

Capítulo XIII

Modelos estadísticos de evaluación genética

Omar Verde
Luis F. Yáñez Cuéllar

Las evidencias disponibles señalan que los animales han desempeñado desde hace más de 5000 años, un papel importante en las actividades de la humanidad, tanto para acompañamiento, como para trabajar la tierra o para la producción de leche y carne. Sin embargo, en el continente americano no existían caballos, bovinos, ovinos y suínos, que fueron traídos por los conquistadores hace unos 500 años. En relativamente corto tiempo se logró pasar de unas vías rudimentarias de escogencia de reproductores a la aplicación de metodologías científicas. Se señala al inglés Robert Bakewell (1725-1795) como el iniciador de un programa sistemático de utilización de machos con características que consideraba acordes para sus ideales (Rice *et al.*, 1967; Johansson & Rendel, 1968). La creación de asociaciones de productores, la incorporación de la inseminación artificial en los inicios del siglo XX y la superovulación condujeron a la difusión masiva de los recursos genéticos.

Por otro lado, los avances en los aspectos teóricos de la genética cuantitativa y poblacional, la estadística aplicada a la evaluación genética, la creación de microcomputadores, como en la capacidad y velocidad de los procesos y en el desarrollo de programas computarizados dirigidos a obtener estimados de valores genéticos, entre otros, han permitido dar un salto significativo en los procesos de evaluación genética. El mejoramiento genético tiene básicamente dos componentes: el análisis, que permite detectar los mejores genotipos y la síntesis, que consiste en realizar las mejores combinaciones de los materiales genéticos, selección y apareamiento, respectivamente.

A continuación, se presenta un resumen de las principales metodologías que se han utilizado para escoger reproductores, desde la apreciación visual hasta técnicas genético-estadísticas, las cuales permiten señalar un valor numérico asociado con el estimado de la capacidad genética de un animal para una o varias características de relevancia.

MÉTODOS PARA LA SELECCIÓN DE REPRODUCTORES

Se han descrito diversas metodologías para la escogencia de los progenitores de la próxima generación, con el propósito de incrementar la eficiencia biológica y económica.

Apreciación visual

Bakewell la aplicó en forma sistemática y logró uniformizar sus rebaños y mejorar los niveles productivos. En esta mejora intervino muy poco la genética y mucho las modificaciones en las condiciones ambientales. Aún es frecuente su utilización por algunos productores; pero las evidencias científicas señalan, en general, una poca relación entre tipo y producción, lo que descalifica la apreciación visual como método único de selección, salvo para detectar defectos anatómicos que impidan una actividad productiva normal.

Mediciones productivas directas

Tomar en consideración caracteres de importancia económica como la eficiencia reproductiva o productiva constituyó un avance importante, aunque no suficiente, en la escogencia de reproductores. Es complicado poder comparar apropiadamente individuos en condiciones diferentes (fincas, meses de nacimiento, sistemas de producción, edades, entre otras), pues se generan distorsiones en los procesos de selección.

Mediciones productivas aplicando factores de ajuste

Los ajustes constituyeron un avance en la precisión para realizar comparaciones entre animales. Como ejemplo, el ajuste lineal de peso a edad fija (205 y 548 días) es sencillo de realizar y permite producir listas de becerros ordenadas por valor relativo respecto del promedio de contemporáneos. Más complicado se presenta el ajuste de caracteres por otros factores como número de parto o por época de parto, para lo cual se desarrollaron tablas con factores de ajuste; sin embargo, muchas de estas tablas provenían de sistemas productivos totalmente diferentes a donde se deseaban aplicar, por lo que no se podían considerar confiables.

Metodología de los Cuadrados Mínimos y contribuciones de Walter Harvey

Harvey concibió y desarrolló la metodología de los Cuadrados Mínimos durante al menos tres décadas (Harvey, 1960; 1990), cuya contribución fue extraordinaria para la evaluación genética de reproductores, permitiendo que de una fase de poca utilización de la estadística, se pasara a otra de su incorporación amplia, generando estimados de valores genéticos, al ajustar por efectos ambientales las mediciones obtenidas en campo.

