

Capítulo 9

Heredabilidad y Repetibilidad

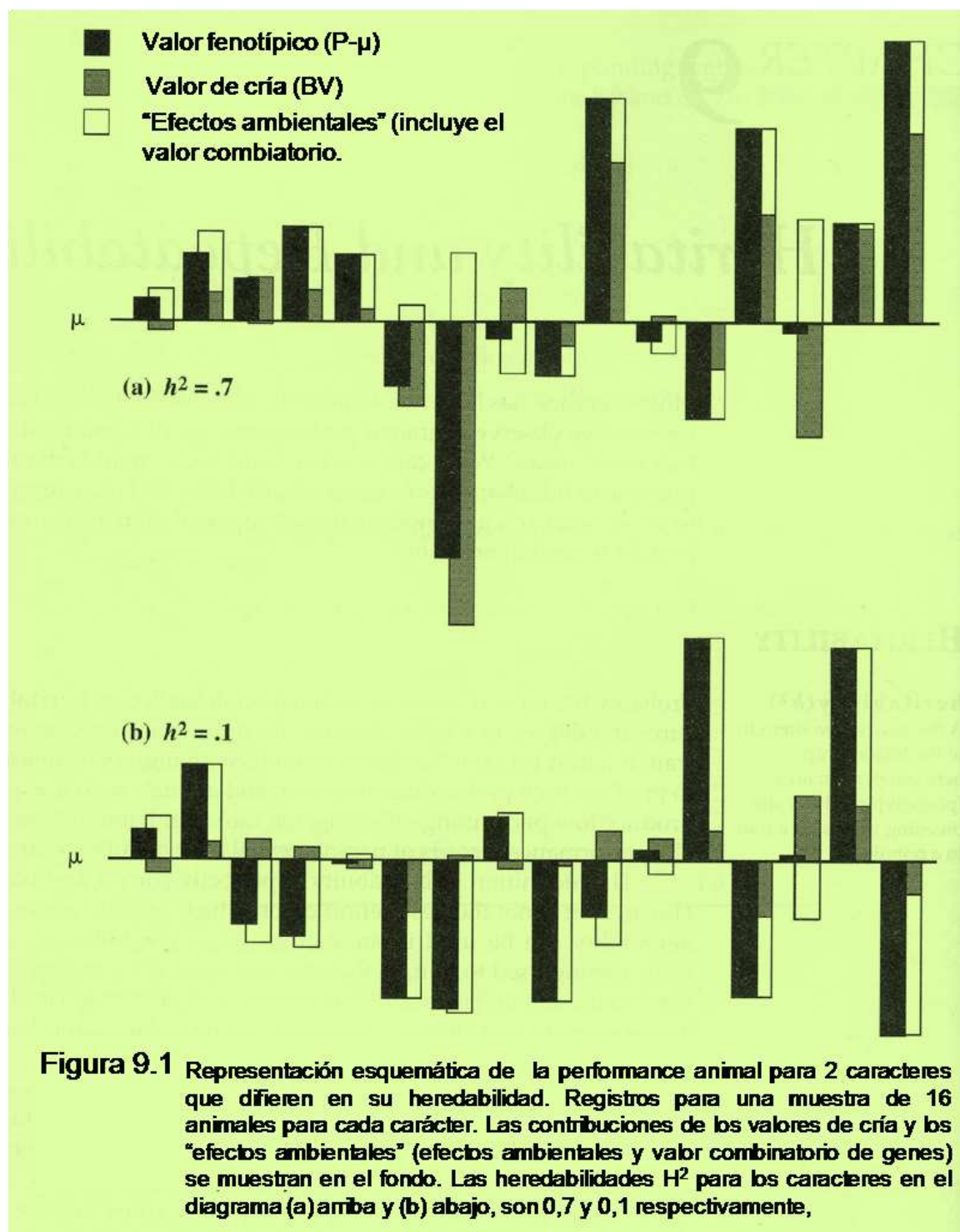
Casi todos han escuchado sobre la heredabilidad. La heredabilidad nos dice en qué medida las diferencias que observamos en performance animal es debida a la herencia. Pero, ¿Qué significa realmente? ¿Qué causa que algunos caracteres sean más heredables que otros? El propósito de este capítulo es explicar con cierto detalle la heredabilidad y su concepto hermano, la repetibilidad y mostrar porque estas dos medidas de población son tan importantes en mejoramiento animal.

HEREDABILIDAD

Probablemente **la definición más comprendida de heredabilidad es aquella que dice que mide el grado en que los hijos se parecen a sus padres en la performance para algún carácter**. Si un carácter es altamente heredable, los animales con performance alta tienden a producir hijos de alta performance, y los animales con baja performance tienden a producir hijos de baja performance. Por el otro lado, si un carácter no es muy heredable, los registros de performance de los padres revelan poco acerca de la performance de la progenie.

Esta definición de heredabilidad es perfectamente correcta y razonablemente satisfactoria. Sin embargo, no es la mejor definición sobre la cual construir la comprensión sobre como la heredabilidad puede ser usada para el mejoramiento animal. Tomará un tiempo acostumbrarse a la siguiente definición, pero al final, extenderá el significado de heredabilidad más allá del parecido entre padres e hijos. **La heredabilidad es una medida de la fuerza de la relación entre performance (valores fenotípicos) y los valores de cría para un carácter en una población.**

El concepto de heredabilidad es ilustrado de manera gráfica en la Figura 9.1. El diagrama superior (a) representa una muestra de los registros de performance para un carácter altamente heredable. Los valores fenotípicos son representados por las columnas negras que se extienden por encima y por debajo de la media (μ). Las contribuciones de los valores de cría y los efectos ambientales para cada registro de performance son mostradas en el fondo. Note que los valores de cría altamente heredables generalmente tienen una gran influencia en los valores fenotípicos.



Los valores de cría positivos tienden a asociarse con la performance promedio superior, los valores de cría negativos tienden a asociarse con la performance promedio inferior, y cuando más grandes son los valores de cría, más grandes son las desviaciones fenotípicas de la media. Hay una relación fuerte entre los valores de cría y las performance animal.

Otra forma de interpretar la Figura 9.1 (a), es decir que **cuando la heredabilidad es alta, la performance es, en promedio, un buen indicador del valor de cría**. Con pocas excepciones, las columnas negras en la Figura (valores fenotípicos) son buenos indicadores de las

columnas grises (valores de cría subyacentes). Desde un punto de vista práctico, esto simplemente significa que cuando un carácter es altamente heredable, la performance de los animales revelan mucho sobre sus valores de cría. Los animales que tienen ellos mismos una mejor performance típicamente tienen mejores valores de cría y por lo tanto producen hijos con mejor performance. Los animales con performance más pobre típicamente producirán valores de cría peores y producirán hijos con performance también pobre.

