



## **UNIVERSIDAD NACIONAL ABIERTA Y A DISTANCIA**

### **Rector**

Jaime Alberto Leal Afanador.

### **Vicerrectora Académica y de Investigación**

Constanza Abadía García.

### **Vicerrector de Medios y Mediaciones Pedagógicas**

Leonardo Yunda Perlaza.

### **Vicerrector de Desarrollo Regional y Proyección Comunitaria**

Leonardo Evemeleth Sánchez Torres.

### **Vicerrector de Servicios a Aspirantes, Estudiantes y Egresados**

Edgar Guillermo Rodríguez Díaz.

### **Vicerrector de Relaciones Internacionales**

Luigi Humberto López Guzmán.

### **Decana Escuela de Ciencias Agrícolas, Pecuarias y del Medio Ambiente**

Julialba Ángel Osorio.

### **Líder Nacional de Investigación**

Juan Sebastián Chiriví Salomón

### **Líder de investigación de Escuela**

Yolvi Prada Millán

# **NOTAS DE CAMPUS**

## ***MEJORAMIENTO GENÉTICO ANIMAL***

**Adriana Patricia Galeano Rivera**  
adriana.galeano@unad.edu.co  
**ORCID:** <https://orcid.org/0000-0001-9355-0252>

Ficha Bibliográfica Diligencia por Biblioteca

## **Notas de campus. Mejoramiento Genético Animal**

Autor:

Adriana Patricia Galeano Rivera

### **Grupo de Investigación: GIES**

Escuela de Ciencias Agrícolas, Pecuarias y del Medio Ambiente

**DOI: <https://doi.org/10.22490/notas.3472>**

©Editorial

Sello Editorial UNAD

Universidad Nacional Abierta y a Distancia

Calle 14 sur No. 14-23

Bogotá D.C

Edición No. 1

Año 2019.

Esta obra está bajo una licencia Creative Commons - Atribución – No comercial – Sin Derivar 4.0 internacional. [https://co.creativecommons.org/?page\\_id=13](https://co.creativecommons.org/?page_id=13).



## Tabla de contenido

Resumen.....	8
Introducción .....	9
CAPITULO 1. GENERALIDADES DEL MEJORAMIENTO GENÉTICO ANIMAL.....	11
RESEÑA HISTÓRICA DEL MEJORAMIENTO GENÉTICO ANIMAL.....	11
EXPRESIÓN FENOTÍPICA DE CARACTERES.....	15
Varianza genotípica.....	16
Varianza ambiental .....	20
Correlación Genotipo- Ambiente.....	21
Interacción genotipo- ambiente.....	22
CAPÍTULO 2. PROGRAMAS DE MEJORA GENÉTICA ANIMAL.....	25
DEFINICIÓN DEL OBJETIVO DEL PROGRAMA.....	25
CAPÍTULO 3. ANÁLISIS DE VARIANZA Y ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS.....	27
MODELOS ESTADÍSTICOS.....	27
Modelo lineal.....	27
ANÁLISIS DE VARIANZA.....	29
COMPONENTES DE VARIANZA.....	33
PARÁMETROS GENÉTICOS .....	36
Heredabilidad .....	37
Repetibilidad.....	45
Correlaciones genéticas.....	55
CAPÍTULO 4. IDENTIFICACIÓN GENÉTICA DE ANIMALES.....	63
PREDICCIONES GENÉTICAS .....	65
CAPÍTULO 5. SELECCIÓN DE REPRODUCTORES.....	67
EFECTOS DE LA SELECCIÓN.....	67
RESPUESTA A LA SELECCIÓN .....	68
Intervalo generacional.....	72
Mejoramiento de la respuesta.....	72
MÉTODOS DE SELECCIÓN.....	74

Métodos de selección para una sola característica.....	74
Métodos de selección para múltiples características .....	87
<b>CAPÍTULO 6. SISTEMAS DE APAREAMIENTO .....</b>	<b>92</b>
<b>CONSANGUINIDAD O ENDOCRÍA .....</b>	<b>92</b>
Definición.....	93
Coefficiente de consanguinidad y parentesco.....	94
Método genealógico (Método de Wright) .....	95
Método tabular (Método de Henderson).....	101
Efectos de la consanguinidad .....	111
<b>CRUZAMIENTO O EXOCRÍA.....</b>	<b>115</b>
Definición y clasificación .....	117
Heterosis.....	118
Habilidad combinatoria .....	120
Cruzamientos terminales.....	123
Cruzamientos secuenciales .....	127
<b>APLICACIONES .....</b>	<b>133</b>
<b>CONCLUSIONES .....</b>	<b>135</b>
<b>Bibliografía .....</b>	<b>137</b>

## Lista de Tablas

Tabla 1. Esquema general de un análisis de varianza para un modelo lineal. ...	30
Tabla 2. Pesos al destete (Kg) en terneros de la raza Brahman. ....	31
Tabla 3. Análisis de varianza para el peso al destete en terneros Brahman. ....	33
Tabla 4. Estructura del análisis de varianza incluyendo los cuadrados medios esperados. ....	34
Tabla 5. Análisis de varianza incluyendo los cuadrados medios esperados. ....	35
Tabla 6. Contribución del tipo de agrupamiento genético a la varianza aditiva. ....	39
Tabla 7. Valores probables de heredabilidad ( $h^2$ ) para algunos rasgos seleccionados. ....	44
Tabla 8. Pesos al destete (Kg) en lactancias sucesivas. ....	49
Tabla 9. Análisis de varianza para pesos al destete (Kg) en lactancias sucesivas. ....	51
Tabla 10. Ejemplos de repetibilidad. ....	54
Tabla 11. Análisis de covarianza para características de peso al destete y peso al año en terneros Brahman. ....	60
Tabla 12. Correlaciones genéticas entre algunos rasgos seleccionados. ....	62
Tabla 13. Valores de intensidad de selección según la fracción de animales a seleccionar. ....	71
Tabla 14. Promedios de intervalo generacional en algunas especies animales (años). ....	72
Tabla 15. Estimación del coeficiente de consanguinidad del individuo X ( $F_x$ ). ..	100
Tabla 16. Efectos de la consanguinidad sobre algunos caracteres productivos en especies domésticas. ....	114

## Lista de Figuras

Figura 1. Ejemplo de combinación de nuevos genotipos en la descendencia. Recuperado de Vilela (2014). .....	18
Figura 2. Ejemplo de genes epistáticos en perros labrador. Recuperado de Vilela (2014). .....	19
Figura 3. Ejemplo de interacción genotipo-ambiente (Trópico alto y Trópico bajo), con diferente orden de superioridad entre genotipos. Recuperado de Vilela (2014). .....	23
Figura 4. Ejemplo de interacción genotipo-ambiente (Trópico alto y Trópico bajo), con el mismo orden de superioridad entre genotipos. Recuperado de Vilela (2014). .....	24
Figura 5. Representación gráfica del concepto de respuesta a la selección. Recuperado de Ruales, Manrique & Cerón (2007). .....	69
Figura 6. Esquema de método de selección en tándem con dos caracteres. Recuperado de Vilela (2014). .....	89
Figura 7. Esquema de método de selección por niveles independientes de descarte (NID) con dos caracteres. Recuperado de Vilela (2014). .....	90
Figura 8. Ejemplo de apareamiento entre medios hermanos. Recuperado de Falconer & Mackay (1996). .....	96
Figura 9. Ejemplo de apareamiento entre primos segundos. Recuperado de Falconer & Mackay (1996). .....	98
Figura 10. Genealogía con seis generaciones de parentesco. Recuperado de Falconer & Mackay (1996). .....	99
Figura 11. Ejemplo del número de gametos que se pueden obtener de individuos consanguíneos y no consanguíneos. Recuperado de Facultad de Ciencias Veterinarias- Universidad Nacional del Nordeste (s.f.). .....	112

## Resumen

El área de genética y mejoramiento se constituye como uno de los pilares fundamentales dentro del proceso de formación de los estudiantes del programa profesional en Zootecnia, ya que representa una de las

principales herramientas de planeación y gestión de las empresas agropecuarias a nivel mundial; sin embargo, en lo que respecta específicamente a la rama de la genética cuantitativa, es poco frecuente encontrar material bibliográfico que logre reunir los principales conceptos, fundamentos y metodologías relacionadas con la implementación de los programas de mejoramiento en los diferentes sistemas de producción animal. En este contexto, se ha diseñado el siguiente material de apoyo a manera de revisión de literatura, que recopila los planteamientos realizados por algunos de los autores de mayor relevancia en esta área del conocimiento. Inicialmente, se presentan los conceptos y bases fundamentales que enmarcan el desarrollo de los programas de mejora en los sistemas de producción animal, cuyas etapas se desglosan de manera específica y detallada en cada uno de los capítulos que hacen parte de esta Nota de Campus.

**Palabras clave:** mejoramiento genético, selección, sistemas de apareamiento, parámetros genéticos.

## Introducción

El mejoramiento genético se constituye como una de las herramientas fundamentales dentro de los procesos de optimización de los sistemas de producción animal en la actualidad. Esto es debido a que a través de la

selección de los mejores ejemplares y la implementación de esquemas de apareamiento organizados, es posible potencializar los caracteres de importancia económica a través de la modificación de las frecuencias alélicas deseables en una población.

En este contexto, dentro del proceso de formación de los estudiantes del programa profesional en Zootecnia, se hace necesario conocer los aspectos relacionados con la planeación e implementación de los programas de mejora genética en los diferentes sistemas de producción animal.

Para ello, y como apoyo al desarrollo de la línea de formación en el área de genética y mejoramiento animal, se ha elaborado el siguiente documento que reúne algunos de los planteamientos más importantes realizados por autores reconocidos en este campo del conocimiento tanto a nivel nacional como internacional.

Es así como en el primer capítulo se presentan algunas de las generalidades y conceptos básicos de los programas de mejoramiento genético, los cuales son necesarios para comprender el desarrollo de cada una de sus fases o etapas y contextualización dentro de los sistemas de producción animal.

Mientras que, en los capítulos posteriores se abordan a profundidad cada una de estas etapas a partir de su debida fundamentación teórica, y respectivos métodos de aplicación e interpretación.

## CAPITULO 1. GENERALIDADES DEL MEJORAMIENTO GENÉTICO ANIMAL

El mejoramiento Genético puede ser definido como un conjunto de procesos que tienen como finalidad aumentar la frecuencia de genes o combinaciones genéticas deseables en una población. La aplicación de técnicas de mejoramiento permite producir más con menos cantidad de animales, racionalizando el uso de los recursos disponibles y por ende optimizando la competitividad de los sistemas de producción (González, 2017).

Para poder implementar un programa de mejoramiento genético es fundamental tener conocimiento de la composición genética del recurso animal en los diferentes sistemas de producción, además de conocer el efecto que tiene esa genética sobre la expresión de las características a mejorar (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007). En este contexto se puede considerar la premisa de que el mejoramiento genético cuenta básicamente con dos herramientas fundamentales: la selección de reproductores y los sistemas de apareamiento, las cuáles se abordarán en detalle en los siguientes capítulos.

### RESEÑA HISTÓRICA DEL MEJORAMIENTO GENÉTICO ANIMAL

El mejoramiento genético animal puede ser considerado como un arte antes de los trabajos experimentales del monje austriaco Juan Gregorio Mendel (padre de la genética), ya que solo después de la publicación de sus trabajos en 1865 se conocieron los mecanismos de la herencia (Martínez, Manrique, & Elzo, 2012).

Con anterioridad a los trabajos de Mendel, cabe destacar los del hacendado inglés Robert Backewell (1725-1795) responsable de la formación y evolución de las razas de las especies bovinas, ovinas y equinas, por medio de cruzamientos (Ossa, 2003).

Hacia la mitad del siglo XIX Francis Galton estudió la herencia con métodos biométricos y confirma que para ciertos caracteres se da una regresión, por ejemplo, los progenitores que desvían del promedio de la población tienen descendencia que también desvía del promedio en la misma dirección, pero con una menor magnitud (Salamanca, 2012).

En 1900, los investigadores De Vries, Correns y Tschermak redescubren las leyes de Mendel y observan que estas leyes no predicen los resultados obtenidos por Galton, afirmando que en algunos casos se cumplen las leyes mendelianas y en otras las de Galton. Así se conforman dos corrientes opuestas: la de los biométricos y la mendeliana, lo que dio lugar a los importantes experimentos de Johanssen en los años 1903 y 1909 (Salamanca, 2012).

Como solución a la controversia anterior, se inician los trabajos del médico alemán Wilhelm Weimberg en Stuttgart, y del matemático inglés Godfrey Harold Hardy, los dos responsables de la ley fundamental de la Genética de Poblaciones y que lleva sus respectivos nombres: Ley de Hardy-Weimberg (Martínez, Manrique, & Elzo, 2012).

En los trabajos de estos investigadores se evidencia la forma como se mantenían las proporciones Mendelianas dentro de las poblaciones mixtas, de generación en generación (Salamanca, 2012).

A partir de 1918, aparecen como figuras de la genética de poblaciones Sir Ronald A. Fisher y Sewal Wright en Gran Bretaña, y Estados Unidos (Salamanca, 2012). Fisher combinó la genética con la matemática, elaboró modelos estadísticos que complementaron los análisis genéticos, y demostró que la variación continua es una consecuencia natural de la herencia mendeliana.

A Fisher también se debe el hallazgo de la conocida distribución F de probabilidad. Mientras tanto, Wright definió parámetros estadísticos para la selección de atributos con variación continua, considerándose estos investigadores como los fundadores de la Genética de Poblaciones, al demostrar que no había contradicciones entre los conceptos de los biométricos y de los mendelianos cuando se habla a nivel poblacional (Salamanca, 2012).

En 1937 Jay L. Lush en la Universidad de Iowa, Estados Unidos, aplica los primeros conceptos de Mejoramiento Genético Animal, al publicar su libro denominado Animal Breeding Plan mediante el desarrollo de conceptos de estadística, genética de poblaciones y genética cuantitativa y su uso en el Mejoramiento Genético Animal. También describe las correlaciones genéticas, construye los índices de selección animal, e introduce los conceptos de valor de cría y de heredabilidad (Salamanca, 2012).

Posteriormente, Harvey en 1960 establece el modelo lineal para los análisis de varianza basado en esperanzas mínimo cuadráticas, aspecto fundamental en el mejoramiento genético animal (Martínez, Manrique, & Elzo, 2012).

Con los avances de la informática, estos métodos evolucionaron a métodos de mínima varianza (MIVQUE) y de máxima verosimilitud, y su variante máxima verosimilitud restringida libre de derivadas (DFREML). Este modelo muy utilizado por los investigadores en Mejoramiento Genético Animal es llamado LSMLML (Mixed Model Least Squares and Maximun Likelihood), instalado en muchos centros de investigación y de computación (Salamanca, 2012).

En 1963 Charles R. Henderson estableció los modelos estadísticos mixtos, segregando la varianza total en sus factores fijos (ambientales) y genéticos (aleatorios) que permiten predecir el valor genético de un determinado individuo en una población, a través del desarrollo de la metodología conocida como los Mejores Predictores Lineales Insesgados (BLUP) (Martínez, Manrique, & Elzo, 2012).

Actualmente avanza la era de la genética Molecular, la cual permite leer directamente en el genoma de animales y plantas, ofreciendo la posibilidad de establecer ciertas pautas de manipulación de los genotipos; sin embargo, a pesar de que los aportes de la biotecnología son cada vez mayores, lo cierto es que aún nos encontramos inmersos en un período estadístico claro, y dentro de este en una evolución de las técnicas que hasta hace poco solamente permitían observar genes para características

cualitativas, y que hoy se centran en la utilización de marcadores ligados a los genes cuantitativos de acción mayor, en lo que se llama la localización de QTL (Quantitative Trait Loci) para la selección asistida por marcadores (SAM) (Facultad de Ciencias Veterinarias- Universidad Nacional del Nordeste, s.f.).

## EXPRESIÓN FENOTÍPICA DE CARACTERES

Un aspecto importante en el proceso de mejoramiento genético es la selección de los mejores animales. Esto sería difícil de lograr si no existiese variación entre ellos, concepto que se ampliará en capítulos subsiguientes. Sin embargo, no toda la variación que se observa en los animales, conocida como variación fenotípica, se debe a la variación genética. Hay que decir en todo caso que es esta última la que permite realizar cambios en la población mediante la modificación de sus frecuencias alélicas en la dirección que se desee (Vilela, 2014).

Bajo esta premisa es posible afirmar que la variación fenotípica de cualquier característica de interés zootécnico, está influenciada tanto por la variación genética como por el efecto de la variación ambiental, tal y como se puede expresar mediante la siguiente ecuación:

$$P = G + E$$

Donde,

P: representa el fenotipo del individuo

G: representa su genotipo

E: representa los efectos ambientales o factores externos (no genéticos), que influyen en la expresión del fenotipo

En términos de varianza, se puede plantear esta expresión de la siguiente manera:

$$V_P = V_G + V_E + 2 \text{Cov} (G,E) + V_{GE}$$

Donde  $V_P$  es la varianza fenotípica,  $V_G$  la varianza genotípica y  $V_E$  la varianza ambiental. Como se puede observar, aparecen dos nuevas expresiones:  $2 \text{Cov} (G,E)$ , y  $V_{GE}$ , las cuales corresponden a la covarianza genotipo-ambiente y a la varianza debida a la interacción genotipo-ambiente, las cuáles se abordarán más adelante (Vilela, 2014).

Es importante recordar que todos los componentes de varianza dependen de las frecuencias alélicas, por lo que cualquier valor que se obtenga solo es aplicable a la población en estudio (Falconer & Mackay, 1996).

### Varianza genotípica

Vilela Vilarde (2014), afirma que la varianza genotípica se puede subdividir en varianza genética o aditiva ( $V_A$ ), varianza debida a la dominancia ( $V_D$ ), y varianza debida a la epistasia o interacción entre los loci ( $V_I$ ).

### Varianza aditiva

Se refiere a la varianza de los valores mejorantes, también conocidos como valores de cría. Esta adquiere gran importancia en los procesos de

mejoramiento genético, ya que determina el parecido entre hijos y padres; por tanto, es la que define no solo las propiedades genéticas que se pueden observar en la población, sino cómo esta responde a la selección (Falconer & Mackay, 1996).

Dicha varianza proporciona el cociente  $V_A/V_P$ , que se denomina heredabilidad ( $h^2$ ) el cual es un factor muy importante dentro de los programas de selección, y será explicado detalladamente en capítulos posteriores (Vilela, 2014).

### *Varianza debida a la dominancia*

Teniendo en cuenta que en un mismo locus pueden existir alelos que tienen un tipo de acción de dominancia sobre otro alelo, es importante considerar que estos pueden ser de dominancia completa, sobredominancia, sin dominancia o codominancia, y finalmente la dominancia incompleta (Vilela, 2014). Con fines prácticos, se obviará la explicación de estos efectos, pero se podrá obtener mayor información en (Falconer & Mackay, 1996), y (Cardellino & Rovira, 1987).

Como la expresión del efecto de dominancia implica necesariamente la actuación de por lo menos dos alelos en un mismo locus, este hecho también se puede cuantificar como varianza (Vilela, 2014).

Sin embargo, es necesario recordar que lo que se transmite de padres a hijos son alelos, uno del padre y otro de la madre, que darán como resultado un futuro descendiente cuyo genotipo estará formado por estos dos alelos. Entonces, se puede decir que el genotipo no se hereda, sino que se forman nuevas combinaciones de ellos en los hijos (Figura 1); por

ello, la varianza de dominancia no se transmite o hereda de padres a hijos (Vilela, 2014).

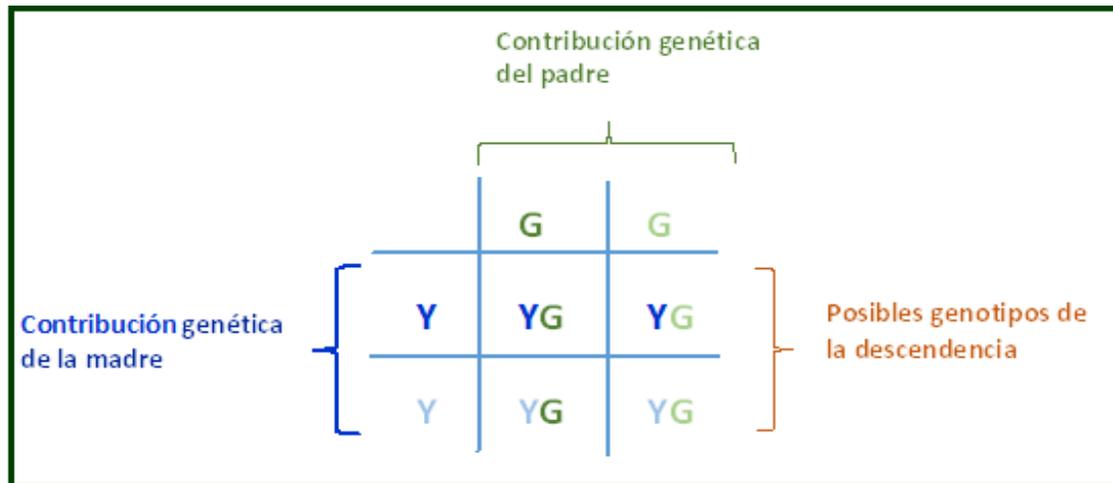


Figura 1. Ejemplo de combinación de nuevos genotipos en la descendencia. Recuperado de Vilela (2014).

En esta figura se puede observar como a partir de las contribuciones genéticas aportadas por cada uno de los padres, es posible obtener diversas combinaciones o genotipos en la descendencia.

### Varianza epistática

Al definir esta varianza es importante considerar el concepto de epistasis. La epistasis ocurre cuando la presencia de un alelo en un locus altera el efecto de un alelo en otro locus; es decir, se produce una interacción entre alelos de diferentes loci (Simm, 1998). Un ejemplo típico se puede encontrar en el efecto de un alelo sobre la presencia o ausencia de color en el pelaje de perros labrador (Figura 2) (Masgoret & Calafé, s.f.).

	ee	eE	EE
bb			
bB			
BB			

*Figura 2. Ejemplo de genes epistáticos en perros labrador. Recuperado de Vilela (2014).*

Como se puede observar, existe dominancia completa en el gen "E" que permite la presencia de color negro, mientras que el gen "e" permite el color amarillo. El alelo "B" es dominante sobre el "b", permitiendo o no la presencia del color; en homocigosis (bb) el color cambia a chocolate (Vilela, 2014).

Al momento de considerar más de un locus, surge la varianza epistática ( $V_I$ ). Esto implica la estimación de valores de varianza para cada interacción de los valores de cada loci, teniendo ahora una mayor cantidad de varianzas dentro de la varianza epistática ( $V_{AA}$ ,  $V_{AD}$ ,  $V_{DD}$ , etc.) (Cardellino & Rovira, 1987).

Por lo general, el efecto que pueda causar es muy pequeño y en la gran mayoría de los casos no se considera dentro de la varianza genotípica,

por lo que su valor no se tomará en cuenta y se sumará como parte del error experimental.

