean una muestra seleccionada de la población, provocando alteraciones en la estimación de (co)varianzas genéticas, cuyo cambio dependerá de la intensidad de selección, número de parientes y estructura de la población (Jensen y Mao, 1991). La reducción de la información para estimar parámetros genéticos también trae consigo disminuciones en la exactitud estimada.

El análisis de la información para la predicción de los valores genéticos de los animales se puede realizar considerando una o varias características. Los análisis multivariados, que son los que involucran a más de una característica simultáneamente, pueden atenuar el problema de selección secuencial y algunos otros inconvenientes, pero presentan también ciertos problemas potenciales, que pueden reducir su eficiencia en la estimación de parámetros y valores genéticos (Jensen y Mao, 1991; Ducrocq, 1994).

Cuando se comparan modelos, es importante considerar que el mejor modelo teórico no es necesariamente el mejor en la práctica, y que la estimación correcta de valores genéticos está íntimamente relacionada con la estimación precisa e insesgada de los parámetros genéticos de la población.

La selección adecuada del mejor método de análisis, acorde con sus ventajas y desventajas, es el tema central de la presente tesis.

REVISIÓN DE LITERATURA

Metodologías para la evaluación genética de animales

La principal fuente de información disponible para evaluaciones genéticas en ganado para carne son los pesos corporales registrados a través de la vida del animal, por lo que deben analizarse adecuadamente, utilizando metodologías que lleven a establecer programas de mejoramiento genético que impacten positivamente en la ganadería de un país.

Actualmente, la principal herramienta para la selección de reemplazos son los valores genéticos predichos de los animales, los cuales pueden obtenerse a través de registros de comportamiento del animal y sus parientes, usando diversas metodologías que han sido mejoradas a través del tiempo, con el fin de predecir mejor el valor genético de los individuos.

Henderson (1973) describió varios métodos que pueden usarse para la predicción de valores genéticos en ciertas circunstancias. Estos métodos suponen que algunas de las propiedades deseables de un predictor es que son insesgados y minimizan la varianza del error de predicción. El primer método presentado por Henderson (1973) es el llamado mejor predictor (BP, por sus siglas en Inglés), el cual minimiza la varianza del error de predicción, pero requiere conocer la distribución de los valores genéticos y sus observaciones.

El Mejor Predictor Lineal (BLP, por sus siglas en Inglés) es una forma restringida del BP que proporciona una mejor predicción lineal. En el caso de suponer la normalidad multivariada, el BLP es similar al BP. Este método es también llamado Índice de Selección. Operacionalmente los efectos fijos y los componentes de (co)varianza pueden estimarse conjuntamente.

El Índice de Selección se ha usado para resolver dos problemas en mejoramiento animal: ponderar óptimamente los registros en el individuo y sus

parientes en selección para una sola característica, y seleccionar fenotípicamente en características múltiples (Henderson y Quaas, 1976).

El mejor predictor lineal insesgado (BLUP, por sus siglas en Inglés) es un procedimiento estadístico que permite estimar los efectos fijos y valores genéticos simultáneamente (Falconer y Mackay, 1996), con posibilidades técnicas de combinar datos provenientes de diferentes ambientes muestreados (Tholen *et al.*, 1998). Los principios generales de predicción de valores genéticos a través del BLUP fueron propuestos por Henderson (1963, 1973). Su principal diferencia con el BLP, es que los efectos fijos no necesitan conocerse (Henderson, 1973), y supone que las varianzas genotípica y genética se conocen (Falconer y Mackay, 1996), las cuales en la práctica pueden ser razonablemente bien estimadas (Quaas y Pollak, 1980; Gianola y Fernando, 1986). En este procedimiento se trata de derivar un predictor insesgado, donde la varianza del error sea mínima (Núñez y Rodríguez, 1995).

El procedimiento BLUP fue desarrollado por Henderson y presenta las propiedades siguientes (Mrode, 1996):

- Maximiza la correlación entre las medias reales y la media del valor genético predicho o minimiza la varianza del error de predicción.
- Los predictores son funciones lineales de las observaciones.
- La estimación se realiza por un variable aleatoria tal que los valores genéticos de los animales y la función estimable de los efectos fijos son insesgados.
- Involucra la predicción de valores genéticos reales.

El BLUP fue aplicado, en sus primeras etapas, en el modelo de semental, posteriormente, se aplicó en modelos más complejos como el modelo animal, maternal y modelos multivariados (Mrode, 1996). Su principal ventaja es que permite incluir las relaciones genéticas entre todos los animales a evaluar (Henderson, 1976b).

Henderson (1963, 1973) mostró, que en teoría, las relaciones genéticas entre todos los animales que se evaluarán pueden incorporarse en el BLUP de sus valores genéticos y presentó procedimientos para usar esta información.

El principal problema de este predictor, es que requiere la inversa de la matriz de varianzas y covarianzas de los registros, cuyo tamaño es igual al número de registros (Núñez y Rodríguez, 1995). Los métodos desarrollados por Henderson requieren encontrar la inversa del numerador de la matriz de relaciones de estos animales o una transformación que reduzca la compatibilidad de las ecuaciones para una solución iterativa Gauss-Seidel, aunque la matriz aún es grande para invertirse (Henderson, 1975d) y se reduce la eficiencia de los métodos de solución iterativos (Henderson, 1975c). Si el número de animales es grande, el cálculo de su inversa será prácticamente imposible (Henderson y Quaas, 1976).

Originalmente, los programas computacionales tenían una o varias rutinas para inversión de matrices basadas en varias modificaciones de los métodos de eliminación de Gauss, las cuales funcionaban bien para matrices pequeñas, del orden de 2 a 150 elementos, cuyo límite superior dependía de la capacidad de memoria del equipo de cómputo. Estas rutinas no eran suficientes cuando se utilizaba la matriz de relaciones en mejoramiento genético, pues ésta involucra cientos o miles de animales (Henderson, 1976a).

Una alternativa para solucionar este problema la aportó el Dr. Henderson al proponer las ecuaciones de modelos mixtos (Núñez y Rodríguez, 1995), con un algoritmo para escribir la inversa de la matriz de parentescos utilizando sólo el pedigrí de los individuos, en poblaciones sin consanguinidad. Para incluir la consanguinidad en la población se requiere además que se genere una matriz triangular (Henderson 1975c, 1976a). Este método resulta en una matriz esparsa que se adiciona a la matriz de coeficientes, reteniendo la compatibilidad de las ecuaciones para una solución iterativa (Henderson,

1975d). El método deriva del hecho de que un vector de valores genéticos aditivos puede escribirse fácilmente como el producto de una matriz triangular y un vector de variables aleatorias no correlacionadas con varianzas iguales (Henderson, 1976a).

Si los animales no son consanguíneos, o se asume que no hay consanguinidad, el procedimiento para estimar la inversa de la matriz de parentescos se facilita y se obtiene una buena aproximación en la mayoría de los problemas de predicción (Van Vleck, 1993).

Las soluciones para efectos fijos tienen la propiedad de ser los Mejores Estimadores Lineales Insesgados (BLUE, por sus siglas en Inglés), los cuales se obtienen simultáneamente con el BLUP, por el procedimiento de los modelos mixtos desarrollado por Henderson (Van Vleck, 1993), y es similar en significado y propiedades al BLUP. Es un estimador de las funciones estimables de efectos fijos que minimizan la varianza de muestreo, son insesgados y se basan en las funciones lineales de los datos (Mrode, 1996). Son equivalentes a los cuadrados mínimos generalizados (Núñez y Rodríguez, 1995) y las soluciones para los efectos fijos son los mejores estimadores insesgados de la función estimable de efectos fijos (Van Vleck, 1993).

Los métodos tipo análisis de (co)varianza se han usado ampliamente para estimar correlaciones genéticas y fenotípicas, estos requieren registros para todas las características en todos los individuos. Cuando se tienen datos perdidos parte de la información será ignorada, más aún, si la pérdida de datos se ocasiona por selección basada en algún criterio correlacionado con la característica en análisis, los estimadores estarán probablemente sesgados por selección (Meyer, 1991).

Los algoritmos tradicionales utilizan de identidades basadas en las ecuaciones de modelos mixtos de Henderson (1963, 1975a), las cuales tienen como

ventaja computacional que incluyen un principio basado en una simple modificación de las ecuaciones de cuadrados medios.

Los estimadores de máxima verosimilitud utilizan todos los registros disponibles y en ciertas condiciones corrigen por efectos de selección. A este respecto, Rothschild *et al.* (1979) demostraron que estos métodos pueden eliminar los sesgos de selección. Los estimadores de máxima verosimilitud son menos sesgados por efectos de selección que los análisis de varianza (Meyer, 1991).

Una modificación al procedimiento de máxima verosimilitud, llamado máxima verosimilitud restringida (restricted maximum likelihood, REML), corrige por pérdidas en grados de libertad debida a efectos fijos en el modelo de análisis fue propuesto por Patterson y Thompson (1971).

Los algoritmos REML multivariados requieren la inversa directa de una matriz de tamaño igual al número total de niveles de efectos aleatorios, multiplicado por el número de características consideradas simultáneamente en cada ronda de un esquema de solución iterativo y, como son empleados en la práctica, aumentan la confiabilidad en el uso de la información para la primera, y eventualmente la segunda derivada de la función de verosimilitud para localizar el máximo (Meyer, 1991), pero tienen como inconveniente su limitado alcance, pues requieren la inversa de la matriz de coeficientes de las ecuaciones de modelos mixtos, lo que para fines prácticos aplica a matrices en el rango de 1000 a 5000 elementos (Van Vleck, 1996).

Los algoritmos REML garantizan la convergencia en el espacio de los parámetros, ya que algunas metodologías, en el afán de encontrar estimadores insesgados de las varianzas y covarianzas, caen en el error de estimar parámetros equivocados, i.e., heredabilidades menores que cero o superiores a uno, que si se utilizan resultan en estimadores sesgados (Henderson 1984).

Adicionalmente, Meyer y Thompson (1984) mencionan que los algoritmos REML pueden eliminar sesgos por efectos de selección.

Los algoritmos libres de derivadas (DF) para REML se basan en la búsqueda de la combinación de varianzas y covarianzas individuales asociadas con las (co)varianzas genéticas aditivas y del residual, que maximizan el logaritmo de la función de verosimilitud, o equivalentemente, minimizan el valor de $-2 \log$ de esta función (Van Vleck, 1996). Originalmente fueron descritos por Smith y Graser (1986), y popularizados más tarde por Meyer (1988), para análisis univariados ajustando el mérito genético aditivo de los animales como el único efecto aleatorio, utilizando la eliminación Gaussiana de los cuadrados medios aumentados y usados para obtener los dos cálculos intensivos de las partes del logaritmo de verosimilitud (Van Vleck, 1996). Estos modelos, que también pueden incluir toda la información de relaciones entre animales, se les refiere usualmente como modelos animal (Meyer, 1991).

Características de los análisis univariados y multivariados

La selección de ganado usualmente se basa en la combinación de varias características de importancia económica que pueden estar relacionadas genotípica y fenotípicamente (Mrode, 1996). Frecuentemente, se está interesado en conocer no sólo el efecto de una característica por sí sola, sino también su relación con otras características y la respuesta correlacionada cuando se hace selección para esa característica (Meyer, 1991).

Los análisis univariados consideran una característica a la vez y suponen que la correlación entre las características es cero, así como también que la pérdida de datos por efectos de selección es aleatoria (Meyer, 1991; Ducrocq, 1994; Bennett y Gregory, 1996).

