

TEORIA DE LA EVALUACION GENETICA DE REPRODUCTORES Y SU APLICACION EN PAISES DESARROLLADOS

Daniel Gianola *

INTRODUCCION

El problema del mejoramiento genético puede describirse de la siguiente forma: una vez definida una función de mérito para una población determinada, los animales con el mérito más alto se escogen como padres de la generación siguiente, para maximizar el mérito esperado en la progenie. El mérito debe ser heredable, en cuyo caso la transmisión genética obedece las reglas mendelianas. A menos que los animales sean completamente endocriados, los gametos producidos por un padre dado difieren, de forma tal que los genotipos ocurren en la progenie con probabilidad diferencial. Esto significa que existe incertidumbre con respecto al resultado genético de un apareo. Adicionalmente, el mérito genético para características de importancia económica no puede ser observado directamente, debido a la influencia de muchos factores ambientales. Por consiguiente, el mérito debe ser inferido a partir de registros de producción (registros de lactación) o de apreciaciones subjetivas (por ejemplo, dificultades al parto), lo cual introduce incertidumbre adicional. La primera fuente de incertidumbre se refiere a la información que una clase particular de parientes provee sobre un candidato a la selección. La

segunda, a la información que el valor fenotípico aporta sobre el genotipo. Por consiguiente, el análisis genético es un problema eminentemente estadístico.

El objetivo de este trabajo es presentar un panorama sobre las bases de la evaluación genética de reproductores, y describir algunas aplicaciones en ganado lechero. Se hace referencia a la situación uruguaya en algunos casos.

ELEMENTOS DE LA EVALUACION GENETICA

Una evaluación genética es una inferencia sobre el mérito de un animal y, como tal, está sujeta a error. El monto de este error, pero no su dirección, es cuantificable. El problema de la evaluación genética es bastante complejo, y una revisión de técnicas modernas se hace en los libros de Henderson (1984), y de Gianola y Hammond (1990). Hay varios aspectos en la evaluación genética: 1) definición de mérito; 2) desarrollo de un sistema de control de performance; 3) consideración de un modelo plausible para el análisis estadístico; 4) elección de una técnica de predicción o estimación; 5) desarrollo de algoritmos de cálculo; 6) uso de la información para

tomar decisiones de selección; 7) optimización de los planes de apareo; 8) diseminación de la superioridad genética, y 9) cuantificación del cambio genético logrado. Los aspectos (7), (8), y (9) son, en realidad, externos a la evaluación genética, pero se consideran para completar el tratamiento.

Definición de mérito

Una función de mérito (también llamada objetivo de selección) es una representación formal del valor genético de un animal que incluye las diferentes características, y su importancia económica relativa. Siguiendo los trabajos pioneros de Smith (1936) y Hazel (1943), el mérito ha sido definido como una combinación lineal de los valores genéticos aditivos para varias características como la producción de leche, el contenido proteico y la susceptibilidad a la mastitis. Cada característica es ponderada por su valor económico relativo, que es la primera derivada parcial de la función de mérito con respecto a la característica en cuestión.

Las funciones lineales de mérito todavía se emplean ampliamente, pero son conceptualmente ingenuas. En primer término, es improbable que al incrementar el nivel de una característica se obtenga siempre el

* Ing. Agr., M.Sc., Ph.D., Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, INIA - Montevideo, Andes 1365 p. 12, C.P. 11100 Montevideo, Uruguay, y Department of Dairy Science, University of Wisconsin, Madison, Wisconsin 53706, U.S.A.

mismo retorno por unidad. Obviamente, aumentar el tamaño maduro de una vaca más allá de un nivel óptimo no es deseable. En segundo lugar, el valor de incrementar el nivel de una característica puede depender del valor promedio de otra. Por ejemplo, los retornos obtenidos al incrementar la sobrevivencia predestete en cerdos dependen del tamaño de la camada; esto es así porque la probabilidad de sobrevivencia decrece en la medida que la prolificidad aumenta. En términos más generales, una función lineal de méritos no observa la ley de los rendimientos decrecientes. Las funciones de mérito deberían ser, como mínimo, cuadráticas, lo cual se puede justificar matemáticamente.

En ganado lechero, al menos en los EEUU, la selección ha estado orientada a una sola característica, producción de leche, aunque también ha habido cierto énfasis en el tipo. Esto significa que la función de mérito ha sido bastante simple, aunque la situación está cambiando. Actualmente, existe un programa nacional de evaluación de toros Holstein para dificultades al parto, y un programa similar para el número de células somáticas en la leche está por ser lanzado.