En resumen, la varianza genotípica puede resumirse mediante la siguiente fórmula:

$$V_G = V_A + V_D + V_I$$

Como se ha mencionado, la  $V_I$  generalmente no se toma en cuenta, pero la  $V_A$  y  $V_D$  si tienen importancia, ya que en términos generales la mayor variación se logra cuando las frecuencias alélicas son casi intermedias (cerca de 0,5). La  $V_A$  aumenta a medida que aumenta la frecuencia de un alelo recesivo, ó dicho de otra forma, a medida que disminuye la frecuencia del alelo dominante. Además, la  $V_D$  adquiere un máximo valor cuando  $p = q = 0.5$ ; por lo tanto, cuando la frecuencia del alelo dominante es alta, la varianza aditiva es baja (Cardellino & Rovira, 1987).

Esto es de suma importancia, pues lo que se busca es aumentar la varianza aditiva que se transmite a la progenie, y tratar que la varianza dominante sea mínima (Vilela, 2014).

### Varianza ambiental

La varianza ambiental ( $V_E$ ) puede ser tomada como un error experimental en la evaluación de una población (procurando que sea lo menor posible), ya que esta variación puede disfrazar los verdaderos valores genotípicos, pues lo que se observa o mide son los fenotipos (Cardellino & Rovira, 1987).

Incluso la varianza ambiental puede subdividirse en varianza ambiental permanente ( $V_{EP}$ ), y varianza ambiental temporal ( $V_{ET}$ ). La primera se da cuando existe un factor que altera el rendimiento de un individuo durante toda su vida, y la segunda cuando se manifiesta el carácter de forma transitoria. Por ejemplo, si una vaca ha contraído una infección muy severa en la glándula mamaria causándole mastitis y pierde uno de sus cuartos, ya no producirá la misma cantidad de leche en sus siguientes partos, debido a que ha sufrido un efecto ambiental permanente; por otro lado, si una vaca ha tenido una mala alimentación durante su periodo de lactancia, pero en sus siguientes lactancias es bien alimentada según sus requerimientos nutritivos, se podría hablar de un efecto ambiental temporal (Simm, 1998).

### Correlación Genotipo- Ambiente

Anteriormente se mencionó la expresión “ $2 \text{Cov} (G,E)$ ”, la cual significa multiplicar 2 por la covarianza entre el genotipo y el ambiente. Esta expresión es importante para obtener lo que se llama correlación genotipo- ambiente, denotada mediante la siguiente fórmula:

$$r_{GE} = \frac{\text{Cov} (G, E)}{\delta_G \delta_E}$$

Siendo  $r_{GE}$  la correlación entre el genotipo y el ambiente,  $\delta_G$  la desviación estándar genotípica ( $\sqrt{V_G}$ ), y  $\delta_E$  la desviación estándar ambiental ( $\sqrt{V_E}$ ) (Cardellino & Rovira, 1987).

Esto significa que, si a los mejores genotipos le corresponde un mejor ambiente, el término  $\text{Cov} (G, E)$  tendrá valor positivo, y la variación fenotípica aumentará; por ejemplo, esto sucede cuando a las vacas que

producen más se les da mejor alimento, y a las vacas menos productivas se les da el peor alimento, haciendo que las diferencias fenotípicas entre vacas sean mayores. En cambio, si el término  $Cov(G, E)$  tiene valor negativo, la correlación entre el genotipo y el ambiente será negativa y los efectos de genotipo y ambiente tenderán a anularse mutuamente, reduciendo la varianza fenotípica total; tomando el ejemplo anterior, a las vacas más productivas se les da el peor alimento, y a las menos productivas el mejor (Cardellino & Rovira, 1987).

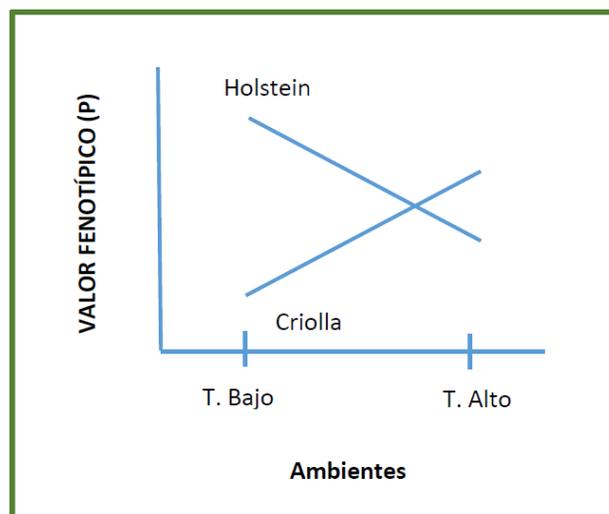
En la realidad, debe quedar claro que en un establo lechero o en cualquier centro de producción se les deben proporcionar las mejores condiciones ambientales a los animales, ya sean de alimentación, instalaciones, o manejo sanitario, dando como consecuencia un ambiente homogéneo. Por lo tanto, este valor de  $2 Cov(G, E)$  puede considerarse como cero en la práctica (Vilela, 2014).

### Interacción genotipo- ambiente

Existe varianza de interacción genotipo- ambiente ( $V_{GE}$ ) cuando el valor fenotípico de un genotipo varía de acuerdo con el ambiente donde se encuentra. Esta diferencia entre el rendimiento de los genotipos puede ser de superioridad cuando se encuentran en ambientes diferentes; o puede mantenerse, pero cambiando la magnitud de acuerdo al ambiente en el que se encuentren (Cardellino & Rovira, 1987).

Por ejemplo, si se tiene una vaca con buena producción de leche, se espera que produzca lo que sus genes le permitan manifestar en condiciones de trópico bajo; pero si se lleva a zonas altas, la producción va a disminuir por efecto del ambiente (Vilela, 2014).

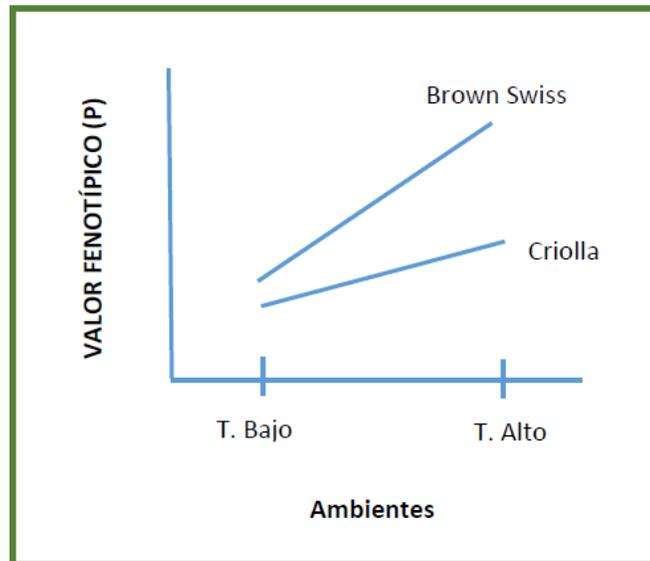
Caso contrario puede ser el de una vaca criolla que tiene baja producción lechera en condiciones adversas en trópico de altura, aunque mayor de lo que produce una vaca Holstein; sin embargo, al ser llevada a condiciones de trópico bajo producirá mucha más leche, aunque sin alcanzar el nivel de productividad de la vaca Holstein, debido a que los genes que posee la vaca criolla no son específicos para producción de leche (Figura 3) (Vilela, 2014).



*Figura 3. Ejemplo de interacción genotipo-ambiente (Trópico alto y Trópico bajo), con diferente orden de superioridad entre genotipos. Recuperado de Vilela (2014).*

Puede darse el caso que se tienen dos terneros, uno de la raza Brown Swiss y el otro de raza criolla, y se desea engordarlos. Si ambos se encuentran en condiciones de altura, se espera que el Brown Swiss tenga mayor velocidad de crecimiento que el criollo, aunque no muy diferente; sin embargo, cuando sean engordados en condiciones de trópico bajo, el Brown Swiss seguirá teniendo una mejor velocidad de crecimiento que el

criollo, pero las diferencias serán mucho más notorias (Figura 4) (Vilela, 2014).



*Figura 4. Ejemplo de interacción genotipo-ambiente (Trópico alto y Trópico bajo), con el mismo orden de superioridad entre genotipos. Recuperado de Vilela (2014).*

En la práctica, este valor de varianza de interacción genotipo- ambiente no es tomado en cuenta, debido a que es común trabajar con poblaciones de una raza determinada con capacidad de producción en un ambiente determinado. Por ello, este valor también se puede considerar como cero (Vilela, 2014).

## CAPÍTULO 2. PROGRAMAS DE MEJORA GENÉTICA ANIMAL

El objetivo general del mejoramiento genético es lograr una población de animales con características genéticas deseables, determinadas fundamentalmente por el mercado donde se comercializarán los productos y el tipo de explotación. Al determinar los caracteres de mayor rentabilidad, podremos elegir los animales más beneficiosos para el establecimiento, que serán los que tengan una alta productividad por unidad de tiempo (Masgoret & Calafé, s.f.).

Para lograr esto, es muy importante llevar a cabo una serie de pasos o etapas que nos ayudarán a desarrollar un programa de mejora genética en cualquier sistema de producción animal, los cuáles se irán abordando de manera específica a lo largo de los siguientes capítulos:

1. Definición de la característica o grupo de características objetivo del programa de mejora.
2. Identificación genética de animales.
3. Selección de reproductores.
4. Multiplicación de la genética previamente seleccionada.

### DEFINICIÓN DEL OBJETIVO DEL PROGRAMA.

El objetivo final de todo productor es el aumento de la rentabilidad de su explotación ganadera (Masgoret & Calafé, s.f.). Particularmente, los objetivos de selección reúnen todos aquellos aspectos en los que se desea influir desde el punto de vista genético para obtener mayores ganancias, ya sea a través del mejoramiento de características asociadas con la

productividad de los animales, su reproducción, conformación o calidad de productos derivados, entre otros (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Para definir los objetivos y criterios de un programa de mejora, es necesario identificar los factores que influyen positiva o negativamente sobre la rentabilidad de la empresa y, a partir de allí, elegir aquellos sobre los cuáles podemos influir a través de la genética. Dentro de las herramientas que permiten cuantificar el efecto que tiene la genética en la expresión de cualquier característica de interés, se encuentran los parámetros genéticos.

## CAPÍTULO 3. ANÁLISIS DE VARIANZA Y ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS

### MODELOS ESTADÍSTICOS

De acuerdo con Ruales et al. (2007), para un correcto análisis de datos, es necesario describir la variación que presenta la variable que se analiza en función de los factores que afectan dicha variable. A continuación, se realizará una descripción general de los modelos lineales, con base en los cuales se estiman los diferentes parámetros y efectos genéticos utilizados en los programas de mejoramiento genético animal.

#### Modelo lineal

El modelo lineal es un modelo estadístico que describe la variación de la característica bajo análisis en un conjunto de factores o efectos. Por ejemplo, si se tienen los pesajes de los animales en una empresa ganadera, se conoce el sexo de cada uno, su edad y el manejo (nutricional, sanitario, etc.) que tuvo, se puede conocer cuánta de la variación en los pesajes se atribuye a cada uno de estos factores, y a la posible interacción entre los mismos (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Como se había mencionado anteriormente, desde el punto de vista de la genética cuantitativa, los factores que afectan la expresión de cualquier característica se pueden clasificar en dos categorías: factores genéticos y no genéticos (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Los factores genéticos son aquellos referentes a la constitución genética de los individuos, es decir, si los individuos provienen de padres comunes

(hermanos completos), de un mismo padre (medios hermanos), si provienen de una misma composición genética (misma raza, línea, estirpe o especie), etc. (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Mientras que los no genéticos son aquellos factores relacionados con el entorno en donde se desempeñan los animales, los cuales se considera pueden afectar la expresión de la característica bajo estudio; algunos de estos factores son por ejemplo el sexo de los animales, la edad, la zona o región en donde se encuentren, la época de nacimiento, entre otros (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Cuando se va a realizar el análisis de datos, es de vital importancia conocer cuáles de estos factores genéticos y no genéticos deben tenerse en cuenta en el modelo, ya que aquellos factores que no se cuantifiquen o se tengan en cuenta, pueden incrementar el error de estimación o predicción, o su efecto puede confundirse con los descritos (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

El modelo lineal puede definirse de la siguiente manera:

$$y_{ijk\dots} = \mu + A_i + B_j + C_k + \dots + \varepsilon_{ijk\dots}$$

Donde,

$Y_{ijk\dots}$  = valor de la característica en cada uno de los valores (i,j,k...), de cada uno de los factores genéticos y no genéticos (A,B,C,...) que influyen en su expresión.

$\mu$  = promedio general de la característica (efecto común en todos los individuos).

$A_i$  = efecto del valor i en el factor A

$B_j$  = efecto del valor j en el factor B

$C_k$  = efecto del valor k en el factor C

$E_{ijk}$ ...= desviación aleatoria asociada a un individuo con respecto a los factores definidos en el modelo.

## ANÁLISIS DE VARIANZA

De acuerdo con Ruales et al. (2007), el análisis de varianza es una técnica estadística que permite dividir la variación de una característica en diferentes fuentes de variación, algunas de ellas medidas o controladas dentro del sistema productivo, y otras que no pueden ser controladas o medidas, propias de cualquier material biológico. En el análisis de varianza se deben tener en cuenta lo siguientes supuestos:

- Los datos a analizar deben ser aleatorios e independientes.
- Los datos deben provenir de una población con distribución normal, supuesto que se puede comprobar a través de una prueba Shapiro- Wilks.
- Los datos deben presentar variación homogénea (prueba de Levene), de acuerdo con las fuentes de variación.

Desde el punto de vista genético, el análisis de varianza se utiliza para separar la variación total entre observaciones en sus componentes genéticos y no genéticos. Los animales pueden agruparse de acuerdo con sus progenitores, de forma tal que la variación entre individuos se puede dividir en la variación entre diferentes grupos de reproductores (uno de ellos o ambos) y la variación dentro de cada uno de esos grupos. Esa división de la variación entre grupos y dentro de grupos es la base para la estimación de la heredabilidad de la característica bajo estudio, la cual se describirá más adelante. Aquí es importante considerar un supuesto adicional: la variación no genética es homogénea y se incluye en la variación dentro de grupos (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Desde el punto de vista estadístico, el modelo de análisis se puede expresar de la siguiente manera:

$$y_{ij} = \mu + G_i + \varepsilon_{ij}$$

Donde,

$Y_{ij}$  = valor de la característica en el individuo  $j$  ( $j=1,2,\dots,n_i$ ) del grupo genético  $G_i$  ( $i=1,2,\dots,g$ ), siendo  $n_i$  el número de individuos por grupo.

$\mu$  = promedio general de la característica.

$G_i$  = efecto del grupo genético  $i$ .

$\varepsilon_{ij}$  = desviación aleatoria asociada con el individuo  $j$  dentro del grupo  $i$ .

El análisis de varianza tendría entonces el siguiente esquema (Tabla 1).

*Tabla 1. Esquema general de un análisis de varianza para un modelo lineal.*

<b>Fuente de Variación</b>	<b>Grados de Libertad (GL)</b>	<b>Suma de Cuadrados (SC)</b>	<b>Cuadrado Medio (CM)</b>
Entre Grupos (EG)	$g - 1$	$S.C_{EG}$	$C.M_{EG}$
Dentro de Grupos (DG)	$\sum_i (n_i - 1)$	$S.C_{DG}$	$C.M_{DG}$
<b>TOTAL</b>	$\sum_i GL_{EG} + GL_{DG}$	$S.C_T$	

### **Ejemplo de estimación de un Análisis de Varianza**

En la Tabla 2 se presentan los pesos al destete de terneros Brahman provenientes de 5 padres (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

Tabla 2. Pesos al destete (Kg) en terneros de la raza Brahman.

<b>TORO A</b>	<b>TORO B</b>	<b>TORO C</b>	<b>TORO D</b>	<b>TORO E</b>
281	271	285	286	300
318	285	266	259	243
288	288	240	294	294
286	295	290	248	276
306	317		286	282
	253		272	324
	291		269	287
	252		289	252
			272	254
			284	
<b><math>\Sigma = 1479</math></b>	<b><math>\Sigma = 2252</math></b>	<b><math>\Sigma = 1081</math></b>	<b><math>\Sigma = 2579</math></b>	<b><math>\Sigma = 2512</math></b>

Para el análisis de estos datos, los pasos son los siguientes:

1. Estimar los Grados de Libertad:

❖ Grados de Libertad Entre Padres (EP):

$$GL_{EP} = \text{Numero de grupos (padres)} - 1$$

$$GL_{EP} = 5 - 1 = 4$$

❖ Grados de Libertad Totales (T):

$$GL_T = \text{Numero total de individuos} - 1$$

$$GL_T = 36 - 1 = 35$$

❖ Grados de Libertad Dentro de Padres (DP):

$$GL_{DP} = GL_T - GL_{EP}$$

$$GL_{DP} = 35 - 4 = 31$$

2. Estimar las sumas de cuadrados:

❖ Suma de Cuadrados Total ( $SC_T$ ):

$$SC_T = \left[ \sum_{ij} y_{ij}^2 \right] - \left[ \frac{(\sum_{ij} y_{ij})^2}{n_{ij}} \right]$$

$$SC_T = [(281)^2 + (318)^2 + \dots + (252)^2 + (254)^2] - \left[ \frac{(281+318+\dots+252+254)^2}{(5+8+4+10+9)} \right]$$

$$SC_T = [2839129] - \left[ \frac{(10083)^2}{36} \right]$$

$$SC_T = \mathbf{15048,75}$$

❖ Suma de Cuadrados Entre Padres ( $SC_{EP}$ ):

$$SC_{EP} = \sum_i \frac{y_i^2}{n_i} - \frac{(\sum_{ij} y_{ij})^2}{n_{ij}}$$

Donde,

$Y_i$  = total de cada grupo

$$SC_{EP} = \left[ \frac{(1479)^2}{5} + \frac{(2252)^2}{8} + \frac{(1081)^2}{4} + \frac{(2759)^2}{10} + \frac{(2512)^2}{9} \right] - \left[ \frac{(10083)^2}{36} \right]$$

$$SC_{EP} = \mathbf{1821,41}$$

❖ Suma de Cuadrados Dentro de Padres ( $SC_{DP}$ ):

$$SC_{DP} = SC_T - SC_{EP}$$

$$SC_{DP} = 15048,75 - 1821,41 = \mathbf{13227,34}$$

### 3. Estimar los Cuadrados Medios:

❖ Cuadrado Medio Entre Padres ( $CM_{EP}$ ):

$$CM_{EP} = SC_{EP} \div GL_{EP}$$

$$CM_{EP} = 1821,41 \div 4 = \mathbf{455,35}$$

❖ Cuadrado Medio Dentro de Padres ( $CM_{DP}$ ):

$$CM_{DP} = SC_{DP} \div GL_{DP}$$

$$CM_{DP} = 13227,34 \div 31 = \mathbf{426,69}$$

Con estas estimaciones, la tabla de Análisis de Varianza se construiría de la siguiente forma (Tabla 3):

*Tabla 3. Análisis de varianza para el peso al destete en terneros Brahman.*

<b>Fuente de Variación</b>	<b>Grados de Libertad</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrado Medio</b>
Entre padres	4	1821,41	455,35
Dentro de padres	31	13227,34	426,69
<b>TOTAL</b>	35	15048,75	

Resultados que serán empleados a continuación para el cálculo de los componentes de varianza, los cuales son requeridos para la estimación de los parámetros genéticos que se abordarán en el siguiente capítulo.

### COMPONENTES DE VARIANZA

Cuando se realiza el análisis de varianza de una característica, se busca obtener los componentes de varianza correspondientes a las diferentes

fuentes de variación, con base en los cuales se pueden obtener los diferentes parámetros genéticos (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

De acuerdo con el análisis de varianza descrito anteriormente, los cuadrados medios que se calculan pueden igualarse a unos Cuadrados Medios Esperados, que comprenden diferentes componentes de varianza, de tal manera que, al igualar los Cuadrados Medios Calculados en el análisis de varianza con los Cuadrados Medios Esperados, se pueden obtener los diferentes componentes de varianza. Es importante aclarar que a cada fuente de variación se le asocia un Cuadrado Medio Esperado, y para que el sistema de ecuaciones tenga solución única, se esperan tantos componentes de varianza como fuentes de variación haya en el análisis (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

En ese contexto, los componentes de varianza tendrían el siguiente esquema (Tabla 4):

*Tabla 4. Estructura del análisis de varianza incluyendo los cuadrados medios esperados.*

<b>Fuente de Variación</b>	<b>Grados de Libertad</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrado Medio</b>	<b>Cuadrado Medio Esperado</b>
Entre grupos (EG)	$g - 1$	S.C <sub>EG</sub>	C.M <sub>EG</sub>	$\delta_{DG}^2 + N_p * \delta_{EG}^2$
Dentro grupos (DG)	$\sum_i (n_i - 1)$	S.C <sub>DG</sub>	C.M <sub>DG</sub>	$\delta_{DG}^2$
TOTAL	$\sum_i GL_{EG} + GL_{DG}$	S.C <sub>T</sub>		

Donde,

$\delta_{EG}^2$  = componente de varianza genético (entre grupos).

$\delta_{DG}^2$  = componente de varianza de entorno (dentro de grupos).

$N_p$  = numero ponderado de observaciones por agrupamiento, el cual se obtiene mediante la siguiente formula:

$$N_p = \left(\frac{1}{g-1}\right) * \left[\sum_i n_i - \left(\frac{\sum_i n_i^2}{\sum_i n_i}\right)\right]$$

Donde,

$g$  = número de grupos.

$n_i$  = número total de datos analizados.

$n_i^2$  = número de individuos por grupo elevado al cuadrado.

Para el caso del ejemplo que se viene trabajando, este número ponderado sería:

$$N_p = \left(\frac{1}{4}\right) * \left[36 - \left(\frac{5^2 + 8^2 + 4^2 + 10^2 + 9^2}{36}\right)\right]$$

$$N_p = 7,01$$

En este contexto, la tabla de análisis de varianza sería (Tabla 5):

*Tabla 5. Análisis de varianza incluyendo los cuadrados medios esperados.*

Fuente de Variación	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrado Medio	Cuadrado Medio Esperado
Entre padres	4	1821.41	455.35	$\delta_{DP}^2 + 7,01 * \delta_{EP}^2$
Dentro de padres	31	13227.34	426.69	$\delta_{DP}^2$
<b>TOTAL</b>	<b>35</b>	<b>15048.75</b>		

Con los Cuadrados Medios (calculados y esperados) se pueden estimar los componentes de varianza, así:

$$455,35 = \delta_{DP}^2 + 7,01 * \delta_{EP}^2$$

$$426,69 = \delta_{DP}^2$$

Al resolver este sistema de ecuaciones, se obtienen las estimaciones de los componentes de varianza genético y de entorno:

$$\delta_{DP}^2 = 426,69$$

$$\delta_{EP}^2 = \frac{455,35 - 426,69}{7,01} = 4,09$$

Donde  $\delta_{DP}^2$  corresponde al componente de varianza Dentro de Padre que representa la variación asociada al entorno, y  $\delta_{EP}^2$  corresponde al componente de varianza Entre Padre que representa la variación de índole genético; información que será necesaria para la estimación de los parámetros genéticos como se indica a continuación.

