



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DEPARTAMENTO DE ENSEÑANZA, INVESTIGACIÓN Y SERVICIO EN ZOOTECNIA

POSGRADO EN PRODUCCIÓN ANIMAL

Correlación Genética entre Efectos Directo y Materno
del Peso al Destete de Poblaciones Bovinas Mexicanas

TESIS

QUE COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS EN INNOVACIÓN GANADERA

PRESENTA:

Raymundo Gallegos Ramírez

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



Agosto 2009

Chapingo, Estado de México

CORRELACIÓN GENÉTICA ENTRE EFECTOS DIRECTO Y MATERNO DEL PESO AL DESTETE DE POBLACIONES BOVINAS MEXICANAS

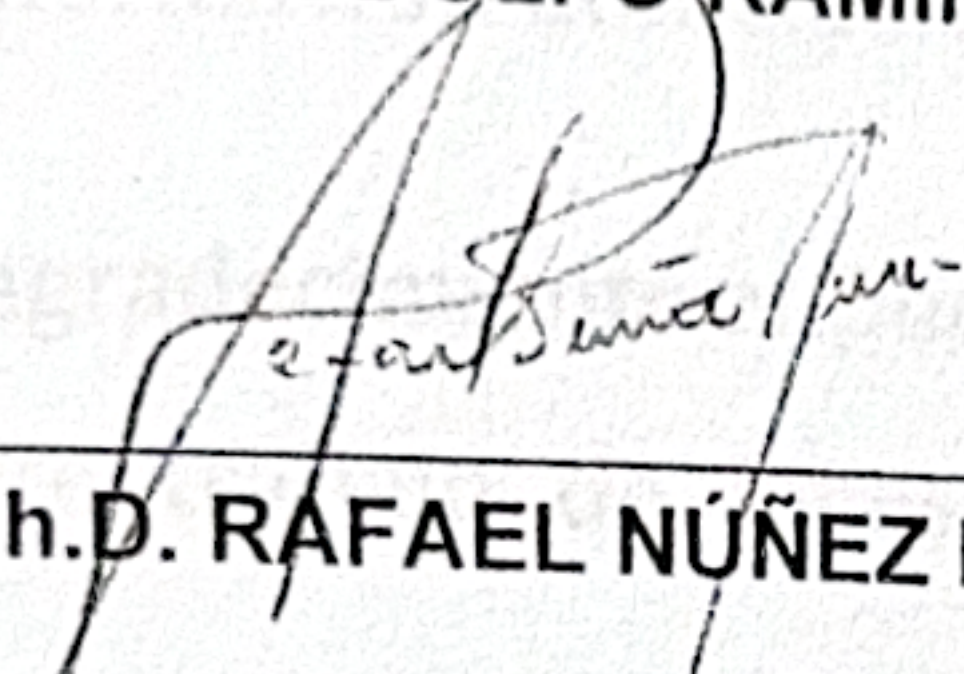
Tesis realizada por Raymundo Gallegos Ramírez, bajo la dirección del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN INNOVACIÓN GANADERA

DIRECTOR:


Ph.D. RODOLFO RAMÍREZ VALVERDE

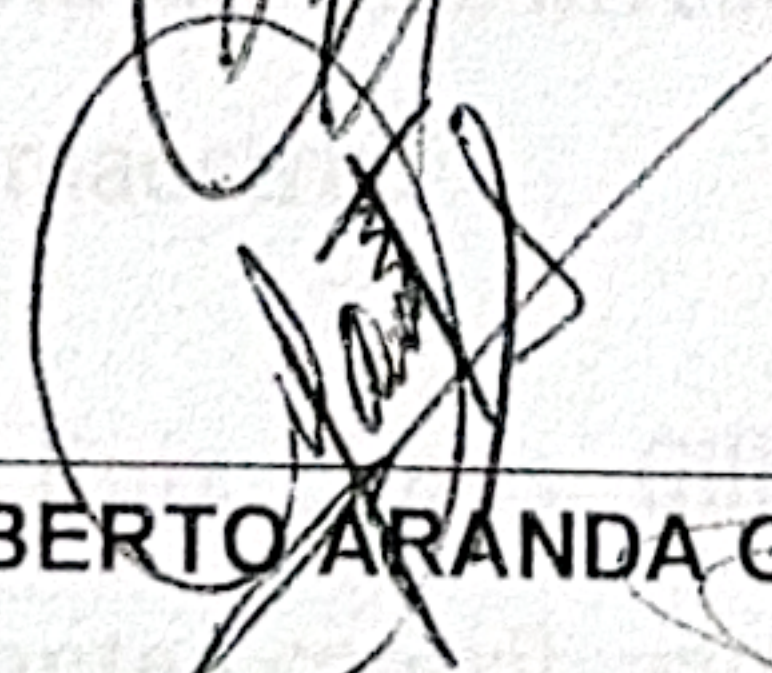
ASESOR:


Ph.D. RAFAEL NÚÑEZ DOMÍNGUEZ

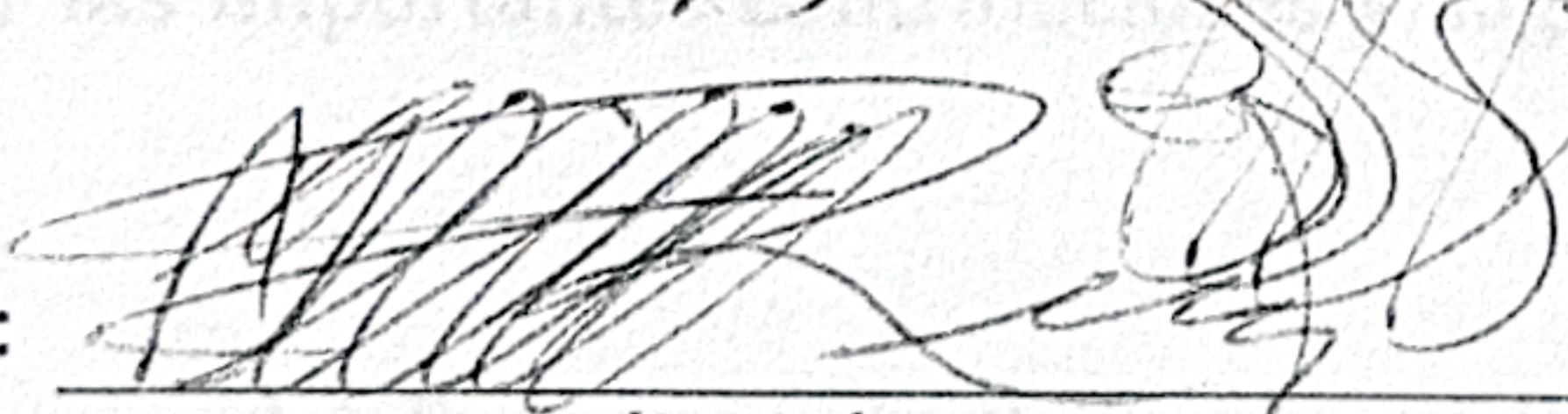
ASESOR:


Ph.D. FELIPE ALONSO RODRÍGUEZ ALMEIDA

ASESOR:


Ph.D. GILBERTO ARANDA OSORIO

ASESOR:


Ph.D. AGUSTÍN RUÍZ FLORES

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma Chapingo y al Posgrado en Producción Animal, por la oportunidad que me brindaron para tener una formación profesional y personal de alta calidad.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por el apoyo económico otorgado durante mis estudios de Maestría en Ciencias, el cual fue indispensable para terminar con éxito esta etapa de mi vida.

A la Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Suizo de Registro, Asociación Angus Mexicana A. C., y Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Tropicarne por facilitar la información utilizada en esta investigación.

Mi más sincero agradecimiento al Doctor Rodolfo Ramírez Valverde, por la acertada dirección de este trabajo de investigación, sus consejos, sugerencias y apoyo incondicional.

Al Doctor Rafael Núñez Domínguez, por las valiosas aportaciones para el desarrollo y finalización satisfactoria de esta investigación, y por las enseñanzas brindadas durante mis estudios de maestría.

A los Doctores Agustín Ruiz Flores, Gilberto Aranda Osorio y Felipe Rodríguez Almeida, por las importantes contribuciones y sugerencias para la mejora de este trabajo.

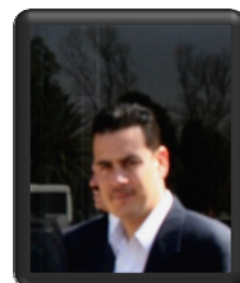
A los profesores del Programa de Posgrado en Producción Animal, quienes nos compartieron su experiencia, sus conocimientos y su valiosa amistad. De ellos aprendí la importancia de la honestidad, la responsabilidad y la ética en el trabajo y en la vida diaria para aspirar a cumplir las metas personales y profesionales.

DEDICATORIAS

A mis padres, **Reymundo Gallegos Rodríguez** y **Cecilia Ramírez Marmolejo** por todo el apoyo, cariño y confianza que he recibido de ellos. De la misma forma, a mis **hermanos y hermanas**, que siempre han estado al pendiente de lo que hago y me han brindado su aprecio y confianza incondicional. Con profundo respeto y sincero agradecimiento les dedico el logro más importante de mi vida.

A mis compañeros de generación y amigos de la maestría, con quienes tuve la oportunidad de compartir momentos muy agradables y situaciones difíciles durante mi estancia en el posgrado, lo que fortaleció la amistad entre nosotros y el apoyo mutuo.

DATOS BIOGRÁFICOS



DATOS PERSONALES

NOMBRE:	Raymundo Gallegos Ramírez
FECHA DE NACIMIENTO	01 de agosto de 1984
LUGAR DE NACIMIENTO	Ojuelos de Jalisco, Jal.
CURP	GARR840801HJCLMY04
PROFESIÓN	Ingeniero Agrónomo Especialista en Zootecnia
CÉDULA PROFESIONAL	5090786

DESARROLLO ACADÉMICO

BACHILLERATO	Preparatoria Agrícola, UACH.
LICENCIATURA	Depto. De Enseñanza, Investigación y Servicio en Zootecnia, UACH.
MAESTRÍA	Posgrado en Producción Animal, Depto. de Enseñanza, Investigación y Servicio en Zootecnia, UACH.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS.....	iii
DEDICATORIAS.....	iv
DATOS BIOGRÁFICOS.....	v
CONTENIDO	vi
LISTA DE CUADROS	viii
LISTA DE FIGURAS	ix
1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
2. REVISIÓN DE LITERATURA	4
2.1 La evaluación genética del peso al destete de bovinos para carne.....	4
2.1.1 Metodologías	5
2.1.2 Efectos a incluir en los modelos.....	6
2.1.3 Consideración histórica de efectos genéticos maternos en bovinos para carne.....	8
2.2 Significado y causas de correlaciones genéticas	10
2.3 La correlación entre efectos genéticos directo y materno en la evaluación genética del PD de bovinos.....	12
2.3.1 Naturaleza.....	12
2.3.2 Implicaciones en los estimadores de parámetros genéticos	12
2.3.3 Implicaciones en el progreso genético	14
2.3.4 Estimaciones utilizadas en evaluaciones genéticas.....	14
2.4 Estimadores de correlaciones entre efectos genéticos directo y materno en bovinos.....	16
2.5 Estimadores de correlaciones entre efectos genéticos directo y materno en otras especies y sistemas de producción.....	30
2.6 Posibles causas de que los estimadores de la correlación entre los efectos genéticos directo y materno son frecuentemente altos y negativos..	31
2.6.1 Antagonismo genético real.....	31
2.6.2 Inadecuada estructura de los datos	32
2.6.3 Modelación y suposiciones incorrectas.....	35
2.7 Conclusiones	42
2.8 Literatura citada	43
3. CORRELACIÓN GENÉTICA ENTRE EFECTOS DIRECTO Y MATERNO DEL PESO AL DESTETE DE POBLACIONES BOVINAS MEXICANAS.....	53

3.1	Resumen	53
3.2	Abstract	54
3.3	Introducción	55
3.4	Materiales y Métodos.....	56
3.4.1	Características de la información	56
3.4.2	Análisis estadísticos.....	57
3.4.3	Criterios de comparación de modelos.....	59
3.5	Resultados y Discusión	60
3.5.1	Estimaciones de la r_{d-m} con el modelo convencional.....	60
3.5.2	Variabilidad explicada por las interacciones y comparación de modelos	61
3.5.3	Efecto de las interacciones en los parámetros genéticos	62
3.5.4	Efecto de las interacciones en los valores genéticos y la jerarquización de sementales	65
3.6	Conclusiones	68
3.7	Literatura citada	68

LISTA DE CUADROS

Cuadro 2.1. Estimadores de la correlación genética entre los efectos directo y materno del peso al destete de bovinos productores de carne, utilizados en las evaluaciones genéticas nacionales de EE.UU.	15
Cuadro 2.2. Características de los estimadores de la correlación genética entre los efectos directo y materno (r_{d-m}) del peso al destete de bovinos para carne, reportados en la literatura consultada en función de la precisión de la estimación, la raza, la metodología utilizada, el modelo de análisis, y el origen de los datos.....	18
Cuadro 2.3. Estimadores negativos (<-0.10) de la correlación entre efectos genéticos directo y materno (r_{d-m}), para peso al destete en algunas razas de bovinos para carne reportadas en la literatura.....	21
Cuadro 2.4. Estimadores positivos (>0.10) de la correlación entre efectos genéticos directo y materno (r_{d-m}), para peso al destete en algunas razas de bovinos para carne reportadas en la literatura.....	27
Cuadro 2.5. Estimadores cercanas a cero (-0.10 a 0.10) de la correlación entre efectos genéticos directo y materno (r_{d-m}), para peso al destete en algunas razas de bovinos para carne reportadas en la literatura.....	28
Cuadro 3.1. Características de las bases de datos analizadas.	56
Cuadro 3.2. Proporciones de la varianza fenotípica explicadas por las interacciones ^z semental×ambiente y su significancia mediante la prueba de proporción de verosimilitudes (modelo I vs II, III, IV o V).	61
Cuadro 3.3. Estimadores de los parámetros genéticos ^z obtenidos con los diferentes modelos ^y	63
Cuadro 3.4. Coeficientes de correlación de rango (r) para los sementales y porcentaje de coincidencia (p) del 30% superior de los sementales, entre los valores genéticos directos y entre los maternos, obtenidos con el modelo I y los modelos II, III, IV y V.	66

LISTA DE FIGURAS

Figura 2.1. Esquema que describe un valor fenotípico influido por un efecto materno (Tomado de Baker, 1980).	9
--	---

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

En las evaluaciones genéticas (EG), comúnmente se acepta que el peso al destete (PD) de bovinos para carne es una característica determinada por efectos genéticos directos y maternos. Los modelos utilizados en las EG generalmente consideran la estimación de varianzas genéticas directas y maternas, cuyos valores varían de acuerdo con la situación específica de la población en estudio; sin embargo, los estimadores publicados de covarianzas entre efectos genéticos directo y materno son variables en magnitud y signo. En el Capítulo 2 se muestra una revisión documental en la que se describen de manera general las metodologías utilizadas en las EG de bovinos para carne, enfatizando en el significado, naturaleza e implicaciones de la correlación genética entre los efectos directo y materno (r_{d-m}), para intentar explicar el origen de su amplia variabilidad. De la misma forma, se discuten brevemente los factores que podrían ser causa de subestimación de la r_{d-m} .

La mayoría de los estudios relacionados con el PD de bovinos para carne reportan estimadores de la r_{d-m} negativos, aunque también se han obtenido estimadores positivos y cercanos a cero. Un ejemplo de esta variabilidad, es el estudio realizado por Dodenhoff *et al.* (1999a), quienes reportaron r_{d-m} positivas en Braunvieh (0.38) y Red Poll (0.64); cercanos a cero en Charolais (0.07), Gelbvieh (0.05), y Limousin (0.01), y negativos en Angus (-0.15), Hereford (-0.36) y Simmental (-0.10). Estudios en que se encontraron estimadores negativos fueron publicados en Angus (Boldman *et al.*, 1991; Johnson *et al.*, 1992; Roughsedge *et al.*, 2005), Simmental (Garrik *et al.*, 1989; Lee y Pollak, 1997b; Rosales *et al.*, 2004), y Hereford (Johnson *et al.*, 1992; Dodenhoff *et al.*, 1998), entre otros.

La naturaleza de la variabilidad en los estimadores de la r_{d-m} no es clara. Los valores negativos estimados se atribuyen a un antagonismo real en un número importante de estudios (Baker, 1980; Meyer, 1994; Cabrera *et al.*, 2001); sin embargo, algunos autores mencionan que la estimación de la r_{d-m} puede estar sesgada por efecto del modelo utilizado y la estructura de los datos (Robinson, 1996b; Lee y Pollak, 1997b; Plasse *et al.*, 2002); por prácticas de manejo más uniformes y menor tratamiento preferencial en hatos experimentales que en comerciales (Meyer, 1992), por la confusión en la estimación de los efectos genéticos directos y maternos (Baschnagel *et al.*, 1999), por el reporte selectivo de información (Mallinckrodt *et al.* 1995), por la existencia de una covarianza ambiental madre-progenie (Quintanilla *et al.*, 1999; Iwaisaki *et al.*, 2005), y por no incluir interacciones de sementales con factores ambientales (hato, año, grupo contemporáneo) en los modelos estadísticos de análisis. Las interacciones sementales×ambiente tienen un efecto importante en la precisión de la estimación de parámetros genéticos en bovinos para carne, por lo que se consideró su inclusión en los modelos de análisis del estudio que se presenta en el Capítulo 3.

La interacción sementales×hato puede tener su origen en la varianza genética residual o aditiva entre hatos, en el uso de un número reducido de sementales seleccionados, en el apareamiento no aleatorio entre hatos, o en tratamientos preferenciales de algunos grupos de medios hermanos paternos (Notter *et al.*, 1992); la interacción sementales×año ocurre, o por un efecto real debido a los diferentes factores ambientales asociados con diferentes años, o por fuentes de variación sin identificar que crean una covarianza entre registros de progenie en el mismo año (Lee y Pollak, 1997a); las interacciones sementales×hato-año y sementales×grupo contemporáneo podrían reflejar variación entre sementales debido a diferentes orígenes genéticos (Robinson, 1996a), por ejemplo, debido a la importación de toros o semen, o a prácticas de manejo no contabilizadas en la modelación de la información.

Desde 2002 se realizan en México evaluaciones genéticas nacionales de diversas razas bovinas para carne, en las cuales se requiere determinar con precisión la covarianza, y consecuentemente la correlación, entre los efectos genéticos directo y materno del PD. Lo anterior tiene implicaciones prácticas, ya que la determinación de un antagonismo genético real importante puede dificultar la aplicación de selección, pues el seleccionar por efectos genéticos directos podría reducir habilidades maternas, y viceversa. En el Capítulo 3 se presenta un estudio que tuvo como objetivo estimar las correlaciones entre los efectos genéticos directo y materno del PD de bovinos Angus, Suizo Europeo y Tropicarne, así como comparar la los estimadores obtenidos utilizando cuatro alternativas de modelación.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 La evaluación genética del peso al destete de bovinos para carne

En la actualidad, las evaluaciones genéticas (EG) que involucran poblaciones grandes son la manera más adecuada para comparar y seleccionar animales criados en condiciones diversas en un país o región, para una raza específica (Martínez, 2004). El objetivo de las EG en bovinos para carne es obtener los mejores predictores del mérito genético real de los animales para utilizarlos como reproductores en unidades de producción comerciales (BIF, 2002). Los valores genéticos generados en los programas de evaluaciones genéticas y utilizados por la industria son publicados como diferencias esperadas en la progenie (DEPs), las cuales representan un medio del valor genético de cada animal; por tanto, las DEPs son las predicciones de lo que se espera que un animal transmita a su progenie (BIF, 2002).

Históricamente, las características reportadas en las EG han sido las que se registran tradicionalmente por las asociaciones de criadores, como son el peso al nacimiento (PN), peso al destete (PD), peso al año (PA) y, en algunas razas, facilidad al parto (BIF, 2002).

Algunas características están influidas por componentes genéticos directos y maternos. El componente genético directo hace referencia al efecto que tienen los genes de un individuo en su desempeño. De esta forma, el componente genético directo para el PD determina el potencial genético del becerro para crecimiento del nacimiento al destete. El componente genético materno es el efecto que tienen los genes de una hembra en el ambiente que afecta el desempeño de su cría. Para el PD, el componente materno es esencialmente una medida de producción de leche (BIF, 2002).

Según Quintero *et al.* (2007), el PD es una característica muy compleja, debido a los cuatro componentes que la conforman: efecto genético aditivo directo, efecto genético aditivo materno, efecto ambiental directo (época de parto, año de parto, edad de la madre, edad al destete) y efecto ambiental materno (ambiente permanente). Especial atención merecen los efectos genéticos maternos (ignorados durante mucho tiempo al seleccionar para PD), ya que la expresión de la habilidad materna en el desempeño de la cría puede confundirse con la expresión de los genes para crecimiento, recibidos de los padres.