Los análisis conjuntos de características correlacionadas utilizan información de todas las características para obtener estimaciones de una característica

específica y de esta manera obtener mejores exactitudes (Meyer, 1991), además proporcionan un panorama completo de las intercorrelaciones entre todas las características estudiadas. Adicionalmente, consideran información proveniente de esas características, que se usa en la estimación de parámetros genéticos y fenotípicos, a diferencia de los métodos convencionales de análisis univariados, que calculan la correlación simple entre dos características simultáneamente y relega a las restantes características y sus correlaciones con las dos características en estudio (Lin y Lee, 1986).

Los modelos multivariados explican apropiadamente la tendencia de selección cuando se seleccionan varias características (Wolf y Wolfová, 1998). Un análisis multivariado involucra la evaluación simultánea de animales para dos o más características, y utiliza las correlaciones genotípicas y fenotípicas entre las características (Mrode, 1996). Al realizar selección para una característica, la jerarquización es robusta para los errores en la estimación de heredabilidades usadas en el BLUP. Sin embargo, los errores en los parámetros estimados, caracterizados por las correlaciones genotípicas y fenotípicas, pueden reducir la exactitud de selección de los análisis multivariados (Henderson, 1984).

Además, estos análisis permiten confrontar con interacciones genotipo x ambiente, por considerar datos medidos en diferentes ambientes para diferentes características y pueden incluirse en las evaluaciones genéticas datos de animales cruzados (Wolf y Wolfová, 1998). La principal ventaja de estos modelos es que incrementan la exactitud de la evaluación, esto depende de la diferencia absoluta entre la correlación genética y el residual de las características (Mrode, 1996), y consecuentemente la respuesta a la selección (Villanueva *et al.*, 1993). Estos modelos suponen relaciones lineales entre características, lo que puede provocar serios problemas en subpoblaciones

animales con valores extremos en una característica dada (Wolf y Wolfová, 1998).

En un análisis univariado, con un modelo genético aditivo y sin selección, la matriz de varianzas y covarianzas de los valores genéticos es $A\sigma_a^2$, la matriz de varianzas y covarianzas del error es $I\sigma_e^2$, y los valores genéticos y los errores no están correlacionados. En cambio, cuando se considera un análisis multivariado, las varianzas de los valores genéticos se reducen, y los valores genéticos de animales no correlacionados pueden correlacionarse con los errores (Henderson, 1984).

En las predicciones de los valores genéticos por BLUP la razón más importante para la estimación de varianzas y covarianzas genéticas y ambientales en análisis multivariados es el uso de los estimadores en lugar de los parámetros correspondientes (Henderson, 1984). Los análisis multivariados se usan para obtener estimadores de las correlaciones genéticas y fenotípicas entre características (Meyer, 1991).

Las metodologías para la resolución de los modelos multivariados son una extensión del BLUP univariado (Henderson, 1976b; Henderson y Quaas, 1976).

Ventajas de los análisis multivariados

Los beneficios de la consideración conjunta de varias características en evaluaciones genéticas, esencialmente se basan en tres puntos: la información indirecta provista por características correlacionadas ocasionalmente no está disponible directamente en los candidatos a selección, el uso de información extra puede incrementar la exactitud de las evaluaciones genéticas, y los sesgos sistemáticos en la evaluación pueden reducirse cuando se usa un modelo multivariado apropiado (Ducrocq, 1994).

Los análisis multivariados pueden ser ventajosos cuando el valor absoluto de la correlación genética entre características es alto y algunas de las características pueden observarse tempranamente en la vida de los animales o a menor costo que otras (Henderson, 1976b).

Uso de información extra

La mayoría de los métodos para predecir valores genéticos usan registros de un grupo de parientes cercanos al animal a ser predicho e ignoran información proveniente de otros parientes (Henderson, 1976a). Si no se considera información adicional, del propio animal o de sus parientes, se siguen obteniendo predictores y estimadores insesgados, pero se aumenta la varianza del error de predicción, aunque se facilita el cálculo de los valores genéticos (Henderson, 1975b, 1976a).

La información extra utilizada en una evaluación para características múltiples puede provenir de varias fuentes. El uso de evaluaciones a través de registros de parientes adquiere importancia cuando la característica deseable no puede medirse directamente en el animal candidato a selección (Henderson y Quaas, 1976), por ejemplo en características limitadas por el sexo o características de la canal. En ganado doméstico las mediciones que se realizan para dos o más características generalmente se hacen en diferentes etapas de su vida, por lo que algunas características no podrán medirse en animales jóvenes, si existe selección secuencial.

Las ventajas potenciales de usar todas las relaciones de parentesco entre individuos son (Henderson, 1975d):

- Incrementa la exactitud de la predicción para animales con poca o nula progenie.
- Requiere de pocos grupos para cuantificar las tendencias genéticas y las diferencias genéticas entre poblaciones.

- Permite la evaluación temprana de animales para selección a través del uso de información de sus parientes.

Por otro lado, existen situaciones donde la información disponible no se adiciona a los programas de evaluación, i.e., información de animales cruzados, que puede incorporarse en una evaluación multivariada (Ducrocq, 1994).

Mejoramiento de la exactitud

La exactitud asociada a un valor genético, es la correlación entre el valor genético verdadero del animal y el predicho, su estimación requiere de los elementos de la diagonal de la inversa de la ecuación de modelos mixtos de Henderson (Mrode, 1996). La exactitud es una medida de la precisión con la cual se predice el valor genético de un animal. Los valores de exactitud varían entre cero y uno, donde los valores cercanos a uno indican mayor confiabilidad (Núñez *et al.*, 2003).

Una de las razones principales para aplicar rutinas de evaluación en características múltiples es para mejorar la exactitud de la predicción a través de la incorporación de información de características correlacionadas (Pollak *et al.*, 1984). Un análisis multivariado puede mejorar la exactitud de una evaluación genética, la cual depende de la precisión de los estimadores de los parámetros genéticos (Li y Kennedy, 1994).

Un análisis multivariado teóricamente debería mejorar la exactitud de la jerarquización de animales por su valor genético en cada característica. La exactitud está definida por la varianza del error de predicción, el cual disminuye conforme aumenta la exactitud, debido a un aumento en la cantidad de información disponible (Schaeffer, 1984).

Thompson y Meyer (1986) mencionan que cuando se tienen dos características con heredabilidades iguales, la mejora en exactitud al usar la

característica dos para mejorar el predictor para la característica uno ocurre cuando las correlaciones genética y ambiental son grandes y tienen signos opuestos. Cuando la heredabilidad de una característica es baja, se obtendrá mayor ganancia al incluir otra característica relacionada con una heredabilidad alta.

Para obtener estimadores de correlaciones genéticas con pequeñas varianzas de muestreo se requiere de una gran cantidad de conjuntos de datos bien balanceados (Henderson, 1984). Ocasionalmente, un ligero incremento en exactitud puede provocar efectos económicos importantes en poblaciones grandes (Pollak *et al.*, 1984).

El impacto en la exactitud de la predicción y, como consecuencia en la ganancia genética esperada, resultante de la inclusión de información adicional en evaluaciones genéticas, ha sido generalmente medida usando la teoría del Índice de Selección en esquemas de mejoramiento simplificado con generaciones discretas (Schaeffer, 1984; Thompson y Meyer, 1986; Villanueva *et al.*, 1993).

Una predicción de valores genéticos obtenida en una evaluación multivariada puede o no resultar en mejoras substanciales de la exactitud comparada con una univariada, la cual dependerá no sólo de las varianzas genéticas y fenotípicas, y la estructura de las covarianzas de las características consideradas, sino también de la mejora en estructura de los datos en análisis multivariados (Thompson y Meyer, 1986). Como consecuencia, las pérdidas o beneficios extras no se conocen con precisión en situaciones donde hay traslapes generacionales, donde la estructura de las familias es desbalanceada o donde los efectos ambientales no están bien ajustados (Ducrocq, 1994).

De acuerdo con Ducrocq (1994), las ventajas de las evaluaciones multivariadas son substanciales cuando:

- La correlación genética entre características es alta.
- Las diferencias entre la correlación genética y el residual es grande y/o son de sentido opuesto.
- Las diferencias entre heredabilidades es grande y la característica económicamente más importante es la que tiene la heredabilidad más baja.
- Se considera más de un efecto aleatorio.
- El número de parientes es reducido.

La superioridad de un análisis para varias características disminuye ligeramente cuando se considera más de una generación (Villanueva *et al.*, 1993), pero es mayor cuando son aplicados a modelos animal que a los de semental (Pollak *et al.*, 1984).

Mejora en la estructura de los datos

El incremento de la exactitud en un análisis multivariado no sólo se debe al uso de información adicional a través de características correlacionadas, sino también a una mejora en la estructura de los datos: el hecho de que las covarianzas residuales entre las características no valgan cero, crea mayor ligamiento entre los efectos aleatorios y fijos (Thompson y Meyer, 1986).

Un ejemplo extremo mostrado por Ducrocq (1994), sería el caso de que todos los animales tuvieran registros para una característica (i.e., peso al destete), pero que sólo un animal por grupo contemporáneo al destete tenga registro en otra característica (i.e., peso al año); si estos datos son analizados univariadamente para peso al año, la definición de un efecto fijo de grupo contemporáneo no tendría sentido, y si los animales no están correlacionados toda la información se perdería. En cambio, con un análisis bivariado para peso al destete y al año se resuelve este problema.

Corrección de sesgos por selección

Un problema clásico cuando se realizan estimaciones con varias características, es que usualmente una o más características se han seleccionado. Lo anterior es particularmente cierto en la selección secuencial que comúnmente se realiza en bovinos para carne. Elzo *et al.* (1987) y Garrick *et al.* (1989) mostraron que, en el caso de los registros de la Asociación Americana Simmental (AAS), sólo el 25% de los animales con datos de peso al destete contaban con peso al año reportado, y sólo el 60% tenía peso al nacimiento registrado. Además, estos autores reportaron que más del 60% de las observaciones en la AAS provenía de hembras, evidenciando que la selección en machos fue más intensa que en hembras.

La selección cambia la estructura de varianzas de valores genéticos (u) y residuales (e), y las covarianzas de u con e . Estas alteraciones necesitan considerarse en la estimación, si los estimadores se obtienen a través de cuadrados medios en un análisis de varianza (Henderson, 1984).

En un modelo sin selección, los estimadores de los parámetros, usados en lugar de los parámetros verdaderos, no causan sesgos en la predicción, pero incrementan la varianza del error de predicción. En contraste, cuando ha ocurrido selección los estimadores incorrectos de los parámetros causan sesgos en los predictores, y la magnitud del sesgo depende del método de estimación, la intensidad de selección (Henderson, 1984), y la correlación entre las características (Pollak y Quaas, 1981).

Cuando los elementos de un conjunto de datos no provienen de muestreo aleatorio, por ejemplo datos provenientes de un experimento de selección o datos de campo en ganado mejorado a través de esquemas de selección con base en el comportamiento productivo, se espera que las estimaciones con modelos univariados presenten más sesgo que las obtenidas con modelos

multivariados, que pueden corregir el sesgo de selección (Meyer, 1991, Núñez y Rodríguez, 1995).

Mallinckrodt *et al.* (1992) trabajando con datos simulados en registros de comportamiento, omitiendo datos aleatoriamente y considerando selección, encontraron que ambos causaron una reducción importante en la correlación entre los valores verdaderos y las diferencias esperadas en la progenie (DEPs) estimadas, pero los cambios fueron mayores para el caso de selección reportada. Debido a que las DEPs se obtienen de los cálculos con REML, las estimaciones de (co)varianzas pueden ser sesgadas.

En ciertas condiciones y para determinadas características, las evaluaciones multivariadas pueden reducir o eliminar el sesgo de selección, particularmente para características correlacionadas (Pollak *et al.*, 1984). Una de las propiedades más importantes del BLUP en modelos animal, es el hecho de que la matriz de relaciones genéticas aditivas puede cuantificar cambios en las medias y varianzas debidas a selección, por lo que las decisiones de selección se incluyen en los análisis (Kennedy *et al.*, 1988).