## PARÁMETROS GENÉTICOS

De acuerdo con Ruales et al. (2007), la expresión de una característica en cualquier sistema de producción está determinada no solamente por el efecto de la genética de los animales, sino por el efecto de aquellos factores no genéticos (manejo, clima, ambiente, etc.) en los que se desempeñan estos animales. Si se desea implementar un programa de mejoramiento genético, se requiere conocer que tanta variación en la característica a mejorar se debe al componente genético, lo cual se logra a través de la estimación de los parámetros genéticos que son básicamente tres:

- Heredabilidad
- Repetibilidad
- Correlación genética

## Heredabilidad

El principal parámetro genético en un programa de mejoramiento es la heredabilidad, ya que ella determina la cantidad de variación en una característica que se debe a los genes (variación aditiva) (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Es importante recordar, que en términos estadísticos los valores que toma una característica se pueden explicar mediante el siguiente modelo:

$$Y = G + E$$

Donde Y representa el valor (fenotípico) de la característica, G es el efecto de la genética y E es el efecto del entorno donde se desempeña esta genética (factores no genéticos). A su vez, se había mencionado que el efecto genético está compuesto por el efecto aditivo y el no aditivo; por lo tanto, el modelo se puede expresar como (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

$$Y = A + NA + E$$

Donde A y NA hacen referencia a los efectos genéticos aditivos y no aditivos, respectivamente.

Desde el punto de vista de variación, el modelo se expresaría de la siguiente manera:

$$VF = VA + VNA + VE$$

Donde  $V_F$ ,  $V_A$ ,  $V_{NA}$  y  $V_E$  son las varianzas fenotípicas, aditivas, no aditivas y de entorno, respectivamente, de la característica bajo estudio (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

En este contexto, la heredabilidad se calcula como:

$$h^2 = \frac{V_A}{V_F} = \frac{V_A}{V_A + V_{NA} + V_E}$$

Esta es la heredabilidad en el sentido estricto, ya que para su cálculo se tiene en cuenta sólo la variación aditiva. En algunas ocasiones se trabaja con la heredabilidad en el sentido amplio, en la cual se tiene en cuenta toda la variación genética (aditiva más no aditiva).

De acuerdo con Ruales et al. (2007) los valores de heredabilidad varían entre 0 y 1, en donde los valores cercanos a 0 indican que el efecto de los genes es bajo o nulo; mientras que los valores cercanos a 1 indican que los genes tienen alta influencia en la expresión de la característica. Algunos autores categorizan la heredabilidad como baja (si es menor de 0.25), media o moderada (si está entre 0.25 y 0.50) o alta (mayor a 0.50).

Estos rangos facilitan el uso de este parámetro para direccionar los programas de mejoramiento genético, ya que valores bajos indican que el mejoramiento se debe realizar combinando genéticas diferentes (cruzamientos), y valores altos indican que la selección de los animales es la herramienta apropiada para mejorar la característica (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

La heredabilidad, medida como una relación de varianzas, tiene variaciones en la medida que varíen el numerador y/o el denominador. De tal manera que, si una característica está fuertemente influenciada por el entorno, la heredabilidad será baja, así se presente variación genética. Caso contrario, si los mismos animales estuvieran en un entorno con menor variación (entorno homogéneo), la heredabilidad sería mayor. Por lo tanto, se puede concluir que la heredabilidad es un concepto estadístico que varía de una población a otra, de una característica a otra, de un entorno a otro (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

### **Métodos de estimación**

La estimación de la heredabilidad se basa en el agrupamiento genético que se tiene de los individuos, ya que la variación de este agrupamiento permite estimar la variación genética aditiva, en particular, o genética en general; de tal manera que el tipo de agrupamiento permitirá estimar en forma insesgada o sesgada la heredabilidad (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

En la Tabla 6 se muestra la relación entre el componente de varianza del tipo de agrupamiento (medios hermanos, hermanos completos o tipo racial), y su respectiva contribución a la varianza aditiva ( $r$ ):

*Tabla 6. Contribución del tipo de agrupamiento genético a la varianza aditiva.*

<b>Componente</b>	<b>Varianza Aditiva</b>
Medios hermanos	1/4
Residual	3/4
<b>Componente</b>	<b>Varianza Aditiva</b>
Hermanos completos	1/2

Residual	1/2
<b>Componente</b>	<b>Varianza Aditiva</b>
Tipo racial	1
Residual	0

Recuperado de Ruales, Manrique & Cerón (2007).

### **Agrupamiento de medios hermanos**

Los medios hermanos son individuos que tienen un padre en común, el cual es apareado al azar con un conjunto de individuos del sexo opuesto, a razón de un hijo por cada apareamiento. El valor promedio genotípico del grupo de medios hermanos es, por lo tanto, la mitad del valor mejorante del padre común; de esta manera la varianza de medios hermanos será la cuarta parte de la varianza aditiva. Como el componente de varianza de medios hermanos estima solo la varianza aditiva, se dice que este tipo de agrupamiento es un estimador insesgado de la heredabilidad (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Para estimar la heredabilidad por el agrupamiento de medios hermanos, se debe emplear la siguiente fórmula:

$$h^2 = \frac{\left[\frac{1}{r}\right] * V_A}{V_F} = \frac{\left[\frac{1}{1/4}\right] * V_A}{V_F}$$

### **Ejemplo:**

En el apartado anterior, se desarrolló la metodología para estimar los componentes de varianza de padres ( $\delta_{EP}^2$ ) y dentro de padres ( $\delta_{DP}^2$ ), para el ejemplo de pesos al destete en terneros Brahman. Con base en ello, la heredabilidad estimada para el peso al destete (Kg) en este caso, sería (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

$$h^2 = \frac{\left[\frac{1}{r}\right] * V_A}{V_F} = \frac{4 * \delta_{EP}^2}{\delta_{EP}^2 + \delta_{DP}^2}$$

$$h^2 = \frac{4 * (4.09)}{4.09 + 426.69} = 0,04$$

En este caso la heredabilidad del peso al destete para esta población de animales es considerada baja.

### **Agrupamiento de hermanos completos**

El agrupamiento de hermanos completos se utiliza en aquellos apareamientos que generan más de un individuo. Este agrupamiento estima no solo la genética aditiva sino también la no aditiva por el hecho de compartir genes de ambos padres, a diferencia del agrupamiento anterior, en la que solo comparten genes de un solo padre. Como el componente de varianza de hermanos completos estima las varianzas aditiva y no aditiva, se dice que el agrupamiento de hermanos completos es un estimador sesgado de la heredabilidad (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

La heredabilidad estimada por el agrupamiento de hermanos completos se calcularía de la siguiente manera:

$$h^2 = \frac{\left[\frac{1}{r}\right] * V_A}{V_F} = \frac{\left[\frac{1}{1/2}\right] * V_A}{V_F}$$

### **Ejemplo:**

En el apartado anterior, se desarrolló la metodología para estimar los componentes de varianza de padres ( $\delta_{EP}^2$ ) y dentro de padres ( $\delta_{DP}^2$ ), para

el ejemplo de pesos al destete en terneros Brahman. Con base en ello, la heredabilidad estimada para el peso al destete (Kg) en este caso, sería (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

$$h^2 = \frac{\left[\frac{1}{r}\right] * V_A}{V_F} = \frac{2 * \delta_{EP}^2}{\delta_{EP}^2 + \delta_{DP}^2}$$

$$h^2 = \frac{2 * (4.09)}{4.09 + 426.69} = \mathbf{0,02}$$

La heredabilidad para esta característica en esta población de animales también es considerada baja, y adicionalmente sesgada, ya que contiene en su estimación parte (1/2) de la varianza genética no aditiva (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

## Aplicaciones

La heredabilidad es considerada como el parámetro más importante a tener en cuenta cuando se implementa cualquier tipo de programa de mejora genética, ya que mide la importancia relativa de las influencias genéticas y ambientales en un carácter cuantitativo específico (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

En otras palabras, la heredabilidad expresa la fiabilidad del valor fenotípico en cuanto a indicación del valor mejorante, o la correspondencia entre valores fenotípicos y valores mejorantes; por esta razón la heredabilidad figura en casi todas las fórmulas ligadas a los métodos de mejora, de manera que muchas decisiones sobre los procedimientos utilizados dependen, en la práctica, de su magnitud (Falconer & Mackay, 1996).

Es importante tener en cuenta que la heredabilidad no solo es una propiedad de la característica sino también de la población, así como de las condiciones ambientales en las que los individuos se desarrollan y de la forma en que se evalúa el fenotipo (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Como la heredabilidad es un cociente ( $VA/VF$ ), su valor puede variar alternando tanto el numerador como el denominador; de tal manera que al disminuir la varianza ambiental ( $VE$ ) por un mejor control de las condiciones del medio, se logrará que las diferencias observadas en dicha característica sean más heredables (Falconer & Mackay, 1996). De lo anterior se desprende que el valor de la heredabilidad de un carácter determinado se refiere a una población y unas condiciones ambientales concretas, y que los valores que pudieran calcularse en otras poblaciones o circunstancias serán más o menos parecidos, dependiendo del grado de semejanza de la estructura poblacional y de las características del medio ambiente (Falconer y Mackay, 1996).

Se han obtenido muchas estimaciones de las heredabilidades de un gran número de caracteres en poblaciones animales de las que se dan algunos ejemplos en la Tabla 7. No es fácil que la precisión de las estimas de heredabilidades sea alta y, en muchos casos, éstas vienen acompañadas de errores típicos bastante elevados; para un mismo carácter y organismo las distintas estimaciones muestran un amplio rango de variación que, en parte, puede ser el reflejo de diferencias reales entre las poblaciones consideradas, o entre las condiciones ambientales en que éstas se han estudiado. No obstante, las estimas de heredabilidad de una misma característica en distintas poblaciones suelen ser semejantes, mientras

entre poblaciones con diferentes características pueden ser grandes (Falconer & Mackay, 1996).

Además, existe una cierta relación entre la magnitud de la heredabilidad y la naturaleza del carácter, como puede deducirse de la Tabla 7 (Falconer & Mackay, 1996).

*Tabla 7. Valores probables de heredabilidad ( $h^2$ ) para algunos rasgos seleccionados. Recuperado de Falconer & Mackay (1996).*

<b>Rasgos</b>	<b>Rango de valores probables de <math>h^2</math></b>
<b>Bovinos</b>	
Producción de leche/lactancia	0.20 – 0.30
Producción de grasa/lactancia	0.20 – 0.30
Producción de proteína/lactancia	0.20 – 0.30
Porcentaje de grasa	0.50 – 0.60
Porcentaje de proteína	0.45 – 0.55
Intervalo entre partos	0.05 – 0.10
Servicios por concepción	0 – 0.05
Dificultad del parto	0.05 – 0.15
Peso al nacimiento	0.25 – 0.35
Peso al destete	0.30 – 0.40
Tasa de ganancia diaria de peso	0.40 – 0.50
Eficiencia alimenticia	0.35 – 0.45
Cáncer de ojo	0.20 – 0.40
Resistencia a mastitis	0.05 – 0.30
<b>Porcinos</b>	
Numero de lechones/camada	0.05 – 0.15
Peso de la camada al destete	0.10 – 0.20
Crecimiento diario después del destete	0.35 – 0.45
Eficiencia alimenticia	0.30 – 0.40
Espesor de la grasa del lomo	0.40 – 0.60
Área del lomo	0.40 – 0.60
<b>Ovinos</b>	

Peso del vellón grasoso	0.30 – 0.40
Peso del vellón limpio	0.30 – 0.40
Longitud de la fibra de lana	0.40 – 0.50
Corderos nacidos/oveja	0.10 – 0.20
Peso al nacimiento	0.10 – 0.30
Crecimiento diario después del destete	0.30 – 0.40
<b>Aves de corral</b>	
Madurez sexual	0.20 – 0.50
Peso corporal	0.30 – 0.70
Huevos por gallina en caseta	0.05 – 0.15
Peso del huevo	0.40 – 0.70
Eficiencia alimenticia (ponedoras)	0.40 – 0.70

En este contexto, Falconer & Mackay (1996) afirman que los caracteres con menores heredabilidades son los que están más estrechamente ligados a la eficacia biológica, mientras que aquellos cuyas heredabilidades son más elevadas pudieran considerarse de menor trascendencia, en términos biológicos, en cuanto determinantes de la eficacia.

### Repetibilidad

La repetibilidad se define como la correlación de diferentes registros para un carácter en particular, o como la expresión del mismo carácter en diferentes épocas de la vida productiva de un mismo individuo (Ossa, 2003).

La repetibilidad es un concepto estrechamente relacionado con la heredabilidad, y es de gran ayuda para las características que se expresan varias veces en el animal, tales como: peso al nacer, peso al destete y

producción de leche, entre otros. Es importante tener en cuenta que como la repetibilidad se refiere a los diferentes registros de una misma característica en un mismo animal, y por lo tanto no hay segregación o combinación independiente de los genes, las diferencias ambientales son las causantes de las diferencias en los registros (Ossa, 2003).

De acuerdo con Falconer & Mackay (1996), existen dos maneras por las que la repetición de un carácter puede proporcionar mediciones múltiples: por repetición temporal y por repetición espacial. La producción de leche y el número de crías por camada son ejemplos de caracteres repetidos en el tiempo; la producción de leche puede medirse en lactancias sucesivas y el número de hijos por camada en partos sucesivos, con lo que pueden obtenerse varias medidas en cada individuo. La varianza de la producción de leche por lactancia o del número de crías por camada, puede entonces partirse en un componente dentro de individuos, que mide las diferencias entre los valores del mismo individuo, y en un componente entre individuos que mide las diferencias permanentes entre los mismos.

El componente dentro de individuos es totalmente de origen ambiental, y es causado por diferencias temporales del ambiente entre las sucesivas estimaciones las cuales varían de época en época, como por ejemplo cambios de alimentación, enfermedad, etc. El componente entre individuos es parcialmente ambiental y parcialmente genético, y la parte ambiental está causada por circunstancias que afectan a los individuos permanentemente, como por ejemplo la pérdida de un cuarto de una vaca, lo cual afectará la producción de leche de la vaca en las siguientes lactancias; por lo tanto, el análisis permite separar y medir la varianza

debida a las circunstancias ambientales temporales (Falconer & Mackay, 1996).

Los caracteres repetidos en el espacio son principalmente estructurales o anatómicos y se presentan con más frecuencia en plantas que en animales; por ejemplo, las plantas que producen más de un fruto proporcionan más de una medida de cualquier carácter de éste, tales como su forma o contenido de semillas. La repetición espacial en animales se presenta principalmente en los caracteres que pueden medirse en ambos lados del cuerpo o en estructuras repetidas, como por ejemplo características esqueléticas o de la canal; para los caracteres repetidos espacialmente, la varianza dentro de individuos es, de nuevo, de origen completamente ambiental, pero a diferencia de los caracteres repetidos en el tiempo, representa la variación del “desarrollo” que surge de circunstancias localizadas que operan durante el mismo (Falconer & Mackay, 1996).

En términos de varianza, es posible expresar lo anterior de la siguiente manera (Ossa, 2003):

$$\delta_F^2 = \delta_G^2 + \delta_E^2$$

Donde,

$\delta_F^2$  = varianza fenotípica total.

$\delta_G^2$  = varianza genética.

$\delta_E^2$  = varianza del medio ambiente.

Y a su vez, la varianza del medio ambiente:

$$\delta_E^2 = \delta_{EP}^2 + \delta_{ET}^2$$

Donde,

$\delta^2_E$  = varianza del medio ambiente.

$\delta^2_{EP}$  = varianza del medio ambiente permanente.

$\delta^2_{ET}$  = varianza del medio ambiente temporal.

Sustituyendo en la primera ecuación, se obtiene:

$$\delta^2_F = \delta^2_G + \delta^2_{EP} + \delta^2_{ET}$$

La varianza entre los individuos será:

$$\delta^2_F = \delta^2_{EP} + \delta^2_G$$

La relación entre la varianza entre los individuos y la total, nos brinda la estimación de repetibilidad (r):

$$r = \frac{\delta^2_G + \delta^2_{EP}}{\delta^2_G + \delta^2_{EP} + \delta^2_{ET}}$$

Como se trata de un mismo carácter, el cual es medido en diferentes épocas de la vida del animal, es decir que el genotipo no cambia, entonces se podría resumir la fórmula de repetibilidad de la siguiente manera:

$$r = \frac{\delta^2_{EP}}{\delta^2_{EP} + \delta^2_{ET}}$$

### **Método de estimación**

El método de estimación de los componentes de varianza para la estimación de la repetibilidad, es similar al descrito para el modelo lineal.

## Ejemplo:

En un hato manejado bajo el sistema de producción de carne, seis vacas tomadas al azar destetaron en cinco lactancias sucesivas (corregidas por edad al destete, edad de la vaca y sexo del ternero); los pesos al destete de sus terneros se presentan en la Tabla 8 (Ossa, 2003):

*Tabla 8. Pesos al destete (Kg) en lactancias sucesivas. Recuperado de Ossa (2003).*

Vaca	1 <sup>a</sup> lactancia	2 <sup>a</sup> lactancia	3 <sup>a</sup> lactancia	4 <sup>a</sup> lactancia	5 <sup>a</sup> lactancia	Total
<b>A</b>	140	151	152	160	148	751
<b>B</b>	155	158	164	170	169	816
<b>C</b>	138	145	160	163	158	764
<b>D</b>	163	169	172	178	158	840
<b>E</b>	142	148	156	160	145	751
<b>F</b>	138	145	147	170	165	765

Para facilitar las estimaciones, se han calculado previamente algunos factores:

Número de vacas (N) = 6

Número total de observaciones (n) = 30

Sumatoria de cada dato elevado al cuadrado ( $\sum X^2$ ) = 735751

Sumatoria de todos los datos ( $\sum X$ ) = 4687

Para el análisis de estos datos, los pasos son los siguientes:

1. Estimar los Grados de Libertad:

❖ Grados de Libertad Entre Vacas:

$$G.L_{ENTRE VACAS} = \text{Numero de grupos (vacas)} - 1$$

$$G.L_{ENTRE VACAS} = 6 - 1 = 5$$

❖ Grados de Libertad Totales:

$$G.L_{TOTAL} = \text{Numero total de individuos} - 1$$

$$G.L_{TOTAL} = 30 - 1 = 29$$

❖ Grados de Libertad Dentro de Vacas (Dentro de Grupos):

$$G.L_{DENTRO DE VACAS} = G.L_{TOTALES} - G.L_{ENTRE VACAS}$$

$$G.L_{DENTRO DE VACAS} = 29 - 5 = 24$$

2. Estimar las sumas de cuadrados:

❖ Suma de Cuadrados Total:

$$S.C_{TOTAL} = \left[ \sum_{i,j} y_{ij}^2 \right] - \left[ \frac{(\sum_{i,j} y_{ij})^2}{n_{ij}} \right]$$

$$S.C_{TOTAL} = [735751] - \left[ \frac{(4687)^2}{30} \right]$$

$$S.C_{TOTAL} = 3485.37$$

❖ Suma de Cuadrados Entre Vacas (Entre Grupos):

$$S.C_{ENTRE VACAS} = \left[ \sum_i \frac{y_i^2}{n_i} \right] - \left[ \frac{(\sum_{i,j} y_{ij})^2}{n_{ij}} \right]$$

Donde,

$y_i$  = total de cada grupo

$$S.C_{\text{ENTRE VACAS}} = \left[ \frac{(751)^2 + (816)^2 + (764)^2 + (840)^2 + (751)^2 + (765)^2}{5} \right] - \left[ \frac{(4687)^2}{30} \right]$$

$$S.C_{\text{ENTRE VACAS}} = \mathbf{1410.17}$$

❖ Suma de Cuadrados Dentro de Vacas (Dentro de Grupos):

$$S.C_{\text{DENTRO DE VACAS}} = S.C_{\text{TOTAL}} - S.C_{\text{ENTRE VACAS}}$$

$$S.C_{\text{DENTRO DE VACAS}} = 3485.37 - 1410.17 = \mathbf{2075.2}$$

3. Estimar los Cuadrados Medios:

❖ Cuadrado Medio Entre Vacas (Entre grupos):

$$C.M_{\text{ENTRE VACAS}} = S.C_{\text{ENTRE VACAS}} \div G.L_{\text{ENTRE VACAS}}$$

$$C.M_{\text{ENTRE VACAS}} = 1410.17 \div 5 = \mathbf{282.03}$$

❖ Cuadrado Medio Dentro de Vacas (Dentro de Grupos):

$$C.M_{\text{DENTRO DE VACAS}} = S.C_{\text{DENTRO DE VACAS}} \div G.L_{\text{DENTRO DE VACAS}}$$

$$C.M_{\text{DENTRO DE VACAS}} = 2075.2 \div 24 = \mathbf{86.47}$$

Con estas estimaciones, se construiría la tabla de análisis de varianza se la siguiente manera (Tabla 9).

*Tabla 9. Análisis de varianza para pesos al destete (Kg) en lactancias sucesivas. Recuperado de Ossa (2003).*

Fuente de Variación	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrado Medio	Cuadrado Medio Esperado
Entre vacas	5	1410.17	282.03	$\delta_{ET}^2 + k \times \delta_{EP}^2$
Dentro de vacas	24	2075.2	86.47	$\delta_{ET}^2$
TOTAL	29	3485.37		

4. Estimar los Cuadrados Medios Esperados:

❖ Cuadrado Medio Esperado Dentro de Vacas (Dentro de Grupos):

$$\delta_{ET}^2 = 86.47$$

❖ Cuadrado Medio Esperado Entre Vacas (Entre Grupos):

$$\delta_{EP}^2 = \frac{CM \text{ entre vacas} - CM \text{ dentro de vacas}}{k}$$

$$\delta_{EP}^2 = \frac{282.03 - 86.47}{5} = 39.11$$

En este caso el factor k es igual a 5, ya que el número de medidas (lactancias) para cada vaca es igual. En el caso contrario, el coeficiente k (número de registros promedio por individuo) se obtiene a través de la siguiente fórmula:

$$k = \left[ \frac{1}{N-1} \right] * \left[ m - \frac{\sum x_i^2}{m} \right]$$

Donde,

N= número de individuos

m= número total de mediciones

5. Estimar la repetibilidad:

$$r = \frac{\delta_{EP}^2}{\delta_{EP}^2 + \delta_{ET}^2}$$

$$r = \frac{39.11}{39.11 + 86.47} = \mathbf{0.31}$$

Al igual que la heredabilidad, la repetibilidad de una característica determinada varía en una escala que va de 0 a 1 o de 0 a 100%, y se puede categorizar como baja (menor a 0.25), media o moderada (0.25 a 0.50) y alta (mayor de 0.50) (Ossa, 2003).