Compare la Figura 9.1 (a) con el diagrama inferior (b). La heredabilidad es mucho más baja para el carácter representado en la segunda muestra de registros. Hay poca consistencia en la relación entre los valores fenotípicos y los valores de cría. En algunos pocos casos, los valores de cría negativos resultan en una performance mejor que la promedio y viceversa, y la performance extrema no refleja un valor de cría particularmente extremo. En (b) no hay una relación fuerte, entre performance y valores de cría, en cambio si la hay entre performance y efectos ambientales. Como cuestión práctica, podemos concluir que cuando la heredabilidad es baja, la performance propia de un animal probablemente no sea un buen indicador de su valor de cría. Los hijos de padres con performance alta, probablemente no tengan una performance diferente que aquella de los hijos de padres con performance alta.

Como ha sido descrito aquí – “una medida de la fuerza (consistencia y confiabilidad) de la relación...” – la heredabilidad suena como una correlación. De hecho, la heredabilidad (expresada como h^2) *no es* la correlación entre valores fenotípicos y valores de cría. Es el **cuadrado de la correlación entre valores fenotípicos (P) y valores de cría (BV)**. Matemáticamente

$$h^2 = r_{P, BV}^2$$

El cuadrado de una correlación es, numéricamente, algo diferente a la correlación misma, pero desde un punto de vista interpretativo, no hay diferencia prácticamente. Entonces piense sobre la heredabilidad como lo haría sobre cualquier otra correlación.

Estrictamente hablando, la heredabilidad como ha sido definida es la **heredabilidad en el sentido estricto**. Un concepto relacionado, la **heredabilidad en el sentido amplio (H^2)**, es una medida de la fuerza de la relación entre **performance (valores fenotípicos) y los valores genotípicos** para un carácter en una población. Matemáticamente

$$H^2 = r_{P, G}^2$$

La heredabilidad en un sentido amplio mide la **influencia total de la genética en la expresión del carácter porque incluye las contribuciones del valor de cría y el valor combinatorio de los genes**. Sin embargo, no es un concepto particularmente útil. Debido a que los valores de la combinación de los genes no pueden ser heredados, la heredabilidad en sentido amplio no refleja la relación entre la performance de los animales y su potencial como padres. Entonces, desde la perspectiva de la selección, no es una medida muy útil.

Como una medida matemática, la heredabilidad es siempre positiva, yendo de 0 (cero) a 1 (uno) o en porcentaje, de 0% a 100 %. Los caracteres con heredabilidad cercana a 0 (cero) son escasamente heredables, y los caracteres con heredabilidad cercana a 1 (uno) son extremadamente heredables. (Las heredabilidades por encima de 0.7 son raras).

La heredabilidad estimada típicamente para algunos caracteres y especies es listada en la Tabla 9.1. Como regla, los caracteres con heredabilidad **menor a 0.2 y 0.4** son considerados **moderadamente heredables**, y los caracteres con heredabilidades **por encima de 0.4** son considerados **altamente heredables**.

Si usted estudia la Tabla 9.1, verá que los caracteres relacionados con la *fertilidad* y la *supervivencia* tienden a ser poco heredables. Los “*caracteres de producción*” (caracteres como la producción de leche o la tasa de crecimiento) tienden a ser moderadamente heredables. Los caracteres más altamente heredables son “*caracteres productivos típicos de la carcasa*” y los caracteres relacionados con las *dimensiones esqueléticas* (por ejemplo tamaño estructural y peso del cuerpo maduro).

Heredabilidad (h^2) (sentido estricto): es una medida de la fuerza de la relación entre performance (valores fenotípicos) y los valores de cría para un carácter en una población.

Heredabilidad en el sentido amplio (H^2): es una medida de la fuerza de la relación entre performance (valores fenotípicos) y los valores *genotípicos* para un carácter en una población.

Tabla 9.1 Estimaciones típicas de heredabilidad para algunos caracteres y especies

Especies	Carácter	h^2
Ganado (carne)	Intervalo entre partos	0,05
	Peso al nacimiento	0,40
	Peso al destete	0,30
	Peso al año	0,40
	Peso maduro	0,65
	Conversión alimenticia (alimento por ganancia)	0,40
	Circunferencia escrotal	0,50
	Espesor de la grasa dorsal (novillos)	0,40
	Ganado (lechero)	Intervalo entre partos
Producción de leche		0,25
Porcentaje de grasa		0,55
Porcentaje de proteínas		0,50
Conformación de la ubre		0,20
Ubicación de los pezones		0,30
Patras traseras		0,15
Estatura		0,50

Caballos	Altura a la cruz	0,40	
	Circunferencia de la caña	0,45	
	Temperamento	0,25	
	Velocidad de paso	0,40	
	Tiempo para trotar 1 milla	0,45	
	Tiempo para correr una milla	0,35	
	Fuerza de tiro	0,25	
	Habilidad de aparte	0,12	
	Cerdos	Tamaño de camada (n° de nacidos vivos)	0,15
		Destetados por camada	0,10
Peso al destete		0,10	
Peso de la camada a los 21 días		0,15	
Días para llegar a las 230 libras		0,25	
Conversión alimenticia (alimento por ganancia)		0,35	
Área de ojo de bife		0,50	
Espesor de la grasa dorsal		0,50	
Aves de corral		Número de huevos a los 500 días	0,25
		Tamaño del huevo	0,45
	Espesor de la cáscara	0,45	
	Incubabilidad	0,10	
	Viabilidad	0,10	
	Peso corporal	0,45	
	Longitud de la caña	0,50	
	Ancho de la pechuga	0,25	
Ovejas	N° de nacidos	0,15	
	Peso al nacimiento	0,30	
	Peso al destete de 60 días	0,20	
	Peso al año	0,40	
	Área de ojo de bife	0,45	
	Peso de vellón sucio	0,40	
	Tipo de lana	0,35	
Largo de mecha	0,50		

Conceptos erróneos sobre heredabilidad

Si un carácter es genéticamente determinado, naturalmente asumimos que es heredable – esto es, la heredabilidad de un carácter es algo mayor a 0 (cero) y menor a 1 (uno). Pero este no es siempre el caso. Cuando decimos que un carácter es heredable, lo que realmente queremos decir es que **las diferencias en performance para un carácter son heredables**.

Algunos caracteres *no muestran diferencias fenotípicas*, entonces no son heredables a pesar de que pueden ser genéticamente determinados. ¿Totalmente confundido? Considere el número de patas en perros (siendo un poco ocurrente). Los perros tienen solamente cuatro patas. La cantidad de patas está determinada genéticamente; está codificada en algún lado en el ADN de cada perro. Pero debido a que no existen diferencias en el número de patas, el carácter no es heredable.

