



Reseña

Algunos apuntes sobre la evaluación genética de animales puros y cruzados con énfasis en el Trópico

Some notes on the genetic evaluation of pure and crossed animals with emphasis on the Tropics

Alberto Menéndez-Buxadera *, Marco A. Suárez Tronco **

*Asesor independiente, Cuba.

**Universidad Agraria de la Habana y Centro de Investigaciones para el Mejoramiento Animal de la Ganadería Tropical (CIMAGT), La Habana, Cuba.

Correspondencia: marcosuareztronco@gmail.com

Recibido: Julio, 2024; Aceptado: Agosto, 2024; Publicado: Septiembre, 2024.

RESUMEN

Objetivo. Presentar algunas reflexiones y evidencias prácticas relacionadas con la estimación del Valor Genético (VG) en animales puros y cruzados con especial énfasis en su posible utilización en el programa de evaluación genética de Cuba. **Desarrollo:** La evaluación genética de los animales es una práctica corriente en cualquier programa de mejora para lo cual se aplican diferentes modelos estadísticos. En Cuba, generalmente se estima el Valor Genético (VG) mediante un modelo de efectos aditivos, el cual no se ajusta al tipo de animal cruzado entre *B. taurus* (TT) y *B. indicus* (ZZ), donde se manifiestan además efectos genéticos de dominancia y epistasis, de manera que los resultados actuales pueden ser sesgados. La revisión de las referencias disponibles indica que el VG estimado con este enfoque tiene poca capacidad de predicción en los diferentes cruces entre TT y ZZ, o en otras palabras existe interacción genotipo ambiente. En este documento se muestran las características básicas de cinco tipos de modelos estadísticos aplicados para estimar el VG para el vacuno lechero, indicándose sus propiedades y riesgos. **Conclusiones:** El uso de los modelos longitudinales mediante regresión aleatoria aun cuando son más engorrosos en términos estadísticos porque proporcionan una información adicional sobre la habilidad combinatoria general y específica de los sementales lo cual puede tener importantes beneficios en las condiciones de la ganadería de Cuba.

Palabras clave: Efectos genéticos aditivos, dominancia, modelos estadísticos, regresión aleatoria, valor genético (*Fuente: AIMS*)

ABSTRACT

Aim. Present some reflections and practical evidence related to the estimation of the Genetic Value (GV) in pure and crossed animals with special emphasis on its possible use in the genetic evaluation program of Cuba. **Development:** The genetic evaluation of animals is a common practice in any

Como citar (APA) Algunos apuntes sobre la evaluación genética de animales puros y cruzados con énfasis en el Trópico. (2024). *Revista De Producción Animal*, 36(2). <https://apm.reduc.edu.cu/index.php/rpa/article/view/e151>



©El (los) autor (es), Revista de Producción Animal 2020. Este artículo se distribuye bajo los términos de la licencia internacional Attribution-NonCommercial 4.0 (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>), asumida por las colecciones de revistas científicas de acceso abierto, según lo recomendado por la Declaración de Budapest, la que puede consultarse en: Budapest Open Access Initiative's definition of Open Access.

improvement program for which different statistical models are applied. In Cuba, the Genetic Value (GV) is generally estimated through an additive effects model, which does not adjust to the type of animal crossed between *B. taurus* (TT) and *B. indicus* (ZZ), where genetic effects are also manifested, of dominance and epistasis, so the current results may be biased. The review of available references indicates that the VG estimated with this approach has little predictive capacity in the different crosses between TT and ZZ, or in other words there is a genotype-environment interaction. This document shows the basic characteristics of five types of statistical models applied to estimate the GV for dairy cattle, indicating their properties and risks. **Conclusions:** The use of longitudinal models through random regression, even though they are more cumbersome in statistical terms, because they provide additional information on the general and specific combinatorial ability of the stallions, which can have important benefits in the livestock farming conditions of Cuba.

Keywords: Additive genetic effects, dominance, statistical models, random regression, genetic value (*Source: AIMS*)

INTRODUCCIÓN

El programa de mejora llevado a cabo en Cuba (Prada 1984) se basó en la introducción de genotipos especializados del tipo *B. taurus* (TT), básicamente la raza Holstein, la cual se utilizaría sobre las hembras Cebú nativas tipo *B. indicus* (ZZ) con el propósito de desarrollar un animal de mayor potencial lechero y adaptado a las condiciones ambientales del país. En tal sentido, existen bases de datos de resultados de estos cruces, cuyas expresiones fenotípicas reflejan efectos genéticos aditivos y no aditivos, por lo tanto, para su evaluación genética deben emplearse otros modelos estadísticos diferentes a los actuales (Hernández, 2019). El objetivo de este artículo es presentar algunas reflexiones y evidencias prácticas relacionadas con la estimación del Valor Genético (VG) en animales puros y cruzados con especial énfasis en su posible utilización en el programa de evaluación genética de Cuba.

DESARROLLO

Componentes genéticos en raza pura y cruzamiento

En la actualidad existe una interrogante sobre la correlación entre el VG de los animales puros y los cruces (r_{pc}). De acuerdo con Vitezica et al. (2016) los resultados de r_{pc} están lejos de la unidad, es decir son un indicador poco confiable del comportamiento de la población cruzada, debido entre otros factores, a la existencia de efectos genéticos no aditivos que pueden causar diferencias en los VG.

El genotipo (G_i) de un individuo representa un “*efecto genético agregado*”, producto de la acción e interacción de innumerables genes que actúan individualmente o en conjunto con otros genes o grupos de genes. Los componentes de G_i pueden definirse como:

EFFECTO ADITIVO: Es el efecto *de un gene* simple que actúa independientemente del resto del genotipo. Su manifestación debe evaluarse como Efecto Individual (g^i); Materno (g^m); abuela materna (g^{mg}) y Paterno (g^p).

EFEECTO DOMINANCIA: Es el efecto debido a la acción *de un par de genes* dentro de un locus. Similarmente, esto puede manifestarse a nivel de Individuo (d^i); Materno (d^m) y Paterno (d^p).

EFEECTO EPISTÁTICO: Es el efecto debido a la acción conjunta *de dos o más genes* en dos o más loci. Esta influencia puede manifestarse igualmente para el Individuo (gg^i); Materno (gg^m) y Paterno (gg^p). Generalmente estos efectos se simbolizan como I_{kk} .

Para ejemplificar estos efectos en términos prácticos, se confeccionó la Figura 1, donde se representan los resultados de producción de leche de varios genotipos entre el **ZZ** y el **TT** basada en una amplia recopilación bibliográfica presentada por Rege (1998).