En una primera aproximación, puede verse como una vía para evaluar la influencia simultánea de una serie de efectos fijos (como por ejemplo año de parto, mes de parto y número de lactancia) sobre la producción de leche. En corto, el modelo estadístico sería: $y = Xb + e$ donde y es el vector de datos, b es un vector de soluciones para los niveles de los efectos incluidos en el modelo, X es la matriz de incidencia que

asocia los b 's desconocidos con el vector y de datos y e corresponde al vector de errores aleatorios, es decir, las desviaciones entre el valor medido y el valor estimado Xb , que corresponde a lo no explicado por el modelo estadístico establecido para el análisis. De los aportes de Harvey con esta metodología merece destacar lo siguiente:

- Un sistema de codificación para cada columna de X que permite obtener la desviación del nivel asociado de cada factor incluido en el modelo, respecto al promedio general ajustado (μ).
- Descripción detallada del proceso para la inclusión de interacciones en el modelo
- Posibilidad de ajustar por variables continuas e independientes, las covariables
- Obtención de errores estándar de los b 's a partir de la solución del sistema $(X'X)^{-1}(X'y)$.
- Posibilidad de particionar la matriz $X'X$ en submatrices y , así, poder codificar un efecto con un número elevado de niveles para generar una submatriz que pueda ser invertida con facilidad y producir soluciones apropiadas para las b 's de los otros efectos incluidos en el modelo. Esto corresponde al denominado "proceso de absorción" que, brevemente, consiste en:

La matriz $X'X$ es subdividida en:

$$\begin{vmatrix} X'_1 \cdot X_1 & X'_1 \cdot X_2 \\ X'_2 \cdot X_1 & X'_2 \cdot X_2 \end{vmatrix} \tag{1}$$

La matriz $X'y$ es subdividida en:

$$\begin{vmatrix} X'_1 \cdot y \\ X'_2 \cdot y \end{vmatrix} \tag{2}$$

El vector b es subdividido en:

$$\begin{vmatrix} b_1 \\ b_2 \end{vmatrix} \tag{3}$$

Por lo que:

$$\begin{vmatrix} b_1 \\ b_2 \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} X'_1 \cdot X_1 & X'_1 \cdot X_2 \\ X'_2 \cdot X_1 & X'_2 \cdot X_2 \end{vmatrix}^{-1} * \begin{vmatrix} X'_1 \cdot y \\ X'_2 \cdot y \end{vmatrix} \tag{4}$$

Se obtiene:

$$b_1 = [X'_1 \cdot X_1 - X'_1 \cdot X_2 (X'_2 \cdot X_2)^{-1} X'_2 \cdot X_1]^{-1} * [X'_1 \cdot y - X'_1 \cdot X_2 (X'_2 \cdot X_2)^{-1} X'_2 \cdot y]$$

Donde la matriz $(X'_2 \cdot X_2)$ es diagonal y, por tanto, fácil de invertir.

- Considera uno de los efectos del modelo como efecto aleatorio y permite obtener el componente de varianza asociado. Si este efecto es el padre del individuo que produce un valor de respuesta, se estima, a través de los medio-hermanos paternos, el índice de herencia y su error estándar.
- Análisis de varias variables respuestas en forma simultánea y proporcionar correlaciones genéticas entre los caracteres estudiados.
- La posibilidad de obtener estimadores o predictores máximo-verosímiles para el efecto absorbido y señaló el camino para la estimación de componentes de varianza mediante iteraciones sucesivas y obtención de estimados de valores genéticos para los individuos incluidos en el proceso de absorción, base de los métodos modernos de evaluación.
- Adicionalmente, desarrolló los programas para equipos grandes (main frames) y computadores personales, para automatizar todos los procesos antes señalados.

Los Modelos Mixtos y las contribuciones de Charles Roy Henderson

Después del avance por Cuadrados Mínimos, aún se presentaban dificultades en las estimaciones para un número grande de animales (vacas, toretes sin descendencia, becerros). Hasta ese momento se hacían las evaluaciones sólo con la información aportada por cada individuo. La inclusión de sus padres, hermanos y medio-hermanos se logró mediante el establecimiento de sistemas de ecuaciones que involucraban desviaciones de promedios y coeficientes de relaciones entre individuos, a través de la metodología de Modelos Mixtos (BLUP y Modelo Animal).

Si en las matrices [1] y [2] y el vector [1] se considera que la parte asociada con X_2 y b_2 está asociada a efectos aleatorios, frecuentemente se utiliza la nomenclatura Z y α , por lo que el modelo estadístico puede expandirse a $y = Xb + Za + e$, donde b es el vector de soluciones para los efectos fijos, a es el vector de efectos genéticos aditivos aleatorios, e el vector de residuales, X y Z son matrices de incidencia que asocian las incógnitas y al vector de datos. Las soluciones que se obtienen son mínimo-cuadráticas.

