

ESTADO Y NUEVAS DEMANDAS DE LOS PROGRAMAS DE MEJORA DE VACUNO DE CARNE

C. Díaz¹ y R. Quintanilla²

¹INIA. Departamento de Mejora Genética Animal. Ctra de la Coruña km 7,5. 28040. Madrid

²INRA - Station de Génétique Quantitative et Appliquée. 78352 Jouy-en-Josas cedex (France)

Introducción

El inicio de la nueva década ha coincidido con el afianzamiento de los esquemas de selección de vacuno de carne en muchos de los países del nuestro entorno. Según una encuesta realizada por ICAR, existe un gran número de países donde de manera sistemática se recoge información productiva, si bien es cierto que dicha información está relacionada fundamentalmente con la primera fase de la vida productiva del animal (Simianer et al., 2001). Asimismo, de manera sistemática se realizan valoraciones genéticas para el peso/crecimiento al destete y postdestete, algunos caracteres ligados a la reproducción (fundamentalmente de facilidad de parto y de circunferencia escrotal) y la calidad de la canal (Simianer et al., 2001).

En nuestro país, las Asociaciones de ganaderos han tenido como principal actividad la gestión de los Libros Genealógicos. No fue hasta la década de los 90 que muchas de ellas toman conciencia de la necesidad de establecer controles de rendimientos para la recogida sistemática de la información productiva, y de la utilidad de dicha información a la hora de predecir el valor genético de los mismos como herramienta para seleccionar los reproductores. Se estima que en razas como la Asturina de los Valles, Avileña NI, Bruna dels Pirineus, Limousine y Pirenaica se han controlado al destete aproximadamente un 30-35 % de los animales registrados en los Libros Genealógicos en el periodo 1990-2000. Al igual que en otros países, la cantidad de información generada con posterioridad al destete es menos numerosa, en parte debido a los problemas de segmentación de la industria y/o de los sistemas de producción (Simianer et al., 2001). No obstante, en general se puede afirmar que ha existido una evolución positiva en el grado de participación de los ganaderos en los distintos programas de selección.

En la industria del vacuno de carne dos tipos de caracteres se han venido perfilando como los principales caracteres de interés económico: los caracteres cárnicos (crecimiento, morfología, eficiencia alimentaria y calidad de la canal) y el rendimiento maternal (fertilidad, facilidad de parto, aptitud a la cría). Desde la perspectiva global del conjunto de la población, la importancia económica relativa depende de la proporción de rebaños de madres (productores de terneros al destete) y de explotaciones de ciclo cerrado.

Tanto en nuestro país como en otros, el desafío está en poder completar la recogida de información sobre otros aspectos de la vida productiva del animal y llegar al producto final, la carne; en mejorar la calidad de dicha información y en la utilización de las valoraciones genéticas. En muchos de los programas de selección se ha entrado en la “fase de control de calidad de la información”, de manera que ésta pueda ser utilizada en su totalidad y permita adecuar los modelos a las realidades productivas de las distintas poblaciones. En los EE.UU se calcula que entre un 25 y un 55 % de la información aportada por los ganaderos a los

controles de producción es eliminada (Bertrand and Wiggans, 2002) por errores en la toma de datos. Existen otros problemas relacionados con la recogida y aporte de datos de manera selectiva, así como con los movimientos incontrolados de animales y la incapacidad de los modelos para recoger estos movimientos, que pueden suponer una fuente de sesgo importante a la hora de realizar las valoraciones genéticas (BWG-ICAR,2002). A este respecto, hay una iniciativa internacional con el objeto de establecer recomendaciones que permitan armonizar y sistematizar la obtención de información que pueda satisfacer las necesidades presentes y futuras de los programas de mejora genética en el vacuno de carne (BWG-ICAR, 2002).

Nuevas orientaciones en los objetivos de selección

Los esquemas de selección tradicionalmente han explotado caracteres ligados al peso, por varias razones. En primer lugar, porque el sistema de pagos ha estado fundamentado en el kg de peso vivo del animal. En segundo lugar, por la dificultad de generar información en la cadena de sacrificio (Marshall, 1999). En una situación de relativo libre mercado, como es el caso del mercado de la carne de vacuno en muchos países, el beneficio económico del productor depende en gran medida de la capacidad del sistema de producción para incrementar la cantidad de producto mediante el progreso genético de la población (Gibson y Wilton, 1998). Ello es así si el mercado es capaz de absorber todo lo que se produce. Sin embargo, en mercados que empiezan a presentar saturación (Legg, 1997), la maximización de la producción en el programa de selección queda relegada a un segundo plano y debe establecerse la búsqueda de eficiencia y de calidad para captar una franja del mercado que permita el dar un valor añadido a los productos. Los análisis de sensibilidad a las variaciones de precios de mercado de los pesos económicos asignados a los caracteres que conforman el objetivo de selección han puesto de manifiesto que, en una situación de mercado donde se produce una caída de precios de la carne, los caracteres de calidad cobran un papel protagonista frente a los otros caracteres (Gibson y Wilton, 1998; Phocas et al., 1998). Es en este contexto donde se plantea la evolución natural de los objetivos en los distintos programas de selección.

La calidad de la carne

La adopción de los sistemas de clasificación de la canal de acuerdo a la conformación cárnica y el estado de engrasamiento, así como la diferenciación en el precio de la misma en función de la categoría, ha supuesto en muchos países un avance importante en el espectro de caracteres de interés para el sector del vacuno de carne (Marshall, 1999). Si a todo esto le añadimos la tendencia del mercado, cada vez más orientada hacia la calidad de los productos por exigencia de los propios consumidores, queda mejorado el escenario donde los caracteres de calidad tienen cabida por su potencial repercusión económica. En especial se detecta una preocupación real por aquellos productos que puedan tener una incidencia en la salud de los consumidores (Enser et al.,1998; Yu-Potr et al., 1999). En el mercado actual se presta cada vez más atención a aquellos productos que resaltan su composición, sobre todo si estas sustancias tienen un efecto beneficioso sobre la salud y/o contribuyen al seguimiento de una dieta saludable.

Las características de la canal han sido incorporadas en algunos programas de mejora, si bien existe al respecto un número reducido de estudios si comparamos con los caracteres de peso vivo (Koots et al., 1994a,b). Sobre las características de la canal el énfasis se ha puesto fundamentalmente en la conformación cárnica, el estado de engrasamiento, el rendimiento a la canal, el contenido en magro y en grasa; en estos caracteres se pone de manifiesto que la

variabilidad genética asociada a las características de la canal es suficientemente alta como para ser susceptibles de ser mejoradas por selección (Renand, 1993; Koots et al.; 1994; Marshall 1999; Riley et al., 2002.). En los países de la Unión Europea, la adopción del sistema EUROP de calificación de canales y del estado de engrasamiento ofrece un marco para incluir caracteres de calidad de canal en los programas de selección. En otros países se han impuesto medidas indirectas de determinación de estas características sobre el animal vivo (Graser y Wilson, 2002). Estas técnicas, que permiten determinar rendimiento cárnico, estado de engrasamiento y porcentaje de grasa intramuscular, se están imponiendo como una alternativa a los controles de matadero en aquellos países donde es difícil tener acceso a dicha información (Graser y Wilson, 2002).

La carne es el desafío mayor. Los problemas que presenta la inclusión de los caracteres de calidad son de diversa naturaleza. En primer lugar nos enfrentamos con la definición del carácter. Son muchos los caracteres de calidad de carne que se pueden considerar y muchos de ellos son mercado-dependientes (Gibson y Wilton, 1998), es decir, dependen de la tradición, la cultura, la percepción, etc. del mercado receptor de la carne. En este contexto es difícil establecer tanto el carácter a seleccionar como el sentido en que debemos orientar la selección. En segundo lugar la dificultad radica en conocer las asociaciones entre caracteres de calidad y si a su vez éstos están relacionados con otros componentes productivos. Por último, es crítico establecer estructuras que permitan una recogida de información para predecir el valor genético de los individuos y diseñar las estrategias de selección de dichos caracteres.

Podemos hablar de calidad de la carne desde muy distintos puntos de vista. Normalmente hablamos de calidad sensorial, es decir aquellas características que son percibidas por el consumidor, de calidad higiénica, nutritiva, calidad físico-química y bioquímica, (Sañudo et al., 1995). Después de las características higiénicas y nutricionales, la percepción sensorial sería el principal criterio para comprar carne (Sañudo et al., 2000). Además del color (Wood et al., 1998), la ternura es la principal característica considerada por el consumidor como atributo de calidad (Love, 1994; Boleman et al., 1998). Los estudios sensoriales se pueden realizar a través de paneles de catadores y mediante medidas objetivas indirectas. Los paneles de cata evalúan el olor, el color, el flavor, la jugosidad, la ternura y la apreciación general de la carne (Sañudo et al., 2000). En cuanto a las medidas indirectas, no está muy claro que éstas predigan de una manera precisa la percepción de la ternura, el flavor y la jugosidad de la carne (Renand et al., 1997). En dicho estudio también puso de manifiesto que la mayor característica determinante del flavor es el contenido en grasa intramuscular. No obstante, existe una serie de características que, a priori, podrían ser percibidas por los consumidores de modo similar, independientemente de cualquier apreciación subjetiva. Éstas son aquellas características que tienen un efecto potencial sobre la salud y/o la adquisición de hábitos saludables de consumo, y entre ellas están identificadas el colesterol, w3, w6 presentes en la grasa (Endres et al., 1995; Enser et al., 1998; Yu-Poth et al., 1999)

La variabilidad ligada a los caracteres de calidad y las asociaciones genéticas entre ellos son poco conocidas en poblaciones de vacuno de carne (Renand et al., 1994; Marshall, 1999). Asimismo la asociación de estas características con otros caracteres productivos también ha sido poco estudiada (Renand 1993; Renand et al., 1994; Marshall, 1999). Los estudios de calidad de carne de vacuno son relativamente abundantes en cuanto a las diferencias entre razas y/o sistemas de producción (ver por ejemplo Marshall et al., 1999; Sañudo et al., 2000) así como a los factores que pueden afectar dicha calidad. Sin embargo, los estudios sobre la base genética de la calidad en carne de vacuno son limitados (Renand, 1993; Kemp, 1994;

Marshall 1999), siendo éstos más numerosos para algunas características relacionadas con medidas objetivas de calidad tales como el contenido en grasa intramuscular, la resistencia al corte, el color (L^*a^*b), la capacidad de retención de agua o el pH. Las estimaciones medias de heredabilidad asociadas a estos caracteres oscilan entre 0.11 para el color y 0.54 para el porcentaje de grasa intramuscular. Por el contrario, las estimaciones medias de heredabilidad obtenidas para características organolépticas son muy bajas, siendo la apreciación general la característica que parece ser menos heredable dado que implica un mayor grado de subjetividad (Marshall, 1999). Tanto para unas como para otras características la consistencia en los resultados es muy baja, en parte provocado por lo reducido de su número y de los tamaños muestrales con los que se trabaja (Marshall, 1999).

Cada vez son más numerosos los estudios clínicos sobre los efectos de la dieta en la incidencia de enfermedades cardiovasculares, reumáticas, etc. (Endres et al., 1995; Poth et al., 1999). En especial se ha visto un efecto beneficioso de los ácidos grasos poli-insaturados con un doble enlace entre el carbono 3 y 4 a partir del grupo metilo terminal, los w_3 (Endres et al., 1995; P). Simultáneamente, son también cada vez más numerosos los estudios sobre la composición del tejido graso en las distintas especies domésticas (Enser et al., 1999), así como otras características químicas de la carne que están relacionadas con las características nutricionales de la misma (Rainieri et al., 1994).

Cuando se examinan las asociaciones entre las distintas características de calidad la situación es relativamente compleja. Parece ser que la grasa intramuscular podría estar positivamente asociada a la jugosidad y a la ternura, pero los rangos en las estimas no permiten ser nada concluyentes (Marshall, 1996). No obstante, otros estudios sí parecen poner en evidencia la importancia de la grasa intramuscular como característica de calidad (Renand, 1994; Marshall et al., 1999).