Los valores extremos de la figura representan las dos razas puras (**TT** y **ZZ**) cuyos componentes genéticos promedios pueden representarse como:

$$G_{ZZ} = \underbrace{g_{ZZ}^i + g_{ZZ}^m + g_{ZZ}^{mg} + g_{ZZ}^p}_{\text{ADITIVIDAD}} + \underbrace{d_{ZZ}^i + d_{ZZ}^m + d_{ZZ}^p + I_{ZZ}}_{\text{NO ADITIVIDAD}} \quad (1)$$

$$G_{TT} = \underbrace{g_{TT}^i + g_{TT}^m + g_{TT}^{mg} + g_{TT}^p}_{\text{ADITIVIDAD}} + \underbrace{d_{TT}^i + d_{TT}^m + d_{TT}^p + I_{TT}}_{\text{NO ADITIVIDAD}} \quad (2)$$

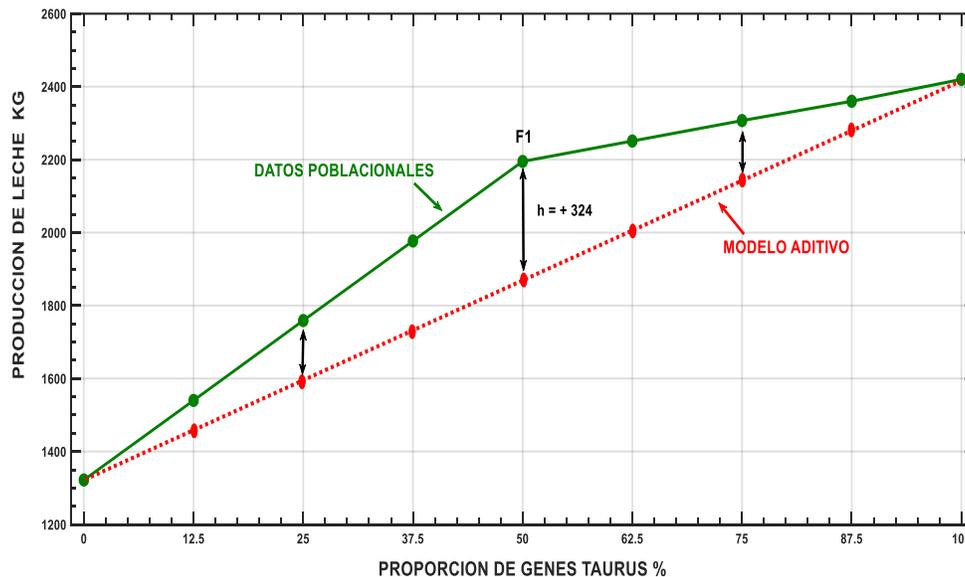


Figura 1. Producción de leche de animales cruzados *B. taurus* y *B. indicus*.

Si se considera que el efecto de los genes es fundamentalmente **ADITIVO**, el comportamiento de cada cruce entre **TT** y **ZZ** estaría situado sobre la línea de puntos de la Figura 1, donde es evidente que se incrementa una cantidad constante a medida que aumenta la proporción de genes **TT**. En tal condición un **MODELO ADITIVO** sería el más recomendable para describir estos diferentes cruces; sin embargo, en condiciones prácticas la base hereditaria no resulta tan simple y los

resultados de los diferentes genotipos entre **TT** y **ZZ** se desvían significativamente del modelo puramente aditivo. Así, por ejemplo, el valor esperado de la primera generación de cruzamiento debería ser $E(G_{TZ}) = 0.5 (G_{TT} + G_{ZZ})$, dado que este genotipo está conformado por un 50% de genes de ambos progenitores. Sin embargo, su comportamiento fue muy superior al esperado (línea continua en la Figura 1) debido a la existencia de otros efectos genéticos **NO ADITIVOS**.

Mientras que el proceso de selección en raza pura incrementa la homocigosis (ya sea por genes idénticos funcionalmente o por un origen común) el cruzamiento aumenta la heterocigosis manifestándose en la **F₁** su máxima expresión, dado que los alelos de cada locus provienen de razas distintas. El término heterosis (**h**) se ha introducido para denominar la superioridad del comportamiento de la **F₁** respecto a la media de sus antecesores, tal y como puede apreciarse en la propia figura para el genotipo **G_{TZ}**. En general **h** puede estimarse según:

$$h = G_{TZ} - \frac{(G_{TT} + G_{ZZ})}{2}$$

De lo expuesto se puede inferir que **h** es la manifestación conjunta de los efectos genéticos de **DOMINANCIA** y **EPISTASIS**, de manera que al comparar adecuadamente varios tipos de animales cruzados es posible estimar la importancia, magnitud y origen genético de las diferencias entre el comportamiento productivo de diferentes genotipos cruzados. En este enfoque se considera que $G_{TZ} = G_{ZT}$ lo cual debe recibir mayor atención debido a los efectos maternos de **ZZ** que pueden ser muy diferentes a los de **TT**, como, por ejemplo, la duración de la lactancia.

Durante el proceso de selección en raza pura se aumenta, no solo la frecuencia de genes con *efecto aditivo* (**gⁱ**) sino que también se incrementan las diferentes combinaciones *epistáticas* (ver modelos 1 y 2) entre genes no alélicos. Tales combinaciones génicas favorables de la **F₁** no se transmiten íntegramente de padres a hijos, sino que se reducen durante el proceso de segregación aleatoria de los genes presentes en los gametos de las progenies cruzadas. De esta forma, se pueden producir nuevas combinaciones de genes que no están presentes en la generación de los padres.

Para ejemplificar estos conceptos se confeccionó la Figura 2 donde solo se ha representado un par de alelos en dos loci diferentes, para los genotipos *B. taurus* (**T₁T₁**) y *B. indicus* (**Z₁Z₁**).

Resulta evidente que cualquiera sea la segregación aleatoria de los gametos de los genotipos parentales **T₁T₁** y **Z₁Z₁** estos solo producirán alelos **T₁T₂** y **Z₁Z₂**, de esta manera la **F₁** tendrá todos sus genes de dos razas diferentes, es decir, una heterocigosis **H** = 100% en cuyo caso la heterosis es máxima (**h**=100%). En la parte inferior de la figura se representó la posible segregación de gametos de individuos **F₁** en los que se producen nuevas combinaciones génicas no presentes en la generación de los padres que conforman las denominadas *pérdidas por recombinación génica* (**r**) y las más significativas se resaltan en la figura. El hecho de que se denomine '*pérdidas*' no implica necesariamente efectos económicos negativos.