La contribución con relación a los modelos mixtos en la evaluación genética de reproductores debida a Charles Roy Henderson, cuyos avances más relevantes son:

- Generó el procedimiento para la obtención de estimadores máximo-verosímiles para el efecto padre.

$$\begin{vmatrix} X'X & X'Z \\ Z'X & Z'Z + \alpha \end{vmatrix} \begin{vmatrix} b \\ a \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} X'y \\ Z'y \end{vmatrix} \quad [5]$$

Siendo α el cociente de la varianza residual y la varianza genética aditiva, $\alpha = \sigma_e^2 / \sigma_a^2$

- Incorporó la matriz de parentesco entre los padres en evaluación para, así, obtener mayor precisión en los estimadores en atención a las relaciones entre ellos.

$$\begin{pmatrix} X'X & X'Z \\ Z'X & Z'Z + A^{-1} \cdot \alpha \end{pmatrix} * \begin{pmatrix} b \\ a \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} X'y \\ Z'y \end{pmatrix} \quad [6]$$

donde A^{-1} es la matriz inversa de las relaciones de parentesco asociadas con los padres.

- Estableció las reglas para la obtención rápida de la inversa de la matriz de parentesco.
- Incorporó al modelo los efectos genéticos indirectos (maternos) y ambientales permanentes

$$\begin{pmatrix} X'X & X'Z_d & X'Z_m & X'W \\ & Z'_d Z_d + A^{-1} \cdot \alpha_1 & Z'_d Z_m + A^{-1} \cdot \alpha_2 & Z'_d W \\ & & Z'_m Z_m + A^{-1} \cdot \alpha_3 & Z'_m W \\ & & & W'W + A^{-1} \cdot \alpha_4 \end{pmatrix} * \begin{pmatrix} b \\ a \\ m \\ \alpha p \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} X'y \\ Z'_d y \\ Z'_m y \\ W'y \end{pmatrix} \quad [7]$$

donde $\alpha_1 = \sigma_e^2 / \sigma_a^2$; $\alpha_2 = \sigma_e^2 / \sigma_{am}$; $\alpha_3 = \sigma_e^2 / \sigma_m^2$; $\alpha_4 = \sigma_e^2 / \sigma_{ap}^2$.

- Incorporó en las matrices de trabajo los animales sin información directa para la característica en estudio (como, por ejemplo, becerros recién nacidos en peso a 548 días, toros en el caso de producción de leche), de forma tal de poder obtener estimados de valores genéticos para ellos. Esto constituyó un paso trascendental para lo que fue denominado **MODELO ANIMAL**. Para este logro, se subdividió la matriz en dos grupos: animales con información y los que no la presentan, por lo que el sistema [6] puede ser representado por:

$$\begin{pmatrix} X'X & X'Z & 0 \\ Z'X & Z'Z + A^{11} \cdot \alpha & A^{12} \cdot \alpha \\ 0 & A^{21} \cdot \alpha & A^{22} \cdot \alpha \end{pmatrix} * \begin{pmatrix} b \\ a_{con} \\ a_{sin} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} X'y \\ Z'y \\ 0 \end{pmatrix} \quad [8]$$

donde A^{11} es la submatriz de la inversa de la matriz de parentesco asociada con los animales con información directa, A^{22} es la submatriz de la inversa de la matriz de parentesco asociada con los animales sin información directa, A^{12} es la submatriz de la inversa de la matriz de parentesco que relaciona animales con información y animales sin información directa, A^{21} es la traspuesta de A^{12} , b son las soluciones para los efectos fijos, a_{con} son las soluciones (valores genéticos) para los animales con información directa a_{sin} y son las soluciones (valores genéticos) para los animales sin información directa.

El Modelo Animal tiene grandes ventajas, entre las que se pueden mencionar:

- Ajusta para los efectos que se considera pueden influir en la variación del carácter en estudio (sexo del becerro, año y mes de nacimiento, edad de madre al parto, etc.).

