



ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS EN BOVINOS TROPICARNE CON MODELOS DE REGRESIÓN ALEATORIA UTILIZANDO B-SPLINES

[ESTIMATION OF GENETIC PARAMETERS IN TROPICARNE CATTLE
WITH RANDOM REGRESSION MODELS USING B-SPLINES]

Joel Domínguez-Viveros^{1*}, Felipe Alonso Rodríguez-Almeida²,
Rafael Núñez-Domínguez¹, Rodolfo Ramírez-Valverde²,
Juan Ángel Ortega-Gutiérrez¹ and Agustín Ruiz-Flores²

¹Facultad de Zootecnia y Ecología, Universidad Autónoma de Chihuahua. Periférico Francisco R. Almada km 1. Chihuahua, Chihuahua. CP 31453. Fax: 6144340345.

Email: joeldguezviveros@yahoo.com.mx – jodominguez@uach.mx

²Departamento de Zootecnia, Universidad Autónoma Chapingo. Carretera México – Texcoco km 38.5. Chapingo, Estado de México. CP 56230.

*Corresponding author

RESUMEN

Los objetivos fueron estimar componentes de varianza y heredabilidades directas (h^2) y maternas (m^2) en el crecimiento de bovinos Tropicarne con base en un modelo de regresión aleatoria utilizando B-Splines para modelar los efectos aleatorios. Se analizó la información de 12890 pesadas mensuales, del nacimiento a los 24 meses de edad, de 1787 animales; el pedigrí incluyó 2504 individuos. El modelo incluyó los efectos aleatorios genéticos y de ambiente permanente (del individuo y de la madre) de orden cubico, además de los residuales. Los efectos fijos incluyeron los grupos contemporáneos (año-época de pesada), sexo y la covariable de edad de la vaca (lineal y cuadrática). Los B-Splines se definieron en cuatro nudos a través del periodo de crecimiento analizado. Los análisis se realizaron con el software Wombat. Las varianzas (fenotípica y residual) presentaron un comportamiento similar; de 7 a 12 meses de edad presentaron una tendencia negativa; del nacimiento a 6 meses y de 13 a 18 meses presentaron tendencia positiva; a partir de 19 meses se mantuvieron constantes. Las m^2 fueron de baja magnitud y cercanas a cero, con un promedio de 0.06 en un intervalo de 0.04 y 0.11; las h^2 también fueron cercanas a cero, con un promedio de 0.10 en un intervalo de 0.03 a 0.23.

Palabras clave: bovinos carne; crecimiento; heredabilidad; evaluación genética; mejoramiento genético; selección.

SUMMARY

The objectives were to estimate variance components, and direct (h^2) and maternal (m^2) heritability in the growth of Tropicarne cattle based on a random regression model using B-Splines for random effects modeling. Information from 12 890 monthly weightings of 1787 calves, from birth to 24 months old, was analyzed. The pedigree included 2504 animals. The random effects model included genetic and permanent environmental (direct and maternal) of cubic order, and residuals. The fixed effects included contemporaneous groups (year – season of weighed), sex and the covariate age of the cow (linear and quadratic). The B-Splines were defined in four knots through the growth period analyzed. Analyses were performed with the software Wombat. The variances (phenotypic and residual) presented a similar behavior; of 7 to 12 months of age had a negative trend; from birth to 6 months and 13 to 18 months had positive trend; after 19 months were maintained constant. The m^2 were low and near to zero, with an average of 0.06 in an interval of 0.04 to 0.11; the h^2 also were close to zero, with an average of 0.10 in an interval of 0.03 to 0.23.

Keywords: beef cattle; growth; heritability; genetic evaluation; genetic improvement; selection.

INTRODUCCIÓN

Los modelos de regresión aleatoria (MRA) se han implementado en las evaluaciones genéticas de características que son evaluadas periódicamente a través de la vida del animal; como es el caso la producción de leche (Jensen, 2001), el crecimiento en bovinos para carne (Meyer, 2000) u otras características productivas en especies de interés zootécnico (Huisman *et al.*, 2002; Lewis y Brotherstone, 2002; Kranis *et al.*, 2007). Los MRA definen mejor los efectos aleatorios, ya que usan directamente los datos e información de cada animal, sin transformaciones o ajustes arbitrarios, sin supuestos sobre la forma de la curva de producción o la estructura de varianzas y covarianzas (Meyer, 1998; Schaeffer, 2004; Meyer, 2005a).