Se puede concluir entonces, que la repetibilidad del peso al destete en esta población de animales es media o moderada. Como este parámetro genético está asociado con la probabilidad de estimar la futura producción del animal, para entender mejor su valor estimado podemos tomar como ejemplo lo analizado anteriormente, en donde la media del peso al destete en la población es de 165 kg y una vaca que destete su ternero de 170 kg. Si se quiere determinar el peso al destete en su próximo parto, se deben realizar los siguientes cálculos (Ossa, 2003):

- ❖ La superioridad de la vaca frente al hato es:  $170 - 165 = 5$  kg
- ❖ Probable superioridad en el peso al destete en el siguiente parto (teniendo en cuenta que la  $r = 0.31$ ):

$$0.31 \times 5 = 1.5 \text{ kg}$$

- ❖ Probable peso al destete del próximo ternero de la vaca:

$$165 + 1.5 = 166.5 \text{ kg}$$

Otra forma de interpretar el coeficiente de repetibilidad es comparando el peso al destete de los terneros entre dos vacas diferentes dentro del mismo hato. Así, por ejemplo, si una vaca A destetó un ternero con 170 kg y una vaca B uno con 150 kg en sus primeros partos, es de esperarse una diferencia media en el siguiente parto de 6 kg (Ossa, 2003):

$$170 - 150 = 20 \text{ kg}$$

$$20 \text{ kg} \times 0.31 = 6 \text{ kg}$$

Es decir que la vaca A destetará en su próximo parto con un peso de 6 kg por encima de la vaca B.

## Aplicaciones

De acuerdo con Falconer & Mackay (1996), la repetibilidad difiere mucho según la naturaleza del carácter y también, por supuesto, según las propiedades genéticas de la población y las condiciones ambientales en las que viven los individuos. Las estimaciones de repetibilidad resumidas en la Tabla 10, brindan una idea del rango de valores que pueden encontrarse en algunos caracteres importantes en la producción animal:

*Tabla 10. Ejemplos de repetibilidad.*

Carácter	Repetibilidad	Fuente
<b>Bovinos</b>		
Peso al nacimiento	0.21	Martínez R. y col. (2006)
Peso al destete (ajustado a 270 días)	0.24	Martínez R. y col. (2006)
Peso ajustado a 480 días	0.17	Martínez R. y col. (2006)
Producción total de leche	0.29	Valle A. y col. (1980)
Producción total de grasa	0.30	Valle A. y col. (1980)
Intervalo entre partos	0.08	Galeano A. (2010)

<b>Porcinos</b>		
Lechones nacidos vivos	0.18	Galíndez R. y col (2011)
Peso de la camada al nacimiento	0.17	Galíndez R. y col (2011)

Además de predecir las producciones futuras de los animales, la estimación de la repetibilidad marca el límite de la heredabilidad para cualquier carácter en consideración, ya que la heredabilidad máxima puede ser igual al valor de la repetibilidad, pero nunca mayor que ésta (Ossa, 2003).

También brinda un indicador de cuántos registros deben obtenerse del individuo antes de ser eliminado, ya que si la repetibilidad es alta bastarán pocos registros para decidir si el animal es desechado o no; caso contrario ocurre cuando la repetibilidad es baja (Ossa, 2003).

### Correlaciones genéticas

En la mayoría de los sistemas productivos, el mejoramiento genético no se centra en una sola característica, sino en todas aquellas que el productor pueda cuantificar y que son de interés en su programa de mejoramiento. El conocimiento del grado de asociación que tengan estas características influirá en la respuesta obtenida en la (s) característica (s) a mejorar; peor aún, el mejoramiento de una puede reflejarse en el desmejoramiento de otra (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

El grado de asociación entre dos características se conoce como correlación. Desde el punto de vista genético, en mejoramiento se requiere conocer la correlación genética de las características, ya que ésta indica el grado de asociación genética que tengan las dos características; esto es de vital interés cuando se van a realizar procesos de selección, ya

que como se mencionó anteriormente, la mejora de un carácter puede desmejorar otro (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

La correlación genética se estima de la siguiente manera:

$$r_{Axy} = \frac{C_{Axy}}{\sqrt{V_{Ax} \times V_{Ay}}}$$

Donde,

$r_{Axy}$  = correlación genética aditiva entre dos características X y Y

$C_{Axy}$  = covarianza genética aditiva entre dos características X y Y

$V_{Ax}$  = varianza genética aditiva de X

$V_{Ay}$  = varianza genética aditiva de Y

De acuerdo con Ruales et al. (2007), el rango de valores de la correlación genética varía entre -1 y +1, en donde los valores negativos indican que el aumento en los valores de una característica está asociados a la disminución en los valores de la otra característica; mientras que los valores positivos indican que aumentos en una característica están asociados a aumentos en la otra. Si se toma el valor absoluto del rango de valores de la correlación genética, se nota una escala de 0 a 1 similar a los valores de la heredabilidad, por lo cual se puede hablar de correlaciones bajas (menores de 0.25), medias o moderadas (0.25 a 0.50) y altas (mayores a 0.50).

### **Ejemplo:**

Complementando el análisis presentado en los apartes anteriores, a continuación, se presenta el análisis de varianza y covarianza de los pesos al destete (PD) y peso al año (PA) de terneros Brahman provenientes de 5 padres (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

### Análisis de varianza peso al destete:

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios
Entre padres	4	1821.41	455.35
Dentro de padres	31	13227.34	426.69
<b>TOTAL</b>	<b>35</b>	<b>15048.75</b>	

### Análisis de varianza peso al año:

TORO A	TORO B	TORO C	TORO D	TORO E
286	331	305	386	450
323	345	286	359	393
293	348	260	394	444
291	355	310	348	426
311	377		386	432
	313		372	474
	351		369	437
	312		389	402
			372	404
			384	
<b><math>\Sigma = 1504</math></b>	<b><math>\Sigma = 1756</math></b>	<b><math>\Sigma = 1161</math></b>	<b><math>\Sigma = 1873</math></b>	<b><math>\Sigma = 2145</math></b>

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios
Entre padres	4	85143,2	21285,8
Dentro de padres	31	13227,3	426,7
<b>TOTAL</b>	<b>35</b>	<b>98370,6</b>	

❖ Componentes de varianza (cuadrados medios esperados):

$$\delta^2_{DP} = 426,7$$

$$\delta^2_{EP} = \frac{21285,8-426,7}{N_p} = \frac{21285,8-426,7}{7,01} = 2975,62$$

### Análisis de covarianza peso al destete- peso al año:

Para obtener el análisis de covarianza entre las dos características analizadas, es necesario estimar las sumas de productos y los productos medios de la siguiente manera:

TORO A			TORO B			TORO C			TORO D			TORO E		
PD	PA	Prod												
281	286	80366	271	331	89701	285	305	86925	286	386	110396	300	450	135000
318	323	102714	285	345	98325	266	286	76076	259	359	92981	243	393	95499
288	293	84384	288	348	100224	240	260	62400	294	394	115836	294	444	130536
286	291	83226	295	355	104725	290	310	89900	248	348	86304	276	426	117576
306	311	95166	317	377	119509				286	386	110396	282	432	121824
			253	313	79189				272	372	101184	324	474	153576
			291	351	102141				269	369	99261	287	437	125419
			252	312	78624				289	389	112421	252	402	101304
									272	372	101184	254	404	102616
									284	384	109056			
$\Sigma=1479$	$\Sigma=1504$	$\Sigma=445856$	$\Sigma=1456$	$\Sigma=1756$	$\Sigma=512484$	$\Sigma=1081$	$\Sigma=1161$	$\Sigma=315301$	$\Sigma=1373$	$\Sigma=1873$	$\Sigma=515913$	$\Sigma=1395$	$\Sigma=2145$	$\Sigma=600435$

❖ Estimar la suma de productos total:

$$SP_T = (\Sigma_{ij} X_{ij} Y_{ij}) - C_{XY}$$

$$C_{XY} = \frac{(1479 + 1456 + 1081 + 1373 + 1395)(1504 + 1756 + 1161 + 1873 + 2145)}{36}$$

$$C_{XY} = 1590282,67$$

$$SP_T = [(445856 + 512484 + 315301 + 515913 + 600435)] - 1590282,67$$

$$SP_T = 799706$$

❖ Estimar la suma de productos entre padres:

$$SP_{EP} = \left[ \frac{[(1479)(1504) + (1456)(1756) + (1081)(1161) + (1373)(1873) + (1395)(2145)]}{N_p} \right] - C_{XY}$$

$$SP_{EP} = \left[ \frac{[(1479)(1504) + (1456)(1756) + (1081)(1161) + (1373)(1873) + (1395)(2145)]}{7.01} \right] - 1590282,67$$

$$SP_{EP} = 64510,05$$

❖ Estimar la suma de productos dentro de padres:

$$SP_{DP} = SP_T - SP_{EP}$$

$$SP_{DP} = 799706 - 64510,05 = 735196$$

❖ Estimar los productos medios:

$$PM_{EP} = \frac{SP_{EP}}{Gl} = \frac{64510,05}{4} = 16128$$

$$PM_{DP} = \frac{SP_{DP}}{Gl} = \frac{735196}{31} = 23716$$

En resumen, tendremos el siguiente análisis de covarianza (Tabla 11).

*Tabla 11. Análisis de covarianza para características de peso al destete y peso al año en terneros Brahman.*

<b>Fuente de variación</b>	<b>Grados de libertad</b>	<b>Suma de productos</b>	<b>Productos medios</b>
Entre padres	4	64510,05	16128
Dentro de padres	31	735196	23716
<b>TOTAL</b>	35	799706	

- ❖ Con los productos medios calculados, es necesario estimar los componentes de covarianza respectivos (cuadrados medios esperados):

$$\delta^2_{DP} = 23716$$

$$\delta^2_{EP} = \frac{16128 - 23716}{N_p} = \frac{16128 - 23716}{7.01} = -1082,52416$$

Finalmente, podremos obtener el siguiente cuadro resumen:

<b>Característica</b>	<b>Componentes de varianza</b>	
	<b>EP</b>	<b>DP</b>
<b>PD</b>	455,35	426,69
<b>PA</b>	2975,62	426,69
<b>Covarianza</b>	-1082,52	23716,01

La estimación de la correlación genética entre el peso al destete y el peso al año para el caso de medios hermanos, sería entonces:

$$r_{PD,PA} = \frac{4C_{PD,PA}}{\sqrt{4\delta^2_{PD} * 4\delta^2_{PA}}}$$

$$r_{PD,PA} = \frac{4(-1082,52)}{\sqrt{4(455,35) * 4(2975,62)}} = -0.93$$

Para este caso, se concluye que la correlación genética aditiva entre el peso al destete y el peso al año es negativa y alta, lo cual permite inferir que al seleccionar una de las características la otra se verá disminuida.

### **Aplicaciones:**

De acuerdo con Ossa Saraz (2003), la correlación genética entre dos caracteres es explicada por dos fenómenos: la pleiotropía y el ligamiento. La pleiotropía se define como el proceso en que un gen puede afectar dos o más caracteres; el ligamiento puede definirse como la tendencia de los alelos que están cercanos entre sí, a heredarse juntos como un bloque (haplotipo). Esto se debe a que los quiasmas, estructuras de entrecruzamiento generadas durante la recombinación, se producen al azar a lo largo de un cromosoma; de este modo, a menor distancia entre dos loci, menor probabilidad de que se dé un quiasma y, por tanto, se generen variantes recombinantes.

La importancia de la correlación genética entre dos caracteres, desde el punto de vista del mejoramiento genético, es que si entre ellas existe una correlación alta y positiva, el énfasis en la selección deberá ser hecha apenas en una de ellas, reduciéndose el número de caracteres a seleccionar. Si los caracteres no muestran correlación genética, la selección de una de ellas no aumentará ni disminuirá el otro; mientras que, si los caracteres muestran una correlación negativa, la selección de

una de ellas reducirá al otro (Ossa, 2003). En la Tabla 12 se presentan las correlaciones genéticas estimadas para algunas características, y especies animales.

*Tabla 12. Correlaciones genéticas entre algunos rasgos seleccionados. Recuperado de Ossa (2003).*

<b>Rasgos</b>	<b>Rango de Valores Probables</b>
<b>Ganado</b>	
Producción de leche/porcentaje de grasa	-0.10 a -0.60
Producción de leche/porcentaje de proteína	-0.10 a -0.50
Porcentaje de grasa/porcentaje de proteína	0.50 a 0.60
Producción de leche/producción de grasa	0.60 a 0.90
Peso al nacimiento/peso al destete	0.20 a 0.40
Peso al nacimiento/peso al año de edad	0.20 a 0.40
Peso al nacimiento/peso a la madurez	0.30 a 0.50
Rendimiento de carne magra en canal/peso al año de edad	0.20 a 0.40
Rendimiento de carne magra en canal/grado de calidad de la canal	-0.10 a -0.20
<b>Cerdos</b>	
Peso al destete/tasa de ganancia después del destete	0.10 a 0.25
Tasa de ganancia/espesor de la grasa del lomo	-0.10 a 0.10
Eficiencia alimenticia/espesor de la grasa del lomo	0.25 a 0.35
Rendimiento en cortes magros/espesor de la grasa del lomo	-0.60 a -0.80
<b>Ovejas</b>	
Peso del vellón grasoso/peso del vellón limpio	0.65 a 0.75
Peso del vellón limpio/longitud de la fibra	0.30 a 0.40
<b>Aves de corral</b>	
Peso del huevo/peso corporal	0.25 a 0.50
Número de huevos/peso corporal	-0.20 a -0.60
Número de huevos/peso del huevo	-0.25 a -0.50

## CAPÍTULO 4. IDENTIFICACIÓN GENÉTICA DE ANIMALES

El punto crítico dentro de los programas de mejoramiento animal es la identificación genética de los individuos, ya que en la mayoría de los casos las decisiones se toman con base en registros físicos tomados directamente en campo, los cuales generalmente son resultado de la interacción entre los factores genéticos y de entorno de manera indeterminada y poco diferenciada. En este contexto, la estimación de valores genéticos es una gran ayuda en la toma de decisiones en cuanto a la forma de seleccionar los animales, no por fenotipo, sino a través de su probable valor genético, ya que permite enfocar el proceso en aquellos individuos con mayor mérito genético, y así masificar su uso de manera intensiva en los diferentes sistemas de producción (Manrique, s.f.).

De acuerdo con Martínez et al. (2012) , la estimación de valores genéticos se remonta a la aplicación de la metodología de los Mejores Predictores Lineales Insesgados (BLUP) desarrollada por Henderson (1973), la cual se basa en la implementación de modelos estadísticos en la evaluación genética de animales, y la generación de estrategias computacionales para que dichos modelos se implementaran en grandes conjuntos de

datos, como es el caso de las evaluaciones genéticas realizadas en la actualidad.

Es así como las asociaciones ganaderas de diferentes países del mundo realizan evaluaciones genéticas de forma periódica (una vez al año en el caso de asociaciones de productores de ganado de carne, y cuatro veces en el caso de leche), utilizando los registros de campo provenientes de rebaños adscritos a programas de mejoramiento genético (como el DHIA y BIF en Estados Unidos) y los registros de tipo y pedigrí suministrados por las respectivas asociaciones. En Estados Unidos, evaluaciones para leche, grasa y proteína se han realizado desde el año 1983 para el caso de machos, y para las hembras desde 1984; desde 1987 se ha venido utilizando el modelo animal, y desde 1995 un modelo animal multicarácter (Manrique, s.f.).

El modelo de evaluación genética que actualmente se viene implementando en los sistemas productivos pecuarios, se basa en el modelo mixto que puede representarse de la siguiente manera (Manrique, s.f.):

**Registro= factores genéticos + factores no genéticos+ residual**

De manera que, el registro representa aquellos caracteres de importancia que son el objetivo del programa de mejora genética (peso al nacer, peso al destete, ganancia de peso, producción de leche, intervalo entre parto, etc.) (Manrique, s.f.).

Los factores genéticos se diferencian entre factores de grupos raciales, (tanto de machos como de hembras, y las interacciones de estos grupos) y factores individuales; los primeros se consideran fijos y los últimos aleatorios, ya que representan una muestra de la expresión de los “genes” de los individuos. Entre los efectos genéticos se pueden mencionar: el efecto del animal, del padre, de la madre, del abuelo materno, etc., los cuales se consideran efectos genéticos aditivos; mientras que como efectos genéticos no aditivos se tienen las interacciones de padres, o interacciones de padres con grupos raciales (Manrique, s.f.).

Por otra parte, los efectos no genéticos tienen en cuenta todos aquellos factores que afectan la expresión de esos registros como: efectos de año, sexo del animal, manejo de los animales (nutricional, reproductivo, sanitario, etc.); de manera que estos efectos se consideran fijos en el modelo. Dependiendo de la reglamentación establecida en cada país, la definición de los efectos a incluir en el modelo varía (Manrique, s.f.).

Finalmente, todos aquellos factores cuyos efectos no pueden ser controlados o medidos dentro del sistema, se tienen como efecto residual dentro de la evaluación. Esto afectará la confiabilidad con que se obtienen las predicciones genéticas; de aquí la importancia de tener información confiable y válida para llevar a cabo estas evaluaciones (Manrique, s.f.).

## PREDICCIONES GENÉTICAS

De acuerdo con Manrique Perdomo (s.f.), los resultados de estas evaluaciones se conocen como predicciones genéticas, las cuales se reportan como Diferencias Esperadas de Progenie (DEP) en el caso de

ganado de carne, o Habilidades de Trasmisión Predicha (HTP) en el caso de ganado de leche.

Una DEP o HTP corresponde a la mitad del valor de mejoramiento o valor genético (VG) de un individuo, indica el mérito genético que un animal transmite a su descendencia, y se presentan como diferencias con respecto a una base genética estandarizada. Por ejemplo, si un reproductor "A" tiene una HTP de +3 en grasa y un reproductor "B" tiene una HTP de -2 en grasa, entonces las progenies del reproductor "A" estarían mejorando la producción de grasa en +5 comparadas con las progenies del reproductor "B", si estos dos reproductores se utilizaran en los mismos rebaños y fueran a cruzarse con hembras de condiciones (genética, estado productivo, etc.) similares. Esta base genética puede ser fija (el promedio de las predicciones de los animales de un año específico) o variable (animales de un rango de años), por lo que se debe prestar especial atención a la lectura e interpretación de los resultados de estas evaluaciones (Manrique, s.f.).

Es importante resaltar que los resultados de las evaluaciones genéticas son solo una de las herramientas que el productor puede utilizar para mejorar las características de interés en su sistema productivo, por lo que es fundamental que el establecimiento de los objetivos del programa se realice de la manera más clara y acertada posible, con el fin de poder decidir cuál o cuáles serían los reproductores adecuados para llevar a cabo estos propósitos.

## CAPÍTULO 5. SELECCIÓN DE REPRODUCTORES

Cuando se inicia un programa de selección es importante fijar una meta u objetivo de mejoramiento genético, el cual implica incrementar la productividad animal. Una forma de hacerlo es a través de la mejora del medio ambiente, que afecta de manera rápida y directa sobre la producción animal. Otra forma de incrementar la producción es a través de la mejora genética; aunque éste segundo método permite incrementar la productividad, pero de manera muy lenta, se logra mantener y acumular la ganancia en el tiempo sin necesidad de hacer mayores gastos (Cardellino & Rovira, 1987).

### EFFECTOS DE LA SELECCIÓN

De acuerdo con Ruales et al. (2007) toda mejora que se obtenga en cualquier sistema de producción con los animales disponibles se debe a la selección que se hace de ese recurso animal, siendo una de las herramientas fundamentales del mejoramiento. Sin embargo, la selección de individuos genéticamente superiores o portadores de mejores combinaciones genéticas puede generar la pérdida de adaptación de los individuos. En la medida que la selección cambia el perfil genético de los animales hacia aquellos que generen las mejores producciones, esto genera una pérdida de combinaciones genéticas

asociadas a resistencia y tolerancia al entorno; por lo que se hace fundamental la selección de animales mejorantes en el entorno en el que se van a desempeñar.

Las siguientes son algunas consideraciones generales para tener en cuenta en el proceso de selección (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

- La selección es un proceso de mejoramiento genético, no un sistema de apareamiento.
- La selección no genera nuevos genes.
- Los cambios genéticos generados por la selección son permanentes, a menos que se genere una selección contraria.
- La selección no fija la heterocigosis.
- La selección ejerce poco efecto sobre el aumento de la homocigosis.
- Se requieren muchas generaciones para aumentar la frecuencia de genes que son “escasos” en la población.

## RESPUESTA A LA SELECCIÓN

Para conocer el efecto que tiene la selección en una determinada población, se requiere calcular el desempeño de los animales provenientes de los reproductores seleccionados para conocer cómo cambia el promedio de la característica a mejorar. La respuesta a la selección se define entonces como la diferencia entre el promedio de la generación de los animales mejorados, y la generación de los progenitores. Esto se conoce como “progreso genético”, “mejora genética” o “respuesta” a un proceso de selección (Figura 5) (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

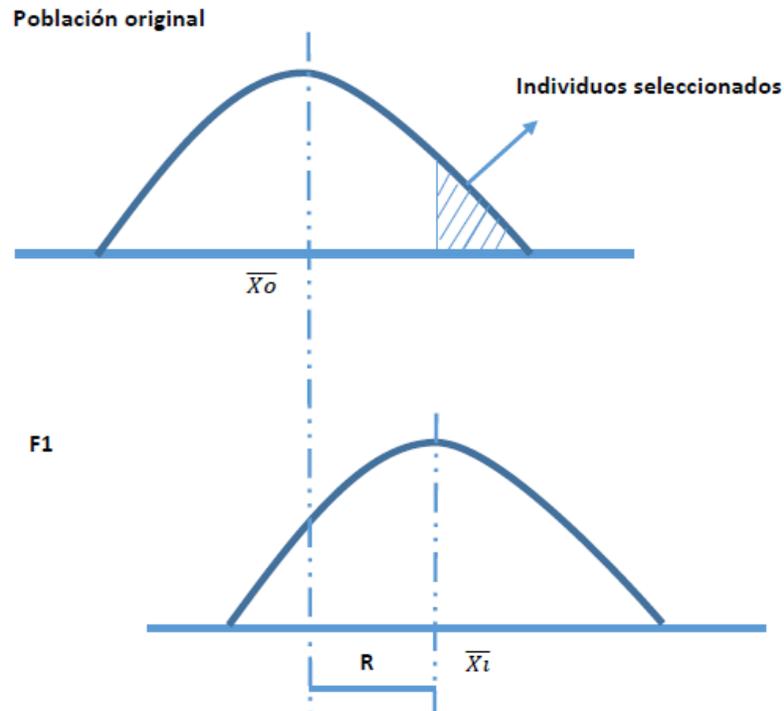


Figura 5. Representación gráfica del concepto de respuesta a la selección. Recuperado de Ruales, Manrique & Cerón (2007).

De acuerdo con Ruales et al. (2007) desde el punto de vista del mejoramiento, para poder estimar la respuesta a la selección, se debe tener en cuenta el efecto que tiene la genética en la expresión de la característica través de la estimación de la heredabilidad, ya que se pueden tener los mejores reproductores para una característica, pero si el efecto de esa genética mejorante no se transmite no habrá mejora.