- Además de evaluar toros, también evalúa vientres.
- De los reproductores potenciales del rebaño: toretes, novillas, mautes y becerros, también se tendrá una estimación de valor genético.
- Las relaciones de parentesco completas entre todos los animales son utilizadas para predecir con una cantidad de información mayor cada valor genético.
- No requiere apareamiento aleatorio entre toros y vacas, pues al incluir los vientres en el modelo, se ajusta por el mérito genético de cada uno de estos.
- Produce la estimación del valor genético directo (crecimiento) del padre y la madre, además puede predecir el valor genético materno (capacidad lechera) de los mismos.
- Acepta incluir efectos aleatorios no correlacionados en el modelo.
- La metodología permite evaluar simultáneamente más de un carácter, incluso utilizando diferentes modelos para cada uno de éstos, por lo que se tendrá estimados de valor genético para un carácter, ajustado por las correlaciones genéticas con los otros caracteres evaluados en forma simultánea.

Posteriormente, a los aportes de Harvey y Henderson, numerosos científicos han hecho posible continuar la senda trazada y se observan aportes significativos para refinar los procedimientos estadísticos de las evaluaciones genéticas resultantes.

Estimación de componentes de varianza

La obtención de estimadores y predictores máximo-verosímiles apropiados depende en gran medida de los valores que se tengan o estimen para los componentes de varianza y covarianza requeridos. Se han propuesto numerosos métodos para su obtención, ya que el número elevado de datos y parámetros, el desbalance de la distribución son elementos que impiden la obtención de resultados medianamente apropiados con los análisis de varianza convencionales.

Cunningham & Henderson (1968), Patterson & Thompson (1971), Searle (1974), Harville (1977) y Gianola & Fernando (1986) son algunas de las contribuciones importantes en la obtención de componentes de varianza vía máxima verosimilitud. Mientras que Smith & Graser (1986) y Graser et al. (1987) proponen una metodología donde no se requiere derivación ni obtención de esperanzas matemáticas.

Regresión Aleatoria

La Regresión Aleatoria se presenta como una alternativa novedosa para la predicción de valores genéticos, aspecto que ya había sido mencionado, hace más de 60 años, desde el punto de vista teórico por Henderson (1948).

El principio básico que se asume es que el efecto de una variable continua es aleatorio y puede ser evaluado a lo largo de la trayectoria. Esto permitiría realizar evaluaciones a diferentes edades en un mismo animal (mediciones repetidas en el tiempo) o evaluaciones de pesos a diferentes edades de becerros de un mismo padre o la producción de leche a lo largo de la curva de lactancia, obteniéndose estimados de parámetros genéticos en diferentes momentos de la curva de crecimiento o lactancia y

predicciones de valor genético con mayor exactitud. Es decir, desde el punto de vista teórico, esta metodología constituye un refinamiento o avance en las evaluaciones genéticas, por lo que es de esperar mayor progreso.

La Regresión Aleatoria permite proyectar la evolución de la trayectoria del crecimiento, aún cuando los datos de cada animal son registrados a edades diferentes. Toma en cuenta el tiempo entre las edades en las que se registraron los datos y proporciona un método para analizar el patrón de variación genética que pudiera revelar cambios potenciales en la trayectoria del crecimiento. Es decir, produce un valor genético estimado para cada una de las edades de interés, y por lo tanto, es posible obtener las curvas de crecimiento desde el punto de vista de sus parámetros genéticos.

Las capacidades de memoria virtual requeridas para realizar análisis por Regresión Aleatoria son elevadas. Los avances tecnológicos han hecho posible la difusión de programas de computación dirigidos a este fin, disponibles y de acceso libre. Aun cuando la correlación entre los valores genéticos obtenidos por Regresión Aleatoria y por Modelo Animal para el carácter peso corregido a 548 días o producción de leche total en la lactancia pueden ser elevadas, los resultados muestran, en algunos casos, diferencias considerables, tanto de magnitud como del signo.

Con esta metodología es posible detectar reproductores con valor genético elevado en toda la trayectoria (patrón estable), mientras que otros pueden presentar valores bajos al inicio y elevados al final (patrón dinámico), con una tendencia o pendiente más pronunciada. En crecimiento se prefieren estos últimos, ya que afectan lo menos posible el peso al nacer y generen progreso en las etapas finales del crecimiento; mientras que en producción de leche, un patrón estable favorecería la persistencia de la lactancia, más que valores elevados en el pico de producción. Entonces, la información obtenida facilitará la selección, que será más precisa tomando en cuenta la evolución de los valores genéticos a lo largo del tiempo y la forma de la curva del carácter en consideración.