En los MRA se han utilizado los polinomios de Legendre (MRAPL) para modelar los efectos aleatorios (Kirkpatrick *et al.*, 1990; Schaeffer, 2004). Sin embargo, los MRAPL han presentado ciertas complicaciones (Bohmanova *et al.*, 2005; Misztal, 2006), tales como: a) sesgo o estimaciones erróneas en los puntos con poca información o en los extremos del período analizado; b) complicaciones en modelos con efectos maternos, al incluir las correlaciones genéticas entre efectos directos y maternos; y, c) aumento del orden de ajuste al incrementar la cantidad de información. Como alternativa, se ha propuesto la implementación de Splines y B-Splines para modelar los efectos aleatorio en los MRA (Meyer, 2005b; Misztal, 2006). En particular, existen reportes que los B-Splines presentan mejores propiedades matemáticas y ajuste a los datos analizados, disminuyendo las estimaciones sesgadas e imprecisas (Meyer, 2005c).

En bovinos Tropicarne, la estimación de parámetros genéticos para características de crecimiento se inició con el análisis del peso al nacer, al destete y a los 18 meses de edad, con modelos univariados y multivariados (Domínguez-Viveros *et al.*, 2003; Ramírez-Valverde *et al.*, 2007). Posteriormente, Domínguez-Viveros *et al.* (2011) ajustaron un MRAPL para implementar estas metodologías en las estimaciones de parámetros genéticos a través del crecimiento de bovinos Tropicarne; sin embargo, los resultados publicados por estos autores fueron: las heredabilidades de efectos genéticos directos fueron de baja magnitud, con un promedio de 0.079 y fluctuaron entre 0.006 y 0.116; del mismo modo, las heredabilidades de efectos genéticos maternos oscilaron entre 0.017 y 0.159 y su promedio fue 0.084; caso particular del crecimiento predestete, presentó fluctuaciones de 0.02 a 0.06; y, el comportamiento de las estimaciones de heredabilidades fue apartado a lo esperado en el crecimiento de bovinos para carne. Con base en lo

anterior, y con el propósito de mejorar la estimación de parámetros genéticos a partir de MRA, los objetivos del presente estudio fueron estimar componentes de varianza y parámetros genéticos en el crecimiento de bovinos Tropicarne, del nacimiento a los 24 meses de edad, con base en un MRA utilizando B-Splines para modelar los efectos aleatorios. El uso de B-Splines en los MRA puede contribuir a una mejor definición de los modelos en función de los efectos aleatorios, mejorando las estimaciones de los componentes de varianza y parámetros genéticos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizó la información de un hato de bovinos Tropicarne afiliado a la Asociación Mexicana de Criadores de bovinos Tropicarne; todos los individuos analizados estaban debidamente registrados en el libro genealógico de la Asociación. El archivo de pedigrí incluyó 2405 animales y el total de la información de crecimiento correspondió a 12890 pesadas mensuales de 1787 individuos, desde el nacimiento hasta los 24 meses de edad; en la Tabla 1 se presentan los estadísticos descriptivos de la información de crecimiento analizada; esta información fue analizada por Domínguez-Viveros *et al.* (2011). En análisis previos se definieron los efectos aleatorios a incluir en el modelo, así como el orden de ajuste utilizando B-Splines como covariables. El modelo utilizado incluyó los efectos aleatorios directos (genéticos y de ambiente permanente del individuo) y maternos (genéticos y de ambiente permanente de la madre) de orden cúbico. La estructura del modelo utilizado fue: $y_{ijmn} = F +$

$$\sum_{r=1}^{ka} \alpha_m B_r(t_{ijmn}) + \sum_{r=1}^{kc} \gamma_m B_r(t_{ijmn}) + \sum_{r=1}^{kp} \tau_n B_r(t_{ijmn}) + \sum_{r=1}^{kq} \psi_n B_r(t_{ijmn}) + \epsilon_{ijmn};$$

