

ESTIMACIÓN DE COMPONENTES DE VARIANZA PARA LOS EFECTOS DIRECTOS Y MATERNOS SOBRE EL PESO AL DESTETE: ANÁLISIS EN LA POBLACIÓN BOVINA *BRUNA DELS PIRINEUS*

R. Quintanilla, M.R. Pujol, J. Piedrafita

Unidad de Genética y Mejora. Facultad de Veterinaria. U.A.B. 08193 Bellaterra (Barcelona).

INTRODUCCIÓN

Siguiendo la descomposición propuesta por Willham (1963) para caracteres 'afectados maternamente', numerosos autores han considerado un modelo animal con efectos genéticos directos y maternos y un ambiente permanente materno como el adecuado para describir la distribución del carácter peso al destete (p.e. Cantet, 1990; Waldron *et al.* 1993). No obstante, tal y como señala Meyer (1992), la disponibilidad de recursos y metodología para la estimación de componentes de varianza con estos modelos no debe hacernos olvidar los problemas inherentes a este tipo de análisis, ya que en muchos casos la cantidad y estructura de la información disponible puede ser insuficiente para discriminar y estimar con precisión cada uno de estos efectos.

El objetivo de este trabajo es obtener estimaciones de los parámetros genéticos directos y maternos del peso al destete en la población *Bruna dels Pirineus* en base a distintos modelos distributivos y analizar la precisión de las estimaciones partiendo de poblaciones simuladas con la estructura de datos disponible.

MATERIAL Y MÉTODOS

Datos reales Tras una depuración previa de los datos, se dispuso de 1148 registros de peso al destete estandarizado a 185 días, procedentes de 3 explotaciones y recogidos entre los años 1985 y 1994. Se conocía el padre del 77.5% de los terneros, descendientes de 26 toros, si bien sólo el 24% de estos toros tenían madre y padre registrados. El total de madres era de 387, de las cuales un 72% tenían la madre registrada y un 36% el padre.

A partir de varios análisis con modelos fijos (GLM-SAS, 1985) y mixtos mediante PEST (Groeneveld *et al.* 1990), se establecieron como principales efectos ambientales el sexo del ternero, el tipo de parto (simple o doble), la edad de la madre al parto y el efecto rebaño-año; estos factores pasaron a integrar el vector de efectos fijos del modelo (β). Como efectos aleatorios del modelo se consideraron el efecto genético directo (ED), aportado por el ternero, el efecto genético materno (EM) y el efecto del ambiente permanente materno (APM), ambos aportados por la madre; estos efectos se recogen en los vectores de efectos aleatorios u_d , u_m y u_p respectivamente.

Datos simulados Las simulación se realizó sobre la propia estructura de datos y genealogías disponible para la *Bruna*. Los registros se simularon según el modelo: $y = X \cdot \beta + Z_d \cdot u_d + Z_m \cdot u_m + Z_p \cdot u_p + e$; los efectos aleatorios se generaron como $(u_d, u_m) \sim N(0, A \otimes G_0)$, $u_p \sim N(0, I \cdot \sigma_{ep}^2)$ y $e \sim N(0, I \cdot \sigma_e^2)$, siendo G_0 la matriz de varianzas y covarianzas de los efectos genéticos directos y maternos: $G_0 = [\sigma_{Ad}^2 \quad \sigma_{AdAm} ; \sigma_{AdAm} \quad \sigma_{Am}^2]$. Los valores de efectos fijos se tomaron de las soluciones a las ecuaciones de modelo mixto con los datos reales. Respecto a los componentes de (co)varianza se consideraron tres conjuntos de parámetros, y para cada caso se simularon 30 réplicas de 1148 registros con idéntica estructura de datos y genealogía. Los parámetros de simulación para uno de los casos se muestran en la tabla II.