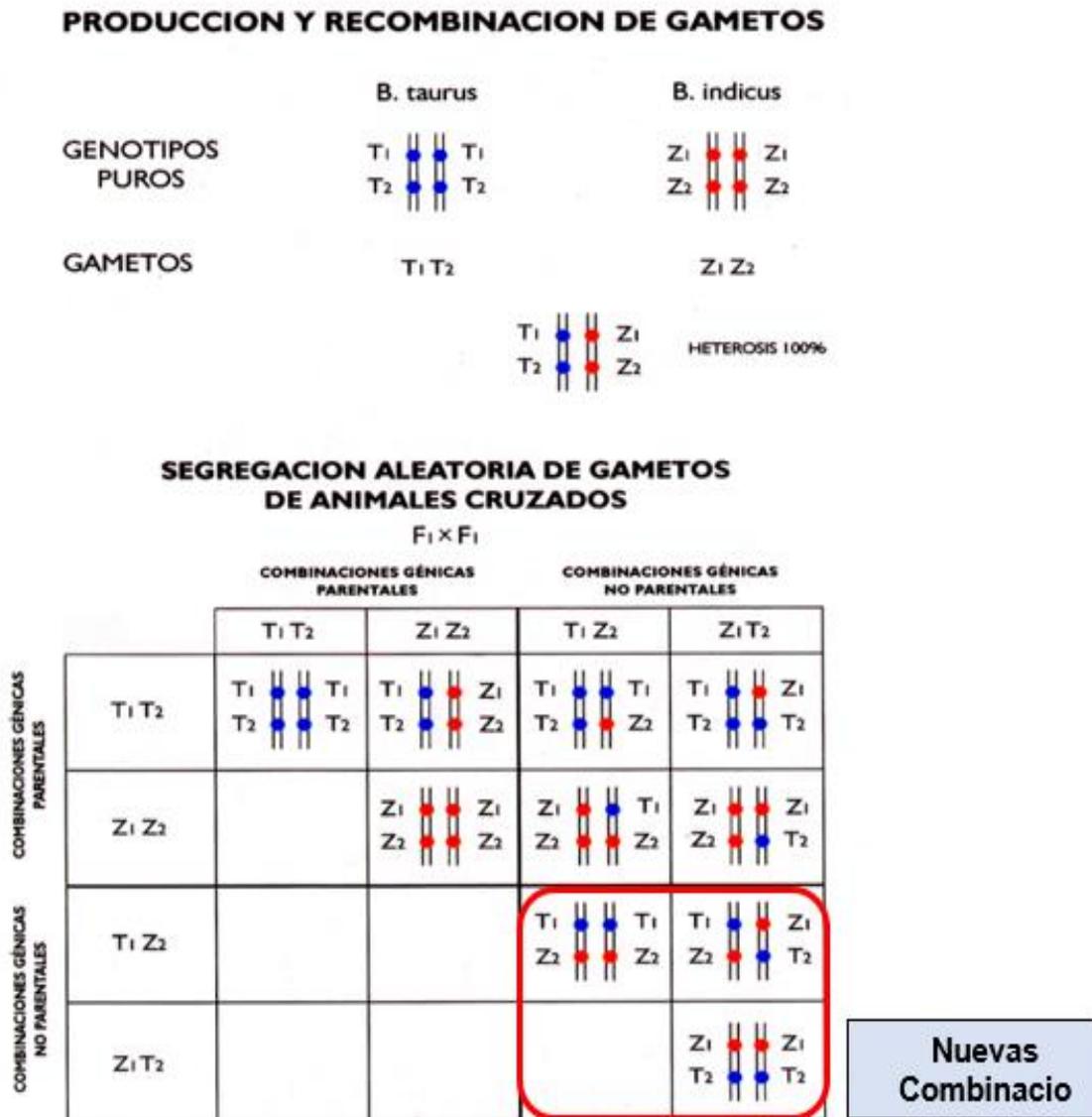


Figura 2. Producción y recombinación de gametos.

Los efectos de las pérdidas por recombinación génica representan el factor limitante en el desarrollo de nuevos genotipos lecheros en condiciones tropicales (Rutledge, 2001).

“Los esfuerzos de 100 años de trabajo para producir una vaca lechera adaptada al trópico, mediante el cruce entre razas especializadas y hembras Cebú, han fallado, no por falta de esfuerzos, tenacidad o por problemas metodológicos, sino debido a la recombinación entre sistemas genéticos que no son compatibles, que causan una pesada carga sobre las próximas generaciones producidas por estos animales cruzados”

En estas conclusiones existen varias interrogantes que no han sido totalmente examinadas, particularmente en los métodos de evaluación genética en animales puros y cruzados.

Estimación del valor genético en animales puros **tt** y cruzados con **ZZ**

Es válido asumir que los valores fenotípicos de cada individuo son el resultado (y *están controlados*) de la acción e interacción de un gran número de variables aleatorias que responden a una herencia de naturaleza poligénica con un infinito número de genes que se denominan *genes del menor efecto* interactúan entre sí y con el ambiente, expresándose en diferentes niveles fenotípicos. En este contexto es casi imposible evaluar los efectos de todos los loci ligados a un rasgo determinado, en cuyo caso el procedimiento recomendado es estimar el efecto aditivo acumulativo total mediante la estimación del **VG** del animal que produce el registro.

Se conoce que la selección en raza pura, generalmente no maximiza el comportamiento en animales cruzados (Wei y Van der Werf, 1994) y en los países tropicales esto puede tener mayores implicaciones ya que los resultados de **VG** en raza pura *per se* (estimado en el país exportador) tiene poca capacidad predictiva en cruzamiento **TTxZZ** del país importador. En otras palabras, implica la existencia de una doble Interacción Genotipo Ambiente, cuyas evidencias se han revisado por Menéndez-Buxadera y Mandonnet (2006).

La tabla 1 presenta los resultados de los efectos de **h** y de **r** en animales lecheros según varios artículos disponibles y el primer resultado en las condiciones de la ganadería lechera de Cuba.

Tabla 1. Estimados de heterosis y recombinación génica en producción de leche (kgs).

Fuente	Heterosis	Recombinación
Rege (1998); Rutledge (2001)	+258	-277
Otros datos literatura	+268	-240
Estimado propio de Cuba	+235	-214

En general las tendencias son coincidentes en señalar que lo que se gana por **h** se pierde por **r** y este fue el argumento empleado por Rutledge (2001) para explicar los pocos éxitos de los programas de cruzamiento del ganado lechero en el trópico que se mencionaron previamente. Sin embargo, es necesario identificar nuevos métodos que permitan atenuar tales efectos contrastantes. Los datos de los animales puros y cruzados representados en la Figura 1 no son directamente comparables en términos absolutos ya que son manifestaciones de efectos genéticos aditivos (**p**), de heterosis (**h**) y pérdidas por recombinación génica (**r**), cuyos coeficientes pueden y deben ser estimados aplicando la fórmula ya clásica para este tipo de estudio:

$$p = 0.5 (p_s + p_m) ; h = [p_s *(1 - p_m) + p_m *(1 - p_s)] \text{ y } r = [p_s *(1 - p_s) + p_m *(1 - p_m)]$$

Dónde: **p** es la proporción de genes de la raza **TT** en el padre (**s**) y madre (**m**) de cada animal. Estos coeficientes se presentan en la tabla 2, tanto para los cruces de la figura 1 como para los sistemas de creación de nuevas razas que se han aplicado en Cuba.

Tabla 2. Coeficientes genéticos promedios de los genotipos representados en el programa de cruzamiento de Cuba (expresados como desviación de TT).