Métodos bayesianos

Gianola & Fernando (1986) propusieron usar el enfoque bayesiano como método general de estimación, basado en el impulso generado por los métodos de las Cadenas de Markov Monte Carlo, con un algoritmo muy difundido como lo es el muestreo Gibbs. Bajo esta alternativa, se estima la distribución posterior de valores de cría mediante métodos muestrales y el valor resultante se usa para actualizar los parámetros de los efectos fijos y (co)varianzas. Luego, se obtienen valores de cría de la distribución recién actualizada, y se usa ese valor para actualizar efectos fijos y (co)varianzas, repitiéndose el proceso un gran número de veces, digamos m . Si ciertas condiciones se cumplen, estas iteraciones crean una cadena de Markov. Si se acumula un número razonablemente grande de muestras, de manera tal que las inferencias tengan un error de simulación pequeño, es posible estimar, por ejemplo, la media, mediana, varianza de cualquier valor de cría.

OTROS ASPECTOS DE INTERÉS

Caracteres umbrales

Se han presentado una gran cantidad de publicaciones relacionadas con la evaluación práctica de caracteres umbrales (también denominados caracteres 0 y 1 ó caracteres todo o nada y caracteres dicotómicos). Li (1957) publicó un texto donde planteó la posibilidad de codificar uno de los resultados de una variable binomial como 1 y el resultado contrario como 0 y realizar los análisis en la misma forma como se analizan las variables continuas, teniendo en consideración que una prueba de χ^2 y una prueba de t son idénticas e igualmente válidas cuando el tamaño de la muestra es grande. Por otra parte, Gabriel (1963) señala que en el caso de modelos complejos para el análisis de datos binomiales, las técnicas del Análisis de Variancia por cuadrados mínimos, donde las proporciones para cada clase son ponderadas por el número de observaciones, produce resultados muy cercanos a las pruebas de significación correctas, son más sencillas, permiten conclusiones más detalladas y confiables, son más ampliamente aplicables y son más robustas que las pruebas de χ^2 .

Harvey (1982) hace una evaluación detallada de las posibilidades de análisis de datos binomiales a través de la metodología de los Cuadrados Mínimos Ponderados. Indica que ponderar una clase por el número de observaciones equivale a desarrollar las ecuaciones mínimo cuadráticas usuales en los análisis para variables continuas, codificando cada observación como 0 ó 1 de acuerdo a su resultado (falla o éxito).

La metodología de los Cuadrados Mínimos Ponderados se basa en la minimización de las sumas de cuadrados de las desviaciones de los valores observados de Y con relación a los valores predichos basado en el modelo en consideración, presenta varias ventajas adicionales: la disponibilidad de programas estadísticos para la realización de análisis aplicando una variedad amplia de modelos fijos, aleatorios o mixtos; la posibilidad de obtener estimados de componentes de variancia para variables discretas; la posibilidad de disponer de estimados de componentes de covariancia entre caracteres discretos y continuos; la rapidez de ejecución del proceso, pero, sobre todo esto, la posibilidad de disponer de la constante y del promedio ajustado para cada nivel de variable incluida en el modelo estadístico. Esto permite detectar los niveles de cada efecto que son favorables en su respuesta para el carácter en estudio y cuales no lo son, así como determinar cuáles son los efectos que influyen en mayor magnitud a la explicación de la variable analizada. Por otro lado, los estimados de componentes de variancia y parámetros genéticos son de utilidad amplia en el desarrollo de programas de mejoramiento sostenido de la producción en un rebaño.

Esta reflexión puede extenderse a los modelos mixtos y sus evaluaciones por máxima verosimilitud. Boldman *et al.* (1995) plantean la observación de codificar la variable respuesta a estudiar con valores de 0 ó 100 para los resultados negativo o positivo, en vez de 0 y 1, para que el análisis se realice con menores problemas en el proceso de obtención de los estimados de componentes de varianza.

También se ha planteado la posibilidad de utilizar distribuciones diferentes a la normal para estas características dicotómicas. Verde (2000) plantea que el más importante de los modelos lineales generalizados para la variable binomial es el denomina-

do Modelo de Regresión Logística que está basado en la transformación logit de una proporción. La diferencia entre la regresión logística y la regresión lineal está en la esocogencia del modelo y en los supuestos. Así, por ejemplo, mientras en la regresión lineal se espera que la variable respuesta Y tome cualquier valor a medida que la variable independiente X tome valores entre $-\infty$ y $+\infty$, en la variable binomial los valores respuesta esperados deben estar entre 0 y 1, observándose que los cambios de respuesta son cada vez menores a medida que se acercan a los extremos. La curva de respuesta es parecida a una S y, aunque muchas funciones han sido propuestas para el análisis de la variable binomial, la distribución logística presenta algunas ventajas importantes desde el punto de vista matemático. La función es extremadamente flexible, fácil de usar y permite una interpretación biológica.