En el sector ganadero es creciente la preocupación sobre la existencia de asociaciones indeseables entre la calidad y la cantidad de carne. Dicha preocupación nace de que hasta la fecha se ha puesto un mayor énfasis en el segundo aspecto sin conocer la repercusión sobre el primero. Estudios de correlaciones genéticas entre los distintos caracteres productivos ponen de manifiesto la existencia de relaciones antagonistas entre ellos (Renand, 1993; Marshall 1999), si bien es cierto que las conclusiones son muy distintas cuando se comparan a peso o a edad constante. Por ejemplo, a peso constante existe un claro antagonismo entre el contenido de magro y de grasa de la canal, debido a que los animales de crecimiento más rápido tienen una madurez más tardía; sin embargo, si la comparación se hace a edad constante dicho antagonismo no existe o es muy débil (Renand, 1993). Por otro lado parece existir una asociación positiva entre el ritmo de crecimiento y porcentaje de magro, y como consecuencia un efecto negativo sobre la cantidad grasa intramuscular (Renand, 1993; Renand, 1994; Marshall 1999). Hoy por hoy la bibliografía en relación a la asociación de caracteres productivos y de calidad de carne no permite establecer ningún a priori dado que el número de estudios donde se aborda es muy reducido. No obstante, es cierto que la única asociación consistente encontrada ha sido entre el color de la carne y el contenido de grasa intramuscular (Renand, 1993) y en consecuencia con el ritmo de crecimiento (Marshall, 1999). De acuerdo a la bibliografía sería esperable que una selección para incrementar el ritmo de crecimiento reduzca la grasa intramuscular y haga la carne más pálida favoreciendo la presencia de individuos de madurez más tardía en la población. Se han descrito asociaciones entre la composición de ácidos grasos en carne de vacuno y la palatabilidad de la carne (Kazala, et al., 1999), pero dichas descripciones no han sido enfocadas desde el punto de vista genético

Aunque la demanda del sector por los caracteres de calidad es evidente, la incorporación rutinaria de esta información implica que la organización de los esquemas de selección adapten los elementos del esquema a las nuevas estructuras y demandas de mercado. El establecimiento de sistemas integrados, donde el esquema genera información a nivel de productor de vacas madres (pesos al destete), de cebadero (pesos en cebo y/o en Centros de Testaje), matadero y calidad de producto, es una vía de solución. En algunos sistemas de producción la incorporación de la información posterior al destete ha sido y es posible, vía el cebo común de terneros y la comercialización conjunta de los mismos. En otros sistemas ello solo es posible mediante Centros de Control, donde se mimetizan las condiciones de explotación y los animales se destinan para vida. Los sistemas integrados garantizan la trazabilidad de los productos desde su origen (el animal) hasta su transformación en carne. Por otro lado, existen países donde la incorporación de ésta información se basa en la adopción de sistemas oficiales de clasificación de canales y controles de calidad de la carne. Dada la complejidad, la dificultad y el coste de obtener información en los caracteres de calidad, el localizar QTLs relacionados con caracteres de carne en vacuno tiene un interés claro (Renand, 1993; Taylor et al., 1998).

Eficiencia de producción

Hasta el momento, el beneficio económico del productor depende en gran medida de la capacidad del sistema de su producción para incrementar la cantidad de producto mediante el progreso genético de la población (Gibson and Wilton, 1998). Sin embargo, en la situación actual, donde el mercado es imprevisible con drásticas caídas en el consumo (lease crisis de las vacas locas) la disminución de los costos de producción es una preocupación que implica la definición de caracteres que acentúen la eficiencia productiva de los animales (Archer et al.; 1999; Arthur et al., 2001). En países de la Unión Europea se ha hecho evidente la necesidad de limitar la producción con el fomento que hace la PAC de la extensificación de la producción agraria buscando el aprovechamiento de los recursos naturales en zonas sin otras alternativas claras de producción. Sin embargo, es cierto que dicho aprovechamiento tiene que ser compatible con una intensificación sostenible de algunos sistemas de producción donde la base tierra puede ser un factor limitante (Osoro, 1997).

Los estudios económicos que se han realizado en poblaciones de vacuno de carne han puesto de manifiesto la importancia de los caracteres productivos de peso (destete y postdestete) y fertilidad en el objetivo a la selección (Phocas et al., 1998; Fernández et al., 1999). Asimismo, se ha visto que la longevidad de las hembras reproductoras está en relación directa con el beneficio de la explotación (Phocas et al., 1998; Quintanilla et al., 2000). Dicho beneficio viene de la eliminación de hembras improductivas por distintas causas.

Longevidad funcional:

La longevidad es una parte esencial del objetivo a la selección dado que refleja la habilidad de un animal para adaptarse a las condiciones ambientales dado un determinado sistema de producción. Sin embargo, el aspecto más interesante de la longevidad es la llamada, longevidad productiva, también definida por Ducroq y Solkner (1998) como la capacidad del animal para evitar el sacrificio involuntario. La longitud de la vida productiva puede ser calculada de los registros de la vida del animal, fundamentalmente las hembras. Ello exige un seguimiento exhaustivo de las causas de eliminación de las vacas de las explotaciones. Teóricamente, la longevidad funcional debería contemplar únicamente aquellas características que tienen que ver con la habilidad del animal para mantener un buen estado sanitario y otras

características no-productivas de vacas que no se adaptan al manejo ni a las condiciones ambientales y que se refleja en problemas de fertilidad, movilidad y/o problemas sanitarios que hacen que las vacas permanezcan más tiempo en las explotaciones. Por lo tanto, la longevidad es un carácter de gran complejidad. Dicha complejidad queda reflejada en la baja heredabilidad del mismo. La baja heredabilidad del carácter, junto con la dificultad metodológica de la incorporación de este tipo de caracteres son los dos grandes problemas para su incorporación en los programas de selección.

Vukasinovic (1999) argumenta que el análisis del carácter longevidad requiere la utilización de métodos especiales por varias razones. En primer lugar, la distribución de la longitud de la vida productiva es muy asimétrica y a menudo desconocida. En segundo lugar, los efectos que actúan sobre la longevidad no lo hacen de forma lineal (Beilharz et al., 1993) y varían con el tiempo (como es el caso de la producción de leche utilizada en la obtención de longevidad funcional, el tamaño del rebaño o el manejo). La utilización de técnicas de análisis de supervivencia (p.ej. Kalbfleisch y Prentice, 1980) permite tener en cuenta estas peculiaridades y hace un tratamiento más adecuado de los datos incompletos o censurados, evitando los problemas mencionados para los procedimientos de extensión. Este tipo de técnicas han sido desarrolladas en nuestra área para el análisis del carácter longevidad (principalmente por Ducrocq (1987), Ducrocq y Sölkner, 1994 y 1998a) y son consideradas como el método teóricamente óptimo (Strandberg y Sölkner, 1996 y Essl, 1998 en revisiones bibliográficas y Boettcher et al., 1998b en un estudio de comparación con otros métodos). El análisis de supervivencia utiliza como observaciones los tiempos de desecho (p. ej. momento de la venta) o el momento en el que se produce la censura (para los animales que siguen vivos en el momento de recoger los datos), combinadas con un indicador sobre si el dato es censurado o completo. Esta variable es modelizada por una función no lineal que representa el riesgo que tiene cada animal de ser desechado en función del tiempo (t):

$$\lambda(t) = \lambda_0(t) \cdot \exp(z' \beta)$$

$\lambda_0(t)$ representa la función de riesgo base, que puede considerarse diferente en distintos estratos de la población y en β se incluyen los factores que se consideran que modifica esa función base para proporcionar el riesgo que se asocia con cada individuo. En β se incluyen factores de tipo ambiente, que pueden ser modelizados como dependientes de t o no y el efecto genético. Recientemente Díaz et al., (2002) han utilizado estas técnicas para realizar un estudio sobre la longevidad funcional en vacas de raza Avileña Negra Ibérica. En ésta población se definió la longevidad como la longitud de la vida del animal desde su primer parto hasta su último parto. Se han determinado factores ambientales que influyen de manera notable en el riesgo de un animal a ser eliminado de las explotaciones. Las estimas de heredabilidad en la escala logarítmica son más bajas que las descritas en otras poblaciones de vacuno lechero (ver; Vollema, 1998) y en vacuno de carne (Hyde, 2000). Sin embargo no ocurre lo mismo en la escala original (Vollema et al., 2000). La utilización de dicho carácter exige de un estudio mas exhaustivo acerca de la distribución de la función de riesgo base, del efecto de otros factores no genéticos no incluidos en el modelo, la adecuada definición del carácter (Díaz et al., 2002) y la estrategia para seleccionar.

El crecimiento y el consumo, su modificación para adecuarse a las demandas del sistema de producción

Biológicamente el desarrollo de un individuo es un proceso continuo de manera que todo aquello que sucede en los estadios tempranos pueden condicionar el rendimiento de los individuos en estadios posteriores tanto de si mismo como de sus descendiente. Hasta el momento, la producción de carne, en parte debido a los distintos intereses de la industria, se

ha visualizado como un proceso por etapas, predestete, postdestete, peso adulto. La mayoría de los programas de selección han puesto mayormente énfasis en maximizar los pesos al principio de la vida del animal, sin importar los efectos que ello pudiera tener sobre otros periodos (Koots et al., 1994b). En éstos momentos en los que se reconoce una gran importancia a la reducción de los costes de producción, la mejora de los efectos maternos es todavía un objetivo. Sin embargo, a pesar de ser un tema con una larga historia, existen muchas cuestiones abiertas a cómo seleccionar estos caracteres asumiendo que existe un antagonismo genético entre efectos directos y maternos Así Phocas et al. (1995a), evaluando la eficiencia del esquema de selección de los toros de IA en Limousine, observan que la respuesta esperada para los efectos maternos es ligeramente negativa dada la correlación genética negativa entre los efectos directos y maternos, y en cualquier caso terriblemente incierta dados los elevados errores de muestreo de los parámetros genéticos, particularmente la correlación entre los efectos directos y maternos.

El peso adulto del animal especialmente el de las hembras, tiene un impacto en muchos aspectos de la producción que incluyen, las necesidades de mantenimiento, reproducción y valor de desecho de la misma. Esta información puede ser incluida en los objetivos de selección con el objeto, en muchos casos, de mantener constante este peso mientras se maximizan las anteriores etapas (Koots et al.; 1994a; Rumph et al.; 2002). En la actualidad existen ya algunos programas de selección que incluyen el peso adulto como un carácter más en las evaluaciones genéticas.

Por otro lado, los efectos ambientales debidos a las ganaderías de procedencia especialmente en ganaderías extensivas, tienen un peso muy importante en el rendimiento de los terneros en el cebadero (Liu and Makarechian, 1993; Díaz y Carabaño; 2000; Schenkel et al.; 20002). Muchos de estos efectos son dependientes del tiempo y se puede ver, con una correcta modelización, como su efecto se atenúa conforme el animal se desarrolla (Albuquerque y Meyer, 2001; Schenkel et al., 2002).

La nueva visión de la mejora del vacuno de carne, en ésta visión de eficiencia los programas de selección tiende a plantearse el desarrollo de los individuos como un proceso continuo que uno puede modificar vía selección en función de las demandas del sistema de producción (Albuquerque y Meyer; 2001). Estos autores ponen de manifiesto la utilidad de modelizar de manera continúa los pesos de los individuos con el objeto de poder limitar las consecuencias de una selección temprana para incrementar pesos.

Cada vez existe una mayor preocupación por los efectos que la selección para incremento de peso (maximizar outputs) puede tener sobre el consumo de piensos y su efecto sobre la economía del sistema productivo. Por otro lado, en la literatura se encuentran unas estimas de correlación genética muy altas con los pesos vivos del animal (Koots et al.; 1994b). En general, se observa que el consumo de pienso incrementa con el peso y la conversión disminuye (Koots et al.; 1994b). Con lo cual, parece claro que optar por animales más productores implica una selección por animales que requieren de un aporte nutricional mayor y que no necesariamente queda reflejado en un incremento de producción. Algunos autores han propuesto la utilización de caracteres tales como el consumo de pienso residual, es decir aquella cantidad de pienso que el animal consume por encima de sus necesidades de mantenimiento y de producción, como un carácter más cercano a la eficiencia del animal y que puede ser utilizado para seleccionar animales de una manera más sencilla que el índice de conversión dado que es un índice lineal (Kennedy et al.; 1993; Archer et al.; 1999; Arthur et

al.; 2001). Sin embargo el alto coste en cuanto a la recogida de datos de consumo individual de pienso hace que se estén buscando alternativas para la selección (Archer et al.; 1999).