Pollak y Quaas (1981) simulaban selección secuencial en características de crecimiento en ganado para carne y mostraron que los mejores sementales fueron subestimados, cuando los datos usados para seleccionar toros para peso al destete fueron descartados. Cuando los animales se registran para dos características y sólo se selecciona la primera, las predicciones univariadas basadas en la segunda característica son también sesgadas, excepto, en el caso especial, en que los coeficientes de regresión de la parte residual y la genética de la segunda característica sobre la primera sean iguales (Pollak *et al.*, 1984).

Sorensen y Johanson (1992) mostraron que la respuesta estimada para una característica cuando selección está presente en características

correlacionadas, puede sesgarse en evaluaciones con modelos univariados, especialmente cuando las correlaciones genéticas y residuales entre características son diferentes.

Los análisis multivariados pueden corregir sesgos de selección en la estimación de parámetros genéticos, provocados por selección secuencial, si las características afectadas se analizan simultáneamente con otras que no hayan tenido selección (Walter y Mao, 1985).

Selección simultánea de características

En muchos casos, las evaluaciones que utilizan soluciones BLUP multivariadas se usan en situaciones donde el objetivo de selección involucra más de una característica (Ducrocq, 1994), como es el caso de los criadores de bovinos para carne, cerdos y ovinos, que han prestando mayor atención al uso de selección a través de características múltiples (Henderson y Quaas, 1976). Entonces se establece una combinación directa entre el valor genético y el agregado del animal, el cual generalmente se establece como un ponderador económico para cada característica. En el caso de que los valores genéticos se estimen univariadamente y se pretendan combinar, el ponderador óptimo depende de las varianzas y covarianzas entre los valores genéticos, las que generalmente no están disponibles y, pueden ser difíciles de aproximar cuando la estructura de la familia es variable (Ducrocq, 1994).

BIF (1996) recomienda el uso de análisis multivariado para tomar en cuenta la selección y disminuir los sesgos causados por las prácticas de selección en hatos comerciales y reporte incompleto de información. Así, el peso al destete se usa en análisis multivariados, por ser el que se reporta más completamente, con otras variables postdestete como ganancia de peso postdestete, circunferencia escrotal y medidas de la canal, para tomar en cuenta la selección que ocurre después del destete. También, el peso al destete es útil en combinación con el peso al nacimiento para corregir el incompleto e

inexacto reporte que ocurre con animales que tienen pesos al nacimiento altos o mayor dificultad al parto.

Desventajas de los análisis multivariados

Uso de parámetros inexactos

Las correlaciones genéticas y residuales exactas entre características pueden ser difíciles de obtener, lo que ocasiona incertidumbre en los parámetros genéticos estimados. Si se hace una selección de parámetros sin la consideración anterior se inhabilitan los beneficios potenciales de los análisis multivariados (Pollak *et al.*, 1984). Una desventaja de los modelos multivariados complejos es que contienen un gran número de parámetros a estimar, además que los estimadores de estos son menos precisos para ese conjunto de datos (Wolf y Wolfová, 1998) y dado el gran número de parámetros a estimar se incrementa el error de predicción (Goddard, 2001).

Schaeffer (1984) distinguió dos tipos de parámetros inciertos, el primero cuando la matriz de varianzas y covarianzas genéticas residuales no son positivas definidas, y la segunda, que es la situación más común, es que los valores estimados puedan ser muy diferentes de los valores verdaderos, suponiendo una matriz de varianzas y covarianzas válida, pero incorrecta con relación a los valores verdaderos. Henderson (1975b) mostró que las soluciones a las ecuaciones de modelos mixtos no son sesgadas por el uso de una matriz de varianzas y covarianzas incorrecta, pero que la varianza del error de predicción se incrementa.

Schaeffer (1984) menciona además que las soluciones para un modelo animal individual son más afectadas por correlaciones genéticas y residuales que las soluciones con un modelo de semental, así como también aquellas características con baja heredabilidad.

Lin y Lee (1986) sugieren que los parámetros estimados de un conjunto de datos varían dependiendo del tipo de análisis (uni- o multivariado) a aplicar y, en el caso de los multivariados, de la característica acompañante.

Costos computacionales

La aplicación de las metodologías multivariadas para datos de campo están limitadas por los requerimientos de cómputo necesarios para construir y resolver las ecuaciones (Pollak *et al.*, 1984).

Los algoritmos REML multivariados incrementan los requerimientos computacionales, no sólo porque el tiempo requerido en cada ronda de iteración incrementa considerablemente en comparación con el univariado, sino también porque el número de parámetros a estimarse simultáneamente se incrementa marcadamente con el aumento en el número de características; lo que trae consigo un gran incremento en el número de rondas de iteración necesarias para localizar el máximo global, con el correspondiente aumento en el número de evaluaciones de funciones de verosimilitud requeridas (Meyer, 1991). Por lo anterior, una de las limitantes para aplicar los análisis multivariados es el incremento en el número de ecuaciones a resolver (Schaeffer, 1984; Lin y Lee, 1986).

La cantidad de trabajo computacional requerido para resolver modelos multivariados incrementa como una función de N^2 , donde N es el número de efectos en el modelo. Esto es causado por tres factores: 1) el número de elementos no-ceros en las ecuaciones de modelos mixtos incrementa en la proporción N^2 , causando mayor trabajo en el ensamblaje; 2) el incremento en el número de no-ceros causa más operaciones a realizarse durante las iteraciones; 3) los modelos multivariados tienden a requerir más rondas de iteración para alcanzar convergencia debido a la pérdida en dominancia diagonal en las ecuaciones de modelos mixtos (BIF, 1996).

En un análisis multivariado las demandas computacionales para absorber todas las hileras y columnas de la matriz de coeficientes aumentada en el primer elemento, están determinadas no sólo por el tamaño de la matriz sino también por el número de elementos no ceros fuera de la diagonal, este número es grande debido a las contribuciones de las covarianzas entre las características (Meyer, 1991).

BIF (1996) considera que la combinación de características a incluir en análisis multivariados depende de la disponibilidad de equipo de cómputo y la combinación de variables que mejor corrigen los sesgos potenciales y provocan los mayores incrementos en exactitud. Por lo anterior, dependiendo de la capacidad computacional disponible, se requiere un balance entre las ganancias en exactitud por incorporar características adicionales y el incremento en el tamaño y número de ecuaciones, el aumento en el número de iteraciones y una posible pérdida en alcanzar convergencia.

Metodologías de comparación de modelos

El problema principal al utilizar varios métodos para predecir el valor genético de los animales estriba en el hecho de que el valor genético verdadero no se conoce, lo que implica que no se tiene un punto de referencia que indique cual de ellos es el mejor; además, cuando se aplican diferentes métodos para la predicción de valores genéticos a un mismo conjunto de datos, raramente se obtienen resultados similares (Henderson, 1975b).

Henderson (1975b) considera que los procedimientos para comparar modelos pueden clasificarse como analíticos, de simulación y de aplicación. Los métodos analíticos son demostraciones teóricas que determinan las propiedades que tendrá el método a compararse, en términos de los parámetros asumidos en el modelo y del diseño experimental o del esquema de muestreo. Las propiedades que el método debe tener, son aquellas que sean las más deseables y factibles de calcular, por ejemplo, la minimización

del error de predicción. Desafortunadamente, los métodos analíticos ocasionalmente involucran manipulaciones matemáticas extremadamente complicadas.

Considerando lo anterior, un método alternativo ha sido la simulación, la cual consiste en la aplicación de los modelos a probar en valores pseudoaleatorios, estimados a partir de los datos originales. La dificultad con éste procedimiento es que en la mayoría de los problemas prácticos la combinación de diseños y los valores de los parámetros son muy grandes, por lo que en muchas ocasiones se obtienen resultados incompletos o triviales.

El método principal y más ampliamente usado es el de aplicación, el cual consiste en aplicar los modelos directamente sobre el conjunto de datos verdaderos, aunque tiene el inconveniente de que al aplicar diferentes métodos en una misma base de datos, raramente la información obtenida por uno u otro método es igual. Lo anterior puede generar conclusiones ambiguas, que son aplicables solo a la población dada y al diseño del cual provienen los datos.

Resultados en la comparación entre modelos univariados y multivariados

En un trabajo con datos simulados, en poblaciones de bovinos lecheros, probando modelos dialélicos y multialélicos para detección de loci de características cuantitativas, Sorensen *et al.* (2003) encontraron que los estimadores de heredabilidad fueron ligeramente mayores cuando se utilizó análisis bivariado que univariado, además no encontraron diferencias aparentes en la desviación estándar de los estimados con los dos análisis. Ellos concluyeron que es importante considerar la estructura de los datos donde se vaya a considerar un análisis bivariado, pues este requiere un mayor número de parámetros a estimar, lo que trae consigo que se reduzca su poder estadístico e incrementa la varianza de muestreo de los estimadores de los parámetros de interés.

A pesar de que se han publicado varios trabajos mostrando las ventajas de utilizar modelos multivariados vs univariados mediante comparaciones con métodos analíticos o de simulación, se han encontrado resultados variables y no centrales en la comparación en bovinos para carne (Eler *et al.*, 1995; Bennett y Gregory, 1996; Lee *et al.*, 2000) utilizando datos de campo de poblaciones comerciales. La mayoría de los estudios citan sólo comparaciones considerando cambios en la estimación de parámetros genéticos, en términos de magnitud y dirección, como principal punto de referencia.

Trabajando con variables de crecimiento en bovinos para carne de las razas Hereford y Wokalup, Meyer *et al.* (1993) encontraron que los componentes de varianza y las heredabilidades se incrementaron ligeramente conforme el análisis pasaba de uni a multivariado, hasta llegar a un máximo a partir del cual disminuyeron. El valor máximo dependió de la característica acompañante, pero en general el máximo comportamiento ocurrió con los bivariados y a partir de los trivariados comenzó a decaer, en ambas razas.

Núñez-Domínguez *et al.* (2002) estimaron heredabilidades en ganado Tropicarne, utilizando modelos animal univariado y bivariado, los estimadores de heredabilidad directa para peso al destete y al año fueron superiores en el análisis bivariado comparado con el univariado (0.19 vs 0.08 y 0.35 vs 0.28, respectivamente).

Analizando características de crecimiento y de conformación en ganado Nelore, Cardoso *et al.* (2001) concluyeron que los análisis multivariados estimaron heredabilidades directas ligeramente superiores que los univariados, así como para heredabilidad materna de peso a los 205 días.

En características de crecimiento en ganado Cebú, Sakaguti *et al.* (2003) encontraron ligeros incrementos en heredabilidades directas al utilizar análisis bivariados, comparados con univariados.

En general, en variables de crecimiento en bovinos para carne, se han estimado heredabilidades ligeramente mayores en análisis multivariados que con univariados; sin embargo, se han reportado resultados variables dependiendo de las condiciones específicas de cada trabajo.

En ganado Australian Polled Hereford, Meyer (1993) estimó heredabilidades directas y maternas para características de crecimiento, por métodos univariados y bivariados, encontrando que tanto para heredabilidad directa como para materna, en algunos casos los bivariados fueron ligeramente mayores que los univariados, en otros similares y en otros ligeramente menores, dependiendo de la característica asociada.

Para características de crecimiento en ganado Nelore, Eler *et al.* (1995) encontraron mejoras en la estimación de (co)varianzas y por consiguiente en las heredabilidades al usar análisis trivariado comparativamente que cuando se usó univariado. Los modelos trivariados tuvieron mejor comportamiento que los univariados en la estimación de heredabilidades directas para pesos al nacimiento (0.29 vs 0.22), al destete (0.14 vs 0.13) y al año (0.17 vs 0.16). Para heredabilidades maternas se observó un comportamiento de mejora similar para pesos al destete (0.17 vs 0.13) y al año (0.12 vs 0.10), pero contrario para peso al nacimiento (0.08 vs 0.12).

