



UNIVERSIDAD
POLITECNICA
DE VALENCIA



MASTER INTERUNIVERSITARIO EN MEJORA GENÉTICA
ANIMAL Y BIOTECNOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN

***Heterogeneidad de varianza ambiental en
vacunos Brangus***

Tesis de Master: Valencia, Septiembre 2011

Tesista: Gabriel Otero

Director: Rodolfo J. C. Cantet, PhD

Codirector: Ana N. Birchmeier. M. Sc.

Codirector en España: Agustin Blasco Mateu, PhD



Resumen

La raza Brangus es la de mayor difusión en el subtropico argentino. El programa de evaluación genética de Brangus en Argentina, denominado ERBra (Evaluación de Reproductores Brangus), se vienen desarrollando desde el año 1992, y continuamente desde 2000, por el grupo de la Facultad de Agronomía de la UBA. La metodología de predicción empleada es BLUP (o predicción lineal insesgada de mínima varianza) de C. R. Henderson. En la actualidad el número de animales evaluados supera los 200.000. Los modelos de predicción empleados en el ERBra son una aproximación a la situación real, y descansan sobre un conjunto razonable de supuestos que son asumidos para que el modelo pueda ser operativo. En general, se suele asumir en el modelo de evaluación que la varianza del error es homogénea. Asumir que la variación residual es homogénea, es equivalente a considerar que la variabilidad del medio ambiente y la variación genética, dentro y entre, familias son homogéneas. Debido a la heterogeneidad de ambientes donde se desarrolla esta raza (desde las mesetas subtropicales argentino-uruguayas a las zonas más tropicales en Paraguay, y los llanos orientales colombianos), el objetivo de esta tesis fue el detectar la presencia de heterogeneidad de varianza residual para el carácter peso al destete (el más numeroso), de modo de estratificar las cabañas sobre la base de la heteroscedasticidad, para finalmente estimar los parámetros de dispersión bajo dicha estructura. El análisis incluyó los registros de animales Brangus de ambos sexos, perteneciente a 121 cabañas de Argentina, Colombia, Paraguay y Uruguay. Las estimaciones de varianza por cabaña fueron evaluadas mediante PROC GLM de SAS y para estimar los parámetros de dispersión se utilizó el método de máxima verosimilitud residual (REML). La varianza estimada para cada cabaña se mostró con un mínimo de 94,83 Kg² para la cabaña 622 y un máximo de 2.386,19 Kg² para la cabaña 1.112. La heterogeneidad de la varianza para el peso al destete detectada en este estudio es importante y debería ser tenida en cuenta en futuras evaluaciones genéticas. Las h^2 s estimadas del carácter fueron inferiores a las reportadas en la literatura para la raza Brangus. Esto muy posiblemente se deba al escaso nivel de información en el pedigrí para separar efectos directos de los maternos en la base de datos. Dada la magnitud de las diferencias en varianzas dentro de los diferentes estratos estudiados, es recomendable incorporar a la evaluación las varianzas residuales estimadas para aumentar la eficiencia de la selección dentro de la raza.

Introducción

La evaluación genética es una herramienta fundamental para la selección dentro de una raza bovina para carne. La raza Brangus es la de mayor difusión en el subtrópico argentino. El programa de evaluación genética de Brangus en Argentina, denominado ERBra (Evaluación de Reproductores Brangus), se vienen desarrollando desde el año 1992, y continuamente desde 2000, por el grupo de la Facultad de Agronomía de la UBA. En la actualidad, de dicha evaluación participan más de 120 establecimientos de cría de reproductores (denominados regionalmente “cabañas”) de Argentina, Colombia, Uruguay y Paraguay, en los cuales las condiciones climáticas y de sistemas de producción varían no solo entre regiones sino también entre cabañas ubicadas en la misma región. Para estimar los valores genéticos, de todos los animales evaluados, se emplea un *"modelo animal multicarácter"* incluyendo al Peso al Nacer, el Peso al Destete, la Aptitud Materna y el Peso Final (entre el año y medio y los dos años de vida del reproductor). La metodología de predicción empleada es BLUP (o predicción lineal insesgada de mínima varianza) de Henderson (1973). En la actualidad el número de animales evaluados supera los 200.000.

En la definición de los modelos de predicción empleados en el ERBra se supone que las varianzas del error son homogéneas entre cabañas, con el objeto de minimizar el número de parámetros a estimar en el modelo. Asumir que la variación residual es homogénea, es equivalente a considerar que la variabilidad del medio ambiente y la variación genética, dentro y entre, familias son homogéneas. Si este supuesto no se cumple, se induce una pérdida de la respuesta a la selección debida a la disminución de la exactitud de predicción de los valores de cría (Visscher y Hill, 1992). Dado que la evaluación Brangus no contempla la heteroscedasticidad en varianza ambiental y, debido a la heterogeneidad de ambientes involucrados (desde las mesetas subtropicales argentino-uruguayas a las zonas más tropicales en Paraguay, y los llanos orientales colombianos), el objetivo de esta tesis es detectar la presencia de heterogeneidad de varianza residual para el caractere peso al destete (el de mayor número de registros), de modo de estratificar las cabañas sobre la base de la heteroscedasticidad, para finalmente estimar los parámetros de dispersión bajo dicha estructura.