Viejos y nuevos desafíos de las valoraciones genéticas en vacuno de carne

Hasta la fecha, en la gran mayoría de los programas de vacuno de carne la evaluación genética está restringida a los caracteres de crecimiento, y más concretamente al peso ajustado a edades tipo y en ocasiones la morfología. En cuanto a los caracteres relacionados con la reproducción, se encuentran más frecuentemente valoraciones de facilidad de parto (para ternera y vacas en su componente directa y materna) y circunferencia escrotal. La mayoría de los caracteres de peso corresponden a la época de cría, en la que existe una influencia del ambiente proporcionado por la madre sobre el fenotipo del ternero. Ello ha hecho que sea el modelo animal con efectos maternos (Quaas y Pollak, 1980; Henderson, 1988) el más ampliamente aceptado en la evaluación genética del ganado vacuno de carne, si bien todavía presenta problemas en su definición. Por otro lado, como ya se ha mencionado anteriormente, la búsqueda de animales eficientes puede llevar a la modelización de la vida productiva de un animal como una función globalizadora mediante el uso de técnicas de datos longitudinales, cuyos parámetros pueden ser modificados vía selección. Además, la difusión cada vez más internacional de algunas de las razas de vacuno de carne y el alto nivel de competencia entre los distintos países, ha hecho que se tomen iniciativas para la realización de valoraciones genéticas internacionales en algunas razas. Con todo ello se retoman aspectos que, pudiendo ser importantes en los programas nacionales, toman ahora una especial relevancia en el contexto internacional. Dichos aspectos son los relacionados con la heterogeneidad de varianzas, la interacción genotipo ambiente y la conexión, que pueden ser de importancia capital para la obtención de valoraciones genéticas libres de sesgo.

Los modelos con efectos maternos

Aunque el modelo animal materno es extensivamente usado en la evaluación genética existe todavía incertidumbre acerca de los parámetros genéticos normalmente utilizados en la evaluación genética, especialmente en relación a la correlación entre efectos directos y maternos, lo que también se traduce en una elevada incertidumbre de la respuesta a la selección cuando los efectos maternos son considerados. Meyer (1992b) señala que la cantidad de información y las estructuras familiares disponibles son a menudo insuficientes para discriminar todos los parámetros de dispersión implicados, y que es esperable obtener estimaciones imprecisas o inconsistentes. Por su parte Gerstmayr (1992) mostró que estructuras con pocos descendientes por madre y pocas madres con registro conducen a un aumento drástico del error estándar y las correlaciones de muestreo de las estimaciones, especialmente para la heredabilidad materna y la correlación genética entre efectos directos y maternos. No obstante la mayoría de las estimaciones de componentes de varianza muestran un antagonismo genético entre efectos directos y maternos en vacuno de carne (e.g. Garrick, 1989; Cantet, 1990; Robinson, 1996; De Mattos et al., 2000a). La posibilidad de que este antagonismo sea debido a un sesgo producido por ejemplo por una relación ambiental entre los efectos maternos de madres e hijas ha sido señalada por varios autores (Willham, 1972; Koch, 1972; Baker, 1980; Cantet y col., 1988; Meyer, 1992a,b; Robinson, 1996; Quintanilla et al., 1999), pero lo cierto es que en la mayoría de las evaluaciones genéticas llevadas a cabo actualmente se asumen covarianzas genéticas negativas entre efectos directos y maternos. En éste sentido, Díaz et al., (2002) han puesto de manifiesto la necesidad de utilizar grupos genéticos en ambos caracteres (directos y maternos) para modelizar los efectos de la selección sobre peso al destete, debido a la existencia de dichas correlaciones.

Función de crecimiento global

Un enfoque alternativo en el análisis de datos de pesos a distintas edades es utilizar los datos individuales de pesos directamente en el proceso de valoración genética utilizando alguna de las técnicas de análisis de datos longitudinales. Las ventajas de este tipo de análisis son varias. En primer lugar, la integración en un solo proceso del análisis individual del crecimiento y del análisis genético, incorporando información de factores ambientales y de parentescos, permite hacer un uso más eficiente y flexible de la información disponible. Como consecuencia, la predicción de las trayectorias individuales de crecimiento es más precisa y además se facilita el uso de modelos alternativos al de la recta de regresión, como son las curvas de crecimiento (ver, p.ej., una revisión reciente de curvas alternativas en Piles, 2000). En segundo lugar, el uso de los pesos individuales permite identificar mejor en el modelo los factores ambientales que inciden en el dato que realmente se recoge (los pesos a determinadas edades y no el peso a una edad estándar). Así, se pueden establecer grupos de comparación diferentes para cada fecha de pesada en lugar de definir un único grupo de comparación que se mantiene constante durante todo el periodo de vida o de cebo, como ocurre en el análisis de una única medida de peso a una edad estándar. La contrapartida a las ventajas mencionadas es la mayor complejidad en la modelización, con el consiguiente incremento de las dificultades computacionales (como es el caso de utilizar curvas de crecimiento no lineales) y la menor precisión en la estimación en modelos altamente parametrizados.

La forma de modelizar los datos de pesos en distintas edades es un caso particular del análisis de datos longitudinales, aplicado a las especies ganaderas de forma muy extensa en el análisis de datos de producción lechera a lo largo de la lactación (ver, p. ej., Schaeffer y Dekkers, 1994; Van der Werf et al., 1998; Rekaya et al., 1999; Schaeffer et al., 2000). Últimamente, estas técnicas son cada vez más aplicadas a datos de pesos en edades sucesivas desde el nacimiento al destete o postdestete, bajo condiciones extensivas o en cebadero (DeNise y Brinks, 1985; Varona et al., 1997; Meyer, 1999, 2000; Albuquerque y Meyer, 2001; Schenkel et al., 2002). Dentro del análisis de datos longitudinales se han utilizado varias técnicas alternativas que vamos a categorizar en tres grupos.

La aproximación más generalista es la del análisis multicarácter, en el que las medidas en cada tiempo se consideran como caracteres diferentes, contemplando la existencia de correlaciones genéticas y ambientales entre las mismas sin una estructura definida a priori. Las desventajas de esta aproximación son que el número de caracteres puede ser muy alto (tanto como edades o tiempos en los que se toman medidas) y que se hace un tratamiento discreto de un proceso como el crecimiento, que por naturaleza es continuo.

Una segunda alternativa es la modelización de la trayectoria del carácter a lo largo del tiempo mediante funciones matemáticas que describen el proceso, que en este caso sería el crecimiento (una revisión puede encontrarse en Piles, 2000). Esta aproximación permite expresar la forma de la curva de crecimiento de cada individuo en función de un número reducido de parámetros con una interpretación biológica. En ganado vacuno de carne, esta aproximación ha sido explorada por DeNise y Brinks (1985), que estudian los parámetros genéticos asociados a los parámetros de dos modelos de crecimiento (Brody y Richards) en un análisis en dos etapas. En una primera etapa se obtienen las estimaciones de los parámetros de las curvas individuales, en un ajuste de los datos a nivel fenotípico, y en un segundo paso se usa un modelo mixto multicarácter que permite la estimación de (co)varianzas genéticas y ambientales asociadas a los parámetros de cada modelo. Más recientemente Varona et al.

(1997, 1999) proponen el uso de modelos jerárquicos y la utilización de técnicas bayesianas para realizar el análisis en una sola etapa, haciendo así un uso más eficiente y más correcto de la información. En ambos estudios se obtienen estimas de heredabilidades moderadamente altas (entre 0.20 y 0.44) para los parámetros de las funciones de crecimiento, indicando que la selección sobre estos parámetros con el objetivo de modificar la curva de crecimiento sería eficiente.

Por último, otro grupo de estudios sobre datos longitudinales se caracteriza por la definición de funciones que modelizan las (co)varianzas entre medidas sucesivas, en lugar de la trayectoria de las mismas. Este tipo de aproximación puede considerarse una forma de reducir la dimensionalidad potencialmente infinita del análisis multivariable mediante el uso de funciones con un número reducido de parámetros que modelizan el cambio en las (co)varianzas en función del tiempo (Kirkpatrick y Lofsvold, 1989; Kirkpatrick et al., 1990). Dentro de este tipo de aproximación se han propuesto dos tipos de alternativas. La primera, desarrollada inicialmente por Kirkpatrick y Lofsvold (1989) y clasificada por Pletcher y Geyer (1999) como no paramétrica desde el punto de vista del análisis estadístico, contempla el uso de polinomios ortogonales como funciones de (co)varianza. Esta aproximación es la adoptada en la modelización de los datos de producción lechera a lo largo de la lactación en los esquemas nacionales de valoración genética (Schaeffer et al., 2000, Lidauer et al., 2000). En ganado vacuno de carne ha sido empleada en varios trabajos donde se pretende identificar el grado óptimo de los polinomios a emplear para modelizar el peso a distintas edades (Meyer, 1999, 2000; Alburquerque y Meyer, 2001; Schenkel et al.; 2002). El uso de polinomios como funciones de (co)varianza presenta algunas desventajas, como son la naturaleza excesivamente oscilante de los mismos y su incapacidad para describir procesos progresivos o asintóticos, como cabe esperar que sean las covarianzas entre datos que describen un proceso biológico (Pletcher y Geyer, 1999). Además, diversos estudios han encontrado un mal funcionamiento de los polinomios ortogonales para modelizar el comportamiento de las (co)varianzas en los extremos de la trayectoria (Van der Werf et al., 1998; Meyer, 1999; Pool y Meuwissen, 2000). Una segunda alternativa en la definición de funciones de (co)varianza es un método paramétrico, propuesto por Pletcher y Geyer (1999). En esta aproximación, las funciones de (co)varianza se obtienen haciendo uso de las funciones características asociadas a distintas funciones de probabilidad. Las ventajas potenciales de este método son las de producir funciones de (co)varianza definidas positivas (no siempre garantizado cuando se usan polinomios ortogonales), permitir una predicción más progresiva del comportamiento de las (co)varianzas, venir definidas en base a unos parámetros con una interpretación biológica y permitir la modelización de varianzas y correlaciones de forma independiente (Pletcher y Geyer, 1999).

La evaluación genética internacional

Dentro de las poblaciones de vacuno de carne, al igual que en vacuno de leche, existen razas que han tenido y tienen una gran difusión en muchos países. En este contexto, la realización de una evaluación genética internacional (entre países) viene siendo requerida cada vez en mayor medida tanto por los países que son exportadores de material genético como por los importadores, que dispondrían de ese modo un criterio para comparar entre el material de los países exportadores. De este modo la evaluación genética internacional se plantea con la idea de obtener evaluaciones genéticas de los animales que sean comparables de un país a otro, lo cual no representa una tarea nada trivial teniendo en cuenta las diferencias en condiciones ambientales, sistemas de producción, definición de los caracteres a evaluar, programas y esquemas de mejora puestos en marcha, modelos utilizados en la evaluación genética, etc.

Todo ello sin mencionar la obvia necesidad de disponer de conexión genética suficiente como para poder plantear la comparación de los valores genéticos a partir de los registros obtenidos en distintos países. Paralelamente existen distintos problemas inherentes al sector vacuno de carne que dificultan más aún la puesta en marcha de una evaluación genética internacional, como los estadíos más iniciales de la identificación, los programas de control de rendimientos y de mejora genética, la menor estandarización de los sistemas de producción, así como el menor uso de la inseminación artificial y en consecuencia el menor tamaño familiar y la mayor desconexión de los datos (incluso dentro de los países).

De este modo la puesta en marcha de una evaluación genética internacional en vacuno de carne está por el momento en sus “estadíos iniciales”. En cualquier caso diversos estudios preliminares con vistas a la implementación de una evaluación genética entre países se han llevado a cabo recientemente en USA (Benyshek et al., 1994; De Mattos et al., 2000; Lee y Bertrand, 2002) y en Australia (Meyer, 1995; Meyer y Garrick, 1996; Reverter et al., 2002) dentro del marco del BREEDPLAN. También recientemente el INRA (Francia) ha puesto en marcha un proyecto para la evaluación genética internacional del ganado Charolais y Limousine, en colaboración con el *Irish Cattle Breeding Federation* (Irlanda), la *Meat Livestock Commission* (UK) y el *Institut de l'Elevage* (Francia).