Caracteres limitados a un sexo

Con los refinamientos en la metodología de los Modelos Mixtos bajo un Modelo Animal para la evaluación genética de reproductores, se planteó la posibilidad de incluir en un solo análisis dos o más caracteres que se presentasen en un solo sexo, además de otros que si estén presentes en ambos sexos. Un ejemplo bien interesante viene dado por la edad al primer parto y la circunferencia escrotal en toretes, adicional al peso corregido a 548 días (presente en ambos sexos). En este estudio, se consideran como variables diferentes las presentes en un solo sexo, asignando valor faltante a los animales del sexo donde no se manifiesta la característica. Así se podrá obtener la correlación genética entre todas las características en estudio y estimados donde se toman en consideración estas relaciones.

Interacciones genotipo \times ambiente

Este aspecto, de gran interés en el campo de la evaluación genética de reproductores, también ha sido tomado en cuenta por los genetistas. Una posibilidad para realizar las estimaciones de valores genéticos, la proporciona Boldman *et al.* (1995), al sugerir considerar las mediciones en cada ambiente (por ejemplo, rebaños, razas de madre, incluso machos medidos en una raza de madre y hembras medidas en una raza de madre diferente) como caracteres diferentes. Es opinión de los autores del presente trabajo que una alternativa válida la proporciona la combinación de niveles del factor genético (padre, por ejemplo) con los niveles del factor ambiental (rebaño, por ejemplo) y generar niveles del efecto combinado para considerarlo como uno solo. Esto permite la estimación de valor genético de padres dentro de cada rebaño (también pudiera ser padre-año, o padre-grupo racial de madre).

La aplicación de esta última posibilidad permitió detectar diferencias importantes en los comportamientos de los niveles del efecto genético a lo largo de los niveles del efecto ambiental, sugiriendo la necesidad de realizar estudios que permitan ubicar mecanismos de estimación de valor genético más apropiadamente.

Efectos genéticos aditivos y no aditivos en modelo animal unirracial

Al igual que para el caso de efectos aditivos directos y maternos, Henderson también expuso la teoría acerca de cómo obtener los BLUP para efectos no aditivos y

diferentes estimadores de componentes de varianza no aditivos (Henderson, 1988). Se modelaron interacciones entre los diferentes tipos de efectos, por ejemplo, aditivo*aditivo, aditivo*dominancia, aditivo*aditivo*dominancia, etc. (Henderson 1984). En estos métodos se emplea la matriz de dominancia D, la cual se usa de manera análoga a la matriz A en las ecuaciones del modelo mixto para efectos no aditivos y puede ser calculada a partir de los elementos de la matriz A.

Henderson (1984) mostró modelos lineales para la evaluación genética de cruza-mientos entre líneas y razas, incluyendo o no efectos maternos, así como el procedi-miento para calcular la covarianza entre individuos pertenecientes al mismo cruce o entre individuos de diferentes cruces, señalando los modelos para interacciones aditi-vo*aditivo, aditivo*dominancia, etc.

Modelo animal multirracial

Una población multirracial se define como aquella en la cual se tienen animales puros y animales cruzados los cuales se aparean entre sí. De acuerdo con Elzo & Waker-man (1998), en estas poblaciones los efectos aditivos y no aditivos son una importante fuente de variación, lo que implica que el valor genético de un animal perteneciente a una población multirracial depende de estos dos tipos de efectos, por lo que, en evalua-ciones multirraciales, se predicen diferencias aditivas esperadas de progenie (DAEP) y diferencias no aditivas esperadas de progenie (DNEP) y, mediante la suma de estos dos valores, se obtienen diferencias multirraciales esperadas de progenie (DMEP).