Revisión:

Desde sus primeras aplicaciones en los programas de mejoramiento genético animal, la predicción insesgada de mínima varianza (BLUP, Henderson, 1973) ha significado un importante avance como método de predicción del valor genético. Distintivas ventajas y mayores ganancias genéticas se han obtenido desde su utilización, con respecto a los métodos usados con anterioridad. La predicción y precisión, de los valores genéticos estimados a través de BLUP, depende de las estimaciones de los componentes de varianza asociados a los efectos aleatorios del modelo, de ahí la importancia de la correcta estimación de las varianzas y covarianzas genéticas y ambientales del modelo. Sin embargo, los modelos estadísticos empleados en la predicción del valor de cría son una aproximación a la situación real, y descansan sobre un conjunto razonable de supuestos que son asumidos para que el modelo pueda ser operativo. En general, se suele asumir en el modelo de evaluación que la varianza del error es homogénea. Aplicado a la evaluación del ganado de carne esto implica que las varianzas de los registros provenientes de distintos rodeos son iguales (homogéneas). Desde un punto de vista estadístico y para simplificar la presentación, podemos considerar un modelo lineal más sencillo que el de la evaluación genética: el modelo de regresión lineal simple. En tal situación, para la observación i -ésima (y_i) con error e_i , la varianza de los errores condicional a los valores que tome la variable regresora X_i , es considerada como constante e igual a:

$$\text{Var}(e_i | X_i) = \sigma^2$$

Esto implica que en el análisis de regresión, los valores muestrales de y_i deben estar dispersos igualmente ante cualquier variación en X_i . Dicho de otro modo, la dispersión del error alrededor de la recta de regresión es la misma cualquiera sea el valor de X_i .

Cambiemos ahora de escala y vayamos al ambiente de la producción animal. Particularmente en ganado de carne criado bajo climas, sistemas de manejo, disponibilidad forrajera y estados sanitarios muy distintos, la posibilidad de encontrar heterogeneidad de varianza es alta. Ya desde la década del 40 diversos especialistas en mejora genética animal evalúan la existencia de una interacción entre el genotipo del animal y el medio ambiente donde se lo cría. El primero que reflejó este concepto fue Lush (1945) quién concluyó que los animales deben seleccionarse en los mismos ambientes donde se realiza la producción. Años

después, Robertson (1960) postuló la necesidad de identificar la existencia o no de diferencias en la heredabilidad entre los diferentes sistemas de producción, situación que tendría un efecto sobre el ordenamiento o ranking de los reproductores en los distintos ambientes. Consecuentemente, asumir que la variación que no es controlada por el modelo de evaluación o variación residual, sea homogénea es equivalente a asumir que la variación del medio ambiente y la variación genética, dentro y entre familias, son homogéneas. La veracidad del supuesto de homogeneidad es discutida por varios autores dadas evidencias empíricas. Se ha observado heterogeneidad de varianza ambiental en ganado lechero para producción (Brotherstone y Hill 1986; Robert-Granié et al., 1999 Jaffrezic et al., 2000), observándose además cambios en la varianza residual durante el transcurso de la lactación (Rekaya *et al.*, 2000). Del mismo modo se ha observado varianzas heterogéneas en vacunos de carne (Garrick et al., 1989; Rodríguez-Almeida et al., 1995) y ciertamente se hallaron evidencias de heterogeneidad entre razas dentro del mismo ambiente (Nuñez-Dominguez et al., 1993; Rodríguez-Almeida et al., 1995), siendo está una importante limitante cuando se pretenden realizar evaluaciones multirraciales en vacunos de carne.

Las consecuencias de no tomar en cuenta la heterogeneidad de la varianza ambiental en los programas de mejora son la reducción de la exactitud de predicción de los valores de cría de los candidatos a la selección, y la consecuente disminución del progreso genético esperado (Hill 1984; Garrick y Van Vleck 1987; Garrick et al. 1989; Visscher y Hill 1992). Esta consecuencia es más seria para los caracteres de baja heredabilidad. Entre las causas de heterocedasticidad se pueden mencionar:

- 1) *Omisión de variables en el modelo de evaluación:* Cuando se omite una variable, sea para reducir el costo computacional o porque no se dispone de dicha información, los errores son afectados porque la variable omitida pasa a formar parte de la estructura del error.
- 2) *Cambio en la estructura poblacional:* puede ocurrir que en ciertos períodos de medición, la varianza sea mayor o menor a la estimada tomando los datos en conjunto.
- 3) *Presencia de puntos atípicos:* la presencia de estos valores, generalmente provocados por manejos diferenciales en los rodeos, implicará necesariamente diferencias en la varianza.
- 4) *El espacio de muestreo:* en producción animal, los distintos sistemas de manejo de los animales a lo largo del espacio muestral, puede definirse como “inestabilidad estructural en forma de varianza no constante de los residuos de una regresión (heteroscedasticidad) o en los coeficientes del modelo (Anselin 2001).

Cuando se intenta considerar la heterogeneidad de varianza y estimar los parámetros del modelo que reflejen la heteroscedasticidad aparece un problema: la ignorancia de la

estructura de la heterogeneidad y las dificultades que conlleva estimar las varianzas heterogéneas cuando existen covarianzas entre errores. Ocurre que estructuras de la matriz de covarianzas entre los errores más complejas que una matriz diagonal, son imposibles de ajustar en las ecuaciones de predicción del mérito genético cuando la base de datos es del orden de los cientos de miles o millones, dado la necesidad de invertir dicha matriz. Consecuentemente, se han propuesto distintos métodos para atenuar el impacto de la predicción con varianzas desiguales, tales como transformaciones logarítmicas (Everett and Keown, 1984), agrupar por escalas de producción (Hill 1984; Visscher et al 1991; Everett y Keown, 1984), o agrupar las varianzas estimadas dentro de rodeo (Pearson 1988; Dong y Mao, 1990). Mediante la transformación logarítmica previa al análisis se busca eliminar la heterogeneidad causada por efecto de la escala de producción, situación que en muchas ocasiones no es la única causa de varianzas diferentes (Jara y Nelson, 2002). La estandarización usando el desvío estándar fenotípico del rodeo (Bampton 1992) es adecuado para eliminar el efecto de la heterogeneidad, pero se requiere una estimación continua de las varianzas dentro del rodeo (ajustada por efectos fijos). Mientras que al agrupar los predios por nivel de varianza intrapredial, se incrementa el valor de la varianza aditiva y de heredabilidad. La solución óptima es detectar y estimar la heterogeneidad de varianza para incorporar los estimadores en las ecuaciones de predicción para calcular BLUP (Gianola, 1986). En tal sentido, se suele utilizar (Meyer 1986; Quaas 1989) una formulación similar a la de un modelo multi-carácter para estimar los componentes de (co)varianza genéticos entre ambientes en el modelo de heterogeneidad (Gianola 1986). Sin embargo, cuando el número de ambientes es grande, las ecuaciones del modelo mixto se tornan complejas y difíciles de resolver y otro tanto ocurre con la estimación de los parámetros de dispersión.