En el aspecto metodológico y teniendo en cuenta el camino ya recorrido en el sector vacuno lechero, donde la evaluación genética entre países está mucho más instaurada, podríamos hablar de tres principales aproximaciones para llevar a cabo las comparaciones internacionales de los toros. Una primera aproximación consiste en calcular fórmulas de conversión mediante regresión de los EBV de un país a otro para aquellos toros con descendencia en ambos países (Goddard, 1985; Wilmink et al., 1986). Este ha sido el método de elección en vacuno lechero hasta 1994, si bien planteaba el problema de que las comparaciones sólo implicaban a dos países a la vez y que las conversiones se basaban en un número limitado de toros, normalmente toros “élite” que no se habían apareado al azar y cuya descendencia recibía un tratamiento preferencial. Por otra parte también presentaba el problema de que sólo implicaba a dos países a la vez. Actualmente en el vacuno lechero es la metodología conocida como MACE - *Multiple Across Country Evaluation* (Schaeffer, 1994; Banos y Sigurdsson, 1996) la que viene siendo utilizada desde su implementación por Interbull en 1995, aplicándose inicialmente a los caracteres de producción lechera y posteriormente también para los caracteres de conformación.. Este método consiste en analizar los EBVs obtenidos en los distintos países en un análisis donde la expresión del mérito genético en cada país es considerada como un carácter distinto, obteniéndose una evaluación MACE para todos los toros en cada país. Las correlaciones entre países y normalmente son inferiores a 1, por lo que los rankings de los toros varían de un país a otro. Recientemente Schaeffer (2001) plantea la extensión de esta metodología para abordar evaluaciones conjuntas de varios caracteres, requeridas por aquellos países que han implementado un modelo multicarácter en la evaluación de los caracteres de producción lechera (p.e. Canadá).

En el caso de la evaluación genética internacional del ganado vacuno de carne, parece ser el análisis conjunto de todos los datos mediante un modelo animal adecuado el que se perfila como el método de elección (Benyshek et al., 1994; Meyer, 1995; Meyer y Garrick, 1996; Reverter et al., 2002). En cualquier caso múltiples interrogantes se plantean a la hora de implementar una evaluación genética internacional: ¿pueden los registros de los distintos sistemas de producción ser considerados como el mismo carácter?, ¿los registros proceden sólo de animales en raza pura o se incorporan también animales cruzados?, ¿se toman registros de todos los animales en un grupo de contemporáneos o sólo de animales

seleccionados?, ¿están todos los factores (p.e. edad de la madre) correctamente identificados?, ¿existe homogeneidad de varianzas y/o de parámetros genéticos entre los distintos países?, ¿cómo afectaría ello a la evaluación genética?, ¿cómo corregirla?, ¿hay interacción genotipo-ambiente?, ¿existen conexiones genéticas suficientes como para poder comparar los EBV obtenidos en distintos países?. La elección del procedimiento adecuado requerirá dar previamente respuesta a algunas de estas cuestiones.

Heterogeneidad de varianzas

Los modelos habitualmente utilizados en la evaluación genética BLUP suelen basarse en la hipótesis de homocedasticidad. Sin embargo, la presencia de varianzas heterogéneas en función de distintos factores (por ejemplo el rebaño, el sexo, el origen geográfico) ha sido un fenómeno analizado y puesto de manifiesto en múltiples trabajos, particularmente en vacuno de leche (*e.g.* Hill et al., 1983; Mirande y Van Vleck, 1985; Boldman y Freeman, 1990; Dong y Mao, 1990; Short et al., 1990, Ibáñez et al.; 1999), pero también en vacuno de carne (*e.g.* Garrick *et al.*, 1989; San Cristobal et al., 1993; Rodríguez-Almeida *et al.* 1995).

En el caso particular de la evaluación genética a partir de datos procedentes de distintos medios, y muy concretamente en el caso de la evaluación genética internacional, el fenómeno de la heterocedasticidad y cómo considerarla en el modelo de evaluación vuelve a tomar especial relevancia puesto que en muchos casos se trata de poblaciones con distintas medias productivas y en consecuencia con distintas varianzas. A ello se añaden las diferentes condiciones ambientales (de manejo, climáticas ...), la posible existencia de interacción genotipo-ambiente o los tratamientos preferenciales de algunos animales en distintos países, todos ellos posibles factores causantes de heterocedasticidad junto con la presencia de genes mayores segregando en la población. A este respecto Quintanilla et al. (2002) muestran la presencia de varianzas heterogéneas entre distintas regiones/países europeos para el peso al destete de Charolais.

Caso de estar presente, la no consideración de la heterogeneidad de varianzas en la evaluación genética conduce a un sesgo en la predicción de los valores genéticos, así como a una desproporción de los individuos seleccionados en los ambientes con distinta variabilidad. Diversos autores (Haldane, 1930; Everett et al., 1982, Hill, 1984) han mostrado que la proporción de individuos seleccionados depende de la variabilidad intra-grupo, viéndose favorecidos aquellos animales que tienen sus producciones en los ambientes más variables. De este modo es particularmente la evaluación de las hembras, cuyas producciones (y frecuentemente las de su descendencia) se realizan en un solo rebaño, la que se ve más afectada por esta heterogeneidad (Garrick y Van Vleck, 1987), si bien también la evaluación genética de los toros puede estar sesgada en la medida en que sus descendencia no se distribuya al azar entre los ambientes con distinta variabilidad (Vinson, 1987).

En definitiva, la no consideración de la heterocedasticidad entre medios se traduce en una menor fiabilidad de la evaluación genética, ya que entraña un sesgo en los EBV y, en menor medida, cambios en la clasificación de los animales de uno a otro medio, lo que comporta una reducción del progreso genético (Hill, 1984; Garrick and Van Vleck, 1987; Vinson, 1987). Diversos procedimientos se han propuesto para tener en cuenta la heterocedasticidad de los datos en la evaluación genética, desde una simple transformación aritmética de los datos hasta la consideración de la heterogeneidad de varianzas en el modelo con diversas aproximaciones.

La metodología BLUP permite en cualquier caso tener en cuenta la heterogeneidad de varianzas tratando los efectos aleatorios de los estratos/ambientes con varianzas heterogéneas en distintas subclases (Henderson, 1984; Gianola, 1986). Ello conduce no obstante a un gran número de parámetros a estimar y a unas elevadas dimensiones de las EMM. El número de parámetros se podría reducir considerablemente si las varianzas difieren en escala pero la proporción entre ellas (la heredabilidad) se mantiene constante y si las correlaciones de los efectos aleatorios entre los distintos ambientes/países no difiere de la unidad, lo cual permite a su vez reducir considerablemente el número de ecuaciones en las MME (Quaas et al., 1989).

Por su parte Kachman y Everett (1993) y Meuwisen et al. (1996) sugieren tener en cuenta las varianzas heterogéneas mediante un modelo mixto multiplicativo, consistente en aplicar un factor de escala multiplicativo a todos los efectos fijos y aleatorios del modelo. Este método se apoya en las hipótesis de que todos los efectos fijos y aleatorios estén afectados del mismo modo intragrupo (intra-rebaño, intra-país), de que la heredabilidad permanece constante y que las correlaciones genéticas entre grupos son iguales a 1. Una aplicación del modelo multiplicativo de Meuwisen et al. (1996) en la evaluación genética de la raza Angus para caracteres de la canal puede encontrarse en Reverter et al. (1997). Estos autores muestran algunos cambios en el ranking de los rebaños después de ajustar por la heterogeneidad, si bien en general las correlaciones entre los EBV obtenidos con y sin corrección por heterogeneidad fueron elevadas. A pesar de sus limitaciones, el modelo mixto multiplicativo parece ser bastante aceptado, y actualmente se está utilizando para corregir la heterogeneidad de varianzas de los grupos de contemporáneos (rebaño-año-estación) en el BREEDPLAN (Reverter et al., 2002).

Abordando el tema de un modo distinto, Foulley et al. (1990a, 1995) y San Cristobal et al. (1993) proponen un modelo lineal mixto estructural de los logaritmos de las varianzas que permite poner de manifiesto las fuentes de variabilidad de las varianzas genética y residual y de conocer su importancia y su modo de acción. Este sistema está bien adaptado cuando la heterocedasticidad está ligada a varios factores de variación identificables.

El modo más adecuado para considerar las varianzas heterogéneas dependerá en cualquier caso de los factores a los que esté asociada, de la magnitud y el tipo de heterocedasticidad (genética, residual o ambas), de si existe heterogeneidad entre los cocientes de varianza (i.e. entre las heredabilidades) y de si la correlación de los efectos aleatorios (genéticos en este caso) entre los distintos ambientes es o no próxima a la unidad, lo que en definitiva depende también de la existencia de interacción genotipo-ambiente.

Interacción genotipo-ambiente

La posibilidad de una interacción genotipo-ambiente debe ser asimismo tenida en cuenta cuando se trabaja con datos de distintas procedencias, sistemas de producción, etc, por lo que es una consideración particularmente importante en la implementación de una evaluación genética internacional.

En este sentido, diversos trabajos recientes se han orientado al estudio de la interacción genotipo-país sobre caracteres de crecimiento en distintas razas de vacuno de carne. Así Meyer (1995) analiza diversos pesos en la raza Angus con datos de Australia y Nueva Zelanda, obteniendo para los efectos directos y maternos sobre el peso al destete correlaciones genéticas de 0.97 y 0.82 entre ambos países. Posteriormente De Mattos et al. (2000) analizaron el peso al destete en Hereford con datos de USA, Canadá y Uruguay, obteniendo

también correlaciones genéticas entre países siempre superiores a 0.8 para ambos efectos. Estos autores concluyen que la evaluación genética del peso al destete en estos países puede ser llevada a cabo conjuntamente. Más recientemente, Lee y Bertrand (2002) estudian la interacción genotipo-país para el peso al nacimiento y al destete y crecimiento post-destete también en Hereford con datos de Canadá, Argentina, USA y Uruguay. Estos autores corroboran los resultados de De Mattos et al. (2000) para el peso al destete y obtienen correlaciones similares para el peso al nacimiento, siendo algo más reducidas en el caso de los efectos maternos. Para el crecimiento post-destete obtuvieron correlaciones más moderadas en las combinaciones Argentina-Canadá y Argentina-USA. Lee y Bertrand (2002) concluyen que, tras ajustar por las varianzas fenotípicas heterogéneas que se observan en alguno de los casos, la evaluación conjunta de estos países puede realizarse con un conjunto de parámetros común, excepto para el crecimiento post-destete que debe ser considerado un carácter distinto en USA-Canadá y en Argentina-Uruguay.

En base a las correlaciones genéticas próximas a la unidad, en casi todos los trabajos anteriormente mencionados sus autores concluyen la ausencia de interacción genotipo-país, o bien que si existe es pequeña y poco importante. No obstante es harto probable que muchas de las conexiones genéticas existentes para estimar la interacción genotipo-ambiente procedan de toros 'élite' cuyo semen puede no haber sido utilizado al azar y cuya descendencia puede haber recibido un mejor tratamiento que la de los toros propios; este tratamiento preferencial daría lugar a un sesgo en la estimación de las interacciones genotipo-ambiente (Notter et al., 1992; Reverter y Graser, 2002). También el hecho de que muchos de estos trabajos se hayan llevado a cabo con un número relativamente pequeño de registros (Meyer, 1995) o incluso con una definición desigual de los registros en los distintos países (Lee y Bertrand, 2002) plantea ciertas reservas a la hora de generalizar los resultados. Asimismo en muchos casos los países analizados no diferían sustancialmente en las condiciones climáticas o de manejo.

En definitiva el tema de interacción genotipo-ambiente en vacuno de carne no está todavía cerrado y debe ser objeto de un mayor análisis para conocer la magnitud de esta interacción en diversas poblaciones de vacuno de carne, caracteres y países que difieren ampliamente en sus condiciones climáticas o de manejo, antes de determinar el modelo más adecuado para llevar a cabo la evaluación genética con datos originarios de distintos países.