2.1.1 Metodologías

En las EG nacionales se utilizan principalmente datos de campo colectados por los criadores, los cuales necesitan revisión y edición. De acuerdo con la BIF (2002), algunos puntos a considerar son: la revisión y edición del pedigrí, ya que la identificación correcta de los animales, padres y madres, es necesaria para que la matriz de relaciones genéticas aditivas también sea correcta; conocer la edad de la vaca, la cual es necesaria para calcular los pesos ajustados al nacimiento, al destete y al año; y la eliminación de los registros duplicados.

En la actualidad, las evaluaciones genéticas se efectúan con base en la metodología de los modelos mixtos, a través de un procedimiento en el que la predicción de los valores genéticos tiene propiedades estadísticas definidas como el mejor predictor lineal insesgado (BLUP; Verde, 2002). Con el BLUP se obtienen simultáneamente estimadores de los efectos fijos y predictores insesgados de los efectos aleatorios, bajo la suposición de que se conoce la magnitud de las varianzas genética y fenotípica (Falconer y Mackay, 1996). Además, en este procedimiento se incluye la inversa de la matriz de relaciones genéticas aditivas entre todos los animales de la población evaluada, y la varianza del error se minimiza (Núñez y Rodríguez, 1996; León, 2006).

Los valores genéticos para PD se predicen generalmente con el modelo animal, mediante el cual se separan los efectos fijos, los genéticos directos y maternos, y los maternos ambientales permanentes, a partir de los registros fenotípicos (BIF, 2002). Las soluciones a las ecuaciones de este modelo incluyen predictores para los efectos genéticos directo y materno, los cuales corresponden a sus valores genéticos (Crews y Wang, 2007).

Los valores genéticos también pueden predecirse con un modelo animal reducido. A partir de principios matemáticos y genéticos, en este modelo se transforma el modelo animal convencional a uno en el cual únicamente se predicen los valores genéticos de los progenitores; en un segundo paso se predicen los valores genéticos de los animales que no aparecen como progenitores, utilizando los valores genéticos predichos inicialmente. El modelo animal reducido es equivalente al modelo animal convencional, ya que ambos resultan en las mismas predicciones de los valores genéticos (BIF, 2002).

2.1.2 Efectos a incluir en los modelos

Fijos

Los efectos fijos que generalmente se consideran en un modelo animal son (BIF, 2002):

Grupos contemporáneos. Los grupos están definidos de tal forma que los animales con registros de comportamiento son agrupados de acuerdo con las unidades de manejo o clases de factores ambientales sistemáticos. Los factores a considerar cuando se forma un grupo contemporáneo dependen de la característica bajo estudio, del hato, del manejo, del lugar o tipo de pastoreo, del sexo, de la raza y estación, entre otras.

Grupos genéticos. Los grupos genéticos se pueden incluir para considerar las tendencias genéticas en animales fundadores desconocidos (parientes fantasmas), diferencias en heterocigosidad entre los individuos, o diferencias genéticas entre subpoblaciones.

Edad del becerro y edad de la madre. Casi todas las características medidas después del nacimiento del animal están afectadas por su edad. El procedimiento convencional es preajustar los datos por la edad del becerro, utilizando algún tipo de ajuste continuo. Las características que son afectadas por la contribución materna ambiental son ajustadas generalmente por la edad de la vaca. Los efectos de la clase edad de la vaca pueden considerarse directamente en el modelo estadístico.

Otros. Sexo, sexo×edad de la vaca y tipo de manejo×edad de la vaca han sido incluidos en los análisis de las evaluaciones genéticas nacionales en los EE.UU.

Aleatorios

Valor genético directo para la característica de interés. Para cada animal se obtiene una predicción del valor genético basada en toda la información disponible, tal como el registro individual, registros de la progenie e información relacionada.

Efecto genético materno. Para características afectadas por un componente materno importante, como el PD, este efecto debe ser incluido para facilitar mejores predicciones del valor genético directo y obtener valores genéticos para el efecto genético materno.

Ambiente materno permanente. Este efecto puede ser incluido para contabilizar los factores permanentes que afectan la expresión de la habilidad materna de la vaca. Para el PD, el efecto de ambiente permanente se puede incluir para considerar las pérdidas en producción de leche causadas por mastitis crónica o por un cuarto seco de la ubre, o ganancias posibles causadas por tratamiento preferencial.

Interacciones genotipo×ambiente. Los resultados en las investigaciones sugieren que la magnitud del efecto de semental×grupo contemporáneo,

semental×hato o semental×región, pueden ser lo suficientemente grande en algunas razas para considerar su inclusión en los análisis con el modelo animal.

Error residual. Las fuentes de variación desconocidas o no explicadas son consideradas en este efecto.

2.1.3 Consideración histórica de efectos genéticos maternos en bovinos para carne

La estimación de los efectos genéticos maternos tiene una larga historia en mejoramiento genético animal, donde estudios en ovinos y bovinos han mostrado la importancia de la varianza materna heredable en diversas características de trascendencia comercial (Wilson *et al.*, 2005). Los aspectos matemáticos de los efectos maternos fueron planteados inicialmente por Dickerson (1947) y Koch y Clark (1955). Willham (1963) estableció estos términos en forma de modelos genéticos lineales, y Falconer en 1965 desarrolló un modelo en el cual el efecto materno se relaciona linealmente con el fenotipo de la madre (Willham, 1972). Koch (1972) definió los efectos maternos en bovinos para carne como las diferencias en PN o la ganancia de peso del nacimiento al destete, causadas por diferencias en el ambiente que proporciona la madre durante la gestación y la lactancia.

Dickerson (1947) diseñó un diagrama que expone cómo un valor fenotípico puede verse influido por efectos genéticos directos, efectos genéticos maternos originados por la madre, y la posibilidad de una correlación entre estos efectos (Baker, 1980; Figura 2.1). Koch y Clark (1955) presentaron el primer intento de separar los efectos maternos de los efectos genéticos directos en bovinos para carne. Ellos determinaron que el ambiente materno tuvo una influencia importante en el PN y la ganancia de peso del nacimiento al destete, pero pobre del destete al año de edad.

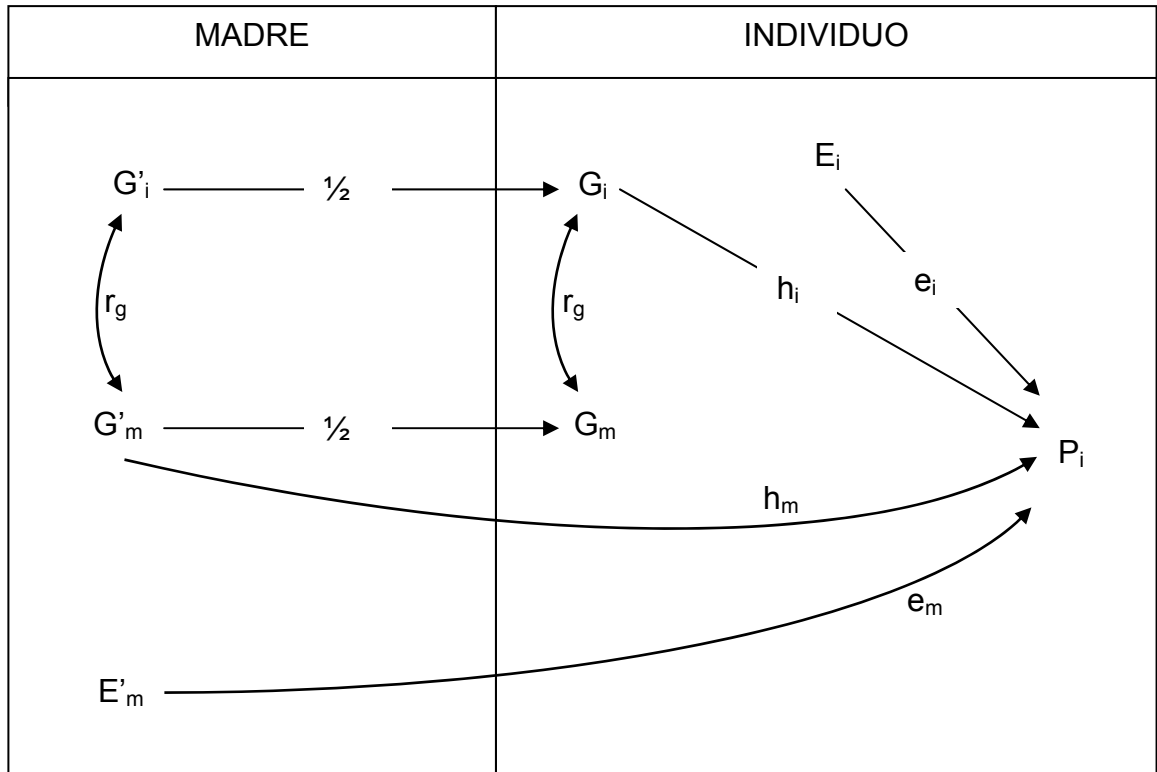


Figura 2.1. Esquema que describe un valor fenotípico influido por un efecto materno (Tomado de Baker, 1980).

Donde: P_i y G_i = Valor fenotípico y genético aditivo del individuo; G_M = Valor genético aditivo para habilidad materna; E_m e E_i = Valor ambiental para la característica en la madre y en el individuo, respectivamente; $\frac{1}{2}$, e , y h son coeficientes de regresión; r_g = correlación genética.

Willham (1963) propuso un modelo que incluyó efectos directos y maternos, así como de ambiente permanente, y mencionó la posible influencia de un efecto de abuela materna. En 1965, Falconer propuso que el efecto materno es una función lineal del valor fenotípico de la madre afectado por todos los ancestros maternos (Dodenhoff *et al.*, 1998). Willham (1972) agregó efectos de abuela materna al modelo inicial (influencia del fenotipo de la abuela materna en el efecto materno de la madre). Koch (1972) también consideró efectos de abuela materna en su investigación. Estos últimos estudios sugieren la posibilidad de una influencia negativa directa de la habilidad materna de la madre en la de las hijas, lo que puede provocar la obtención de estimadores negativos más altos de la r_{d-m} . Baker (1980) hizo una amplia revisión de la importancia de los efectos

maternos y de abuela materna, recopilando información de la mayoría de los estudios mencionados anteriormente.

En los 90, un número importante de investigaciones se enfocaron a evaluar el impacto de modelos que incluían efectos maternos y de abuela materna en los estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento en bovinos para carne. Meyer (1992b), Waldron *et al.* (1993) y Robinson (1996), utilizaron modelos que incluyeron efectos genéticos directos, maternos y su covarianza, así como el efecto de ambiente permanente; Meyer (1992b) sugiere que estos modelos no son los más adecuados para analizar características influidas maternalmente, por lo que requieren mejorarse.

Dodenhoff *et al.* (1998, 1999a) estimaron parámetros genéticos para PN y PD con modelos que consideraron efectos maternos con y sin efectos de abuela materna. Su principal conclusión fue que los efectos de abuela materna fueron significativos, tanto para PN como para PD, y que si no se consideran en el modelo de análisis, las heredabilidades maternas (h^2_m) pueden ser subestimadas y la r_{d-m} sesgada negativamente. En un estudio similar con bovinos Gobra, Diop *et al.* (1999) determinaron que los efectos de abuela materna no tuvieron un papel importante en los pesos al nacimiento, al destete, al año y a los 18 meses de edad; en contraste a lo ocurrido con los efectos maternos, que fueron importantes para todas las características.

Robinson (1996b) sugirió un modelo que incluyó una regresión del fenotipo de la progenie sobre el fenotipo materno; sin embargo, Robinson (1996b) y Koerhuis y Thompson (1997) usando simulación de datos, determinaron que tales modelos, produjeron estimadores sesgados.

2.2 Significado y causas de correlaciones genéticas

Bourdon (1997) define la correlación genética (r_g) como una medida de la asociación entre los valores genéticos de dos características. Hohenboken (1985) se refiere a la r_g como una medida del grado con el que un mismo gen, o

genes estrechamente ligados, causan variación simultánea en dos características. La razón de la importancia de las correlaciones genéticas está en que si dos características se encuentran genéticamente correlacionadas, la selección en una de ellas causará un cambio genético en la otra (Bourdon, 1997).

Las dos posibles causas de correlación genética son la pleiotropía y el ligamiento. La pleiotropía existe cuando genes de un mismo locus afectan a más de una característica, y es probablemente una propiedad común de los genes, considerando sus funciones biológicas y características bioquímicas, ya que almacenan información que codifican secuencias de polipéptidos y proteínas, los que a su vez pueden formar una parte de la estructura celular, catalizar reacciones bioquímicas o participar en la activación o inhibición de otros genes (Hohenboken, 1985). Según Falconer y Mackay (1996), la magnitud de la correlación inducida por la pleiotropía indica en qué medida dos características están influidas por los mismos genes, y expresa el efecto conjunto de todos los genes segregantes que las afectan.

Aunque la principal causa genética de correlación es la pleiotropía, el ligamiento también causa r_g transitorias, principalmente derivadas de apareamientos entre líneas divergentes (Falconer y Mackay, 1996). Si los genes mayores que afectan dos características están estrechamente ligados, éstos tienden a mantenerse unidos. La selección para una característica incrementa la frecuencia de alelos que influyen positivamente en ella y al mismo tiempo, incrementa también la frecuencia de alelos ligados. Sin embargo, los genes ligados no se mantienen unidos permanentemente, ya que en un momento determinado la recombinación rompe el ligamiento (Bourdon, 1997).

Si el ligamiento fuera la causa mayor de r_g , se esperaría que ésta disminuyera después de muchas generaciones de apareamientos aleatorios, ya que tal ligamiento sería disminuido por el entrecruzamiento, logrando la población el equilibrio de ligamiento. De la misma forma, se esperaría que la r_g entre dos

características difiriera en magnitud y signo entre dos poblaciones (partiendo de la suposición de que las razas difieren en origen genético, distribución de los alelos positivos y negativos que afectan a las características sobre los cromosomas y proximidad al equilibrio de ligamiento). En contraste, las r_g resultantes de la pleiotropía serían semejantes en magnitud y signo, en cualquier población que tuviera genes segregantes a frecuencias similares, con respecto a poblaciones bajo apareamiento aleatorio por mucho tiempo, siempre y cuando no se hubiera ejercido selección natural o artificial (Hohenboken, 1985).

2.3 La correlación entre efectos genéticos directo y materno en la evaluación genética del PD de bovinos

2.3.1 Naturaleza

En las primeras investigaciones que plantearon la importancia de los efectos genéticos maternos en características de crecimiento también se menciona una posible correlación de éstos con los efectos genéticos directos. Los estimadores iniciales de la correlación entre los efectos genéticos directo y materno fueron negativos, sugiriendo que existe una relación antagónica real entre ambos (Hohenboken y Brinks, 1971; Koch, 1972; Willham, 1972; Baker, 1980), la cual también ha sido indicada en algunos trabajos más recientes (Meyer, 1994; Lee y Pollak, 1997a; Cabrera *et al.*, 2001). Sin embargo, la naturaleza de la variabilidad de las estimaciones no está clara aún, puesto que hay investigaciones que sugieren sesgos en la r_{d-m} por diversos factores, y que algunos de ellos pueden favorecer la magnitud alta y negativa de los estimadores. Las posibles fuentes de sesgo de la r_{d-m} se revisan más a detalle en la sección 6 de este capítulo.

2.3.2 Implicaciones en los estimadores de parámetros genéticos

Waldron *et al.* (1993) señalaron que cuando en el modelo animal no se consideran efectos maternos (y por lo tanto la r_{d-m}) hay una tendencia a sobreestimar la heredabilidad directa (h^2_d). Malhado *et al.* (2003) evaluaron la

inclusión de la covarianza entre los efectos genéticos directo y materno en el modelo de análisis para la ganancia de peso de bovinos Nelore, y concluyeron que tal inclusión no modificó los estimadores de parámetros genéticos; lo anterior contrasta con los estimadores de Guterres *et al.* (2007), para los componentes de varianza genética aditiva y de ambiente permanente del PD, los cuales fueron superiores cuando la covarianza directa-materna se consideró en el análisis de la información, disminuyendo la varianza residual.

Cabrera *et al.* (2001) señalaron que considerar la influencia materna en los pesos pre y posdestete, y la correlación entre los efectos genéticos directo y materno, es fundamental para la obtención de estimadores precisos e insesgados de la heredabilidad. Estos autores evaluaron la influencia de la r_{d-m} a través del modelo animal univariado en características de crecimiento de animales Nelore, encontrando un aumento de 0.1 unidades en h^2_d y de 0.03 en h^2_m , al considerar valores de cero y -0.2 de la r_{d-m} , en el peso al destete ajustado a 210 días.

Quintero *et al.* (2007) compararon la estimación de parámetros genéticos en el PD de bovinos Brahman y Cebú comercial, utilizando dos alternativas de modelo animal; el primero consideró efectos genéticos directos y maternos, así como la covarianza entre ellos, y el segundo incluyó adicionalmente los efectos ambientales permanentes de las vacas. Los autores no encontraron cambio en el estimador de h^2_d (0.11 ± 0.03 con ambos modelos), pero sí en los estimadores de h^2_m (0.17 ± 0.04 vs 0.09 ± 0.05) y de r_{d-m} (-0.29 ± 0.23 vs -0.18 ± 0.30), concluyendo que existió un antagonismo de baja magnitud entre los genes para crecimiento y habilidad materna.

Malhado *et al.* (2004) evaluaron la inclusión de la r_{d-m} en el modelo, sobre los estimadores de parámetros genéticos del número de días para ganar 160 kg de peso en bovinos Nelore. Los estimadores de h^2_d y h^2_m fueron de moderada magnitud (0.12 y 0.09), concluyendo que la inclusión de la r_{d-m} (-0.14) en los modelos de análisis no modificó las estimaciones de los parámetros genéticos

ni la jerarquización de los valores genéticos predichos de los animales. Guterres *et al.* (2006) estimaron coeficientes de correlación para comparar el orden de los sementales con y sin la inclusión de la r_{d-m} en el modelo de análisis en el crecimiento predestete en la raza Angus, y sugirieron que esta inclusión no altera de forma significativa la clasificación de los reproductores.

2.3.3 Implicaciones en el progreso genético

Algunos autores señalan que si existe antagonismo entre los efectos genéticos directo y materno en el PD de bovinos, el progreso genético puede verse comprometido, ya que parte de la ganancia obtenida por el aumento en la tasa de crecimiento del animal estaría asociada con una reducción en la habilidad materna de las madres, y viceversa (Baker, 1980; Ferraz *et al.*, 2004; Guterres *et al.*, 2006). Por otra parte, si la correlación es positiva o nula, la selección basada en el PD no representaría problema para el progreso genético (Ferraz *et al.*, 2004); si la correlación es positiva, al seleccionar para el valor genético directo también se mejora el efecto genético materno, y si la correlación no existe, la selección para una de las características no afecta la expresión de la otra.

Eler *et al.* (1995) evaluaron la naturaleza de la r_{d-m} en características de crecimiento de ganado Nelore (PN, PD y PA) y concluyeron que debido a que el valor de la correlación fue negativo para todas las características evaluadas, los métodos de selección que consideran tanto los efectos directos como los maternos, deben resultar en una mayor respuesta económica a largo plazo que la selección basada únicamente en los efectos genéticos directos.

2.3.4 Estimaciones utilizadas en evaluaciones genéticas

La variabilidad en las estimaciones obtenidas en diferentes trabajos de investigación hacen evidente la importancia del estudio de la inclusión de la r_{d-m} en los modelos de análisis, para determinar de qué forma esto puede influir en la estimación de parámetros genéticos y en la predicción de valores genéticos de los animales (Guterres *et al.*, 2006).

Se han reportado estimaciones negativas de r_{d-m} en diferentes poblaciones de bovinos para carne, y se utilizan en las evaluaciones genéticas de varias asociaciones de criadores en EE.UU. (Splan *et al.*, 2002). En Brasil, los criadores adoptaron la recomendación de suponer que la covarianza entre los efectos genéticos directos y maternos es igual a cero. Algo similar ocurre en EE.UU., donde 13 de 20 asociaciones usan un valor de cero para la r_{d-m} en sus programas de evaluación genética. En el Cuadro 2.1 se muestran los valores de r_{d-m} utilizados por estas Asociaciones para 1996 y 2002 (BIF 1996, 2002).

Cuadro 2.1. Estimadores de la correlación genética entre los efectos directo y materno del peso al destete de bovinos productores de carne, utilizados en las evaluaciones genéticas nacionales de EE.UU.

Raza	BIF (1996) ^z	BIF (2002) ^y
	r_{d-m}	r_{d-m}
Angus	0.0	0.0
Blonde d'Aquitaine	--	0.0
Beefmaster	-0.28	-0.29
Brahman	0.0	0.0
Brangus	-0.29	-0.29
Braford	--	0.0
Braunvieh	--	0.0
Charolais	0.0	-0.26
Gelbvieh	-0.21	-0.21
Hereford	-0.28	0.0
Limousin	0.0	0.0
Red Angus	0.0	0.0
Red Brangus	--	0.0
Romagnola	--	0.0
Salers	0.0	0.0
Santa Gertrudis	--	0.0
Senepol	--	-0.18
Simmental	-0.32	-0.32
Polled Hereford	-0.27	--
Shorthorn	--	-0.09
Tarentaise	--	0.0

^zBeef Improvement Federation: seis de doce asociaciones de criadores suponen $r_{d-m}=0$.