Conjuntamente con los métodos Bayesianos, Máxima Verosimilitud Restringida o Residual (REML, del inglés: Restricted Maximum Likelihood, Patterson y Thompson, 1971) es una de las metodologías de predilección de los especialistas en mejora genética animal para estimar los componentes de (co)varianza. Entre otras propiedades de los estimadores de verosimilitud, REML o Bayesianos, y bajo ciertas condiciones, es la de recuperar las varianzas previas a la selección (Im et al, 1989). El objetivo de esta tesis será detectar la presencia de heterogeneidad ambiental para peso al destete en animales Brangus de Argentina, de modo de estratificar los rodeos sobre la base de la heteroscedasticidad, y luego estimar los parámetros de dispersión bajo dicha estructura.

Materiales y Métodos

Descripción de la Raza

La raza Brangus es una población compuesta por las razas Angus, entre las Británicas, y Brahman (con algo de Nelore, en Argentina) entre las índicas, siendo originaria de los Estados Unidos, donde los primeros cruzamientos se realizaron en 1912, y la Asociación fue fundada en 1949. El objetivo de formación era lograr un vacuno de carne que conserve las buenas características de la raza Angus (fertilidad, mansedumbre y calidad de carne) y que posea además la adaptación al trópico (tolerancia a las altas temperaturas, humedad, parásitos tanto internos como externos y rusticidad) del Brahman.

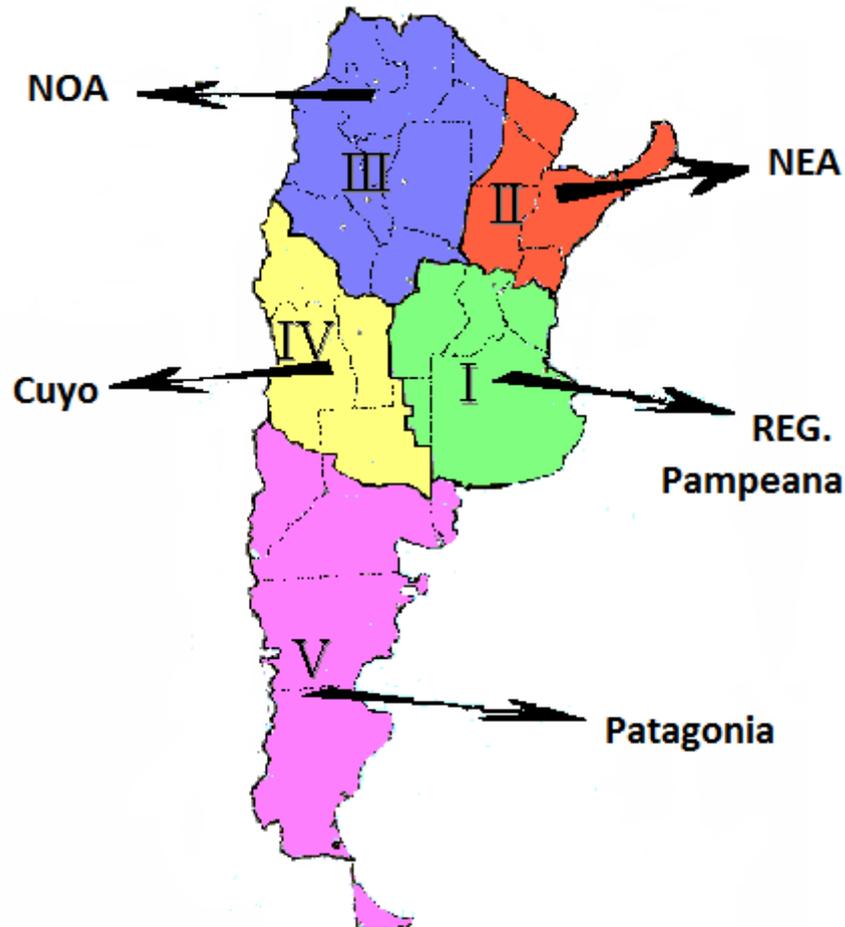
La cría del Brangus comienza en Argentina en la década del '50 acompañando el proceso de un mercado, localizado principalmente en el norte y centro de la Argentina, que demandaba rodeos que ofrecieran, para la cría vacuna, adaptación, precocidad, habilidad materna y calidad de carne. El mayor crecimiento se produce en las décadas del '70 y '80, en la actualidad es la raza de mayor comercialización en esa zona y la tercera numéricamente a nivel nacional. En abril de 1978 los criadores de dicha raza se nuclean y fundan la Asociación Argentina de Brangus (AAB) cuyos principales objetivos, fueron y son, la selección y el mejoramiento de la raza, contribuyendo a incrementar tanto la excelente calidad de sus carnes como las condiciones de rusticidad en su crianza. En la actualidad cuenta con más 600 socios y 200 criadores activos distribuidos en 15 provincias que inscriben anualmente un promedio de 25.200 reproductores.

La gran adaptación que posee la raza a diferentes sistemas de producción, ha permitido su desarrollo en los más diversos ambientes, de los cuales podemos describir tres grandes regiones.