Conexión y precisión de la evaluación genética

La precisión de la evaluación genética depende básicamente de la cantidad de información disponible para obtener los EBV y la 'calidad' del diseño. Cuando la selección se lleva a cabo entre varios ambientes (unidades de manejo, regiones, países), la precisión de la evaluación y en consecuencia de la selección puede verse influida por el grado de conexión genética entre ellos. El cada vez más extendido uso de la inseminación artificial y la puesta en funcionamiento de esquemas de toros de referencia en muchos esquemas de selección permiten hasta cierto punto 'confiar' en la existencia de conexiones genéticas suficientes como para llevar a cabo una evaluación genética precisa. No obstante, ello puede ser una realidad aceptable en el caso del vacuno lechero, pero no tanto en vacuno de carne donde el uso de la monta natural está mucho más extendido. Por otro lado los programas de inseminación artificial son frecuentemente establecidos a nivel regional, mientras que la evaluación genética se realiza a nivel nacional. Asimismo con el cada vez mayor establecimiento de evaluaciones genéticas con datos procedentes de distintos orígenes / países, la cuestión la desconexión ha vuelto a plantearse como un tema de interés creciente. Las preguntas a este respecto son las de siempre, esta vez aplicadas a los países: ¿existen suficientes conexiones

genéticas como para justificar una evaluación genética conjunta?, ¿qué fiabilidad ofrece la comparación de valores genéticos de animales evaluados en distintos países/unidades de manejo?, ¿cómo medir el grado de conexión/desconexión?

La conexión genética puede ser difícil de cuantificar, y las implicaciones de la conexión o la ausencia de ella no se conocen tampoco demasiado bien. Diversos trabajos se han llevado a cabo en este sentido durante la última década: Foulley et al. (1992), Díaz et al. (1993), Kennedy y Trus (1993), Laloë (1993) y Laloë et al. (1996). La predicción de la comparación de toros con datos en grupos desconectados es legítima bajo el supuesto de que los méritos genéticos medios en cada grupo desconectado son iguales, pero caso de no cumplirse este supuesto, las comparaciones de los toros entre grupos estarán sesgadas. Por otra parte, aunque desde un punto de vista teórico no puede existir desconexión completa entre efectos aleatorios (Foulley et al., 1992), la ausencia o la escasez de relaciones genéticas entre niveles de un efecto fijo afecta al error de predicción de las comparaciones. De este modo, la presencia de conexión o la ausencia de ella no tiene mayor importancia 'per se'; la cuestión radica en cómo la conexión contribuye al error de predicción y por tanto a la precisión de la selección (Kennedy y Trus, 1993).

Foulley et al. (1992) introducen el concepto de nivel de conexión / desconexión relacionando la VEP en el modelo completo con la VEP bajo un modelo reducido excluyendo los efectos fijos. Por su parte, Kennedy y Trus (1993) afirman que la VEP de las diferencias entre los EBV de los animales en diferentes ambientes es la medida más lógica de conexión. Estos autores muestran que un incremento en la conexión genética (i.e. un incremento en las relaciones de parentesco entre las unidades de manejo) reduce la VEP de las comparaciones entre EBV de animales en distintos grupos, y también de las comparaciones entre los niveles de efectos fijos. Paralelamente Laloë (1993) plantea la utilización del coeficiente de determinación (CD) como la medida más adecuada de la precisión de la evaluación genética, tanto de la precisión individual de los EBVs como de la precisión de las comparaciones entre EBVs. De este modo este autor introduce el concepto del CD generalizado, el CD de una combinación lineal de valores genéticos, y lo sugiere como medida de precisión de la evaluación genética y también como medida de conexión entre efectos aleatorios. Según este planteamiento, un diseño está desconectado para un factor aleatorio si el CD generalizado de un contraste entre sus niveles es nulo.

Sin embargo todos los criterios propuestos, tanto la tasa de desconexión propuestas por Foulley et al. (1992) como la VEP de las diferencias entre EBVs o el CD generalizado requieren calcular los elementos de la inversa de las MME, lo cual puede ser inviable en múltiples casos dada la dimensión de las ecuaciones. Las aproximaciones usualmente utilizadas para calcular las VEP de los EBV no permiten en general el cálculo de los elementos no diagonales de la matriz de VEPs. Recientemente Fouilloux y Laloë (2001) han propuesto un método de muestreo para calcular las varianzas de los valores genéticos reales y estimados. Este método permite obtener los coeficientes no diagonales de la inversa de las MME, y se presenta por tanto como una alternativa para el estudio de la conexión, si bien los requerimientos computacionales son también elevados cuando se dispone de un elevado número de datos. Por su parte Kennedy y Trus (1993) analizan tres medidas alternativas al cálculo de la VEP de las diferencias entre EBV, y sugieren utilizar la varianza de las diferencias estimadas entre niveles de efectos fijos como una medida útil de la conexión.

En definitiva el incremento en precisión 'global' de la evaluación genética puede venir dado por el incremento de la conexión o bien por el incremento de la cantidad de información. En

este sentido Laloë (1993) propone el CD generalizado como criterio para medir la precisión global de la evaluación genética (y por tanto del diseño), bien del conjunto de todos los animales o bien de un grupo de ellos. En un trabajo publicado posteriormente, Laloë et al. (1996) comparan los tres criterios anteriormente citados: la VEP propuesta por Kennedy y Trus (1993), la tasa de conexión (o de equilibrio) propuesta por Foulley et al. (1992), y el coeficiente de determinación (Laloë, 1993) como criterios para medir la 'calidad' de una evaluación genética. Según estos autores el criterio de la tasa de conexión propuesto por Foulley et al. (1992) no es apropiado para determinar la precisión global de la evaluación genética, ya que decrece con la cantidad de información aportada por los datos, de modo que los valores altos de este índice pueden deberse bien a una buena conexión o bien a una escasa información contenida en los datos. Por otro lado la VEP decrece con el parentesco (y favorece por tanto los diseños con más individuos emparentados), a la vez que también decrece la variabilidad genética y la intensidad de selección, mientras que el CD tiene en cuenta la reducción en la variabilidad genética, combinando de este modo los dos aspectos: la variabilidad genética y la VEP. Según Laloë et al. (1996) el coeficiente de determinación es un método adecuado para evaluar la precisión de la evaluación genética u optimizar los diseños correspondientes, ya que combina la estructura del diseño y la cantidad de información obtenida de los datos y tiene en cuenta la VEP y la variabilidad genética.

Los Esquemas selección y el progreso genético

En muchos de los programas de mejora de vacuno de carne puestos en marcha se ha optado por proporcionar regularmente al ganadero una serie de valoraciones genéticas para que éste haga un uso individual de las mismas a la hora de orientar la selección de su rebaño. Está claro que bajo este funcionamiento resulta difícil intervenir en el progreso genético de la población, aún cuando éste exista en muchos casos. No obstante, el futuro de muchos programas ha de pasar por la sistematización y orientación clara de los esquemas hacia la búsqueda de un compromiso entre el progreso a corto y largo plazo, especialmente en aquellas poblaciones donde el censo es relativamente reducido.

Maximización del progreso genético - optimización a corto plazo

En los programas de mejora genética puestos en marcha durante las últimas décadas, la maximización del progreso genético ha venido siendo el objetivo principal. Ello debe circunscribirse no obstante como un objetivo a corto plazo que no necesariamente debe ser el objetivo global, ya que el éxito a largo plazo del programa de mejora dependerá también del mantenimiento de la variabilidad genética.

No obstante y sin atender a otras consideraciones, podríamos decir que el diseño óptimo de los datos procedentes de un programa de mejora es aquel que nos permita obtener una máxima precisión de la evaluación genética y en consecuencia una máximo progreso genético para una intensidad de selección y una variabilidad genética determinadas. En este sentido Foulley et al. (1990b) y Laloë (1993) afirman que los métodos de búsqueda del diseño óptimo deben adaptarse también al contexto de la evaluación genética y de la 'eficacia' de la selección. Así, Foulley et al. (1990b) señalan la necesidad de planificar parcialmente la estructura de los datos para obtener cierta eficacia de los programas de control de rendimientos.

Además de la optimización desde de la perspectiva de la precisión de la evaluación genética, la respuesta a la selección obtenida en el conjunto de la población dependerá asimismo de los

objetivos planteados, de la estructura del esquema y de las vías de transmisión del progreso genético. Adicionalmente, tal y como señalan Phocas et al. (1995a), la optimización de los esquemas de mejora de vacuno de carne requiere tener en cuenta diversos aspectos inusuales en vacuno lechero: la selección 'multietapa' con diferentes niveles de selección sobre caracteres altamente correlacionados; la heterogeneidad de los niveles genéticos de los candidatos a la selección debida a la utilización conjunta de toros de monta natural e inseminación artificial, y la elevada incertidumbre de determinados parámetros genéticos, especialmente la correlación entre efectos directos y maternos.

En cuanto a la estructura de las poblaciones de vacuno de carne, podemos destacar dos estratos principales: un núcleo de selección en el que se practica la selección y una población base comercial hacia la que se transmite el progreso genético obtenido en el núcleo. En los esquemas de mejora de las razas bovinas españolas, en los que conviven la práctica de la IA y de la monta natural, las explotaciones que forman parte del núcleo de selección pueden asimismo clasificarse en distintos estratos según el grado de utilización de la inseminación artificial, al igual que señalan Phocas et al. (1995b) para las razas francesas. En este contexto, Phocas et al. (1995b) evalúan la respuesta genética esperada para el crecimiento cuando existe heterogeneidad en el uso de la inseminación artificial en los rebaños del núcleo en el contexto del programa de mejora de Limousine. Estos autores observan que, a igual tasa de IA utilizada, se obtienen mayores respuestas concentrando la IA en una fracción de los rebaños más que manteniendo una tasa pareja de IA en todos los rebaños. En este trabajo sus autores no tienen en cuenta el efecto de la desconexión, pero señalan que una estrategia apropiada cuando no es factible incrementar la tasa global de IA consiste en mantener una tasa base de IA en todos los rebaños para garantizar la conexión genética e incrementar la utilización de la IA tan solo en una parte de los rebaños.

Por otra parte la heterogeneidad en cuanto a sistemas de producción, y en consecuencia de objetivos de selección, también es un condicionante de la eficacia del esquema de mejora. Así, en la mayoría de nuestras razas conviven distintos sistemas de producción, que básicamente son la producción de terneros al destete y las explotaciones de ciclo cerrado. En este sentido Phocas et al. (1995a) evalúan la eficacia del esquema de selección de los toros de IA para el crecimiento en la raza Limousine, concluyendo que el esquema francés es más eficiente para el objetivo global del productor de terneros que para los objetivos de los ciclos cerrados. No obstante estos autores observan que la respuesta para un objetivo promedio es robusta y mayor que las respuestas para los objetivos individuales de cada estrato. Sin embargo, la respuesta materna esperada es ligeramente negativa dada la correlación genética negativa entre los efectos directos y maternos, y en cualquier caso terriblemente incierta dados los elevados errores de muestreo de los parámetros genéticos, particularmente la correlación entre los efectos directos y maternos.

En relación al esquema de selección de los toros de IA en Limousine, Phocas et al. (1995a) evalúan asimismo un esquema alternativo eliminando el test por descendencia en centros de testaje y evaluando los efectos maternos de los toros mediante test por descendencia en granja. Considerando sólo el crecimiento, se incrementa considerablemente la eficiencia del sistema en términos de respuesta a los objetivos globales, y la respuesta asintótica esperada para los efectos maternos es positiva con este sistema alternativo, aunque con elevada desviación estándar.

A modo de conclusión de este apartado podemos decir que la maximización del progreso genético en el conjunto de la población depende de múltiples factores que deben ser

evaluados de un modo conjunto. El análisis de la eficiencia de los esquemas actualmente puestos en marcha en las poblaciones de vacuno de carne españolas, en la línea de los planteados por Phocas et al. (1995a, b) para los caracteres de crecimiento en Limousine, permitiría conocer mejor la situación de los mismos en términos de progreso genético, así como los puntos a incidir para lograr una utilización óptima de los recursos disponibles. Más aún, una evaluación completa de la eficiencia de dichos esquemas de selección debería adicionalmente incluir en el modelo otros caracteres como la eficiencia alimentaria (sólo medida en centro de testaje), la calidad de la canal y los caracteres reproductivos (e.g. fertilidad y facilidad de parto). Por último mencionar que, tal y como veremos a continuación, otros aspectos deben ser también considerados en a la hora de optimizar un programa de mejora a largo plazo, como la reducción de la varianza genética debida a la selección, junto con el incremento de consanguinidad y de parentesco.