La definición de mérito ha sido también restringida en el sentido que la atención se ha puesto exclusivamente en efectos genéticos aditivos. Con el advenimiento de mejores métodos de análisis, la evidencia ha comenzado a sugerir que efectos no aditivos como la epistasis o la dominancia pueden ser importantes intraraza. Algunos efectos epistáticos se transmiten de padres a hijos. Estudios llevados a cabo en Canadá, Illinois, y en el U.S.D.A. (Departamento de Agricultura de los EEUU) sugieren que toros y vacas lecheras pueden ser evaluados por efectos epistáticos aditivos x aditivos, y

programas adecuados de apareo pueden ser diseñados.

Sistema de control de registros

Una vez que se ha definido el mérito, corresponde analizar si es práctico o no obtener medidas de campo para las variables involucradas. Algunas características se pueden medir fácilmente, como la producción de leche, pero otras son complejas, o la medición es cara. Por ejemplo, la eficiencia en la conversión de alimentos en bovinos de carne o en cerdos puede medirse solamente en centros de investigación especializados. En este caso se debe recurrir a caracteres correlacionados tales como la ganancia de peso corporal durante un período específico.

El sistema de control de registros debe ser simple pero completo. En ganado lechero se debe controlar a todo el rodeo porque de otra forma, los datos pueden ser completamente sesgados, como son aquellos obtenidos cuando se miden vacas escogidas no al azar, o aquellas que han recibido tratamiento preferencial. A menos que todas las vacas sean controladas es imposible estimar correctamente el nivel de las compañeras de rodeo, contra las cuales se deben contrastar las hijas de un toro en particular. En realidad, es posible que la selección no al azar de las contemporáneas sesgue negativamente la evaluación de un toro dado. Obviamente, lo opuesto también puede ocurrir.

Los beneficios de un sistema de contralor lechero son bien conocidos, no sólo desde un punto de vista genético sino también desde la óptica del manejo. En 1985, alrededor de un 42% de todas las vacas en los EEUU fueron controladas (Voelker, 1985). La producción promedio de

todas las vacas en el país fue 5.900 kilos de leche y 215 kilos de grasa. Por otro lado, la producción promedio de vacas bajo control lechero fue de 7.100 kilos de leche y 262 kilos de grasa. Esta diferencia de alrededor del 20% no debe ser atribuida solamente al contralor lechero, ya que puede constituir un reflejo del hecho que los mejores productores tienden a practicar el contralor de la producción.

Desde el ángulo de la evaluación genética es esencial tener acceso a las genealogías de los animales. Los archivos informatizados que contienen los registros de producción deben ser combinados con aquellos en los cuales las genealogías han sido digitadas. Esto permite ponderar la información contribuida por los diferentes tipos de parientes de forma adecuada.

La situación está lejos de ser satisfactoria en el Uruguay. El nivel de contralor lechero ha sido extremadamente bajo e incompleto, a pesar de que su importancia fue reconocida desde 1935. Hoy en día hay dos programas, uno orientado a los rodeos de pedigree, y otro a los rodeos comerciales. Estos programas deberían ser complementarios y no antagónicos. En mi opinión, debería existir un solo programa de control lechero, pero con varias modalidades operativas, como es el caso en los EEUU. Genéticamente, sería ideal que se utilizara toda la población de ganado lechero, independientemente del status de pedigree, que es lo que se practica en Nueva Zelandia. Las vacas y los toros serían evaluados mucho más precisamente, y las posibilidades de avance genético podrían ser mayores. Esto, por supuesto, no excluye la posibilidad de que el ganado de pedigree reciba una evaluación separada. Las discrepancias entre es-

tos dos evaluaciones, una con los animales de pedigree y la otra con toda la población, pueden sugerir áreas de investigación, tales como la posibilidad de una diferente estructura genética, sesgos debidos al tratamiento preferencial, y las interacciones genotipo-medio ambiente.

Modelos estadísticos

Un modelo es una representación matemática de los factores que afectan a un registro de producción. Por ejemplo, un registro de producción de leche puede ser visto como el resultado de la suma del valor de cría de un animal más varios factores parásitos como el efecto del rodeo, edad de la vaca, intervalo parto-concepción, año y estación de parición, etc.. El problema estadístico consiste en separar el efecto de interés (el valor de cría) de aquellos de otros factores.

Los modelos pueden ser univariados (una característica) o multivariados (varias características son analizadas simultáneamente). Por ejemplo, un análisis puede incluir producción de leche, tenor butirométrico, y características de tipo racial simultáneamente. Otros caracteres como la dificultad al parto, o el número de servicios por concepción pueden requerir una especificación no-lineal. Por ejemplo, la probabilidad de sobrevivencia de una vaca lechera es una función lineal de su valor genético para la sobrevivencia.