El Nordeste Argentino (NEA): segunda región ganadera del país, abarca las provincias de Corrientes y Misiones, este de Formosa y Chaco, y norte de Entre Ríos y Santa Fe. El NEA se divide en dos sub-regiones separadas por el Río Paraná, caracterizándose la región Este por la carencia de fósforo y sodio. Al Oeste del Río Paraná, las lluvias decrecen hacia el Oeste y la falta de agua es una severa limitante a la producción. El clima es sub-tropical húmedo y las lluvias varían entre 500 mm al oeste de Chaco y Formosa, hasta 2.000 mm en Misiones. La producción de MS de los pastizales oscila entre 1.000 kg MS/ha o menos en el oeste de Chaco-Formosa, hasta 10.000 kg MS/ha en algunas regiones de Corrientes o

Misiones. La producción forrajera se concentra en primavera-verano, disminuye en otoño y el invierno es de casi nula producción.

Figura 1: Zonas Ganaderas de la Argentina (adaptado Rearte 2007)



El NOA: comprende las provincias de Jujuy, Salta, Tucumán, Catamarca, Santiago del Estero y norte de Córdoba. Abarca una gran diversidad de ambientes, desde el cordillerano al oeste hasta la llanura chaqueña en el centro y este. El clima es subtropical seco y variable según región, desde árido con 200 mm de lluvias al año en el sector sudoccidental, hasta subhúmedo al este con precipitaciones que llegan a los 700 mm al año. Los veranos son muy calurosos y los inviernos moderados. Las precipitaciones se concentran en verano-otoño, generando una prolongada época seca en invierno y primavera. Los suelos son poco profundos, deficientes en materia orgánica y nitrógeno, de reacción neutra a alcalina. La vegetación dominante es el bosque chaqueño, alternando con pastizales abiertos y áreas arbustivas. Estas características climáticas y forrajeras determinan que la actividad ganadera

predominante sea la cría. La actividad de invernada, o engorde post-destete, se limita a las zonas con mayores precipitaciones o con posibilidades de riego. La incorporación de especies cultivadas como el Buffel grass (*Cenchrus ciliaris*) en las zonas áridas y Gatton panic (*Panicum maximum* *cg* *Gatton*) en la región sub-húmeda, permitieron duplicar o triplicar la carga y la productividad por ha.

La Región pampeana: incluye las provincias de Buenos Aires, sur de Santa Fe, Córdoba y Entre Ríos y noreste de La Pampa. Es un área principalmente plana de suelos profundos con alto contenido de materia orgánica y naturalmente cubierta de pastizales. El clima es templado húmedo con temperaturas que promedian los 15°C en el sur y 18°C en el norte. Las temperaturas máximas absolutas rara vez llegan a los 38°, mientras que las mínimas absolutas están cerca de -10°C. Las precipitaciones decrecen de 1.100 mm en el noreste a 600 mm en el suroeste, con promedios mensuales de 50-90 mm en primavera y verano y 20-30 mm en invierno. La producción de forraje es variable, en un rango de 8 a 12 toneladas de MS/ha/año en los mejores suelos y de 2 a 7 toneladas en los suelos más pobres dependiendo de las lluvias y la fertilidad del suelo.

Durante los años 80 la AAB llevo adelante un sistema de recolección de datos, fundamentalmente, para la evaluación genética dentro de rodeos por índices de selección, pero dado el limitado valor que tiene este procedimiento para el progreso genético de la raza tomada conjuntamente, en 1991 la AAB decide adoptar la metodología de modelos mixtos para calcular las DEP's de los reproductores Brangus inscriptos a nivel nacional, pasando así a un esquema de selección entre rodeos. A tal efecto, realiza un convenio de Colaboración Técnica con la Cátedra de Mejoramiento Genético Animal de la Facultad de Agronomía de la UBA, la cual con algunas interrupciones en la década de los 90' produce una evaluación genética continua desde 1999: ERBra (evaluación de reproductores Brangus). En la actualidad el ERBra es un programa internacional en el que participan más de 120 establecimientos de cría de reproductores (denominados regionalmente "cabañas") de Argentina, Colombia, Uruguay y Paraguay. En 2011 el número de animales en el pedigrí es superior a 200.000. Para predecir los valores genéticos de todos los animales evaluados, se emplea un "*modelo animal multicarácter*" incluyendo el Peso al Nacer, el Peso al Destete, la Aptitud Materna y el Peso Final. La metodología de predicción empleada es BLUP (o predicción lineal insesgada de mínima varianza) de Henderson (1973). Dicho método requiere conocer los parámetros de dispersión del modelo (varianzas y covarianzas). Dado que los parámetros son desconocidos, han sido estimados a partir de los datos: tanto las heredabilidades, como las correlaciones genéticas y ambientales fueron estimadas mediante

un método Bayesiano empleando el algoritmo de Gibbs “enteramente conjugado” (FCG, Cantet et al, 2004).

La dinámica de evaluación, donde nuevos productores se incorporan anualmente al ERBra y requieren de varios años antes de que el mecanismo de registro de la información (pesadas, asignación de paternidades) sea apropiado, la heterogeneidad del tamaño de los rodeos y, fundamentalmente, la gran variación entre ambientes de crianza, sugiere la presencia de heterogeneidad de varianza ambiental en los datos. Dado que en la actualidad la evaluación Brangus no contempla dicha heterogeneidad, y en caso que existiese, la exactitud de los valores de cría predichos (DEP's) se reduciría (Gianola, 1986). Es por ello que en este trabajo se pretende detectar la presencia de heterogeneidad ambiental para el carácter de crecimiento más numeroso, como el peso al destete.

