ANÁLISIS DE LA PRODUCCIÓN DE LECHE A 244 DÍAS EN GANADO DOBLE PROPÓSITO CON REGRESIÓN ALEATORIA BAJO UN MODELO ANIMAL

Milk production analysis at 244 days in dual purpose cattle by using random regression under an Animal Model

José Atilio Aranguren-Méndez¹, Yenen Ernesto Villasmil-Ontiveros¹, Luis Fabián Yáñez-Cuéllar¹. Gerardo Ochoa-Ordaz² v Rafael María Román-Bravo¹

¹Facultad de Ciencias Veterinarias, LUZ. ²Estudiante de doctorado. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo atilio.aranguren@fcv.luz.edu.ve

RESUMEN

ABSTRACT

Con el objetivo de estimar los parámetros genéticos y fenotípicos de la producción de leche ajustada a 244 días en dos rebaños bovinos doble propósito con cruzamientos alternos entre las razas Holstein y Brahman Rojo, se utilizaron 19.675 lactancias de 8.318 vacas, entre 1996 y 2010, en el rango de primero al cuarto parto; fueron definidas cuatro épocas climáticas y 60 combinaciones año-época; se usaron siete grupos genéticos basados en la proporción de raza Bos indicus. Para los análisis se emplearon hasta ocho modelos estadísticos, todos ellos ajustados bajo la metodología con regresión aleatoria (RA), usando el algoritmo de la información promedio; la RA frecuentemente usada en pruebas mensuales ha sido poco utilizada con lactancias completas. El modelo incluyó el efecto del animal, el ambiental permanente de la vaca y los fijos señalados anteriormente, además de la edad al final de la lactancia en meses; los polinomios de Legendre se ajustaron al cuarto grado, se estableció un vector de edad con: 48; 60; 84 y 94 meses, estandarizadas en el rango [-1;1]. Los resultados indicaron: heredabilidades de: 0,49; 0,46; 0,45 y 0,40 para las cuatro primeras lactancias. Las proporciones de varianza permanente fueron: 0,27; 0,25; 0,26 y 0,22. Las proporciones de la varianza ambiental temporal fueron: 0,19; 0,18; 0,24 y 0,28. Las correlaciones genéticas fueron altas y positivas (rango 0,87 a 1,00) tendiendo a disminuir a medida que se separan, mientras que las correlaciones fenotípicas fueron positivas pero inferiores a las genéticas. Para el error se estimó una estructura heterogénea con covarianza cero; las estimaciones para edades en el rango de los valores previamente definidos fueron: 33.980,7 ± 1.743,92; 49.574,1 ± 1.470,24; 52.368,0 ± 1.966,13 y 56.369,20 ± 1.625,31, respectivamente. Las posibilidades de progreso por selección son amplias; la alta variabilidad genética es atribuible a diferencias en los valores genéticos entre las poblaciones y a planes ineficientes de selección de las hembras; se sugiere ampliar el estudio a lactancias posteriores.

Palabras clave: Regresión aleatoria; producción de leche; doble propósito.

Recibido: 25/09/2015 Aceptado: 16/03/2016

In order to estimate genetic and phenotypic parameters for milk yield adjusted at 244 days on two dual-purpose herds. Experimental units came from a crisscrossing program using Holstein and Red Brahman breeds. 19,675 lactations from 8,318 cows from 1996 to 2010, ranging from first to fourth parturition were used; 4 seasons and 60 year-season combinations were defined; seven genetic groups based on the proportion of Bos indicus breed were created. For analysis they were used up to eight statistical models, all set under the methodology with random regression (RR) by using the average information algorithm; in dairy cattle RR, is frequently used with monthly measurements, it has been rarely used for complete lactations. The model included the animal effect, the permanent environmental effect of the cow, and the above-mentioned fixed effects, besides the age at the end of lactation in months; Legendre polynomials were adjusted to the fourth degree, and a vector of age with 48, 60, 84, and 94 months standardized in the range [-1;1] was established. Results indicated heritability estimates of 0.49, 0.46, 0.45, and 0.40 for the first four lactations. Permanent variance proportions were 0.27, 0.25, 0.26, and 0.22. Temporal variance proportions were 0.19, 0.18, 0.24, and 0.28. Genetic correlations were high and positive (ranging from 0.87 to 1.00) tending to decrease as they separate from each other, whereas phenotypic correlations were positive but lower than the genetic ones. The temporal variance was modeled assuming a heterogeneous structure with covariance equal to zero; estimations for ages in the range of predefined values were: $33,980.7 \pm 1,743.92, 49,574.1 \pm 1,470.24, 52,368.0$ ± 1,966.13, and 56,369.20 ± 1,625.31, respectively. Possibilities of progress by selection are paramount, the high genetic variability due to differences in genetic values among populations and to inefficient selection plans for cows; it is suggested to further the study to later lactations.

Key words: Animal model; random regression; milk production.

INTRODUCCIÓN

En producción animal es común encontrar datos longitudinales o de medidas repetidas de un mismo carácter en diferentes etapas de la vida del animal. En el caso del ganado lechero, generalmente se realizan pesajes periódicos dentro de una lactancia con los cuales se estima la producción ajustada a tiempos fijos, en el ganado de doble propósito (DP) frecuentemente se ajusta a 244 días (d), con la intención de obtener datos comparables libres del efecto de la duración de la lactancia. Más aún, en las sucesivas lactancias se hacen las mismas mediciones y como resultado de ello, se pueden acumular los totales de producción para cada periodo de lactación; los cuales estarán referidos a edades en meses del animal y las cuales serán diferentes para cada animal.