donde y_{ijmn} es la observación tomada en t_{ijmn} , correspondiente al m -ésimo animal, al i -ésimo grupo contemporáneo, de la j -ésima clase de edad del animal y con el n -ésimo efecto materno. Los efectos fijos (F) incluyeron a los grupos contemporáneos (definidos por las combinaciones de año-época de pesada), el sexo del animal y la covariable de edad de la vaca como función lineal y cuadrática. α_m y γ_m indican los coeficientes de regresión aleatoria para los efectos genéticos y de ambiente permanente del animal m ; τ_n y ψ_n son los coeficientes de regresión aleatoria para los efectos maternos, genéticos y de ambiente permanente de la n -ésima madre. Los $B_r(t_{ijmn})$ son valores de las funciones de los B-Splines (Meyer, 2005c) para t_{ijmn} y seleccionados en grado p y los nudos T_k . Se definieron cuatro nudos a través del período de crecimiento evaluado: 1) del nacimiento a los seis meses de edad; 2) de los siete a los doce

meses; 3) de los trece a los dieciocho meses; y, 4) de los diecinueve a los veinticuatro meses de edad.

En forma matricial, el modelo completo fue: $y = Xb + Z_1a + Z_2c + Z_3p + Z_4q + e$; donde: y es el vector de observaciones; b es el vector de efectos fijos; a es el vector de coeficientes de regresión aleatoria para los efectos genéticos aditivos directos; c , es el vector de coeficientes de regresión aleatoria para los efectos de ambiente permanente del animal; p , es el vector de coeficientes de regresión aleatoria para los efectos genéticos aditivos maternos; q , es el vector de coeficientes de regresión aleatoria para los efectos maternos de ambiente permanente; y, e es el vector de errores aleatorios. X , Z_1 , Z_2 , Z_3 y Z_4 , son matrices de incidencia que relacionan el vector y con los efectos descritos en los vectores b , a , c , p y q . Las suposiciones del modelo fueron: $E[y] = Xb$; $E[a] = E[c] = E[m] = E[q] = E[e] = 0$. $\text{Var}(a) = k_a \otimes A$; $\text{Var}(c) = k_c \otimes I_{Nd}$; $\text{Var}(p) = k_p \otimes A$; $\text{Var}(q) = k_q \otimes I_{Nm}$; $\text{Var}(e) = R$; donde k_a , k_c , k_p y k_q son las matrices de (co)varianzas entre los coeficientes de regresión aleatorios para los efectos genético directos, de ambiente permanente del individuo, genéticos maternos, y maternos de ambiente permanente, respectivamente. A , es la matriz de relaciones genéticas aditivas entre los animales del pedigrí. I_n e I_m son matrices identidad; \otimes es el producto Kronecker entre matrices; y R es una matriz diagonal de varianzas residuales; la varianza residual se consideró heterogénea en doce clases a través del período de crecimiento evaluado (Domínguez-Viveros *et al.*, 2011).