Detección de heterogeneidad de la varianza

El procedimiento de testeo para detectar heterogeneidad de varianza consistió en la prueba de Brown y Forsythe (1974). Para ello se compararon de a pares las varianzas del error de cada cabaña participante del ERBra. Las varianzas del error de los establecimientos fueron estimadas en un análisis por cabaña de todos los datos del establecimiento. El análisis se realizó ajustando un modelo mixto que incluyó los efectos fijos ambientales sistemáticos de sexo, edad de la madre, edad del ternero al destete y grupo de contemporáneos, y como aleatorio al efecto padre. Nótese que, si bien el análisis no es de mínima varianza dado que no se está contemplando enteramente la estructura genética de las observaciones, los residuales del modelo son insesgados en relación con el modelo animal multicarácter empleado en el ERBra. El ajuste se llevó a cabo con PROC MIXED de SAS. Los residuales del modelo fueron generados y escritos a un archivo que combinó la identificación de cabaña para poder ser analizados mediante un modelo de una vía (cabaña) para el test de heterogeneidad, implementado en el procedimiento PROC GLM de SAS. Las estimaciones de varianza por cabaña fueron evaluadas mediante PROC UNIVARIATE de SAS. El análisis incluyó los registros de 95.516 animales Brangus de ambos sexos, perteneciente a 121 cabañas de Argentina, Colombia, Paraguay y Uruguay.

Tabla 1: Descripción general de los datos.

<i>Base Datos</i>		<i>N°</i>	<i>Peso Promedio</i> (Kg)	<i>D.S.</i>	<i>Edad Promedio</i> (Días)	<i>D.S.</i>
Registros de Peso al Destete	Machos	50.616	185,9	38,7	193,8	43,4
	Hembras	44.900				

Estimación de componentes de (co)varianza

Una vez detectada heterogeneidad de varianza en el peso al destete, entre las cabañas participantes de la evaluación genética Brangus, las estimaciones de las varianzas del error de cada establecimiento fueron estratificadas en tres niveles. Los estratos 1 y 3 contemplan aproximadamente el 25% de los establecimientos, respectivamente, mientras que el estrato 2 el 50% restante la base de datos. Estadísticos descriptivos de los tres estratos son presentados en la Tabla 2 y el pedigrí se describe en la Tabla 3.

Tabla 2: Descripción de la base de datos

<i>Base Datos</i>	<i>N°</i>	<i>Peso Prom.</i> (Kg)	<i>DS</i>	<i>Edad Prom.</i> (Días)	<i>DS</i>
Registro de Peso al Destete	81.823	185,0	37,9	192,7	43,1
Estrato 1	8614	180,6	29,1	198,8	43,0
Estrato 2	57.325	181,4	36,3	188,7	38,9
Estrato 3	15.884	200,0	44,0	204,9	53,7

Tabla 3: Descripción del Pedigrí.

Pedigrí	Padres	Madres	TOTAL
<i>Individuos</i>	2.154	52.695	130.261
N° promedio Crías por progenitor	31,46	1,59	
Desconocidos	62.483	46.425	

Para estimar los parámetros de dispersión se utilizó el método de máxima verosimilitud residual (REML), tal como se encuentra instrumentado en el programa AsReml (Gilmour et al 2002). El modelo contempló cuatro efectos fijos: variables clasificatorias para

grupos de contemporáneos, sexo y edad de la madre, y la covariable edad del ternero al destete. Asimismo, se incluyeron como efectos aleatorios los valores de cría directos y maternos y el efecto ambiental permanente entre madres. Los parámetros de dispersión fueron entonces las varianzas aditivas directa y materna así como la covarianza entre ambos efectos, la varianza ambiental permanente y las tres varianzas del error según estratos.

Resultados

Heterogeneidad de varianza ambiental: En la Tabla 4 se puede observar, la varianza estimada para cada cabaña, hallando un mínimo de 94,83 Kg² para la cabaña 622 y el máximo de 2.386,19 Kg² para la cabaña 1.112. La relación entre estos últimos valores es 25, hecho que dimensiona el nivel de heterogeneidad de varianza en el peso al destete, entre las cabañas participantes de la evaluación genética Brangus. Este hecho es el resultado de la variación genética residual (dominancia, epistasis), ambientes, manejos y sistemas de producción que varían de cabaña en cabaña y de las múltiples interacciones entre estos factores. Los valores de las varianzas residuales estimadas para peso al destete, de los estratos bajo y medio son similares a los promedios nacionales, mientras que la varianza residual del tercer estrato – si bien superior – muestra una variabilidad considerable con una relación 1:4 entre valores extremos. Un hecho a resaltar es que no se observó una clara sectorización de cada estrato con una región de producción, como se presumió inicialmente (Figura 2). Las características en común dentro de los estratos extremos son las siguientes:

- 1) Inferior: constituido por cabañas de tamaño “pequeño”, en cuanto al número de animales que reportan. Es dable suponer que el manejo y la alimentación sea más uniforme bajo dichas circunstancias (De Veer y Van Vleck, 1987).
- 2) Superior: Los establecimientos observados en este estrato presentan dos características bien diferenciadas. Un primer grupo está constituido por cabañas que suelen participar en exposiciones de reproductores, y que brindan a ciertos grupos de animales un tratamiento diferencial, muchas veces no declarado, que y que no es enteramente ajustado por los grupos de contemporáneos. La inclusión de los datos en el modelo para estas cabañas requerirá un análisis adicional de la variabilidad. Existe un segundo grupo de establecimientos que muestran una variabilidad residual extrema, encontrándose ubicadas en zonas con gran variabilidad interanual.

Tabla 4: Varianza residual para peso al destete de las cabañas Brangus del ERBra.