Una especificación completa del modelo requiere el conocimiento de varianzas y de correlaciones genéticas. Hay métodos muy efectivos para estimar estos parámetros, y los mejores están basados en funciones de verosimilitud (Patterson y Thompson, 1971; Gianola y Foulley, 1990).

Técnicas de predicción

Si el mérito fuera observable, los animales elegidos serían aquellos que tienen el mérito más alto. Como esto no es posible, el análisis debe hacerse condicionalmente a la información disponible, y los animales a seleccionarse son aquellos con las medias condicionales más altas. Bulmer (1980), Goffinet (1983) y Fernando y Gianola (1986) demostraron que esta estrategia es óptima en el sentido de maximizar el mérito esperado en los animales seleccionados.

Si la distribución es normal multivariante, una aproximación razonable, pero no "mejor", a la media condicional es dada por BLUP (best linear unbiased prediction; Henderson, 1973). Gianola (1989) mostró que BLUP puede ser mejorado. Si los datos no son normales, o si la distribución es censurada, se deberían usar otras técnicas. (Gianola y Foulley, 1983; Harville y Mee, 1984; Carriquiry et al., 1987).

Hoy en día hay interés considerable en el modelo "animal". Este es simplemente una implementación de BLUP en la cual se emplean todas las relaciones conocidas entre los animales. Así, toros, vacas, terneros y aún embriones pueden ser evaluados conjuntamente. La incorporación de relaciones genealógicas también permite incrementar la precisión de la evaluación, y permite eliminar ciertos sesgos causados por la selección y por el apareamiento no aleatorio de los animales.

La predicción es, justamente, la evaluación de un animal, y tiene un error asociado con ella. Esto significa que un toro lechero con una evaluación "alta" puede tener hijas "pobres", y que otro con una evaluación "baja" puede procrear vacas de "alta" producción. Aceptar esta variabilidad es fundamental para un

entendimiento cabal del mejoramiento genético del ganado lechero porque existe variación aún entre copias idénticas de animales tratados diferentemente. Por ejemplo, si se divide un embrión en dos, y uno (A) se cría bajo condiciones de estabulación en Suecia, mientras que el otro (B) es mantenido sub-óptimamente en la región de Basalto del Uruguay, no sería sorprendente que la producción de leche de A exceda aquella de B en diez veces.

Estrategias de computación

Hasta hace poco tiempo, una serie de limitaciones de los equipos y de las técnicas de programación constreñían la aplicación de métodos avanzados como el BLUP con el modelo animal. En 1989, el USDA comenzó la evaluación de cientos de miles de vacas y de toros conjuntamente, usando el modelo animal. La estrategia de cálculo requiere el empleo de métodos iterativos para resolver más de un millón de ecuaciones simultáneas.

La técnica está ahora disponible en el Uruguay, como se señala en el trabajo de Alicia Carriquiry en este Foro. La situación es irónica en el sentido de que las técnicas están "aguardando" a los datos uruguayos, en lugar de lo opuesto. En los EEUU, el proceso de desarrollo insumió más de 20 años de trabajo antes que el modelo animal se pudiera aplicar al gran volumen de datos disponibles. Por otro lado, solamente unos pocos días de trabajo intenso fueron necesarios para instalar los programas en el Uruguay, mientras que los datos son escasos.

Decisiones de selección y de apareo

Una vez que las evaluaciones genéticas están calculadas, se deben

escoger los animales a ser utilizados como padres, los toros jóvenes a muestrear en una prueba de proge- nie, las vacas elite a emplear como madres de toros o como donantes en un esquema de transferencia de embriones, y los toros probados a refugarse.

La disponibilidad de las evalua- ciones genéticas permite hacer todo esto de forma racional e informada. En cierto sentido, se hace factibles el control de calidad, porque desaparece el misterio de la pista de juzga- miento, y el semen, animales y embriones a importar se pueden elegir de forma más juiciosa, con referencia al mérito genético de los animales nacionales. Aunque la evi- dencia de existencia de interaccio- nes genotipo x medio ambiente para la producción de leche es limitada en ganado lechero (al menos dentro del rango de ambientes templados y fríos), un programa nacional de evaluación genética permitiría estu- diarlas, así como contribuir a las comparaciones internacionales de toros. Esto le daría acceso al Uru- guay a INTERBULL (una organiza- ción mundial, especializada, de mejoramiento de ganado lechero).