Compare ahora el carácter *número de patas* con el carácter *longitud* de de las mismas. Existen diferencias genéticas y fenotípicas entre los perros para el largo de las patas, de manera que podemos medir la fuerza de la relación entre los valores de cría y los valores fenotípicos para el carácter. El largo de las patas es heredable en los perros, probablemente altamente heredable.

Los estudiantes a veces asumen que si la heredabilidad de un carácter es alta, los valores de cría para el carácter también lo serán. Esto no es tan así. Una heredabilidad alta indica *solamente* que *hay* una fuerte relación – una fuerte correlación – entre los valores fenotípicos y los valores de cría para un carácter. Independientemente de la magnitud de la heredabilidad de un carácter (siempre y cuando h^2 no sea cero), habrá valores de cría altos, valores de cría promedio, y valores de cría bajos en la población.

Hablamos de la heredabilidad de un carácter en una población. Algunos ejemplos son la heredabilidad de la velocidad en caballos pura sangre, la heredabilidad de producción de huevos en ponedoras y la heredabilidad del tamaño de la camada en cerdos. La heredabilidad entonces es una medida de población, no un valor a ser asociado con un animal individual. Sería un uso incorrecto del término hablar de la heredabilidad de un animal para un carácter. Un semental en particular, por ejemplo, no puede tener una alta heredabilidad para la carrera. Lo que probablemente se quiera decir con tal expresión es que la performance propia del caballo y el valor de cría se parecen lo más posible. Él es rápido o lento y la performance de su progenie es parecida a la de él. Sin embargo, esto no nos dice nada, sobre la heredabilidad de la velocidad - la fuerza de la relación entre la velocidad observada y los valores de cría para la velocidad – en los caballos. Es simplemente información acerca de la performance particular de un caballo y el valor de cría para un carácter.

Finalmente la heredabilidad de un carácter no es fija. Varía de población en población y de ambiente en ambiente. Por ejemplo, la heredabilidad de la tasa de crecimiento predestete en el ganado de carne es diferente en diferentes especies. Tiende a ser mayor en especies que tienen alta producción de leche relativa al potencial de crecimiento en terneros. Estas razas proveen una nutrición más favorables y uniforme para el crecimiento de los terneros. Igualmente, la tasa de crecimiento predestete tiende a ser más heredable en buenos ambientes que en los más pobres. Esto es porque los terneros pueden expresar diferencias heredadas en potencial de crecimiento más fácilmente en ambientes buenos. Como veremos en la última sección de este capítulo, hay técnicas de manejo y procedimiento

matemáticos que los criadores pueden usar para incrementar la heredabilidad de los caracteres.

Heredabilidad y semejanzas entre parientes

Cuando un carácter es altamente heredable, los parientes tienden a “parecerse” entre sí en el carácter (es decir, tienden a tener una performance similar). A la inversa, cuando un carácter es poco heredable, hay pocas semejanzas entre parientes ¿Cómo la heredabilidad, tal como es definida aquí – la fuerza de la relación entre valores fenotípicos y valores de cría para un carácter – lleva a la semejanza (o no) entre parientes?

La respuesta es sencilla pero sigue un preciso tren de lógica. Para comenzar, los parientes comparten muchos de los mismos genes, porque los heredan de antecesores comunes. Los parientes cercanos – hermanos, medio hermanos, padres y progenie – comparten una gran proporción de los genes (50%, 25% y 50 % respectivamente), y los parientes más distantes comparten una proporción menor. Cuando los individuos comparten genes, también comparten *los efectos independientes* de esos genes. Como resultado, hay una similitud en los valores de cría. En otras palabras, los valores de cría de los parientes están correlacionados. Esta correlación no tiene nada que ver con la heredabilidad (siempre y cuando h^2 no sea cero). Es estrictamente una función de las relaciones genealógicas. Como es de esperar, la correlación entre los valores de cría de los parientes cercanos es más alta que la correlación entre los valores de cría de parientes más lejanos.

De acuerdo con la definición de heredabilidad, cuando la heredabilidad es alta hay una fuerte relación entre la performance observada y los valores de cría, los valores fenotípicos y los valores de cría están altamente correlacionados. Esto significa que cuando la heredabilidad es alta, la similitud entre los valores de cría de los parientes mostrará una similitud en los valores fenotípicos también. Los parientes exhibirán una performance similar, y cuanto más cercanamente relacionados estén los individuos, es más probable que su performance sea parecida.

Usted puede usar la misma lógica para explicar porque los parientes muestran pocas similitudes en caracteres poco heredables. Como antes, sus valores de cría son similares por las relaciones genealógicas. Sin embargo, cuando la heredabilidad es baja, los valores de cría y los valores fenotípicos de los parientes no mostraran una performance similar.

Si sigue esta línea de pensamiento, podrá ver cómo la forma común de entender la heredabilidad, esto es, el grado en que los hijos se parecen a los padres en performance, refleja solo una manifestación de la heredabilidad. La heredabilidad afecta a la similitud entre parientes de todo tipo, no simplemente la similitud entre padres e hijos.

Los procedimientos utilizados para estimar la heredabilidad están más allá del alcance de este libro. Pero todos involucran la medición de la semejanza entre parientes. En general, cuando los parientes exhiben una performance similar en un carácter, el carácter es

bastante heredable. Cuando hay solo un poco más de semejanza en la performance de parientes que en la performance de individuos que han sido elegidos al azar de la población, la heredabilidad del carácter es baja.

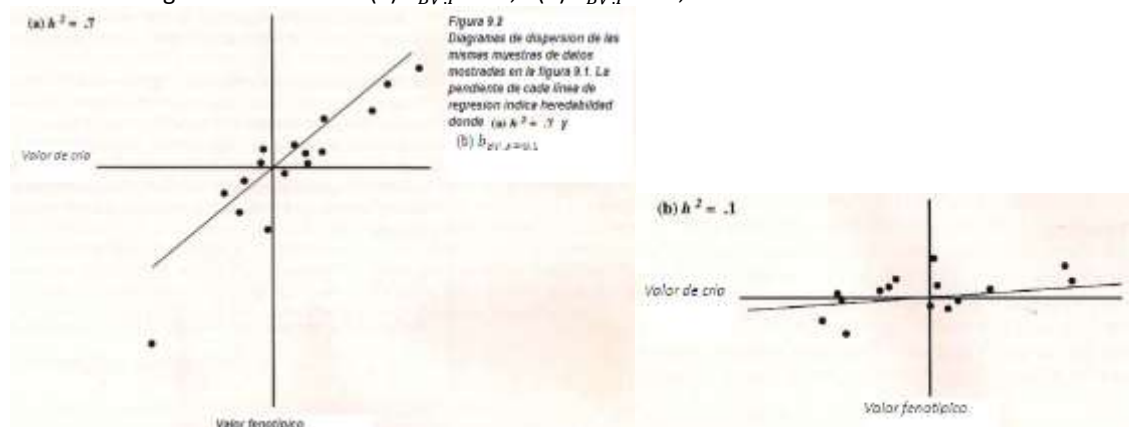
Definiciones alternativas de heredabilidad

En mi opinión, la definición más instructiva de heredabilidad para la mayoría de la gente es aquella presentada al comienzo de este capítulo: la fuerza de las relaciones entre performance (valores fenotípicos) y valores de cría para un carácter en una población. Pero hay otras definiciones, igualmente correctas de heredabilidad que son útiles en su propia manera.