Los elementos básicos de un modelo multirracial son similares a los de un mode-lo unirracial con efectos aditivos y no aditivos. La mayor complejidad de los modelos multirraciales se debe a que tienen que explicar efectos ambientales, genéticos aditivos y genéticos no aditivos en poblaciones formadas por grupos de animales de dos o más razas puras y por grupos cruzados de varias proporciones de combinaciones raciales

Elzo (2006) desarrolló una metodología lineal mixta para evaluar animales en poblaciones multirraciales. Esta metodología incluyó efectos directos y maternos, aditivos y no aditivos y heterogeneidad de varianzas y covarianzas a través de combi-naciones de grupos raciales. También desarrolló algoritmos de inversión rápida de las matrices empleadas en los procedimientos de evaluación multirracial.

Además, Elzo (1996) desarrolló procedimientos sin restricciones que garanti-zan que los estimadores de todas las varianzas genéticas y las varianzas ambientales cumplan la condición de ser mayores que cero, y las correlaciones estimadas se en-cuentren dentro del rango permitido (mayor que -1 y menor que 1). Estos procedi-mientos fueron denominados puntajes parciales (*Partial scoring*) y maximización de Cholesky (*Cholesky maximization*), los cuales buscan que las matrices de covarianza es-timadas sean definidas positivas.

Una alternativa menos complicada pero también menos precisa que merece mencionarse para el análisis de poblaciones multirraciales consiste en incluir en el modelo lineal los efectos fijos de porcentaje de genes de cada grupo racial presente en el individuo y el coeficiente de heterocigosis como covariables.

Genómica

Un interés creciente se observa en la utilización del análisis estadístico de la información molecular en la inferencia sobre valores genéticos y en mapeo de locus de características cuantitativas (*quantitative trait loci* o QTL). Esto ha permitido generar métodos que involucran varios marcadores y el mapeo genético, disponiéndose de recursos poderosos estadísticos y computacionales para el estudio y localización de QTL. Los métodos computacionales más utilizados son REML y métodos Bayesianos, los cuales toman en consideración la presencia de marcadores QTL en la genealogía.

Dos publicaciones que se consideran de importancia en este punto son las de Fernando & Grossman (1989) y Hoeschele *et al.* (1997). Se hace aplicación del BLUP en un modelo lineal mixto con efecto aditivo para alelos en un marcador MQTL y efecto aditivo en los restantes QTL. Se obtiene la estimación de efectos fijos, de los alelos MQTL y de los alelos QTL mediante las relaciones de parentesco y mediciones fenotípicas. El modelo permite trabajar con individuos sin información o con información parcial. Señalan la posibilidad de trabajar con marcadores múltiples.

RECURSOS COMPUTACIONALES

En la actualidad, existen numerosos programas disponibles para la estimación de componentes de varianza y predicción de valores genéticos de animales, algunos en forma gratuita; otros requieren la cancelación de una cuota. La gran mayoría están bien documentados. Entre ellos podemos mencionar: LSMLMW y MIXMDL PC-2 (Harvey); DFREML (Meyer); PEST y VCE (Groeneveld, Kovacs y Wang); JAA, MTC, etc. (Misztal); ASREML (Gilmore); WINBUGS; MTDFREML (Boldman, Kriese, Van Vleck Van Tassell y Kachman); SAS; R; ABTK (Golden, Snelling y Mallinckrodt); DMU (Jensen y Madsen); GFCAT (Konstantinov); SURVIVAL KIT (Ducrocq y Solkner); MATVEC (Wang, Fernando y Kachman); MTGSAM (Van Tassell y Van Vleck); WOMBAT (Meyer); por sólo mencionar algunos.

CONCLUSIÓN. UNA REFLEXIÓN

Incrementar la producción y la productividad en un rebaño bovino involucra un programa sostenido de mejoramiento ambiental y genético. Para hacer eficiente el programa de mejoramiento genético, debe llevarse un registro de las operaciones que se realizan en la finca. En la actualidad, el computador constituye una herramienta valiosa para llevar los controles productivos, pero se hace necesario realizar una evaluación exhaustiva de los datos para poder tomar decisiones sobre bases firmes.

Las metodologías para realizar la evaluación genética de los reproductores han ido mejorando con el tiempo, introduciendo refinamientos que permiten obtener estimaciones cada vez más precisas. Estas metodologías genético-estadísticas están a disposición de los técnicos y productores. Su utilización en forma rutinaria permitirá realizar los progresos que facilitarán hacer más eficiente el negocio ganadero.