^yBeef Improvement Federation: trece de veinte asociaciones de criadores suponen $r_{d-m}=0$.

2.4 Estimadores de correlaciones entre efectos genéticos directo y materno en bovinos

Los estimadores de la correlación genética entre efectos directo y materno del peso al destete en bovinos para carne han fluctuado desde pequeños y positivos hasta negativos y relativamente altos. Mohiuddin (1993) publicó una revisión de los estimadores de parámetros genéticos para diversas características de bovinos para carne reportados en la literatura, y estimó una r_{d-m} promedio de -0.15 para PD, utilizando 32 valores publicados entre 1985 y 1992. En un estudio similar, Koots *et al.* (1994b) estimaron una r_{d-m} de -0.30 para el PD, a partir de 23 valores publicados hasta esa fecha.

La información publicada de estimadores de parámetros genéticos para variables de crecimiento predestete y otras características, se ha incrementado considerablemente en los últimos años, debido al aumento de la capacidad y eficiencia de las computadoras; por lo que Ríos (2008) realizó una actualización de tales estimadores en una investigación de características similares a las de Mohiuddin (1993) y Koots *et al.* (1994b), y estimó una r_{d-m} promedio de -0.23 para PD considerando 233 valores reportados entre los años 1946 y 2006. De manera similar, en esta revisión de literatura se presenta un análisis de estimadores de la r_{d-m} en el PD de bovinos para carne.

En el Cuadro 2.2 se presentan las características generales de los estimadores publicados de la r_{d-m} para el PD de bovinos (r_{d-m} promedio de -0.22, de 174 estimaciones revisadas). Los criterios considerados para describir los estimadores incluyeron: la proporción de estudios que reportaron errores estándar de los estimadores, el número de registros, la raza, el método de estimación, el modelo de análisis y el origen de los datos. Así, el 33% de los artículos reportaron errores estándar para los estimadores de la r_{d-m} , que fluctuaron entre 0.01 y 0.57 (las r_{d-m} asociadas a estos errores estándar oscilaron entre -0.65 y +0.64). El número de animales con registro de PD en la estimación de la r_{d-m} fue variable (de 794 a 478466).

En los artículos consultados, la raza Angus fue la más estudiada (38.51%), con un estimador promedio de la r_{d-m} de -0.24; otras razas en las que se reportaron estimadores de la r_{d-m} son Simmental (9.2%), Hereford (8.62%), Limousin (5.75%), Gelbvieh (3.45%) y Charolais (3.45%), cuyos estimadores promedio fueron -0.18, -0.42, -0.32, -0.06 y -0.31, respectivamente.

La metodología más común a partir de 1992 fue la de máxima verosimilitud restringida (REML; 87.4%). Estudios anteriores a ese año involucraron metodologías como la de cuadrados mínimos (6.3%) y otros procedimientos relacionados con la estimación de los componentes causales de varianzas genéticas directas y maternas, a través de diferentes relaciones de parentesco (6.3%). Varias alternativas del modelo animal (univariado, bivariado y multivariado) fueron usadas en el 41% de las estimaciones revisadas (r_{d-m} promedio de -0.28). Otros modelos incluyeron principalmente variantes del modelo planteado por Willham en 1963 (35%; promedio de r_{d-m} = -0.13), el modelo de abuelo materno (11%; promedio de r_{d-m} = -0.21) y el modelo de semental-abuelo materno (9%; promedio de r_{d-m} = -0.30).

El 63.8% de las estimaciones analizadas de la r_{d-m} provino de bases de datos en unidades de producción comerciales (datos de campo), y el 36.2% de hatos experimentales. El promedio de los estimadores de la r_{d-m} obtenidos de datos de campo fue más negativo (-0.30) que el estimado en hatos experimentales (-0.09), lo que concuerda con lo señalado por Meyer (1992b).

Cuadro 2.2. Características de los estimadores de la correlación genética entre los efectos directo y materno (r_{d-m}) del peso al destete de bovinos para carne, reportados en la literatura consultada en función de la precisión de la estimación, la raza, la metodología utilizada, el modelo de análisis, y el origen de los datos.

Criterio	Proporción	Estadísticos de los estimadores de la r_{d-m}			
		Mín	Máx	Promedio	DE ^z
Raza					
Angus	67/174	-0.58	0.22	-0.24	0.19
Simmental	16/174	-0.43	0.16	-0.18	0.17
Hereford	15/174	-0.79	-0.06	-0.42	0.26
Limousin	10/174	-0.59	0.01	-0.32	0.19
Gelbvieh	6/174	-0.26	0.05	-0.06	0.21
Charolais	6/174	-0.72	0.07	-0.31	0.27
Metodología					
Máxima verosimilitud restringida (REML)	152/174	-0.81	0.97	-0.21	0.31
Cuadrados mínimos	11/174	-0.91	0.15	-0.34	0.30
Otras	11/174	-0.79	0.04	-0.34	0.25
Modelo					
Modelo animal	71/174	-0.91	0.97	-0.28	0.33
Modelo semental-abuelo materno ^y	16/174	-0.73	0.19	-0.30	0.26
Modelo de abuela materna (Willham, 1972) ^x	19/174	-0.57	-0.13	-0.21	0.21
Variantes de los modelo de Willham (1963, 1972)	61/174	-0.58	0.64	-0.13	0.31
Forma reducida del modelo de Willham (1963) ^w	12/174	-0.57	-0.07	-0.37	0.16
Forma reducida del modelo de Willham (1963) con interacción semental×hato-año	8/174	-0.32	0.02	-0.16	0.11
Modelo de Willham (1963) ^y	12/174	-0.37	0.64	0.12	0.32
Modelo de Willham (1963) con efectos de abuelo materno	11/174	-0.36	0.64	0.16	0.31
Modelo integrado Falconer-Willham ^u	9/174	-0.58	-0.12	-0.40	0.15
Modelo integrado Falconer-Willham con interacción semental×hato-año	9/174	-0.32	0.00	-0.17	0.10

Cuadro 2.2. Continuación...

Criterio	Proporción	Estadísticos de los estimadores de la r_{d-m}			
		Mín	Máx	Promedio	DE ^z
Precisión de la estimación					
Estudios que reportaron error estándar	58/174	0.01	0.57	0.19 ^t	0.13 ^t
Estimador de la r_{d-m} asociada a los errores estándar reportados	58/174	-0.65	0.64	-0.12 ^s	0.32 ^s
Número de animales con registro	170/174	794	478466	23586 ^r	--
Origen de la información					
Datos de campo	111/174	-0.91	0.16	-0.30	0.21
Datos de hatos experimentales	63/174	-0.79	0.97	-0.09	0.40

^zDE = Desviación estándar.

^yEfectos incluidos en el modelo de semental-abuelo materno: genéticos directos del semental, y del abuelo materno.

^xEfectos incluidos en el modelo de abuela materna: genéticos directos, maternos y de abuela materna, y ambientales permanentes de las vacas y de las abuelas maternas.

^wEfectos incluidos en la forma reducida del modelo de Willham (1963): genéticos directos y maternos, y ambientales permanentes de las vacas; covarianza ambiental vaca-progenie $\neq 0$.

^vEfectos incluidos en el modelo de Willham (1963): genéticos directos y maternos, y ambientales permanentes de las vacas; covarianza ambiental vaca-progenie = 0.

^uEfectos incluidos en el modelo intergrado Falconer-Willham: coeficiente de regresión del fenotipo de las crías sobre el fenotipo materno (parámetro Falconer), efectos genéticos directos y maternos, y ambientales permanentes de las vacas.

^tPromedio y desviación estándar de los errores estándar (EE) asociados con los estimadores de la r_{d-m} reportados en la literatura consultada;

^spromedio y desviación estándar de los estimadores de la r_{d-m} en las que se publicó su EE; ^rpromedio de animales con registro de comportamiento utilizado en las estimaciones de la r_{d-m} en la literatura consultada.

Estimadores negativos. Algunos estudios que reportan estimadores negativos para la r_{d-m} en el PD de bovinos se presentan en el Cuadro 2.3. La raza con la mayor proporción de estimaciones negativas de la r_{d-m} es Angus (41%), seguida por Hereford (10%), Simmental (7.2%) y Limousin (7.2%). La metodología más usada para la estimación fue el modelo animal con algunas variantes (48.4%), sin alguna tendencia en particular en los valores de la r_{d-m} (valores de -0.91 a -0.11). Se han realizado estimaciones de la r_{d-m} con otros modelos, como el de abuelo materno (8.9%), semental-abuelo materno (8.9%), el de Willham en 1963 (4.8%) y su forma reducida (13.7%), así como una forma que combina el de Falconer con el de Willham (12.9%).

Estimadores positivos. Los estimadores positivos reportados de la r_{d-m} en la literatura se muestran en el Cuadro 2.4. En este grupo se consideraron estimadores de la r_{d-m} mayores que 0.10, y en general no destaca una raza en particular, aunque las razas Angus, Pinzgauer y Red Poll tienen más de 2 estimaciones. El modelo de Willham de 1963 es el más frecuente en este grupo de estimadores (11; valores de la r_{d-m} entre 0.28 y 0.64), así como el modelo animal (7 estimaciones; valores de la r_{d-m} entre 0.19 y 0.97).

Estimadores sin asociación. Los valores considerados en esta categoría fueron los ubicados entre -0.1 y 0.1 (Cuadro 2.5). La raza Angus fue la de mayor proporción de estimaciones (47%), seguida por la raza Simmental (20%) y Hereford (10%). Los modelos más utilizados en las investigaciones consultadas, y que estimaron r_{d-m} alrededor de cero, son el de Willham de 1963 y el de abuelo materno con la misma proporción de estimaciones (23%). En este grupo algunas de las interacciones utilizadas en los modelos de análisis fueron la de semental×hato-año y efectos de abuelo materno. La primera fue analizada en un estudio realizado por Dodenhoff *et al.* (1999b), encontrando en general que el incluir esta interacción causó cambios positivos en la magnitud de la r_{d-m} . Los efectos de abuelo materno agregados al modelo de Willham de 1963 (13% de los estimadores sin asociación) produjeron diferentes estimadores de la r_{d-m} , desde -0.1 en Simmental hasta 0.07 en Charolais (Dodenhoff *et al.*, 1999a).

Cuadro 2.3. Estimadores negativos (<-0.10) de la correlación entre efectos genéticos directo y materno (r_{d-m}), para peso al destete en algunas razas de bovinos para carne reportadas en la literatura.

Registros	r_{d-m}	Metodología	Raza	País ^z	Referencia
7415	-0.91	Modelo animal	Nelore	BRA	Eler <i>et al.</i> (1992)
16119	-0.81	Modelo animal	Brangus	MEX	Domínguez-Viveros <i>et al.</i> (2009)
2618	-0.79	Covarianza de pares hembra-cría	Hereford	EE.UU.	Hohenboken y Brinks (1971)
4423	-0.79	Método III de Henderson y REML	Hereford	EE.UU.	Cantet <i>et al.</i> (1988)
2842	-0.78	Modelo animal	Cruza cebú	AUS	Meyer (1992b)
2842	-0.74	Modelo animal	Cruza cebú	AUS	Meyer (1992b)
7247	-0.73	Modelo animal	Asturiana de Los Valles	ESP	Gutiérrez <i>et al.</i> (1997)
2460	-0.73	Modelo semental-abuelo materno con efectos de ambiente permanente	Asturiana de Los Valles	ESP	Gutiérrez <i>et al.</i> (1997)
22654	-0.72	Modelo animal multivariado	South Devon	RU	Roughsedge <i>et al.</i> (2005)
39556	-0.72	Modelo animal	Charolais	MEX	Ríos <i>et al.</i> (2007)
4319	-0.65	Modelo animal multivariado	Cruzas	AUS	Montaldo <i>et al.</i> (2003)
2460	-0.65	Modelo de semental-abuelo materno sin efectos de ambiente permanente	Asturiana de Los Valles	ESP	Gutiérrez <i>et al.</i> (1997)
478466	-0.63	Modelo animal	10 razas ^y	CAN	Roso <i>et al.</i> (2005)
4423	-0.63	Modelo semental-abuelo materno	Hereford	EE.UU.	Cantet <i>et al.</i> (1988)
3088	-0.60	Modelo animal	Hereford	AUS	Meyer <i>et al.</i> (1994)
7003	-0.59	Modelo animal	Hereford	AUS	Meyer (1992b)
88639	-0.59	Modelo animal	Limousin	EE.UU.	Iwaisaki <i>et al.</i> (2005)
11675	-0.58	Modelo integrado Falconer-Willham	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
8813	-0.57	Forma reducida del modelo de Willham (1963)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
11675	-0.57	Forma reducida del modelo de Willham (1963)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
4634	-0.57	Modelo animal	Senepol	EE.UU.	Wright <i>et al.</i> (1991)
11675	-0.57	Modelo de abuelo materno (Willham, 1972)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
4423	-0.57	Modelo semental-abuelo materno	Hereford	EE.UU.	Cantet <i>et al.</i> (1988)
3088	-0.57	Modelo animal	Hereford	AUS	Meyer <i>et al.</i> (1994)
88639	-0.56	Modelo animal	Limousin	EE.UU.	Iwaisaki <i>et al.</i> (2005)

Cuadro 2.3. Continuación...

Registros	r_{d-m}	Metodología	Raza	País ^z	Referencia
8964	-0.55	Forma reducida del modelo de Willham (1963)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
8964	-0.55	Modelo de abuelo materno (Willham, 1972)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
8813	-0.55	Modelo integrado Falconer-Willham	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
8964	-0.54	Modelo integrado Falconer-Willham	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
88639	-0.52	Modelo animal	Limousin	EE.UU.	Iwaisaki <i>et al.</i> (2005)
38965	-0.51	Modelo animal	Angus	BRA	Cardoso <i>et al.</i> (2001)
8813	-0.51	Modelo de abuelo materno (Willham, 1972)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
3518	-0.50	Modelo animal	Salers	MEX	Domínguez-Viveros <i>et al.</i> (2009)
2309	-0.46	Forma reducida del modelo de Willham (1963)	Angus	EE.UU.	Johnson <i>et al.</i> (1992)
2150	-0.46	Modelo animal	Brahman	MEX	Estrada <i>et al.</i> (2008)
1154	-0.45	Modelo animal	Hereford	EE.UU.	Boldman <i>et al.</i> (1991)
23180	-0.43	Modelo animal multivariado	Santa Gertrudis	EE.UU.	Kriese <i>et al.</i> (1991)
23475	-0.43	Modelo semental-abuelo materno	Simmental	RU	Roughsedge <i>et al.</i> (2005)
30746	-0.42	Modelo animal; con ambiente permanente	Tabapua	BRA	Ferraz <i>et al.</i> (2004)
11532	-0.42	Modelo integrado Falconer-Willham	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
30746	-0.42	Modelo animal; sin efectos de ambiente permanente	Tabapua	BRA	Ferraz <i>et al.</i> (2004)
11532	-0.41	Forma reducida del modelo de Willham (1963)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
11532	-0.41	Modelo de abuelo materno (Willham, 1972)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
8128	-0.40	Forma reducida del modelo de Willham (1963)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
52097	-0.39	Modelo animal	Simmental	AUS	Swalve (1992) ^v
9023	-0.39	Modelo animal bivariado	Simmental	MEX	Rosales <i>et al.</i> (2004)
8128	-0.39	Modelo integrado Falconer-Willham	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
31442	-0.39	Modelo animal	Charolais	FRA	Phocas (2009)
1522	-0.37	Modelo animal	Tropicarne	MEX	Domínguez-Viveros <i>et al.</i> (2003)
1395	-0.37	Modelo de Willham (1963)	Hereford	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
3465	-0.36	Combinación de los modelos semental-abuelo materno y semental-vaca	Angus	EE.UU.	Brown <i>et al.</i> (1990) ^w
2309	-0.36	Forma reducida del modelo de Willham (1963)	Angus	EE.UU.	Johnson <i>et al.</i> (1992)

Cuadro 2.3. Continuación...

Registros	r_{d-m}	Metodología	Raza	País ^z	Referencia
11740	-0.36	Modelo de abuelo materno (Willham, 1972)	Angus	RU	Roughsedge <i>et al.</i> (2005)
1395	-0.36	Modelo de Willham (1963)	Hereford	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
10318	-0.36	Modelo integrado Falconer-Willham	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
11675	-0.35	Modelo de abuelo materno + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
31384	-0.35	Modelo animal	Charolais	CAN	Crews <i>et al.</i> (2004)
474077	-0.34	Modelo semental-abuelo materno	Simmental-Hembras	EE.UU.	Garrick <i>et al.</i> (1989)
10318	-0.32	Forma reducida del modelo de Willham (1963)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
11675	-0.32	Forma reducida del modelo de Willham+ interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
1089	-0.32	Modelo animal	Charolais	EE.UU.	Boldman <i>et al.</i> (1991)
27549	-0.32	Modelo animal	Nelore	BRA	Eler <i>et al.</i> (1995)
11675	-0.32	Modelo integrado Falconer-Willham + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
425085	-0.32	Modelo semental-abuelo materno	Simmental	EE.UU.	Garrick <i>et al.</i> (1989)
9764	-0.31	Forma reducida del modelo de Willham (1963)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
2218	-0.31	Modelo animal	Bruna dels Pirineus	ESP	Quintanilla <i>et al.</i> (1999)
9764	-0.31	Modelo integrado Falconer-Willham	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
1770	-0.31	Modelo animal	Wokalup	AUS	Meyer <i>et al.</i> (1994)
1142	-0.30	Modelo animal	Limousin	EE.UU.	Boldman <i>et al.</i> (1991)
53494	-0.30	Modelo animal	Limousin	EE.UU.	Bertrand y Benyshek (1987)
8128	-0.30	Modelo de abuelo materno (Willham, 1972)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
9302	-0.30	Modelo integrado Falconer-Willham	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
12000	-0.30	Modelo semental multivariado	Limousin	EE.UU.	Bertrand y Kriese (1990)
5360	-0.30	Modelo animal multivariado	Angus	CAN	Rasali <i>et al.</i> (2005)
46661	-0.29	Modelo animal	Brangus	EE.UU.	Bertrand y Benyshek (1987)
130615	-0.29	Modelo animal + Interacción semental×año	Simmental	EE.UU.	Lee y Pollak (1997b)
3088	-0.29	Modelo animal	Polled Hereford	AUS	Meyer <i>et al.</i> (1993)
12000	-0.29	Modelo semental multivariado	Brangus	EE.UU.	Bertrand y Kriese (1990)

Cuadro 2.3. Continuación...

Registros	r _{d-m}	Metodología	Raza	País ^z	Referencia
1449	-0.28	Modelo animal bivariado	Angus	EE.UU.	Elzo y Wakeman (1998)
8964	-0.27	Forma reducida del modelo de Willham+ interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
8964	-0.27	Modelo de abuelo materno + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
195061	-0.27	Modelo semental-abuelo materno	Simmental-machos	EE.UU.	Garrick <i>et al.</i> (1989)
8964	-0.26	Modelo integrado Falconer-Willham + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
82138	-0.26	Modelo animal	Gelbvieh	EE.UU.	Iwaisaki <i>et al.</i> (2005)
9302	-0.25	Forma reducida del modelo de Willham (1963)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
1449	-0.25	Modelo animal bivariado	Angus×Brahman	EE.UU.	Elzo y Wakeman (1998)
10318	-0.24	Modelo de abuelo materno (Willham, 1972)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
169391	-0.24	Modelo semental-abuelo materno y vaca anidada en abuelo materno	Limousin	FRA	Shi <i>et al.</i> (1993)
58932	-0.23	Modelo animal multivariado	Brangus	EE.UU.	Kriese <i>et al.</i> (1991)
1449	-0.22	Modelo animal bivariado	Brahman	EE.UU.	Elzo y Wakeman (1998)
82138	-0.22	Modelo animal	Gelbvieh	EE.UU.	Iwaisaki <i>et al.</i> (2005)
8128	-0.22	Forma reducida del modelo de Willham+ interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
2811	-0.22	Modelo animal	Hereford	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1998)
1449	-0.22	Modelo animal bivariado	½Angus½Brahman × Angus	EE.UU.	Elzo y Wakeman (1998)
8128	-0.22	Modelo integrado Falconer-Willham + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
65543	-0.21	Modelo animal	Ganado de Francia	FRA	Phocas <i>et al.</i> (2004)
1449	-0.21	Modelo animal bivariado	½Angus½Brahman × ¾Angus¼Brahman	EE.UU.	Elzo y Wakeman (1998)
36696	-0.20	Modelo animal multivariado	Simmental Hembras	EE.UU.	Lee <i>et al.</i> (1997)
50616	-0.20	Modelo animal multivariado	Simmental-Hembras	EE.UU.	Lee <i>et al.</i> (1997)
25764	-0.20	Modelo animal	Nelore	BRA	Cabrera <i>et al.</i> (2001)
82138	-0.20	Modelo animal materno	Gelbvieh	EE.UU.	Iwaisaki <i>et al.</i> (2005)

Cuadro 2.3. Continuación...