En este contexto, la fórmula para estimar la respuesta a la selección se puede expresar de la siguiente manera:

$$R = h^2 * S$$

Donde,

R= respuesta a la selección (progreso genético, mejora genética)

$h^2$ = heredabilidad de la característica a mejorar

S= diferencial de selección

Por su parte el diferencial de selección (S) cuantifica el efecto de los animales seleccionados, el cual se estima como la diferencia entre el promedio de los individuos seleccionados y el promedio de la población. Este diferencial se puede predecir con anterioridad si se dan dos condiciones: los valores fenotípicos de la característica a mejorar se distribuyen normalmente, y los individuos se escogen estrictamente en orden de mérito por su valor fenotípico. Bajo estas condiciones, (S) depende solamente de la proporción de la población incluida en el grupo seleccionado (i) o intensidad de selección, y de la desviación estándar fenotípica de la característica ( $\delta_F$ ) (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

$$\frac{S}{\delta_F} = i$$

La ventaja de trabajar con la intensidad de selección (i) es que permite trabajar con proporción o porcentaje de animales a seleccionar, lo que evita tener que calcular el promedio de los individuos seleccionados. Además, en la mayoría de los sistemas de producción, durante el proceso de planeación de inventario de animales, se trabaja con porcentajes. En la Tabla 13 se presentan los valores de intensidad de selección (i) de acuerdo con la proporción o fracción de animales a seleccionar (p) (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Tabla 13. Valores de intensidad de selección según la fracción de animales a seleccionar. Recuperado de Ruales, Manrique, & Cerón (2007).

<b><i>p</i></b>	<b><i>I</i></b>	<b><i>p</i></b>	<b><i>i</i></b>
0.001 (0.1%)	3.37	0.10 (10%)	1.76
0.005 (0.5%)	2.89	0.15 (15%)	1.55
0.01 (1%)	2.67	0.20 (20%)	1.40
0.02 (2%)	2.42	0.25 (25%)	1.27
0.03 (3%)	2.27	0.30 (30%)	1.16
0.04 (4%)	2.15	0.40 (40%)	0.97
0.05 (5%)	2.06	0.50 (50%)	0.80
0.06 (6%)	1.99	0.60 (60%)	0.64
0.07 (7%)	1.92	0.70 (70%)	0.50
0.08 (8%)	1.86	0.80 (80%)	0.35
0.09 (9%)	1.80	0.90 (90%)	0.20

La intensidad de selección (*i*) no es igual en machos y en hembras, ya que algunas características, por ejemplo, se miden en un solo sexo, de tal manera que la selección se aplica a uno solo de ellos. Si la intensidad de selección es diferente en ambos sexos, el valor de (*i*) usando en la fórmula es el promedio de las dos intensidades:

$$i = \frac{1}{2} * (i_M + i_H)$$

Donde,

$i_M$  e  $i_H$  son las intensidades en machos y hembras.

O se puede obtener la respuesta a la selección para cada sexo por

separado, y se reporta el promedio entre las dos (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

### Intervalo generacional

Tal como se definió anteriormente, el progreso genético indica la superioridad que expresa la siguiente generación con respecto a sus progenitores, por lo tanto, solo hasta que estas progenies expresen su potencial se podrá saber que progreso se obtuvo, por lo cual el mejorador y, particularmente el productor, deberá esperar una generación para conocer los resultados. Esto implica que la respuesta a la selección depende del intervalo generacional, que se conoce de manera convencional como la edad promedio de los progenitores cuando nacen sus hijos (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

En la Tabla 14 se presentan los promedios de intervalo generacional para diferentes tipos de ganado.

*Tabla 14. Promedios de intervalo generacional en algunas especies animales (años).*

Tipo de ganado	Machos		Hembras
	Selección masiva	Pruebas de progenie	
Bovinos carne	3.0	4.0	4.5
Bovinos leche	3.0	6.0	4.5
Ovinos	2.0	3.0	4.0
Cerdos	1.5	2.0	1.5

Recuperado de Ruales, Manrique, & Cerón (2007).

### Mejoramiento de la respuesta

De acuerdo con Ruales et al. (2007) las formas en las cuales se puede mejorar la respuesta a un proceso de selección se pueden deducir de los componentes en la fórmula para estimar la respuesta (R):

$$R = h^2 * i * \delta_F$$

La desviación estándar fenotípica simplemente especifica las unidades de medición; y la heredabilidad se puede incrementar reduciendo la variación de entorno que afecta la característica a mejorar. De manera que incrementar la intensidad de selección (i) parece ser la mejor forma de aumentar la respuesta, pero hay dos factores que lo limitan; primero, la tasa reproductiva, ya que la proporción seleccionada nunca puede ser menor que la proporción de reemplazo requerida (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Para el caso de los machos esto parece no ser limitante por el uso extensivo (a través de inseminación artificial) que puede hacerse del reproductor seleccionado; y con los avances en biotecnología reproductiva (superovulación, transferencia embrionaria, etc.) se puede obviar este problema en las hembras. El segundo factor limitante es la consecuencia del tamaño poblacional y la consanguinidad; ya que esta última reduce la mejora genética, por lo que el número de padres a utilizar debe ser lo suficientemente grande para mantener la depresión por consanguinidad a un nivel bajo con respecto a la ganancia por selección (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Otro aspecto para tener en cuenta es el intervalo generacional; a mayor intervalo generacional, menor respuesta por unidad de tiempo. Disminuir el intervalo generacional implica mantener los reproductores un menor

número de años, lo que genera menor número de progenies de los seleccionados y mayor necesidad de animales de reemplazo; el problema es encontrar la edad óptima para el descarte de los padres, lo cual se logra solamente con el seguimiento y evaluación del desempeño de las progenies, lo que se conoce como optimización genética (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

## MÉTODOS DE SELECCIÓN

Cuando se va a realizar la selección de los individuos en cualquier sistema de producción, existen diferentes fuentes de información que se pueden tener en cuenta. Una de esas fuentes es considerar una sola característica a seleccionar, o un grupo de características; otra es la información que cada individuo genera para cada característica a seleccionar o la que genera un grupo de individuos, en donde el tipo de agrupamiento representa la relación genética que existe entre ellos. En algunas características (Ej: producción de leche), los valores de los parientes de los individuos a seleccionar son la única fuente de información disponible (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

A continuación, se presentarán los métodos para realizar selección de reproductores tanto para una sola característica, como para múltiples características de forma simultánea.

### Métodos de selección para una sola característica

#### **1. Selección individual**

La selección individual (o masal, como se conoce en algunos sistemas

productivos) se basa únicamente en el valor que cada individuo genera. De acuerdo con Ruales et al. (2007), este método es el más sencillo de aplicar, y en algunas ocasiones el que genera la respuesta más rápida. Para realizar la selección de individuos a través de éste método, simplemente se ordenan de mayor a menor o viceversa según la característica objetivo, y se selecciona la proporción deseada.

La respuesta a la selección obtenida a través de éste método, se estima a partir de la siguiente fórmula (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

$$R = h^2 * i * \delta_F$$

Donde,

$H^2$ = heredabilidad de la característica a seleccionar

$i$ = intensidad de selección

$\delta_F$ = desviación estándar fenotípica de la característica a seleccionar

### **Ejemplo:**

En una empresa ganadera se tienen los pesos al destete de terneros, de los cuales se obtuvo la siguiente información (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

	<b>Machos</b>	<b>Hembras</b>
Total individuos	433	530
Peso promedio (Kg)	240	210
Desviación estándar (Kg)	20	18
Heredabilidad peso al destete	0,63	

Si con base en estos pesajes, el empresario desea seleccionar el 1% de los machos y el 20% de las hembras, la respuesta a este proceso de selección sería:

$i_M = 2,67$  (que corresponde al 1% seleccionado)

$i_H = 1,40$  (que corresponde al 20% seleccionado)

$R_M = 0,63 * 2,67 * 20 = 33,64$

$R_H = 0,63 * 1,40 * 18 = 15,88$

Donde,

$i_M$  = intensidad de selección para machos

$i_H$  = intensidad de selección para hembras

$R_M$  = respuesta a la selección para machos

$R_H$  = respuesta a la selección para hembras

Teniendo en cuenta que se calculó una respuesta a la selección para cada grupo (machos y hembras), es necesario estimar la respuesta a la selección promedio:

$$R = \frac{1}{2} (33,64 + 15,88) = 24,76$$

Por lo tanto, se puede concluir que, en la siguiente generación este empresario esperaría una mejora en el peso al destete de 24, 76 Kg.

## 2. Selección grupal

Si se conoce cierto tipo de agrupamiento genético de los individuos a seleccionar (porque provienen de un mismo padre, de ambos padres, de

una misma raza, estirpe, línea, etc.), se puede hacer uso de éste agrupamiento para seleccionarlos, con el fin de obtener una mejor respuesta a la selección. Esta metodología se recomienda cuando la característica es de baja heredabilidad, aunque tiene la desventaja que al seleccionar el o los mejores grupos, se pueden eliminar ciertos grupos genéticos causando lo que algunos mejoradores llaman “deterioro genético” de una población (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

De acuerdo con Ruales et al., (2007), para la selección de los individuos a través de éste método, se deben seguir los siguientes pasos:

- Agrupar los animales de acuerdo con el criterio de agrupamiento disponible (de un mismo padre, de ambos padres, de una misma raza, línea, etc.).
- Obtener el promedio de la característica en cada grupo.
- Con base en el promedio, ordenar los agrupamientos de mayor a menor o viceversa.
- Escoger el mejor grupo y verificar si el número de individuos de este grupo coincide con la proporción a seleccionar. Si el número es mayor, seleccionar la proporción de individuos deseados de los mejores de ese grupo; si el número es menor, repetir este procedimiento con el segundo mejor grupo y así sucesivamente hasta completar la proporción a seleccionar. Este último paso garantiza que el número de animales a seleccionar sea el mismo sin importar la metodología.

La respuesta a la selección obtenida a través de éste método, en términos de la respuesta individual, sería igual a (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

$$R_G = [h^2 * i * \delta_F] * \left[ \frac{1 + (n - 1) * r}{\sqrt{n * (1 + (n - 1) * t)}} \right]$$

De acuerdo con Ruales et al., (2007), la ventaja de expresar la respuesta de este método en función de la respuesta individual es para facilitar su comparación, y así poder determinar la eficiencia de la selección grupal ( $E_G$ ) con respecto a la individual de la siguiente manera:

$$E_G = \frac{1 + (n - 1) * r}{\sqrt{n * (1 + (n - 1) * t)}}$$

Donde,

$r$ = es la contribución del tipo de agrupamiento en la estimación de la varianza aditiva.

$t$ = es la correlación intraclase; y se determina mediante los componentes de varianza (cuadrados medios esperados), a través de la siguiente fórmula:

$$t = \frac{\delta_{EG}^2}{\delta_{DG}^2 + \delta_{EG}^2}$$

$n$ = es el número de individuos por agrupamiento; si éste número varía en cada grupo, se utiliza el número ponderado ( $N_p$ ).

Esta eficiencia puede presentar tres tipos de valores: mayor a 1, igual a 1 o menor que 1. Si es mayor que 1, la selección grupal da una mayor respuesta que la individual; si es igual a 1, ambos métodos dan la misma respuesta; y si es menor a 1, la selección grupal da menor que la respuesta individual (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

### Ejemplo:

En la siguiente tabla se presentan los pesos al destete de terneros Brahman provenientes de 5 padres (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

<b>TORO A</b>	<b>TORO B</b>	<b>TORO C</b>	<b>TORO D</b>	<b>TORO E</b>
281	271	285	286	300
318	285	266	259	243
288	288	240	294	294
286	295	290	248	276
306	317		286	282
	253		272	324
	291		269	287
	252		289	252
			272	254
			284	

Si se desea seleccionar por este agrupamiento el 19% del terneraje (7 terneros), el procedimiento sería:

- Agrupar los animales por padre (tal y como aparece en la tabla).
- Obtener el promedio de la característica en cada grupo:

	<b>TORO A</b>	<b>TORO B</b>	<b>TORO C</b>	<b>TORO D</b>	<b>TORO E</b>
Promedio Peso (Kg)	295,80	281,50	270,25	275,9	279,11

- Con base en el promedio, el Toro A da los mayores pesajes al destete en su progenie, seguido del Toro B.
- A través del método de selección grupal se seleccionarían todas las progenes del Toro A (5), y como faltarían 2 terneros para completar la proporción a seleccionar, éstos se obtendrían de las dos mejores progenes del Toro B (terneros 4 y 5) resaltados en color verde.

Para determinar si a través de éste método es posible obtener una mejor respuesta a la selección en comparación con el método individual, se requiere estimar la eficiencia a la selección mediante de la siguiente fórmula:

$$E_G = \frac{1 + (n - 1) * r}{\sqrt{n * (1 + (n - 1) * t)}}$$

$$N_p = 7,01$$

$r = 1/4$  (porque se agrupó por padre)

$$t = \frac{\delta_{EG}^2}{\delta_{DG}^2 + \delta_{EG}^2} = \frac{4,09}{430,78} = 0,01$$

Reemplazando:

$$E_G = \frac{1 + (7,01 - 1) * 0,25}{\sqrt{7,01 * (1 + (7,01 - 1) * 0,01)}} = 0,92$$

En este caso, se puede concluir que no es eficiente realizar la selección a través de éste método, ya que la respuesta obtenida solo es el 92% de la respuesta obtenida mediante la selección individual (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Adicionalmente, es importante calcular la respuesta a la selección obtenida a través de éste método en términos de la respuesta individual:

$$R_G = [h^2 * i * \delta_F] * [0,92]$$

### 3. Selección dentro de grupo

Cuando se tiene cierto agrupamiento genético de los individuos y la variación dentro de los grupos es grande, se recomienda hacer selección dentro de grupos; de manera que este método eliminaría este componente no genético sobre el que opera la selección. Además, éste método garantiza que los diferentes grupos genéticos tengan representación en los individuos seleccionados, a diferencia del método grupal que elimina grupos (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Por ésta razón, en algunos programas de mejoramiento genético se prefiere éste método, ya que garantiza la representación de los diferentes grupos genéticos presentes lo que mantiene la variabilidad genética en la población. Sin embargo, al garantizar la representación de cada agrupamiento en la selección de los individuos a través de éste método, es posible no tener en cuenta el desempeño de ciertos individuos sobresalientes en otros grupos (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Para la selección de los individuos con éste método se deben seguir los siguientes pasos:

- Agrupar los animales de acuerdo al criterio de agrupamiento disponible (de un mismo padre, de ambos padres, de una misma raza, línea, etc.).
- Escoger de cada grupo el mejor individuo, y verificar si el número de

individuos seleccionado coincide con la proporción a seleccionar. Si el número es mayor, seleccionar solo la proporción de individuos mejorantes; pero si el número es menor, se debe repetir el procedimiento con el segundo mejor individuo de cada grupo y así sucesivamente hasta completar la proporción a seleccionar. Este último paso garantiza que el número de animales a seleccionar sea el mismo, sin importar la metodología.

De acuerdo con Ruales et al., (2007), la respuesta obtenida a través de éste método en términos de la respuesta individual, se estima a través de la siguiente fórmula:

$$R_{DG} = [h^2 * i * \delta_F] * \left[ (1 - r) * \left[ \sqrt{\frac{n - 1}{n * (1 - t)}} \right] \right]$$

De manera que la eficiencia de la selección del método dentro de grupo con respecto al método individual será igual a:

$$E_{DG} = (1 - r) * \left[ \sqrt{\frac{n - 1}{n * (1 - t)}} \right]$$

Si esta eficiencia es mayor que 1, la selección dentro de grupo da mayor respuesta que la individual; si es igual a 1, ambos métodos dan la misma respuesta, y si es menor a 1, la selección dentro de grupo da menor respuesta que la individual. Este mismo criterio de eficiencia puede cuantificarse con respecto a la selección grupal.

**Ejemplo:**

En el ejemplo anterior se presentó el agrupamiento de terneros por padre y se desea seleccionar el 19% del terneraje (7 terneros). Para realizar una selección dentro de grupo, el procedimiento sería (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

- Seleccionar el mejor ternero de cada grupo (el segundo del Toro A, el quinto del Toro B, el último del Toro C, el tercero del Toro D y el sexto del Toro E), resaltados en color verde.
- Como faltan dos terneros para completar la proporción a seleccionar, éstos se obtienen de los grupos que dieron los mejores promedios (el último del Toro A y el cuarto del Toro B), resaltados en color verde.

<b>TORO A</b>	<b>TORO B</b>	<b>TORO C</b>	<b>TORO D</b>	<b>TORO E</b>
281	271	285	286	300
<b>318</b>	285	266	259	243
288	288	240	<b>294</b>	294
286	<b>295</b>	<b>290</b>	248	276
<b>306</b>	<b>317</b>		286	282
	253		272	<b>324</b>
	291		269	287
	252		289	252
			272	254
			284	

La selección de los terneros por éste método no concuerda con la

selección individual, ni tampoco con la grupal; motivo por el cual se requiere cuantificar la eficiencia de la selección dentro de grupo con respecto a la selección individual, a menos que se tengan otros criterios para preferir éste método (Ej: preservación de grupos genéticos):

$$E_{DG} = (1 - 0,25) * \left[ \sqrt{\frac{7,01 - 1}{7,01 * (1 - 0,01)}} \right] = 0,70$$

En este caso, con la selección dentro de grupo se obtendría una respuesta que solo representa el 70% de la respuesta obtenida mediante el método individual.

Finalmente, es importante calcular la respuesta a la selección obtenida a través de este método en términos de la respuesta individual:

$$R_G = [h^2 * i * \delta_F] * [0,70]$$

#### **4. Selección combinada**

Como se mencionó en los métodos grupal y dentro de grupo, cada uno de ellos tienen desventajas que hacen que la selección de los individuos se vea desfavorecida. Para evitar éstas inconsistencias, se planteó la posibilidad de combinar ambos métodos en lo que se conoce como selección combinada, buscando seleccionar “los mejores individuos de los mejores grupos”. Desde este punto de vista, la selección combinada es mejor que las otras dos selecciones; de manera que se puede afirmar que la selección combinada puede ser más eficiente o igual que la individual, pero no menos eficiente (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

La respuesta a la selección obtenida a través de éste método en términos de la respuesta individual, se puede estimar a través de la siguiente fórmula:

$$R_C = [h^2 * i * \delta_F] * \left[ \sqrt{1 + \left[ \frac{(r-t)^2}{(1-t)} * \frac{(n-1)}{1 + (n-1) * t} \right]} \right]$$

De manera que, la eficiencia de la selección combinada con respecto a la individual será igual a:

$$E_C = \sqrt{1 + \left[ \frac{(r-t)^2}{(1-t)} * \frac{(n-1)}{1 + (n-1) * t} \right]}$$

Para realizar la selección de individuos a través de éste método, se hace necesario crear el índice de mérito (IM) que combina la información del grupo y dentro de grupo (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

$$IM = \left[ \left( \frac{1-r}{1-t} \right) * (y - \bar{y}_i) \right] + \left[ \left( \frac{1 + (n_i - 1) * r}{1 + (n_i - 1) * t} \right) * (\bar{y}_i - \bar{y}) \right]$$

Donde,

$y$  = es el valor de la característica a seleccionar en cada individuo

$\bar{y}_i$  = es el promedio del grupo al que pertenece el individuo

$\bar{y}$  = es el promedio general de la característica

$n_i$  = es el número de individuos por grupo

Una vez generado el IM, se ordenan los individuos por éste índice de mayor a menor o viceversa, y se selecciona la proporción deseada.

### Ejemplo:

Utilizando los pesos al destete de terneros Brahman provenientes de 5 padres, se calcula el IM para cada ternero. A continuación, se mostrará el cálculo del IM para el primer y último ternero (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

$$IM_{281} = \left[ \left( \frac{(1-0,25)}{(1-0,01)} \right) * (281 - 295,8) \right] + \left[ \left( \frac{(1+(5-1)*0,25)}{(1+(5-1)*0,01)} \right) * (295,8 - 280,08) \right] = 19,02$$

$$IM_{254} = \left[ \left( \frac{(1-0,25)}{(1-0,01)} \right) * (254 - 279,1) \right] + \left[ \left( \frac{(1+(9-1)*0,25)}{(1+(9-1)*0,01)} \right) * (279,1 - 280,08) \right] = 21,72$$

Los IM de todos los terneros son:

TORO A	TORO B	TORO C	TORO D	TORO E
19,02	-4,31	-5,53	-4,81	13,13
47,05	6,30	-19,92	-25,27	-30,05
24,32	8,57	-39,62	1,25	8,59
22,81	13,88	-1,74	-33,60	-5,05
37,96	30,54		-4,81	-0,51
	-17,94		-15,42	31,31
	10,85		-17,69	3,28
	-18,70		-2,54	-23,23
			-15,42	-21,72
			-6,33	

Los terneros con IM resaltados en verde serían los terneros a seleccionar.

La eficiencia de éste método sería:

$$E_C = \sqrt{1 + \left[ \left( \frac{(0,25 - 0,01)^2}{(1 - 0,01)} \right) * \left( \frac{(7,01 - 1)}{1 + (7,01 - 1) * 0,01} \right) \right]} = 1,1532$$

Esto indica que el seleccionar los terneros por el IM representa un 15,32% más en la respuesta que si se hubieran seleccionado por el método individual, por lo que éste sería el método ideal para realizar la selección.

Finalmente, es importante calcular la respuesta a la selección obtenida a través de este método en términos de la respuesta individual:

$$R_G = [h^2 * i * \delta_F] * [1.15]$$

### Métodos de selección para múltiples características

En la mayoría de sistemas de producción se busca mejorar varias características al mismo tiempo; por ejemplo, en la producción de porcinos se busca mejorar el peso al destete, el tamaño de camada y disminuir el espesor de la grasa dorsal. Si el programa de mejora genética establece que se logrará una mayor rentabilidad seleccionando por varios caracteres de manera simultánea, entonces es importante establecer qué método de selección se debe utilizar (Simm, 1998).

De esta manera, los caracteres que se vayan a elegir deben ser los mejores para el programa, de modo que, si se cuenta con muchos caracteres y existen dudas en su elección, es necesario plantearse algunas preguntas para cada carácter: ¿Es variable? ¿Es medible? ¿Es

heredable? Si la respuesta es negativa para cualquiera de éstas preguntas, entonces se recomienda que el carácter no sea incluido en el programa de selección (Spike, 2009).

A continuación, se revisarán dos de las metodologías tradicionales para realizar selección de múltiples características.

### **1. Selección en tándem**

Este método involucra la selección de un carácter por una o más generaciones, seguido por la selección de un segundo carácter por una o más generaciones, y así sucesivamente hasta lograr el objetivo de mejora genética (Simm, 1998).