Sin embargo, desarrollar un plan de mejoramiento genético no constituye un paso aislado dentro de una explotación. Se hace necesario desarrollar programas integrales de mejoramiento, que se inicien con una identificación precisa de los animales,

anotación de los eventos productivos que suceden, evaluación sanitaria del rebaño, examen ginecológico y andrológico, eliminación de animales improductivos, creación y división de potreros, introducción de pastos, desarrollo de planes reproductivos y sanitarios permanentes, programa de conservación de pastos, etc. Si estos subprogramas no funcionan de manera adecuada, cualquier subprograma genético que se ponga en marcha tendrá reducidas o nulas posibilidades de éxito.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Boldman KG, Kriese LA, Van Vleck L D, Van Tassell CP, Kachman SD. 1995. A manual for use of MTDFREML. A set of programs to obtain estimates of variances and covariances (Draft). United States Department of Agriculture. Agricultural Research Service. Clay Center. NE. 114 pp.

Cunningham EP, Henderson CR. 1968. An iterative procedure for estimating fixed effects and variance components in mixed model situations. *Biometrics* 24: 13.

Elzo MA. 1996. Unconstrained procedures for the estimation of positive definite covariance matrices using restricted maximum likelihood in multibreed populations. *J Anim Sci.* 74:317-328.

Elzo MA. 2006. Evaluación genética de animales en poblaciones multirraciales de bovinos utilizando modelos lineales. *Arch Latinoam Prod Anim.* 14. Supl 4:154-160.

Elzo MA, Wakeman DL. 1998. Covariance components and prediction for additive and nonadditive preweaning growth genetic effects in an Angus-Brahman multibreed herd. *J Anim Sci.* 76:1290-1302.

Fernando RL, Grossman M. 1989. Marker Assisted Selection Using Best Linear Unbiased Prediction. *Genet Sel Evol.* 21: 467-477.

Gabriel KR. 1963. Analysis of variance of proportions with unequal frequencies. *J Am Stat Assoc.* 58:1133.

Gianola D, Fernando RL. 1986. Bayesian methods in animal breeding theory. *J Anim Sci.* 63:217-244.

Graser HU, Smith SP, Tier B. 1987. A derivative-free approach for estimating variance components in animal models by restricted maximum likelihood. *J Anim Sci.* 64:1362 – 1370.

Harvey W. 1960. Least-squares Analysis of Data with Unequal Subclass Numbers. ARS 20-8, Agricultural Research Service, U.S. Dept. of Agriculture, Room 13, NAL Bldg., Beltsville, Maryland 20705.

Harvey W. 1982. Least-squares analysis of discrete data. *J Anim Sci.* 54(5):1062.

Harvey W. 1990. User's guide for LSMLMW and MIXMDL PC-2 version. Mixed Model Least-squares and Maximum Likelihood Computer Program. 91 pp.

Harville DA. 1977. Maximum likelihood approaches to variance component estimation and to related problems. *J Am Stat Assoc.* 72:320-340.

Henderson CR. 1948. Estimation of general, specific and maternal abilities. Ph.D. Thesis. Iowa State University.

Henderson CR. 1984. Applications of Linear Models in Animal Breeding. Univ. Guelph, Ontario, Canada. 462 pp.

Henderson CR. 1988. Theoretical basis and computational methods for a number of different animal models. Proceedings of the animal model workshop. *J Dairy Sci* 71 Supl 2:1-16.

- Hoeschele I, Uimari P, Grignola FE, Zhang Q, Gage K. 1997. Advances in statistical methods to map quantitative trait loci in outbred populations. *Genetics*. 147: 1445-1457.
- Johansson I, Rendel J. 1968. *Genetics and Animal Breeding*. W. H. Freeman and Company. 489 pp.
- Li JCR. 1957. *Introduction to statistical inference*. Edwards Brothers, Inc. Ann Arbor. MI.
- Patterson HD, Thompson R. 1971. Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika*. 58: 545-554.
- Rice VA, Andrews FN, Warnick EJ, Legates LE. 1967. *Breeding and Improvement of Farm Animals*. Sexta edición. Mc. Graw-Hill Book Company. 477 pp.
- Searle SR. 1974. *Prediction, Mixed Models and Variance Components*. En: Proschan, F y Serfling RJ, Eds. *Reliability and Biometry*. Philadelphia: Society for Industrial and Applied Mathematics.
- Smith SP, Graser HU. 1986. Estimating variance components in a class of mixed models by restricted maximum likelihood. *J Dairy Sci*. 69:1156 - 1165.
- Verde O. 2000. Comparación de métodos para análisis de datos binomiales en producción animal. *Zootecnia Tropical*. 18(1):3-28.