Restricción de la consanguinidad - optimización a largo plazo

En las poblaciones ganaderas, la elección de los progenitores se ha venido realizando habitualmente por truncamiento, seleccionando aquellos individuos con valores genéticos superiores a través de las distintas clases de edad. Ésta parece ser la estrategia óptima para maximizar el progreso genético a corto plazo; sin embargo, la selección por truncamiento a partir de los BLUP-EBV puede conducir a un elevado incremento de la consanguinidad y reducción de la varianza genética, lo cual reduce la respuesta a largo plazo y merece una especial atención.

En la optimización de los esquemas de mejora, los efectos de las decisiones de selección deben también ser considerados a largo plazo. Particularmente en nuestras razas, donde los censos no son en muchos casos elevados, los esquemas de selección y de apareamientos deben dirigirse también hacia el mantenimiento de la variabilidad genética que garantice la respuesta a la selección a largo plazo. El objetivo debe pues reformularse hacia la maximización del progreso genético limitando el incremento de consanguinidad. Las recomendaciones para la restricción de ΔF caen en el rango de 0.5 a 1.3 % por generación (e.g. FAO, 1998; Meuwissen y Woolliams, 1994), pero es difícil generalizar a todas las situaciones, ya que la restricción de ΔF depende también del ΔF histórico en la población, la actitud hacia el riesgo y la apertura del esquema.

La optimización a priori de los programas de mejora requiere una predicción precisa de las tasas de mejora genética y de consanguinidad (Villanueva y Woolliams, 1997). La reciente disponibilidad de elementos para predecir la tasa de consanguinidad en poblaciones bajo selección (Bijma et al., 2001; Woolliams y Bijma, 2000) permite la realización de análisis deterministas para buscar el diseño óptimo de un programa de mejora bajo restricciones para la consanguinidad. En este sentido, Villanueva et al. (2000) analizan el diseño *a priori* óptimo desde la perspectiva del progreso genético limitando el incremento de consanguinidad (por año o por generación) en poblaciones con selección masal y generaciones solapadas. Los resultados obtenidos muestran que la restricción de consanguinidad se logra principalmente incrementando el número de progenitores y, en menor medida, aumentando el intervalo generacional, si bien esta segunda medida resulta obligada en el caso de poblaciones pequeñas. Sin embargo, los diseños óptimos desde un punto de vista poblacional no son siempre aplicables en el contexto de la producción animal, donde cuestiones como el número de progenitores a seleccionar, la relación entre machos y hembras e incluso el intervalo generacional no son elementos demasiado modificables.

Otra opción más factible en nuestro caso puede ser optimizar la elección de los candidatos en cada ronda de selección con vistas a limitar el aumento del parentesco medio de la población, tal y como plantean Meuwissen y Sonesson (1998) en un procedimiento dinámico que los autores denominan “método de la contribución óptima”. Este sistema proporciona una norma de selección que maximiza el mérito genético de los animales seleccionados limitando el parentesco medio de la población tras el proceso de selección, proporcionando una guía para la toma de decisiones útiles en la práctica que normalmente implica un grupo concreto de candidatos a la selección, y se presenta como un método de especial interés en el caso de poblaciones pequeñas en las que se desea un reducido incremento de la consanguinidad (de hecho en estas circunstancias su superioridad respecto a la selección por truncamiento es muy elevada).

Por otra parte el esquema de apareamientos es también una importante herramienta que puede diseñarse con el objetivo no sólo de incrementar el progreso genético, sino también de mejorar la estructura genética de la población desde la perspectiva de mantenimiento de la variabilidad genética y la minimización del incremento de consanguinidad. Tal y como muestran Caballero et al. (1996), el apareamiento no aleatorio permite reducir la tasa de consanguinidad con un efecto reducido en el progreso genético obtenido en la selección fenotípica o a partir de predicciones BLUP. Estos autores observaron que el apareamiento de coascendencia mínima era particularmente efectivo para reducir el ΔF en aquellos esquemas 'más intensos' (selección BLUP ó poblaciones pequeñas), como puede ser el caso de nuestras poblaciones. En este contexto el apareamiento de coascendencia mínima conduce a aparear los animales de familias con elevados EBV con los de otras familias con menor superioridad genética, evitando el efecto acumulativo de la selección BLUP sobre determinadas familias, conectando familias no emparentadas y evitando los parentescos extremos. Por su parte Sonesson y Meuwissen (2000, 2002) analizan el efecto del apareamiento de coascendencia mínima (frente al apareamiento no aleatorio) en poblaciones en las que se practica el método de la contribución óptima con restricción de ΔF . En estas circunstancias, el apareamiento de coascendencia mínima mejora la respuesta genética (11-18% superior en el caso de generaciones solapadas) respecto al apareamiento aleatorio, especialmente en esquemas pequeños o cuando las restricciones de consanguinidad son más exigentes. Ello se explica por los efectos del apareamiento de mínima coascendencia en la estructura poblacional, ya que los parentescos entre animales con mayores EBV se ven reducidos y es más fácil (frente al apareamiento aleatorio) para el esquema de contribución mínima seleccionar animales con EBV máximos. Otro efecto de este apareamiento no aleatorio es reducir los niveles de consanguinidad de la descendencia y en consecuencia de los progenitores de la siguiente generación, lo que conduce a una mayor variabilidad genética y respuesta a la selección.

Incorporación de la información molecular en los programas de selección

Al igual que en otras especies, el uso de información molecular no se hace de una manera formal en los programas de selección de vacuno de carne. No obstante, dicha información es en ocasiones utilizada de modo individual por determinados productores o gestores de esquemas para rellenar el espacio dejado por las valoraciones BLUP en apoyo a sus decisiones a la hora de seleccionar los animales (Manfredi et al., 2001). En este sentido, el uso más común y sistemático en el vacuno de carne es la identificación de animales portadores de genes recesivos en el caso de que el efecto dependa de un solo gen. Éste es el caso del BLAD, del gen de la miostatina o de determinados genes asociados al color de la capa (BIF, 2002). En nuestro país, la información sobre el genotipo culón es utilizada en la raza Asturiana de Valles, donde los ganaderos utilizan dicha información para decidir si dejan como reposición

los animales portadores o los llevan a la estación de testaje (Cañon 2002; Comunicación personal). Además, en muchos países la información molecular es utilizada de manera rutinaria para la verificación del pedigrío y la determinación del parentesco, así como en la trazabilidad de los productos cárnicos (BWG-ICAR, 2002).

El uso sistemático de la Selección Asistida por Marcadores (SAM) continúa siendo un uso potencial. Si bien es cierto que estamos en un momento de intensa búsqueda y mapeo de QTLs asociados al crecimiento y características de la canal y de la carne (Davis et al., 1998; Stone et al., 1999; Casas et al., 1998; Casas et al., 2000; Casas et al., 2001; Li et al., 2002) también es cierto que existe una diversidad entre y dentro de razas que puede afectar la expresión de los distintos genes (Casas et al., 2001), por lo que es necesario caracterizar la variación de las distintas zonas genómicas en las distintas razas para establecer un uso sistemáticos de los mismos. Está claro que la información molecular puede ser de gran ayuda para aquellas características que son caras y difíciles de medir y que se expresan tarde en la vida de un animal (calidad, consumo, resistencia y longevidad). Sin embargo, una vez identificados los genes de interés o las zonas cromosómicas ligadas al carácter de interés, el beneficio potencial que la información molecular pueda tener dependerá del efecto que el o los QTLs tengan sobre el carácter, de la estrategia de tipado y de cómo esta información se utiliza para predecir el valor genético de los animales (Marshall et al.; 2002), así como del establecimiento de estrategias de utilización de dicha información en los esquemas de selección. Recientemente, Keele y Fahrenkrug (2002) han comparado el uso de estrategias de apareamiento para la utilización de la información sobre el gen de la miostatina en poblaciones de vacuno de carne. Sin embargo, el impacto de la implementación de las estrategias de apareamientos, así como de la selección asistida por marcadores propiamente dicha, dependerá, al igual que en el modelo poligénico, del horizonte del tiempo en que se mire (Manfredi et al., 2001).

Bibliografía

- ALBURQUERQUE, L.G.; MEYER, K. 2001. Estimates of covariance functions for growth from birth to 630 days of age in Nelore cattle. *J. Anim. Sci.* 79:2776-27789.
- ARCHER, J.A.; RICHARDSON, E.C.; HERD, R.M.; ARTHUR, P.F. 1999. Potential for selection to improve efficiency of feed use in beef cattle: a review. *Aust. J. Agric. Res.* 50:147-161.
- ARTHUR, P.F.; ARCHER, J.A.; JOHNSTON, D.J.; HERD, R.M.; RICHARDSON, E.C.; PARNELL, P.F. 2001. Genetic and phenotypic variances and covariance components for feed intake, feed efficiency, and other postweaning traits in Angus cattle. *J. Anim. Sci.* 79:2805-2811.
- BAKER R.L. 1980. The role of maternal effects on the efficiency of selection in beef cattle: A review. *Proc. N. Z. Soc. Anim. Prod.* 40, 285-303.
- BANOS G., SIGURDSSON A., 1996. Application of contemporary methods for the use of international data in national genetic evaluations. *J. Dairy. Sci.* 79, 1117-1125.
- BEILHARZ, R.G., B.G. LUXFORD, Y J.L. WILKINSON. 1993. Quantitative genetics and evolution: Is our understanding of genetics sufficient to explain evolution?. *Journal of Animal Breeding and Genetics.* 100:161-170.
- BENYSHEK L.L., HERRING W.O., BERTRAND J.K., 1994. Genetic evaluation across breed and countries: prospects and implications. En: *Proc. 5th WCGALP*, Guelph, Ontario, Canada.
- BERTRAND J.K., BERGER P.J. WILLHAM R.L., 1985. Sire \times environment interactions in beef cattle weaning weight field data. *J. Anim. Sci.* 60, 1396-1402.
- BERTRAND J.K., HOUGH J.D., BENYSHEK L.L., 1987. Sire \times environment interactions and genetic correlations of sire progeny performance across regions in dam-adjusted field data. *J. Anim. Sci.* 64, 77-82.
- BIF. 2002. BEEF IMPROVEMENT FEDERATION GUIDELINES. DRAFT VERSION.
- BIJMA P., VAN ARENDONK J.A., WOOLLIAMS J.A., 2001. Predicting rates of inbreeding for livestock improvement schemes. *J. Anim. Sci.* 79, 840-853.