La heredabilidad puede ser pensada como el cambio en el valor de cría esperado por unidad de cambio en el valor fenotípico. Matemáticamente, la heredabilidad es la regresión del valor de cría en el valor fenotípico o,

$$h^2 = b_{BV \cdot P}$$

La figura 9.2 contiene diagramas de dispersión de las mismas muestras de datos mostradas en la figura 9.1. La pendiente de cada línea de regresión ($b_{BV \cdot P}$) indica heredabilidad. Las regresiones implicadas en los valores de las generaciones eran (a) $b_{BV \cdot P} = 0,7$ (b) $b_{BV \cdot P} = 0,1$.



La heredabilidad es más alta en el diagrama superior, entonces hay un cambio mayor en el valor de cría por unidad de cambio en el valor fenotípico en el diagrama superior que en el inferior.

Como un coeficiente de regresión, la heredabilidad puede ser causada para predecir el valor de cría de un individuo de su valor fenotípico. Vea el ejemplo en el siguiente cuadro de texto.

La heredabilidad también puede ser pensada como la razón de varianzas. Es la razón de la varianza del valor de cría con la varianza del valor fenotípico, o

$$h^2 = \frac{\sigma_{BV}^2}{\sigma_P^2}$$

Esta es la expresión matemática más usada para heredabilidad y es la más útil computacionalmente. Si tuviese que traducir esta expresión en una fórmula escrita, sería:

Heredabilidad = la proporción de las diferencias en performance para un carácter que son atribuibles a las diferencias en valor de cría para el carácter

En la expresión matemática, las “diferencias” son representadas por varianzas. Así una “proporción de diferencias” se vuelve una razón de dos varianzas. Esta definición debería reforzarse la idea de que cuando la heredabilidad es alta, las diferencias en la performance animal son altamente atribuibles a las diferencias en el valor de cría – no a diferencias en el valor combinatorio de los genes (o) efectos ambientales. Cuando la heredabilidad es baja, las diferencias en performance son menos determinadas por las diferencias en valor de cría y mas por diferencias en estos otros factores.

Ejemplo

Las varianzas para peso de cuerpo maduro (MW) en pollos parrilleros son:

$$\sigma_{P_{MW}}^2 = 0,80 \text{ Kg}$$

Y

$$\sigma_{BV_{MW}}^2 = 0,36 \text{ Kg}^2$$

Por lo tanto

$$\begin{aligned} h_{MW}^2 &= \frac{\sigma_{BV_{MW}}^2}{\sigma_{P_{MW}}^2} \\ &= \frac{0,36}{0,80} \\ &= 0,45 \end{aligned}$$

La importancia de la heredabilidad

Heredabilidad y selección

La heredabilidad es de importancia crítica en la selección de caracteres poligénicos. El objetivo de la selección es elegir aquellos animales con los mejores valores de cría para convertirse en padres de la próxima generación. Para hacer un buen trabajo en esto, necesitamos buena información sobre los candidatos a la selección. Debido a que la única información disponible es la información fenotípica, la fuerza de la relación entre valores fenotípicos y valores de cría (es decir heredabilidad) es de gran importancia.

Considere la forma más simple de selección – la selección fenotípica. En la selección fenotípica, la única información utilizada para determinar si un individuo es seleccionado o no, es la performance propia del individuo. Los datos de pedigrí y progenie son ignorados. Un ejemplo sería la selección (o rechazo) de animales en base a sus caracteres físicos. Cuando la heredabilidad es baja, los valores fenotípicos generalmente revelan poco sobre los valores de cría subyacentes, y es difícil determinar qué animales tienen los mejores valores de cría y por lo tanto son los mejores padres potenciales. La *precisión* de la selección o más exactamente la *precisión de la predicción del valor de cría* es pobre, y como resultado, se espera que la tasa de cambio genético sea lenta. Cuando la heredabilidad es alta, ocurre lo opuesto. La performance de un animal es generalmente un buen indicador de su valor de cría. La precisión de la selección es entonces buena, y el cambio genético debería ser rápido.

La situación es algo diferente cuando la información que se utiliza para tomar decisiones de selección, no se limita a la performance de un individuo. La ventaja de usar información de pedigrí y/o de progenie es que la heredabilidad baja no necesariamente lleva a una precisión de selección pobre. Sin embargo, ya sea que la información provenga de la performance propia del animal o de la performance de los parientes, la información sigue consistiendo en valores fenotípicos, y la relación entre valores fenotípicos y valores de cría es importante como siempre. A igual cantidad de información, la precisión de la selección siempre será mejor para un carácter más heredable que para un carácter menos heredable. Y si la variabilidad genética es la misma en ambos caracteres, la tasa de cambio genético debida a la selección será más rápida para un carácter más heredable.

Heredabilidad y predicción

La heredabilidad juega un rol importante en la predicción de los valores de cría, la predicción de las diferencias de progenie y la predicción de las habilidades de producción. Las ecuaciones utilizadas en la predicción de estos valores son casi siempre funciones de la heredabilidad. Esto es porque la heredabilidad indica cuan conservadora debe ser una predicción.

Por ejemplo, suponga que usted quiere predecir el valor de cría de una cerda para el carácter número de lechones destetados, en base al tamaño de su primera camada, que es muy pequeña. La heredabilidad para este carácter es baja, aproximadamente 0.10. En otras palabras, el vínculo o conexión entre la performance de lechones destetados y el valor de cría para el carácter es apenas 1. Sabiendo esto, no le asignaríamos un bajo valor de cría a esa cerda. Su EBV debe estar por debajo del promedio, pero debido a la heredabilidad baja del carácter, sería injusto asumir que su EBV es mucho más bajo que el promedio basándonos solamente en este registro fenotípico. Un abordaje prudente para la predicción en este caso sería uno bastante conservador.

Para un ejemplo contrastante, suponga que usted quiere predecir el valor de cría para el carácter porcentaje de grasa en la leche, de una vaca que resultó bajo en su primer registro. La heredabilidad del carácter porcentaje de grasa es generalmente bastante alto, 0,55. Sabiendo que la performance o fenotipo para este carácter es generalmente un buen indicador del valor de cría subyacente, usted querrá ser menos conservador que el ejemplo del tamaño de la camada ya que el EBV de la vaca para porcentaje de grasa debe ser considerablemente menor que el promedio.