Registros	r_{d-m}	Metodología	Raza	País ^z	Referencia
11740	-0.19	Modelo animal multivariado	Limousin	RU	Roughsedge <i>et al.</i> (2005)
9764	-0.18	Forma reducida del modelo de Willham+ interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
23681	-0.18	Modelo animal	Cruzas	EE.UU.	Splan <i>et al.</i> (2002)
1409	-0.18	Modelo de Willham (1963)	Limousin	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
10318	-0.18	Modelo integrado Falconer-Willham + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
4285	-0.18	Modelo animal	Brahman	COL	Quintero <i>et al.</i> (2007)
9764	-0.17	Modelo de abuelo materno (Willham. 1972)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
9764	-0.17	Modelo integrado Falconer-Willham + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
1770	-0.17	Modelo animal	Wokalup	AUS	Meyer <i>et al.</i> (1994)
4412	-0.16	Modelo animal	Brahman×Holstein	VEN	Aranguren <i>et al.</i> (2006)
13887	-0.16	Modelo animal + interacción semental×hato	Angus	SUI	Baschnagel <i>et al.</i> (1999)
1911	-0.15	Modelo de Willham (1963)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
11532	-0.14	Forma reducida del modelo de Willham (1963)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
10318	-0.14	Forma reducida del modelo de Willham+ interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
11532	-0.14	Modelo de abuelo materno + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
1911	-0.14	Modelo de Willham (1963) + efectos de abuelo materno	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
11532	-0.14	Modelo integrado Falconer-Willham + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
2811	-0.13	Modelo animal	Hereford	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1998)
1336	-0.12	Modelo de Willham (1963)	Charolais	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
9349	-0.12	Modelo integrado Falconer-Willham	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
9302	-0.12	Modelo integrado Falconer-Willham + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
8813	-0.11	Forma reducida del modelo de Willham + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)

Cuadro 2.3. Continuación...

Registros	r_{d-m}	Metodología	Raza	País ^z	Referencia
5364	-0.11	Modelo animal	F ₁ ^x	CAN	Tosh <i>et al.</i> (1999)

^zPaís: AUS = Australia, BRA = Brasil, CAN = Canadá, COL = Colombia, ESP = España, EE.UU. = Estados Unidos de América, FRA = Francia, MEX = México, RU = Reino Unido, SUI = Suiza, VEN = Venezuela.

^yAngus, Blonde de Aquitaine, Charolais, Gelbvieh, Hereford, Limousin, Maine-Anjou, Salers, Shorthorn y Simmental.

^xComposición racial de la F₁: 7/16 Hosltein British, 1/4 Charolais, 1/4 Simmental y 1/16 Limousin.

^wFuente: Meyer, 1992b.

^vFuente: Mohiuddin, 1993.

Cuadro 2.4. Estimadores positivos (>0.10) de la correlación entre efectos genéticos directo y materno (r_{d-m}), para peso al destete en algunas razas de bovinos para carne reportadas en la literatura.

Registros	r_{d-m}	Metodología	Raza ^y	País ^z	Referencia
8128	0.13	Modelo de abuelo materno + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
12559	0.15	Modelo animal multivariado	Brahman	EE.UU.	Kriese <i>et al.</i> (1991)
114899	0.16	Modelo semental-abuelo materno	Simmental	EE.UU.	Wright <i>et al.</i> (1987)
1406	0.19	Modelo Animal	Pinzgauer	EE.UU.	Boldman <i>et al.</i> (1991)
3465	0.20	Modelo Animal	Angus	AUS	Meyer (1992b)
3465	0.22	Modelo Animal	Angus	AUS	Meyer (1992b)
2480	0.23	Modelo Animal	Marc III	EE.UU.	Boldman <i>et al.</i> (1991)
1321	0.28	Modelo de Willham (1963)	Braunvieh	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
1682	0.29	Modelo Animal	Gelbvieh	EE.UU.	Boldman <i>et al.</i> (1991)
3465	0.31	Modelo de Willham (1963) + efectos de abuelo materno	Marc II	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
2478	0.37	Modelo de Willham (1963)	Marc III	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
2478	0.37	Modelo de Willham (1963) + efectos de abuelo materno	Marc III	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
1321	0.38	Modelo de Willham (1963) + efectos de abuelo materno	Braunvieh	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
794	0.40	Modelo de Willham (1963)	Pinzgauer	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
794	0.40	Modelo de Willham (1963) + efectos de abuelo materno	Pinzgauer	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
2806	0.51	Modelo de Willham (1963)	Marc I	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
2806	0.51	Modelo de Willham (1963) + efectos de abuelo materno	Marc I	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
1300	0.64	Modelo de Willham (1963)	Red Poll	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
1300	0.64	Modelo de Willham (1963) + efectos de abuelo materno	Red Poll	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
1586	0.89	Modelo Animal	Brown Swiss	EE.UU.	Boldman <i>et al.</i> (1991)
1592	0.97	Modelo Animal	Red Poll	EE.UU.	Boldman <i>et al.</i> (1991)

^zPaís: AUS=Australia, EE.UU.=Estados Unidos de América.

^yMarc I: ¼ Braunvieh, ¼ Charolais, ¼ Limousin, ⅛ Angus, y ⅛ Hereford; Marc II: ¼ Gelbvieh, ¼ Simmental, ¼ Angus, y ¼ Hereford; Marc III: ¼ Pinzgauer, ¼ Red Poll, ¼ Angus, y ¼ Hereford.

Cuadro 2.5. Estimadores cercanos a cero (-0.10 a 0.10) de la correlación entre efectos genéticos directo y materno (r_{d-m}), para peso al destete en algunas razas de bovinos para carne reportadas en la literatura.

Registros ^x	r_{d-m}	Metodología	Raza ^y	País ^z	Referencia
8813	-0.10	Modelo de abuelo materno + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
17846	-0.10	Modelo Animal	Varias razas	AUS	Phocas <i>et al.</i> (2004)
1302	-0.10	Modelo de Willham (1963)	Simmental	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
1302	-0.10	Modelo de Willham (1963) + más efectos de abuelo materno	Simmental	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
2656	-0.09	Modelo Animal	Angus	EE.UU.	Boldman <i>et al.</i> (1991)
9302	-0.09	Modelo de Abuelo materno	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
NR	-0.08	Combinación de los modelos semental-abuelo materno y semental-vaca	Hereford	EE.UU.	Brown <i>et al.</i> (1990) ^w
10318	-0.08	Modelo de abuelo materno + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
1835	-0.08	Modelo semental-abuelo materno	Hereford	EE.UU.	Johnson <i>et al.</i> (1992)
8813	-0.08	Modelo integrado Falconer-Willham + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
9349	-0.07	Forma reducida del modelo de Willham (1963)	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
9302	-0.07	Forma reducida del modelo de Willham (1963)+ interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
7211	-0.06	Modelo multivariado	Beefmaster	EE.UU.	Kriese <i>et al.</i> (1991)
1835	-0.06	Modelo semental-abuelo materno	Hereford	EE.UU.	Johnson <i>et al.</i> (1992)
9349	-0.05	Modelo de abuelo materno	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
5440	-0.05	Modelo Animal Multivariado	Simmental	EE.UU.	Lee <i>et al.</i> (1997)
NR	-0.04	Modelo semental-abuelo materno	Simmental	EE.UU.	Quaas <i>et al.</i> (1985) ^w
9764	-0.04	Modelo de abuelo materno	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
1823	-0.01	Modelo animal	Simmental	EE.UU.	Boldman <i>et al.</i> (1991)
1174	-0.01	Modelo de Willham (1963) + más efectos de abuelo materno	Gelbvieh	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
NR	0.00	Modelo animal	Cruza Cebú	AUS	Mackinnon <i>et al.</i> (1991)
9349	0.00	Modelo integrado Falconer-Willham + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
1409	0.01	Modelo de Willham (1963) + más efectos de abuelo materno	Limousin	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
9349	0.02	Forma reducida del modelo de Willham (1963)+ interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)

Cuadro 2.5. Continuación...

Registros ^x	r _{d-m}	Metodología	Raza ^y	País ^z	Referencia
9349	0.03	Modelo de abuelo materno + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
NR	0.04	Modelo semental-abuelo materno	Simmental	AUS	Graser y Hammond (1985) ^w
1174	0.05	Modelo de Willham (1963)	Gelbvieh	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
9302	0.06	Modelo de abuelo materno + interacción semental×hato-año	Angus	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999b)
1336	0.07	Modelo de Willham (1963) + más efectos de abuelo materno	Charolais	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)
3465	0.08	Modelo de Willham (1963)	Marc II	EE.UU.	Dodenhoff <i>et al.</i> (1999a)

^zPaís: AUS = Australia, EE.UU. = Estados Unidos de América.

^yMarc II: ¼ Gelbvieh, ¼ Simmental, ¼ Angus, y ¼ Hereford.

^xNR: Número de registros no reportado.

^wFuente: Meyer, 1992b.

2.5 Estimadores de correlaciones entre efectos genéticos directo y materno en otras especies y sistemas de producción

Se han publicado algunos estudios que reportan estimadores de la r_{d-m} en especies como ovinos, caprinos y porcinos, cuyos resultados indican en general una correlación negativa entre los efectos genéticos directo y materno. Maniatis y Pollott (2002) estimaron en ovinos Suffolk una r_{d-m} de -0.30 y -0.36, para peso a las ocho semanas de edad, con y sin la varianza materna de ambiente permanente incluida en el modelo de análisis, respectivamente. En otro estudio realizado con ovinos Corriedale, Jara *et al.* (1998) estimaron una r_{d-m} de -0.10 para PN, de -0.57 para PD, y de -0.45 para peso a 14 meses de edad. Ekiz (2005) estimó la r_{d-m} en el período pre y posdestete de ovinos Merino; para el primer período los estimadores oscilaron entre -0.81 y -0.59, y para el segundo entre -0.82 y -0.67, con modelos que incluyeron diferentes combinaciones de varianzas genéticas directa y materna, covarianza entre efectos genéticos directo y materno, y varianza materna de ambiente permanente.

Analizando datos de pruebas de comportamiento con algunas razas de cerdos, Johnson *et al.* (2002) estimaron la r_{d-m} en el peso a los 100 días de edad, a través de dos alternativas de modelación; la primera de ellas fue un modelo animal univariado, con el cual las estimaciones fueron -0.25 y -0.68 para las razas Yorkshire y Hampshire, y cero para Landrace y Duroc; en la segunda alternativa se utilizaron modelos bivariados que combinaron peso a los 100 días con el consumo diario de alimento, área del ojo de la costilla y grasa dorsal, cuyos estimadores en ese orden de combinación fueron: cero para Landrace y Duroc, -0.2, -0.23 y -0.17 para Yorkshire y -0.6, -0.61 y -0.57 para Landrace.

En otro estudio, Galíndez *et al.* (2004) estimaron la r_{d-m} para la sobrevivencia al nacimiento en porcinos Duroc y Hampshire mediante el uso de dos metodologías (cuadrados mínimos y máxima verosimilitud restringida), con resultados altos y positivos ($r_{d-m} > 0.95$). Sin embargo, en este mismo trabajo se señaló que existieron problemas para realizar las estimaciones, debido al bajo

número de observaciones (1465 registros en Duroc y 217 en Hampshire) y de camadas por madre, lo que causó errores estándar altos (>0.68) y poca confiabilidad en los estimadores.

2.6 Posibles causas de que los estimadores de la correlación entre los efectos genéticos directo y materno son frecuentemente altos y negativos

Koots *et al.* (1994b) mencionaron que aún cuando se dispone de estimadores de parámetros genéticos para crecimiento de bovinos para carne, su precisión generalmente es baja, sugiriendo que estos parámetros pudieran ser estimados con mayor exactitud reuniendo los resultados de varias poblaciones. Algunos factores que afectan la estimación de los parámetros genéticos incluyen la raza (Schaeffer y Wilton, 1981; De Rose *et al.*, 1988; Trus y Wilton, 1988), el sexo (Koch *et al.*, 1973; Schaeffer y Wilton, 1981), el método de estimación (Nelsen *et al.*, 1986), el manejo alimenticio (Tess *et al.*, 1984) y el origen de los datos (Wright *et al.*, 1987; Koots *et al.*, 1994a). Algunos efectos que influyen en la estimación de la r_{d-m} en el PD de bovinos para carne se describen a continuación.

2.6.1 Antagonismo genético real

El antagonismo entre los efectos genéticos directo y materno ha recibido mucha atención en la literatura (Baschnagel *et al.*, 1999), siendo atribuido a una oposición (principalmente a nivel de hormonas hipofisarias) entre las vías metabólicas para la deposición de tejido muscular y la producción de leche (Menéndez *et al.*, 2003). Baschnagel *et al.* (1999) mencionaron que la influencia de los efectos maternos en el crecimiento temprano de bovinos para carne es bien conocida; y que para lograr un progreso óptimo de los programas de selección, tanto los efectos genéticos directos como el componente materno deben ser tomados en cuenta, especialmente si existe una relación antagónica entre ellos. Al respecto, Meyer (1997) afirmó que en un número importante de estudios, en particular de crecimiento predestete en bovinos para carne y en

ovinos, se ha encontrado una correlación antagónica directa-materna, frecuentemente tan negativa como -0.5 ó mayor (en valor absoluto). Baker (1980) señaló que la correlación genética entre los efectos genéticos directo y materno es negativa tanto para PN como para PD.

Koch y Clark (1955) reportaron un antagonismo genético directo-materno en el crecimiento predestete de bovinos para carne, sugiriendo una revaluación de los procedimientos de selección para maximizar el crecimiento del nacimiento al destete. Hohenboken y Brinks (1971) señalaron que el antagonismo aparente entre los efectos genéticos directo y materno, así como la heredabilidad total del crecimiento, dependen en forma importante de la magnitud de la covarianza entre la madre y su progenie.

Trus y Wilton (1988) estimaron valores de r_{d-m} negativos para PN y crecimiento predestete en bovinos Angus, Hereford, Shorthorn, Charolais y Simmental. Estos autores sugirieron que las covarianzas negativas indicaron un antagonismo genético entre el crecimiento prenatal potencial de la ternera y la subsecuente calidad de su ambiente intrauterino. Sin embargo, estudios recientes demuestran que la mayor parte de las inconsistencias encontradas pueden deberse más a problemas de estructura de los datos, que a la naturaleza del problema (Clément *et al.*, 2001), considerando que generalmente estas estimaciones son sobrevaloradas.

Recientemente, Montaldo y Kinghorn (2003) estimaron valores de r_{d-m} negativos, y mencionaron que éstos concuerdan con una relación genética biológica negativa entre la producción de leche de la vaca y el valor genético aditivo directo del becerro, sugerida por Miller y Wilton (1999).

2.6.2 Inadecuada estructura de los datos

Diferencias por muestreo

En las primeras investigaciones de componentes de (co)varianza entre parientes, éstos se igualaban con sus valores esperados de manera separada,

sin considerar el hecho de que un mismo individuo puede contribuir con diferentes tipos de covarianzas, y que sus componentes estructurales pueden tener varianzas de muestreo diferentes, además de que las varianzas de muestreo de los estimadores no podían derivarse bajo esta metodología (Meyer, 1992a). Aunado a lo anterior, Thompson (1976) sugirió que en presencia de efectos genéticos maternos, las varianzas de muestreo de los estimadores de h^2_d podrían incrementarse entre 3 y 5 veces con respecto a las obtenidas considerando únicamente efectos genéticos directos.

Meyer *et al.* (1993) estimaron componentes de varianza y parámetros genéticos para características de crecimiento en dos poblaciones experimentales de bovinos Wokalup. Estos autores concluyeron que los patrones de cambio en los parámetros estimados cuando se consideran r_{d-m} diferentes de cero, se pueden atribuir parcialmente a los efectos de la variabilidad entre las muestras sobre la precisión de la partición de la varianza fenotípica en sus componentes genéticos directo y materno, y de ambiente permanente. Al respecto, Koots y Gibson (1994) sugirieron que gran parte de la variación encontrada en los parámetros genéticos entre poblaciones se debe a la variación del error que no se contabiliza en los métodos convencionales de estimación de las varianzas, y no a diferencias inherentes a las poblaciones. Wasike *et al.* (2006) mencionaron que los estimadores de la r_{d-m} pueden ser altos y negativos cuando: los datos son altamente desbalanceados (datos de campo), las conexiones entre generaciones por medio de los parentescos son limitadas, el control de los registros productivos es inadecuado, y cuando el tamaño de los hatos es pequeño.

En la revisión de literatura de Koots *et al.* (1994a,b), los autores observaron que los estimadores de la heredabilidad y de las correlaciones genéticas en bovinos para carne tuvieron varianzas observadas entre poblaciones aproximadamente cuatro veces mayores que las varianzas de muestreo teóricas esperadas. De acuerdo con Koots y Gibson (1996), esta gran diferencia entre la varianza de muestreo teórica y la variación observada, puede ser causa de una

subestimación importante de la varianza de muestreo individual, de diferencias reales en los parámetros entre poblaciones, o de una combinación de ambos factores. Estos mismos autores realizaron un análisis de cuadrados mínimos ponderados de los estimadores de heredabilidades y correlaciones genéticas publicados por Koots *et al.* (1994a,b), encontrando que podrían existir algunas diferencias reales entre poblaciones, pero la mayor parte de la variación no pudo explicarse.

Datos de campo vs experimentos controlados

En algunas razas, las estimaciones de parámetros genéticos, particularmente la correlación entre los efectos genéticos directo y materno, varían cuando se compara información proveniente de hatos comerciales (datos de campo) con datos cuyo origen es una población que está en experimentación (generalmente proyectos a largo plazo con objetivos de selección en condiciones de manejo más controlados que en hatos comerciales). Meyer (1992b) menciona que los valores negativos altos de la correlación directa-materna se han observado principalmente en análisis que involucran datos de campo. Así por ejemplo, Meyer *et al.* (1993) estimaron una r_{d-m} de -0.30 para el PD en la raza Hereford de Australia, por medio de un análisis univariado y con datos de un experimento de selección en varias razas, valor que contrasta con el estimado por Meyer (1993), de -0.67, en la raza Polled Hereford de Australia, con datos de campo. El valor estimado de la r_{d-m} para la raza Hereford en ese mismo país con datos de campo (Meyer, 1992b) fue de -0.59, que difiere del estimado en un experimento de selección de Nueva Zelanda (-0.35) por Waldron *et al.* (1993).

Apareamientos no aleatorios y tratamiento preferencial

De acuerdo con Bertrand *et al.* (1985), una correlación sesgada entre la progenie de un semental a causa de prácticas de apareamiento no aleatorio o tratamiento preferencial de sus crías, puede ser una causa de interacciones semental×ambiente. Notter *et al.* (1992) fortalecieron esta afirmación, ya que consideraron que el apareamiento no aleatorio que se da entre hatos explica

aproximadamente un tercio de la varianza observada de la interacción semental×hato. Zollinger y Nielsen (1984) mostraron evidencia de apareamiento no aleatorio en hatos de bovinos para carne, y concluyeron que los hatos analizados practicaron apareamientos que tienen un impacto positivo en el valor genético del PD, lo cual al ser sistemático podría causar un sesgo en la información disponible del comportamiento de medios hermanos paternos y maternos, aspecto directamente relacionado con la estimación de r_{d-m} .

Bertrand *et al.* (1985) sugieren que la inclusión de parientes hembras en un análisis de modelo mixto para el PD puede controlar los problemas relacionados con el apareamiento no aleatorio, pero no los causados por tratamiento preferencial. Meyer (1992b) asoció las estimaciones negativas altas de la r_{d-m} cuando se analizan datos de campo, a factores como el manejo más homogéneo y a la ausencia de manejo preferencial que se da en los hatos experimentales.

2.6.3 Modelación y suposiciones incorrectas

Modelación (estructura de los datos)

De acuerdo con Roso *et al.* (2005), los estimadores negativos de la r_{d-m} para PD pueden ser causa más de la estructura de los datos (baja proporción de hembras con registros que después tuvieron su propia progenie) que de un verdadero antagonismo genético entre los efectos genéticos directo y materno. Montaldo y Kinghorn (2003) señalaron que un valor moderadamente negativo de la r_{d-m} asociado con un bajo estimador de la heredabilidad materna, puede ser indicio de problemas para la obtención de estimadores insesgados de varianzas aleatorias directa y materna, posiblemente causados por una insuficiente conexión entre los niveles de los efectos fijos a través de los sementales e inadecuadas estructuras de familia (por ejemplo, el número limitado de progenie por cada madre). En este sentido, Clément *et al.* (2001) sugirieron que los modelos que consideran efectos genéticos directos y maternos pueden producir estimadores sesgados (subestimación) de la r_{d-m} en

bovinos para carne, cuando la cantidad de datos disponibles es insuficiente, y Baschnagel *et al.* (1999), señalaron que la estimación de la r_{d-m} ha sido problemática debido a que los efectos genéticos directos y maternos están generalmente confundidos.