Al tener las producciones para cada parto, existen varias alternativas de análisis entre ellas: clásicamente por análisis univariados [3], los cuales tienen ciertas limitaciones; análisis bajo un modelo de repetibilidad; análisis multivariados considerando cada lactancia como un carácter independientes y en la última década del siglo pasado se ha incorporado el uso de las funciones de covarianza (FC) como una alternativa a los análisis multivariados.

Las FC son los equivalentes en el espacio dimensional infinito, a las matrices de covarianza tradicionales en el análisis multivariado dimensional finito, estos últimos resultan equivalentes a un ajuste completo de una función de covarianza con orden igual al número de edades medidos en los datos, además, si el orden de ajuste de las matrices Varianza-Covarianza es uno, la FC de covarianza reduce a un análisis bajo un modelo de repetibilidad [13].

Dos métodos para estimar FC en datos longitudinales fueron presentados por Kirkpatrick [9]: el primero corresponde a un ajuste completo, del orden del número de edades incluidas en los datos, el segundo reduciendo el rango de la función de covarianza, estimando los coeficientes por cuadrados mínimos. Posteriormente se demuestra la equivalencia entre las FC y los Modelos de Regresión Aleatoria (MRA), en la cual señala dos alternativas para la reducción del rango de la FC, basado en la descomposición Cholesky de la matriz de coeficientes, colocando en cero algunos valores propios [13]. Los recursos computacionales estuvieron disponibles con el programa DxMRR [12]; actualmente este análisis de MRA es posible realizarlo eficientemente con el programa WOMBAT [14].

Los MRA han sido usados extensamente en ganado lechero, las bases de un procedimiento general para analizar las pruebas del d del pesaje de leche fueron introducidas para la estimación de la producción lechera (PL) [20]. Posteriormente, varios trabajos se han publicado con esta metodología para estudiar la PL [8, 15, 22], para modelar el crecimiento en bovinos (*Bos Taurus*) [1, 2, 4, 13] y para características específicas como el área del musculo largo dorsal [11]; sin embargo, muy pocos trabajos se han publicado para modelar la estructura de covarianza con subtotales de la lactancia. Se han usado varios modelos para la PL en 305 d, uno de ellos usando los polinomios basados en

el número de partos en la raza Jersey [7], en ganado bubalino (*Bubalus bubalis*) [19], para el promedio dentro de cada lactancia [25]; para la persistencia en ganado de las razas Gyr [16] y Siboney [6].

El objetivo de este trabajo fue modelar la estructura varianzacovarianza, usando FC bajo un modelo de regresión aleatoria para la PL a 244 d en vacas mestizas Holstein–Brahman, en dos rebaños de la cuenca del lago de Maracaibo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de los datos

Los datos analizados provienen de dos fincas pertenecientes a la Agropecuaria Santa Ana ubicadas en los municipios Machiques y Rosario de Perijá del estado Zulia, Venezuela. Los animales pertenecen al ganado Mosaico, en el cual a lo largo de los años se han usado varias razas, siguiendo un sistema alterno entre razas del Bos taurus y Bos indicus; en las referidas fincas. sin embargo, se han usado principalmente las razas Holstein y Brahman rojo, por lo que se puede inferir que el rebaño está estabilizado en proporciones 2/3 Bos taurus, 1/3 Bos indicus y su recíproco. No obstante, la investigación retrospectiva de las genealogías y el uso del sistema computarizado de registros fue posible clasificar el componente genético en siete grupos basados en su proporción de raza Bos indicus y agrupados en octavos, de tal manera que se conformaron los grupos siguientes: 1 (1/8Bi7/8Bt); 2 (2/8Bi6/8Bt); 3 (3/8Bi5/8Bt), 4 (4/8Bi4/8Bt); 5 (5/8Bi3/8Bt); 6 (6/8Bi2/8Bt); 7 (7/8Bi1/8Bt) v 8 (8/8Bi).

Después de la edición de los datos se obtuvo un total de 19.675 lactancias finalizadas normalmente y expresadas en kgs ajustadas a 244 d de lactancia, provenientes de 8318 vacas y el pedigrí incluyó 9131 animales para el cálculo de la inversa de la matriz de relación aditiva.

La investigación incluyó los datos correspondientes al periodo 1996-2010; los meses del año fueron agrupados de la siguiente manera: época 1 (Diciembre, enero, febrero y marzo); época 2 (Mayo y junio); época 3 (Julio, agosto y septiembre) y época 4 (Octubre y noviembre), con ello se obtuvieron 60 combinaciones año-época de parto que fueron incluidas al modelo estadístico.

Análisis estadístico

En forma explícita el modelo de RR usado es:

$$y_{ij} = F + \sum_{m=0}^{K_A-1} \alpha_{im} \phi_m \left(t_{ij}^* \right) + \sum_{m=0}^{K_R-1} \gamma_{im} \phi_m \left(t_{ij}^* \right) + \varepsilon_{ij}$$

Donde: y_{ij} representa la PL a 244 d medida en el i^{esimo} animal, a la j^{esima} edad; F para representar los efectos fijos incluidos en el análisis, en este caso: fincas; combinaciones años-épocas; grupo racial y el efecto polinomial de la edad (cúbico), para esta última variable, en este análisis se consideró la edad al cumplir cada vaca 244 d de lactancia.