Estimando varianzas y covarianzas por métodos univariados y bivariados en características de crecimiento en bovinos MARC, MARC II y MARC III, Bennett y Gregory (1996) encontraron que el estimador para peso al nacimiento no se afectó por el método de estimación, lo que se justifica por el hecho de que peso al nacimiento es medido en todos los individuos. En el caso de peso ajustado a 200 días y la ganancia de peso postdestete se midieron en todos los animales vivos, lo que implicó que de aquellos animales que murieron antes del destete no se tenía registro. Debido a que el peso al nacimiento está correlacionado con los pesos subsecuentes, la ausencia de estos redujo la

estimación de varianzas en el análisis univariado, ya que estos asumen que las pérdidas en pesos son aleatorias, mientras que los análisis multivariados corrigen por correlaciones entre peso al nacimiento y pesos perdidos subsecuentemente. Los autores mencionan que dichos resultados sugieren que el peso al nacimiento debe incluirse en estimaciones multivariadas de pesos subsecuentes o alguna otra característica relacionada con el peso al nacimiento.

En bovinos coreanos nativos, Lee *et al.* (2000) encontraron que los modelos bivariados, en el caso de peso al año y peso al sacrificio, disminuyeron los estimadores de heredabilidad en comparación con los univariados (0.11 vs 0.14) y (0.16 vs 0.17), aunque para peso a los 18 meses se mostró un pequeño incremento (0.11 vs 0.13).

Gianlorenço *et al.* (2003) estimaron heredabilidades directas para peso al año, circunferencia escrotal y parámetros productivos a través de análisis univariados y multivariados, encontrando que en todos los casos las heredabilidades estimadas por métodos multivariados fueron ligeramente mayores o similares a las obtenidas con métodos univariados.

Carnier *et al.* (2000) en ganado Piedmontese italiano, estimaron heredabilidades directa y materna para dificultad al parto a través de varios partos, con modelos bivariados, estimando heredabilidades directa y materna al primer parto más pequeñas que con los correspondientes modelos univariados; al contrario para heredabilidad materna y el resto de heredabilidades, en las cuales fue ligeramente superior en el bivariado que su correspondiente univariado.

En razas Charolais y Hereford, Eriksson *et al.* (2004) estimaron heredabilidades directas y maternas para características al nacimiento, encontrando que en ambas razas para peso al nacimiento, los bivariados rindieron en

heredabilidades directas y maternas más bajas que los univariados. Para dificultad al parto y sobrevivencia, no se observaron tendencias claras, pues en algunos casos fue mayor, igual o menor, según la característica asociada.

La validación cruzada es un método para la selección de modelos con base en su habilidad de predicción y puede aplicarse a modelos más complejos, tales como los modelos lineales generalizados (Shao, 1993). La aplicación de los métodos de validación cruzada para determinación de la habilidad de predicción del modelo involucra omitir una porción del conjunto de datos, ajustar el modelo a los datos remanentes y entonces probar el ajuste del modelo sobre la porción de datos omitidos (Stone, 1974; McCarthy, 1976; Snee, 1977). Las soluciones para cada modelo se obtienen en ambos subconjuntos, y las correlaciones entre los valores genéticos predichos de los dos subconjuntos son el criterio para la determinación del modelo con mejor habilidad de predicción. Picard y Cook (1984) recomendaron que los datos deben seleccionarse al azar para imitar una muestra de futuras observaciones.

Utilizando análisis de simulación y registros de hatos comerciales, Varona *et al.* (1999) compararon modelos lineales univariados y bivariados para efectos genéticos directos de peso al nacimiento y dificultad al parto en bovinos para carne, en términos de habilidad de predicción para dificultad al parto. Para ambos análisis, la utilización de modelos bivariados fue superior a los univariados, encontrando reducciones en los cuadrados medios del error al usar bivariados, para simulación y datos de campo (0.32 vs 0.39 y 0.33 vs 0.40, respectivamente). Los autores atribuyeron las ventajas al efecto estabilizador que provee la correlación entre las características. Ramírez-Valverde *et al.* (2001) utilizando validación cruzada en una población comercial, y considerando las mismas características y modelos, estimaron ligeras ventajas de modelos bivariados respecto a los univariados, de acuerdo a la habilidad de predicción de los modelos en las soluciones de los valores

genéticos ($r=0.86$ vs 0.63 para efectos genéticos directos, y 0.73 vs 0.63 para efectos genéticos maternos).

En ovejas Rambouillet, Waldron y Thomas (1992) estimaron heredabilidades para tamaño de camada, tasa de ovulación, circunferencia escrotal, y peso corporal para hembras y machos. Los autores encontraron que para tamaño de camada, el análisis bivariado incrementó la heredabilidad directa comparado con el univariado, pero lo contrario sucedió para el resto de las características. Para el caso de tamaño de camada la distribución de los registros puede ser la explicación, ya que en el análisis univariado los registros usados no están normalmente distribuidos, por provenir de muestras dirigidas, mientras que el análisis bivariado usa medias de los valores ajustados, los cuales tienen una distribución más aproximada a la normal. La diferencia entre las estimaciones a través del univariado y el bivariado sugieren que la falta de normalidad en los registros puede ser una fuente de sesgo. Para el resto de las características, la relación fenotípica positiva entre características es totalmente ambiental y no genética, por lo que el uso de métodos bivariados no repercute en ninguna ventaja palpable.

Con cerdos Yorkshire, Landrace, Duroc y Hampshire, Li y Kennedy (1994) determinaron heredabilidades para grasa dorsal y días a los 100 kg, usando análisis univariados y bivariados. En general, con o sin grupos genéticos, no se observaron grandes diferencias entre los estimadores de heredabilidad tanto univariados como bivariados (0.0625 y 0.06 , respectivamente en promedio).

Notter y Hough (1997), trabajando con registros de borregas Targhee estimaron heredabilidades similares para ganancia de peso entre 120 y 365 días (0.20 vs 0.21) y diámetro de la fibra en la lana (0.58 vs 0.58), y menores para ganancia de peso entre 60 y 120 días (0.33 vs 0.10) y peso del vellón (0.41 vs 0.32), para análisis univariado y bivariado, respectivamente.

Literatura citada

- Bennett, G. L., and K. E. Gregory. 1996. Genetic (co)variances among birth weight, 200-day weight, and postweaning gain in composites and paternal breeds of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 74:2598-2611.
- BIF (Beef Improvement Federation). 1996. Guidelines for Uniform Beef Improvement Programs. Seventh Edition. Reno, Nevada, USA. 161 p.
- Cardoso, F. F., R. A. Cardellino y L. T. Campos. 2001. Componentes de (co)variância e parâmetros genéticos para caracteres produtivos à desmama de becerros Angus criados no Estado do Rio Grande do Sul. *Rev. Bras. Zootec.* 30:41-48.
- Carnier, P., A. Albera, R. Dal Zotto, A. F. Groen, M. Bona, and G. Bittante. 2000. Genetic parameters for direct and maternal calving ability over parities in Piedmontese cattle. *J. Anim. Sci.* 78:2532-2539.
- Ducrocq, V. 1994. Multiple trait prediction: principles and problems. Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Armidale, Australia. 18:455-462.
- Eler, J. P., L. D. Van Vleck, J. B. S. Ferraz, and R. B. Lôbo. 1995. Estimation of variances due to direct and maternal effects for growth traits of Nelore cattle. *J. Anim. Sci.* 73:3253-3258.
- Elzo, M. A., R. L. Quass, and E. J. Pollak. 1987. Effects of age of dam on traits in the Simmental population. *J. Anim. Sci.* 67:992-1001.
- Eriksson, S. A. Näsholm, K. Johansson, and J. Philipsson. 2004. Genetic parameters for calving difficulty, stillbirth, and birth weight for Hereford and Charolais at first and later parities. *J. Anim. Sci.* 82:375-383.
- Falconer, D. S. and T. F. C. Mackay. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. Fourth edition. Longman Pub. Malaysia. 464 pp.
- Garrick, D. J., E. J. Pollak, R. L. Quass, and L. D. Van Vleck. 1989. Variance heterogeneity in direct and maternal weight traits by sex and percent purebred for Simmental-sired calves. *J. Anim. Sci.* 67:2515-2528.
- Gianlorenço, V. K., M. M. Alencar, F. L. B. Toral, S. P. Mello, A. R. Freitas y P. F. Barbosa. 2003. Heredabilidades e correlações genéticas de características de machos e fêmeas, em um rebanho da raça Canchim. *R. Bras. Zootec.* 32:1587-1593.
- Gianola, D., and R. L. Fernando. 1986. Bayesian methods in animal breeding theory. *J. Anim. Sci.* 63:217-244.

- Goddard, M. E. 2001. The validity of genetic models underlying quantitative traits. *Livest. Prod. Sci.* 72:117-127.
- Henderson, C. R. 1963. Selection index and expected genetic advance. In: *Statistical Genetics and Plant Breeding*. Hanson, W. D. y H. F. Robinson (eds). NAS-NRC, Pub. 982.
- Henderson, C. R. 1973. Sire evaluation and genetic trends. In: *Proceedings of the Animal Breeding and Genetics Symposium in Honor of J. L. Lush*. American Society for Animal Science: Blacksburgh, Champaign, Illinois. pp 10-41.
- Henderson, C. R. 1975a. Best linear unbiased prediction under a selection model. *Biometrics*. 31:423-449.
- Henderson, C. R. 1975b. Comparison of alternative sire evaluation methods. *J. Anim. Sci.* 41:760-770.
- Henderson, C. R. 1975c. Rapid method for computing the inverse of a relationship matrix. *J. Dairy Sci.* 58:1727-1730.
- Henderson, C. R. 1975d. Use of relationships among sires to increase accuracy of sire evaluation. *J. Dairy Sci.* 58:1731-1738.
- Henderson, C. R. 1976a. 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. 1976b. Multiple trait sire evaluation using the relationship matrix. *J. Dairy Sci.* 59:769-774.
- Henderson, C. R. 1984. Estimation of variances and covariances under multiple trait models. *J. Dairy Sci.* 67:1581-1589.
- Henderson, C. R., and R. L. Quaas. 1976. Multiple trait evaluation using relative's records. *J. Anim. Sci.* 43:1188-1197.
- Jensen, J., and I. L. Mao. 1991. Estimation of genetic parameters using sampled data from populations undergoing selection. *J. Dairy Sci.* 74:3544-3551.
- Kennedy, B. W., L. R. Schaeffer, and D. A. Sorensen. 1988. Genetic properties of animal models. *J. Dairy Sci.* 71(Suppl.):17-26.
- Lee, J. W., S. B. Choi, Y. H. Jung, J. F. Keown, and L. D. Van Vleck. 2000. Parameter estimates for direct and maternal genetic effects on yearling,

- eighteen-month, and slaughter weights of Korean native cattle. *J. Anim. Sci.* 78:1414-1421.
- Lin, C. Y., and A. J. Lee. 1986. Sequential estimation of genetic and phenotypic parameters in multitrait mixed model analysis. *J. Dairy Sci.* 69:2696-2703.
- Li, X., and B. W. Kennedy. 1994. Comparison of genetic parameter estimates for growth rate and backfat from single and multiple trait models with and without genetic groups. *Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production.* 18:418-421.
- Mallinckrodt, C. H., B. L. Golden, and R. M. Bourdon. 1992. The impact of data problems on the reliability of expected progeny difference. *J. Anim. Sci.* 70(suppl. 1):97.
- McCarthy, P. J. 1976. The use of the balanced half-sample replications in cross-validation studies. *J. Am. Stat. Assoc.* 71:596-604.
- Meyer, K. and R. Thompson. 1984. Bias in variance and covariance components estimators due selection on a correlated trait. *J. Anim. Breed. Genet.* 101:33-55.
- Meyer, K. 1988. DFREML. A set of programs to estimate variance components under individual animal model. *J. Dairy Sci.* 71(suppl. 2):33-34.
- Meyer, K. 1991. Estimating variances and covariances for multivariate animal models by restricted maximum likelihood. *Genet. Sel. Evol.* 23:67-83.
- Meyer, K. 1993. Estimates of direct and maternal correlations among growth traits in Australian beef cattle. *Livest. Prod. Sci.* 38:91-105.
- Meyer, K., M. J. Carrick, and B. J. P. Donnelly. 1993. Genetic parameter for growth traits of Australian beef cattle from a multibreed selection experiment. *J. Anim. Sci.* 71:2614-2622.
- Mrode, R. A. 1996. *Linear Models for the Prediction of Animal Breeding Values.* CAB International. Bibbles LTd, Guilford. United Kingdom. 187 pp.
- Notter, D. R, and J. D. Hough. 1997. Genetic parameter estimates for growth and fleece characteristics in Targhee sheep. *J. Anim. Sci.* 75:1729-1737.
- Núñez D., R y A. F. A. Rodríguez. 1995. Modelos que se usan actualmente en evaluaciones genéticas nacionales. En: *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, Chih., México.