<i>Cuartil Inferior</i>			<i>Estrato Medio</i>			<i>Cuartil Superior</i>		
<i>Cab</i>	<i>n</i>	<i>Varianza</i>	<i>Cab</i>	<i>N</i>	<i>Varianza</i>	<i>Cab</i>	<i>n</i>	<i>Varianza</i>
622	19	94,83	1102	216	427,40	643	1041	663,42
1407	40	107,31	617	384	427,67	1401	339	665,73
602	414	107,59	614	52	439,54	183	2748	676,32
597	83	111,90	653	128	445,14	68	1096	680,84
642	103	122,49	406	427	445,17	283	2870	690,79
583	354	128,14	317	932	447,42	297	1665	701,78
565	954	156,91	458	1171	449,87	604	2140	705,30
623	44	189,80	728	21	456,28	1101	1334	711,79
1402	15	191,79	571	1182	462,41	689	67	737,10
1404	90	223,99	1108	41	467,08	357	412	745,05
683	331	226,88	569	4362	478,50	35	361	755,91
755	4	232,58	568	66	480,75	1104	349	767,64
737	16	264,15	570	2587	487,95	1403	24	777,77
688	59	283,39	589	1376	488,46	626	115	796,78
76	47	286,12	31	215	489,03	612	1233	827,74
735	10	290,68	741	52	489,47	494	97	839,57
247	211	290,75	650	238	490,81	644	364	847,82
516	44	297,58	624	50	497,05	588	398	850,83
633	252	300,77	391	51	501,68	756	16	858,65
611	62	303,34	463	1163	503,07	1107	19	859,97
251	545	320,32	500	1663	514,23	1103	114	865,44
553	126	330,78	603	1441	514,91	1111	19	946,94
649	60	332,23	619	23	531,54	652	367	948,30
718	61	338,48	3	9619	536,17	207	188	984,06
1405	28	342,85	38	3275	542,33	628	52	1060,32
697	63	349,62	598	219	553,25	590	914	1134,40
501	1022	360,92	682	178	553,47	1109	182	1401,95
359	304	369,39	533	67	555,68	1106	113	1583,23
574	224	373,99	648	352	556,09	417	600	1707,43
484	3456	391,76	294	1562	556,41	690	8	1743,40
			5690	39	558,10	684	23	1774,93
			678	236	563,43	1112	120	2386,20
			5	15191	566,28			
			4	945	569,77			
			1110	139	579,36			
			636	173	580,39			
			664	81	581,58			
			659	51	582,30			
			12	2025	582,32			
			465	502	582,97			
			1406	115	583,83			
			71	1253	589,40			
			647	209	589,74			
			121	124	596,17			
			1202	672	600,50			
			613	1012	601,37			
			451	755	601,76			
			243	1806	603,56			
			665	161	605,19			
			587	1280	605,68			
			605	225	613,02			
			189	241	615,96			
			656	87	637,70			
			309	1206	641,77			
			331	834	642,17			
			557	1063	645,13			
			26	2848	647,70			
			726	574	651,51			
			1201	148	657,81			

Figura 2: Localización de las cabañas Brangus en la Argentina.



Estimaciones de los parámetros de dispersión: Las estimaciones de las varianzas fenotípica, aditiva directa y materna, así también como la covarianza entre ambos efectos, la varianza ambiental permanente y las tres varianzas del error según estratos se presentan en la Tabla 5.

Tabla 5: Estimación de los componentes de varianza y parámetros genéticos para PD.

<i>Base Datos</i>	<i>Estrato</i>		
	1	2	3
Varianza genética aditiva directa (σ_A^2)		162,57	
Varianza genética aditiva Materna (σ_m^2)		48,34	
(co) varianza genética (σ_{am})		-62,19	
Varianza del Ambiente Permanente (σ_p^2)		48,47	
Varianza del Error (σ_e^2)	175,95	383,18	636,11
Varianza Fenotípica (σ_p^2)	435,33	642,56	895,49
Heredabilidad directa (h^2)	0,37	0,25	0,18
Correlación genética directa materna (r_{am})		-0,70	
Heredabilidad materna (h_m^2)	0,11	0,07	0,05
Efecto del Ambiente permanente (r^2)	0,11	0,07	0,05

La heredabilidad para PD en el cuartil inferior es un valor similar al promedio de la literatura (AABG, 2011), mientras que en estrato medio el valor es esperablemente similar al estimado y utilizado para la evaluación ERBra (2010). El valor del cuartil superior es relativamente bajo para los valores promedios que se encuentran en la bibliografía, pero similares a los trabajos de Ferreira (1999), Lee (2002) o Burrow (2001), entre otros.

La heredabilidad materna estimada es baja en comparación con el promedio de la literatura (AABG, 2011) para el carácter. Es además inferior a las estimaciones de Kriese (1991) para Brangus. Esto posiblemente se deba a la escasa información para separar efectos directos de maternos en la base de datos, donde el número promedio de terneros registrados por vaca es inferior a 1.5. Debe señalarse que estimaciones realizadas con Brahman, muestran valores de heredabilidad materna cercanos a 0,11 (Martínez y Galindez, 2006).

La correlación entre efectos directos y maternos muestra un fuerte antagonismo como el encontrado por diversos autores entre los que podemos citar a Cantet et al (1988), Meyer (1992, 1997), y Gutierrez et al (1997). Aparentemente esta fuerte correlación se debe fundamentalmente a la vaca heredabilidad materna estimada, dado que en términos de magnitud la covarianza aditiva directa-materna fue similar a la encontrada en la raza.

El efecto del ambiente permanente (r^2) sobre el PD tuvo igual magnitud que para la h^2_m , y fue comparativamente baja con el promedio de la literatura (AABG, 2011). Sin embargo, el valor fue similar al promedio reportado por Mercadante y Lobo (1997) y Plasse *et al.* (2002) para el estrato inferior. En tanto que para el estrato intermedio, los valores son similares a los de Martínez (2006), mientras que en el cuartil superior el efecto del ambiente permanente fue nulo, magnitud similar a la encontrado en varios estudios con razas cebuinas (Plasse *et al.*, 2002). La similitud entre las estimaciones de h^2_m y r^2 y el hecho de que ambos efectos son separables exclusivamente a través de las relaciones de parentesco entre las madres (R. J. C. Cantet, comunicación personal), en una base de datos donde más del 50% de las vacas no posee ningún padre conocido, resalta la escasa cantidad de información en los datos para estimar los parámetros de dispersión maternal.