GENOTIPO*			Coeficientes genéticos		
Padre	Madre	Hijo	Aditividad	Dominancia	Recombinación
ZZ	ZZ	ZZ	0	0	0
ZZ	TZ	RZ	,25	,5	,25
ZZ	TT	ZT	,5	1	0
TT	TZ	RT1	,75	,5	,25
TT	RT1	RT2	,875	,5	,1875
TT	RT2	RT3	,9375	,125	,1875
TT	TT	TT	1	0	0
Promedios cruces			0,616	0,339	0,125
TT	RZ	SS1	,625	,75	,1875
SS1	SS1	SS2	,625	,469	,469
SS2	SS2	SS3	,625	,469	,469
TT	TZ	MM1	,75	,5	,25
MM1	MM1	MM2	,75	,375	,375
MM2	MM2	MM3	,75	,375	,375
Promedios nuevo racial			0,687	0,489	0,354

* El procedimiento de cálculo está en el texto. Los símbolos significan ZZ= *B. indicus*; TT= *B. taurus*; RZ= Retrocruce a ZZ; RT= Retrocruce a TT, RT₁ y RT₂ significan cruces de absorción hacia TT. SS₁, SS₂ y SS₃ se refieren a las primeras tres generaciones del cruce nuevo racial denominado Siboney de Cuba, lo mismo para MM₁, MM₂ y MM₃ cuyo nombre es Mambí de Cuba.

En poblaciones de animales puros y cruzados se manifiesta una variación importante en sus valores fenotípicos que dependen, no solo del ambiente donde se explotan sino también porque mantienen cierto grado de parentesco y por tanto comparten genes en común en una proporción que depende de la composición genética de los mismos (tabla 2). Este efecto puede ser más evidente cuando se utiliza la matriz de parentesco en la estimación del **VG** ya que generalmente hay más información sobre antecesores de **TT** respecto a **ZZ**. Las causas de variación de esa población se pueden estimar en sus componentes genéticos de aditividad (σ_A^2); dominancia (σ_D^2) y epistasis (σ_I^2) así como ambiental (σ_E^2), de manera que la variación fenotípica total es $\sigma_P^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2 + \sigma_E^2$; a partir de los cuales se pueden confeccionar dos parámetros básicos:

- heredabilidad en sentido estrecho como $h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2 + \sigma_E^2}$ que explica la proporción de las diferencias entre valores fenotípicos que se debe a efectos genéticos aditivos.
- heredabilidad en sentido amplio $H^2 = \frac{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2}{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2 + \sigma_E^2}$ que se refiere a las diferencias entre valores fenotípicos debidas a efectos genéticos totales.

Estos parámetros h^2 y H^2 son aplicables solo a la población y período de tiempo en que se estimaron. Existen evidencias muy beneficiosas en diferentes escenarios de producción animal, que demuestran que la selección sostenida durante un periodo de tiempo según el **VG** de los animales sobre un mismo rasgo (o varios en base a un índice) incrementará la frecuencia de tales

genes con efecto aditivo en una magnitud que depende de la intensidad de selección, de la varianza genética existente y la precisión con que se estimó el **VG**.

Modelos estadísticos para datos de animales puros y cruzados

En términos generales existen dos enfoques para estudiar el comportamiento de diferentes tipos de animales puros y cruzados:

- *modelo animal univariado* (Van der Werf, 1990) en el cual se estima los **VG** incorporando la proporción de genes de diferentes razas como efecto fijo de grupo genético o como covariable.
- *modelo animal multirracial* (Arnold et al. 1992) que estima el **VG** para efectos aditivos y no aditivos.

Una representación de estos modelos es la siguiente:

- Modelo Multirracial Univariado Aditivo $\mathbf{Y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \begin{pmatrix} \mathbf{Q}_{fa} \\ \mathbf{b}_{fa} \end{pmatrix} + \boldsymbol{\mu}_a + \mathbf{e}_{ij}$
- Modelo Multirracial Univariado No Aditivo $\mathbf{Y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{b}_{fa} + \mathbf{b}_{fh} + \mathbf{b}_{fr} + \boldsymbol{\mu}_a + \mathbf{e}_{ij}$
- Modelo Multirracial Bivariado $\mathbf{Y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}\boldsymbol{\mu}_a + \mathbf{W}\boldsymbol{\mu}_d + \mathbf{e}_{ij}$

Dónde:

Y es un vector de observaciones correspondientes a cada animal de un genotipo dado.

β es un vector de efectos fijos común a todas las observaciones (grupo contemporáneo, edad, etc).

b_{fa}; **b_{fh}** y **b_{fr}** son coeficientes de regresión para proporción de aditividad (**fa**); heterosis (**fh**) y recombinación génica (**fr**) correspondientes al animal que produce el registro (Tabla 2).

μ_a y **μ_d** son vectores de efectos aleatorios genéticos aditivo (**μ_a**) y no aditivo (**μ_d**) debidos al animal que produce el registro.

e_{ij} es un vector aleatorio de efectos residuales común para todas las observaciones mientras que en el multirracial bivariado se refiere a cada tipo de animal (puro o cruzado).

X; **Q**; **Z** y **W** son matrices de incidencia para relacionar las observaciones con los efectos fijos, grupo genético y animal **μ_a** y **μ_d** con **Y** respectivamente.

En los modelos multirracial univariado lineal aditivo y no aditivo (**MMRU**) se asume que

$$\text{var}(\mathbf{y}) \approx \mathbf{N}[\mathbf{0}, \boldsymbol{\sigma}_y^2 = (\mathbf{G}_o \otimes \mathbf{A} + \boldsymbol{\sigma}_e^2)]$$

En este procedimiento solo se explota el efecto genético aditivo y aun cuando se ha aplicado un procedimiento estadístico de adecuadas propiedades, los estimados de **VG** también pueden ser sesgados. Con estos resultados se puede estimar la **h²** en ambos modelos donde se asume que (**h²** =

$\frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_e^2}$) son las mismas para los diferentes genotipos. Cuando se incorpora el efecto *grupo genético*

Q_{fa} es necesario tener una clara comprensión de su significado, el cual es el reflejo de la magnitud de las diferencias entre poblaciones sometidas a un largo proceso de selección. Por tanto, la

magnitud de estos se debe interpretar como diferencias genéticas totales (*efectos genéticos aditivos y no aditivos*) entre los individuos pertenecientes a cada grupo genético.

En el modelo animal no aditivo, el efecto \mathbf{Qf}_a puede ser reemplazado por \mathbf{b}_{fa} ; \mathbf{b}_{fb} y \mathbf{b}_{fr} donde \mathbf{b}_i representa la regresión de la variable dependiente estudiada sobre la composición racial del animal que produce el registro (ver tabla 2). La incorporación del efecto aleatorio del animal ya sea con efecto grupo o como covariable, se mejora la precisión pues se toman en cuenta las diferencias genéticas individuales. A pesar de lo expuesto, los estimados pueden estar sesgados ya que se asume a priori que las (co)varianzas genéticas y el \mathbf{VG} de los animales no varían a lo largo de la escala de la trayectoria de los coeficientes de cruzamiento mostrados en la tabla 2 e incluidos en el modelo como efectos fijos. La magnitud del sesgo dependerá del tipo de definición del grupo y se incrementará en proporción a la distancia genética entre ambas razas, o lo que es lo mismo, en la medida que exista mayor nivel de \mathbf{h} y de \mathbf{r} .