Este método será útil solo en ciertas circunstancias; por ejemplo, cuando se selecciona por un solo carácter de mayor importancia y por otros caracteres que no son tan importantes. El problema surge cuando estos otros caracteres están correlacionados con el principal, de modo que pueden perjudicar el objetivo de mejora genética (Simm, 1998).



ejemplo cuyes, conejos, porcinos, entre otros (Vilela, 2014).

## 2. Selección por niveles independientes de descarte

Este método establece la selección de animales que cumplan con los requisitos mínimos para cada carácter (Spike, 2009). Por ejemplo, se puede seleccionar solo el 20% de las vacas con producción de leche por lactancia de más de 10.000 kg, y porcentaje de grasa mayor a 4% (Figura 7) (Vilela, 2014).

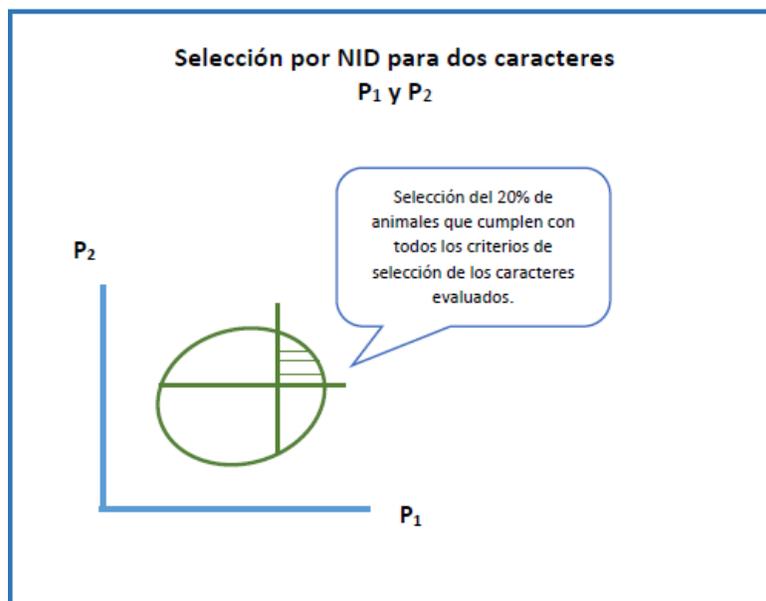


Figura 7. Esquema de método de selección por niveles independientes de descarte (NID) con dos caracteres. Recuperado de Vilela (2014).

Es importante resaltar que en el caso de la selección en tándem se debe tener en cuenta la correlación genética entre los caracteres seleccionados. De manera que, si se seleccionan caracteres con correlación favorable, entonces los animales seleccionados para un carácter serán también los mejores para los otros; pero si la correlación no es favorable, puede traer como consecuencia que muchos animales

no sean seleccionados aun cuando son muy buenos para otro carácter (Simm, 1998).

En el caso de la selección por niveles independientes de descarte, el problema es que si se tienen pocos animales que cumplan con las condiciones establecidas, se corre el riesgo de eliminar al resto como futuros padres, trayendo como consecuencia la pérdida de genes favorables de la población; sin mencionar que en la siguiente generación las probabilidades de recombinación genéticas serán menores, debido a la disminución del tamaño poblacional (Spike, 2009).

## CAPÍTULO 6. SISTEMAS DE APAREAMIENTO

De acuerdo con Ossa Saraz (2003), el objetivo del mejoramiento genético animal es alterar la frecuencia de genes o combinaciones deseables dentro de una población. Para el efecto, el genetista posee dos estrategias que son: la selección de reproductores y los sistemas de apareamiento; de estas dos estrategias, la única que es capaz de alterar la frecuencia de los genes es la selección.

Los sistemas de apareamiento son dos:

- Endocría o consanguinidad.
- Exocría o cruzamiento.

### CONSANGUINIDAD O ENDOCRÍA

Cuando en cualquier sistema productivo se planean los apareamientos de los reproductores, se debe tener en cuenta la relación genética que puedan tener estos individuos, ya que individuos que poseen un antecesor en común muestran un parecido genotípico mayor al resto de la población, debido principalmente a que comparten variantes alélicas transmitidas

por sus progenitores en el proceso reproductivo (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

En este contexto, entre mayor sea la relación entre parientes mayor es la probabilidad de presentar las mismas variantes alélicas, por lo tanto, la relación de individuos por ancestro común ofrece la base para estimar la cantidad de variación genética aditiva para una característica en una población (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

### Definición

La consanguinidad es definida como el apareamiento entre parientes; sin embargo, esta es una definición algo simple, ya que todos los animales dentro de una población están emparentados en algún grado. Dentro de una definición más técnica o correcta, la consanguinidad es entendida como el apareamiento de animales más estrechamente emparentados que el promedio de la población de la cual provienen. Esta puede surgir ya sea por el empleo de apareamientos dirigidos (como metodología zootécnica), o en poblaciones con apareamientos al azar, ya que cuando el tamaño de la población es pequeño, es inevitable que muchos de los individuos que se aparean sean parientes (Facultad de Ciencias Veterinarias- Universidad Nacional del Nordeste, s.f.).

De acuerdo con Vilela Vilarde (2014), la magnitud de la consanguinidad depende del grado de cercanía entre los dos individuos; es decir, existirá mayor valor de consanguinidad entre hermanos que entre primos lejanos.

Ossa (2003) afirma que en algunas ocasiones se considera la consanguinidad como un problema, ya que la creación de líneas

consanguíneas permite el incremento de la prevalencia de genes recesivos. Esto trae como consecuencia no solo una reducción del rendimiento productivo y reproductivo, sino también un aumento de problemas de salud; sin embargo, también se emplea de manera útil en la formación de nuevas razas o líneas de producción para fines productivos determinados, como los usados en la industria avícola y porcina. Para conocer el nivel de consanguinidad de un individuo, se debe hallar el coeficiente de consanguinidad individual.

### Coeficiente de consanguinidad y parentesco

Cuando los progenitores de un individuo están emparentados, éste individuo tiene la probabilidad de tener genes idénticos provenientes de ese o esos ancestros comunes. Esta probabilidad se conoce como Coeficiente de Consanguinidad ( $F_x$ ), y se estima de acuerdo con la información que se posee de la genealogía del individuo como se explicará más adelante (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

El coeficiente de consanguinidad representa el aumento probable en homocigosis como resultado del apareamiento de individuos con más parentesco que el promedio de la población. Su valor puede estar entre 0 y 1 ó entre 0 y 100 en términos de porcentaje; sin embargo, es importante tener en cuenta que la intensidad de la consanguinidad medida por este coeficiente, se relaciona con una raza o población particular en un momento específico (espacio-tiempo). De manera inversa, conforme aumenta el valor del coeficiente de consanguinidad, la proporción de heterocigotos medida en la misma población, espacio y tiempo específicos disminuye en una cantidad proporcional igual a  $1 - F_x$  (Falconer & Mackay, 1996).

En una población, un individuo puede tener genes homocigotos provenientes básicamente de dos fuentes (Falconer & Mackay, 1996):

- La homocigosis puede deberse a que los genes son “Parecidos en estado”, es decir que pueden surgir de forma aleatoria a partir de la misma población.
- Sin embargo, con la endocria hay una probabilidad adicional de homocigosis, porque estos genes provienen de la replicación directa del mismo gen a partir de un ancestro común en una generación previa; esta condición se conoce comúnmente como “Genes idénticos por descendencia”.

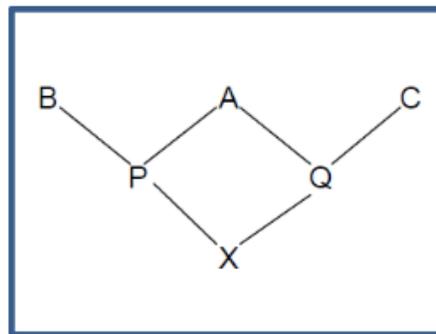
Para el cálculo del Coeficiente de Consanguinidad existen dos métodos fundamentales:

- El método genealógico o método de Wright
- El método tabular o método de Henderson

#### Método genealógico (Método de Wright)

Como su nombre lo indica se basa en las genealogías del individuo, de tal manera que de forma directa y teniendo en cuenta todos los parientes identificados de un animal, se puede determinar la probabilidad de homocigosis que presenta dicho individuo. No requiere más que trazar la genealogía del individuo en retrospectiva hasta los ancestros comunes de los padres de éste individuo, y calcular las probabilidades en cada segregación (Falconer & Mackay, 1996).

Consideremos una genealogía sencilla como la de la Figura 8 que representa un apareamiento entre medios hermanos, siendo X el individuo cuyo coeficiente de consanguinidad  $F_x$  queremos estimar. Sus padres P y Q están emparentados a través del ancestro común A; al no estar emparentados de otra forma, solo tenemos que considerar la transmisión de los genes de A a través de P y Q hasta X, y calcular la probabilidad de que X sea homocigoto idéntico por descendencia (Falconer & Mackay, 1996).



*Figura 8. Ejemplo de apareamiento entre medios hermanos. Recuperado de Falconer & Mackay (1996).*

Para estimar el coeficiente de consanguinidad del individuo X ( $F_x$ ) se debe tener en cuenta que, en el proceso de segregación, cada parental aporta la mitad de sus genes a la próxima generación (Falconer & Mackay, 1996):

$$F_x = \left(\frac{1}{2}\right)^n$$

Donde  $n$  = número de individuos en el sendero que conecta a los padres con su ancestro común; es decir los individuos P, A y Q.

$$F_x = \left(\frac{1}{2}\right)^3 = \frac{1}{8} = 0,125$$

Sin embargo, el ancestro común A puede ser a su vez homocigoto idéntico por descendencia a través de consanguinidad previa, en cuyo caso X será también homocigoto idéntico por descendencia. La probabilidad de que A sea homocigoto idéntico por descendencia es igual a su coeficiente de consanguinidad  $F_A$ ; por tanto, la probabilidad adicional de que X sea homocigoto idéntico por descendencia a través de la consanguinidad previa es  $\left(\frac{1}{2}\right)^n F_A$ .

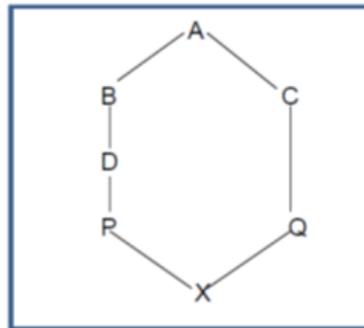
De acuerdo con Falconer & Mackay (1996), considerando las dos fuentes de consanguinidad, obtenemos el coeficiente de consanguinidad de X como:

$$F_x = \left(\frac{1}{2}\right)^n + \left(\frac{1}{2}\right)^n F_A$$

$$F_x = \left(\frac{1}{2}\right)^n * (1 + F_A)$$

En la Figura 8 solo se tienen los padres y el ancestro común, en tanto que en la Figura 9 el ancestro común se encuentra más atrás en la genealogía, y los individuos que hay que contar son 6: P, D, B, A, C y Q, por lo que:

$$F_x = \left(\frac{1}{2}\right)^6 * (1 + F_A)$$



*Figura 9. Ejemplo de apareamiento entre primos segundos. Recuperado de Falconer & Mackay (1996).*

En genealogías más complicadas, los padres pueden estar emparentados entre sí a través de más de un ancestro común, o a través del mismo, pero por diferentes senderos, como se ilustra en la Figura 10. Cada ancestro común y cada sendero contribuyen entonces con una probabilidad adicional de que los hijos sean homocigotos idénticos por descendencia, y el coeficiente de consanguinidad se obtiene sumando las probabilidades para cada uno de los senderos a través de los cuales están emparentados los padres (Falconer & Mackay, 1996).

Resumiendo, de los cálculos anteriores se obtiene la siguiente fórmula general para el coeficiente de consanguinidad de un individuo (Falconer & Mackay, 1996):

$$F_x = \sum \left(\frac{1}{2}\right)^n * (1 + F_A)$$

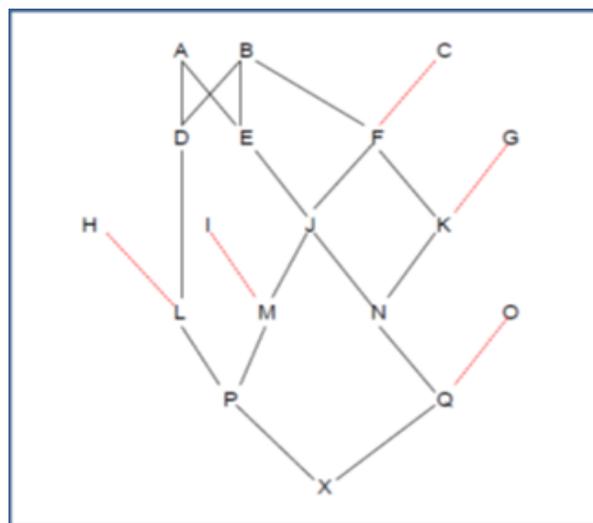
Donde,

n= número de individuos en cualquier sendero de parentesco, contando los padres de X, el ancestro común, y todos los individuos en el sendero que conecta a los padres con dicho ancestro común.

$\Sigma$ = sumatoria de todas las probabilidades; abarca todos los senderos de parentesco.

Cuando los coeficientes de consanguinidad se calculan de esta manera, es necesario definir la población base a la cual se refiere dicha consanguinidad. A los individuos de la población base se les asignan coeficientes de consanguinidad iguales a cero. En la práctica los individuos de la población base pueden ser, simplemente, los de la parte superior de la genealogía, cuya ascendencia anterior es desconocida (Falconer & Mackay, 1996).

### Ejemplo:



*Figura 10. Genealogía con seis generaciones de parentesco. Recuperado de Falconer & Mackay (1996).*

El individuo cuyo coeficiente de consanguinidad se va a calcular es X, de tal manera que se deben buscar los senderos a través de los cuales los padres de X, es decir P y Q, están emparentados entre sí. Los senderos

que no contribuyen al parentesco están representados con líneas discontinuas en color rojo. Adicionalmente, se supone que no hay otros parentescos entre los individuos aparte de los que se muestran (Falconer & Mackay, 1996).

Para estimar el coeficiente de consanguinidad del individuo X ( $F_x$ ), se deben realizar los siguientes pasos (Falconer & Mackay, 1996):

1. Identificar los senderos a través de los cuales P y Q están emparentados entre sí (Tabla 15). En la identificación de senderos es importante tener en cuenta los siguientes aspectos:
  - El sendero debe comenzar y terminar con los padres del individuo X (es decir, P y Q).
  - Debe estar presente al menos un ancestro común.
  - Que sea en un solo sentido (que no se devuelva).
  - Ningún individuo puede aparecer dos veces en el mismo sendero.
2. Identificar los ancestros comunes (es decir los individuos que generan parentesco entre P y Q). Para el ejemplo los ancestros comunes son: **A, B, F y J**. (Tabla 15).
3. Calcular las probabilidades, y posteriormente sumarlas para estimar el  $F_x$  (Tabla 15).

*Tabla 15. Estimación del coeficiente de consanguinidad del individuo X ( $F_x$ ).*

Senderos de parentesco	N	F del ancestro común	Contribución a $F_x$
P L D <b>A</b> E J N Q	8	0	$(1/2)^8 = 0,0039$
P L D <b>B</b> E J N Q	8	0	$(1/2)^8 = 0,0039$
P L D <b>B</b> F J N Q	8	0	$(1/2)^8 = 0,0039$
P L D <b>B</b> F K N Q	8	0	$(1/2)^8 = 0,0039$
P M J E <b>B</b> F K N Q	9	0	$(1/2)^9 = 0,0020$
P M J <b>F</b> K N Q	7	0	$(1/2)^7 = 0,0078$
P M <b>J</b> N Q	5	$(1/2)^3 = 1/8$	$(1/2)^5 * (1+1/8) =$ $(1/2)^5 * (9/8) =$ 0,035
			<b><math>F_x = 0,0606</math></b>

De acuerdo con Falconer & Mackay (1996), cuando las genealogías son extensas y complicadas, puede no ser práctico trazar todos los senderos de parentesco. Sin embargo, se puede obtener una estimación suficientemente precisa del coeficiente de consanguinidad tomando como muestra un número limitado de senderos.

#### Método tabular (Método de Henderson)

Falconer y Mackay (1996) plantean que el método tabular o método de Henderson, permite calcular el coeficiente de consanguinidad ( $F_x$ ) de una manera más conveniente y es de fácil adaptación a múltiples problemas. Sus principales usos en la práctica son:

- La planificación de los apareamientos con el objetivo de producir la mínima consanguinidad.

- El cálculo de  $F_x$  generación a generación en una población con genealogía completa.

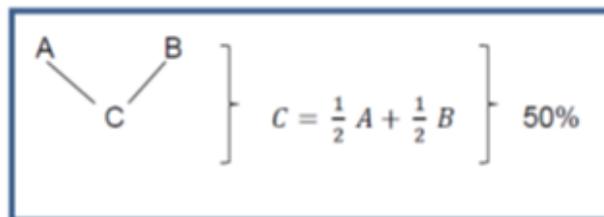
En un principio éste método no difiere del método genealógico, pero en lugar de trabajar desde el presente hacia los ancestros comunes, se procede hacia adelante, llevando la cuenta generación a generación y calculando la consanguinidad de todos los apareamientos posibles.

Para ello es importante tener en cuenta que el  $F_x$  depende del grado de parentesco entre sus padres, entendiendo al parentesco como el parecido genético que existe entre dos individuos debido a una ascendencia en común; el cual es mayor o más estrecho que el promedio de la población o raza a la cual pertenecen. Por lo tanto, en este método en lugar de pensar en la consanguinidad de los hijos, se piensa en el grado de parentesco que existe entre sus padres (Falconer & Mackay, 1996).

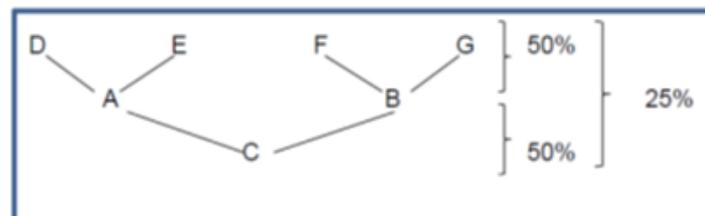
Esto es conocido como Coeficiente de Parentesco y se simboliza por la letra (***f***). Este coeficiente también fue desarrollado por Wright (1925) al igual que el Coeficiente de Consanguinidad (***F***), y mide específicamente la proporción probable de genes que son iguales para dos individuos debido a sus ancestros comunes, por encima de la que hay en el promedio de la población o raza a la cual pertenecen (Falconer & Mackay, 1996).

Para entender un poco mejor la idea del Coeficiente de Parentesco (***f***) es importante tener en cuenta que las relaciones padres - hijos son las más simples. Estas resultan fundamentales para el resto de los grados de parentesco, ya que representan la combinación de varias relaciones padres-hijos (Falconer & Mackay, 1996).

Debido a que la mitad de los genes de un individuo proviene de la madre, y la otra mitad del padre, cualquier hijo está emparentado en un 50% con cada progenitor (Falconer & Mackay, 1996):



A su vez cada uno de los padres recibió la mitad de los genes de su madre y la otra mitad de su padre, y transmite a sus hijos una muestra de la mitad (Falconer & Mackay, 1996):



Por lo tanto, el 25% de los genes de cada animal, en promedio, provienen de cada uno de sus abuelos, y en consecuencia un individuo va a tener un parentesco del 25% con sus abuelos. En este punto es importante tener en cuenta la definición del (**f**), ya que este mide la similitud extra en los genes que poseen dos individuos emparentados debido a sus ancestros comunes (Falconer & Mackay, 1996).

Teniendo en cuenta esta premisa, vamos a ver un ejemplo práctico con el fin de entender la metodología del cálculo del coeficiente de parentesco (**f**). Para ello es importante recordar que, para poder conocer los valores

genéticos de los animales, es necesario conocer las relaciones genéticas que existen entre los individuos de una población, lo cual se logra a través de la genealogía del animal (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Sin embargo, existe una manera más completa y un poco más práctica de poder establecer las relaciones genéticas de los individuos en una población de una manera simultánea: la "matriz de parentesco". En términos generales, una matriz no es más que un arreglo ordenado de números que permite ordenar todos los individuos de una población, con el fin de poder estimar todas las relaciones genéticas posibles existentes entre ellos (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Dentro de los diferentes tipos de matriz existentes, y quizás uno de los más sencillos, es la matriz cuadrada, la cual se caracteriza por tener el mismo número de datos tanto en las filas como en las columnas. Esta es una de las características de la "matriz de parentesco", es decir que es cuadrada y por lo tanto es simétrica; otra de las características de esta "matriz" es que su tamaño es igual al número de individuos involucrados. Finalmente se caracteriza por contener tanto las varianzas como las covarianzas genéticas de los individuos involucrados (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Existen ciertos pasos para la construcción de la Matriz de Parentesco:

1. Ordenar los individuos de los más antiguos a los más jóvenes.
2. Generar una tabla (matriz) en donde cada fila y columna contiene la identificación de los individuos. Y adicionalmente cada columna contiene la identificación de los progenitores de esos individuos.

3. En la diagonal principal se obtendrán las varianzas genéticas de los individuos, y fuera de la diagonal se obtendrán las covarianzas genéticas entre los individuos.
4. Copiar el valor de  $a_{ij}$  en la casilla de  $a_{ji}$ .