Los análisis se realizaron con el procedimiento de máxima verosimilitud restringida sin derivadas, usando el software Wombat (Meyer, 2007). Se estimaron los componentes de (co)varianza para todos los efectos aleatorios, así como las heredabilidades de efectos genéticos directos (h^2) y maternos (m^2), además de la proporción de la varianza fenotípica que fue explicada por los efectos de ambiente permanente, del individuo (a^2) y de la madre (c^2).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las varianzas fenotípica (VARF) y residual (VARR) presentaron un comportamiento similar (Figura 1). De los siete a los doce meses de edad presentaron una tendencia negativa; del nacimiento a los seis meses y de los trece a los dieciocho meses de edad, presentaron una tendencia positiva; y a partir de los diecinueve meses se mantuvieron constante. Las estimaciones de las VARF y VARR son de menor magnitud a las publicadas por Domínguez-Viveros *et al.*, (2011); no obstante, el comportamiento de las VARR fue similar, a diferencia del comportamiento de las VARF, que fue diferente a lo reportado por estos autores. Las heredabilidades presentaron comportamiento diferente (Figura 2). La m^2 presentó una sobre estimación (superior a 0.40) en los primeros cuatro meses del crecimiento evaluado; posteriormente, se mantuvo constante con un promedio de 0.06 en un intervalo de 0.04 y 0.11. La h^2 presentó estimaciones menores a 0.10 para el peso al nacimiento, al mes y a los tres meses de edad; sin embargo, para el peso a los dos meses fue superior a 0.20; posteriormente, en el período de los cuatro a los once meses de edad, exhibió estimaciones superiores a 0.10 y un máximo de 0.23; finalmente, a partir de los doce meses de edad hasta el final del crecimiento analizado presentó estimaciones promedio de 0.05 en un intervalo de 0.03 y 0.07. El comportamiento de la varianza de ambiente permanente, como proporción de la varianza fenotípica total se presenta en la Figura 3. La c^2 exhibió una estimación promedio de 0.09 a través del período evaluado, en un rango de 0.03 a 0.11; por el contrario, la a^2 en promedio representó el 37% de la varianza fenotípica total; del nacimiento a los seis meses de edad presentó estimaciones menores a 0.11 y un máximo de 0.22 a los dos meses de edad; a partir de los seis meses, hasta el final del período evaluado, mostró un comportamiento cuadrático con máximos superiores a 0.60 alrededor de los 14 meses de edad.

Tabla 1. Descripción de la información de crecimiento analizada en bovinos Tropicarne

edd [§]	n(gc) [§]	$\mu \pm \sigma$ [§]	edd	n(gc)	$\mu \pm \sigma$	edd	n(gc)	$\mu \pm \sigma$
PN [§]	1767(80)	34.3±1.76	9	699(53)	218.2±37.5	17	594(49)	313.4±53.7
1	60(8)	67.0±14.2	10	573(44)	236.7±40.8	18	662(54)	323.1±56.8
2	37(7)	82.3±10.1	11	659(56)	242.6±41.9	19	633(60)	333.9±60.2
3	13(3)	96.8±13.8	12	813(59)	250.3±38.6	20	594(54)	338.0±60.5
4	15(3)	134.1±22.6	13	841(62)	257.3±43.5	21	451(38)	348.6±64.1
5	47(7)	152.3±25.6	14	722(54)	269.7±45.7	22	327(37)	365.7±67.8
6	105(14)	169.3±28.3	15	654(49)	286.2±50.5	23	325(44)	374.6±68.8
7	372(34)	189.3±35.5	16	578(41)	304.9±53.2	24	325(42)	371.9±64.7
8	1024(65)	208.8±33.0						

[§]PN = peso al nacimiento; edd = edad de los animales en meses; n = número de observaciones; (gc) = número de grupos contemporáneos; μ = peso promedio en kg; σ = desviación estándar.

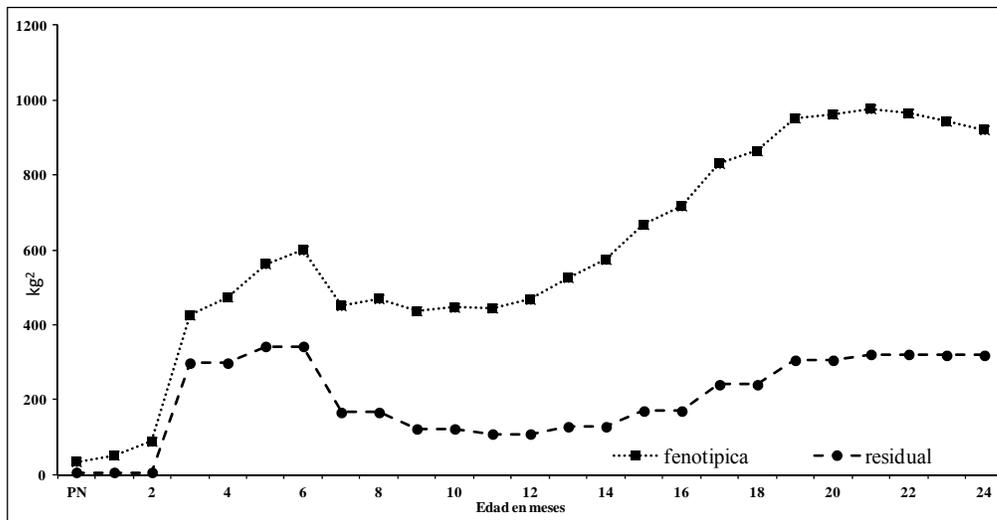


Figura 1. Comportamiento de las varianzas, fenotípica (■) y residual (●), a través del período de crecimiento evaluado