En cuanto a los efectos aleatorios: ${\cal P}_m$ representan los polinomios de Legendre en el intervalo -1 a 1; t_{ij}^* representan las edades de los animales estandarizadas en el mismo rango con la expresión $t_{ij}^* = [2(t_{ij}-t_{min})/(t_{max}-t_{min})-1]$; donde t_{min} y t_{max} , representan las edades mínima y máxima en la base de datos. Así mismo, α_{im} y γ_{im} representan al m^{esimo} coeficientede regresión aleatoria para los efecto aditivos y permanentes correspondientes al i^{esimo} animal con orden de ajuste K_A y K_B , respectivamente. Los ε_{ij} representan los efectos temporales, los cuales se consideraron en este análisis heterogéneos e independientes, realizándose estimaciones para la varianza ambiental temporal σ_{Et}^2 , en cuatro intervalos: 38-48; 49-61; 62-70 y 71-102 meses respectivamente.

Con el propósito de usar la FC para estimaciones puntuales. arbitrariamente se consideró vector $t_i = [48 \ 60 \ 84 \ 94]; dado$ valores mínimo y máximo en los datos fueron 38 y 102, estandarizados con la expresión anterior resultó el vector $t_i^{*'} = [-0.6875 - 0.3125 \ 0.4375 \ 0.7500];$ de esta forma, sea M una matriz con 1's en la primera columna y las edades estandarizadas en el rango -1 a 1 en la segunda columna; los cuadrados en la tercera; los cubos en la cuarta etc.; por otro lado, sea A la matriz conteniendo los polinomios de Legendre, de esta forma las edades estandarizadas en función de los polinomios de Legendre, se almacena en la matriz $\Phi = M\Lambda$. Las cuales para un orden de ajuste k=4:

$$\mathbf{M} = \begin{bmatrix} 1 & -0,6875 & 0,4727 & -0,3250 \\ 1 & -0,3125 & 0,0977 & -0,0305 \\ 1 & 0,4375 & 0,1941 & 0,0837 \\ 1 & 0,7500 & 0,5626 & 0,4219 \end{bmatrix}, \quad \mathbf{\Lambda} \begin{bmatrix} 0,7071 & 0 & -0,7906 & 0 \\ 0 & 1,2247 & 0 & -2,8062 \\ 0 & 0 & 2,3717 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 4,6771 \end{bmatrix}$$

$$\mathbf{\Phi} = \begin{bmatrix} 0,7071 & -0.8419 & 0,3304 & 0,4094 \\ 0.7071 & -0,3827 & -0,5590 & 0,7342 \\ 0.7071 & 0,5358 & -0,3366 & -0,8361 \\ 0.7071 & 0,9585 & 0,5438 & -0,1315 \end{bmatrix}$$

Si ${m G}$ es la matriz de covarianza genética la FC se puede estimar como ${m H}={m \Phi}^{-1}{m G}{m \Phi}^{'-1}$; con lo cual se puede obtener ${m G}^*={m \Phi}{m H}{m \Phi}^{'}$, la cual genera una matriz con las varianzas y covarianzas para las edades definidas en ${m M}$. Sin embargo, con el propósito de obtener las varianzas y covarianzas para el rango de edades en la data se decidió usar: ${m G}^*={m \Lambda}{m H}{m \Lambda}^{'}$, esta expresión permite obtener en forma explícita las varianzas y covarianzas para cualquier par de edades, para este caso particular como:

$$Cov_{A(i,j)} = h_{1,1} + h_{1,2}(t_i + t_j) + h_{1,3}(t_i t_j^2 + t_i^2 t_j) + \dots + h_{4,4}(t_i^3 t_j^3)$$

Donde $Cov_{A(i,j)}$ es la covarianza genética de la PL a 244 d medidas a la i^{-esima} y j^{-esima} edades, los elementos $h_{i,j}$ corresponden a la matriz $\widetilde{\mathbf{G}}^*$.

Las estimaciones fueron realizadas con el programa WOMBAT [14] usando el algoritmo de la información promedio bajo máxima verosimilitud restringida, (Al-REML), con un criterio de convergencia de $1x10^8$. Este programa permite modelar en la estructura de la varianza ambiental temporal una estructura homogénea con errores no correlacionados o bien una estructura heterogénea en las varianzas pero asumiendo covarianza cero.

Parámetros genéticos, ambientales y fenotípicos

Una vez estimada la matriz de varianza covarianza de $\mathbf{G}^* = \boldsymbol{\Phi} \mathbf{H} \boldsymbol{\Phi}^{\mathsf{I}}$, las correlaciones genéticas fueron estimadas del producto matricial $\mathbf{F}_{A(G)} = \sqrt{\mathbf{p}_{c}^{-1}}\mathbf{e}^{\mathsf{I}}\sqrt{\mathbf{p}_{c}^{-1}}$; donde $\mathbf{D}_{\mathbf{G}}$ es la diagonal de la matriz \mathbf{G}^* . Habiendo obtenido la varianza fenotípica como la suma de las matrices varianza covarianza aditiva, ambiental permanente $\mathbf{E}_{\mathbf{P}}$ y ambiental temporal $\mathbf{E}_{\mathbf{t}}$ almacenada en la matriz \mathbf{F} ; las proporciones de la varianza aditiva con respecto a la variación total se estimaron de $\mathbf{h}_{A(i,i)}^2 = \mathbf{D}_F^{-1} * \mathbf{D}_G$. Cálculos similares fueron realizados para la estimación de la correlación permanente y fenotípica. Esos productos matriciales fueron obtenidos con el procedimiento IML del SAS [18].