Estimación de componentes de varianza La estimación se realizó, tanto para los datos de *Bruna* como para las poblaciones simuladas, tomando distintos modelos:

MODELO A (Modelo de simulación) $y = X\beta + Z_d u_d + Z_m u_m + Z_p u_p + e$

MODELO B y MODELO D (Ignoran el APM) $y = X\beta + Z_d u_d + Z_m u_m + e$

(El modelo D ignora además la covarianza entre ED y EM, asumiendo $r_{dm} = 0$)

MODELO C (Ignora el EM de origen genético) $y = XB + Z_d u_d + Z_p u_p + e$

MODELO E (Modelo Animal) $y = XB + Z_d u_d + e$

La metodología de estimación fue la Máxima Verosimilitud Restringida (Patterson y Thompson, 1971), basando su resolución en un algoritmo Libre de Derivadas a través del programa VCE (Groeneveld, 1994).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las estimaciones de los componentes de (co)varianza del peso al destete obtenidas en la población *Bruna* con los distintos modelos se muestran en la tabla I. Las estimaciones obtenidas para los ED con los tres primeros modelos caen en el rango de lo esperado para este carácter, aunque esto no supone ninguna garantía de que tengan una precisión aceptable. Respecto a la variabilidad debida a los EM, cabe esperar una confusión entre los efectos de origen genético y ambiental (APM), considerando la escasa densidad de genealogías entre las madres y que un 25.3% de las madres tan solo tienen un descendiente con registro.

La correlación genética entre ED y EM (r_{dm}) ofrece valores muy divergentes con los modelos A y B; si bien se espera que éste sea el parámetro más sensible a una situación poco idónea de los datos, también es posible la existencia de factores de (co)variación no considerados que provoquen un sesgo en su estimación. Robinson (1994) mostró que la presencia de una covarianza ambiental negativa entre madre y descendiente, en ausencia de antagonismo genético entre ED y EM, forzaba la estimación de r_{dm} en dirección negativa e inflaba la obtenida para la varianza del APM.

Las medias y las desviaciones típicas empíricas de las estimaciones obtenidas para las 30 réplicas simuladas en uno de los tres casos se muestran en la tabla II. En la tabla III se muestran las correlaciones empíricas entre las estimaciones de los distintos parámetros. Los otros dos casos no presentados en tablas mostraron unos resultados consistentes con todo lo expuesto a continuación.

Los resultados de la tabla II muestran que, a pesar de que en los modelos A B y C las medias no son excesivamente distantes de los valores paramétricos excepto para la covarianza y el APM, existe una elevada variabilidad de las estimaciones, especialmente en el modelo A y para el término de covarianza genética. Las correlaciones empíricas entre los parámetros estimados (tabla III) también son más destacables en el modelo A y afectan especialmente al término de la covarianza; esta circunstancia podría explicar una disminución en la eficiencia de un procedimiento de búsqueda como el DF REML, altamente dependiente de la estructura de correlación de los parámetros. Meyer (1992) muestra también elevadas varianzas y correlaciones de muestreo para estos parámetros, incluso partiendo de estructuras familiares especialmente diseñadas para la estimación de efectos maternos y con un mayor volumen de datos, por lo que cabe pensar que parte de la variabilidad de las estimaciones radicaría en la complejidad de un modelo con múltiples factores interrelacionados entre sí de forma compleja, y no sólo en la cantidad y estructura de los datos.

Por otro lado se observa que el ignorar el APM (modelo B) lleva a estimaciones para el resto de parámetros con una variabilidad considerablemente inferior y un menor sesgo en la estima de la covarianza. Las estimaciones con el modelo D se comportan de forma idéntica al caso anterior a pesar de que ignora la r_{dm} , incluso en el caso presentado en que la correlación simulada es casi 0.4. Respecto a los modelos infraparametrizados, Meyer (1992) indica que en ocasiones ignorar algunos componentes puede conducir a errores cuadráticos medios considerablemente menores, sin sesgar las estimas de (co)varianzas sustancialmente ni reducir la verosimilitud significativamente.

Los modelos C y E presentan resultados claramente sesgados. Por lo que respecta al modelo C, parece que ignorar los parentescos entre las madres reduce considerablemente la fiabilidad de la estimación. En el modelo animal (E) se produce una sobreestimación la heredabilidad de los ED ya que acumula parte de la variabilidad debida a los EM genéticos y ambientales, como ya habían observado anteriormente otros autores (Robinson, 1994; Waldron *et al.* 1993).