- BOETTCHER, P.J., L.K. JAIRATH Y J.C.M. DEKKERS. 1998. Alternative methods for genetics evaluation of sires for survival of their daughters in the first three lactations. In 'Proc. 6th World Congress on Genetics Applied to Livest. Prod. 23:363.
- BOLDMAN K.G., FREEMAN A.E., 1990. Adjustment for heterogeneity of variances by herd production level in dairy cow and sire evaluation. *J. Dairy. Sci.* 73, 503.
- BWG-ICAR, 2002. ICAR Guidelines for Beef Recording. Draft Document. Version 3.
- CABALLERO A., SANTIAGO E., TORO M.A., 1996. Systems of mating to reduce inbreeding in selected populations. *Anim. Sci.* 62, 431-442.
- CANTET R.J.C., KRESS D.D., ANDERSON D.C., DOORNBOS D.E., BURFENING P.J., 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.
- CASAS, E., SHAKELFORD, S.D., KEELE, J.W., STONE, R.T., KAPPES, S.M.; KOOHMARAIE, M. 2000. Quantitative trait loci affecting growth and carcass composition of cattle segregating alternate forms of myostatin. *J. Anim. Sci.* 78,560-569.
- CASAS, E., STONE, R.T., KEELE, J.W., SHAKELFORD, S.D., KAPPES, S.M.; KOOHMARAIE, M. 2001. A comprehensive search for quantitative trait loci affecting growth and carcass composition of cattle segregating alternatives forms of the myostatin gene. *J. Anim. Sci.* 79,854-860.
- DAVIS, G.P., HETZEL, D.J.S., CORTBET, N.J. et al. 1998. The mapping of quantitative traits loci for birth weight in atropical beef herd. 6WCGALP. Armidale, Australia 26, 441-444.
- DE MATTOS D., BERTRAND J.K., HERRING Z.O., BENYSHEK L.L., 1996. Sire and maternal grandsire by environment interations for weaning weight in a hereford beef cattle population in Uruguay. *J. Aniñ. Sci.* 74(Supl. 1), 106 (Abstr.).
- DE MATTOS D., BERTRAND J.K., MISZTAL I., 2000. Investigation of genotype x environment interactions for weaning weight for Herefords in three countries. *J. Anim. Sci.* 78, 2121-2126.
- DeNISE, R.S.K.;BRINKS, J.S.1985. Genetics and enviromental aspects of the growth curve parameters in beef cows. *J. Anim. Sci.*61.1431-1440.
- DIAZ,C., CARBAÑO, MJ. 2000. La raza Avileña Negra –Ibérica: nuevas aportaciones al esquema de selección. FEAGAS.17, 64-69
- DÍAZ,C.; CHIRINOS, Z., MORENO, A.; CARABAÑO, M.J. 2002. Preliminary analysis of functional longevity in the Avileña Negra Ibérica Beef cattle breed. Proc. 7th WGALP. (In press).Montpellier. Francia.
- DÍAZ, C., MORENO, A., CARABAÑO, M.J. 2002. Effects of genetic groups on estimates of variance components for a maternally influenced trait in the Spanish Limousine. *J. Anim. Breed. Genet.* (En prensa).
- DONG M.C., 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.
- DUCROCQ, V. P., 1987. An nalysis of length of productive life in dairy cattle. PhD. Thesis, Cornell University., Ithaca, New York, USA.
- DUCROCQ, V.P. Y J. SÖLKNER. 1994. "The survival kit". A fortran package for the analisis of survival data. In 'Proc. 5th World Congress on Genetics Applied to Livest. Prod. Vol. 22, p.51, Univ. of Guelph.
- DUCROCQ, V.P. Y J. SÖLKNER. 1998a. 'The Survival Kit V3.0'-a package for large analysis of survival data. In 'Proc. 6th World Congress on Genetics Applied to Livest. Prod. 27:447-448
- DUCROCQ, V.P. Y J. SÖLKNER. 1998b. Implementation of a routine breeding value evaluation for longevity of dairy cows using survival analysis techniques. In 'Proc. 6th World Congress on Genetics Applied to Livest. Prod. 23:359-362.
- ESSL, A. 1998. Longevity in dairy cattle breeding: a review. *Livest. Prod. Sci.* 57:79-89.
- ENDRES, S., DE CATERINA, R., SCHMIDT, E. B., KRISTENSEN, D., 1995. Review n-3 Polyunsaturated fatty acids: update 1995.European Journal of Clinical Investigation 25: 629-638.
- ENSER, M., HALLET, K. G., HEWETT, B., FURSEY G.A.J., WOOD, J. D., HARRINGTON, G., 1998. Fatty acid content and composition of UK beef and lamb muscle in relation to production system and implications for human nutrition. *Meat Science* 49: 329-341.
- EVERETT R.W., KEOWN J.F., TAYLOR J.F., 1982. The problem of heterogeneous zithin herd error variances when identifying elite cows. *J. Dairy Sci.* 65 (Supl.1), 1 (Abstr.).
- FAO, 1998. Secondary guidelines for development of national farm animal genetic resources managemant plans: management of small populations at risk. Rome.
- FERNÁNDEZ, M.T., ALENDA, R., 1999. Pesos económicos en vacuno de carne de la raza Avileña-Negra-Ibérica para la aplicación aun programa de mejora. ITEA. Vol. Extra 20 (I):339-341.
- FOUILLOUX M.N., LALOE D., 2001. A sampling method for estimating the accuracy of predicted breeding values in genetic evaluation. *Genet Sel Evol.* 33, 473-86.
- FOULLEY J.L., GIANOLA D., SAN CRISTOBAL M., IM S., 1990a. A method for assessing extent and sources of heterogeneity of residual variances in mixed linear models. *J. Dairy Sci.* 73, 1612.

- FOULLEY J.L., BOUIX J., GOFFINET B., ELSEN J.M., 1990b. Connectedness in genetic evaluation, pp 277-308. En: *Advances in Statistical Methods for Genetic Improvement of Livestock*. G. Gianola and K. Hammon (Eds). Ed. Springer-Verlag, New York.
- FOULLEY J.L. HANOCQ E., BOICHARD D., 1992. A criterion for measuring the degree of connectedness in lineal models for genetic evaluation. *Genet. Sel. Evol.* 24, 315-330.
- FOULLEY J.L., QUAAS R.L., 1995. Heterogeneous variances in Gaussian linear mixed models. *Genet. Sel. Evol.* 27, 211-228.
- GARRICK D.J., POLLAK E.J., QUAAS R.L., VAN VLECK L.D., 1989. Variance heterogeneity in direct and maternal weight traits by sex and percent puberbred for Simmental-sired calves. *J. Anim. Sci.* 67, 2515-2525.
- GARRICK D.J., VAN VLECK L.D., 1987. Aspects of selection for performance in several environments with heterogeneous variances. *J. Anim. Sci.* 65, 409-421.
- GERSTMAYR S. 1992. Impact of the data structure on the reliability of the estimated genetic parameters in an animal model with maternal effects. *J. Anim. Breed. Genet.* 109, 321-336.
- GIANOLA D., 1986. On selection criteria and estimation of parameters when the variance is heterogeneous. *Theor. Appl. Genet.* 72, 671-677.
- GIBSON, J.P. AND WILTON, J.W., 1998. Defining multiple-Traits objectives for sustainable genetic improvement. 76:2303-2307.
- GODDARD M., 1985. A method of comparing sires evaluated in different countries. *Livest. Prod. Sci.* 13, 321.
- GRASER, H.U.; WILSON, D.2002. Ultrasound measurements. ICAR Guidelines for Beef Recording. Draft Document. Version 3.
- GRUNDY B., CABALLERO A., SANTIAGO E., HILL W.G., 1998. A note on using biased parameter values and non-random mating to reduce rates of inbreeding in selection programmes. *Anim. Sci.* 62, 431-442.
- HALDANE J.B.S., 1930. A mathematical theory of natural and artificial selection. III. Selection intensity as a function of mortality rate. *Proc. Cambr. Phil. Soc. Biol. Sci.* 27, 131.
- HENDERSON C.R. 1984. *Applications of linear models in animal breeding*. University of Guelph, Guelph.
- HENDERSON C.R. 1988. Theoretical basis and computational methods for a number of different animal models. *J. Dairy Sci.* 71 (Suppl. 2), 1-16.
- HILL W.G., 1984. On selection among groups with heterogeneous variance. *Anim. Prod.* 39, 473-477.
- HILL W.G., EDWARDS M.R., AHMED M.K.A., THOMPSON R., 1983. Heritability of milk yields and composition at different levels of variability of production. *Anim. Prod.* 36, 59-68.
- HYDE L.R., BOURDON R.M., GOLDEN B.L., COMSTOCK C.R., 1998. Genotype by environment interactions for growth and milk traits in an international population of Charolais cattle. *J. Anim. Sci.* 76 (Supl. 1), 60 (Abstr.).
- IBÁÑEZ, M.A., CARABAÑO, M.J., ALENDA, R.1999. Identification of sources of heterogeneous residual and genetic variances in milk yield data from the Spanish Holstein-Friesian population and impact on genetic evaluation. *Livest. Prod. Sci.*; 59:33-49.
- ICAR. 2002. The situation of beef performance recording. Results of 2000.
- KALBFLEISCH, J.D., Y R.L. PRENTICE. 1980. *The statistical analysis of failure time data*. Wiley, New York, N. Y.
- KAZALA, E.C., LOZEMAN, F.J., MIR, P. S., LAROCHE, A., BAILEY D.R.C., WESELAKE, R.J., 1999. Relationship of fatty acid composition to intramuscular fat content in beef from crossbred Wagyu cattle. 77:1717-1725.
- KACHMAN S.D., EVERETT R.W., 1993. A multiplicative mixed model when the variances are heterogeneous. *J. Dairy. Sci.* 76, 859.
- KEELE, J.W.; FAHRENKRUG, S.C. 2002. Optimum mating systems for the myostatin locus in cattle. *J. Anim. Sci.*79:2016-2022.
- KEMP, R.A., 1994. Genetics of meat quality in cattle. 5th WCGALP. Vol. 19, pp(439-445). Guelph (Canada), 7 –12 Agosto.
- KENNEDY B.W., TRUS D., 1993. Considerations on genetic connectedness between management units under an animal model. *J. Anim. Sci.* 71, 2341-2352.
- KIRKPATRICK, M. 1997. Genetic improvement of livestock growth using infinite-dimensional analysis. *Anim. Biotech.* 8:55-61.
- KIRKPATRICK, M., N. HECKMAN. 1989. A quantitative-genetic model for growth, shape, reaction norms, and other infinite-dimensional characters. *J. Math. Biol.* 27:429-450.
- KIRKPATRICK, M., D. LOFSVOLD, M. BULMER. 1990. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. *Genetics* 124: 979-993.
- KIRKPATRICK, M., W.G. HILL, R. THOMPSON. 1994. Estimating the covariance structure of traits during growth and ageing, illustrated with lactation in dairy cattle. *Genet. Res.* 64: 57-69

- KOCH R.M., 1972. The role of maternal effects in animal breeding. VI. Maternal effects in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 35, 1316-1323.
- KOOTS, K.R.; GIBSON, J.P.; SMITHS, C.; WILTON, J.W. 1994a. Analyses of published genetic parameter estimates for beef production traits. 1. Heritability. *Anim. Breed. Abstr.* 62:309-338.
- KOOTS, K.R.; GIBSON, J.P.; SMITHS, C.; WILTON, J.W. 1994b. Analyses of published genetic parameter estimates for beef production traits. 2. Phenotypic and genetic correlations. *Anim. Breed. Abstr.* 62:825-843.
- LALOË D., 1993. Precision and information in linear models of genetic evaluation. *Genet. Sel. Evol.* 25, 557-576.
- LALOË D., PHOCAS F., MÉNISSIER F., 1996. Considerations about measures of precision and connectedness in mixed linear models of genetic evaluation. *Genet. Sel. Evol.* 28, 359-378.
- LEE D.H., BERTRAND J.K., 2002. Investigation of genotype \times country interactions for growth traits in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 80, 330-337.
- LEGG, D., 1997. The influence of the WTO negotiations on future policy development. LSIRD Workshop. Granada 23-24 mayo.
- LI, C., BASARAB, J., SNELLING, W.M. et al. 2002. The identification of common haplotypes on bovine chromosome 5 within commercial lines of *Bos taurus* and their association with growth traits. *J. Anim. Sci.* 80, 1187-1194.
- LIU, M.F.; MAKARECHIAN, M. 1993. Optimum test period and association between standard 140-day test period and shorter test periods for growth rate in station tested beef bulls. *J. Anim. Breed. Genet.* 110:312-317.
- LOVE, J. 1994. Product acceptability evaluation: In: Quality attributes and their measurements in meat, poultry and fish products. Eds. A.M. Pearson and T.R. Dustson pp:337-358. Blackie Academic & Professional. Glasgow.
- MANFRDI, E., ROCHAMBEAU, H., ELSEN, J. M. 2001. Optimisation des schémas de sélection assistée par marqueurs. Séminaire du Département de Génétique animale de IINRA. QTL de la détection à l'utilisation. Batz-sur-Mer. 24-26 September.
- MARSHALL, D.R. 1999. Genetics of meat quality. *The Genetics of Cattle*. Ed: R. Fries and A. Ruvinsky. CABI Publishing. Reino Unido. pp:635-636.
- MARSHALL, K., HENSHALL, J., VAN DER WERF, J.H.J. 2002. Response from marker assisted selection when various proportions of animals are marker typed: a multiple trait simulation study relevant to the sheepmeat industry. *Anim. Sci.* 74, 223-232.
- MEUWISSEN T.H.E., 1997. Maximizing the response of selection with a predefined rate of inbreeding. *J. Anim. Sci.* 75, 934-940.
- MEUWISSEN T.H.E., DE JONG G., ENGEL B., 1996. Joint estimation of breeding values and heterogeneous variances in large data files. *J. Dairy. Sci.* 79, 310.
- MEUWISSEN T.H.E., SONESSON A.K., 1998. Maximizing the response of selection with a predefined rate of inbreeding: overlapping generations. *J. Anim. Sci.* 76, 2575-83.
- MEUWISSEN T.H.E., WOOLLIAMS J.A., 1994. Effective sizes of livestock populations to prevent a decline in fitness. *Theor. Appl. Genet.* 89, 1019-1026.
- MEYER K. 1992a. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. *Livest. Prod. Sci.* 31, 179-204.
- MEYER K. 1992b. Bias and sampling covariances of estimates of variance components due to maternal effects. *Genet. Sel. Evol.* 24, 487-509.
- MEYER K., 1995. Estimates of genetic parameters and breeding values for New Zealand and Australian Angus cattle. *Aust. J. Agric. Res.* 46, 1219-1229.
- MEYER, K., 1999. Estimates of genetic and phenotypic covariance functions for postweaning growth and mature weight of beef cows. *J. Anim. Breed. Genet.* 116: 181-205.
- MEYER, K., 2000. Random regressions to model phenotypic variation in monthly weights of Australian beef cows. *Livest. Prod. Sci.* 65:19-38.
- MEYER K., GARRICK D.J., 1996. Scope for a joint genetic evaluation of New Zealand and Australian Angus cattle. *Proc. Aust. Assoc. Anim. Breed. Genet.* Vol. II, 250-253.
- MIRANDE Y VAN VLECK, 1985. Trends in genetic and phenotypic variances for milk production. *J. Dairy Sci.* 68, 2278-2286.
- NOTTER D.R., TIER B., MEYER K., 1992. Sire \times herd interactions for weaning weight in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 70, 2359-2365.
- OSORO, K., 1997. Sustainability of production systems under different conditions. LSIRD Workshop. Granada 23-24 mayo.
- PILES, M., 2000. Análisis bayesiano de los efectos de la selección por velocidad de crecimiento sobre las curvas de crecimiento y la calidad de la canal y la carne de conejo. Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Valencia, España.