También se ajustaron un modelo de repetibilidad (Mod. 1), así como un análisis multivariado considerando cada lactancia como un carácter independiente (Mod 2.).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Selección del modelo

La elección del mejor modelo se realizó utilizando el menor valor obtenido con los criterios de información [10]. En la TABLA I se presentan los resultados para los ocho modelos aiustados. presentándose: el orden del polinomio k y los rangos r_{G} y r_{P} para las matrices genética y permanente respectivamente; el número de parámetros a estimar P, el log de la función de máxima verosimilitud y los estadísticos del criterio de información de Akaike (AIC), este mismo corregido (AICC) y el criterio bayesiano de Schwarz (SBC). Tanto el AIC, AICC y el SBC coincidieron al considerar al análisis multivariado (Mod. 2) como el mejor modelo de todos, con 20 parámetros a estimar, pero con la pérdida de información sobre la varianza permanente, ya que en este tipo de análisis usualmente no se incorpora este efecto [23], aunque permite la estimación no estructurada de la varianza ambiental. Así mismo, los tres criterios coinciden en elegir como el peor modelo el de repetibilidad (Mod. 1), coincidiendo con lo reportado por Meyer [13], trabajando con pesos corporales en vacas adultas Wokalups. El análisis de los valores propios del modelo 3, ajuste completo de orden 4 y rango 4 para ambos componentes de varianza sugieren que los tres primeros valores propios de G explicaban el 99,67% de la variación total; por otro lado, análisis de la primera función propia, tiene una tendencia cúbica, con un punto de inflexión en el primer tercio de la trayectoria muy débil y con una clara tendencia cuadrática. Así mismo, en el efecto permanente, el cuarto valor propio resultó cero y cuando se redujo al tercer rango también resultó cero. Considerando estos resultados y el SBC, se eligió el modelo 8, por cuanto solo se estiman 12 parámetros en comparación con la sugerencia del AIC de seleccionar al modelo 7 con 20 parámetros para la caracterización de la variación en PL a 244 d. Algunos autores [10] sugieren que, el AIC tiene la tendencia a seleccionar modelos más complejos en comparación al BCI, en consecuencia los resultados y la discusión serán basados en el modelo 8.

TABLA I

| ORDEN DE AJUSTE, RANGO DE LA MATRICES VARIANZA COVARIANZA GENÉTICA Y PERMANENTE, LOGARITMO DE LA FUNCIÓN DE MÁXIMA VEROSIMILITUD, ACI, ACICC Y SBC |
|---|
| |

| Modelo | k | p | $r_{\!A}$ | r_p | Log | AIC | AICC | SBC |
|--------|---|----|-----------|-------|------------|------------|------------|------------|
| 1 | 1 | 3 | 1 | 1 | -122142,03 | -122145,03 | -122145,04 | -122156,86 |
| 2 | 4 | 20 | 4 | - | -120631,02 | -120651,02 | -120651,04 | -120729,75 |
| 3 | 4 | 24 | 4 | 4 | -121709,37 | -121733,37 | -121733,40 | -121827,97 |
| 4 | 4 | 23 | 4 | 3 | -121710,42 | -121733,42 | -121733,45 | -121824,08 |
| 5 | 4 | 21 | 4 | 2 | -121711,14 | -121732,14 | -121732,16 | -121814,92 |
| 6 | 4 | 22 | 3 | 3 | -121710,81 | -121732,81 | -121732,84 | -121819,53 |
| 7 | 4 | 20 | 3 | 2 | -121711,97 | -121731,97 | -121731,99 | -121810,81 |
| 8 | 3 | 12 | 2 | 2 | -121740,43 | -121752,43 | -121752,44 | -121799,74 |

Función de covarianza genética

En la TABLA II se presenta la FC en términos de las covarianzas entre los parámetros de regresión, así como las correlaciones entre estos últimos. El primer valor propio explicó el 95.53% de la variación total, la traza de la matriz fue de 130.194,42. Al pie de la TABLA II se presentaron las dos funciones propias de la FC genética con ellos se generó las FIG 1; la primera función es cóncava hacia abajo, con valores positivos a lo largo de toda la trayectoria. Por otro lado, la segunda función propia resultó cóncava hacia arriba, siendo negativa desde el inicio hasta alrededor de edades estandarizadas cercanas a -0,25, para posteriormente hacerse positiva.

TABLA II COEFICIENTES DE LA FUNCIÓN DE COVARIANZA ADITIVA EN TÉRMINOS DE LOS COEFICIENTES DE REGRESIÓN. CORRELACIÓN ENTRE LOS PARÁMETROS DE REGRESIÓN Y VECTORES PROPIOS

| | | Coeficientes | Valores propios | | |
|---------------|-----------|--------------|-----------------|----------|----------|
| Hil.\ Col. | 1 | 2 | 3 | e_{G1} | e_{G2} |
| 1 | 123062,00 | 9828,90 | -8607,43 | 0,9940 | -0,0980 |
| 2 | 0,35 | 6208,93 | -2007,66 | 0,0838 | 0,9681 |
| 3 | -0,81 | -0,83 | 923,37 | -0,0706 | -0,2307 |

En la diagonal y triangulo superior varianzas y covarianzas, correlaciones triangulo inferior.