- Núñez-Domínguez, R., R. Ramírez-Valverde, A. Ruiz-Flores y J. Domínguez-Viveros. 2002. Univariate vs bivariate analyses of weaning and 18-month weights in Tropicame cattle. *Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. 25:681-684.
- Núñez D., R., R. Ramírez V., A. Ruíz F. y J. Domínguez V. 2003. Evaluación genética de sementales Suizo Europeo 2003. *Boletín Técnico. Departamento de Zootecnia. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx.* 36 p.
- Patterson, H. D., and R. Thompson. 1971. Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika*. 58:545-554.
- Picard, R. R., and R. D. Cook. 1984. Cross-validation of regression models. *J. Am. Stat. Assoc.* 79:575-583.
- Pollak, E. J., and R. L. Quaas. 1981. Monte Carlo study of genetic evaluations using sequentially selected records. *J. Anim. Sci.* 52:257-264.
- Pollak, E. J., J. Van der Werf, and R. L. Quaas. 1984. Selection bias and multiple trait evaluation. *J. Dairy Sci.* 67:1590-1595.
- Quaas R. L., and E. J. Pollak. 1980. Mixed model methodology for farm and ranch beef cattle testing programs. *J. Anim. Sci.* 51:1277-1287.
- Ramírez-Valverde, R., I. Misztal, and J. K. Bertrand. 2001. Comparison of threshold vs linear and animal vs sire models for predicting direct and maternal genetic effects on calving difficulty in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 79:333-338.
- Rothschild, M. F., C. R. Henderson, and R. L. Quaas. 1979. Effects of selection on variances and covariances of simulated first and second lactations. *J. Dairy Sci.* 62:996-1002.
- Sakaguti, A. S., M. A. Silva, R. L. Quaas, E. N. Martins, P. S. Lopes y L. O. C. Silva. 2003. Avaliação do crescimento de bovinos jovens da raça Tabapuã, por meio de análises de funções de covariâncias. *R. Bras. Zootec.* 32:864-874.
- Schaeffer, L. R. 1984. Sire and cow evaluation under multiple trait models. *J. Dairy Sci.* 67:1567-1580.
- Shao, J. 1993. Linear model selection by cross-validation. *J. Am. Stat. Assoc.* 88:486-494.

- Smith, S. P., and H. U. Graser. 1986. Estimating variance components in a class of mixed models by restricted maximum likelihood. *J. Dairy Sci.* 69:1156-1165.
- Snee, R. D. 1977. Validation of regression models: Methods and examples. *Technometrics*. 19:415-428.
- Sorensen, D. A., and K. Johanson. 1992. Estimation of direct and correlated responses to selection using univariate animal model. *J. Anim. Sci.* 70:2038-2044.
- Sorensen, P., M. S. Lund, B. Guldbrandtsen, J. Jensen, and D. Sorensen. 2003. A comparison of bivariate and univariate QTL mapping in livestock populations. *Genet. Sel. Evol.* 35:605-622.
- Stone, M. 1974. Cross-validation choice and assessment of statistical predictions. *J. R. Stat. Soc. Ser. B.* 36:111-147.
- Tholen, E., F. J. Store, W. Trappmann, and K. Schellander. 1998. Information management and BLUP in the pig breeding herdbook societies of North-Rhine Westfalia (Germany). A progress Report. International Workshop "Introduction of BLUP Animal Model in Pigs". Research Institute of Animal Production, Praha-Uhrineves, 3-5 September 1998.
- Thompson, R., and K. Meyer. 1986. A review of theoretical aspects in the estimation of breeding values for multi-trait selection. *Livest. Prod. Sci.* 15:299-313.
- Van Vleck, L. D. 1993. Selection Index and Introduction to Mixed Models Methods. CRC Press. Florida. USA. 481 p.
- Van Vleck, L. D. 1996. Development of a flexible, portable, efficient, free software program for estimation of (co)variances components for multiple-trait models (MTDFREML). Proceedings of the Conference in Honor of Shayle R. Searle. August 9-10. Cornell University. Itaca, NY.
- Varona L., I. Misztal, and J. K. Bertrand. 1999. Threshold-linear versus linear-linear analysis of birth weight and calving ease using an animal model: comparison of models. *J. Anim. Sci.* 77:2003-2007.
- Villanueva, B. N. R. Wray, and R. Thompson. 1993. Prediction of asymptotic rates of responses from selection in multiple traits using univariate and multivariate best linear unbiased predictors. *Anim. Prod.* 57:1-14.

- Waldron, D. F., and D. L. Thomas. 1992. Increased litter size in Rambouillet sheep: I. Estimation of genetic parameters. *J. Anim. Sci.* 70:3333-3344.
- Walter, J. P., and I. L. Mao. 1985. Multiple and single traits analyses for estimating genetic parameters in simulated populations under selection. *J. Dairy Sci.* 68:91-98.
- Wolf, J. and M. Wolfová. 1998. Making models for production traits. International Workshop "Introduction of BLUP Animal Model in Pigs". Research Institute of Animal Production, Praha-Uhrineves, 3-5 September 1998.

**COMPARACIÓN ENTRE ANÁLISIS UNIVARIADOS Y
MULTIVARIADOS EN LA EVALUACIÓN GENÉTICA DE
VARIABLES DE CRECIMIENTO PARA POBLACIONES
BOVINAS MEXICANAS¹**

¹ Hernández-Alvarez, O. C., R. Ramírez-Valverde, R. Núñez-Domínguez, A. Ruiz-Flores y J. G. García-Muñiz.

RESUMEN

El objetivo del trabajo fue comparar el uso de análisis univariados o multivariados de variables de crecimiento, en la evaluación genética de bovinos Angus y Tropicarne. Las variables analizadas fueron los pesos al nacimiento (PN), al destete (PD) y al año (PA), procedentes de los registros genealógicos (n=9933) y productivos de la Asociación Angus Mexicana, y la Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Tropicarne (n=5724). Se realizaron evaluaciones utilizando el modelo animal, con análisis univariados y bivariados en ambas poblaciones, y adicionalmente se consideraron trivariados en Tropicarne. Los criterios de comparación utilizados fueron: magnitud de los estimadores de parámetros genéticos, habilidad de predicción de los modelos, y magnitud de las exactitudes de los valores genéticos predichos, adicionalmente se cuantificó el efecto de la alternativa de análisis en jerarquización de los animales. Para algunas variables de crecimiento estudiadas, la utilización de análisis bivariados mejoró la estimación de las heredabilidades directas y maternas, la exactitud de las predicciones de los valores genéticos, y la habilidad de predicción de los modelos, pero no se observaron ventajas al usar trivariados. El uso de análisis multivariados con respecto a univariados cambió la jerarquización de los animales en casi todas las variables analizadas, sugiriendo la necesidad de evaluar la mejor alternativa de análisis para la población y grupo de variables específicas. En la población Angus, se recomienda análisis individual para PN, y simultáneo para PD y PA; mientras que en Tropicarne, para PN se recomienda análisis bivariado de PN y PD, y para PD y PA, el análisis simultáneo de las dos variables.

Palabras claves: Bovinos Angus, bovinos Tropicarne, valor genético, parámetros genéticos.

COMPARISON AMONG UNIVARIATE AND MULTIVARIATE ANALYSES IN GENETIC EVALUATION OF GROWTH TRAITS IN MEXICAN CATTLE POPULATIONS

ABSTRACT

The objective of this research was to compare the use of univariate or multivariate analyses on the genetic evaluation of growth traits in Angus and Tropicarne cattle populations. The traits taken into consideration were weights at birth (BW), at weaning (WW) and at yearling (YW), using pedigree and performance records from the *Asociación Angus Mexicana* (n=9933) and the *Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Tropicarne* (n=5724). Genetic evaluations were performed using animal models with univariate and bivariate analyses in both populations. Additionally, trivariate analyses were performed in Tropicarne. Criteria to compare models were: magnitude of genetic parameter estimates, prediction ability of the models, and magnitude of accuracies of the predicted breeding values. Additionally, the effect of the analysis alternative in ranking of the animals was quantified. For some of the traits studied, the use of bivariate analyses improved the estimators for direct and maternal heritabilities, the accuracy of the predicted breeding values, and the prediction ability of the models. No advantages were observed through using trivariate analyses. The use of multivariate instead of univariate analyses changed the rank of the animals for most of the analyzed traits, suggesting that it is necessary to evaluate the best analysis alternative for specific populations and traits. In the Angus population, single analysis for BW is recommended, while joint analysis is recommended for WW and YW. The best option for BW in Tropicarne was bivariate analysis of BW and WW, while joint analysis of the two traits was the best option for WW and YW .

Key words: Angus cattle, Tropicarne cattle, breeding value, genetic parameters.

INTRODUCCIÓN

En programas de mejoramiento genético de bovinos para carne, las características asociadas al crecimiento son importantes para determinar la eficiencia de los sistemas de producción y generalmente se consideran en los criterios de selección. Tradicionalmente, en el mundo se ha dado atención primaria a características como los pesos al nacimiento (PN), al destete (PD) y al año (PA). Uno de los problemas de la evaluación genética de estas variables, es que generalmente se practica eliminación secuencial de animales, generando reporte selectivo de información para algunas variables, lo que puede provocar la estimación incorrecta de los parámetros genéticos (Jensen y Mao, 1991; Mallinckrodt *et al.*, 1995) y sesgos en las predicciones de los valores genéticos (Pollak y Quaas, 1981; Henderson, 1984).

Las evaluaciones genéticas generalmente se realizan utilizando los procedimientos de modelos mixtos descritos por Henderson (1973). En la selección para varias características, el uso de análisis multivariados mediante el modelo animal se recomendó como un procedimiento adecuado para realizar las evaluaciones genéticas de los animales (Henderson y Quaas, 1976), debido principalmente a que el análisis de varias características simultáneamente puede incrementar la exactitud de la evaluación y consecuentemente la respuesta a la selección, y a que se puede eliminar o reducir el sesgo en la evaluación debido a la selección aplicada a ciertas variables (Henderson, 1975; Pollak *et al.*, 1984). Por otro lado, debido al incremento en la demanda computacional de estos análisis, en la práctica frecuentemente se realizan análisis univariados (Villanueva *et al.*, 1993). Además, el uso del análisis conjunto de varias variables incrementa el número de (co)varianzas a estimar y, bajo determinado número y estructura de datos, puede ser difícil obtener estimaciones precisas.