Las principales conclusiones extraídas de este trabajo son: 1) la estructura y volumen de datos y genealogía disponibles resultan insuficientes para asegurar una cierta precisión de las estimaciones obtenidas para los ED y EM; 2) la estimación de la covarianza entre efectos directos y maternos es el parámetro más afectado por esta deficiencia, además de ser más sensible a otros sesgos procedentes de factores no controlados por el modelo, y por lo tanto se mantiene una total incertidumbre respecto al valor real de este parámetro; 3) en vista de los resultados y en tanto no se disponga de más información, asumir un modelo que ignore el APM e incluso la covarianza genética parece proporcionar una mayor fiabilidad de los resultados; y 4) un modelo animal ignorando los EM conduciría a una sobreestimación de la h_a^2 .

TABLAS

Tabla I. Estimaciones de los componentes de varianza para los datos de la población *Bruna*.

	σ_{Ad}^2	σ_{Am}^2	$\sigma_{Ad,Am}$	σ_{Ep}^2	σ_e^2	h_d^2	h_m^2	r_{dm}	c^2
Modelo A	122.12	11.48	-37.45	76.55	435.82	0.214	0.020	-1.000	0.134
Modelo B	111.58	34.22	1.76	--	462.76	0.182	0.056	0.029	--
Modelo D	112.98	35.61	--	--	461.92	0.185	0.058	--	--
Modelo C	78.28	--	--	63.87	461.28	0.130	--	--	0.106
Modelo E	182.39	--	--	--	436.76	0.295	--	--	--

Tabla II. Media y desviación de las estimaciones obtenidas en las 30 réplicas simuladas (caso 3).

	σ_{Ad}^2	σ_{Am}^2	$\sigma_{Ad,Am}$	σ_{Ep}^2	σ_e^2
Mod.A	103.99 ± 78.69	72.61 ± 64.70	-53.41 ± 70.55	99.89 ± 41.94	314.16 ± 41.38
Mod.B	103.25 ± 32.32	51.02 ± 46.33	-6.37 ± 24.40	---	385.17 ± 20.29
Mod.D	103.15 ± 31.97	51.33 ± 46.52	---	---	385.03 ± 20.23
Mod.C	50.24 ± 31.04	---	---	96.78 ± 40.89	378.81 ± 19.04
Mod.E	171.30 ± 38.50	---	---	---	393.70 ± 21.21
Parámetros	120.	70.	35. ($r_{dm} = .38$)	20.	300.

Tabla III. Correlaciones entre las estimaciones obtenidas en las réplicas simuladas (caso 3).

	Modelo A				Modelo B			Modelo D		Modelo C	
	σ_{Ad}^2	σ_{Am}^2	$\sigma_{Ad,Am}$	σ_{Ep}^2	σ_{Ad}^2	σ_{Am}^2	$\sigma_{Ad,Am}$	σ_{Ad}^2	σ_{Am}^2	σ_{Ad}^2	σ_{Ep}^2
σ_{Ad}^2											
σ_{Am}^2	.33(*)				-.67(**)	--					
$\sigma_{Ad,Am}$		-.75(**)		.46(*)	--	--					
σ_{Ep}^2			-.80(**)	-.33(*)							
σ_e^2	-.92(**)	--	.64(**)	-.53(**)	--	--	--	--	--	--	--

(**) $p < 0.01$; (*) $p < 0.1$; en el resto de casos la correlación no fue significativa

BIBLIOGRAFÍA

- Cantet R.J.C. 1990. Ph.D. Thesis. University of Illinois. Urbana, Illinois.
 Groeneveld E. 1994. V WCGALP. Guelph. Vol. 22: 47-48.
 Groeneveld E., Kovac M., Wang T. 1990. IV WCGALP. Edinburgh. Vol. 25: 468-471.
 Meyer K. 1992. Genet. Sel. Evol. 24: 487-509.
 Patterson H.P. y Thompson R. 1971. Biometrika, 58: 542-554.
 Robinson D.L. 1994. V WCGALP. Guelph. Vol. 18: 378-381.
 Waldron D.F., Morris C.A., Baker R.L., Johnson D.L. 1993. Livest. Prod. Sci. 34: 57-70.
 Willham R.L. 1963. Biometrics, 19: 18-27.

Este trabajo ha sido realizado en parte gracias a la financiación de sendas becas de F.I. y de A.D.2 otorgadas por la *Direcció General de Recerca de Catalunya* a R.Q. y M.R.P. respectivamente.