Valores propios: $\lambda_{A1} = 124501,95 \text{ y } \lambda_{A2} = 5692,47$

 $\psi_{A1} = 0.7587 + 0.1026t - 0.1674t^2 \psi_{A2} = 0.1131 + 1.1856t - 0.5472t^2$

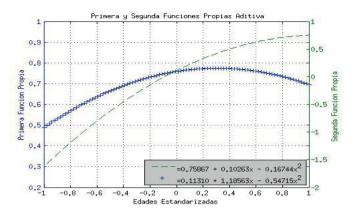


FIGURA PRIMERA Υ **SEGUNDA FUNCIONES** 1. CARACTERÍSTICA DE LA FUNCIÓN DE **COVARIANZA** GENÉTICA PARA LA PRODUCCIÓN DE LECHE A 244 DÍAS

En la TABLA III se presentan los componentes de varianzacovarianza genética aditiva, las correlaciones genéticas e índices de herencia para las edades seleccionadas, se observa una correlación genética alta y positiva entre las lactancias, sugiriendo que en cada lactancia actúa el mismo sistema genético, los valores estuvieron en el rango 0,87 a 1,00. Estos resultados coinciden con estudios previos [6, 19, 21, 26, 27], reportándose un patrón característico de correlaciones más altas entre lactancias adyacentes y disminuyendo a medida que estas se separan.

TABLA III **COMPONENTES DE COVARIANZA GENÉTICA** ESTIMADA PARA LAS EDADES 48, 60,84 Y 94 MESES. CORRELACIONES GENÉTICAS E ÍNDICES DE HERENCIA PARA LA PRODUCCIÓN DE LECHE A 244 DIAS

| | Edades Estandarizadas | | | | |
|-----------------|-----------------------|----------|----------|----------|---------|
| Edad (Meses) | -0,6875 | -0,3125 | 0,4375 | 0,7500 | h_i^2 |
| 48 | 51423,96 | 55548,59 | 55611,62 | 52416,45 | 0,49 |
| 60 | 0,97 | 63353,33 | 67288,05 | 64333,29 | 0,46 |
| 84 | 0,89 | 0,97 | 75686,78 | 73301,51 | 0,45 |
| 94 | 0,87 | 0,96 | 1,00 | 71188,44 | 0,40 |

Componentes de varianza diagonal, covarianzas triangulo superior y correlaciones genéticas triangulo inferior.

Con relación a los índices de herencia, éstos fueron considerablemente altos con el mayor valor en la primera lactancia, el valor encontrado en primera lactancia fue 6,52% superior al estimado para la segunda lactancia; este patrón fue reportado en estudios previos [26, 27], aunque otros autores reportaron esencialmente el mismo valor para tres lactancias analizadas [21] o las cuatro primeras lactancias en ganado Jersey, estos con un MRA [7]. En condiciones tropicales es de esperar bajos índices de herencia para la producción de leche, por la variación debida a causas ambientales, las cuales incluyen se deben a las causas no genéticas, que incluyen aspectos de manejo, principalmente de alimentación, errores de medición etc. Los altos valores encontrados, pueden ser atribuidos a que en estos sistemas de producción se están cruzando animales de constituciones genéticas muy diferentes para esta característica. lo que contribuve al incremento de la varianza genética: por otro lado, es probable que los esquemas de selección, particularmente en hembras, no sean los más eficientes, aún cuando se están usando toros de alto potencial genético para producción de leche. tanto de la raza Holstein como Brahman, de esta última se usan reproductores con altos valores genéticos en peso al destete. el cual esta correlacionado con el nivel de producción de leche. Por otro lado, el progreso genético anual en PL es de alrededor del 1,29% por año [17], y los efectos de la selección en reducir la varianza genética sólo deberían tener efectos en el largo plazo [5]. Así mismo, otros investigadores estimaron los índices de herencia para las razas Ayrshire, Pardo Suiza, Guernsey, Holstein, Jersey y Shorthorn lechera en cuatro subconjuntos de datos basados en la desviación estándar de las clases añorebaño [24]. Los resultados mostraron mucha variación entre razas, dentro de los cuatro cuartiles de cada raza, los índices de herencia estuvieron en el rango: 0,25-0,44; 0-29-0,48; 0,25-0,51; 0,32-040; 0,38-0,48 y 021-0,61, respectivamente.

TABLA IV

FUNCIÓN DE COVARIANZA GENÉTICA EXPRESADA EN
TÉRMINOS DE LOS POLINOMIOS DE LEGENDRE PARA LA
PRODUCCIÓN DE LECHE A 244 DÍAS

| _ | | Edades | |
|---------|-----------|----------|-----------|
| Edades | t_j^0 | t_j^1 | t_j^2 |
| t_i^0 | 71730,65 | 10455,60 | -16166,30 |
| t_i^1 | 10455,60 | 9312,71 | -5831,49 |
| t_i^2 | -16166,30 | -5831,49 | 5193,94 |

 $Cov_{A(i_i)} = 71730,65 + 9312.71 \left(t_i t_j\right) + 10455,60 \left(t_i + t_j\right) - 16266,30 \left(t_i^2 + t_j^2\right) - 5831,49 \left(t_i t_j^2 + t_i^2 t_j\right) + 5193,94 \left(t_i^2 t_j^2\right) + 5193,94$