En el modelo multirracial el problema del componente genético no aditivo como efecto aleatorio ha sido el factor crítico para aplicar métodos generales para estimar el mérito genético de animales puros (μ_a) y cruzados (μ_c). Los trabajos de Rodríguez-Almeida et al. (1997); Newman et al. (2002) en ganado de carne y Zumbach et al. (2007) en porcino pueden ser una alternativa al modelo original de Arnold et al. (1992). Estos autores consideran los resultados de animales puros y cruzados como diferentes caracteres y aplican un modelo multirracial bivariado (**MMRB**), en el que se asume:

$$\text{var}(\mathbf{y}) \approx N[\mathbf{0}, \sigma_y^2 = (\mathbf{G}_o = \begin{bmatrix} \sigma_{ap}^2 & \sigma_{apc} \\ \sigma_{cpa} & \sigma_{ac}^2 \end{bmatrix} \otimes \mathbf{A}) + \begin{bmatrix} \sigma_{ep}^2 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \sigma_{ec}^2 \end{bmatrix}]$$

Los componentes de varianza genética \mathbf{G}_o serán calculados de la misma forma para los modelos clásicos no lineal y univariado aditivo, \mathbf{A} es el denominador de la matriz de parentesco. En el modelo bivariado, se obtienen los componentes de varianza para animales puros (σ_{ap}^2) y cruzados (σ_{ac}^2), y la covarianza entre los mismos ($\sigma_{apc} = \sigma_{cpa}$). En este modelo la \mathbf{h}^2 se debe considerar para cada tipo de animal: $\mathbf{h}_p^2 = \frac{\sigma_{ap}^2}{\sigma_{ap}^2 + \sigma_{ep}^2}$ para animales puros y $\mathbf{h}_c^2 = \frac{\sigma_{ac}^2}{\sigma_{ac}^2 + \sigma_{ec}^2}$ para los cruzados, nótese que las varianzas del error no son las mismas, por otro lado la correlación genética será $\mathbf{r}_{gpc} = \frac{\sigma_{apc}}{\sqrt{\sigma_{ap}^2 * \sigma_{ac}^2}}$. En este modelo **MMRB** se pueden obtener los \mathbf{VG} de todos los animales para efectos aditivos (μ_a) y no aditivos (μ_c) provenientes de los animales puros y cruzados, respectivamente y el mérito genético total se estima como $\mu_T = \mu_a + \mu_c$.

Si los valores estimados de \mathbf{h}^2 son iguales en ambos tipos de animales y la correlación genética (\mathbf{r}_{gpc}) es igual a 1 se puede inferir que no existen efectos de dominancia. Por el contrario, si \mathbf{r}_{gpc} es inferior a la unidad implica diferencias en la frecuencia génica entre ambos parentales, por tanto, las varianzas genéticas no son las mismas y el \mathbf{VG} de los animales cruzados no puede predecirse con precisión a partir de los resultados en raza pura. Algunas evidencias publicadas (tabla 3) indican que esto último es la regla y no la excepción.

Tabla 3. Algunas publicaciones sobre parámetros genéticos en modelo bivariado para el cruce de las razas A (puros) y B (cruces).

Carácter*	Razas**	h_A^2	h_B^2	r_{AB}	Autor
Leche Modelo RRM	1/2HG-5/8HG	0,35	0,17	0,33	Pereira Ribeiro <i>et al.</i> , 2017 (Brasil)
	1/2HG-3/4HG	0,35	0,15	0,41	
	5/8HG-3/4HG	0,17	0,15	0,88	
Leche Modelo MT	Holst-Cruces	0,12	0,29	0,63	Menéndez-Buxadera 2022 (Cuba)
Peso a 540 Modelo MT	Cha-5/8Cha	0,28	0,32	0,77	Menéndez-Buxadera <i>et al.</i> , 2022 (Cuba)

* RRM modelo de regresión aleatoria; MT modelo multicaracter. ** Holst=Holstein; Cha=Charolais y HG = Holstein x Gyr.

En este **MMRB** los animales del grupo ‘*cruzado*’ pueden incluir diferentes niveles de genes de las razas mejoradoras y las nativas, cuyos coeficientes genéticos no son los mismos. Asumirlo como un efecto fijo homogéneo puede constituir una fuente de sesgo. En tal sentido, los resultados publicados por Pereira Ribeiro *et al.* (2017); Pereira-Ribeiro *et al.* (2019) y Santos Daltron *et al.* (2020; 2021) con animales lecheros son coherentes en destacar que los efectos genéticos no son constantes a lo largo de las diferentes proporciones o son constantes a lo largo de las diferentes proporciones de genes Holstein y Gyr. Estas evidencias son indicativas de un nuevo tipo de interacción genética cuya importancia se había señalado previamente por Martínez *et al.* (2000) para la producción de leche en este mismo tipo de animal y por Menéndez-Buxadera y Ayrao (2013) en fertilidad de los sementales de IA con hembras cruzadas Holstein-Cebú en Cuba. Lo señalado en la tabla 3 implica que los mejores animales para un tipo de cruce pueden no ser los mejores para otro, lo cual constituye un complejo obstáculo para el programa de mejora que requiere llevar a cabo un proceso de selección minucioso.

El modelo descrito puede modificarse a un modelo multirracial multi carácter (**MMRM**) si se considera que el rasgo medido en cada nivel de cruzamiento corresponde a diferentes caracteres. En este caso se pueden obtener soluciones de los componentes de (co)varianza y los **VG** para cada nivel de cruzamiento incluido en el *grupo genético*. La representación es muy similar a la mostrada previamente:

$$\text{Modelo Multirracial Multi Carácter} \quad Y = X\beta + \underbrace{ZQ_{ga} + Z_{u_a}}_{\text{Componente aditivo fijo y aleatorio}} + \underbrace{WS_{gd} + WT_{u_d}}_{\text{Componente no aditivo fijo y aleatorio}} + e_{ij:ga}$$

En esta nueva variante lo que se ha hecho es que μ_a y μ_d dependen de un componente fijo y otro aleatorio, de esta manera los resultados se pueden aplicar para cada combinación de genes de las razas presentes en el animal que produce el registro:

$$\mu_{adi} = Q_{ga} + \mu_a \text{ para el VG aditivo.}$$

$$\mu_{dom} = S_{gd} + T_{u_d} \text{ para el VG no aditivo.}$$

En este caso \mathbf{Q} es una matriz de incidencia que relaciona el efecto del grupo racial con la composición racial del animal (\mathbf{ga}), mientras que $\boldsymbol{\mu}_a$ es el vector de los efectos genéticos aditivos. \mathbf{S}_{gd} es la matriz que vincula el vector de efectos fijos de dominancia (\mathbf{gd}) de los padres con el animal que produce el registro y \mathbf{T} es la matriz de incidencia relacionando el vector de los efectos aleatorios de dominancia $\boldsymbol{\mu}_d$ con el vector de las observaciones. Estos efectos de \mathbf{gd} se deben al cruce específico entre las razas del padre y la madre, mientras que los efectos aleatorios de $\boldsymbol{\mu}_d$ representan la desviación del registro del animal respecto al promedio del efecto fijo de \mathbf{gd} . De esta forma se toma en cuenta la contribución específica de las razas de ambos padres en la manifestación de \mathbf{gd} en las progenies. En este modelo el mérito genético total se estima de igual forma $\boldsymbol{\mu}_t = \boldsymbol{\mu}_{adi} + \boldsymbol{\mu}_{dom}$.