La varianza de los residuales prácticamente se duplicó en magnitud al pasar del estrato 1 al 2 y del 2 al 3. Los valores estimados tendieron a ser un promedio de los observados dentro de estrato en la Tabla 2. La heterocedasticidad existente entre estratos no puede ser explicada sólo por un efecto de escala, dado que el PD promedio del primer cuartil y del medio fue muy similar: 180.8 y 181.4 kg, respectivamente. Sin embargo, parte del aumento de la σ^2_e del estrato superior se asoció con un promedio superior e igual a 200 Kg. Esto sugiere que el nivel de producción no es la única causa que afecta la varianza ambiental entre cabañas. Es por ello que si se toma como criterio de agrupamiento el PD (nivel de producción), la variabilidad presente entre cabañas sería subestimada.

La heterogeneidad de la varianza para el peso al destete detectada en este estudio es importante y debería ser tomada en cuenta en futuras evaluaciones genéticas. De no ser así, el progreso genético puede verse afectado (Visscher y Hill, 1993, Tabla 2) debido a un ordenamiento incorrecto de los animales, viéndose favorecidos aquellos animales que tienen sus producciones en los ambientes más variables (Hill, 1984; Garrick y Van Vleck, 1987).

Conclusiones

Las varianzas residuales estimadas para peso al destete reflejaron un elevado nivel de heterogeneidad entre las cabañas participantes de la evaluación genética Brangus. Las h^2 s estimadas del carácter en los distintos estratos fueron inferiores a las reportadas en la literatura para la raza Brangus. Esto muy posiblemente se deba al escaso nivel de información en el pedigrí para separar efectos directos de los maternos en la base de datos, donde el número promedio de terneros registrados por vaca es inferior a 1.5. Este argumento es reforzado por la escasísima proporción de relaciones de parentesco conocidas entre las madres, producto de que más del 50 %, de las vacas no tiene registrado ni la madre ni el padre. Dada la magnitud de las diferencias en varianzas dentro de los diferentes estratos estudiados, es recomendable incorporar a la evaluación las varianzas residuales estimadas para aumentar la eficiencia de la selección dentro de la raza.

Bibliografía

- AAABG. 2011. AAABG Genetic Parameters. Disponible en: <http://www.gparm.csiro.au/>.
Accedido en Agosto 8, 2011.
- Anselin L., 2001. A companion to theoretical econometrics. Spatial econometrics. Ed. Baltagi, Oxford: Basil Blackwell; pp. 310-330.
- Bampton P. R., 1992. Best Lineal Unbiased Predictor for pigs-the commercial experience. *Pig News Inf.* 13(3): 125-129.
- Brotherstone S. and Hill W. G., 1986. Heterogeneity of variance amongst herds for milk production. *Anim. Prod.* 42: 297-303.
- Brown M. B. and Forsythe A. B., 1974. Robust tests for the equality of variances. *Journal of the American Statistical Association.* 69: 364-367.
- Burrow H. M., 2001. Variances and covariances between productive and adaptive traits and temperament in a composite breed of tropical beef cattle. *Livest Prod Sci;* 70: 213-233.
- Cantet R. J. C, Kress D. D, Anderson D. C, Doornbos D. E, Burfening P. J and Blackwell R. L., 1988. Direct and maternal variances and covariances and maternal phenotypic effects on preweaning growth of beef cattle. *J Anim Sci.* 66: 648-660.
- Cantet, R. J. C., Birchmeier, A. N., and Rhodas O. F., 2010. ERBra 2010. Disponible en: <http://www.brangus.org.ar>
- Cantet, R. J. C., Birchmeier, A. N., and Steibel, J. P. 2004. Full conjugate analysis of normal multiple traits with missing records using a Generalized Inverted Wishart. *Genet. Sel. Evol.* 36: 49-64.
- David H. A., 1956. The ranking of variances in normal populations. *Journal of the American Statistical Association.* 51: 621-626.
- De Veer J. C. and Van Vleck L. D., 1987. Genetic parameters for first lactation milk yields at three levels of herd production. *J. Dairy Sci.* 70: 1434-1441
- Dong M. C., and Mao I. L., 1990. Heterogeneity of (co)variance and heritability in different levels of intraherd milk production variance and of herd average. *J. Dairy Sci.*; 73: 843-851
- Everett R. W., Keown J. F., and Taylor J. F., 1982. The problem of heterogeneous within herd error variances when identifying elite cows. *J. Dairy Sci.* 65(Suppl. 1): 100.

- Everett, R. W., and Keown J. F., 1984. Mixed model sire evaluation with dairy cattle experience and genetic gain. *J. Anim. Sci.* 59: 529-541.
- Falconer D. S., 1952. The problem of environment and selection. *Amer. Nat.* 86: 293-298.
- Ferreira G. B., Mac Neil M. D., and Van Vleck L. D. 1999. Variance components and breeding values for growth traits from different statistical models. *J Anim Sci.* 77: 2641-2650.
- Garrick D. J., and Van Vleck L. D., 1987. Aspects of selection for performance in several environments with heterogeneous variances. *Journal of Animal Science* 65: 409-421.
- Garrick D. J., Pollak E. J., Quaas R. L., and Van Vleck L. D., 1989. Variance heterogeneity in direct and maternal weight traits by sex and percent purebred for Simmental-sired calves. *J. Anim. Sci.* 67: 2515-2528 .
- Gianola D. 1986. On selection criteria and estimation of parameters when the variance is heterogeneous. *Theor. Appl. Genet.* 72: 671-677
- Gilmour, A. R., Gogel B. J., Cullis B. R., Welham S. J., and Thompson R., 2002. *ASReml User Guide Release 1.0* VSN International Ltd., Hemel Hempstead, UK.
- Gutiérrez J. P., Canon J., and Goyache F., 1997. Estimation of direct and maternal genetic parameters for preweaning traits in the Asturiana de los Valles beef cattle breed through animal and sire models. *J Anim Breed Genet.* 114: 261-266.
- Henderson C. R., 1975. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics.* 31: 423-447
- Henderson C. R., 1984. *Applications of linear models in Animal breeding.* University of Guelph. Guelph, Ont. 439 p.
- Henderson, C. R., 1973. Sire evaluation and genetic trends. In: *Anim. Breed. Genet. Symp. In Honor of Dr. J. L. Lush.* Pp. 10-41.
- Hill W. G., 1984. On selection among groups with heterogeneous variance. *Animal Production.* 39: 473-477.
- Im S., Fernando, R. L., and Gianola, D., 1989. Likelihood inferences in animal breeding under selection: a missing-data theory view point. *Genet. Sel. Evol.* 21: 399-414.
- Jaffrezic F., White I. M. S., Thompson R., and Hill W. G., 2000. A link function approach to model heterogeneity of residuals variances over time in lactation curve analyses. *Journal of Dairy Science.* 83: 1089-1093.
- Jara A. y Nelson B., 2002. Estimación de la Interacción Genético Ambiental y de la Heterogeneidad de Varianzas en Características de Producción en Vacas Lecheras. Universidad de Chile. *Avances En Producción Animal.* Vol. 27: 21-41.