A pesar que varios trabajos han sido publicados mostrando las ventajas de utilizar modelos multivariados vs univariados mediante comparaciones con

métodos analíticos o de simulación, también se han publicado resultados variables y no centrales en la comparación en bovinos para carne (Eler *et al.*, 1995; Bennett y Gregory, 1996; Lee *et al.*, 2000) respecto a las ventajas o desventajas teóricas de realizar análisis univariados o multivariados utilizando datos de campo de poblaciones comerciales.

En México, recientemente se han implementado evaluaciones genéticas de bovinos para carne utilizando varias poblaciones representativas de una misma raza. La raza Tropicarne es la primera raza mexicana de ganado bovino para carne (SAGAR, 1996), adaptada a las condiciones del trópico, la cual ha mostrado un buen comportamiento en esas condiciones de manejo. La raza Angus se distingue por producir carne de buena calidad, y por la precocidad, fertilidad y habilidad materna de las vacas. Por lo anterior, estas poblaciones constituyen recursos genéticos estratégicos para la ganadería bovina para carne del país. En estas poblaciones existe reporte selectivo de información para las diferentes características de crecimiento, por lo que se requieren estudios para determinar la conveniencia de utilizar análisis multivariados o univariados para la predicción de valores genéticos.

El objetivo de este estudio fue comparar el efecto de utilizar el análisis conjunto o individual de variables de crecimiento (PN, PD y PA) en la evaluación genética de poblaciones mexicanas de ganado Tropicarne y Angus.

MATERIALES Y MÉTODOS

Origen de la información

Las razas consideradas en este estudio fueron Tropicarne y Angus. La información analizada para el ganado Tropicarne es parte de la base de datos de la Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Tropicarne, y en específico los registros de comportamiento provienen de dos ranchos de los criadores ubicados en los municipios de Ozuluama y Tampico Alto, Ver., ambos en la región de la huasteca veracruzana.

La Asociación Tropicarne registra los antecedentes genealógicos de los animales, la identificación del animal de acuerdo con el propietario, el número de registro del animal asignado por la Asociación, las características de tipo de acuerdo con el patrón racial, y las características de crecimiento con base en el peso vivo a diferentes edades.

La alimentación del ganado es con base en pastoreo sin suplementación. Información adicional sobre el manejo del ganado Tropicarne fue publicada por Domínguez-Viveros *et al.* (2003).

La información analizada del ganado Angus proviene de la base de datos de la Asociación Angus Mexicana y en específico los registros de comportamiento provienen de 34 ranchos de los criadores. Los ranchos se localizan en nueve estados de la República Mexicana: Chihuahua (6), Coahuila (1), Durango (1), Guanajuato (5), Jalisco (11), Nayarit (1), Querétaro (1), San Luis Potosí (2), y Zacatecas (6).

La alimentación del ganado es principalmente con pastoreo extensivo en agostaderos de praderas mejoradas de zonas áridas y semiáridas. Los becerros se destetan en promedio a los 217 días. El 70% de los partos se concentran en los primeros seis meses del año, provenientes principalmente de monta natural (65%).

Descripción de los análisis univariados y multivariados

Las variables de crecimiento analizadas fueron PN, PD y PA. El PD para el ganado Tropicarne y Angus se ajustó a 240 y 205 d, respectivamente. Los grupos contemporáneos se formaron combinando los efectos de año y época de nacimiento, rancho de origen y sexo de la cría, y los grupos contemporáneos conectados finales se determinaron utilizando el paquete computacional Milc.for (Fries, 1998). En el Cuadro 1 se presenta el número de animales en el pedigrí, animales con registros productivos, grupos contemporáneos y estadísticos

descriptivos de cada una de las variables analizadas, en ambas razas. Las épocas de nacimiento se definieron considerando la distribución de precipitación y temperatura mensual a través de los años, en las estaciones climatológicas más cercanas a cada uno de los ranchos (SMN, 2004).

Cuadro 1. Estadísticos descriptivos para pesos al nacimiento (PN), al destete (PD) y al año (PA) en las razas de ganado estudiadas.

Concepto	Raza	
	Angus	Tropicarne
Animales en el pedigrí	9933	5724
PN		
No. de registros	1155	4910
Machos	586	2292
Hembras	569	2618
No. de grupos contemporáneos	102	237
Peso (kg)		
Media $\pm$ desviación estándar	33.5 $\pm$ 4.3	35.1 $\pm$ 2.4
PD		
No. de registros	757	4653
Machos	401	2149
Hembras	356	2504
No. de grupos contemporáneos	59	228
Peso (kg)		
Media $\pm$ desviación estándar	222.3 $\pm$ 45.6	210.8 $\pm$ 33.2
PA		
No. de registros	457	2853
Machos	287	726
Hembras	170	2127
No. de grupos contemporáneos	34	184
Peso (kg)		
Media $\pm$ desviación estándar	351.7 $\pm$ 71.1	257.6 $\pm$ 43.2

Los resultados presentados en los análisis univariados se basaron en la selección de los modelos con mejor ajuste para cada variable y raza estudiada, utilizando una prueba de ji-cuadrada, de acuerdo con la metodología descrita por Domínguez-Viveros *et al.* (2003), partiendo del modelo completo siguiente:

$$y = Xb + Zg + Mm + Wp + e$$

donde: **y** es el vector de registros de comportamiento para cada variable de crecimiento; **b** es el vector de efectos fijos, incluyendo los grupos contemporáneos y las covariables lineal y cuadrática de edad de la vaca (para Tropicarne se consideró también la heterosis promedio de crías y madres); **X** es la matriz de incidencia que asocia **b** con **y**; **g** es el vector de valores genéticos aditivos directos; **Z** es la matriz de incidencia que asocia **g** con **y**; **m** es el vector de valores genéticos aditivos maternos; **M** es la matriz de incidencia que asocia **m** con **y**; **p** es el vector de efectos de ambiente permanente de la vaca; **W** es la matriz de incidencia que asocia **p** con **y**; y **e** es el vector de efectos residuales $\sim \text{NID}(0, \sigma_e^2)$.

En el modelo anterior se supone que:

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

y

$$\text{var} \begin{bmatrix} g \\ m \\ p \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_g^2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & A\sigma_m^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I_c\sigma_p^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I_N\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

Donde *c* es el número de animales y *N* es el número de registros, *A* es el numerador de la matriz de relaciones genéticas e *I* es una matriz idéntica de tamaño adecuado.

En Angus, el modelo seleccionado para PN y PD incluyó los efectos genéticos aditivos directo y materno, más la covarianza entre ellos; y para PA sólo incluyó el efecto genético aditivo directo. En Tropicarne el modelo seleccionado para PN y PA incluyó efectos genéticos aditivos directo y materno; y para PD se incluyó, adicionalmente a los anteriores, el efecto de ambiente permanente.

Los resultados presentados en los análisis multivariados son una extensión de los casos univariados, pero considerando dos o tres variables simultáneamente. Para los análisis multivariados, se consideraron las combinaciones de los modelos seleccionados en los análisis univariados, adicionando solo las covarianzas entre características para efectos genéticos directos, genéticos maternos y residuales; es decir, no se incluyeron covarianzas cruzadas entre efectos genéticos directos y maternos. Debido a la cantidad de información disponible, en Angus no se realizó el análisis trivariado, por lo que en los resultados sólo se muestran las combinaciones de dos variables simultáneamente.

Cada población se analizó independientemente y los análisis estadísticos finales para estimar los parámetros genéticos, y para predecir los valores genéticos de los animales y sus exactitudes, se realizaron utilizando el programa de máxima verosimilitud restringida, sin el uso de derivadas y multivariado (MTDFREML, Boldman *et al.*, 1995). El programa contiene un conjunto de subprogramas para la estimación de componentes de varianza y covarianza de los efectos aleatorios, a través de máxima verosimilitud restringida (REML) sin el uso de derivadas; y después de la estimación de componentes de (co)varianza, permite obtener soluciones a las ecuaciones de modelos mixtos de Henderson con propiedades de mejores predictores lineales insesgados (BLUP) de los efectos aleatorios y de mejores estimadores lineales insesgados de los efectos fijos (BLUE). El método maximiza la función de verosimilitud (L) de los datos, o equivalentemente minimiza $-2 \log L$. El criterio de convergencia fue 1×10^{-9} . El análisis de los datos concluyó cuando se obtuvo un mismo valor de $-2 \log$ de L en dos corridas consecutivas; y los componentes de varianza estimados y los parámetros genéticos se obtuvieron en el punto de convergencia. El programa se reinició varias veces para obtener un máximo global.

Comparación entre análisis univariados y multivariados

Los modelos univariados y multivariados se compararon para cada una de las razas estudiadas en función de tres aspectos: estimación de parámetros genéticos, habilidad de predicción de los modelos e impacto en las exactitudes de los valores genéticos. Además se considero el efecto de la alternativa de análisis en la jerarquización de los animales. Dado que L se estima indirectamente, la mejor alternativa de análisis se eligió considerando la variable PD.

Parámetros genéticos. Para determinar el posible efecto de los diferentes análisis en los estimadores de los parámetros genéticos, se compararon sus magnitudes.

Habilidad de predicción. En la selección de modelos, un criterio importante de comparación es su habilidad de predicción, mediante métodos como la validación cruzada, que consiste en omitir una porción de datos, ajustar el modelo a los datos remanentes y probar el ajuste del modelo en la porción de datos omitidos (Shao, 1993). En este estudio, las comparaciones de modelos univariados vs multivariados de acuerdo con su poder predictivo se realizaron usando la técnica de validación cruzada, basada en la correlación (SAS, 2001), de los valores genéticos predichos provenientes de dos muestras, con la mitad de los registros de cada variable a considerar eliminados aleatoriamente en la primera muestra y los registros remanentes utilizados en la segunda muestra. Se crearon tres muestras de acuerdo con el procedimiento antes mencionado y las correlaciones que se reportan son el promedio de esas tres réplicas.

Exactitudes de los valores genéticos predichos. Para comparar el impacto del uso de los diferentes tipos de análisis en los resultados principales de interés de las evaluaciones genéticas, se obtuvieron los promedios de las exactitudes de los valores genéticos, y estas fueron comparadas en términos de su magnitud.

Efecto de la alternativa de análisis en la jerarquización de animales. Con base en los tres criterios anteriores se seleccionó la mejor alternativa de análisis para cada característica. Para considerar cambios en la jerarquización de animales, se realizaron correlaciones simples (SAS, 2001) entre los valores genéticos predichos con la mejor alternativa de análisis respecto a cada una de las alternativas adicionales, para las variables respectivas.

Con el propósito de estimar el efecto de la mejor alternativa de análisis en la jerarquización de animales, se siguió el procedimiento siguiente: se ordenaron los animales con respecto a su valor genético, utilizando la mejor alternativa de análisis como criterio; se identificaron los individuos ubicados en el mejor 20%; posteriormente, se reordenaron todos los animales con respecto a cada alternativa de análisis adicional y se cuantificaron los que fueron constantes dentro del mejor 20%; finalmente, se calcularon los porcentajes de coincidencia. También se estimó el promedio de los valores genéticos predichos con la mejor alternativa de análisis, para el mejor 20% de los animales, ordenados de acuerdo con cada alternativa de análisis, dentro de característica.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Parámetros genéticos

En general, los estimadores tanto de heredabilidades directas (h^2_d) como maternas (h^2_m), para las poblaciones y sus variables de crecimiento estudiadas, mostraron magnitudes similares en los análisis univariados y multivariados (Cuadro 2). Sin embargo, dichos estimadores variaron ligeramente dependiendo de la característica y raza estudiada.