Un problema potencial de la se- lección basada en evaluaciones ob- tenidas con el modelo animal es una posible elevación del nivel de con- sangüinidad; esto es así porque la técnica es una forma de selección familiar, de forma tal que la correlación entre valores de cría estimados en individuos diferentes es mayor de lo que sería bajo otro método selec- tivo. En el corto plazo, esto no debe- ría causar dificultades, particular- mente si el semen proveniente de países extranjeros continúa siendo disponible. De cualquier forma, si la consanguinidad se convirtiera en un problema, se pueden organizar pro- gramas de apareo que maximicen el progreso genético con el nivel de consanguinidad constreñido vía téc- nicas de programación lineal.

Diseminación de la superioridad genética y estimación del cambio genético

Con programas convencionales de prueba de proge- nie, después que los genes fluyen en todas las cate- gorías de edad de una población, se pueden obtener tasas de mejora- miento genético para la producción de leche del orden de 1 a 3% por año. Si, adicionalmente, se hace un es- fuerzo por capturar los avances he- chos en países desarrollados, la tasa de mejora podría llegar a un 5% anual en una etapa inicial, para des- pués retornar a un mejoramiento en estado estacionario de alrededor de 1 a 2% anual.

Se ha demostrado ampliamente en países desarrollados que esta teoría funciona. Norman (1986) mostró evidencia que el mérito ge- nético de las vacas lecheras en los EEUU creció en unos 65 kg por año entre 1978 y 1986. Con las técnicas BLUP ya disponibles en el Uruguay, el cambio genético logrado puede ser estimado simplemente prome- diando el valor de cría predicho para los animales nacidos en un año dado, y comparando este valor con el de aquellos para años previos.

CONCLUSIONES

Los elementos básicos de un programa efectivo de mejora de ganado lechero son: un buen progra- ma de contralor lechero, informa- ción genealógica, disponibilidad de un sistema de inseminación artifi- cial, tecnología estadística y de computación, y una política inteli- gente de importación, como lo han demostrado los casos europeos y el israelí. En el Uruguay, el cuello prin- cipal de botella, hoy en día, es la insuficiencia del contralor lechero y su pobre calidad.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Bulmer, M.G. (1980). *The Mathe- matical Theory of Quan- titative Genetics*. 255 pp. Clarendon Press, Oxford.
- Carriquiry, A.L.; Gianola, D.; Fer- nando, R.L. (1987) Mi- xed model analysis of a censored normal distri- bution with reference to animal breeding. *Biome- trics* 43, 929-939.
- Fernando, R.L.; Gianola, D. (1986). Optimal properties of the conditional mean as a selection criterion. *Theo- retical and Applied Ge- netics* 72, 822-825.
- Gianola, D. (1989). *Application of Bayesian Methods in Animal Breeding*. Mimeo. 290 pp. Station de Genetique Quantitative et Appliquee, INRA. Jouy-en-Josas, France.
- Gianola, D.; Foulley, J.L. (1983). Sire evaluation for orde- red categorical data with a threshold model. *Genetics Selection Evolution* 15, 201-224
- Gianola, D.; Foulley, J.L. (1990). Variance component es- timation from integrated likelihoods. *Genetics Selection Evolution* (En prensa).
- Gianola, D.; Hammond, K. (1990). *Advances in Statistical Methods for Genetic Improvement of Lives- tock*. 534 pp. Springer- Verlag, Heidelberg.
- Goffinet, B. (1983). Selection on selected records. *Genetics Selection Evolution* 15, 91-97

- Harville, D.A.; Mee, R.W. (1984). A mixed model procedure for analyzing ordered categorical data. *Biometrics* 40, 393-408.
- Hazel, L.N. (1943). The genetic basis for constructing selection indexes. *Genetics* 28, 476-490.
- Henderson, C.R. (1973). Sire evaluation and genetic trends. Proc. Symp. in Honor of Dr. J.L. Lush, American Society of Animal Science and American Dairy Science Association, 10-41 Champaign, Illinois, U.S.A.
- Henderson, C.R. (1984). Application of Linear Models in Animal Breeding. University of Guelph Press, Guelph.
- Norman, H.D. (1986). Sire evaluation procedures for yield traits. Fact Sheet H1, 9 pp. National Cooperative Herd Improvement Program Handbook. U.S.D.A.
- Patterson, H.D.; Thompson, R. (1971). Recovery of interblock information when block sizes are unequal. *Biometrika* 58, 545-554.
- Smith, H.F. (1936). A discriminant function for plant selection. *Annals of Eugenics* 7, 240-250.
- Voelker, D.E. (1985). History of Dairy Recordkeeping. Fact Sheet A2, 7 pp. National Cooperative Herd Improvement Program Handbook. U.S.D.A.