Heredabilidad y manejo

La heredabilidad indica el grado en que las diferencias en la performance animal para un carácter, son determinados por factores genéticos en lugar de por los efectos ambientales. Para caracteres altamente heredables, las diferencias de los valores de cría de los animales tienen grandes efectos sobre la performance y las diferencias en ambientes son menos importantes. Justo lo opuesto ocurre para caracteres poco heredables. Entonces, como regla, los productores tienden a seleccionar para caracteres altamente heredables sabiendo que pueden lograr un cambio genético significativo. Debido a que la selección es menos efectiva para caracteres poco heredables, los productores a menudo eligen no cambiar genéticamente estos caracteres a través de la selección, sino mejorar la performance a través del manejo.

Por ejemplo, las tasas de crecimiento, tienden a ser bastante heredables. Tales caracteres son fáciles de mejorar a través de la selección, entonces los criadores hacen justo eso. Los caracteres de fertilidad, por el otro lado, son poco heredables. Los criadores típicamente pondrán menos énfasis en el mejoramiento genético de caracteres de fertilidad, en cambio recurrirán al manejo proveyendo buena nutrición para mejorar la fertilidad.

Ejemplos matemáticos del uso de la heredabilidad en predicción

Suponga que queremos predecir el valor de cría de una cerda para número de cerdos destetados (NW) basado en el tamaño de su primera camada. La ecuación de predicción básica toma la forma:

$$\hat{Y}_i = \hat{\mu}_Y + b_{Y \cdot X}(X_i - \hat{\mu}_X)$$

En el caso de la cerda, el valor predicho (\hat{Y}_i) es una predicción de su valor de cría para el número de cerdos destetados (\widehat{BV}_{NW}), y la evidencia (X_i) es la performance de su primera camada (P_{NW_1}). La ecuación de predicción es por lo tanto

$$\widehat{BV}_{NW_i} = \hat{\mu}_{BV_{NW}} + b_{BV_{NW} \cdot P_{NW}}(P_{NW_i} - \hat{\mu}_{P_{NW}})$$

El valor de cría en la población ($\hat{\mu}_{NW}$) se define como cero, y la regresión del valor de cría en el valor fenotípico ($b_{BV_{NW} \cdot P_{NW}}$) es heredado de manera simple. Entonces

$$\begin{aligned}\widehat{BV}_{NW_i} &= 0 + h_{NW}^2(P_{NW_i} - \hat{\mu}_{P_{NW}}) \\ &= h_{NW}^2(P_{NW_i} - \hat{\mu}_{P_{NW}})\end{aligned}$$

Si queremos predecir el valor de cría de un individuo usando otra evidencia aparte del registro único del individuo, la ecuación de predicción es más compleja que multiplicar la desviación fenotípica por la heredabilidad. Pero la heredabilidad todavía es un factor. Por ejemplo, para predecir el valor de cría de un padre lechero para porcentaje de grasa (PF) basado en los primeros registros de lactación de sus hijas, podríamos usar la ecuación

$$\widehat{BV}_{PF_i} = \frac{2ph_{PF}^2}{4 + (p-1)h_{PF}^2} (\bar{P}_{BF_i} - \hat{\mu}_{P_{BF}})$$

En esta ecuación, la expresión $\frac{2ph_{PF}^2}{4 + (p-1)h_{PF}^2}$ representa la regresión del valor de cría sobre la media de registros de performance únicos de hijos. La regresión es una función de la heredabilidad y del número de registros de progenie (p).

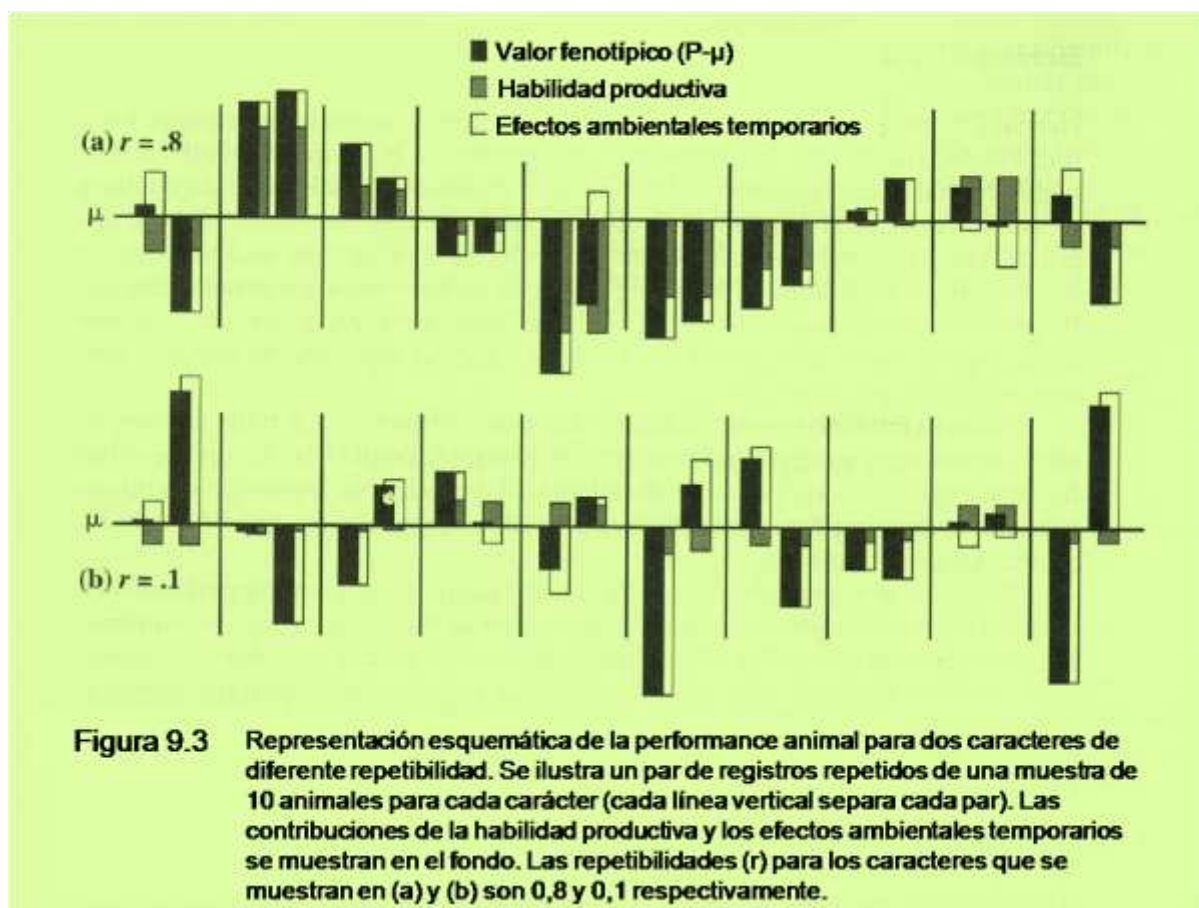
La idea de utilizar la selección como herramienta principal para mejorar la performance en caracteres más heredables y el uso del manejo como herramienta primaria para mejorar la performance de los caracteres menos heredables generalmente es razonable. Pero debería ser cuidadoso de no seguir esta regla a ciegas. Algunos caracteres son tan importantes económicamente que merecen ser seleccionados a pesar de la baja heredabilidad. Los caracteres de fertilidad y la supervivencia son ejemplos típicos en casi todas las especies. Y a pesar de que sabemos que los efectos ambientales son determinantes importantes de la performance de caracteres poco heredables, eso no significa que podamos identificar y manipular esos efectos. Por ejemplo, las pérdidas embrionarias son poco heredables, pero sabemos poco sobre cómo manejar a los animales para prevenirlas. Finalmente la baja heredabilidad no significa que el mejoramiento a través de la selección es imposible. Como veremos en el capítulo 11, la tecnología moderna de predicción genética nos permite mejorar incluso los caracteres poco heredables.