Se han publicado algunos trabajos de simulación en los que se estudiaron los aspectos biométricos de los efectos directo y materno (Southwood *et al.* 1989; Robinson, 1996b), así como trabajos con datos de campo. Meyer (1992a) estudió la precisión en la estimación de parámetros genéticos con diferentes estructuras de familia, y sugirió que ésta podría mejorarse con el uso de tecnologías reproductivas modernas (por ejemplo transferencia de embriones), que pueden proveer información en la cual los efectos genéticos directo y materno estén menos confundidos. Robinson (1996b) y Lee y Pollak (1997b) evaluaron el efecto de la interacción semental×año en la r_{d-m} , y ambos estudios sugieren que el efecto de esta variación causa cambios positivos en el estimador de este parámetro genético.

Reporte selectivo de datos

Garrick *et al.* (1989) reportaron que más del 60% de los registros de PN en las bases de datos analizadas en su estudio de la raza Simmental en EE.UU., correspondieron a hembras; sin embargo, los registros de PD y ganancia posdestete de machos se incrementaron considerablemente, por lo que el reporte selectivo de datos de PD fue mayor en los machos. En este sentido, Bertrand y Kriese (1990) mencionaron que el reporte selectivo no influyó en las estimaciones de las correlaciones genéticas. Sin embargo, Mallinckrodt *et al.* (1995) compararon parámetros genéticos estimados en un análisis de simulación de datos alterados (reporte no aleatorio de registros) y sin alterar, encontrando que el reporte selectivo redujo el valor genético directo promedio predicho. En el mismo estudio, se mencionaron dos formas en las que el reporte selectivo de información pudo causar un sesgo en los estimadores de la r_{d-m} ; primero, el reporte selectivo creó un subconjunto de datos que no fue

representativo de la población, y segundo, causó comparaciones poco válidas en el comportamiento productivo, que modificaron las DEPs.

Además de las evidencias anteriores, en otras investigaciones como la realizada por Roso *et al.* (2005), se menciona que un posible factor que contribuye a las estimaciones altas y negativas de la r_{d-m} es la baja proporción de crías hembras con registros que después tuvieron su propia progenie. En ese estudio, hubo sólo 23,508 casos en los que las crías hembras llegaron a etapa adulta, cantidad que correspondió únicamente al 10% del total de crías hembras en la base de datos analizada.

Covarianza ambiental vaca-progenie

La covarianza ambiental vaca-progenie generalmente se supone como cero (Koerhuis y Thompson, 1997). Esta suposición puede resultar en una estimación más precisa de los componentes residuales de la varianza; sin embargo, al considerar una covarianza ambiental diferente de cero entre la vaca y sus hijas se puede producir un sesgo en la estimación de r_{d-m} (Dodenhoff *et al.* 1999b).

Koch y Clark (1955) encontraron que el ambiente materno tiene una influencia considerable en el PN y la ganancia de peso del nacimiento al destete, así como evidencia de una correlación negativa entre los efectos genéticos directo y materno para la ganancia de peso del nacimiento al destete y el PD. Koch (1972) y Willham (1972) mostraron que la probabilidad real de una influencia negativa directa de la habilidad materna de la madre en la de sus hijas, puede conducir a estimaciones negativas más grandes de la r_{d-m} . Así, el sesgo asociado a la correlación vaca-progenie debe ser tomado en cuenta cuando se interpretan estos parámetros genéticos (Baker, 1980).

La utilización más reciente del modelo animal considera al menos parcialmente la relación no genética entre los efectos maternos de dos generaciones subsecuentes (Dodenhoff *et al.*, 1998; Quintanilla *et al.*, 1999). Un ejemplo de

ello es el estudio de Quintanilla *et al.* (1999), en el cual se estimaron valores de r_{d-m} de -0.39 a -0.07, utilizando un modelo animal que no consideró la covarianza ambiental vaca-progenie para el análisis, y de -0.31 a -0.04 cuando sí se incluyó en el modelo. Otra investigación similar fue la de Iwaisaki *et al.* (2005), en la que a través de simulación se utilizó un modelo similar al de Quintanilla *et al.* (1999), y reportaron estimadores de r_{d-m} de -0.25, -0.22, -0.19, y -0.17 al asignar valores de 0, -0.10, -0.20 y -0.30, respectivamente, a la correlación ambiental entre los efectos de ambiente permanente de las madres y sus hijas. Con tales resultados, estos autores concluyeron que los estimadores negativos altos de r_{d-m} reportados en la literatura se pueden explicar parcialmente por un antagonismo no genético entre la vaca y sus crías, el cual no ha sido modelado correctamente (Baker, 1980; Robinson, 1996a; Meyer, 1997).

Efectos de abuelo materno

Willham (1972) introdujo los efectos de abuelo materno en el modelo de análisis, y desarrolló los aspectos biométricos de las características que tienen un efecto genético directo y otro materno. En un estudio más reciente, Dodenhoff *et al.* (1998) estimaron parámetros genéticos y compararon modelos que incluyeron efectos maternos con y sin efectos de abuelo materno, obteniendo cambios tanto en la heredabilidad materna (0.18 vs 0.34) como en la correlación entre los efectos directo y materno (-0.22 vs -0.13).

Dodenhoff *et al.* (1999a) sugieren que los efectos de abuelo materno existen en algunas poblaciones de bovinos [Braunvieh, Charolais, Hereford, Limousin, Pinzgauer, Red Poll, Simmental, MARC I ($\frac{1}{4}$ Braunvieh, $\frac{1}{4}$ Charolais, $\frac{1}{4}$ Limousin, $\frac{1}{8}$ Angus, $\frac{1}{8}$ Hereford), MARC II ($\frac{1}{4}$ Gelbvieh, $\frac{1}{4}$ Simmental, $\frac{1}{4}$ Angus, $\frac{1}{4}$ Hereford) y MARC III ($\frac{1}{4}$ Pinzgauer, $\frac{1}{4}$ Red Poll, $\frac{1}{4}$ Angus, $\frac{1}{4}$ Hereford)] y en otras no (Angus y Gelbvieh). En algunas investigaciones (Dodenhoff *et al.* 1998, 1999a, 1999b) se concluye que cuando los efectos de abuelo materno existen y no se consideran en el modelo de análisis se puede producir una subestimación

de las heredabilidades maternas y un sesgo (subestimación) en el estimador de r_{d-m} .

Interacción semental×año

Ignorar los efectos de la interacción semental×año ($s \times a$) en los modelos utilizados para estimar los componentes de varianza del PD, puede conducir a estimaciones sesgadas de la r_{d-m} (Robinson, 1996b; Lee y Pollak, 1997b; Dodenhoff *et al.*, 1999b). En un análisis de datos de la raza Simmental, Lee y Pollak (1997b) estimaron una varianza de $s \times a$ de 3% de la varianza fenotípica, que al ser considerada en el modelo de análisis, causó un cambio en la estimación de r_{d-m} de -0.29 a -0.14; sin embargo, estos mismos autores (Lee y Pollak, 1997c), consideran que el fundamento biológico que provoca la inclusión de esta interacción no es claro.

En un análisis considerando tanto datos de campo como simulados, Lee y Pollak (1997b) concluyeron que la interacción $s \times a$ fue, o un efecto real debido a los factores ambientales asociados con diferentes años, o que fuentes de variación sin identificar crearon una covarianza entre los registros de la progenie en el mismo año; ellos concluyeron que para la estimación de la r_{d-m} se debe considerar la heterogeneidad de la r_{d-m} por género (menor en machos que en hembras; Garrick *et al.*, 1989), y el sesgo en la selección causado por el reporte selectivo de datos, la separación de datos por género y la interacción $s \times a$, entre otras. Lee y Pollak (1997c) determinaron como una fuente de sesgo en la estimación de r_{d-m} , la identificación errónea de sementales.

Interacción semental×hato

Los estudios de interacción genotipo×ambiente para PD en bovinos para carne generalmente han estimado componentes de varianza para interacciones semental×ambiente (ambiente: región, hato, grupo contemporáneo). La interacción semental×hato ($s \times h$) ha sido la más significativa en este sentido, ya que en diversos estudios ha influido de manera consistente en las estimaciones de parámetros genéticos. Los estimadores de varianza de $s \times h$ se originan de

comparaciones del comportamiento relativo de sementales en diferentes hatos (Notter *et al.*, 1992).

El hecho de no considerar la interacción $s \times h$ puede llevar a la subestimación de la r_{d-m} (Dodenhoff *et al.*, 1999b). Baschnagel *et al.* (1999) concluyeron que el valor de la r_{d-m} puede ser negativo debido tanto a un antagonismo genético como a efectos de la interacción $s \times h$; sus resultados indican que los estimadores de los componentes de varianza directos y maternos son más altos cuando no se incluye la interacción $s \times h$ en el modelo, que cuando se considera.

Baschnagel *et al.* (1999) estimaron valores de -0.50 y -0.16 de la r_{d-m} , cuando no consideraron e incluyeron los efectos de $s \times h$, respectivamente, y esta interacción explicó el 7% de la varianza fenotípica, con una reducción en el estimador de h^2_d de 0.24 a 0.14 y de 0.10 a 0.05 en el de h^2_m . Notter *et al.* (1992) evaluaron la interacción $s \times h$ en el PD de bovinos para carne por medio de máxima verosimilitud restringida (REML), encontrando que esta interacción representó del 3.3 al 6.2% de la varianza fenotípica.

Un posible punto de unión entre los estimadores negativos de la r_{d-m} y la interacción $s \times h$, se da a causa de que los registros de becerros emparentados dentro de un mismo grupo podrían ser más parecidos uno del otro que lo esperado de su relación de parentesco, como consecuencia de una inapropiada identificación de grupos de manejo. Lo anterior podría resultar en una sobreestimación de la varianza genética aditiva, y por la alta correlación de muestreo entre parámetros, en sesgos de los correspondientes componentes de (co)varianza (Baschnagel *et al.*, 1999). De acuerdo con Notter *et al.* (1992), la variación debida a la interacción $s \times h$ puede tener su origen en la varianza genética aditiva entre hatos, en el uso de un número reducido de sementales seleccionados, en el apareamiento no aleatorio entre animales a través de hatos, o en tratamientos preferenciales de algunos grupos de medios hermanos paternos.

Tess *et al.* (1984) mencionan que los análisis de datos de campo han indicado que las interacciones $s \times h$ pueden ser significativas para características predestete, pero son difíciles de interpretar debido al reporte no-aleatorio de datos y escasez de ambientes, además del apareamiento no aleatorio de sementales. En lo referente a datos de hatos experimentales, señalan que en diferentes lugares éstos no han detectado interacciones $s \times h$ significativas.

Interacción semental×hato-año

Meyer (1997) evaluó la interacción semental×hato-año ($s \times h \times a$) en el PD de bovinos neozelandeses y australianos, considerándola como un efecto aleatorio adicional en el modelo de análisis, lo que resultó en una reducción en los estimadores de h^2_d (0.31 vs 0.18), h^2_m (0.18 vs 0.14), y un cambio positivo en la r_{d-m} (-0.42 vs -0.22), con respecto al modelo que no consideró $s \times h \times a$. Adicionalmente, la autora reportó que esta interacción explicó cerca del 4% de la varianza fenotípica. Dodenhoff *et al.* (1999b) reportaron implicaciones similares al considerar la interacción $s \times h \times a$, la cual en su estudio explicó entre el 3 y 10% de la varianza fenotípica. De acuerdo con Meyer (1997), lo anterior sugiere que el sesgo en los estimadores de la r_{d-m} podría ser consecuencia, al menos parcialmente, de fuentes de variación no contabilizadas, tal como potreros o grupos de manejo, que aumentan la covarianza entre medios hermanos paternos en un grupo contemporáneo, y por varianzas heterogéneas; alternatively, la interacción $s \times h \times a$ podría reflejar variación entre sementales debido a diferentes orígenes genéticos (Robinson, 1996a), por ejemplo, debido a la importación de toros o semen.

Interacción semental×grupo contemporáneo

Se ha descrito un efecto poco significativo de la interacción semental×grupo contemporáneo ($s \times gc$) en bovinos lecheros (Meyer, 1987; Calus *et al.*, 2002) y en ovinos para carne (Hagger, 1998; Konstantinov y Brien, 2003). Sin embargo, Gutiérrez *et al.* (2006) evaluaron el efecto de incluir $s \times gc$ en el modelo de análisis sobre la estimación de parámetros de crecimiento de la raza española

Asturiana de los Valles; los estimadores obtenidos en ese estudio para las heredabilidades directa y materna se redujeron de forma importante al incluir $s \times gc$ ($h^2_d = 0.43 \pm 0.04$ vs 0.31 ± 0.03 ; $h^2_m = 0.12 \pm 0.02$ vs 0.09 ± 0.02), y en la correlación genética entre efectos directo y materno para el peso al destete se obtuvo un cambio positivo (-0.40 ± 0.11 vs -0.20 ± 0.13).

Edad de la vaca (número de parto)

En bovinos lecheros, la diferencia en producción de leche entre vaquillas de primer parto y vacas de dos o más partos puede ser de 30%, aunque el potencial de crecimiento de los becerros es el mismo sin importar el número de parto. Por ello, Van Vleck *et al.* (1996) estimaron la r_{d-m} en nueve razas bovinas, analizando pesos al destete de crías de vacas de 2, 3 y mayores a 4 años de edad como características diferentes, en un hato experimental del U.S. Meat Animal Research Center (MARC), mediante un modelo animal multivariado; sus estimadores, en su mayoría negativos, indican que la magnitud de la r_{d-m} no cambia con el aumento de la edad de la vaca.

2.7 Conclusiones

Los resultados de las investigaciones relacionadas con la correlación genética entre los efectos directo y materno en el PD de bovinos y otras especies, no permiten llegar a una conclusión definitiva con respecto a su naturaleza y magnitud; pues aunque en la mayor proporción de estudios se publicaron valores negativos, relativamente pocos autores los atribuyen a un antagonismo genético importante.

Varios autores señalan que en las estimaciones de la correlación genética entre los efectos directo y materno puede existir un sesgo por diversas causas; entre las principales se enfatiza que los modelos de análisis y los métodos de estimación no consideran algunas fuentes de variación (genéticas y ambientales), como la covarianza ambiental vaca-progenie, interacciones semental $\times$ ambiente, reporte selectivo de datos y apareamientos no aleatorios, entre otras. Por otro lado, en general los estimadores de r_{d-m} obtenidos de datos

de campo son más negativos que los resultantes con datos de hatos experimentales.

Algunos estudios han mostrado que la covarianza ambiental vaca-progenie tiene un efecto importante en la estimación de la r_{d-m} , por lo que se ha sugerido que esta relación debe considerarse en las evaluaciones genéticas de bovinos para carne. Un caso similar ha ocurrido con las interacciones semental×hato, semental×año, semental×hato-año, y semental×grupo contemporáneo, pues se ha concluido que la r_{d-m} puede resultar subestimada si no se incluyen en el modelo de análisis. Sin embargo, también se ha señalado la dificultad computacional que representa la inclusión de efectos aleatorios adicionales en los modelos para la estimación de los componentes de (co)varianza, lo que en muchos casos ha representado una limitación en la precisión de tales estimaciones.

2.8 Literatura citada

- Aranguren M., J., R. Román B., Y. Villasmil O., Z. Chirinos de F., J. Romero, y E. Soto B. 2006. Componentes de (co)varianza y parámetros genéticos para características de crecimiento en animales mestizos de doble propósito. *Revista Científica, FCV-LUZ* 16: 55-61.
- Baker, R. L. 1980. The role of maternal effects on the efficiency of selection in beef cattle - A review. *In: Proceedings of the New Zeland Society of Animal Production* 40: 285-303.
- Baschnagel, M. B., J. Moll, and N. Künzi. 1999. Comparison of models to estimate maternal effects for weaning weight of Swiss Angus cattle fitting sire×herd interaction as an additional random effect. *Livestock Production Science* 60: 203-208.
- Bertrand, J. K., and L. A. Kriese. 1990. Two methods for parameter estimation using multiple-trait models and beef cattle field data. *Journal of Animal Science* 68: 2310-2318.
- Bertrand, J. K., and L. L. Benyshek. 1987. Variance and covariance estimates for maternally influenced beef growth traits. *Journal of Animal Science* 64: 728-734.
- Bertrand, J. K., P. J. Berger, and R. L. Willham. 1985. Sire×environment interactions in beef cattle weaning weight field data. *Journal of Animal Science* 60: 1396-1402.

- BIF. 1996. Guidelines for Uniform Beef Improvement Programs. Seventh Edition. Beef Improvement Federation. Colby, KS. 161 p.
- BIF. 2002. Guidelines for Uniform Beef Improvement Programs. Eight Edition. Beef Improvement Federation, Animal and Dairy Science Department, The University of Georgia, Athens, GA. 165 p.
- Boldman, K. G., L. D. Van Vleck, K. E. Gregory, and L. V. Cundiff. 1991. Estimates of direct and maternal parameters for 200-d weight in purebred and composite lines of beef cattle. *Journal of Animal Science* 69(Suppl. 1): 203.
- Bourdon, R. M. 1997 *Understanding Animal Breeding*. Ed. Prentice Hall, N. J., USA. 523 p.
- Cabrera M., E., A. V. Garnero, R. B. Lobo, y R. J. Gunski. 2001. Efecto de la incorporación de la covarianza genética directa-materna en el análisis de crecimiento en la raza Nelore. *Livestock Research for Rural Development* 13(3): 1-6.
- Calus, M. P. L., A. F. Groen, and G. de Jong. 2002. Genotype $\times$ environment interaction for protein yield in Dutch dairy cattle as quantified by different models. *Journal of Dairy Science* 85: 3115- 3123.
- Cantet, R. J. C., D. D. Kress, D. C. Anderson, D. E. Doornbos, P. J. Burfering, and R. L. Blackwell. 1988. Direct and maternal variances and covariances and maternal phenotypic effects on preweaning growth of beef cattle. *Journal of Animal Science* 66: 648-660.
- Cardoso, F. F., R. A. Cardellino, y L. T. Campos. 2001. Componentes de (co)variância e parâmetros genéticos para caracteres produtivos à desmama de bezerros Angus criados no estado Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Zootecnia* 30: 41-48.
- Clément, V., B. Bibé, É. Verrier, J. M. Elsen, E. Manfredi, J. Bouix, and É. Hanocq. 2001. Simulation analysis to test the influence of model adequacy and data structure on the estimation of genetic parameters for traits with direct and maternal effects. *Genetics Selection Evolution* 33: 369-395.
- Crews Jr., J. D. and Z. Wang. 2007. Illustration of the maternal animal model used for genetic evaluation of beef cattle. *Journal of Animal Science* 85:1842-1848.
- Crews Jr., D. H., M. Lowerison, N. Caron, and R. A. Kemp. 2004. Genetic parameters among growth and carcass traits of Canadian Charolais cattle. *Canadian Journal of Animal Science* 84: 589-597.
- De Rose, E. P., J. W. Wilton, and L. R. Schaeffer. 1988. Estimation of variance components for traits measured on station-tested beef bulls. *Journal of Animal Science* 66: 626-634.