En ganado Angus, la h^2_d de PA mejoró ligeramente con el análisis bivariado al incluir el PD, en comparación con el univariado (0.33 vs 0.36), mientras que al pasar de univariados a bivariados, las h^2_d de PN o PD aumentó o disminuyó en forma ligera, respectivamente. En las h^2_m para PN y PD ocurrió lo opuesto, es decir, disminución ligera para PN y aumento para PD. En ganado Tropicarne,

tanto las h^2_d como las h^2_m tuvieron un patrón de cambios similar. Los estimadores para PN se mantuvieron prácticamente sin cambios, mientras que para PD y PA se observaron ligeros aumentos al pasar de univariados a bivariados, disminuyendo nuevamente al pasar a trivariados.

Cuadro 2. Heredabilidades directas (h^2_d) y maternas (h^2_m) estimadas mediante análisis univariados o multivariados en las razas estudiadas, para pesos al nacimiento (PN), al destete (PD) y al año (PA).

Característica*	Raza			
	Angus		Tropicarne	
	h^2_d	h^2_m	h^2_d	h^2_m
PN	0.31	0.34	0.06	0.03
PN+PD	0.32	0.33	0.07	0.02
PN+PA	0.33	0.33	0.06	0.03
PN+PD+PA			0.06	0.02
PD	0.48	0.00	0.09	0.07
PD+PN	0.45	0.00	0.10	0.08
PD+PA	0.45	0.01	0.12	0.12
PD+PN+PA			0.09	0.09
PA	0.33		0.16	0.07
PA+PN	0.33		0.19	0.06
PA+PD	0.36		0.19	0.10
PA+PN+PD			0.16	0.06

* Las heredabilidades corresponden a la primera variable escrita en la hilera. La(s) abreviatura(s) después del signo (+), se refieren a la(s) variable(s) consideradas simultáneamente en los análisis multivariados.

Las mejoras en heredabilidades para PD y PA al estimarse simultáneamente, pueden atribuirse a mejoras en la estructura de los datos al considerar las asociaciones genéticas y fenotípicas entre las dos variables (Thompson y Meyer, 1986), y a la corrección por sesgos debidos al reporte selectivo de información y selección diferencial de animales en función del sexo (Cuadro 1). La reducción de sesgos por selección, debido al uso de modelos multivariados

se ha documentado ampliamente (Walter y Mao, 1985; Kennedy *et al.* 1988; Mallinckrodt *et al.*, 1992). El patrón más estable de incrementos en las h^2_d de los análisis bivariados en ambas poblaciones, puede deberse parcialmente a las correlaciones altas y positivas entre efectos genéticos aditivos directos (>0.91), mientras que la falta de un patrón más definido para las h^2_m , debido a las estimaciones diversas de correlaciones genéticas aditivas maternas (0.0 hasta 1.0). La disminución en los estimadores para h^2_d y h^2_m en los análisis trivariados respecto a los univariados o bivariados para Tropicarne, es similar al patrón observado por Meyer *et al.* (1993) en variables de crecimiento de ganado bovino para carne, y puede ser explicado por el efecto del incremento en la varianza de muestreo al incluir modelos más complejos, particularmente cuando se trata de análisis multivariados, pues se incrementa el número de parámetros a estimar.

La similaridad en los estimadores de heredabilidades con análisis univariados o bivariados en variables de crecimiento de bovinos para carne, o de ligeras ventajas en favor de la consideración simultánea de algunas de las variables, también se ha observado en otros estudios usando poblaciones comerciales de bovinos para carne (Meyer, 1993; Eler *et al.*, 1995; Lee *et al.*, 2000) y utilizando datos simulados (Sorensen *et al.*, 2003), lo que sugiere la necesidad de estudiar los casos en forma particular.

Considerando la magnitud de los estimadores de h^2_d y h^2_m , los resultados obtenidos muestran ligeras ventajas al utilizar análisis bivariados; sin embargo, la no generalización para todos los casos sugiere la necesidad de evaluar la mejor alternativa en cada población y variables a analizar. En los casos estudiados, se recomienda el análisis univariado para PN y el análisis simultáneo de PD y PA, en las dos poblaciones estudiadas.

Habilidad de predicción

En general, los modelos multivariados mostraron ventajas sobre los univariados en su habilidad de predicción utilizando la metodología de validación cruzada (Cuadro 3). Lo anterior confirma lo publicado por Varona *et al.* (1999), acerca de la menor sensibilidad a pérdida de información de los modelos multivariados, dado el efecto estabilizador de la(s) variable(s) correlacionadas.

Cuadro 3. Promedios de correlaciones entre valores genéticos predichos obtenidos de pares de muestras usando validación cruzada, para leche (L), y los pesos al nacimiento (PN), al destete (PD) y al año (PA), en los diferentes análisis** dentro de raza.*

Variable	Raza / tipo de análisis								
	Angus				Tropicarne				
	U	B _{PN-PD}	B _{PN-PA}	B _{PD-PA}	U	B _{PN-PD}	B _{PN-PA}	B _{PD-PA}	T
PN	0.17	0.11	0.20		0.23	0.88	0.91		0.92
PD	0.23	0.22		0.66	0.44	0.85		0.93	0.95
L	0.12	1.00		0.04	0.51	0.53		0.86	0.79
PA	0.24		0.42	0.90	0.46		0.80	0.91	0.92

* Tres repeticiones; **U = univariado, B = bivariado, T= trivariado.

En Angus, los promedios de las correlaciones entre valores genéticos predichos para PD y PA fueron superiores al utilizar el modelo con el análisis simultáneo de las dos características, comparados con sus respectivos modelos univariados (43 y 66%, respectivamente). Sin embargo, las correlaciones usando el modelo univariado o cualquiera de los bivariados para PN fueron similares, y muy variables para leche (L), esto último posiblemente causado por la prácticamente nula h^2_m en la variable, en parte debida a la poca cantidad de información disponible para esta población. En Tropicarne, cualquiera de los análisis usando modelos multivariados tuvieron mejor poder predictivo que sus correspondientes análisis univariados. Para PN, los modelos bivariados o trivariados tuvieron respuestas similares (0.88 a 0.92); sin embargo, para las

demás variables los mejores resultados se obtuvieron (0.79 a 0.95) con el modelo trivariado o el bivariado considerando PD y PA.

Las diferencias en habilidad de predicción entre los modelos considerando sólo una variable y dos o más variables simultáneamente, son mayores a las estimadas por Ramirez-Valverde *et al.* (2001) usando modelos lineales univariados y bivariados, para peso al nacimiento y dificultad al parto en bovinos Gelvbieh, lo que puede explicarse por la mayor cantidad de información en este último estudio.

Considerando el criterio de la habilidad de predicción de los modelos univariados o multivariados, los resultados obtenidos muestran ventajas en la utilización de análisis multivariados; sin embargo, tomando en cuenta la simplicidad de los modelos, se recomienda el análisis univariado para PN en la población Angus, el bivariado de PN y PD para PN en Tropicarne, mientras que para PD y PA la mejor alternativa fue el bivariado que las relaciona.

Exactitudes de los valores genéticos predichos

El mejoramiento de las exactitudes para predecir los valores genéticos se considera como una de las razones principales para realizar análisis con modelos que consideran la evaluación simultánea de varias variables (Pollak *et al.*, 1984; Schaeffer, 1984; Li y Kennedy, 1994). El Cuadro 4 muestra las exactitudes promedio obtenidas para las características analizadas en cada uno de los diferentes análisis. El uso de análisis multivariados mejoró la exactitud promedio en la mayoría de las variables estudiadas, la magnitud del cambio dependió de la característica asociada.

En Angus, para PN y PD el uso de análisis bivariados no mejoró la exactitud, ya que los valores obtenidos fueron ligeramente menores (PN) o iguales (PD). Para L y PA, el uso del análisis simultáneo de PD y PA mejoró ligeramente la exactitud de L (0.04 vs 0.00) y PA (0.17 vs 0.12), con relación los respectivos

análisis univariados. En Tropicarne, para todas las variables se obtuvieron ventajas de la utilización de los análisis multivariados respecto a los univariados. Para PN, el uso del análisis bivariado de PN y PD, o el trivariado mejoraron en forma importante la exactitud con respecto a los univariados (0.53 y 0.54 vs 0.44). Para PD y PA, las estimaciones de exactitudes fueron similares en cualquiera de los análisis multivariados, y superiores a sus respectivos análisis univariados (0.53 a 0.55 vs 0.47 y 0.54 a 0.55 vs 0.48, para PD y PA, respectivamente). Para L, el uso de análisis bivariado de PD y PA mejoró sustancialmente su exactitud promedio (0.51 vs 0.42). Considerando el criterio de la exactitud estimada, lo anterior sugiere ventaja del uso de análisis multivariados; sin embargo, se requiere de evaluar la mejor alternativa específica.

Cuadro 4. Promedios de exactitudes para leche (L), y los pesos al nacimiento (PN), al destete (PD) y al año (PA) en los diferentes análisis dentro de raza.*

Variable	Raza / tipo de análisis								
	Angus				Tropicarne				
	U	B _{PN-PD}	B _{PN-PA}	B _{PD-PA}	U	B _{PN-PD}	B _{PN-PA}	B _{PD-PA}	T
PN	0.19	0.18	0.18		0.44	0.53	0.39		0.54
PD	0.19	0.19		0.19	0.47	0.53		0.54	0.55
L	0.00	0.02		0.04	0.42	0.44		0.51	0.48
PA	0.12		0.13	0.17	0.48		0.55	0.54	0.55

* U = univariado, B = bivariado, T = trivariado.

Las mejoras en la exactitud de los valores genéticos predichos mediante análisis multivariados pueden explicarse, principalmente debido al aumento en la cantidad de información al considerar las asociaciones entre variables y la mejora en la estructura de los datos, creando mayor ligamiento entre los efectos fijos y aleatorios (Pollak *et al.*, 1984; Schaeffer, 1984; Thompson y Meyer, 1986), especialmente en variables con selección secuencial y reporte selectivo de información, como las de este estudio. La falta de consistencia en el caso de la población Angus, pudo deberse a problemas para obtener estimadores de

parámetros genéticos precisos (Pollak *et al.*, 1984; Ducrocq, 1994; Li y Kennedy, 1994) por escasa información, llegando al extremo, en el caso de trivariados, a la imposibilidad para su estimación. Henderson (1984) mencionó que para obtener estimaciones de correlaciones genéticas con varianzas de muestreo pequeñas, se requiere de una gran cantidad de datos bien balanceados.

Considerando el criterio de cambios en las exactitudes de los valores genéticos predichos, los resultados obtenidos sugieren ventajas en la utilización de análisis de varias variables simultáneamente. Se recomienda el análisis univariado para PN en la población Angus, el bivariado de PN y PD para PN en Tropicarne, mientras que para las demás variables la mejor alternativa fue el bivariado de PD y PA.

Efecto de la alternativa de análisis en la jerarquización de animales

Los coeficientes de correlación entre valores genéticos predichos obtenidos con la mejor alternativa de análisis y las alternativas de análisis adicionales, se muestran en el Cuadro 5. En la población Angus, las correlaciones obtenidas para las variables PN y PD fueron altas y positivas (0.97 a 1.0), lo que indica que no existieron cambios importantes en la jerarquización de animales, cuando se utilizó cualquiera de las alternativas de análisis con respecto a la mejor alternativa. Sin embargo, en el análisis de PD y PA simultáneamente se obtuvieron correlaciones de mediana magnitud (de 0.83 a 0.91, para L y PA), sugiriendo cambios en la jerarquización de animales. En la población Tropicarne, para las estimaciones con modelos bivariados se obtuvieron correlaciones de mediana magnitud (0.79 a 0.92), lo que muestra que la alternativa de análisis repercute en la jerarquización de los animales. Para L y las estimaciones con modelos trivariados, se encontraron correlaciones muy cercanas a la unidad, indicando que no existen grandes cambios en la jerarquización de animales cuando se utiliza la mejor alternativa de análisis o los trivariados para la predicción de los valores genéticos.