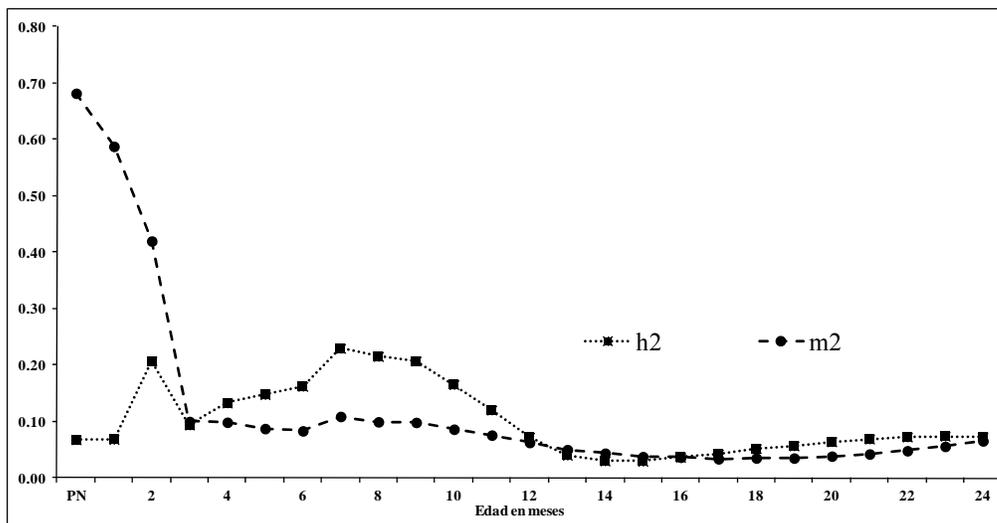


Figura 2. Estimaciones de heredabilidades directas (■, h2) y maternas (●, m2) a través del período de crecimiento evaluado

Las estimaciones de h^2 y m^2 , para crecimiento pre y posdestete de bovinos para carne, analizadas en diversas revisiones (Zerlotti *et al.*, 1995; de Lira *et al.*, 2008; Ríos, 2008), en la mayoría de los casos son superiores a las del presente estudio. Estimaciones de m^2 de magnitud baja y cercanas a cero, así como estimaciones de h^2 superiores a las obtenidas en el presente estudio, fueron reportadas por Domínguez-Viveros *et al.* (2003) y Ramírez-Valverde *et al.* (2007) en esta raza de bovinos, pero con modelos univariados y multivariados. A partir de los resultados publicados por Domínguez-Viveros *et al.* (2011), las diferencias observadas en los resultados al utilizar B-Splines vs polinomios de legendre se pueden atribuir a que (Meyer 2005c; Misztal, 2006): 1) con polinomios de legendre, el ajuste es a través de todo

el período de crecimiento analizado; mientras que los ajustes con base en B-Splines se realizan dentro del espacio de cada nudo definido; 2) los MRA con B-Splines de grado p y n intervalos o nudos para un efecto aleatorio, requieren estimar $n + p$ coeficientes, por lo que se incrementa el número de parámetros a estimar conforme aumenta el número de nudos definidos; ó, 3) con polinomios de legendre, la información contenida en cada punto del período de crecimiento analizado contribuye al estudio de todo el período, denominado influencia global; por el contrario, con B-Splines la influencia de la información sólo es dentro del nudo al que pertenece. En estudios afines, Meyer (2005b) al analizar el crecimiento de bovinos Angus del nacimiento a los 820 días de edad con B-Splines de orden cuadrático,

reportó que los B-Splines se ajustan muy bien a los modelos de crecimiento, pero tienden a ser sensibles a las irregularidades en la distribución y la dispersión de los datos.