- Dickerson, G. E. 1947. Composition of hog carcasses as influenced by heritable differences in rate and economy of gain. Iowa Agricultural Experiment Station Research Bulletin 354: 489-524.
- Diop, M., J. Dodenhoff, and L. D. Van Vleck. 1999. Estimates of direct, maternal and grandmaternal genetic effects for growth traits in Gobra cattle. *Genetics and Molecular Biology* 22: 363-367.
- Dodenhoff, J., L. D. Van Vleck, and K. E. Gregory. 1999a. Estimation of direct, maternal, and grandmaternal genetic effects for weaning weight in several breeds of beef cattle. *Journal of Animal Science* 77: 840-845.
- Dodenhoff, J., L. D. Van Vleck, and D. E. Wilson. 1999b. Comparison of models to estimate genetic effects for weaning weight of Angus cattle. *Journal of Animal Science* 77: 3176-3184.
- Dodenhoff, J., L. D. Van Vleck, S. D. Kachman, and R. M. Koch. 1998. Parameter estimates for direct, maternal, and grandmaternal genetic effects for birth weight and weaning weight in Hereford cattle. *Journal of Animal Science* 76: 2521-2527.
- Domínguez-Viveros, J., R. Núñez-Domínguez, R. Ramírez-Valverde, y A. Ruiz-Flores. 2003. Evaluación Genética de variables de crecimiento en bovinos Tropicarne: I. Selección de modelos. *Agrociencia* 37: 323-335.
- Domínguez-Viveros, J., F. A. Rodríguez-Almeida, J. A. Ortega-Gutiérrez, y A. Flores-Mariñelarena. 2009. Selección de modelos, parámetros genéticos y tendencias genéticas en las evaluaciones genéticas nacionales de bovinos Brangus y Salers. *Agrociencia* 43: 107-117.
- Ekiz, B. 2005. Estimates of maternal effects for pre- and post- weaning daily gain in Turkish Merino lambs. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences* 29: 399-407.
- Eler, J. P., J. B. S. Ferraz F., R. B. Lôbo, and L. A. Josakian. 1992. Genetic antagonism between growth and maternal ability in Nelore cattle. *Journal of Animal Science* 70(Suppl. 1): 138.
- 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. *Journal of Animal Science* 73: 3253-3258.
- Elzo, M. A., and D. L. Wakeman. 1998. Covariance components and prediction for additive and nonadditive preweaning growth genetic effects in an Angus-Brahman multibreed herd. *Journal of Animal Science* 76: 1290-1302.
- Falconer, D. S., y T. F. C. Mackay. 1996. Introducción a la Genética Cuantitativa. Traducción de la cuarta edición en inglés. Ed. Acribia, España. 469 p.
- Ferraz, P. B. F., A. de A. Ramos, L. O. C. da Silva, J. C. de Souza, and M. M. de Alencar. 2004. Alternative animal models to estimate heritabilities and

- genetic correlations between direct and maternal effects of pre and post-weaning weights of Tabapuã cattle. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal* 12: 119-125.
- Galíndez, R., O. Verde, y G. Martínez. 2004. Parámetros genéticos para sobrevivencia al nacer en porcinos. *Zootecnia Tropical* 22: 191-200.
- Garrick, D. J., E. J. Pollak, R. L. Quaas, and L. D. Van Vleck. 1989. Variance heterogeneity in direct and maternal weight traits by sex and percent purebred for Simmental-sired calves. *Journal of Animal Science* 67: 2515-2528.
- Guterres, L. F. W., P. R. N. Rorato, A. R. Boligon, T. Weber, C. J. Kippertl V., J. S. Lopes, y P. L. S. de Souza. 2007. Efeito da inclusão da covariância genética aditiva direta-materna no modelo de análise sobre a magnitude das estimativas de parâmetros e valores genéticos preditos para ganho de peso na raça Brangus. *Ciência Rural* 37: 809-814.
- Guterres, L. F. W., P. R. N. Rorato, A. R. Boligon, T. Weber, J. S. Lopes, y P. L. S. de Souza. 2006. Inclusão da covariância genética direta-materna no modelo para estimar parâmetros e predizer valores genéticos para ganho de peso em bovinos da raça Angus. *Revista Brasileira de Zootecnia* 35: 2268-2274.
- Gutiérrez, J. P., I. Fernández, I. Álvarez, L. J. Royo, and F. Goyache. 2006. Sire×contemporary group interactions for birth weight and preweaning growth traits in the Asturiana de los Valles beef cattle breed. *Livestock Science* 99: 61-68.
- Gutiérrez, J. P., J. Canon, and F. Goyache. 1997. Estimation of direct and maternal genetic parameters for preweaning traits in the Asturiana de los Valles beef cattle breed through animal and sire models. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 114: 261-266.
- Hagger, C., 1998. Litter, permanent environmental, ram-flock, and genetic effects on early weight gain of lambs. *Journal of Animal Science* 76: 452-457.
- Hohenboken, W. D. 1985. Phenotypic, genetic and environmental correlations. *In: Chapman, A. B. (Editor). General and Quantitative Genetics. Elsevier Science Publ. Amsterdam, pp: 121-134.*
- Hohenboken, W. D., and J. S. Brinks. 1971. Relationships between direct and maternal effects on growth in Herefords: II Partitioning of covariance between relatives. *Journal of Animal Science* 32: 26-34.
- Iwaisaki, H., S. Tsuruta, I. Misztal, and J. K. Bertrand. 2005. Estimation of correlation between maternal permanent environmental effects of related dams in beef cattle. *Journal of Animal Science* 83: 537-542.
- Jara, A., H. Montaldo, and N. Barría. 1998. Direct and maternal genetic effects for birth, weaning and 14-month weights of Corriedale breed in

- Magallanes. *In: Proceedings of the 6th World Congress Genetics Applied to Livestock Production* 24: 181-184.
- Johnson, Z. B., D. W. Wright, C. J. Brown, J. K. Bertrand, and A. H. Brown Jr. 1992. Effect of including relationships in the estimation of genetic parameters of beef calves. *Journal of Animal Science* 70: 78-88.
- Johnson, Z. B., J. J. Chewing, and R. A. Nugent III. 2002. Maternal effects on traits measured during postweaning performance test of swine from four breeds. *Journal of Animal Science* 80: 1470-1477.
- Koch, R. M. 1972. The role of maternal effects in animal breeding: VI. Maternal effects in beef cattle. *Journal of Animal Science* 35: 1316-1323.
- Koch, R. M., and R. T. Clark. 1955. Genetic and environmental relationships among economic characters in beef cattle: III. Evaluating maternal environment. *Journal of Animal Science* 14: 979-996.
- Koch, R. M., L. V. Cundiff, K. E. Gregory, and G. E. Dickerson. 1973. Genetic and phenotypic relations associated with preweaning and postweaning growth of Hereford bulls and heifers. *Journal of Animal Science* 36: 235-239.
- Koerhuis, A. N. M., and R. Thompson. 1997. Models to estimate maternal effects for juvenile body weight in broiler chickens. *Genetics Selection Evolution* 29: 225-249.
- Konstantinov, K. V., and F. D. Brien. 2003. Influence of sire by year interactions on the direct-maternal genetic correlation for weaning weight of Western Australian Merino sheep. *Australian Journal of Agricultural Research* 54: 723-729.
- Koots, K. R., and J. P. Gibson. 1994. How precise are genetic correlation estimates?. *In: Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Guelph, Ontario, Canada. 19: 353-356.
- Koots, K. R., and J. P. Gibson. 1996. Realized sampling variances of estimates of genetic parameters and the difference between genetic and phenotypic correlation. *Genetics* 143: 1409-1416.
- Koots K. R., J. P. Gibson, C. Smith, and J. W. Wilton. 1994a. Analyses of published genetic parameter estimates for beef production traits. 1. Heritability. *Animal Breeding Abstracts* 62: 309-337.
- Koots, K. R., J. P. Gibson, and J. W. Wilton. 1994b. Analysis of published parameter estimates for beef production traits. 2. Phenotypic and genetic correlations. *Animal Breeding Abstracts* 62: 825-853.
- Kriese, L. A., J. K. Bertrand, and L. L. Benyshek. 1991. Genetic and environmental growth trait parameter estimates for Brahman and Brahman-derivative cattle. *Journal of Animal Science* 69: 2362-2370.

- Lee, C., and E. J. Pollak. 1997a. Influence of partitioning data by sex on genetic variance and covariance components for weaning weight in beef cattle. *Journal of Animal Science* 75: 61-67.
- Lee, C., and E. J. Pollak. 1997b. Relationship between sire $\times$ year interactions and direct-maternal genetic correlation for weaning weight of Simmental cattle. *Journal of Animal Science* 75: 68-75.
- Lee, C., and E. J. Pollak. 1997c. Influence of sire misidentification on sire $\times$ year interaction variance and direct-maternal genetic covariance for weaning weight in beef cattle. *Journal of Animal Science* 75: 2858-2863.
- Lee, C., C. P. Van Tassell, and E. J. Pollak. 1997. Estimation of genetic variance and covariance components for weaning weight in Simmental cattle. *Journal of Animal Science* 75: 325-330.
- Mackinnon, M. J., K. Meyer, and D. J. S. Hetzel. 1991. Genetic variation and covariation for growth, parasite resistance and heat tolerance in tropical cattle. *Livestock Production Science* 27: 105-122.
- Malhado, C. H., R. M. Filho, R. N. B. Lôbo, O. Facó, J. C. de Souza, y E. J. Jacinto. 2003. Efeito da inclusão da covariância entre os efeitos direto e materno sobre os efeitos genéticos direto e materno sobre os parâmetros genéticos de ganho de peso pré-desmama e pós-desmama. *In: Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia*, Santa Maria-RS. Sociedade Brasileira de Zootecnia 40(4): 36.
- Malhado, C. H. M., R. N. B. Lôbo, R. M. Filho, O. Facó, y D. M. M. R. Azevedo. 2004. Efeito da incorporação da covariância entre os efeitos direto e materno sobre a análise para a característica dias para ganhar 160 Kg. *Brazilian Journal of Veterinary Research and Animal Science* 41: 14-19.
- 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. *Journal of Animal Science* 73: 1264-1270.
- Maniatis, N., and G. E. Pollott. 2002. Nuclear, cytoplasmic, and environmental effects on growth, fat, and muscle traits in Suffolk lambs from a sire referencing scheme. *Journal of Animal Science* 80: 57-67.
- Martínez V., G. 2004. Predicción de valores genéticos en bovinos carne. Segunda parte. *México Ganadero* 503(Abril): 30-33.
- Menéndez B., A., J. M. Serradilla, M. Valera, y A. Molina. 2003. Estimación de parámetros genéticos del peso vivo en los primeros 75 días de edad en ovino Merino Español. *In: Proceedings X Jornadas sobre Producción Animal*. Zaragoza, España. 14-16 de mayo. pp: 519-521.
- Meyer, K. 1987. Estimates of variances due to sire $\times$ herd interactions and environmental covariances between paternal half-sibs for first lactation dairy production. *Livestock Production Science* 17: 95- 115.

- Meyer, K. 1992a. Bias and sampling covariances of estimates of variance components due to maternal effects. *Genetics Selection Evolution* 24: 487-509.
- Meyer, K. 1992b. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. *Livestock Production Science* 31: 179-204.
- Meyer, K. 1993. Covariance matrices for growth traits of Australian Polled Hereford cattle. *Animal Production* 57: 37-45.
- Meyer, K. 1994. Estimates of direct and maternal correlations among growth traits in Australian beef cattle. *Livestock Production Science* 38: 91-105.
- Meyer, K. 1997. Estimates of genetic parameters for weaning weight of beef cattle accounting for direct-maternal environmental covariances. *Livestock Production Science* 52: 187-199.
- Meyer, K., M. J. Garrick, and B. J. P. Donnelly. 1993. Genetic parameters for growth traits of Australian beef cattle from a multibreed selection experiment. *Journal of Animal Science* 71: 2614-2622.
- Meyer, K., M. J. Garrick, and B. J. P. Donnelly. 1994. Genetic parameters for milk production of Australian beef cows and weaning weight of their calves. *Journal of Animal Science* 72: 1155-1165.
- Miller, S. P., and J. W. Wilton. 1999. Genetic relationships among direct and maternal components of milk yield and maternal weaning gain in a multibreed beef herd. *Journal of Animal Science* 77: 1155-1161.
- Mohiuddin, G. 1993. Estimates of genetic and phenotypic parameters of some performance traits in beef cattle. *Animal Breeding Abstracts* 61: 495-522.
- Montaldo V., H. H., y B. P. Kinghorn. 2003. Efectos genéticos aditivos y no aditivos, directos y maternos para caracteres de crecimiento en una población multiracial de bovinos productores de carne. *Archivos de Medicina Veterinaria* 35: 243-248.
- Nelsen, T. C., R. E. Short, J. J. Urick, and W. L. Reynolds. 1986. Heritabilities and genetic correlations of growth and reproductive measurements in Hereford bulls. *Journal of Animal Science* 63: 409-417.
- Notter, D. R., B. Tier, and K. Meyer. 1992. Sire $\times$ herd interactions for weaning weight in beef cattle. *Journal of Animal Science* 70: 2359-2365.
- Núñez D., R. y F. A. Rodríguez A. 1995. Modelos que se usan actualmente en evaluaciones genéticas nacionales. *In: Memorias del curso intensivo "Introducción a la Metodología de los Modelos Mxtos. Aplicaciones al Mejoramiento Animal"*. Universidad Autónoma de Chihuahua. Chihuahua, México. 31 de julio-11 de agosto.
- Phocas, F. 2009. Genetic analysis of breeding traits in a Charolais cattle population segregating an inactive myostatin allele. <http://jas.fass.org/cgi/reprint/jas.2008-1426v1>. Consultada el 11 de mayo de 2009.

- Phocas F., K. Donoghue, and H. U. Graser. 2004. Comparison of alternative strategies for an international genetic evaluation of beef cattle breeds. *Interbull Bulletin* 32: 18-24.
- Plasse, D., O. Verde, J. Arango, L. Camaripano, H. fossi, R. Romero, C. Rodríguez M., and J. L. Rumbos. 2002. (Co)variance components, genetic parameters and annual trends for calf weights in a Brahman herd kept on floodable savanna. *Genetics and Molecular Research* 1: 282-297.
- Quintanilla R., L. Varona, M. R. Pujol, and J. Piedrafita. 1999. Maternal animal model with correlation between maternal environmental effects of related dams. *Journal of Animal Science* 77: 2904-2917.
- Quintero, J. C., J. G. Triana, J. H. Quijano, y E. Arboleda. 2007. Influencia de la inclusión del efecto materno en la estimación de parámetros genéticos del peso al destete en un hato de ganado de carne. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias* 20: 117-123.
- Rasali, D. P., G. H. Crow, J. N. B. Shrestha, A. D. Kennedy, and A. Brûlé-Babel. 2005. Multiple trait estimates of genetic parameters for juvenile growth and calving traits in Canadian Angus cattle. *Canadian Journal of Animal Science* 85: 309-316.
- Ríos U., A. 2008. Estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento predestete de bovinos para carne: Revisión. *Técnica Pecuaria en México* 46: 37-67.
- Ríos U., A., G. Martínez V., S. Tsuruta, J. K. Bertrand, V. E. Vega M., y M. Montaña B. 2007. Estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento de ganado Charolais mexicano. *Técnica Pecuaria en México* 45: 121-130.
- Robinson, D. L. 1996a. Estimation and interpretation of direct and maternal genetic parameters for the weights of Australian Angus cattle. *Livestock Production Science* 45: 1-11.
- Robinson, D. L. 1996b. Models which might explain negative correlations between direct and maternal genetic effects. *Livestock Production Science* 45: 111-122.
- Rosales A., J., M. A. Elzo, M. Montaña B., y V. E. Vega M. 2004. Parámetros y tendencias genéticas para características de crecimiento predestete en la población mexicana de Simmental. *Técnica Pecuaria en México* 42: 171-180.
- Roso, V. M., F. S. Schenkel, S. P. Miller, and J. W. Wilton. 2005. Additive, dominance, and epistatic loss effects on preweaning weight gain of crossbred beef cattle from different *Bos taurus* breeds. *Journal of Animal Science* 83: 1780-1787.

- Roughsedge, T., P. R. Amer, R. Thompson, and G. Simm. 2005. Genetic parameters for a maternal breeding goal in beef production. *Journal of Animal Science* 83: 2319-2329.
- Schaeffer, L. R., and J. W. Wilton. 1981. Estimation of variances and covariances for use in a multiple trait beef sire evaluation model. *Canadian Journal of Animal Science*. 61: 531-538.
- Shi M. J., D. Laloë, F. Ménissier, and G. Renand. 1993. Estimation of genetic parameters of preweaning performance in the French Limousin cattle breed. *Genetics Selection Evolution* 25: 177-189.
- Southwood, O. I., B. W. Kennedy, K. Meyer, and J. P. Gibson. 1989. Estimation of additive maternal and cytoplasmic genetic variances in animal models. *Journal of Dairy Science* 72: 3006-3012.
- Splan, R. K., L. V. Cundiff, M. E. Dikeman, and L. D. Van Vleck. 2002. Estimates of parameters between direct and maternal genetic effects for weaning weight and direct genetic effects for carcass traits in crossbred cattle. *Journal of Animal Science* 80: 3107-3111.
- Tess, M. W., K. E. Jeske, E. U. Dillard, and O. W. Robinson. 1984. Sire×environment interactions for growth traits of Hereford cattle. *Journal of Animal Science* 59: 1467-1476.
- Thompson, R. 1976. The estimation of maternal genetic variances. *Biometrics* 32: 903-917.
- Tosh, J. J., R. A. Kemp, and D. R. Ward. 1999. Estimates of direct and maternal genetic parameters for weight traits and backfat thickness in a multibreed population of beef cattle. *Canadian Journal of Animal Science* 79:433-439.
- Trus, D., and J. W. Wilton. 1988. Genetic parameters for maternal traits in beef cattle. *Canadian Journal of Animal Science*. 68: 119-128.
- Van Vleck, L. D., K. E. Gregory, and G. L. Bennett. 1996. Direct and maternal genetic covariances by age of dam for weaning weight. *Journal of Animal Science* 74: 1801-1805.
- Verde, O. 2002. De Bakewell al modelo animal en la selección de reproductores. *In: Memorias del XI Congreso Venezolano de Producción e Industria Animal*. Valera, Venezuela. 22 al 26 de Octubre, pp: 1-8.
- Waldron, D. F., C. A. Morris, R. L. Baker, and D. L. Johnson. 1993. Maternal effects for growth traits in beef cattle. *Livestock Production Science* 34: 57-69.
- Wasike, C. B., E. D. Ilatsia, J. M. K. Ojango, and A.K. Kahi. 2006. Genetic parameters for weaning weight of Kenyan Boran cattle accounting for direct-maternal genetic covariances. *South African Journal of Animal Science* 36: 275-281.

- Willham, R. L. 1963. The covariance between relatives for characters composed of components contributed by related individuals. *Biometrics* 19: 18-27.
- Willham, R. L. 1972. The role of maternal effects in animal breeding: III. Biometrical maternal effects in animals. *Journal of Animal Science* 35: 1288-1293.
- Wilson, A. J., D. W. Coltman, J. M. Pemberton, A. D. J. Overall, K. A. Byrne, and L. E. B. Kruuk. 2005. Maternal genetic effects set the potential for evolution in a free-living vertebrate population. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 405-414.
- Wright, D. W., Z. B. Johnson, C. J. Brown, and S. Wildeus. 1991. Variance and covariance estimates for weaning weight of Senepol cattle. *Journal of Animal Science* 69: 3945-3951.
- Wright, H. B., E. J. Pollak, and R. L. Quaas. 1987. Estimation of variance and covariance components to determine heritabilities and repeatability of weaning weight in American Simmental cattle. *Journal of Animal Science* 65: 975-981.
- Zollinger, W. A., and M. K. Nielsen. 1984. An evaluation of bias in estimated breeding values for weaning weight in Angus beef cattle field records. III. Estimates of bias due to nonrandom mating. *Journal of Animal Science* 58: 556-559.

3. CORRELACIÓN GENÉTICA ENTRE EFECTOS DIRECTO Y MATERNO DEL PESO AL DESTETE DE POBLACIONES BOVINAS MEXICANAS

3.1 Resumen

Cuantificar de manera precisa la influencia materna y la correlación genética entre los efectos directo y materno (r_{d-m}), es importante para la evaluación genética del peso al destete (PD) de bovinos para carne. El objetivo fue estimar la r_{d-m} del PD en bovinos Suizo Europeo (SE, $n=11424$), Tropicarne (T, $n=4704$) y Angus (A, $n=2985$), y comparar los estimadores con varios modelos animal univariados. Los efectos fijos en el modelo convencional fueron: grupo contemporáneo (hato-año-estación-sexo), covariables lineal y cuadrática de edad de la vaca, y lineales de heterosis en la cría y materna en T, y de grado de pureza en SE. Los efectos aleatorios fueron: genéticos directos y maternos, y de ambiente permanente de las vacas. A partir del modelo convencional se evaluaron cuatro modelos que incluyeron alternativamente los efectos aleatorios no correlacionados de la interacción semental×hato, semental×año, semental×hato-año o semental×grupo contemporáneo ($s \times gc$). Los análisis se realizaron con el programa MTDFREML. Los estimadores de la r_{d-m} con el modelo convencional variaron en magnitud y signo entre las tres poblaciones: -0.62 ± 0.30 , -0.40 ± 0.25 y 0.09 ± 0.29 , en SE, A y T, respectivamente. La inclusión de cualquiera de las interacciones, resultó en la remoción parcial de la varianza fenotípica, que osciló entre 3 y 11%. Con el modelo que incluyó $s \times gc$ se obtuvieron cambios positivos en la r_{d-m} de las tres razas (0.14 ± 1.16 , -0.26 ± 1.04 y 0.38 ± 0.38 en A, SE y T, respectivamente). La inclusión de las interacciones provocó cambios variables en la magnitud de los valores genéticos predichos y en la jerarquización de los sementales, en función de la raza y el modelo evaluado. No se observaron mejoras importantes en los estimadores de parámetros genéticos con la inclusión del efecto de semental×ambiente para las poblaciones estudiadas.

Palabras clave: efectos genéticos directos y maternos, modelo animal univariado, interacciones semental×ambiente, bovinos para carne.