La estimación de estos efectos de \mathbf{gd} es una tarea muy difícil de llevar a cabo pues se requiere de una estructura de datos bien conectada y una representación lo más balanceada posible de las razas involucradas en el programa. Es por ello que Pollack y Quaas (2005) han planteado su reconocida conclusión de que, en las circunstancias actuales, los modelos que asumen los efectos \mathbf{gd} como fijos pueden ser los más recomendables. Esta es la tendencia actual más utilizada en animales de carne vacuna, porcina y aves.

En el modelo **MMRM** previamente indicado, \mathbf{W} es una matriz con uno en la diagonal correspondiente al animal cruzado, de manera que $\mathbf{W}\mathbf{S}_{gd}=\mathbf{S}_{gd}$ y $\mathbf{W}\mathbf{T}\boldsymbol{\mu}_d=\mathbf{T}\boldsymbol{\mu}_d$. Esta estrategia ha posibilitado estimar $\boldsymbol{\mu}_{adi}$, que contiene los efectos genéticos aditivos proveniente de los efectos de raza pura y de la proporción de la misma raza del antecesor cruzado y representa el mérito genético o la habilidad combinatoria general (\mathbf{gca}) del animal en cada nivel de las combinaciones de razas presentes, mientras que $\boldsymbol{\mu}_{dom}$ representa el mérito genético para habilidad combinatoria específica (\mathbf{sga}) de una raza con otra. De esta forma se obtienen resultados del efecto de las proporciones de genes de diferentes razas sobre el mérito genético aditivo del animal, cuyos resultados fueron presentados por Martínez *et al.* (2000); Pereira-Ribeiro *et al.* (2019) para los diferentes cruces entre Gir y Holstein.

Las características de las matrices \mathbf{Q}_{ga} y \mathbf{S}_{gd} permite aplicar modelos multirracial de regresión aleatoria (**MMRA**) sugerido por Strandén y Mantysaary (2013) los cuales se han aplicado en diferentes estudios de genética animal (Vanderick *et al.*, 2017; Pereira-Ribeiro *et al.*, 2017; Pereira-Ribeiro *et al.*, 2019). En este modelo **MMRA** se obtienen estimados de (co)varianza y valores genéticos a lo largo de la proporción de genes de cada raza incluso en aquellos animales de combinaciones raciales no presente en los datos analizados. La representación general de este modelo es:

Modelo Multi Racial Regresión Aleatoria

$$Y = X\beta + \sum_{r=0}^1 \Phi_{ra} \beta_1 Q_{ga} + \sum_{r=0}^1 \Phi_r \lambda_{ga} \mu_a + \sum_{r=0}^1 \Phi_{rd} \beta_2 S_{gd} +$$

Componente aditivo fijo y aleatorio

Componente no aditivo fijo y aleatorio

En este caso solamente se han sustituido las matrices \mathbf{Q}_{ga} y \mathbf{S}_{gd} por coeficientes de polinomio de Legendre Φ de orden $r=1$, el número de niveles para $\Phi_{ra} = \Phi_{rd}$ depende de la distribución de los datos de cada cruce y sus coeficientes aditivos y de dominancia (tabla 2). Los términos β_1 y β_2 son los coeficientes de regresión fija de la composición racial de aditividad (\mathbf{Q}_{ga}) y de dominancia (\mathbf{S}_{gd}) (ver tabla 2), sobre la variable dependiente. Por otro lado λ_{ga} y λ_{gd} representan las matrices de regresión aleatoria para efectos genéticos aditivos (μ_{adi}) y de dominancia (μ_{dom}), respectivamente que se expresan en términos de funciones genéticas (\mathbf{fg}_{adi} y \mathbf{fg}_{dom}) de cada animal para estos efectos cuyos elementos (*intercepto* y *pendiente*) dependen del orden de ajuste r . La varianza residual $e_{ij:ga}$ se considera heterogénea para cada grupo racial (\mathbf{ga}). La matriz de (co)varianza esperada \mathbf{G}_o de este modelo MMRA es:

$$\text{var}(\mathbf{y}) = \mathbf{G}_o = [\Phi_{ra}(\lambda_{ga} \otimes \mathbf{A})\Phi'_{ra} + \Phi_{rd}(\lambda_{gd} \otimes \mathbf{A})\Phi'_{rd}] + \sigma_{ej:ga}^2$$

Asumiendo que los grupos genéticos pertenecen a un cruzamiento de absorción entre \mathbf{ZZ} y \mathbf{TT} y datos con cinco niveles de cruce, la tabla 4 presenta los estimados de varianza para cada grupo con los cuales se pueden estimar la heredabilidad para los componentes aditivos y de dominancia.

Tabla 4. Procedimiento para estimar las varianzas aditivas y de dominancia en 5 grupos de cruzamiento, según un modelo de regresión aleatoria de orden $r=1$.

Cruce*	Polinomio		Varianza genética	
	Intercepto	pendiente	aditiva	dominancia
$G_1=0.00\mathbf{TT}$	$\Phi_{r1} = 0.70711 - 1.22474$		$\sigma_{a1}^2 = \Phi_{r1}(\lambda_{ga})\Phi'_{r1}$	$\sigma_{d1}^2 = \Phi_{r1}(\lambda_{gd})\Phi'_{r1}$
$G_2=0.25\mathbf{TT}$	$\Phi_{r2} = 0.70711 - 0.61237$		$\sigma_{a2}^2 = \Phi_{r2}(\lambda_{ga})\Phi'_{r2}$	$\sigma_{d2}^2 = \Phi_{r2}(\lambda_{gd})\Phi'_{r2}$
$G_3=0.50\mathbf{TT}$	$\Phi_{r3} = 0.70711 - 0.00000$		$\sigma_{a3}^2 = \Phi_{r3}(\lambda_{ga})\Phi'_{r3}$	$\sigma_{d3}^2 = \Phi_{r3}(\lambda_{gd})\Phi'_{r3}$
$G_4=0.75\mathbf{TT}$	$\Phi_{r4} = 0.70711 + 0.61237$		$\sigma_{a4}^2 = \Phi_{r4}(\lambda_{ga})\Phi'_{r4}$	$\sigma_{d4}^2 = \Phi_{r4}(\lambda_{gd})\Phi'_{r4}$
$G_5=1.00\mathbf{TT}$	$\Phi_{r5} = 0.70711 + 1.22474$		$\sigma_{a5}^2 = \Phi_{r5}(\lambda_{ga})\Phi'_{r5}$	$\sigma_{d5}^2 = \Phi_{r5}(\lambda_{gd})\Phi'_{r5}$

*El valor numérico se refiere al porciento de genes de \mathbf{TT} .