Con el propósito de obtener los componentes de covarianza genéticas dentro del rango de edades en los datos, se expresó la FC en forma explícita en término de los polinomios de Legendre, basada en el producto matricial $\Lambda H \Lambda$, cuyos coeficientes se presentan en la TABLA IV, de ella es fácil expresar la ecuación que se da al pie de la misma; notando que $t_i^0 = y t_i^1 = t_i$, con las sumas de los productos de los encabezados de las hileras y columnas junto a los elementos de la intercepción en el cuerpo de dicha TABLA:. Los elementos de la diagonal involucran simplemente productos de las edades y los elementos fuera de la diagonal sumas de los productos de las edades por los coeficientes respectivos, esto debido a la simetría de la matriz [23]. Por ejemplo para las edades 38 y 60 meses, sus valores estandarizados son -0,6875 y -0,3125 respectivamente, sustituyendo estos valores en la ecuación mostrada al pie de la TABLA IV, se obtiene el resultado 55.548,591 el cual es el elemento 1-2 de la TABLA III, el aspecto importante es que la FC, permite estimar las varianzas y covarianzas dentro del rango de edades exploradas, lo cual supone una ventaja sobre el análisis multivariado convencional. El comportamiento de las varianzas v covarianzas genéticas se ilustran en la FIG. 2.

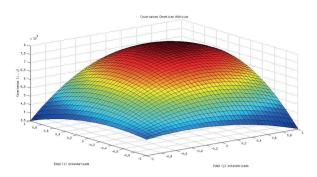


FIGURA 2. COVARIANZAS GENÉTICO-ADITIVAS PARA LA PRODUCCIÓN DE LECHE A 244 DÍAS

Función de covarianza permanente

En la TABLA V se presentan los resultados para la función de covarianza permanente en términos de las covarianzas entre los parámetros de regresión, la correlación entre estos fue de 0,71 y el primer vector propio explicó el 96,71% de la variabilidad total. Al igual que en el caso anterior, la primera función propia permanente fue positiva a lo largo de toda la trayectoria de edades y la segunda función propia, fue negativa para edades estandarizadas inferiores a -0,20 (FIG. 3).

TABLA V

COEFICIENTES DE LA FUNCIÓN DE COVARIANZA PERMANENTE EN TÉRMINOS DE LOS COEFICIENTES DE REGRESIÓN, CORRELACIÓN ENTRE LOS PARÁMETROS DE REGRESIÓN Y VECTORES PROPIOS

| | Coefici | entes | Vectores | s propios |
|---|----------|----------|----------|-----------|
| | 1 | 2 | | |
| 1 | 61716,90 | 12045,30 | 0,9801 | -0,1983 |
| 2 | 0,71 | 4617,61 | 0,1983 | 0,9801 |

Valores propios:
$$\lambda_{A1}=124501,95$$
 $^{y}\lambda_{A2}=5692,47$ $\psi_{Ep1}=0,6930+0,2429t$ $\psi_{Ep2}=-0,1402+1,2003t$

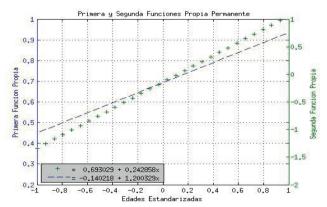


FIGURA 3. PRIMERA Y SEGUNDA FUNCIONES CARACTERÍSTICAS DE LA FUNCIÓN DE COVARIANZA PERMANENTE PARA LA PRODUCCIÓN DE LECHE A 244 DÍAS

En la TABLA VI se presentan los componentes de covarianza permanente para las edades 48; 60; 84 y 94 meses, se observó una alta correlación entre las mediciones a esas edades, observándose tendencia a disminuir a medida que las mediciones se separan y más altas para mediciones advacentes. Expresada en términos de los polinomios de Legendre los coeficientes de la FC permanente se presentan en la TABLA VII. La proporción de la varianza permanente en relación al total, presentó una tendencia a aumentar conforme se incrementa la edad, con una ligera depresión en la segunda medición, estando en el rango de 0.19 a 0.28; la misma tendencia reportada previamente [7], pero su rango de variación para el primero a cuarto parto fue de 0,10 a 0,31. Es de esperar, que los efectos de las causas de variación permanente se acumulen a lo largo de la vida productiva del animal, pues estos al presentarse continúan afectando las lactancias subsiguientes [5]. El comportamiento de la varianza permanente se ilustra en la FIG. 4, en donde se observa un claro incremento de estos parámetros al aumentar las edades.

TABLA VI

COMPONENTES DE COVARIANZA PERMANENTE
ESTIMADA PARA LAS EDADES 48, 60,84 Y 94 MESES,
CORRELACIONES PERMANENTES Y PROPORCIONES DE
LA VARIANZA FENOTÍPICA PARA LA PRODUCCIÓN DE
LECHE A 244 DÍAS

| Edades | | | | | |
|---------------|----------|----------|----------|----------|---------|
| Edad Meses | -0,6875 | -0,3125 | 0,4375 | 0,7500 | p_i^2 |
| 48 | 19788,73 | 21914,97 | 26166,91 | 27938,63 | 0,19 |
| 60 | 0,98 | 25014,81 | 31214,84 | 33798,19 | 0,18 |
| 84 | 0,92 | 0,97 | 41310,69 | 45517,30 | 0,24 |
| 94 | 0,88 | 0,95 | 1,00 | 50400,26 | 0,28 |