GENETIC CORRELATION BETWEEN DIRECT AND MATERNAL EFFECTS FOR WEANING WEIGHT IN MEXICAN BEEF CATTLE POPULATIONS

3.2 Abstract

In genetic evaluations of beef cattle for weaning weight (WW), it is important to consider precisely the maternal influence and the genetic correlation between direct and maternal effects (r_{d-m}). The objective was to estimate r_{d-m} for WW in Braunvieh (B; $n = 11424$), Tropicarne (T; $n = 4704$) and Angus (A; $n = 2985$) Mexican populations, and to compare the estimates from various univariate animal models. The fixed effects in the conventional model were: contemporary group (herd-year-season-sex), and age of the cow (linear and quadratic), calf and maternal heterosis (linear) in T, and upgrading level in B (linear) as covariates. The random effects were: direct and maternal genetic and permanent environment of the cow. Four alternative models were compared, which included the same effects as the conventional model, and uncorrelated random interaction effects of: sire $\times$ herd, sire $\times$ year, sire $\times$ herd-year or sire $\times$ contemporary group (s $\times$ cg). Analyses were carried out with MTDFREML program. Estimated values of r_{d-m} from the conventional model varied in both magnitude and sign: -0.61 ± 0.30 , -0.40 ± 0.25 and 0.09 ± 0.29 for B, A and T, respectively. Including any sire $\times$ environment interaction in the model removed from 3 to 11% of the phenotypic variance. Positive changes were observed in r_{d-m} estimates for the three breeds with the model including s $\times$ cg (0.14 ± 1.16 , -0.26 ± 1.04 and 0.38 ± 0.38 in A, B and T, respectively). Including interactions in the model changed the magnitude of predicted breeding values and ranking of sires, depending on the breed and model evaluated. There were no significant improvements for genetic parameters of the populations studied when sire $\times$ environment effect was included.

Keywords: direct and maternal genetic effects, univariate animal model, sire $\times$ environment interactions, beef cattle.

3.3 Introducción

Un aporte importante de la investigación en mejoramiento genético de bovinos para carne ha sido mostrar que las características de crecimiento predestete están determinadas por efectos genéticos aditivos directos y maternos. Los componentes de (co)varianza estimados comúnmente para el peso al destete (PD) son las varianzas genéticas directa y materna, su covarianza, y la varianza de efectos ambientales permanentes de las vacas (Meyer, 1992; Waldron *et al.*, 1993; Robinson, 1996a). Cuando se tienen datos de campo en cantidad y calidad suficientes, las varianzas pueden estimarse con precisión; sin embargo, en ocasiones se tienen problemas para estimar las covarianzas, por lo que los estimadores publicados de covarianzas entre efectos genéticos directo y materno (σ_{d-m}), y consecuentemente las correlaciones entre estos efectos (r_{d-m}), muestran gran variabilidad.

Los primeros estimadores publicados de r_{d-m} para PD de bovinos para carne fueron negativos y altos (-0.55 a -0.79; Hohenboken y Brinks, 1971; Koch, 1972; Baker, 1980), con lo que se llegó a afirmar que existe una relación antagónica real entre los efectos directo y materno del PD, hipótesis también indicada en algunos estudios más recientes (-0.20 a -0.38; Meyer, 1994; Lee y Pollak, 1997a; Cabrera *et al.*, 2001). En otras investigaciones se han publicado estimadores de r_{d-m} cercanos a cero e incluso positivos (-0.10 a 0.97; Boldman *et al.*, 1991; Meyer, 1992; Dodenhoff *et al.*, 1999a;), argumentando que algunos de los valores publicados previamente pudieran estar sesgados por factores no considerados en la modelación del fenómeno. Por lo anterior, algunos autores recomiendan considerar la inclusión de la interacción semental×ambiente (hato, año o grupo contemporáneo) en los modelos de análisis (Notter *et al.*, 1992; Robinson, 1996a; Lee y Pollak, 1997b).

El uso de r_{d-m} sesgadas o incorrectas en la evaluación genética de animales puede tener implicaciones prácticas en el progreso genético para efectos directos y maternos, especialmente cuando las r_{d-m} estimadas son altas y negativas. Dada la falta de claridad en los mecanismos para estimar con

precisión la covarianza entre los efectos genéticos directo y materno, 13 de 20 asociaciones de criadores de bovinos para carne de los EE.UU. utilizan un valor de cero en las evaluaciones genéticas nacionales (BIF, 2002).

Los objetivos de este estudio fueron estimar las correlaciones entre los efectos genéticos directo y materno del PD de las poblaciones mexicanas Angus, Suizo Europeo y Tropicarne, y comparar sus estimaciones utilizando cuatro alternativas de modelación.

3.4 Materiales y Métodos

3.4.1 Características de la información

La información productiva y genealógica utilizada provino de las bases de datos de las Asociaciones Angus Mexicana, A. C., Mexicana de Criadores de Ganado Suizo de Registro, y Mexicana de Criadores de Ganado Tropicarne. En el Cuadro 3.1 se muestran las características de las bases de datos de cada raza.

Cuadro 3.1. Características de las bases de datos analizadas.

Concepto	Raza		
	Angus	Suizo Europeo	Tropicarne
Animales en el pedigrí	29,574	122,176	5,861
Crías con registro de PD ^z	2,985	11,424	4,704
Hembras	1,554	5,617	2,532
Machos	1,431	5,807	2,172
Sementales	265	582	153
Vacas	1,507	6,751	1,720
Hatos	20	98	2
Años	10	24	29
Grupos contemporáneos	270	1,064	243
Niveles de las interacciones ^y			
s×h	328	1,159	220
s×a	469	1,814	452
s×h-a	518	2,369	548
s×gc	959	3,953	1,414
Media ± Desv. Est. del PD	204.5±36.6	234.7±47.4	210.8±32.9

^zPD = peso al destete, ajustado a 205 días en Angus, y a 240 días en Suizo Europeo y Tropicarne.

^yInteracciones consideradas: s×h = semental×hato; s×a = semental×año; s×h-a = semental×hato-año; s×gc = semental×grupo contemporáneo.

3.4.2 Análisis estadísticos

La variable de respuesta analizada fue el PD, ajustado a 205 días en Angus, y a 240 días en Suizo Europeo y Tropicarne. Los análisis estadísticos para estimar (co)varianzas, y predecir los valores genéticos y sus exactitudes, se realizaron utilizando el programa de máxima verosimilitud restringida, sin el uso de derivadas y multivariado (MTDFREML, Boldman *et al.*, 1995). 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 conectados finales se determinaron utilizando el programa AMC (Roso y Schenkel, 2006). Para considerar grupos contemporáneos conectados, se consideraron al menos 10 conexiones genéticas directas totales debidas a sementales o vacas comunes.

Para analizar la información se utilizaron modelos animal univariados con cuatro alternativas de inclusión de efectos de interacción semental×ambiente. El modelo I (convencional) consideró como efectos fijos a los grupos contemporáneos, y a las covariables lineal y cuadrática de edad de la vaca; adicionalmente, en Tropicarne se consideraron como covariables lineales la heterosis en la cría y materna, y en Suizo Europeo el grado de pureza de la cría. Los efectos aleatorios incluidos fueron los genéticos directos, maternos y su covarianza, y los de ambiente permanente de las vacas. Los modelos II, III, IV y V consideraron los efectos incluidos en el modelo I, más los efectos aleatorios no correlacionados de las interacciones semental×hato ($s \times h$), semental×año ($s \times a$), semental×hato-año ($s \times h-a$) o semental×grupo contemporáneo ($s \times gc$), respectivamente. En Tropicarne no se utilizó el modelo II, debido a que la información provino únicamente de dos hatos.

Los modelos animal (en notación matricial) específicos planteados para la estimación de (co)varianzas, parámetros y valores genéticos, y sus exactitudes, fueron:

$$\begin{array}{ll} \text{Modelo (I)} & \text{----- } y = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zd} + \mathbf{Mm} + \mathbf{Wp} + e \\ \text{Modelo (II)} & \text{----- } y = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zd} + \mathbf{Mm} + \mathbf{Wp} + \mathbf{I}_{(s \times h)}(s \times h) + e \end{array}$$

$$\begin{aligned}
\text{Modelo (III)} \quad & \text{-----} \quad y = \mathbf{X}b + \mathbf{Z}d + \mathbf{M}m + \mathbf{W}p + \mathbf{I}_{(s \times a)}(s \times a) + e \\
\text{Modelo (IV)} \quad & \text{-----} \quad y = \mathbf{X}b + \mathbf{Z}d + \mathbf{M}m + \mathbf{W}p + \mathbf{I}_{(s \times h-a)}(s \times h - a) + e \\
\text{Modelo (V)} \quad & \text{-----} \quad y = \mathbf{X}b + \mathbf{Z}d + \mathbf{M}m + \mathbf{W}p + \mathbf{I}_{(s \times gc)}(s \times gc) + e
\end{aligned}$$

donde y es el vector de registros de comportamiento para peso al destete; b es el vector de efectos fijos; $\mathbf{X}$ es la matriz de incidencia que asocia b con y ; d es el vector de valores genéticos aditivos directos; $\mathbf{Z}$ es la matriz de incidencia que asocia d con y ; m es el vector de valores genéticos aditivos maternos; $\mathbf{M}$ es la matriz de incidencia que asocia m con y ; p es el vector de efectos de ambiente permanente de la vaca; $\mathbf{W}$ es la matriz de incidencia que asocia p con y ; y e es el vector de efectos residuales; $\mathbf{I}_{(s \times h)}$, $\mathbf{I}_{(s \times a)}$, $\mathbf{I}_{(s \times h-a)}$ e $\mathbf{I}_{(s \times gc)}$ son las matrices de incidencia que asocian las interacciones $s \times h$, $s \times a$, $s \times h-a$ y $s \times gc$ con y , respectivamente.

La estructura general de (co)varianzas y los valores esperados de los efectos incluidos en los modelos fueron:

$$\text{Var} \begin{pmatrix} d \\ m \\ p \\ I_i \\ e \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{A}\sigma_d^2 & \mathbf{A}\sigma_{d-m} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{A}\sigma_{d-m} & \mathbf{A}\sigma_m^2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{I}_c\sigma_p^2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{I}_{s_i}\sigma_{I_i}^2 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{I}_n\sigma_e^2 \end{pmatrix}, y$$

$$E[y] = \mathbf{X}b, E[d] = \mathbf{0}, E[m] = \mathbf{0}, E[p] = \mathbf{0}, E[I_i] = \mathbf{0}, E[e] = \mathbf{0},$$

donde σ_d^2 es la varianza de efectos genéticos directos; σ_m^2 es la varianza de efectos genéticos maternos; σ_{d-m} es la covarianza entre los efectos genéticos directo y materno; σ_p^2 es la varianza de los efectos de ambiente permanente de la vaca; $\sigma_{I_i}^2$ corresponde a la varianza de las interacciones $s \times h$, $s \times a$, $s \times h-a$ o

$s \times gc$ en el i -ésimo modelo ($i = \text{II, III, IV, V}$); y σ_e^2 es la varianza residual; $\mathbf{A}$ es la matriz de relaciones genéticas aditivas; $\mathbf{I}_c$ es una matriz identidad de orden igual al número de vacas que tienen crías con registro; $\mathbf{I}_{s_i}$ es una matriz identidad de orden igual al número de niveles de $s \times h$, $s \times a$, $s \times h-a$ o $s \times gc$ para los modelos II, III, IV y V, respectivamente; e $\mathbf{I}_n$ es una matriz identidad de orden igual al número de animales con registro.

3.4.3 Criterios de comparación de modelos

Después de efectuar las evaluaciones genéticas, para cada población se analizaron los resultados obtenidos considerando:

1. Los $\log$ de verosimilitud (L) de los modelos II al V vs el modelo I, mediante la prueba de proporción de verosimilitudes. Esta prueba se basa en las diferencias de los valores de la función de máxima verosimilitud $-2[\log L_i - \log L_i']$, cuya distribución es aproximadamente una χ^2 cuadrada, con grados de libertad igual a la diferencia entre el número de parámetros de los modelos que se están comparando.
2. Las proporciones de las varianzas totales explicadas por las interacciones (s^2) en los modelos II a V.
3. Las magnitudes de los estimadores de las correlaciones entre efectos genéticos directo y materno obtenidas con los diferentes modelos; así como las magnitudes de los estimadores de las heredabilidades directa (h^2_d), materna (h^2_m) y total ($h^2_t = \sigma_d^2 + 1.5\sigma_{d-m} + 0.5\sigma_m^2$; Willham, 1972).
4. Correlaciones de rango (Spearman) entre los valores genéticos directos y entre los maternos de los sementales, predichos con el modelo I y con los otros modelos (SAS, 2002).
5. Porcentaje de coincidencia de los valores genéticos directos y de los maternos predichos con el modelo I para el mejor 30% de los sementales, que están en el 30% superior de los valores genéticos predichos para los sementales con los modelos II al V.

3.5 Resultados y Discusión

3.5.1 Estimaciones de la r_{d-m} con el modelo convencional

La r_{d-m} estimada con el modelo convencional fue negativa en Angus (-0.46 ± 0.25) y Suizo Europeo (-0.62 ± 0.3), y prácticamente cero en Tropicarne (0.09 ± 0.29). En México se han reportado estimadores más negativos de r_{d-m} , para PD de bovinos Brangus (-0.81 ; Domínguez-Viveros *et al.*, 2009) y Charolais (-0.72 ; Ríos *et al.*, 2007); y similares a los obtenidos en este trabajo para Suizo Europeo y Angus, en bovinos Salers (-0.50 ; Domínguez-Viveros *et al.*, 2009), Brahman (-0.46 ; Estrada *et al.*, 2008) y Simmental (-0.39 ; Rosales *et al.*, 2004). No se han publicado valores positivos de r_{d-m} en poblaciones bovinas mexicanas. Los resultados anteriores reflejan la diversidad en los estimadores obtenidos con datos de campo.

Los valores de r_{d-m} obtenidos en poblaciones bovinas para carne de varios países, como Australia (Mackinnon *et al.*, 1991; Meyer, 1992; Meyer *et al.*, 1994), Brasil (Eler *et al.*, 1992; Cabrera *et al.*, 2001; Cardoso *et al.*, 2001), Canadá (Tosh *et al.*, 1999; Rasali *et al.*, 2005; Roso *et al.*, 2005), Estados Unidos de América (Boldman *et al.*, 1991; Dodenhoff *et al.*, 1999a,b; Lee *et al.*, 1997), y Francia (Phocas y Laloë, 2004; Phocas y Donoghue, 2004; Phocas, 2009), también reflejan gran variabilidad (-0.79 a 0.97) en los estimadores.

La diversidad en resultados es consecuencia de las distintas condiciones y estructura de los datos de cada estudio en particular, lo que refuerza la necesidad de estimar con precisión la r_{d-m} en las evaluaciones genéticas de las poblaciones específicas. La naturaleza de la variabilidad en los estimadores de las correlaciones genéticas entre los efectos directo y materno no es clara, por lo que diversos estudios han señalado la dificultad de estimar de manera confiable este efecto (Robinson, 1996b; Lee y Pollak, 1997b; Clément *et al.*, 2001). La estimación precisa de la influencia materna y la correlación entre los efectos genéticos directo y materno, es importante para la evaluación genética del PD. Según Ferraz *et al.* (2004), si la correlación fuera positiva o cero, la

selección basada en el PD normalmente no sería un problema; sin embargo, si la correlación es negativa y alta, provocaría disminución en el progreso genético, ya que parte de la ganancia obtenida por el aumento en el crecimiento del propio animal podría ser acompañada por una reducción en la habilidad materna de las vacas, y viceversa.

3.5.2 Variabilidad explicada por las interacciones y comparación de modelos

En el Cuadro 3.2 se muestran las proporciones de la varianza fenotípica explicadas por el efecto de las interacciones $s \times h$, $s \times a$, $s \times h-a$ y $s \times gc$, así como la comparación de los valores de verosimilitud del modelo I con los de los otros modelos. La inclusión de cualquiera de las interacciones mejoró ($p < 0.01$) la verosimilitud de los modelos (con la excepción de $s \times h-a$ en Tropicarne). Las proporciones de la varianza fenotípica explicadas por las interacciones oscilaron entre 0.03 y 0.11. Estos resultados indican la importancia de analizar la conveniencia de la inclusión de alguna de estas interacciones en los modelos para la evaluación genética del PD de estas razas. Al respecto, Henderson (1975) mostró que las predicciones de los valores genéticos pueden ser insesgadas al ignorar algunos de los efectos aleatorios en los modelos; sin embargo, hay un incremento en la varianza de predicción del error y consecuentemente se puede provocar una reducción en la respuesta a la selección.

Cuadro 3.2. Proporciones de la varianza fenotípica explicadas por las interacciones^z semental×ambiente y su significancia mediante la prueba de proporción de verosimilitudes (modelo I vs II, III, IV o V).

Modelo	Angus	Suizo Europeo	Tropicarne	Hipótesis
II	0.07±0.03 ^{***}	0.07±0.01 ^{***}	--	$\sigma^2_{s \times h} = 0$
III	0.08±0.02 ^{***}	0.09±0.01 ^{***}	0.03±0.01 ^{***}	$\sigma^2_{s \times a} = 0$
IV	0.09±0.02 ^{***}	0.11±0.01 ^{***}	0.09±0.06 ^{NS}	$\sigma^2_{s \times h-a} = 0$
V	0.11±0.03 ^{***}	0.10±0.01 ^{***}	0.05±0.01 ^{***}	$\sigma^2_{s \times gc} = 0$

^zInteracciones que incluyeron los modelos: semental×hato, semental×año, semental×hato-año y semental×grupo contemporáneo, para los modelos II, III, IV y V, respectivamente.

^{NS}No significativo; ^{***}Significativo a una $p \leq 0.01$.

La variabilidad $s \times h$ fue importante ($p < 0.01$) en el PD de Angus y Suizo Europeo, con una remoción de 7% de la varianza fenotípica en ambas poblaciones. Esto es mayor al 3.3% reportado por Notter *et al.* (1992) en Angus de Australia, y similar a lo estimado por Baschnagel *et al.* (1999) en Angus de Suiza. La interacción $s \times a$ tuvo efectos importantes ($p < 0.01$) en las tres poblaciones, y explicó entre el 3 y 9% de la varianza fenotípica; en otros estudios se ha estimado esta variación entre 3 y 6% (Robinson, 1996b; Lee y Pollak, 1997b). La interacción $s \times h \times a$ fue importante ($p < 0.01$) en Angus y Suizo Europeo, describiendo 9 y 11% de la varianza total, semejante al 9 y 10% publicados en Angus de Australia (Meyer, 1997), y de Estados Unidos (Dodenhoff *et al.*, 1999b). La variabilidad $s \times gc$ fue importante ($p < 0.01$) en las tres razas, explicando el 11, 10 y 5% de la varianza fenotípica en Angus, Suizo Europeo y Tropicarne, respectivamente. Gutiérrez *et al.* (2006) determinaron que $s \times gc$ explicó el 7% de la variabilidad total en el PD de bovinos Asturianos de los Valles de España, valor cercano a los estimados en este estudio.

3.5.3 Efecto de las interacciones en los parámetros genéticos

Los estimadores de h^2_d y h^2_m obtenidos con el modelo convencional fueron relativamente bajos, pero se encuentran dentro del rango publicado en bovinos para carne en la literatura (Koots *et al.*, 1994; Ríos, 2008). Para las tres razas estudiadas, la inclusión de cualquiera de las interacciones provocó una disminución de h^2_d , h^2_m y h^2_t (Cuadro 3.3), lo que sugiere una remoción de la variabilidad fenotípica asociada con los sementales, principalmente a expensas de la variabilidad genética aditiva. Esta situación también ha sido documentada en otros estudios, donde se han observado reducciones importantes en h^2_d y h^2_m para PD al incluir las interacciones $s \times h$ (Baschnagel *et al.*, 1999), $s \times h \times a$ (Dodenhoff *et al.*, 1999b), y $s \times gc$ (Gutiérrez *et al.*, 2006).

La mayor contribución de los efectos genéticos directos al PD en el modelo convencional ocurrió en Suizo Europeo ($h^2_d = 0.28$), y la menor en Tropicarne ($h^2_d = 0.10$). Con la inclusión de $s \times h$, $s \times a$ o $s \times h \times a$, los estimadores de h^2_d se redujeron aproximadamente a la mitad en Suizo Europeo y a $\frac{2}{3}$ en Tropicarne,

mientras que en Angus las h^2_d disminuyeron hasta prácticamente cero. La dificultad en la estimación de parámetros genéticos en Angus sugiere que la inclusión del efecto de estas interacciones no puede generalizarse para cualquier situación; en este caso, la relativamente pequeña base de datos de PD (Cuadro 3.1) para esta raza, posiblemente causó que la estimación de la covarianza entre los efectos genéticos directo y materno se diera fuera de los límites del parámetro.

Cuadro 3.3. Estimadores de los parámetros genéticos^z obtenidos con los diferentes modelos^y.