Para la obtención de las varianzas y covarianzas necesarias en la matriz de parentesco, se deben emplear las siguientes fórmulas (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

$$\delta_x^2 = 1 + \frac{1}{2} * (\delta_{PxMx}) \quad \longrightarrow \quad \text{Varianzas (en la diagonal)}$$

Donde,

$\delta_x^2$  = Varianza del individuo X

$\delta_{PxMx}$  = Covarianza entre el padre de X y la madre de X

$$\delta_{x,y} = \frac{1}{2} * (\delta_{xPy} + \delta_{xMy}) \quad \longrightarrow \quad \text{Covarianzas (fuera de la diagonal)}$$

Donde,

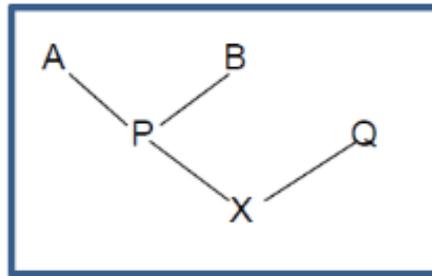
$\delta_{x,y}$  = Covarianza entre el individuo X y el individuo Y

$\delta_{xPy}$  = Covarianza entre el individuo X y el padre de Y

$\delta_{xMy}$  = Covarianza entre el individuo X y la madre de Y

Para entender un poco mejor la metodología de estimación del coeficiente de parentesco, vamos a realizar un ejemplo con una genealogía sencilla (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

**Ejemplo:**



- Paso 1: Estimar las varianzas:

$$\delta_A^2 = 1 + \frac{1}{2} (0) = 1$$

$$\delta_B^2 = 1 + \frac{1}{2} (0) = 1$$

$$\delta_P^2 = 1 + \frac{1}{2} (\delta_{A,B}) = 1 + \frac{1}{2} (0) = 1$$

$$\delta_Q^2 = 1 + \frac{1}{2} (0) = 1$$

$$\delta_X^2 = 1 + \frac{1}{2} (\delta_{P,Q}) = 1 + \frac{1}{2} (0) = 1$$

- Paso 2: Estimar las covarianzas:

$$\delta_{A,B} = \frac{1}{2} (\delta_{A-} + \delta_{A-}) = 0,5 (0 + 0) = 0$$

$$\delta_{A,P} = \frac{1}{2} (\delta_{AA} + \delta_{AB}) = 0,5 (1 + 0) = 0,5$$

$$\delta_{A,Q} = \frac{1}{2} (\delta_{A-} + \delta_{A-}) = 0,5 (0 + 0) = 0$$

$$\delta_{A,X} = \frac{1}{2} (\delta_{AP} + \delta_{AQ}) = 0,5 (0,5 + 0) = 0,25$$

$$\delta_{B,P} = \frac{1}{2} (\delta_{BA} + \delta_{BB}) = 0,5 (0 + 1) = 0,5$$

$$\delta_{B,Q} = \frac{1}{2} (\delta_{B-} + \delta_{B-}) = 0,5 (0 + 0) = 0$$

$$\delta_{B,X} = \frac{1}{2} (\delta_{BP} + \delta_{BQ}) = 0,5 (0,5 + 0) = 0,25$$

$$\delta_{P,Q} = \frac{1}{2} (\delta_{P-} + \delta_{P-}) = 0,5 (0 + 0) = 0$$

$$\delta_{P,X} = \frac{1}{2} (\delta_{PP} + \delta_{PQ}) = 0,5 (1 + 0) = 0,5$$

$$\delta_{Q,X} = \frac{1}{2} (\delta_{QP} + \delta_{QQ}) = 0,5 (0 + 1) = 0,5$$

- Paso 3: Pasar las varianzas y covarianzas estimadas a una tabla (matriz):

	Progenitores				
	• -	• -	A B	• -	P Q
Animal	A	B	P	Q	X
A	1	0	0,5	0	0,25
B	0	1	0,5	0	0,25
P	0,5	0,5	1	0	0,5
Q	0	0	0	1	0,5
X	0,25	0,25	0,5	0,5	1

Esta es entonces la matriz de varianzas y covarianzas o también conocida como: la "Matriz var-covar". Pero como lo que se necesita conocer son los coeficientes de consanguinidad de un individuo ( $F_x$ ), y los coeficientes de parentesco entre dos individuos determinados ( $f_{x,y}$ ), es necesario emplear las siguientes fórmulas (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

$$F_x = \delta_x^2 - 1$$

Donde,

$F_x$  = Coeficiente de consanguinidad del individuo X

$\delta_x^2$  = Varianza del individuo X

$$f_{x,y} = \frac{1}{2} * \delta_{x,y}$$

Donde,

$f_{x,y}$  = Coeficiente de parentesco entre los individuos X y Y

$\delta_{x,y}$  = Covarianza entre el individuo X y el individuo Y

Teniendo en cuenta esto, solo basta calcular los  $F_x$  y  $f_{x,y}$  para todos los individuos involucrados en la matriz:

- $F_A = 1 - 1 = 0$

$$F_B = 1 - 1 = 0$$

$$F_P = 1 - 1 = 0$$

$$F_Q = 1 - 1 = 0$$

$$F_X = 1 - 1 = 0$$

- $f_{A,B} = \frac{1}{2} (0) = 0$

$$f_{A,P} = \frac{1}{2} (0,5) = 0,25$$

$$f_{A,Q} = \frac{1}{2} (0) = 0$$

$$f_{A,X} = \frac{1}{2} (0,25) = 0,125$$

$$f_{B,P} = \frac{1}{2} (0,5) = 0,25$$

$$f_{B,Q} = \frac{1}{2} (0) = 0$$

$$f_{B,X} = \frac{1}{2} (0,25) = 0,125$$

$$f_{P,Q} = \frac{1}{2} (0) = 0$$

$$f_{P,X} = \frac{1}{2} (0,5) = 0,25$$

$$f_{Q,X} = \frac{1}{2} (0,5) = 0,25$$

	Progenitores				
	• -	• -	A B	• -	P Q
Animal	A	B	P	Q	X
A	0	0	0,25	0	0,125
B	0	0	0,25	0	0,125
P	0,25	0,25	0	0	0,25
Q	0	0	0	0	0,25
X	0,125	0,125	0,25	0,25	0

Ahora si se tiene construida la que se denomina la “Matriz de consanguinidad y parentesco”, en la que en las casillas de la diagonal se tienen los coeficientes de consanguinidad ( $F_x$ ) de cada uno de los individuos del pedigrí (que para este ejemplo son iguales a cero, ya que ninguno es consanguíneo y por lo tanto no hay ancestros comunes en el pedigrí) (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

En cuanto a los coeficientes de parentesco ( $f$ ), se puede decir, por ejemplo, que existe un 12,5% de probabilidad de que los genes de A y X sean iguales (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

En la práctica es de importancia conocer la relación de parentesco entre los individuos, entre otras razones (Facultad de Ciencias Veterinarias- Universidad Nacional del Nordeste, s.f.):

- Por ejemplo, para conocer el precio que se puede pagar por un animal que tiene un pedigrí similar a otro vendido recientemente, a un alto precio.
- Otro uso sería para medir caracteres como la calidad de las reses, que no pueden ser evaluadas hasta después de la muerte del animal. En este caso la evaluación de la res de algún pariente cercano, podría dar un indicador de lo que daría el individuo en cuestión. El valor de un pariente en este caso, sería proporcional al grado en que estarían emparentados los dos animales; esto es utilizado corrientemente en las pruebas de testaje de cerdos reproductores híbridos terminales.
- Para aprovechar el patrimonio genético de individuos que no están disponibles para la reproducción (por haber muerto, edad avanzada, distancias, etc.). Se puede utilizar uno de sus parientes, con base en el coeficiente de parentesco, que nos indica que fracciones de los genes del individuo puede ser de hecho aprovechada.
- Cuando se desea conocer el valor genético de un individuo de cuyo desempeño se tiene poca o ninguna información, pero que tiene un pariente próximo con registros conocidos. Por ejemplo, si una vaca producía 1000 kg de leche por encima de la media de la población base, se espera que sus hijas puedan producir el equivalente a 500 kg por encima de la media de la población ya que ambas poseen el 50 % de genes en común.

Es importante tener en cuenta que estas diferencias son teóricas ya que los efectos del azar en la formación de los gametos, de los efectos

genéticos no aditivos y de los efectos ambientales pueden resultar en variaciones mayores a las esperadas.

### Efectos de la consanguinidad

La consanguinidad tiene varios efectos, pero el más importante y del cual derivan todos los otros es un aumento en la homocigosidad: un aumento en el número de loci homocigotos en los individuos consanguíneos, y un incremento en la frecuencia de genotipos homocigotos en una población consanguínea. Sin embargo, es importante aclarar que la consanguinidad no aumenta el número de alelos recesivos en una población, sino que solamente los trae a la luz (se expresan fenotípicamente) por el aumento de la homocigosis (Facultad de Ciencias Veterinarias- Universidad Nacional del Nordeste, s.f.).

Una consecuencia del aumento de la homocigosidad causada por la consanguinidad, es una gran prepotencia en los individuos consanguíneos. Se define prepotencia como la habilidad de un individuo de producir una progenie cuyo rendimiento o comportamiento es especialmente parecida a la suya propia y/o es especialmente uniforme (Facultad de Ciencias Veterinarias- Universidad Nacional del Nordeste, s.f.).

Por causa de que los individuos consanguíneos tienen menor cantidad de loci heterocigotos que los no consanguíneos, ellos no pueden producir tantas clases de gametos diferentes; el resultado es una menor cantidad de cigotos diferentes, y en consecuencia una menor variación en las crías. Veamos un ejemplo hipotético para comparar un individuo consanguíneo

homocigoto en tres o cuatro loci que afectan a un determinado carácter, versus uno no consanguíneo homocigoto en solo uno de cuatro loci (Figura 11) (Facultad de Ciencias Veterinarias- Universidad Nacional del Nordeste, s.f.):

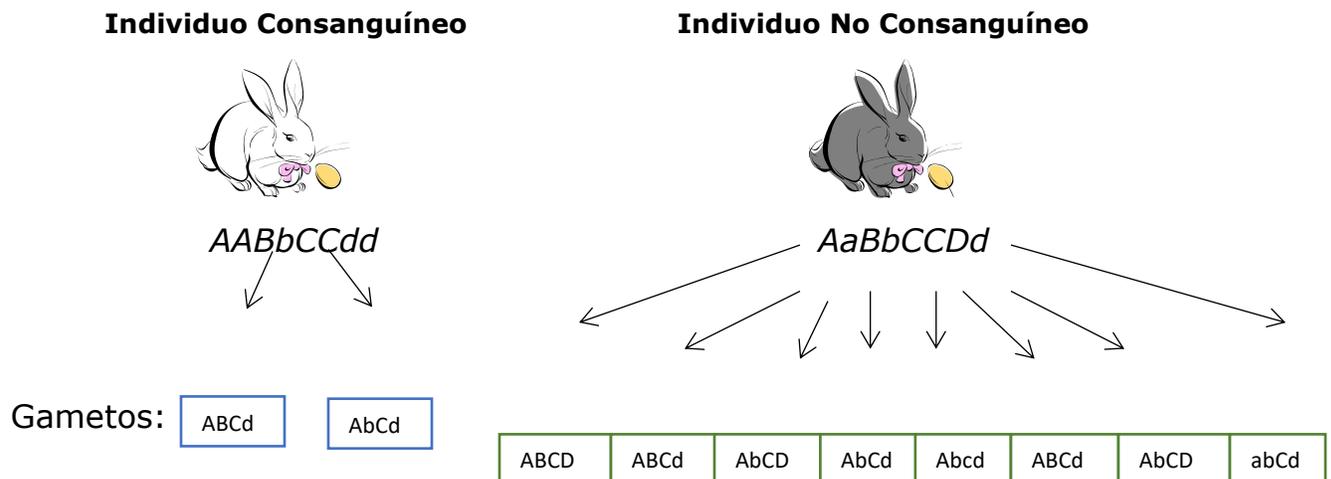


Figura 11. Ejemplo del número de gametos que se pueden obtener de individuos consanguíneos y no consanguíneos. Recuperado de Facultad de Ciencias Veterinarias- Universidad Nacional del Nordeste (s.f.).

Se deduce claramente que el individuo consanguíneo produce menos gametos diferentes y por lo tanto menos cigotos con combinaciones diferentes que el no consanguíneo. Aunque el ejemplo considera solamente cuatro loci, el mismo principio se aplica con un número mayor de loci, típico de los caracteres poligénicos (Facultad de Ciencias Veterinarias- Universidad Nacional del Nordeste, s.f.).

Otro de los efectos de la consanguinidad es la expresión de alelos recesivos indeseables con efectos mayores. Es verdad que esos efectos son causados por alelos recesivos que frecuentemente salen a la luz en poblaciones consanguíneas, pero la consanguinidad no crea alelos recesivos indeseables ellos deben estar presentes en la población; la consanguinidad por si misma simplemente incrementa la homocigosis, y lo hace sin considerar si las combinaciones homocigotas formadas contienen alelos dominantes o recesivos, por lo tanto incrementa la probabilidad de que alelos recesivos se vuelvan homocigotos y se expresen (Facultad de Ciencias Veterinarias- Universidad Nacional del Nordeste, s.f.).

Por ejemplo, si consideramos una anomalía conocida como la hernia diafragmática, defecto congénito (ocurre durante el desarrollo fetal) del diafragma del perro. El alelo recesivo que causa el problema se encuentra en una baja frecuencia en la población general, de manera que las probabilidades de que cualquier apareamiento no consanguíneo de lugar a este defecto, es extremadamente baja; sin embargo, si un perro que posee el alelo recesivo es apareado con una de sus hijas, es mucho más alta la posibilidad de producir un cachorro afectado (Facultad de Ciencias Veterinarias- Universidad Nacional del Nordeste, s.f.).

La consanguinidad incrementa la incidencia de la expresión de genes recesivos indeseables, y si bien eso es un problema, también es posible utilizar este método combinado con selección para eliminar estos de una población. La expresión de genes recesivos indeseables con genes mayores particularmente letales y subletales, es una consecuencia muy

visible de la consanguinidad; es un ejemplo de los efectos que puede tener la consanguinidad sobre ciertos caracteres heredados por herencia simple (Facultad de Ciencias Veterinarias- Universidad Nacional del Nordeste, s.f.).

Menos obvia es la expresión de alelos recesivos indeseables que influyen en los caracteres poligénicos. El efecto individual de esos genes es pequeño, pero tomados todos en conjunto pueden disminuir significativamente el desempeño de los individuos consanguíneos, muy notables en caracteres como la fertilidad o la supervivencia. Este fenómeno es conocido como depresión consanguínea, y es un resultado directo de la expresión de combinaciones homocigotas de alelos recesivos desfavorables. Es uno de los inconvenientes del uso del método y se traduce negativamente en los siguientes aspectos (Facultad de Ciencias Veterinarias- Universidad Nacional del Nordeste, s.f.):

- Baja de fertilidad
- Menor prolificidad
- Menor viabilidad. Altos porcentajes de mortandad al comienzo de la vida (perinatal, abortos)
- Bajos índices de desarrollo
- Menor tamaño en el animal adulto
- Menor vigor (menor capacidad de enfrentarse al ambiente)

En la Tabla 16 se muestran algunos ejemplos de los efectos de la consanguinidad en animales domésticos (Vilela, 2014).

*Tabla 16. Efectos de la consanguinidad sobre algunos caracteres productivos en especies domésticas.*

<b>Especie</b>	<b>Raza</b>	<b>Carácter</b>	<b>Depresión consanguínea, expresada como el cambio por cada 1% de incremento de consanguinidad del individuo.</b>
Vacuno lechero	Holstein	Producción de leche Producción de grasa Producción de proteína Score de células somáticas	-29,6 kg -1,08 kg -0,97 kg + 0,012 kg
Vacuno de carne	Hereford	Tasa de preñez Peso al destete (como característica de la madre)	-0,23% -0,47 kg
Oveja	Corridale	Peso de vellón Peso al destete Sobrevivencia de cordero	-0,017 kg -0,111 kg -0,028 %

Recuperado de Vilela (2014).

Sin embargo, existen contribuciones positivas de la endocría, principalmente desde el punto de vista de la producción de pie de cría (utilizando consanguinidades moderadas), con el fin de mantener un alto grado de parentesco con algún animal sobresaliente en lo que se denomina "cruzamiento en línea"; la finalidad de este tipo de cruzamiento no es aumentar la homocigosis, sino retener la mayor cantidad de genes posible de un animal sobresaliente (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

## CRUZAMIENTO O EXOCRÍA

Recordemos que dentro de las diferentes herramientas que permiten a los criadores, empresarios, y profesionales del sector agropecuario optimizar o mejorar las diversas características productivas, reproductivas, de calidad, conformación o de tipo al interior de los diferentes sistemas de producción animal, se encuentra la planeación de los apareamientos de los reproductores existentes; esta se realiza con el objetivo de mejorar o mantener los niveles de productividad de una empresa pecuaria.

Dentro de los sistemas de apareamiento, los sistemas de consanguinidad o endocría se emplean frecuentemente para aquellas características de alta heredabilidad, en donde el efecto que tiene la genética en su expresión es alto; principalmente para efectos de producción de pie de cría, o conformación de familias genéticas ya sea desde el punto de vista experimental o comercial. Sin embargo, cuando en un sistema productivo el efecto que tiene la genética en la expresión de las características a mejorar es bajo (es decir en características de baja heredabilidad), se hace necesario mejorar el efecto genético; para ello se realizan los apareamientos de genéticas diferentes, con el objetivo de explotar el fenómeno de "heterosis" o "vigor híbrido" (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Este fenómeno se desencadena a partir del cruzamiento o apareamiento de genéticas que no tienen similaridad entre ellas, las cuales generan animales "cruzados", o los que se conocen comercialmente como animales  $F_1$ ; de tal manera que entre mayor sea la distancia genética que exista entre los padres (diferentes razas, especies, líneas, etc.), mayor será el efecto de heterosis obtenido. Es importante resaltar que en estos

sistemas de apareamiento se busca explotar específicamente los efectos no aditivos, es decir, el efecto de la interacción que existe entre los genes de las diferentes genéticas (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

### Definición y clasificación

Se denomina cruzamiento al sistema de apareamiento entre individuos que presentan entre sí un coeficiente de parentesco menor que el promedio de la población. Desde el punto de vista del mejoramiento genético animal, cruzamiento es el apareamiento de animales pertenecientes a razas diferentes; como es el caso de apareamientos de toros Holstein con vacas cebuínas, cuyo producto se denomina mestizo. En cambio, el apareamiento entre individuos pertenecientes a especies diferentes se denomina híbrido, como es el caso del caballo (*Equus caballus*) con una asna (*Equus asinus*), cuyo producto es una mula (Ossa, 2003).

Según Ruales et al., (2007), los efectos de la exocría o cruzamiento son opuestos a los de la consanguinidad o endocría, ya que lo que se produce es un aumento en la heterocigosis; de tal manera que se considera que la efectividad de un cruzamiento depende de la Heterosis que exprese. Con base en este concepto, los sistemas de cruzamiento se clasifican en dos grandes grupos:

- Cruzamientos terminales; en los que se busca maximizar la heterosis obtenida.
- Cruzamientos secuenciales; en los que se busca maximizar el uso de los animales cruzados con el objetivo de mantener la heterosis.

## Heterosis

La heterosis expresa la superioridad que presentan los animales cruzados con respecto a los animales de las razas parentales, siendo ellos de genéticas diferentes; esta diferencia puede ser positiva, negativa o ser nula en el caso que no haya heterosis (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

De acuerdo con lo planteado por Ossa Saraz, (2003), las bases genéticas de la heterosis no se han determinado con certeza; sin embargo, se han desarrollado tres teorías diferentes que explican en parte sus fenómenos: la dominancia, la sobredominancia y la epistasis. El tipo de acción génica de dominancia se caracteriza porque el gen dominante no deja actuar al recesivo, por lo que los individuos homocigotos dominantes presentan el mismo fenotipo de los individuos heterocigotos.

Por su parte, el fenómeno de la sobredominancia explica que el individuo heterocigoto es superior fenotípicamente a los homocigotos, bien sean dominantes o recesivos. Por ejemplo, cuando se desarrolla una línea, estirpe o raza, generalmente esta se vuelve homocigótica debido al azar para algunos genes dominantes favorables, o algunos recesivos no favorables; a su vez es posible que otra raza, línea o estirpe no sea homocigota para los mismos genes indeseables recesivos, y por lo tanto cuando se cruzan dos razas  $AAbb \times aaBB$  generan hijos  $AaBb$ , que tienen un gen dominante en cada par de alelos, y por eso se espera que sean más vigorosos o productivos que cualquiera de sus progenitores. De esta manera, se considera que la heterosis en parte es el resultado de que los

alelos con dominancia ocultan los efectos de los genes recesivos (Ossa, 2003).

La epistasis hace referencia a la interacción entre genes no alélicos, es decir que para que se genere el fenómeno de epistasis deben existir mínimo dos pares de genes no alélicos interactuando. Existen muchos tipos de acciones epistáticas entre los genes, pero sus efectos con relación a los caracteres cuantitativos son difíciles de estimar debido al gran número de genes que influyen en los caracteres de importancia económica (Ossa, 2003).

De acuerdo con Ruales et al., (2007), la heterosis se cuantifica de la siguiente manera:

$$H = \left[ \frac{C - P}{P} \right] * 100$$

Donde,

H = heterosis o vigor híbrido

C = promedio de las progenies cruzadas

P = promedio de los animales de las razas puras (promedio de los padres)

### **Ejemplo:**

En el cruzamiento de vacas Holstein cuya producción diaria de leche es en promedio de 27 Lt, con Pardo Suizo cuya producción diaria es de 13 Lt, se produjeron hembras F<sub>1</sub> cuya producción diaria es de 22 Lt. ¿Cuál es la heterosis obtenida en este cruzamiento? (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

$$H = \left[ \frac{22 - \left( \frac{27 + 13}{2} \right)}{\frac{27 + 13}{2}} \right] * 100$$

$$H = 10\%$$

Dependiendo de la característica a mejorar, se reportan valores de heterosis como máximo de 15%; sin embargo, en teoría se reportan valores de heterosis negativa cuando por ejemplo se cruzan animales portadores de genes letales o semiletal; sin embargo, este tipo de heterosis no es común en animales, ya que por lo general los genes con efectos indeseables son recesivos (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Por otra parte, se considera que lo que es deseable en una característica determina cuando la heterosis es positiva o negativa con respecto a los intereses del productor; por ejemplo, si la pequeñez es deseable en una especie, el aumento en la talla podría considerarse negativo desde el punto de vista productivo, pero positivo desde el punto de vista biológico.

De acuerdo con lo planteado por Ruales et al., (2007), la heterosis se puede clasificar de dos maneras: la heterosis individual, que se estima cuando se tienen padres "puros" generando un animal cruzado; y la heterosis paternal que se estima cuando uno de los padres es un animal cruzado. Como generalmente la hembra cruzada es la que se utiliza, se habla entonces de heterosis materna.

Habilidad combinatoria

El cruzamiento hace mención al apareamiento de animales de genética diferente (raza, estirpe, línea, etc.) para producir híbridos o animales F<sub>1</sub> (Ossa, 2003).

En estos cruzamientos se busca explotar específicamente los efectos no aditivos, es decir, el efecto de la interacción que existe entre los genes de las diferentes genéticas. De manera que, desde el punto de vista del mejoramiento se buscan las parejas que den los mejores cruces entre todos los cruces posibles (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

La magnitud de la mejora que pueda obtenerse con selección entre cruces depende de la cantidad de variación que exista entre ellos. Esto requiere el conocimiento de la *habilidad combinatoria* de cada una de las genéticas; esta aptitud se puede cuantificar de dos maneras (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

1. La valoración promedio de la genética analizada en todos los cruces, lo que se conoce como *habilidad combinatoria general* que se cuantifica como la desviación que tiene el promedio de todos los cruces que tienen a esa genética como parental, con respecto a la media de todos los cruces.
2. La valoración de un cruce en particular, lo que se conoce como *habilidad combinatoria específica* que se cuantifica como la desviación de ese cruce en particular con respecto a la media de todos los cruces.