Como ejemplo de estimaciones de parámetros para animales para el grupo G_1 será:

$$h_{adi,1}^2 = \frac{\sigma_{a1}^2}{\sigma_{a1}^2 + \sigma_{d1}^2 + \sigma_{ega1}^2} \text{ y } h_{dom,1}^2 = \frac{\sigma_{d1}^2}{\sigma_{a1}^2 + \sigma_{d1}^2 + \sigma_{ega1}^2}$$

Para los otros grupos es similar, solo cambian las correspondientes varianzas. Este procedimiento permite estimar las correlaciones genético aditiva (\mathbf{r}_{ga}) y de dominancia (\mathbf{r}_{gd}) entre cualquiera de los grupos, por ejemplo, para los grupos G_1 y G_5 sería:

$$\mathbf{r}_{ga1,5} = \frac{\Phi_{r1}(\lambda_{ga})\Phi'_{r5}}{\sqrt{\Phi_{r1}(\lambda_{ga})\Phi'_{r1} * \Phi_{r5}(\lambda_{ga})\Phi'_{r5}}} \text{ y } \mathbf{r}_{gd1,5} = \frac{\Phi_{r1}(\lambda_{gd})\Phi'_{r5}}{\sqrt{\Phi_{r1}(\lambda_{gd})\Phi'_{r1} * \Phi_{r5}(\lambda_{gd})\Phi'_{r5}}}$$

Finalmente, los valores genéticos de efectos aditivos y de dominancia para cada i^{th} animal, por ejemplo, para el grupo G_1 se estimarán como:

$$\mu_{adi,1}^i = fg_{adi}^i * \Phi'_{r1} \text{ y } \mu_{dom,1}^i = fg_{dom}^i * \Phi'_{r1}$$

El procedimiento es el mismo para cada grupo, cambiando solamente los correspondientes coeficientes del polinomio. Finalmente, el Valor Genético Total (μ_T) para el G_1 será el siguiente $\mu_{T1} = \mu_{adi,1}^i + \mu_{dom,1}^i$ que corresponde a un animal ZZ , mientras que para un TT será $\mu_{T5} = \mu_{adi,5}^i + \mu_{dom,5}^i$. Tómese nota que con un solo modelo se pueden estimar los VG para todo tipo de animal puro y cruzado.

Generalizando los resultados

El enfoque presentado en este documento permite examinar un mismo problema 'la evaluación genética de animales puros y cruzados' desde diversos ángulos que difieren en los supuestos de punto de partida. A manera de un resumen muy general, la tabla 5 muestra algunas características de los modelos presentados, los cuales deben ser contrastados con la situación de los datos analizados.

Si los datos disponibles están en correspondencia con los grupos genéticos presentados en la tabla 4, se prefiere utilizar los modelos de Regresión Aleatoria, el cual sintetiza toda esa información en cinco estimaciones del mérito genético aditivo, y no aditivo de manera que la importancia relativa de cada componente requiere de reflexión adicional.

Tabla 5. Algunas premisas y posibles riesgos de los modelos presentados.

Modelo	Se asume	Riesgo
Multi racial Univariado	Las varianzas genéticas aditivas son iguales en los diferentes cruzamientos.	Resultados sesgados, hay evidencias que indican lo contrario.
Multi racial Bivariado*	Que los datos en puros (p) y cruces (c) como dos caracteres diferentes y correlación igual a la unidad.	Resultados pueden ser sesgados ya que las correlaciones puro-cruce son diferentes de la unidad.
Multi racial Multi variado*	Utiliza los resultados de cada raza como rasgos diferentes.	Resultados menos sesgados que el previo, no considera todos los niveles de cruces. Muy sensible a la estructura de los datos.
Multi racial Reg Aleatoria*	No se asume nada a priori.	El de menor riesgo, pero el más complejo de ejecutar e interpretar.

*Varios estimados del Valor Genético de cada animal, debe definirse cómo se deben ponderar.

No hay muchas evidencias disponibles de este procedimiento en condiciones tropicales, pero los resultados de Menéndez-Buxadera y Ayrao (2013) apuntan en el sentido muy positivo.

En particular hay que señalar que los sementales fueron evaluados con alto nivel de precisión con 2 340 y 3 752 inseminaciones promedios para los sementales Robustos y Plásticos respectivamente (Figura 3) lo cual permite utilizar la habilidad combinatoria general y específica de cada semental.

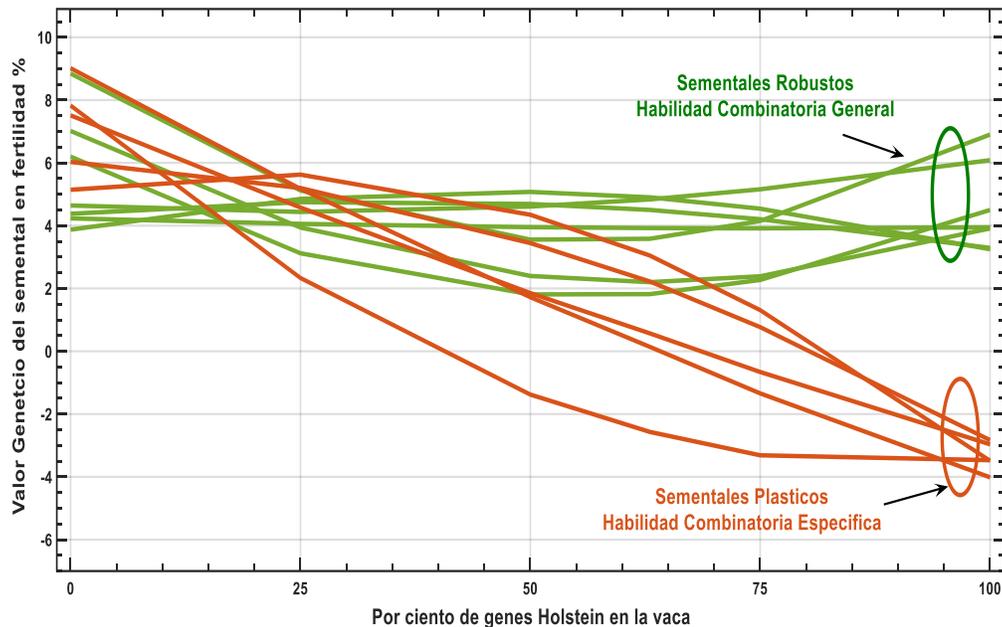


Figura 3. Evolución del Valor Genético de Sementales en función de la proporción racial de las vacas.

CONCLUSIONES

El uso de los modelos longitudinales mediante regresión aleatoria aun cuando son más engorrosos en términos estadísticos porque proporcionan una información adicional sobre la habilidad combinatoria general y específica de los sementales lo cual puede tener importantes beneficios en las condiciones de la ganadería de Cuba.