- Kriese L. A, Bertrand J. K, and Benyshek L. L., 1991. Age adjustment factors, heritabilities and genetic correlations for scrotal circumference and related growth traits in Hereford and Brangus bulls. *J Anim Sci.* 69: 478-489.
- Lee D. H, and Bertrand J. K. 2002. Investigation of genotype x country interactions for growth traits in beef cattle. *J Anim Sci.* 80: 330-337.
- Littell R. C., Milliken G. A., Stroup W. W., and Wolfinger R. D., 1996. SAS system for mixed models. SAS Institute, Cary, NC.
- Lush J. L. 1945. *Animal Breeding Plans.* Iowa State College Press, Ames.
- Martínez G, and Galíndez R., 2006. Genetic and environmental trends for birth and weaning weights in registered Brahman cattle. In: Proc 8th World Congr Genet Appl Livest Prod. Belo Horizonte, MG, Brasil [CD-ROM]. Session 3, Beef Cattle Breeding, Communication N° 03: 60.
- Martínez R. A., Pérez J. E., and Herazo T., 2006. Estimation of genetic parameters and variance components for growth traits in Coste o Con Cuernos cattle in Colombian humid tropic. In: Proc 8th World Congr Genet Appl Livest Prod. Belo Horizonte, MG, Brasil. [CD-ROM]. Session 32, Utilization of Breed Resources, Communication N°: 32-20.
- Mercadante M. E. Z., and Lôbo R. B., 1997. Estimativas de (co)variâncias e parâmetros genéticos dos efeitos direto e materno de características de crescimento de fêmeas de um rebanho Nelore. *R Bras Zootec.* 26: 1124-1133.
- Meyer K., 1992. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. *Livest Prod Sci.* 31: 179-204.
- Meyer K., 1997. Estimates of genetic parameters for weaning weight of beef cattle accounting for direct-maternal environmental covariances. *Livest Prod Sci* 52: 187-199.
- Meyer, K. 1987. Estimates of variances due to sire \times herd interactions and environmental covariances between paternal half-sibs for first lactation dairy production. *Livest. Prod. Sci.* 17: 95-115
- Nuñez-Dominguez R., Van Vleck L. D. K., Boldman G., and Cundiff L. V., 1993. Correlations for genetic expression for growth of calves of Hereford and Angus dams using a multivariate animal model. *J. Anim. Sci.* 71: 2330-2340.
- Patterson, H. D. and Thompson R., 1971. Recovery of interblock information when block sizes are unequal. *Biometrics.* 58: 545-555.

- Pearson, R. E., Meinert T. R., and Smothers C. D., 1988. Response to selection for milk and type in herds varying in herd mean and within-herd variance. *J. Dairy Sci.* 71 (Sup 2): 76
- Pico B. A, Nesor F. W. C, and Van Wyk J. B., 2004. Genetic parameters for growth traits in South African Brahman cattle. *S Afr J Anim Sci.* 34 (Supl 2): 44-46.
- Plasse D, Verde O, Fossi H, Romero R, Hoogesteijn R, Bastidas P, and Bastardo J., 2002. (Co)variance components, genetic parameters and annual trends for calf weights in a pedigree Brahman herd under selection for three decades. *J Anim Breed Genet.* 119: 141-153.
- Quass, R. L, Garrick D. J., and McElhenney W. H., 1989. Multiple trait prediction for a type of model with heterogeneous genetic and residual covariance structure. *J. Anim. Sci.* 67: 2529-2535
- Rearte D., 2007. Distribución Territorial de la Ganadería Vacuna. Disponible en: www.inta.gov.ar.
- Rekaya R., Carabaño M. J., and Toro M. A., 2000. Bayesian Analysis of Lactation Curves of Holstein-Friesian Cattle Using a Nonlinear Model. *J. Dairy Sci.*, 83:2691–2701.
- Robert-Granié C., Bonaïti B., Boichard D., and Barbat A., 1999. Accounting for variance heterogeneity in French dairy cattle genetic evaluation, *Livest. Prod. Sci.* 60: 343-357.
- Robertson A., O'Connor L. K., and Edwards J., 1960. Progeny testing dairy bulls at different management levels. *Animal Prod.* 2: 141-152
- Rodriguez-Almeida F. A., Van Vleck L. D., Cundiff L. V., and Kachman S. D., 1995. Heterogeneity of variance by sire breed, sex, and dam breed in 200- and 365-day weights of beef cattle from a top cross experiment. *J Anim. Sci.* 73: 2579-2588.
- Visscher P. M, Hill W. G., 1992. Heterogeneity of variance and dairy cattle breeding. *Anim. Prod.* 55: 321-329
- Visscher P. M. and Hill W. G., 1992. Heterogeneity of variance and dairy cattle breeding. *Anim. Prod.* 55: 321-329.
- Visscher P. M., Thompson R., and Hill W. G., 1991. Estimation of genetic and environmental variances for fat yield in individual herds and an investigation into heterogeneity of variance between herds. *Livest Prod Sci.* 28: 273-290.