En términos estadísticos, las habilidades combinatorias generales son los efectos principales en un arreglo factorial, y la habilidad combinatoria

específica es la interacción. De acuerdo con (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007), el efecto de un cruzamiento entre dos genéticas A y B puede expresarse como:

$$(X - \bar{X}) = HCG_A + HCG_B + HCE_{AB}$$

Donde,

$X$  = valor de un cruce

$\bar{X}$  = valor promedio de todos los cruces

$HCG_A$  = habilidad combinatoria de la genética parental A

$HCG_B$  = habilidad combinatoria de la genética parental B

$HCE_{AB}$  = habilidad combinatoria específica del cruce AB

Se considera que la mejora que se obtenga de las genéticas utilizadas en un cruzamiento con respecto a su habilidad combinatoria general, depende de la varianza aditiva que tengan esas genéticas; de manera que cualquier otra mejora que haga uso de la varianza no aditiva proviene de la habilidad combinatoria específica. Por lo tanto, se deduce que para poder obtener los mejores cruces estos deben realizarse primero para conocer cuál es el mejor, y aquí radica una de las principales desventajas que presentan los cruzamientos: deben conocerse primero antes de recomendar cual es el mejor (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Otro de los inconvenientes que se presenta con la implementación de cruzamientos es el tiempo que estos requieren, ya que cada uno de ellos va a representar un intervalo generacional, lo que en el caso de algunos animales representa un gran lapso (Ej. aproximadamente 6 años en bovinos). Además, se requiere contar con un buen manejo de la genética, debido a que se exige el mantenimiento de un reproductor de cada una

de las genéticas a cruzar, ya sea en pajillas o en sementales (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

### **Estrategia general de los cruzamientos:**

De acuerdo con Ruales et al. (2007), cada vez que se desea utilizar un cruzamiento para obtener el mejoramiento deseado en un sistema productivo, se deben tener en cuenta los siguientes aspectos:

- Definir las condiciones de entorno donde se tendrá la nueva población de animales cruzados.
- Escoger las genéticas más adecuadas para los objetivos establecidos.
- Definir las características a mejorar genéticamente.
- Desarrollar un sistema de registro que permita cuantificar las características a mejorar, y los factores que afecten su expresión.
- Establecer un programa de evaluación de los reproductores, preferiblemente en las mismas condiciones donde se obtendrán sus progenies.
- A nivel regional y nacional, se recomienda utilizar diferentes alternativas de cruzamiento para poder determinar la más adecuada, y económicamente la más ventajosa para los criadores.

### Cruzamientos terminales

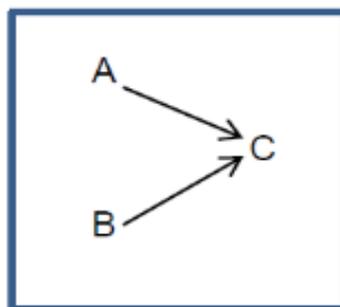
Los cruzamientos terminales se caracterizan por no hacer uso de los animales cruzados en los planes de apareamiento de la empresa ganadera que los genera. Esto implica que estos animales cruzados van a fase

“terminal”, es decir son animales para sacrificio (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007). Este sistema de cruzamiento es característico en sistemas de producción como la ganadería de carne y la porcicultura, en donde los animales cruzados generados van directamente a sacrificio.

Según Ruales et al. (2007), este tipo de cruzamiento terminal maximiza la heterosis, pero requiere tener disponibilidad permanente de las genéticas que generan el cruzamiento. Además, restringe el uso de los individuos cruzados, lo que en algunos sistemas productivos es ineficiente, por lo cual para mantener al máximo la heterosis se deben combinar los animales cruzados con genéticas diferentes a las de los progenitores que generan el  $F_1$ .

### **Cruzamiento terminal de dos genéticas**

Sean A y B las dos genéticas que se utilizan para generar los animales cruzados C:

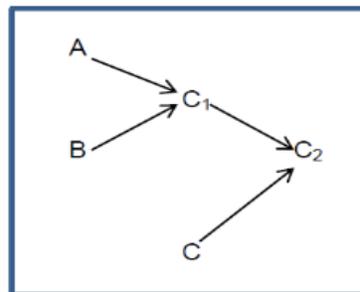


En diversos estudios se reporta que este tipo de cruzamiento mantiene la máxima heterosis, ya que el  $F_1$  retiene el 50% de heterosis de cada uno de sus parentales; su desventaja es que requiere mantener o proveerse permanentemente de las genéticas A y B, ya que los individuos C se

destinan al sacrificio, y no habría producción de animales de reemplazo. Para compensar un poco la ineficiencia presentada con este tipo de cruzamientos, se busca combinar estos  $F_1$  generados con genéticas diferentes a las de los padres en lo que se denomina *Cruzamiento terminal de tres o más genéticas* (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

### **Cruzamiento terminal de tres o más genéticas**

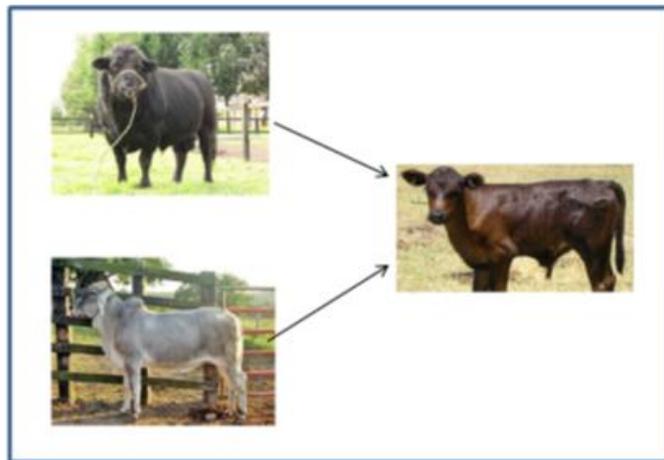
Sean A y B las dos genéticas que se utilizan para generar los animales cruzados  $C_1$ ; de estos individuos  $C_1$  se seleccionan generalmente las hembras para ser apareadas con una tercera genética C, y los animales restantes se destinan a sacrificio. El producto final de este tipo de cruzamiento serían entonces los animales  $C_2$  (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).



Si se quisieran utilizar animales cruzados de este  $C_2$ , y se desea mantener al máximo la heterosis, se deben aparear con otro tipo de genética (D) y así se pueden mantener los siguientes apareamientos sucesivamente. El inconveniente de estos cruces terminales es que se necesita estar proveyendo de las genéticas parentales constantemente, ya que no hay producción de animales de reemplazo (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

### Ejemplo:

En el cruzamiento de ganado Angus y ganado Brahman cuyos promedios de peso al destete son de 180 y 145 Kg respectivamente, se produjeron animales cruzados Brangus que se comercializan para sacrificio con un peso promedio al destete de 179 Kg aproximadamente; ¿cuál es el grado de vigor híbrido obtenido en este cruzamiento? (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).



Angus = 180 Kg

Brahman = 145 Kg

Brangus = 179 Kg

$$H = \left[ \frac{C - P}{P} \right] * 100$$

$$H = \left[ \frac{179 - \left( \frac{180 + 145}{2} \right)}{\frac{180 + 145}{2}} \right] * 100$$

$$H = 10,15\%$$

En el caso que se quieran utilizar animales cruzados Brangus y se desea mantener al máximo la heterosis, estos se deben aparear con otro tipo de genética (Ej. Simmental), y así sucesivamente pero siempre con genéticas diferentes a las de los parentales.

### Cruzamientos secuenciales

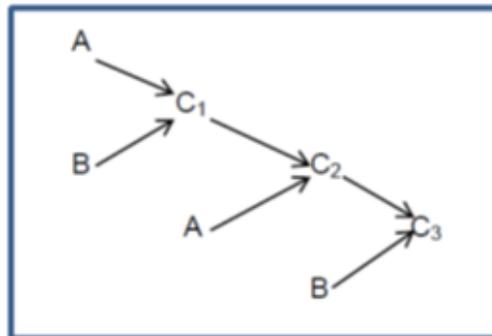
Los cruzamientos secuenciales hacen mención a aquellos apareamientos que hacen uso de animales cruzados. Esta es la gran ventaja de este tipo de apareamientos; tienen su mayor uso en aquellos sistemas productivos que desean explotar la "heterosis materna", entendida como la superioridad de la hembra cruzada con respecto a la hembra de raza pura. Sin embargo, es importante tener en cuenta que en este tipo de cruzamientos la expresión de la heterosis se reduce, pero se puede incrementar con la combinación de diferentes genéticas (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

### **Cruzamiento alterno**

El cruzamiento alterno es el cruzamiento secuencial de dos genéticas, alternando en cada generación el uso de cada una de ellas. La ventaja de este cruzamiento es la homogeneidad genética que presentan los animales cruzados ( $2/3$  de la genética del cruzado corresponden a la genética pura utilizada en su formación). La desventaja es que solo se expresa el 33% aproximadamente de la heterosis del cruce terminal (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

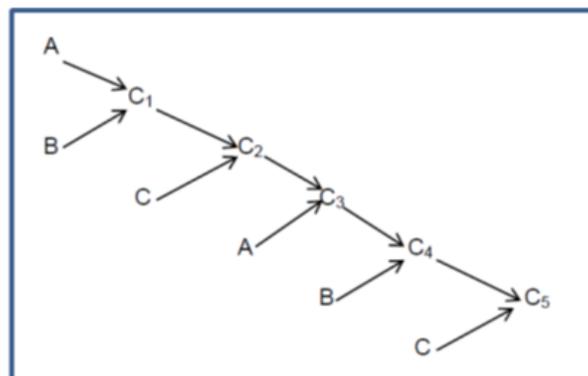
### Ejemplo:

Siendo A y B las genéticas que generan los individuos  $C_1$  cruzados (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):



### Cruzamiento rotacional

De acuerdo con Ruales et al. (2007), cruzamiento rotacional es el cruzamiento secuencial de tres o más genéticas, en el cual, y como su nombre lo indica, se rota el uso de las genéticas en cada generación.



Este tipo de cruzamiento se utiliza para tratar de mantener al máximo la heterosis, pero genera heterogeneidad genética en los animales cruzados,

y a diferencia del cruzamiento terminal de tres o más genéticas, en este tipo de cruzamiento si se utilizan y se rotan las genéticas parentales entre sí generación a generación (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Hasta el momento se ha visto que la máxima heterosis se obtiene en los cruzamientos terminales, pero en algunos sistemas de producción es frecuente la necesidad de hacer uso de animales cruzados cuando no se tiene disponibilidad constante de la genética pura parental, lo cual genera una pérdida de heterosis. Una formula general para predecir la retención de la heterocigocidad inicial, es decir que tanta de la heterosis del F<sub>1</sub> se retiene en los siguientes cruzamientos es (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

$$RH = 1 - \sum P_i^2$$

Donde,

P<sub>i</sub> = fracción de cada una de las genéticas que componen al animal cruzado.

### **Ejemplo:**

Un animal trihíbrido con proporciones genéticas 1/2, 1/4, y 1/4 respectivamente, tendrá una retención de la heterosis de (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007):

$$RH = 1 - \left\{ \left(\frac{1}{2}\right)^2 + \left(\frac{1}{4}\right)^2 + \left(\frac{1}{4}\right)^2 \right\}$$

$$RH = 0,625 = 62,5\%$$

Lo cual indica que el 62,5% de la heterosis inicial se retiene en el siguiente cruzamiento; por lo tanto, se puede afirmar que se pierde el 37,5% de heterosis en el siguiente cruzamiento (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

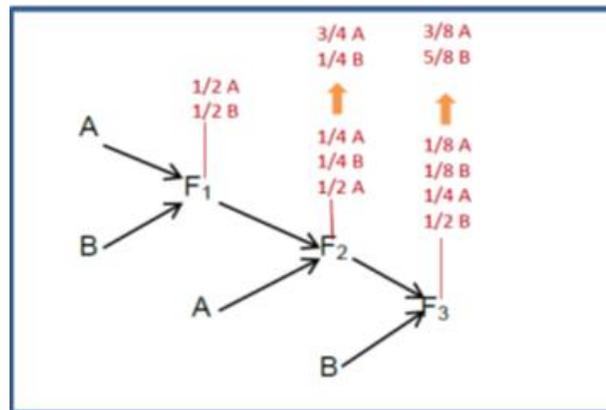
Debido a que no todas las razas tienen la misma habilidad de combinarse entre sí (ya que presentan diversos grados de variación), esta pérdida o retención de heterosis va a ser variable en cada uno de los cruzamientos, fundamentalmente en los cruzamientos secuenciales que sí hacen uso de animales cruzados, a diferencia de los cruzamientos terminales en donde se producen animales para sacrificio y éstos retienen el máximo grado de heterosis posible (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

### **Ejemplo:**

Se tienen 2 genéticas A y B, cuyos promedios de producción de leche son 21 litros y 15 litros respectivamente. Describa el cruzamiento alterno que recomendaría para mejorar la producción de leche en esta empresa ganadera, asumiendo que la heterosis inicial es de 9% (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

$\left. \begin{array}{l} A = 21 \text{ Lt} \\ B = 15 \text{ Lt} \end{array} \right\}$	Posibles combinaciones: AB BA
---	-------------------------------------

1. Realizar los cálculos para la primera combinación: AB



- Paso 1: estimar el promedio de producción de leche de la  $F_1$ :

Asumiendo que la heterosis inicial es del 9%:

$$H = \left[ \frac{C - P}{P} \right] * 100$$

$$0,09 = \left[ \frac{C - \left( \frac{21 + 15}{2} \right)}{\left( \frac{21 + 15}{2} \right)} \right] * 100$$

$0,09 * 18 + 18 = 19,62$  (Promedio de producción de leche de la  $F_1$ ).

- Paso 2: estimar la retención de heterosis para el próximo cruzamiento ( $F_2$ ):

$$RH = 1 - \left\{ \left( \frac{3}{4} \right)^2 + \left( \frac{1}{4} \right)^2 \right\}$$

$$RH = 1 - \{0,5625 + 0,0625\} = 0,375$$

$$0,375 * (0,09) = 0,0338 = 3,38\%$$

- Paso 3: repetir los cálculos para los siguientes cruzamientos:

$$\diamond 0,0338 = \left[ \frac{C - \left( \frac{19,62+21}{2} \right)}{\left( \frac{19,62+21}{2} \right)} \right] * 100$$

$0,038 * 20,31 + 20,31 = 20,99$  (Promedio de producción de leche de la F<sub>2</sub>).

$$RH = 1 - \left\{ \left( \frac{3}{8} \right)^2 + \left( \frac{5}{8} \right)^2 \right\}$$

$$RH = 1 - \{0,1406 + 0,3906\} = 0,4688$$

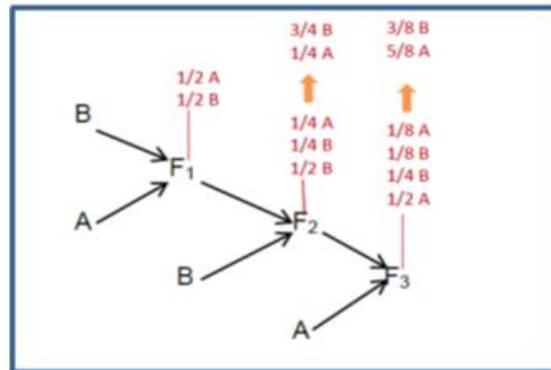
$$0,4688 * (0,0338) = 0,0158 = 1,58\%$$

$$\diamond 0,0158 = \left[ \frac{C - \left( \frac{20,99+15}{2} \right)}{\left( \frac{20,99+15}{2} \right)} \right] * 100$$

$0,0158 * 17,99 + 17,99 = 18,27$  (Promedio de producción de leche de la F<sub>3</sub>).

Hasta el momento en este ejemplo, hemos visto una sola combinación de esas dos genéticas disponibles: AB; sin embargo, asumiendo que esas dos genéticas son dos razas, no es lo mismo cruzar primero A y B que cruzar primero B y A, porque los promedios de los padres en cada cruzamiento van a ser diferentes en cada caso. Por lo tanto, es necesario realizar los cálculos para el resto de las combinaciones posibles, es decir: BA para lograr determinar cuál de las seis posibles combinaciones dará el mejor cruzamiento.

2. Realizar los cálculos para la segunda combinación: BA



$$\diamond 0,09 = \left[ \frac{C - (18)}{18} \right] * 100$$

$0,09 * 18 + 18 = 19,62$  (Promedio de producción de leche de la F<sub>1</sub>)

$$\diamond 0,0338 = \left[ \frac{C - \left( \frac{19,62 + 15}{2} \right)}{\left( \frac{19,62 + 15}{2} \right)} \right] * 100$$

$0,0338 * 17,31 + 17,31 = 17,89$  (Promedio de producción de leche de la F<sub>2</sub>)

$$\diamond 0,0158 = \left[ \frac{C - \left( \frac{17,89 + 21}{2} \right)}{\left( \frac{17,89 + 21}{2} \right)} \right] * 100$$

$0,0158 * 19,44 + 19,44 = 19,74$  (Promedio de producción de leche de la F<sub>3</sub>)

Después de revisar los resultados para la última generación obtenida, se recomienda cruzar las genéticas A y B cruzando primero la F<sub>1</sub> con B y luego la F<sub>2</sub> con A, para obtener el mejor promedio en la producción de leche.

## APLICACIONES

### Formación de razas sintéticas

Una de las aplicaciones de los cruzamientos en los diferentes sistemas de producción animal es la formación de razas sintéticas, las cuales buscan fijar la composición genética de la nueva raza en las siguientes generaciones. A través del cruzamiento se han generado diferentes razas, las cuales se utilizan como reproductoras para la generación de los animales en los diferentes sistemas productivos (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Ejemplos de estas razas sintéticas son las generadas en bovinos con la obtención de animales  $5/8$  taurinos -  $3/8$  cebuínos, tal y como es característica de razas como: Simbrah, Brangus y Gyrolando. Existen otros ejemplos como el del ganado Santa Gertrudis que es  $3/8$  Brahman y  $5/8$  Shorthorn, el Charbray:  $13/16$ - $14/16$  Charolais y  $2/16$ - $3/16$  Brahman, el Beefmaster: 50% Brahman, 25% Hereford y 25% Shorthorn, y muchas otras razas poseen genes de varias genéticas a su vez como el Jamaica Hope o el Jamaica Red, que es fruto del apareamiento entre razas cebuínas, Jersey, Red Poll y Guernsey entre otras (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

### **Cruzamiento absorbente**

El cruzamiento absorbente o encaste es la práctica de aparear machos de genética pura con hembras de genética indeterminada, generación tras generación. En la primera generación, los animales cruzados tienen 50% de la genética de su padre puro; en la segunda generación, los cruzados tienen 75% de la genética del padre puro; en la tercera generación, la proporción de genética pura es 87.5%; y en una cuarta generación la

proporción incrementa a 93.75%, lo que la mayoría de las asociaciones a nivel mundial denominan “puro por cruzamiento” (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

Esta ha sido una herramienta por medio de la cual el uso de reproductores puros transforma una población sin caracterización genética, en un grupo semejante a la genética pura. Sin embargo, en entornos donde se limita el efecto de la genética en la expresión de las características, se ha hecho un mal uso de este cruzamiento al tratar de incorporar esta genética en ese entorno a través del encaste; y por lo tanto cuando el animal alcanza cierto grado de “pureza”, la limitante del entorno no permitirá que se exprese (Ruales, Manrique, & Cerón, 2007).

## CONCLUSIONES

El mejoramiento genético se constituye como una de las herramientas fundamentales dentro de los procesos de optimización de los sistemas de producción animal en la actualidad.

El objetivo general del mejoramiento genético es lograr una población de animales con características genéticas deseables, determinadas fundamentalmente por el mercado donde se comercializarán los productos y el tipo de explotación.

Para poder implementar un programa de mejoramiento genético es fundamental tener conocimiento de la composición genética del recurso animal disponible en los diferentes sistemas de producción, además de conocer el efecto que tiene esa genética sobre la expresión de las características a mejorar.

La variación fenotípica de cualquier característica de interés zootécnico está influenciada tanto por el efecto de la variación genética, como por el efecto de la variación ambiental.

Los parámetros genéticos (heredabilidad, repetibilidad y correlación genética), permiten cuantificar el efecto de la genética en la expresión fenotípica de las características de interés dentro de un programa de mejora animal.

El principal parámetro genético en un programa de mejoramiento es la heredabilidad, ya que determina la cantidad de variación en una característica que se debe al efecto directo de los genes.

La repetibilidad se define como la correlación que existe entre diferentes registros para un carácter en particular, o como la expresión del mismo

carácter en diferentes épocas de la vida productiva de un mismo individuo.

La correlación permite cuantificar el grado de asociación que existe entre dos características desde el punto de vista genético.

Las dos herramientas fundamentales del mejoramiento genético animal son la selección de reproductores y los sistemas de apareamiento; de estas dos estrategias, la única capaz de alterar la frecuencia de los genes es la selección.

## Bibliografía

- Cardellino, R. & Rovira, J. (1987). *Mejoramiento genético animal*. Montevideo, Uruguay: Editorial Agropecuaria Hemisferio Sur. S.R.L.
- Facultad de Ciencias Veterinarias- Universidad Nacional del Nordeste.* (s.f.). Obtenido de <https://ipafcv.files.wordpress.com/2019/05/1.-capc3adtulo-i.-generalidades-mga..pdf>

- Falconer, D. S. & Mackay, T. F. (1996). *Introduction to Quantitative Genetics*. Zaragoza, España: Acribia, S.A.
- González, K. (2017). *Zootecnia y veterinaria es mi pasión*. Obtenido de <https://zoovetesmipasion.com/ganaderia/mejoramamiento-genetico/mejoramamiento-genetico-animal/>
- Manrique Perdomo, C. (s.f.). *Su Ganado.com*. Obtenido de [https://suganado.com/noticias\\_detalle.php?Id\\_Noticia=85](https://suganado.com/noticias_detalle.php?Id_Noticia=85)
- Martínez Niño, C. A., Manrique Perdomo, C., & Elzo, M. A. (2012). La evaluación genética de vacunos: una percepción histórica. *Revista colombiana de ciencias pecuarias*, 293-311.
- Masgoret, S. & Calafé, M. (s.f.). *Asociación Argentina Criadores de Hereford*. Obtenido de <https://www.hereford.org.ar/web/wp-content/uploads/Mejoramamiento-Gen%C3%A9tico-por-d%C3%B3nde-empezar.pdf>
- Ossa Saraz, G. A. (2003). *Mejoramamiento genético aplicado a los sistemas de producción de carne*. Bogotá, Colombia: Produmedios.
- Ruales España, F. R., Manrique Perdomo, C., & Cerón Muñoz, M. F. (2007). *Fundamentos en mejoramiento animal*. Medellín, Colombia: L. Vieco e Hijas Ltda.
- Salamanca Carreño, A. (2012). *Sitio argentino de producción animal*. Obtenido de [http://www.produccion-animal.com.ar/genetica\\_seleccion\\_cruzamientos/genetica\\_en\\_general/27-EVOLUCION\\_MEJORAMIENTO.pdf](http://www.produccion-animal.com.ar/genetica_seleccion_cruzamientos/genetica_en_general/27-EVOLUCION_MEJORAMIENTO.pdf)
- Simm, G. (1998). *Genetic improvement of cattle and sheep*. U.K.: Farming Press.
- Spike, P. (2009). *Applied animal breeding. Lab exercises*. Iowa: State University Book Store.
- Vilela Vilarde, J. L. (2014). *Mejoramamiento genético en animales domésticos*. Lima, Perú: Empresa Editora Macro E.I.R.L.