TABLA VII

FUNCIÓN DE COVARIANZA PERMANENTE EXPRESADA EN
TÉRMINOS DE LOS POLINOMIOS DE LEGENDRE PARA LA
PRODUCCIÓN DE LECHE A 244 DÍAS (KGS)

| | Coeficientes | | | |
|-----------------|--------------|----------|--|--|
| $i \setminus j$ | t_j^0 | t_j^1 | | |
| t_i^0 | 30857,86 | 10431,05 | | |
| t_i^1 | 10431,05 | 6925,91 | | |

$$Cov_{Ep(i,j)} = 30857,86 + 10431,05(t_i + t_j)$$

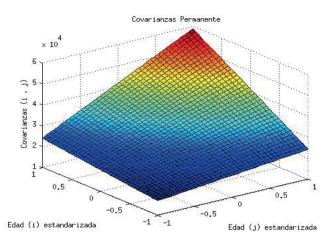


FIGURA 4. COVARIANZAS PERMANENTES PARA LA PRODUCCIÓN DE LECHE A 244 DÍAS

Las estimaciones de la varianza $E_{\rm t}$, para los rangos de edades 38-48; 49-61; 62-70 y 71-102, presentaron una tendencia a aumentar con la edad, con valores de: 33.980,7 ± 1.743,92; 49.574,1 ± 1.470,24; 52.368,0 ± 1.966,13 y 56.369,20 ± 1.625,31, respectivamente. La razón entre la varianza mayor y la menor fue de 1,66.

La varianza fenotípica se presenta en la TABLA VIII, se observa una tendencia clara al aumento con el incremento de la edad, las correlaciones fenotípicas oscilaron en el rango 0,61 a 0,68, solo ligeramente superiores a las reportadas previamente [7].

COMPONENTES DE COVARIANZA FENOTÍPICA Y CORRELACIONES FENOTIPICAS PARA LAS EDADES DE 48; 60; 84 Y 94 MESES PARA LA PRODUCCIÓN DE LECHE A 244 DÍAS

TABLA VIII

| | Edades Estandarizadas | | | | | |
|-----------------|-----------------------|-----------|-----------|-----------|--|--|
| Edad (Meses) | -0,6875 | -0,3125 | 0,4375 | 0,7500 | | |
| 48 | 105202,40 | 77463,39 | 81778,54 | 80355,08 | | |
| 60 | 0,64 | 137942,24 | 98502,89 | 98131,48 | | |
| 84 | 0,61 | 0,64 | 169365,47 | 118818,81 | | |
| 94 | 0,59 | 0,63 | 0,68 | 177957,90 | | |

CONCLUSIONES

Desde el punto de vista estadístico, el mejor modelo fue el multivariado; mientras que el peor fue el de repetibilidad; los MRA fueron intermedios en este sentido, y de ellos el mejor, dependiendo del criterio de información, fue uno reducido de orden tres, rango dos y orden y rango dos, para la varianza aditiva y permanente, respectivamente. Los índices de herencia fueron altos, con el mayor valor para las vacas jóvenes teniendo la tendencia a estabilizarse en valores cercanos a los valores del análisis multivariado.

La tendencia de la variación permanente en proporción a la variabilidad total fue de aumentar con la edad, mientras que la varianza ambiental temporal fue menor en el grupo de edades uno, también tuvo la tendencia a incrementar conforme las vacas se hacen viejas, las diferencia en magnitud con referencia a los restantes grupos fueron sutiles.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- [1] ARANGO, J.A.; CUNDIFF, L.V.; VAN VLECK, L.D. Covariance functions and random regression models for cow weight in beef cattle. J. Anim. Sci. 82:54–67. 2004.
- [2] BALDI, F.; ALBUQUERQUE, L.G.; ALENCAR, M.M. Random regression models on Legendre polynomials to estimate genetic parameters for weights from birth to adult age in Canchim cattle. J. Anim. Breed. Genet. 127:289– 299. 2010.
- [3] BRIÑEZ, W.; FARIA, J.; ISEA, W.; ARANGUREN, J. VALBUENA, E. Efecto del mestizaje, etapa de lactación y número de partos de la vaca sobre la producción y algunos parámetros de calidad en la leche. Rev. Cientif. FCV-LUZ. VI(1):59-66. 1996.
- [4] ESPINOZA, J.L.; PALACIOS, A.;GUILLÉN, A.; ÁVILA, N.;GUERRA, D. Componentes de (Co)Varianza del Crecimiento Postdestete en Vaquillas Santa Gertrudis Utilizando Modelos de Regresión Aleatoria. Agrocien. 45: 423-430. 2011.
- [5] FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.K. Heredabilidad En: Introducción a la genética cuantitativa. 4ta Ed. Ed. Acribia, S.A. Zaragoza. España. Pp166-184. 2001.
- [6] GONZÁLEZ, D.; ESPINOZA, J.L.; PALACIOS, A.; GUERRA, D.; ÉVORA, J.C; PORTALES, A.; ORTEGA,R.; GUILLÉN, A. Parámetros genéticos para la persistencia de la lactación en vacas Siboney usando modelos de regresión aleatoria. Rev. Mex. Cien. Pec. 2:151-160. 2011.
- [7] GUO, Z.; LUND, M.S.; MADSEN, P; KORSGAARD, I.; JENSEN, J. Genetic Parameter Estimation for Milk Yield over Multiple Parities and Various Lengths of Lactation in Danish Jerseys by Random Regression Models. J. Dairy Sci. 85:1596-1606.2002.
- [8] JAKOBSEN, J.H.; MADSEN, P.; JENSEN, J.; PEDERSEN, J.; CHRISTENSEN, L.G.; SORENSEN, D.A. Genetic Parameters for Milk Production and Persistency for Danish Holsteins Estimated in Random Regression Models using REML. J. Dairy Sci. 85:1607-1616. 2002.
- [9] KIRKPATRICK, M; LOFSVOLD, D.;BULMER, M. Analysis of the Inheritance, Selection and Evolution of Growth Trajectories. Genet. 124:979-993. 1990.
- [10] LITTELL, R.C.; MILLIKEN, G.A.; STROUP, W.W.; WOLFINGER, R.D.; SHABENBERGER, O.. SAS for Mixed Models. 2nd ED.. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA. Pp 183-184. 2012