Por otro lado, Espinoza-Villavicencio *et al.* (2011) analizando el crecimiento de vaquillas Santa Gertrudis, del destete hasta los 900 d de edad con un MRAPL, reportaron que la tendencia de la h^2 fue decreciente del destete (0.08) hasta los 280 d de edad (0.04), de ahí y hasta los 900 d aumentó (0.20), comportamiento diferente presentó la m^2 , decreció de 0.10 (al destete) hasta 0 (a los 900 d). Del mismo modo, Meyer (2005b) reportó aumento en los

estimadores de h^2 a medida que los pesos eran a mayor edad, y disminuciones en los estimadores de m^2 a partir de los 240 d y hasta los 800 d de edad. Por el contrario, Boligon *et al.* (2010) analizando el crecimiento en vacas Nelore, del nacimiento a la madurez, reportaron estimaciones de h^2 y m^2 sin mucho comportamiento a través del tiempo; las h^2 se mantuvieron en un intervalo de 0.34 a 0.42, con un promedio general alrededor de 0.39, asimismo las m^2 se incrementaron del peso al nacimiento (0.03) a los 240 d (0.09), con tendencia a decrecer a valores de cero hasta el final del periodo analizado.

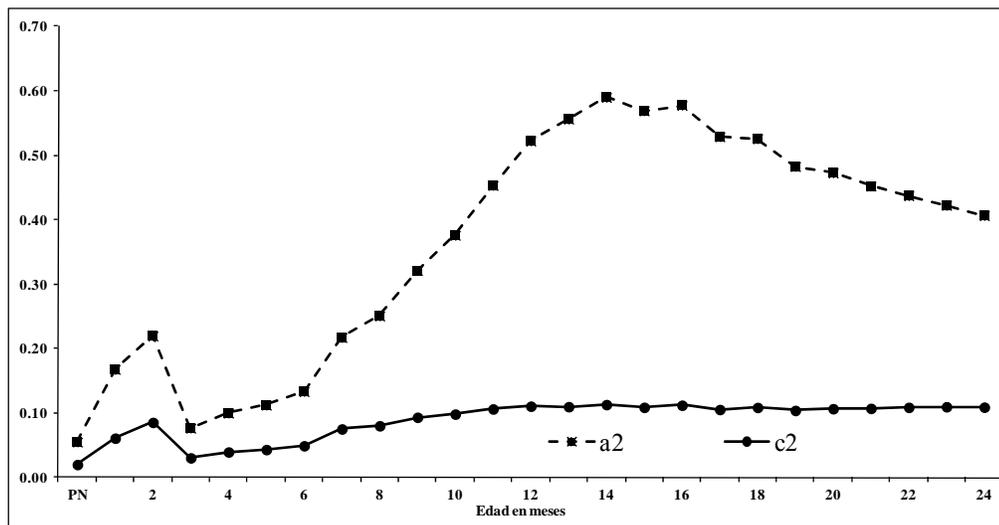


Figura 3. Estimaciones de la varianza de ambiente permanente, del individuo (■, a2) y de la madre (●, c2), como proporción de la varianza fenotípica total.

CONCLUSIONES

Las heredabilidades maternas fueron superior a 0.40 en los primeros cuatro meses del crecimiento evaluado; posteriormente, se mantuvo constante con un promedio de 0.06 en un intervalo de 0.04 y 0.11. Las heredabilidades directas presentaron estimaciones menores a 0.10 en los tres primeros meses de edad; posteriormente, de los cuatro a los once meses de edad, exhibió estimaciones superiores a 0.10 y un máximo de 0.23; finalmente, a partir de los doce meses de edad hasta el final del crecimiento analizado presentó estimaciones promedio de 0.05 en un intervalo de 0.03 y 0.07.