REFERENCIAS

- Arnold, J. W., Bertrand, J. K., & Benyshek, L. L. (1992). Animal model for genetic evaluation of multibreed data. *Journal of Animal Science*, 70(11), 3322-3332. DOI:[10.2527/1992.70113322x](https://doi.org/10.2527/1992.70113322x)
- Hernández, A. (2019). Selección multicarácter mediante índices de selección en bovinos lecheros. 2019. *Registro CENDA con el*, 1360-4. <https://revistaccuba.sld.cu/index.php/revacc/rt/printerFriendly/907/987>
- Martinez, M. L., Verneque, R. D. S., Teodoro, R. L., Campos, J. D. P., Cruz, M., & Paula, L. R. O. D. (2000). Relações entre as capacidades preditas de transmissão de touros Gir e a produção de leite de suas filhas puras e mestiças. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 29, 692-699. DOI: [10.1590/S1516-35982000000300008](https://doi.org/10.1590/S1516-35982000000300008)
- Buxadera, A. M., & Ayrado, Y. (2013). Genetic (co) variance for sire fertility estimated by additive, non-additive and longitudinal models in Holstein-Zebu cross-bred cows. *animal*, 7(5), 721-728. <https://doi.org/10.1017/s1751731112002182>

- Menéndez-Buxadera A. (2022). Estimación del Valor Genético del vacuno con especial énfasis en condiciones tropicales. VI-Congreso Internacional sobre Mejoramiento Animal, CIMAGT. Palacios de las Convenciones, La Habana, Cuba, 15-18 noviembre 2022, 10 pag. <https://www.cubaforevents.com/event/vi-congreso-internacional-sobre-mejoramiento-animal-2022/>
- Menéndez-Buxadera, A., & Mandonnet, N. (2006). The role and importance of genotype–environment interaction for animal breeding in the tropics. In *Animal Breeding Abstract* (Vol. 74, No. 10, pp. 1-14). <https://www.researchgate.net/publication/233865325>
- Menéndez-Buxadera, A., Rodríguez, M., Mitat, A., Suárez, M. A., & Ramos, F. (2022). Evaluación genética conjunta del peso a 18 meses de edad en las razas Charolais y Chacuba. *Revista investigaciones agropecuarias*, 4(2), 82-95. https://revistas.up.ac.pa/index.php/investigaciones_agropecuarias/article/view/2930
- Newman, S., Reverter, A., & Johnston, D. J. (2002). Purebred-crossbred performance and genetic evaluation of postweaning growth and carcass traits in Bos indicus× Bos taurus crosses in Australia. *Journal of Animal Science*, 80(7), 1801-1808. DOI:[10.2527/2002.8071801x](https://doi.org/10.2527/2002.8071801x)
- Ribeiro, V. M. P., Raidan, F. S. S., Barbosa, A. R., Silva, M. V. G. B., Cardoso, F. F., & Toral, F. L. B. (2019). Multiple trait and random regression models using linear splines for genetic evaluation of multiple breed populations. *Journal of dairy science*, 102(1), 464-475. [https://www.journalofdairyscience.org/article/S0022-0302\(18\)30993-7/pdf](https://www.journalofdairyscience.org/article/S0022-0302(18)30993-7/pdf)
- Ribeiro, V. M. P., Merlo, F. A., Gouveia, G. C., Winkelstroter, L. K., Abreu, L. R. A., Silva, M. V. G. B. D., & Toral, F. L. B. (2017). Genetic analysis of productive and reproductive traits in multiple-breed dairy cattle populations. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 52(11), 1109-1117. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2017001100017>
- Prada, N. (1984). Programa nacional de mejoramiento genético vacuno. *Rev ACPA*, 3, 20-26. <https://www.eumed.net/rev/caribe/2013/09/ganado-vacuno.pdf>
- Rege, J. E. O. (1998). Utilization of exotic germplasm for milk production in the tropics. <https://hdl.handle.net/10568/51304>
- Rodríguez-Almeida, F. A., Van Vleck, L. D., & Gregory, K. E. (1997). Estimation of direct and maternal breed effects for prediction of expected progeny differences for birth and weaning weights in three multibreed populations. *Journal of Animal Science*, 75(5), 1203-1212. DOI:[10.2527/1997.7551203x](https://doi.org/10.2527/1997.7551203x)
- Rutledge, J. J. (2001). Greek temples, tropical kine and recombination load. *Livestock Production Science*, 68(2-3), 171-179. <http://tiesmexico.cals.cornell.edu/courses/shortcourse4/minisite/pdf/Rutledge%20tropical%20kine.pdf>
- Santos Daltro, D., Silva, M. V. G. B. D., Telo da Gama, L., Machado, J. D., Kern, E. L., Campos, G. S., & Cobuci, J. A. (2020). Estimates of genetic and crossbreeding parameters for 305-

- day milk yield of Girolando cows. *Italian Journal of Animal Science*, 19(1), 86-94. <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/1133496>
- Santos Daltro, D., Negri, R., & Cobuci, J. A. (2021). Heterosis effects on 305-day milk yield in a Girolando dairy cattle population in different lactation orders. *Livestock Science*, 245, 104428. DOI:[10.1016/j.livsci.2021.104428](https://doi.org/10.1016/j.livsci.2021.104428)
- Strandén, I., & Mäntysaari, E. A. (2013). Use of random regression model as an alternative for multibreed relationship matrix. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 130(1), 4-9. DOI:[10.1111/jbg.12014](https://doi.org/10.1111/jbg.12014)
- Van der Werf, J. H. (1990). *Models to estimate genetic parameters in crossbred dairy cattle populations under selection*. Wageningen University and Research. <https://edepot.wur.nl/202222>
- Vanderick, S., Gillon, A., Glorieux, G., Mayeres, P., Mota, R. R., & Gengler, N. (2017). Usefulness of multi-breed models in genetic evaluation of direct and maternal calving ease in Holstein and Belgian Blue Walloon purebreds and crossbreds. *Livestock Science*, 198, 129-137. DOI:[10.1016/j.livsci.2017.02.019](https://doi.org/10.1016/j.livsci.2017.02.019)
- Vitezica, Z. G., Varona, L., Elsen, J. M., Misztal, I., Herring, W., & Legarra, A. (2016). Genomic BLUP including additive and dominant variation in purebreds and F1 crossbreds, with an application in pigs. *Genetics Selection Evolution*, 48, 1-8. <https://doi.org/10.1186/s12711-016-0185-1>
- Wei, M., & van der Werf, J. J. (1995). Genetic correlation and heritabilities for purebred and crossbred performance in poultry egg production traits. *Journal of animal science*, 73(8), 2220-2226. DOI:[10.2527/1995.7382220x](https://doi.org/10.2527/1995.7382220x)
- Zumbach, B., Misztal, I., Tsuruta, S., Holl, J., Herring, W., & Long, T. (2007). Genetic correlations between two strains of Durocs and crossbreds from differing production environments for slaughter traits. *Journal of animal science*, 85(4), 901-908. DOI:[10.2527/jas.2006-499](https://doi.org/10.2527/jas.2006-499)

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Concepción y diseño de la investigación: AMB; análisis e interpretación de los datos: AMB; Redacción del artículo: AMB, MST.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existen conflicto de intereses.