- PHOCAS, F., BLOCH, C., CHAPELLE, P., BÉCHEREL, F., RENAND, G., MÉNISSIER, F., 1998. Developing a breeding objective for a French purebred beef cattle selection programme. *Livest. Prod. Sci.* 57: 49-65.
- PHOCAS F., COLLEAU J.J., MÉNISSIER F., 1995a. Expected efficiency of selection for growth in a French beef cattle breeding scheme. I. Multistage selection of bulls used in artificial insemination. *Genet. Sel. Evol.* 27, 149-170.
- PHOCAS F., COLLEAU J.J., MÉNISSIER F., 1995b. Expected efficiency of selection for growth in a French beef cattle breeding scheme. II. Prediction of asymptotic genetic gain in a heterogeneous population. *Genet. Sel. Evol.* 27, 171-188.
- PLETCHER, S.D., C.J. GEYER. 1999. The genetic analysis of age-dependent traits: modeling the character process. *Genetics*.151-163.
- QUAAS R.L., GARRICK D.J., McELHENNEY W.H., 1989. Multiple trait prediction for a type of model with heterogeneous genetic and residual covariance structures. *J. Anim. Sci.* 67, 2529-2535.
- QUAAS R.L., POLLAK E.J. 1980. Mixed model methodology for farm and ranch beef cattle testing programs. *J. Anim. Sci.* 51, 1277-1287.
- QUITANILLA, R., MILLÁN, M.J., DÍAZ, C., GOYACHE, F., PIEDRAFITA, J., 2000. Selection objectives in three Spanish beef cattle breeds. Final Report of FAIR1 CT95 0702.
- QUINTANILLA R., LALOË D., RENAND G., 2002. Heteroskedasticity and genotype by environment interaction across European countries for weaning weight in Charolais breed. 33rd ICAR session and Interbull meeting. Interlaken (Suiza), 26-31 mayo 2002.
- QUINTANILLA R., VARONA L., PUJOL M.R., PIEDRAFITA J. 1999. Maternal Animal Model with Correlation between Maternal Environmental Effects of Related Dams. *Journal of Animal Science* 77: 2904-2917.
- RAINIERI, C., SCORDAMAGLIA, L.P., PIERAMATI, C., MARTINO, G., 1994. Variation and relationship of intramuscular fat, cholesterol content and fatty acids composition of Italian Chianina beef cattle meta. 5th WCGALP. Vol.19, pp(481-484). Guelph (Canada), 7-12 Agosto.
- REKAYA R., WEIGEL K.A., GIANOLA D., 2001. Application of a structural model for genetic covariances in international dairy sire evaluations. *J. Dairy Sci.* 84, 1525-1530.
- RENAND, G., 1993. Actual basis for genetic selection in beef. International Workshop on Proteolysis and Meat Quality. Clermont-Ferrand (France) 24-28 Mayo.
- RENAND, G., BERGE, P., PICARD, B., ROBELIN, J., GEAY, Y., KRAUSS, D., MÉNISSIER, F., 1994. Genetic parameters of beef production and meat quality traits of young Charolais bull progeny of divergently selected sires. 5th WCGALP. Vol.19, pp (446-449). Guelph (Canada).7-12 Agosto.
- RENAND, G., TOURAILLE, C., GEAY, Y., BERGE, P., LEPETIT, J., PICARD, B., 1997. Variabilité des qualités organoleptiques de la viande bovine en relation avec les caractéristiques musculaires. *Renc. Rech. Ruminants* 4: 311-314.
- REVERTER A., JOHNSTON D.J., GRASER H.U., 2002. First experiences with an across country genetic evaluation system for beef cattle. 33rd ICAR session and Interbull meeting. Interlaken (Suiza), 26-31 mayo 2002.
- REVERTER A., TIER B., JOHNSTON D.J., GRASER H.U., 1997. Assessing the efficiency of a multiplicative mixed model equations to account for heterogeneous variance across herds in carcass scan from beef cattle. *J. Anim. Sci.* 75, 1477-1485.
- RILEY, D.G.; CHASE, C.C.; HAMMOND, A.C.; WEST, R.L.; JOHNSON, D.D.; OLSON, T.A.; COLEMAN, S.W. 2002. Estimated genetic parameters for carcass trait of Brahman cattle. *J. Anim. Sci.* 80:955-962.
- ROBINSON D.L., 1996a. Estimation and interpretation of direct and maternal genetic parameters for weights of Australian Angus cattle. *Livest. Prod. Sci.* 45, 1-11.
- ROBINSON D.L., 1996b. Models which might explain negative correlations between direct and maternal genetic effects. *Livest. Prod. Sci.* 45, 111-122.
- RODRÍGUEZ-ALMEIDA F.A., VAN VLECK L.D., CUNDIFF L.V., 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.
- RUMPH, J.M.; KOCH, R.M.; GREGORY, K.E.; CUNDIFF, L.V.; VAN VLECK, L.D. 2002. Comparison of models for estimation of genetic parameters for mature weight of Hereford cattle. *J. Anim. Sci.* 80:583-590.
- SAN CRISTOBAL M., FOULLEY J.L., MANFREDI E., 1993. Inference about multiplicative heteroskedastic components of variance in a mixed linear Gaussian model with an application to beef cattle breeding. *Genet. Sel. Evol.* 25, 3-30.
- SAÑUDO, C., 1995. La calidad organoléptica de la carne con especial referencia a la especie ovina. Factores que la determinan, métodos de medida y causas de variación. Mimeo Facultad de Veterinaria de Zaragoza.
- SAÑUDO ET AL. 2000. Meat quality of ten cattle breeds of the southwest of Europe. Final Report of FAIR1 CT95 0702.
- SCHAEFFER L.R., 1994. Multiple-country comparison of dairy sires. *J. Dairy Sci.* 77, 2671-2678.
- SCHAEFFER L.R., 2001. Multiple trait international bull comparisons. *Livest. Prod. Sci.* 69, 145-153.

- SCHAEFFER, L.R., J. JAMROZIK, G.J. KISTEMAKER, B.J.VAN DOORMAL. 2000. Experience with a test-day model. *J. Dairy Sci.* 83:1135-1144.
- SHENKEL, F.S.; MILLER, S.P.; JAMROZIK, J.; WILTON, J.W. 2002. Two-step and random regression analyses of weight gain of station-tested beef bulls. *J. Anim. Sci.* 80:1497-1507.
- SHORT T.H., BLAKE R.W., QUAAS R.L., VAN VLECK L.D., 1990. Heterogeneous within-herd variance. 1. Genetic parameters for first and second lactation milk yield of grade Holstein cows. *J. Dairy Sci.* 73, 3312-3320.
- SIMIANER, H.; TÄUBERT, H.; KÜTTNER, K. 2001. Synthesis of the ICAR survey of beef recording guidelines.
- SONESSON A.K, MEUWISSEN T.H.E., 2000. Mating schemes for optimum contribution selection with constrained rates of inbreeding. *Genet. Sel. Evol.* 32, 231-248.
- SONESSON A.K, MEUWISSEN T.H.E., 2002. Non-random mating for selection with restricted rates of inbreeding and overlapping generations. *Genet Sel Evol.* 34, 23-39.
- STONE, R.T.J., KEELE, J.W., SHAKELFORD, S.D., KAPPES, S.M.; KOOHMARAIE, M. 1999. A primary screen of the Bovine genome for quantitative trait loci affecting carcass and growth traits. *J. Anim. Sci.* 77, 1379-1384.
- TAYLOR ET AL., 1998. Candidate gen analysis of GH1 for effects on growth and carcaa composition of cattle- *Animal Genetics.* 29:194-201.
- VAN DER WERF, J.H.J., M.E. GODDARD, K. MEYER. 1998. The use of covariance functions and random regressions for genetic evaluation of milk production based on test day records. *J. Dairy Sci.* 81:3300-3308.
- VAN VLECK L.D. 1987. Selection when traits have different genetic and phenotypic variances in different environments. *J. Dairy Sci.* 70, 337-344.
- VARONA, L., C. MORENO, L.A. GARCÍA-CORTÉS, J. ALTARRIBA. 1997. Multiple trait genetic analysis of underlying biological variables of production functions. *Livest. Prod. Sci.* 47:201-209.
- VARONA, L., C. MORENO, L.A. GARCÍA-CORTÉS, J. YAGUE, G., ALTARRIBA. 1999. Two-step versus joint analysis of Von Bertalanffy function. *J. Anim. Breed. Genet.* 116:331-338.
- VILLANUEVA B., BIJMA P., WOOLLIAMS J.A., 2000. Optimal mass selection policies for schemes with overlapping generations and restrited inbreeding. *Genet. Sel. Evol.* 32, 339-355.
- VILLANUEVA B., WOOLLIAMS J.A., 1997. Optimizaion of breeding programmes under index selection and constrained inbreeding. *Genet. Sel. Evol.* 32, 145-158.
- VINSON W.E., 1987. Potential bias in genetic evaluations from differences in variation within herds. *J. Dairy Sci.* 70, 2450-2455.
- VISSCHER P.M., THOMPSON R., HILL W.G., 1991. Estimation of genetic and environñental variances for fat yield in individual herds and an investigation into heterogeneity of variance betveen herds. *Livest. Prod. Sci.* 28, 273-290.
- VOLLEMA, A., 1998. Longevity in dairy cattle. Phd. Dissertation. Wageningen. The Netherlands.
- Vukasinovic, N., 1999. Aplication of survival analysis in breeding for longevity. Workshop on Genetic Improvement of Funtional Traits in Cattle-Longevity-. Interbull Jouy-en-Josas, France.
- WILLHAM R.L., 1972. The role of maternal effects in animal breeding. III.-Biometrical aspects of maternal effects. *J. Anim. Sci.* 35, 1288-1293.
- WILLHAM R.L., 1980. Problems in estimating maternal effects. *Livest. Prod. Sci.* 7, 405-418.
- WILMINK J.B., MEIJERING A., ENGEL B., 1986. Conversion of breeding values for foreign populations. *Livest. Prod. Sci.* 14, 223.
- WOOD, J.D., HOLDERS, J.S., MAIN, D.C.J. 1998. Quality assurances schemes. Proc. 44th ICoMST, Barcelona, Spain. 206-215.
- WOOLLIAMS J.A., BIJMA P., 2000. Predicting rates of inbreeding in populations undergoing selection. *Genetics* 154,1851-1864.
- WU L., SCHAEFFER L.R., 2000. Reducing the effect of parent averages from animal solutions in mixed model equations. *J. Anim. Breed. Genet.* 117, 361-374.
- YU-POTH, S., ZHAO, G., ETHERTON, T., NAGLAK, M., JONNALAGADDA, S., KRIS-ETHERTON, P. M., 1999. Effects of the national cholesterol eduction program's step I and step II dietary intervention programs on cardiovascular disease risk factors: a meta -analysis. *Am J Clin Nutr* 69: 632-646.