REFERENCIAS

- Bohmanova, J., I. Misztal, and J. K. Bertrand. 2005. Studies on multiple trait and random regression models for genetic evaluation of beef cattle for growth. *Journal of Animal Science*. 83:62–67.
- Boligon, A. A., M. E. Z. Mercadante, S. Forni, R. B. Lôbo, y L. G. Albuquerque. 2010. Covariance functions for body weight from birth to maturity in Nelore cows. *Journal of Animal Science*. 88:849–859.
- de Lira, T., E. Maria Rosa, e A. del Valle Garnero. 2008. Parâmetros genéticos de características productivas e reproductivas em zebuínos de corte (Revisão). *Ciência Animal Brasileira*. 9:1–22.
- Domínguez-Viveros, J., R. Núñez-Domínguez, R. Ramírez-Valverde, y A. Ruíz-Flores. 2003. Evaluación genética de variables de crecimiento en bovinos Tropicarne: I. Selección de modelos. *Agrociencia* 37:323–335.
- Domínguez-Viveros, J., F. A. Rodríguez-Almeida, R. Núñez-Domínguez, J. A. Ortega-Gutiérrez, R. Ramírez-Valverde, E. Santellano-Estrada,

- y J. L. Espinosa-Villavicencio. 2011. Ajuste de modelos de regresión aleatoria en evaluaciones genéticas de bovinos Tropicarne. *Agrociencia* 45:325–337.
- Espinoza-Villavicencio, J. L., A. Palacios-Espinosa, A. Guillén-Trujillo, N.Y. Ávila-Serrano, y D. Guerra-Iglesias. 2011. Componentes de (co)varianza del crecimiento posdestete en vaquillas Santa Gertrudis utilizando modelos de regresión aleatoria. *Agrociencia* 45:423–430.
- Huisman, A. E., R. F. Veerkamp, and J. A. van Arendonk. 2002. Genetic parameters for various random regression models to describe the weight data of pigs. *Journal of Animal Science*. 80:575–582.
- Jensen, J. 2001. Genetic evaluation of dairy cattle using test day models. *Journal of Dairy Science*. 84:2803–2812.
- Kirkpatrick, M., D. Lofsvold, and M. Bulmer. 1990. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. *Genetics* 124:979–993.
- Kranis, A., G. Su, D. Sorensen, and J. A. Woolliams. 2007. The application of random regression models in the genetic analysis of monthly egg production in Turkeys and a comparison with alternative longitudinal models. *Poultry Science*. 86:470–475.
- Lewis, R. M., and S. A. Brotherstone 2002. A genetic evaluation of growth in sheep using random regression techniques. *Animal Science*. 74:63–70.
- Meyer, K. 1998. Estimating covariance functions for longitudinal data using a random regression model. *Genetics Selection Evolution*. 30:221–240.
- Meyer, K. 2000. Random regression to model phenotypic variation in monthly weights of Australian beef cows. *Livestock Production Science*. 65:13–38.
- Meyer, K. 2005a. Estimates of genetic covariance functions for growth of Angus cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 122:73–85.
- Meyer, K. 2005b. Random regression analyses using B-Splines to model growth of Australian Angus cattle. *Genetics Selection Evolution*. 37:473–500.
- Meyer, K. 2005c. Advances in methodology for random regression analyses. *Australian Journal of Experimental Agriculture*. 45:847–858.
- Meyer, K. 2007. Wombat – A tool for mixed model analyses in quantitative genetics by restricted maximum likelihood (REML). *Journal of Zhejiang University Science. B*. 8:815–821.
- Misztal, I. 2006. Properties of random regression models using linear splines. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 123:74–80.
- Ramírez-Valverde, R., O. C. Hernández-Alvarez, R. Núñez-Domínguez, A. Ruíz-Flores, y J. G. García-Muñiz. 2007. Análisis univariado vs. multivariado en la evaluación genética de variables de crecimiento en dos razas bovinas. *Agrociencia* 41:271–282.
- Ríos U., Á. 2008. Estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento predestete de bovinos. *Revisión. Técnica Pecuaria México*. 46:37–67.
- Schaeffer, L. R. 2004. Application of random regression models in animal breeding. *Livestock Production Science*. 86:35–45.
- Zerlotti, M., M. E., R. Barbosa L., y A. de los Reyes B. 1995. Parámetros genéticos para características de crecimiento en cebúinos de carne. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*. 3:45–89.

Submitted July 27, 2013 – Accepted March 25, 2015