- [11] MARTÍNEZ, C.A; ELZO, M.; MANRIQUE, C.; GRAJALES, L.F.; JIMÉNEZ, A. Random Regression Models for Estimation of Covariance Functions, Genetic Parameters and Prediction of Breeding Values for Rib Eye Area in a Colombian Bos indicus- Bos taurus Multibreed Cattle Population. Rev. Colomb. de Estadist. 35: 309-330. 2012.
- [12] MEYER, K. DXMRR A program to estimate covariance functions for longitudinal data by REML. Proceeding In: 6th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod. Armidale, 11-16 January, Australia. Pp 465-466.1998.
- [13] MEYER, K. Estimating Covariance Functions for Longitudinal Data Using a Random Regression Model. Genet. Sel. Evol. 30:221-240.1998.
- [14] MEYER, K. WOMBAT: A program for Mixed Models Analyses by Restricted Maximum Likelihood. User Notes. Animala Genetics and Breeding unit, University of New England. Armidale, Australia. 107pp. 2014.
- [15] MRODE, R.; COFFEY, M. Understanding Cow Evaluations in Univariate and Multivariate Animal and Random Regression Models. J. Dairy Sci. 91:794–801. 2008.
- [16] PEREIRA, R.J.; VERNEQUE, R.S.; LOPES, P.S.; SANTANA, M.L.; LAGROTTA, M.R.; TORRES, R.A.; VERCESI, A.E.; MACHADO, M.A. Milk yield persistency in Brazilian Gyr cattle based on a random regression model. **Genet. Mol. Res.** 11 (2): 1599-1609. 2012.
- [17] ROMAN, R.M; WILCOX,C.J; LITTELL, R.C. Genetic Trends for Milk Yield of Jerseys and Correlated Changes in Productive and Reproductive Performance. **J. Dairy Sci**. 82:196–204. 1999.
- [18] STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM INSTITUTE (SAS). SAS/STAT User's guide. Release 9.0, USA. 2001.
- [19] SESANA, R.C.; BALDI, F.; BORQUIS, R.R.; BIGNARDI, A.B.; HURTADO, N.A.; EL FARO, L.; ALBUQUERQUE, L.G.; TONHATI, H. Estimates of genetic parameters for total milk yield over multiple ages in Brazilian Murrah buffaloes using different models. **Genet. Mol. Res.** 13: 2784-2795.2014.
- [20] SCHAEFFER, L.R.; DEKKERS, J.C.M. Random regressions in animal models for test-day production in dairy cattle. Proc. 5th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod., Guelph, August 7-12, Canada Vol. XVIII. 443 pp. 1994.
- [21] SWALVE, H; VAN VLECK, L.D. Estimation of Genetic (Co) Variances for milk Yield in First Three Lactations Using an Animal Model and Restricted Maximum Likelihood. J. Dairy Sci.70:842-849. 1987.
- [22] VAN DER WERF, J.H.; GODDARD, M.E.;MEYER, K. The Use of Covariance Functions and Random Regression for Genetic Evaluation of Milk Production Based on Test Day Records. J. Dairy Sci. 81:3300-3308.1998.
- [23] VAN DER WERF, J. Random Regression in Animal Breeding. 2001.. Course Notes. Jaboticabal, SP, Brazil. November, 50 pp. En línea: http://www-personal.une. edu. au/~jvanderw/CFcoursenotes.pdf 12/04/2015.

- [24] VAN TASSELL, C.P.; WIGGANS, G.R.; NORMAN, H.D.Method R Estimates of Heritability for Milk, Fat and Protein Yields of United States Dairy Cattle. J. Dairy Sci. 82: 2232-237. 1999.
- [25] VIEIRA, C.; RAMOS, A.A; ARAÚJO, S. I.; CHAVES, L.C.; SCHIERHOLT, A.S. Buffalos milk yield analysis using random regression models. **Ital. J. Anim.Sci.** 6(Suppl. 2): 279-282.2007.
- [26] VISSCHER, P.M.; THOMPSON, R. Univariate and Multivariate Parameter Estimates for Milk Production Traits Using an Animal Model. I. Description and Results of REML Analysis. **Genet. Sel. Evol**. 24:415-430.1992.
- [27] WELLER, J.I.; EZRA, E. Genetic Analysis of the Israeli Holstein Cattle Population for Production and Nonproduction Traits with a Multitrait Animal Model. **J. Dairy Sci**. 87:1519-1527.2004.