Raza y Modelo	h^2_d	h^2_m	r_{d-m}	h^2_t
<i>Angus</i>				
I	0.22±0.07	0.09±0.06	-0.40±0.25	0.17
II	0.01±0.12	0.05±0.06	1.00±NE ^x	0.07
III	0.00±0.07	0.06±0.06	1.00±NE ^x	0.05
IV	0.00±0.07	0.07±0.06	1.00±NE ^x	0.04
V	0.03±0.05	0.06±0.05	0.14±1.16	0.07
<i>Suizo Europeo</i>				
I	0.28±0.04	0.01±0.01	-0.62±0.30	0.24
II	0.13±0.04	0.00±0.01	1.00±NE ^x	0.15
III	0.13±0.04	0.00±0.01	1.00±NE ^x	0.16
IV	0.14±0.04	0.00±0.01	1.00±NE ^x	0.16
V	0.19±0.04	0.00±0.01	-0.26±1.04	0.18
<i>Tropicarne</i>				
I	0.10±0.04	0.06±0.03	0.09±0.29	0.14
III	0.06±0.03	0.05±0.03	0.50±0.45	0.13
IV	0.09±0.03	0.06±0.03	0.11±0.29	0.14
V	0.06±0.03	0.06±0.03	0.38±0.38	0.13

^z h^2_d = heredabilidad de los efectos genéticos directos; h^2_m = heredabilidad de los efectos genéticos maternos; h^2_t = heredabilidad total = $(\sigma^2_d + 1.5\sigma_{d-m} + 0.5\sigma^2_m) / \sigma^2_p$ (Willham, 1972); r_{d-m} = correlación entre los efectos genéticos directo y materno.

^yInteracciones que incluyeron los modelos: semental×hato, semental×año, semental×hato-año y semental×grupo contemporáneo, para los modelos II, III, IV y V, respectivamente.

^xNE = Error estándar no estimable.

Los estimadores de h^2_m obtenidos con el modelo I oscilaron entre 0.01 y 0.09, lo que evidenció una diferencia importante en la contribución relativa del efecto

genético materno a la variabilidad fenotípica del peso al destete en las tres razas. La inclusión de la interacción del semental con diferentes ambientes en los modelos no causó reducciones en h^2_m tan grandes como las ocurridas con h^2_d ; sin embargo, en la mayoría de los casos hubo disminución en la magnitud de los estimadores. El cambio más importante ocurrió con $s \times a$ y $s \times h-a$ en Suizo Europeo (0.14 a 0.08).

Los cambios en h^2_d y h^2_m al pasar del modelo I a los modelos que incluyeron las interacciones, se reflejaron en los estimadores de h^2_t . Para Angus, las reducciones en h^2_t estuvieron entre 0.10 y 0.13 unidades, dependiendo de la interacción considerada; para Suizo Europeo, entre 0.06 y 0.09; mientras que para Tropicarne, los estimadores fueron prácticamente los mismos.

Los estimadores de r_{d-m} variaron en función de los modelos y de las razas estudiadas. La incorporación de $s \times h$, $s \times a$ o $s \times h-a$ provocó la remoción de la varianza genética aditiva directa en Angus (cambio en h^2_d de 0.22 a 0.00) y de la aditiva materna en Suizo Europeo (cambio en h^2_m de 0.01 a 0.00), por lo que la r_{d-m} no fue estimable en los modelos II, III y IV; lo anterior evidenció problemas de estimabilidad de los componentes de (co)varianza, probablemente explicados por la cantidad de registros limitada con respecto al total de animales en el pedigrí y por el número de crías por vaca (menor a dos en ambas razas). Los cambios descritos previamente no ocurrieron en Tropicarne, lo que puede atribuirse al mejor balance en la estructura de sus datos (Cuadro 3.1).

Un estimador de la r_{d-m} similar al obtenido con la inclusión de $s \times h$, $s \times a$ y $s \times h-a$ en Angus y Suizo Europeo fue publicado por Fridrich *et al.* (2005) en bovinos Tabapuá ($r_{d-m} = 1.00 \pm 2.16$, 799 animales con registro de PD, y 28,946 en el archivo de pedigrí). Al respecto, los autores únicamente señalaron que el estimador fue irregular y de precisión baja, debido a la pequeña cantidad de información disponible para realizar el análisis. En otros estudios se han publicado estimadores de la r_{d-m} de magnitud -1.00 para PN y PD de bovinos

Hereford (Cantet *et al.*, 1988; Pang *et al.*, 1994). Al respecto, Cantet *et al.* (1988) mencionaron que los datos de bovinos para carne usualmente no proveen la cantidad suficiente de diferentes relaciones entre parientes que permita estimar los componentes de (co)varianza para los efectos genéticos directos y maternos, y por tanto la magnitud verdadera de algunos de estos parámetros no es clara. Schaeffer (1986) sugirió que es necesario disponer de una gran cantidad de observaciones y elegir adecuadamente los efectos aleatorios para obtener estimadores más confiables de los parámetros reales dentro de una población.

En Angus y Suizo Europeo, la inclusión de $s \times gc$ resultó en una r_{d-m} más positiva que con el modelo I (Cuadro 3.3). En Tropicarne, cualquiera de las interacciones semental $\times$ ambiente produjo un cambio en r_{d-m} hacia valores positivos más altos que el obtenido con el modelo convencional. Diversos autores han observado un cambio positivo en el estimador de r_{d-m} al incluir las interacciones $s \times h$ (de -0.50 a -0.16; Baschnagel *et al.*, 1999), $s \times a$ (de -0.29 a -0.14; Lee y Pollak, 1997b), $s \times h-a$ (de -0.42 a -0.22; Meyer, 1997) o $s \times gc$ (de -0.40 a -0.20; Gutiérrez *et al.*, 2006) en el modelo.

La interacción que mostró mejor adecuación a la estructura de los datos fue $s \times gc$; el efecto de esta interacción en el PD puede depender de prácticas de manejo preferencial, y en el análisis de datos de campo probablemente ocurre a causa del efecto de covarianzas ambientales entre los becerros contemporáneos y de la errónea identificación de animales (Gutiérrez *et al.*, 2006).

3.5.4 Efecto de las interacciones en los valores genéticos y la jerarquización de sementales

Los coeficientes de correlación de rango (r) estimados entre los valores genéticos directos y entre los maternos de los sementales, predichos con el modelo I y con los modelos II, III, IV y V, se presentan en el Cuadro 3.4; asimismo, se muestran los porcentajes de coincidencia (p) de los valores

genéticos directos y de los maternos predichos con el modelo I, que estuvieron incluidos en los valores genéticos predichos con los modelos II, III, IV y V del mejor 30% de los sementales.

La variabilidad observada en los estimadores de los coeficientes de correlación entre los valores genéticos estuvo asociada con un comportamiento similar en los porcentajes de coincidencia; en general, a valores de la correlación bajos o negativos, moderados y altos correspondieron porcentajes de coincidencia bajos, medios y altos, respectivamente.

Cuadro 3.4. Coeficientes de correlación de rango (r) para los sementales y porcentaje de coincidencia (p) del 30% superior de los sementales, entre los valores genéticos directos y entre los maternos, obtenidos con el modelo I y los modelos II, III, IV y V.

Modelos comparados ^z	Angus		Suizo Europeo		Tropicarne	
	r	p (%)	r	p (%)	r	p (%)
<i>Valores Genéticos Directos</i>						
I-II	0.67	72	0.93	85	--	--
I-III	0.61	68	0.93	85	0.95	85
I-IV	0.59	67	0.94	86	1.00	98
I-V	0.88	86	0.98	92	0.97	87
<i>Valores Genéticos Maternos</i>						
I-II	0.63	72	-0.60	9	--	--
I-III	0.70	74	-0.60	9	0.94	87
I-IV	0.71	75	-0.63	8	1.00	96
I-V	0.72	75	0.97	88	0.97	88

^zInteracciones que incluyeron los modelos: semental×hato, semental×año, semental×hato-año y semental×grupo contemporáneo, para los modelos II, III, IV y V, respectivamente.

En Angus, los r y p del modelo convencional (modelo I) con los otros modelos para valores genéticos directos (0.59 a 0.88 y 67 a 86%), sugieren cambios mayores en la jerarquización de sementales al incluir las interacciones de éstos con los ambientes definidos en los modelos II, III y IV, que al considerar el ambiente definido en el modelo V. Adicionalmente, los problemas de estimación de r_{d-m} en los modelos II al IV hacen poco conveniente su consideración. Para valores genéticos maternos, el comportamiento fue similar al de los directos (0.63 a 0.72 y 72 a 75% para r y p, respectivamente). Los valores más altos

para r y p ocurrieron entre el modelo I y el V, tanto para valores genéticos directos como para los maternos.

En Suizo Europeo, los r y p tanto para los valores genéticos directos como para los maternos del modelo convencional (modelo I) y el modelo que incluyó la interacción $s \times gc$ (modelo V), fueron altos (0.98 y 92%, y 0.97 y 88%, respectivamente), lo que indica sólo ligeros cambios en la jerarquización de sementales. Una situación similar ocurrió en las comparaciones de modelos I-II, I-III y I-IV para los valores genéticos directos (correlaciones de 0.93 a 0.94, y porcentajes de coincidencia de 85 a 86%). Sin embargo, las correlaciones entre los valores genéticos maternos fueron negativas comparando estos mismos pares de modelos (-0.63 a -0.60), y los porcentajes de coincidencia fueron muy bajos (8 a 9%) con respecto a los correspondientes entre los valores genéticos directos. Lo anterior implicó cambios más importantes en la jerarquización de los valores genéticos maternos de los sementales al incluir $s \times h$, $s \times a$ y $s \times h-a$ en el modelo; aunque estos cambios fueron de poca confiabilidad, pues existieron dificultades de estimación similares a las presentadas en Angus con los modelos II, III y IV.

En Tropicarne los r y p del modelo convencional (modelo I) con los otros modelos, tanto para los valores genéticos directos como los maternos fueron altos (0.94 a 1.00 y 85 a 98%). Estos resultados, en adición a la magnitud de los estimadores de parámetros genéticos, indican que prácticamente es similar realizar las evaluaciones genéticas utilizando modelos con o sin interacciones sementales $\times$ ambiente.

Finalmente, la diversidad en resultados obtenidos de acuerdo con las bases de datos utilizadas, sugiere que el efecto favorable de incluir la interacción de sementales con ambiente, depende de la situación particular a analizar, por lo que la recomendación de incluirla debe ser específica para la población a evaluar. Para las poblaciones estudiadas no se observaron mejoras importantes de acuerdo con los criterios de comparación de modelos, por lo que la ventaja

de la inclusión del efecto aleatorio de semental×ambiente no es clara; y se requiere de estudios posteriores que consideren mejores bases de datos tanto en cantidad como en calidad de información.

3.6 Conclusiones

La correlación genética entre efectos directo y materno estimada con el modelo convencional, fue negativa en Angus y Suizo Europeo, y ligeramente positiva en Tropicarne. La inclusión de la interacción semental×grupo contemporáneo causó cambios positivos en la correlación genética entre los efectos directo y materno en el peso al destete de las tres poblaciones analizadas. No se observaron ventajas importantes al incluir las interacciones semental×ambiente en los modelos, por lo que se recomienda su estudio futuro con bases de datos mejores en cantidad y calidad de información.

3.7 Literatura citada

- Baker, R. L. 1980. The role of maternal effects on the efficiency of selection in beef cattle - A review. *In: Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production* 40: 285-303.
- Baschnagel, M. B., J. Moll, and N. Künzi. 1999. Comparison of models to estimate maternal effects for weaning weight of Swiss Angus cattle fitting sire×herd interaction as an additional random effect. *Livestock Production Science* 60: 203-208.
- BIF, 2002. Uniform Guidelines for Beef Improvement Programs. Eight edition. Beef Improvement Federation, Animal and Dairy Science Department, The University of Georgia. Athens, GA, USA. 165 p.
- 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.
- Boldman, K. G., L. D. Van Vleck, K. E. Gregory, and L. V. Cundiff. 1991. Estimates of direct and maternal parameters for 200-d weight in purebred and composite lines of beef cattle. *Journal of Animal Science* 69(Suppl. 1): 203.
- Cabrera M., E., A. V. Garnero, R. B. Lôbo, y R. J. Gunski. 2001. Efecto de la incorporación de la covarianza genética directa-materna en el análisis de

crecimiento en la raza Nelore. *Livestock Research for Rural Development* 13(3): 1-6.

- Cantet, R. J. C., D. D. Kress, D. C. Anderson, D. E. Doornbos, P. J. Burfening, and R. L. Blackwell. 1988. Direct and maternal variances and covariances and maternal phenotypic effects on preweaning growth of beef cattle. *Journal of Animal Science* 66: 648-660.
- Cardoso, F. F., R. A. Cardelina, y L. T. Campos. 2001. Componentes de (co)variância e parâmetros genéticos para caracteres produtivos à desmama de bezerros Angus criados no estado Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Zootecnia* 30: 41-48.
- Clément, V., B. Bibé, É. Verrier, J-M. Elsen, E. Manfredi, J. Bouix, and É. Hanocq. 2001. Simulation analysis to test the influence of model adequacy and data structure on the estimation of genetic parameters for traits with direct and maternal effects. *Genetics Selection Evolution* 33: 369-395.
- Dodenhoff, J., L. D. Van Vleck, and K. E. Gregory. 1999a. Estimation of direct, maternal, and grandmaternal genetic effects for weaning weight in several breeds of beef cattle. *Journal of Animal Science* 77: 840-845.
- Dodenhoff, J., L. D. Van Vleck, and D. E. Wilson. 1999b. Comparison of models to estimate genetic effects for weaning weight of Angus cattle. *Journal of Animal Science* 77: 3176-3184.
- Domínguez-Viveros, J., F. A. Rodríguez-Almeida, J. A. Ortega-Gutiérrez, y A. Flores-Mariñelarena. 2009. Selección de modelos, parámetros genéticos y tendencias genéticas en las evaluaciones genéticas nacionales de bovinos Brangus y Salers. *Agrociencia* 43: 107-117.
- Eler, J. P., J. B. S. Ferraz, R. B. Lôbo, and L. A. Josakian. 1992. Genetic antagonism between growth and maternal ability in Nelore cattle. *Journal of Animal Science* 70(Suppl. 1): 138.
- Estrada, L. R., M. J. G. Magaña, y C. J. C. Segura. 2008. Parámetros genéticos para caracteres de crecimiento predestete del ganado Brahman en el sureste de México. *In: Memorias de la XLIV Reunión Nacional de Investigación Pecuaria*. Mérida, Yucatán. 3 al 8 de Noviembre de 2008. IINIFAP. p. 166.
- Ferraz, P. B. F., A. de A. Ramos, L. O. C. da Silva, J. C. de Souza, and M. M. de Alencar. 2004. Alternative animal models to estimate heritabilities and genetic correlations between direct and maternal effects of pre and post-weaning weights of Tabapuã cattle. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal* 12: 119-125.
- Fridrich, A. B., M. A. Silva, D. Fridrich, G. S. S. Corrêa, L. O. C. Silva, E. S. Sakaguti, I. C. Ferreira, y B. D. Valente. 2005. Interação genótipo×ambiente e estimativas de parâmetros genéticos de

- características ponderais de bovinos Tabapuã. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia* 57: 663-672.
- Gutiérrez, J. P., I. Fernández, I. Álvarez, L. J. Royo, and F. Goyache. 2006. Sire×contemporary group interactions for birth weight and preweaning growth traits in the Asturiana de los Valles beef cattle breed. *Livestock Science* 99: 61-68.
- Henderson, C. R. 1975. Comparison of alternative sire evaluation methods. *Journal of Animal Science* 41: 760-770.
- Hohenboken, W. D., and J. S. Brinks. 1971. Relationships between direct and maternal effects on growth in Herefords: III Covariance of paternal half-brother and sister performance. *Journal of Animal Science* 32: 35-42.
- Koch, R. M. 1972. The role of maternal effects in animal breeding: VI. Maternal effects in beef cattle. *Journal of Animal Science* 35: 1316-1323.
- Koots, K. R., J. P. Gibson, C. Smith, and J. W. Wilton. 1994. Analyses of published genetic parameter estimates for beef production traits. 1. Heritability. *Animal Breeding Abstracts* 62: 309-337.
- Lee, C., and E. J. Pollak. 1997a. Influence of partitioning data by sex on genetic variance and covariance components for weaning weight in beef cattle. *Journal of Animal Science* 75: 61-67.
- Lee, C., and E. J. Pollak. 1997b. Relationship between sire×year interactions and direct-maternal genetic correlation for weaning weight of Simmental cattle. *Journal of Animal Science* 75: 68-75.
- Lee, C., C. P. Van Tassell, and E. J. Pollak. 1997. Estimation of genetic variance and covariance components for weaning weight in Simmental cattle. *Journal of Animal Science* 75: 325-330.
- Mackinnon, M. J., K. Meyer, and D. J. S. Hetzel. 1991. Genetic variation and covariation for growth, parasite resistance and heat tolerance in tropical cattle. *Livestock Production Science* 27: 105-122.
- Meyer, K. 1992. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. *Livestock Production Science* 31: 179-203.
- Meyer, K. 1994. Estimates of direct and maternal correlations among growth traits in Australian beef cattle. *Livestock Production Science* 38: 91-105.
- Meyer, K. 1997. Estimates of genetic parameters for weaning weight of beef cattle accounting for direct-maternal environmental covariances. *Livestock Production Science* 52: 187-199.
- Meyer, K., M. J. Carrick, and B. J. P. Donnelly. 1994. Genetic parameters for milk production of Australian beef cows and weaning weight of their calves. *Journal of Animal Science* 72: 1155-1165.

- Notter, D. R., B. Tier, and K. Meyer. 1992. Sire×herd interactions for weaning weight in beef cattle. *Journal of Animal Science* 70: 2359-2365.
- Pang H., M. F. Liu, M. Makarechian, and R. T. Berg. 1994. Estimation of variance components due to direct and maternal effects for growth traits of young beef bulls in four breed groups. *In: Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Guelph, Ontario, Canada. 17: 229-232.
- Phocas, F. 2009. Genetic analysis of breeding traits in a Charolais cattle population segregating an inactive myostatin allele. <http://jas.fass.org/cgi/reprint/jas.2008-1426v1>. Consultada el 11 de mayo de 2009.
- Phocas, F., and K. Donoghue. 2004. Final report genetic evaluation of weaning weight in France and Australia. University of New England, Armidale, NSW, Australia.
- Phocas, F., and D. Laloë. 2004. Genetic parameters for birth and weaning traits in French specialized beef cattle breeds. *Livestock Production Science* 89: 121-128.
- Rasali, D. P., G. H. Crow, J. N. B. Shrestha, A. D. Kennedy, and A. Brûlé-Babel. 2005. Multiple trait estimates of genetic parameters for juvenile growth and calving traits in Canadian Angus cattle. *Canadian Journal of Animal Science* 85: 309-316.
- Ríos U., A. 2008. Estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento predestete de bovinos para carne. *Revisión. Técnica Pecuaria en México* 46: 37-67.
- Ríos U., A., G. Martínez V., S. Tsuruta, J. K. Bertrand, V. E. Vega M., y M. Montaña B. 2007. Estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento de ganado Charolais mexicano. *Técnica Pecuaria en México* 45: 121-130.
- Robinson, D. L. 1996a. Estimation and interpretation of direct and maternal genetic parameters for the weights of Australian Angus cattle. *Livestock Production Science* 45: 1-11.
- Robinson, D. L. 1996b. Models which might explain negative correlations between direct and maternal genetic effects. *Livestock Production Science* 45: 111-122.
- Rosales A., J., M. A. Elzo, M. Montaña B., y V. E. Vega M. 2004. Parámetros y tendencias genéticas para características de crecimiento predestete en la población mexicana de Simmental. *Técnica Pecuaria en México* 42: 171-180.
- Roso, V. M., and F. S. Schenkel. 2006. AMC- A computer program to assess the degree of connectedness among contemporary groups. *In: Proceedings of the 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Belo Horizonte, Brazil. 13-18 August. Poster 27-26.

- Roso, V. M., F. S. Schenkel, S. P. Miller, and J. W. Wilton. 2005. Additive, dominance, and epistatic loss effects on preweaning weight gain of crossbred beef cattle from different *Bos taurus* breeds. *Journal of Animal Science* 83: 1780-1787.
- SAS User's Guide: Statistics. 2002. Version 9.1.3 Edition. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- Schaeffer, L.R. 1986. Estimation of variances and covariances within the allowable parameter space. *Journal of Dairy Science* 69: 187–194.
- Tosh, J. J., R. A. Kemp, and D. R. Ward. 1999. Estimates of direct and maternal genetic parameters for weight traits and backfat thickness in a multibreed population of beef cattle. *Canadian Journal of Animal Science* 79: 433-439.
- Waldron, D. F., C. A. Morris, R. L. Baker, and D. L. Johnson. 1993. Maternal effects for growth traits in beef cattle. *Livestock Production Science* 34: 57-70.
- Willham, R. L. 1972. The role of maternal effects in animal breeding: III. Biometrical maternal effects in animals. *J. Anim. Sci.* 35(6):1288-1293.