REPETIBILIDAD

La repetibilidad es una medida de la fuerza (consistencia y confiabilidad) de la relación entre registros repetidos (valores fenotípicos repetidos) para un carácter en una población. La repetibilidad puede ser determinada para cualquier carácter para el cual los individuos tienen más de un registro de performance. Ejemplos de caracteres repetidos

incluyen el rendimiento de la leche in animales lecheros, la carrera, y la performance en exposiciones en caballos, el tamaño de la camada en cerdos, el peso de vellón en ovejas. La notación para la repetibilidad es simplemente r .

El concepto de repetibilidad es ilustrado gráficamente en la Figura 9.3. En ambos diagramas, el superior (a) y el inferior (b), una muestra que contiene 10 pares de registros es exhibida. (Para mayor claridad, los pares son separados por líneas verticales). Cada par representa dos registros de performance tomados de cada individuo para el mismo carácter, para que los registros de 10 individuos aparezcan en cada diagrama. Las contribuciones de la habilidad de producción y el efecto ambiental temporario que afectan a cada registro son mostradas en el fondo. Note que solo los *efectos ambientales temporarios* cambian de registro en registro en un mismo individuo. La habilidad de producción, como se recordará se compone de efectos *permanentes* estrictamente: el valor de cría, el valor combinatorio de los genes, y efectos ambientales permanentes.



El carácter representado en el diagrama superior de la Figura 9.3 es altamente repetible. Si el primer registro de un animal está por encima del promedio, su segundo registro está típicamente por encima del promedio; y todos los registros en el mismo animal tienden a ser de magnitud similar.

En contraste, la repetibilidad para el carácter mostrado en el diagrama inferior es baja. Los primeros registros por encima del promedio es probable que no sean seguidos por segundos

registros por encima del promedio, tampoco son los primeros registros por debajo del promedio seguidos por segundos registros por debajo del promedio. Parece haber poca relación entre los primeros y segundos registros de los individuos.

Otra interpretación de la Figura 9.3 es que cuando la repetibilidad es alta en (a), el primer registro en un animal es en promedio, un buen indicador del segundo registro. Cuando la repetibilidad es baja (b) el primer registro típicamente no es un buen indicador del segundo.

Aquí hay una segunda e igualmente útil definición de repetibilidad: **La repetibilidad es una medida de la fuerza (consistencia y confiabilidad) de la relación entre un solo registro de performance (valores fenotípicos) y la habilidad de producción para un carácter en una población.**

En el diagrama superior de la Figura 9.3, los registros de performance por encima del promedio están bastante consistentemente asociados con las habilidades de producción por encima del promedio; los registros de performance por debajo del promedio están bastante consistentemente asociados con habilidades de producción por debajo del promedio; y la magnitud del registro de performance de un animal tiende a emparejarse con la magnitud de su habilidad de producción. La repetibilidad para el carácter representada en el diagrama superior es por lo tanto alta. En el diagrama inferior, parece haber una pequeña relación entre los registros fenotípicos y la habilidad de producción. La repetibilidad para estos caracteres es entonces baja.

Cuando la repetibilidad es alta, podemos decir que un solo registro de performance en los animales, es en promedio, un buen indicador de la habilidad de producción del animal. Cuando la repetibilidad es baja, un solo valor fenotípico nos dice poco sobre la habilidad de producción.

Ambas definiciones de repetibilidad - (1) la fuerza de la relación entre registros repetidos y (2) la fuerza de la relación entre un solo registro de performance y las habilidades de producción – sugieren que, en términos matemáticos la repetibilidad es un tipo de correlación. Y de hecho lo es. La **repetibilidad es la correlación entre registros repetidos para un carácter en una población.** En la mayoría de los casos, también es el cuadrado de la correlación entre un solo registro de performance (valores fenotípicos) y la habilidad de producción para un carácter en una población. Matemáticamente las dos definiciones de repetibilidad son entonces

$$r = r_{P1,P2}$$

y (usualmente)

$$r = r_{P,PA}^2$$

donde los subíndices 1 y 2 se refieren a dos registros diferentes de un mismo individuo para un mismo carácter.

Como correlación, la repetibilidad varía de **-1 a +1**, aunque raramente la repetibilidad es negativa. La repetibilidad cercana a 1 (uno) indica que el carácter es extremadamente repetible, y una repetibilidad cercana a 0 (cero) indica que un carácter es difícilmente repetible. Las repetibilidades usadas para generar los diagramas superior e inferior en la Figura 9.3 fueron 0.8 y 0.1 respectivamente.

Listados en la Tabla 9.2 están las estimaciones de repetibilidad para algunos caracteres y especies. Las reglas de oro para la repetibilidad son similares a aquellas para heredabilidad. Los caracteres con repetibilidad por debajo de **0.2 y 0.4** son considerados poco repetibles, los caracteres con repetibilidad entre **0.2 y 0.4** son considerados moderadamente repetibles y los caracteres con repetibilidad **mayor a 0.4** son considerados altamente repetibles.

Repetibilidad: Es una medida de la fuerza (consistencia y confiabilidad) de la relación entre registros repetidos (valores fenotípicos repetidos) para un carácter en una población.