Cuadro 5. Correlaciones entre valores genéticos predichos de la mejor alternativa de análisis* con las alternativas de análisis adicionales en las razas estudiadas, para leche (L), y pesos al nacimiento (PN), al destete (PD) y al año (PA).

Variable	Raza / tipo de análisis**								
	Angus				Tropicarne				
	U	B _{PN-PD}	B _{PN-PA}	B _{PD-PA}	U	B _{PN-PD}	B _{PN-PA}	B _{PD-PA}	T
PN	1.00	0.99	0.98		0.83	1.00	0.86		0.96
PD	0.98	0.97		1.00	0.92	0.84		1.00	0.93
L	0.91	0.13		1.00	0.97	0.96		1.00	0.99
PA	0.83		0.80	1.00	0.89		0.85	1.00	0.95

*Angus: PN:univariado, PD y PA:bivariado PD-PA; Tropicarne: PN:bivariado PN-PD, PD y PA: bivariado PD-PA.

**B = bivariado, T= trivariado.

El Cuadro 6 muestra los porcentajes de coincidencia entre los valores genéticos predichos provenientes de la mejor alternativa de análisis con las alternativas de análisis adicionales, para el mejor 20% de los animales. En la población Angus, la coincidencia varió con la variable considerada, para PN y PD la coincidencia fue alta (>90%), mientras que para L y PA es de magnitud intermedia (de 67 a 86%); Por su parte, en Tropicarne varió entre 69 y 91%. Lo anterior sugiere que el impacto de considerar las diferentes alternativas tiene un efecto importante en la jerarquización de los mejores animales, lo que refuerza la necesidad de utilizar la mejor alternativa de análisis para los casos específicos.

Los cambios en la jerarquización de animales para algunas de las variables, eran de esperarse dados los cambios en parámetros genéticos, en las exactitudes de los valores genéticos predichos, y a las diferentes habilidades de predicción de los modelos con las diferentes alternativas de análisis, así como la selección secuencial observada en las poblaciones estudiadas. Schaeffer (1984) menciona que un análisis multivariado pudiera mejorar la jerarquización

de los animales, especialmente en casos donde ocurre selección, donde pueden obtenerse estimadores incorrectos de los parámetros genéticos, provocando sesgos en los predictores de los valores genéticos (Henderson, 1984; Pollak y Quass, 1981). En general, lo anterior sugiere un menor sesgo en las evaluaciones genéticas multivariadas, y por lo tanto su utilización producirá una mejor jerarquización de los animales.

Cuadro 6. Porcentajes de coincidencia del mejor 20% de los animales ordenados por su valor genético, entre la mejor alternativa de análisis y las demás alternativas en las razas estudiadas, para leche (L), y pesos al nacimiento (PN), al destete (PD) y al año (PA).*

Variable	Raza / tipo de análisis**								
	Angus				Tropicarne				
	U	B _{PN-PD}	B _{PN-PA}	B _{PD-PA}	U	B _{PN-PD}	B _{PN-PA}	B _{PD-PA}	T
PN	100.00	93.86	91.40		74.67	100.00	71.62		86.55
PD	92.61	91.85		100.00	76.59	69.08		100.00	83.84
L	86.32	66.75		100.00	86.46	85.50		100.00	91.27
PA	73.04		70.62	100.00	76.24		72.40	100.00	85.68

*Angus: PN:univariado, PD y PA:bivariado PD-PA; Tropicarne: PN:bivariado PN-PD, PD y PA: bivariado PD-PA.

**U = univariado, B = bivariado, T= trivariado.

Con el propósito de estimar el efecto en la respuesta a la selección al utilizar diferentes alternativas de análisis, el Cuadro 7 muestra los promedios de valores genéticos predichos con la mejor alternativa de análisis al considerar el mejor 20% de los animales, ordenados de acuerdo con cada alternativa. Las diferencias en los promedios de los valores genéticos predichos, para la población Angus en casi todas las variables fueron poco importantes, con la excepción del PA, donde se esperaría una mayor respuesta a la selección utilizando la mejor alternativa en comparación con el análisis univariado (1.87 kg) o bivariado PN-PA (2.15 kg); mientras que para Tropicarne, con la excepción de PN, las diferencias fueron importantes. Lo anterior sugiere que dependiendo de las variables y poblaciones a utilizar, en general la elección de

la mejor alternativa de análisis tiene un impacto importante en la determinación de los valores genéticos predichos de los animales, y por lo tanto en el progreso genético de las poblaciones.

Cuadro 7. Promedios de valores genéticos predichos del mejor 20% de los animales de la mejor alternativa de análisis ordenados de acuerdo con cada alternativa de análisis, para leche (L), y pesos al nacimiento (PN), al destete (PD) y al año (PA).*

Variable	Raza / tipo de análisis**								
	Angus				Tropicarne				
	U	B _{PN-PD}	B _{PN-PA}	B _{PD-PA}	U	B _{PN-PD}	B _{PN-PA}	B _{PD-PA}	T
PN	-0.52	-0.51	-0.51		-0.11	-0.15	-0.14		-0.14
PD	7.78	7.77		7.94	8.91	8.47		9.53	9.24
L	0.21	0.20		0.18	7.93	7.90		8.13	8.05
PA	7.43		7.15	9.30	11.69		11.40	12.62	12.30

*Angus: PN:univariado, PD y PA:bivariado PD-PA; Tropicarne: PN:bivariado PN-PD, PD y PA: bivariado PD-PA.

** U = univariado, B = bivariado, T= trivariado.

Conclusiones

Para algunas de las variables de crecimiento estudiadas, la utilización de análisis bivariados mejoró los estimadores de las heredabilidades directa y materna, la exactitud de las predicciones de los valores genéticos, y la habilidad predictiva de los modelos. Sin embargo, no se observaron ventajas al usar análisis trivariados. Adicionalmente, en la mayoría de variables se detectaron cambios importantes en la jerarquización de los animales, dependiendo de la alternativa de análisis utilizada, por lo que el uso de cierta alternativa de análisis podría tener impacto en el mejoramiento genético de estas poblaciones. Lo anterior sugiere la necesidad de determinar la mejor alternativa para la población y grupo de variables específicas. En el caso de la población Angus, se recomienda la utilización del análisis individual para peso al nacimiento, y el simultáneo para peso al destete y peso al año; mientras que en Tropicarne para

el peso al nacimiento se recomienda el análisis bivariado de peso al nacimiento y al destete, y para los pesos al destete y al año, el análisis simultáneo de las dos características.

LITERATURA CITADA

- Bennett, G. L., and K. E. Gregory. 1996. Genetic (co)variances among birth weight, 200-day weight, and postweaning gain in composites and parental breeds of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 74: 2598-2611.
- 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.
- 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(4): 323-335.
- Ducrocq, V. 1994. Multiple trait prediction: principles and problems. *Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production.* 18:455-462.
- Eler, J. P., L. D. Van Vleck, J. B. S. Ferraz, and R. B. Lobo. 1995. Estimation of variances due to direct and maternal effects for growth traits of Nelore cattle. *J. Anim. Sci.* 73: 3253-3258.
- Fries, L. A. 1998. Connectability in beef cattle genetic evaluation: The heuristic approach used in Milc.for. *Proceedings of the 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production.* 27:449-450.
- Henderson, C. R. 1973. Sire evaluation and genetic trends. *Proceedings of the Animal Breeding and Genetic Symposium in Honour of J. L. Lush.* American Society for Animal Science: Blacksburgh, Champaign, Illinois. pp 10-41.
- Henderson, C. R. 1975. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics.* 31: 423-447.
- Henderson, C. R. 1984. Estimation of variances and covariances under multiple trait models. *J. Dairy Sci.* 67: 1581-1589.
- Henderson, C. R., and R. L. Quaas. 1976. Multiple trait evaluation using relatives records. *J. Anim. Sci.* 43: 1188-1197.

- Jensen, J., and I. L. Mao. 1991. Estimation of genetic parameters using sampled data from populations undergoing selection. *J. Dairy Sci.* 3544-3551.
- Kennedy, B. W., L. R. Schaeffer, and D. A. Sorensen. 1988. Genetic properties of animal models. *J. Dairy Sci.* 71(Suppl.):17-26.
- Lee, J. W., S. B. Choi, Y. H. Jung, J. F. Keown, and L. D. Van Vleck. 2000. Parameter estimates for direct and maternal genetic effects on yearling, eighteen-month, and slaughter weights of Korean native cattle. *J. Anim. Sci.* 78:1414-1421.
- Li, X., and B. W. Kennedy. 1994. Comparison of genetic parameter estimates for growth rate and backfat from single and multiple trait models with and without genetic groups. *Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production.* 18:418-421.
- Mallinckrodt, C. H., B. L. Golden, and R. M. Bourdon. 1992. The impact of data problems on the reliability of expected progeny difference. *J. Anim. Sci.* 70(suppl. 1):97.
- Mallinckrodt, C. H., B. L. Golden, and R. M. Bourdon. 1995. The effect of selective reporting on estimates of weaning weight parameters in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 73: 1264-1270.
- Meyer, K. 1993. Estimates of direct and maternal correlations among growth traits in Australian beef cattle. *Livest. Prod. Sci.* 38:91-105.
- Meyer, K., M. J. Carric, and B. J. P. Donnelly. 1993. Genetic parameter for growth traits of Australian beef cattle from a multibreed selection experiment. *J. Anim. Sci.* 71:2614-2622.
- Pollak, E. J., J. Van der Werf, and R. L. Quaas. 1984. Selection bias and multiple trait evaluation. *J. Dairy Sci.* 67:1590-1595.
- Pollak, E. J., and R. L. Quaas. 1981. Monte carlo study of genetic evaluations using sequentially selected records. *J. Anim. Sci.* 52:257-264.
- Ramírez-Valverde, R., I. Misztal, and J. K. Bertrand. 2001. Comparison of threshold vs linear and animal vs sire models for predicting direct and maternal genetic effects on calving difficulty in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 79:333-338.
- SAGAR. 1996. Reglamento Técnico de la Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Tropicarne. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural. México, D. F. 24 p.

- SAS. 2001. SAS/STAT User's Guide. (Release 8.20). Cary, NC, USA. SAS Inst. Inc.
- Schaeffer, L. R. 1984. Sire and cow evaluation under multiple trait models. J. Dairy Sci. 67:1567-1580.
- Shao, J. 1993. Linear model selection by cross-validation. J. Am. Stat. Assoc. 88:486-494.
- SMN (Servicio Meteorológico Nacional). 2004. <http://smn.gob.mx/productos/> (consultado en agosto de 2004).
- Sorensen, P., M. S. Lund, B. Guldbrandtsen, J. Jensen, and D. Sorensen. 2003. A comparison of bivariate and univariate QTL mapping in livestock populations. Genet. Sel. Evol. 35:605-622.
- Thompson, R., and K. Meyer. 1986. A review of theoretical aspects in the estimation of breeding values for multi-trait selection. Livest. Prod. Sci. 15:299-313.
- Varona L., I. Misztal, and J. K. Bertrand. 1999. Threshold-linear versus linear-linear analysis of birth weight and calving ease using an animal model: comparison of models. J. Anim. Sci. 77:2003-2007.
- Villanueva, B., N. R. Wray, and R. Thompson. 1993. Prediction of asymptotic rates of response from selection on multiple traits using univariate and multivariate best linear unbiased predictors. Anim. Prod. 57:1-13.
- Walter, J. P., and I. L. Mao. 1985. Multiple and single traits analyses for estimating genetic parameters in simulated populations under selection. J. Dairy Sci. 68:91-98.