Tabla 9.2 Estimaciones típicas de Repetibilidad para algunos caracteres y especies

Especies	Carácter	r
Ganado (de carne)	Fecha de parto(carácter de la madre)	0,35
	Peso al nacimiento (carácter de la madre)	0,20
	Peso al destete(carácter de la madre)	0,40
	Medidas corporales	0,80
Ganado (lechero)	Servicios por concepción	0,15
	Intervalo entre partos	0,15
	Producción de leche	0,50
	Porcentaje de grasa	0,60
	Conformación de la ubre	0,50
	Ubicación de los pezones	0,55
	Conformación de las patas	0,30
	Estatura	0,75
Caballos	Tiempo para ¼ de milla	0,32
	Tiempo para 1 milla (carreras)	0,57
	Tiempo para 1 milla (trotadores)	0,39
	Tiempo para 1 milla (caballos de paso)	0,45
	Puntaje en el aparte	0,22
cerdos	Tamaño de la camada (nacidos vivos)	0,15
	Tamaño de la camada (numero de destetados)	0,10

	Peso al nacimiento	0,30
	Peso al destete	0,15
	Peso de la camada a los 21 días	0,15
Aves de corral	Peso del huevo	0,90
	Forma del huevo	0,95
	Espesor de la cáscara	0,65
	Peso de la cáscara	0,70
ovejas	Numero de nacidos (carácter de la madre)	0,15
	Peso al nacimiento (carácter de la madre)	0,35
	Peso al destete de 60 días	0,25
	Peso de vellón sucio	0,40
	Tipo de lana	0,60
	Largo de mecha	0,60

Errores comunes sobre repetibilidad

Como la heredabilidad, la repetibilidad es una *medida de población*, una característica de un carácter en una población. No es un valor a ser asociado con un individuo. Hablamos de la repetibilidad para la performance en la carrera en caballos o la repetibilidad de la ubicación en las competencias en perros, pero es una incorrecta utilización del término, hablar de la repetibilidad particular de un caballo para la performance en la carrera o de la repetibilidad particular de un perro para la ubicación en las competencias.

Como la heredabilidad, la repetibilidad no es fija. Varía de población en población y de ambiente en ambiente. Los factores que afectan la heredabilidad tienen a afectar la repetibilidad de una forma similar. La última sección de este capítulo discute las técnicas de manejo y los procedimientos matemáticos que los criadores pueden usar para incrementar la heredabilidad y repetibilidad de caracteres.

La importancia de la repetibilidad

La repetibilidad y el refugio.

El conocimiento de la repetibilidad de un carácter puede ser útil para tomar decisiones de refugio. Por ejemplo, suponga que usted cría ganado lechero y quiere refugar las vacas menos productivas. Después de examinar los registros de las vacas que han completado su primera lactación, compila una lista de posibles refugos. La primera vaca de la lista – llamémosla Ruby- es una lechera decente, pero fue lenta en retornar al parto, lo que significa que su segunda lactación estará retrasada. Usted está tentado de refugarla por este motivo pero nota que el intervalo parto-concepción y cantidad de servicios por concepción - ambas medidas de habilidad para retornar al parto – no son muy repetibles ($r \approx 0.15$). En otras palabras, el amplio intervalo entre la primera y la segunda lactación de Ruby no es una fuerte evidencia de que tendrá periodos secos largos (sin lactar) en el futuro.

Definiciones alternativas de Repetibilidad

Así como hay definiciones alternativas de heredabilidad, hay definiciones alternativas de Repetibilidad. Cada definición es útil en su propia forma.

LA Repetibilidad puede ser pensada como un cambio en la habilidad de producción esperada por unidad de cambio en el valor fenotípico. Matemáticamente, la Repetibilidad es la regresión de la habilidad de producción en el valor fenotípico, o

$$r = b_{P.A.P}$$

La figura 9.4 contiene diagramas de dispersión de las mismas muestras de datos mostradas en la figura 9.3. (Solo es diagramado el primer registro de performance de un par). La pendiente de cada línea de regresión ($b_{P.A.P}$) indica Repetibilidad. Las regresiones implicadas en la generación de los valores eran (a) $b_{P.A.P} = 0,8$ y (b) $b_{P.A.P} = 0,1$. La Repetibilidad es mayor en el diagrama superior, entonces hay mayor cambio en la habilidad de producción por unidad de cambio en el valor fenotípico en el diagrama superior que en el inferior.

Como en el coeficiente de regresión, la Repetibilidad puede ser usada para predecir la habilidad de producción de un individuo de su valor fenotípico. Vea el ejemplo en el siguiente cuadro de texto.

La Repetibilidad también puede ser pensada como la razón de varianzas. Es la razón de la varianza de habilidad de producción y el valor fenotípico, o

$$r = \frac{\sigma_{PA}^2}{\sigma_P^2}$$

Si tuviese que traducir esta expresión a una fórmula en palabras, sería:

Repetibilidad= *la proporción de diferencias en performance para un carácter que son atribuibles a diferencias en la habilidad de producción para el carácter.*

Nuevamente, las “diferencias” están representadas por varianzas, y “una proporción de diferencias” se convierte en la razón de varianzas. Esta definición debería reforzar la idea de que cuando la Repetibilidad es alta, las diferencias en la performance del animal son altamente atribuibles a las diferencias en la habilidad de producción – no a las diferencias en los efectos ambientales temporarios. Cuando la Repetibilidad es baja, las diferencias en performance están menos determinadas por las diferencias en la habilidad de producción y más por diferencias en los efectos ambientales temporarios.

Ejemplo.

Las varianzas para puntuación de corte (CS) en caballos son:

$$\sigma_{PCS}^2 = 106 \text{ puntos}^2$$

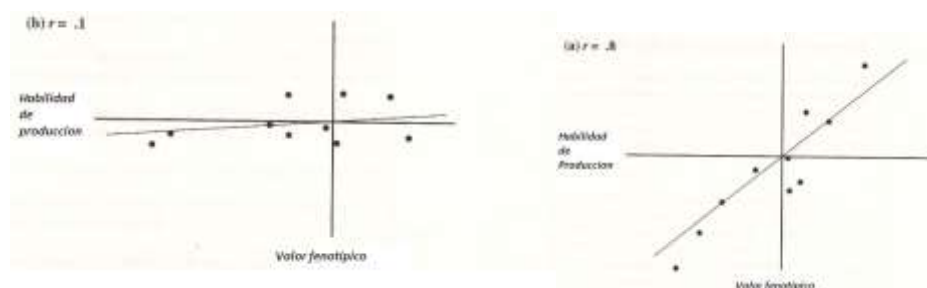


Figura 9.4. Diagramas de dispersión de la misma muestra de datos mostrada en la figura 9.3. (Solo es diagramado el primer registro de performance de un par). La pendiente de cada línea de regresión indica Repetibilidad. Las regresiones implicadas en la generación de los valores eran (a) $b_{P.A.P} = 0,8$ y (b) $b_{P.A.P} = 0,1$.

Y

$$\sigma_{PCS}^2 = 23 \text{ puntos}^2$$

Por lo tanto

$$\begin{aligned} r_{CS} &= \frac{\sigma_{PACS}^2}{\sigma_{PCS}^2} \\ &= \frac{23}{106} \\ &= .22 \end{aligned}$$

Y

$$\sigma_{P_{CS}}^2 = 23 \text{ puntos}^2$$

Por lo tanto

$$\begin{aligned} r_{CS} &= \frac{\sigma_{PA_{CS}}^2}{\sigma_{P_{CS}}^2} \\ &= \frac{23}{106} \\ &= .22 \end{aligned}$$

Cuando la heredabilidad y la Repetibilidad son expresadas como razones de varianzas, usted puede ver la relación entre los dos parámetros.

$$h^2 = \frac{\sigma_{BV}^2}{\sigma_P^2}$$

Y

$$\begin{aligned} r &= \frac{\sigma_{PA}^2}{\sigma_P^2} \\ &= \frac{\sigma_{BV}^2 + \sigma_{GCV}^2 + \sigma_{E_r}^2}{\sigma_P^2} \\ &= h^2 + \frac{\sigma_{GCV}^2 + \sigma_{E_r}^2}{\sigma_P^2} \end{aligned}$$

La Repetibilidad es (en casi todos los caso) al menos tan alta como la heredabilidad, y es a menudo considerada un límite superior para la heredabilidad.

Su primer registro pobre no es un fuerte indicador de que la habilidad de producción para el intervalo parto- concepción está por debajo del promedio. Entonces le da el beneficio de la duda y se la queda. Si Ruby es lenta para retornar al parto la próxima vez, probablemente sea duro con ella.

Esmeralda, la contemporánea de Ruby, también está en la lista para refugio. Esmeralda vuelve a criar rápidamente, pero su problema es un rendimiento de leche pobre. Al notar que la repetibilidad del rendimiento es bastante alta ($r \approx .5$), usted puede elegir refugar a Esmeralda. Dada la alta repetibilidad, el primer registro pobre de lactación de Esmeralda indica que sus futuros registros de producción también serán pobres y que su habilidad de producción para rendimiento lechero está muy por debajo del promedio.

Los ejemplos de Ruby y Esmeralda ilustran como la repetibilidad debería ser utilizada en el refugio. Cuando la repetibilidad es alta, refugie individuos poco productivos en base a su primer registro. Cuando la repetibilidad es baja, espere por más registros antes de tomar la decisión de refugar el animal.

Repetibilidad y predicción

En los casos de Ruby y Esmeralda, las decisiones de refugio son tomadas inteligentemente, pero todavía un poco subjetivamente. Un enfoque más objetivo hubiese sido calcular las predicciones para la habilidad de producción para el intervalo parto –concepción y el rendimiento de leche para cada vaca y refugar en la base de la MPPA (vea la siguiente sección en el cuadro o el capítulo 11 para explicaciones y ejemplos.) El cálculo de la MPPA

considera la repetibilidad de cada carácter. Por lo tanto, la MPPA de Ruby para el intervalo parto concepción, calculado bajo la asunción de baja repetibilidad, será más largo que el promedio, pero no *mucho* más largo que el promedio – no lo suficientemente largo como para justificar refugarla. Por otro lado, la MPPA de Esmeralda para el rendimiento de leche, calculado bajo la sunción de una alta repetibilidad, será bastante bajo y sugerirá que sea refugada.

Al igual que la heredabilidad es necesaria para predecir valores de cría, la repetibilidad es necesaria para predecir habilidades de producción. De hecho, la repetibilidad se necesita para cualquier cálculo de predicción en el cual se involucren registros repetidos. La razón para esto es que cuando un individuo tiene registros repetidos que están correlacionados (es decir $r > 0$), cada registro no es realmente un pieza de “evidencia” independiente. Cuanto más alta la repetibilidad, menor es el valor predictivo de cada registro adicional en un individuo. Por lo tanto, la repetibilidad es necesaria para ponderar correctamente las contribuciones de los registros repetidos.

Ejemplos matemáticos del uso de la repetibilidad en la predicción.

Suponga que queremos predecir la habilidad de predicción de Esmeralda para la producción de leche (MY) basado en su primera performance de lactación. La ecuación básica de predicción toma la siguiente forma:

$$\hat{Y}_i = \hat{\mu}_Y + b_{Y \cdot X}(X_i - \hat{\mu}_X)$$

En el caso de esmeralda, el valor predicho (\hat{Y}_i) es una predicción de su valor de cría para la habilidad de producción. (\hat{P}_{MY_i}), y la evidencia (X_i) es la performance de su primer registro de lactación (P_{MY_1}). LA ecuación de predicción es por lo tanto

$$\hat{P}_{MY_i} = \hat{\mu}_{P_{MY}} + b_{P_{MY} \cdot P_{MY}}(P_{MY_i} - \hat{\mu}_{P_{MY}})$$

La habilidad de producción promedio en la población ($\hat{\mu}_{P_{MY}}$) es definida como cero, y la regresión de la habilidad de producción en el valore fenotípico ($b_{P_{MY} \cdot P_{MY}}$) es Repetibilidad simple. Entonces

$$\begin{aligned} \hat{P}_{MY_i} &= 0 + r_{MY}(P_{MY_i} - \hat{\mu}_{P_{MY}}) \\ &= r_{MY}(P_{MY_i} - \hat{\mu}_{P_{MY}}) \end{aligned}$$

Si queremos predecir la habilidad de producción de Esmeralda para la habilidad de producción para producción de leche usando más de un registro de lactación, entonces la ecuación de predicción se vuelve:

$$\hat{P}_{MY_i} = \frac{nr_{MY}}{1 + (n-1)r_{MY}}(\bar{P}_{MY_i} - \hat{\mu}_{P_{MY}})$$

La expresión $\frac{nr_{MY}}{1 + (n-1)r_{MY}}$ representa la regresión de la habilidad de producción a la media de los registros repetidos propios de un individuo, y es una función de la Repetibilidad y el numero de registros (n). Para predecir el valor de cría para la producción de leche de Esmeralda a partir de sus propios registros de lactación, podríamos usar la ecuación;

$$\hat{B}\hat{V}_{MY_i} = \frac{nh_{MY}^2}{1 + (n-1)r_{MY}}(\bar{P}_{MY_i} - \hat{\mu}_{P_{MY}})$$

Note que, aunque estamos estimado valores de cría (y no habilidades de producción) con esta ecuación, la repetibilidad es un factor, porque estamos trabajando con registros repetidos de un individuo.

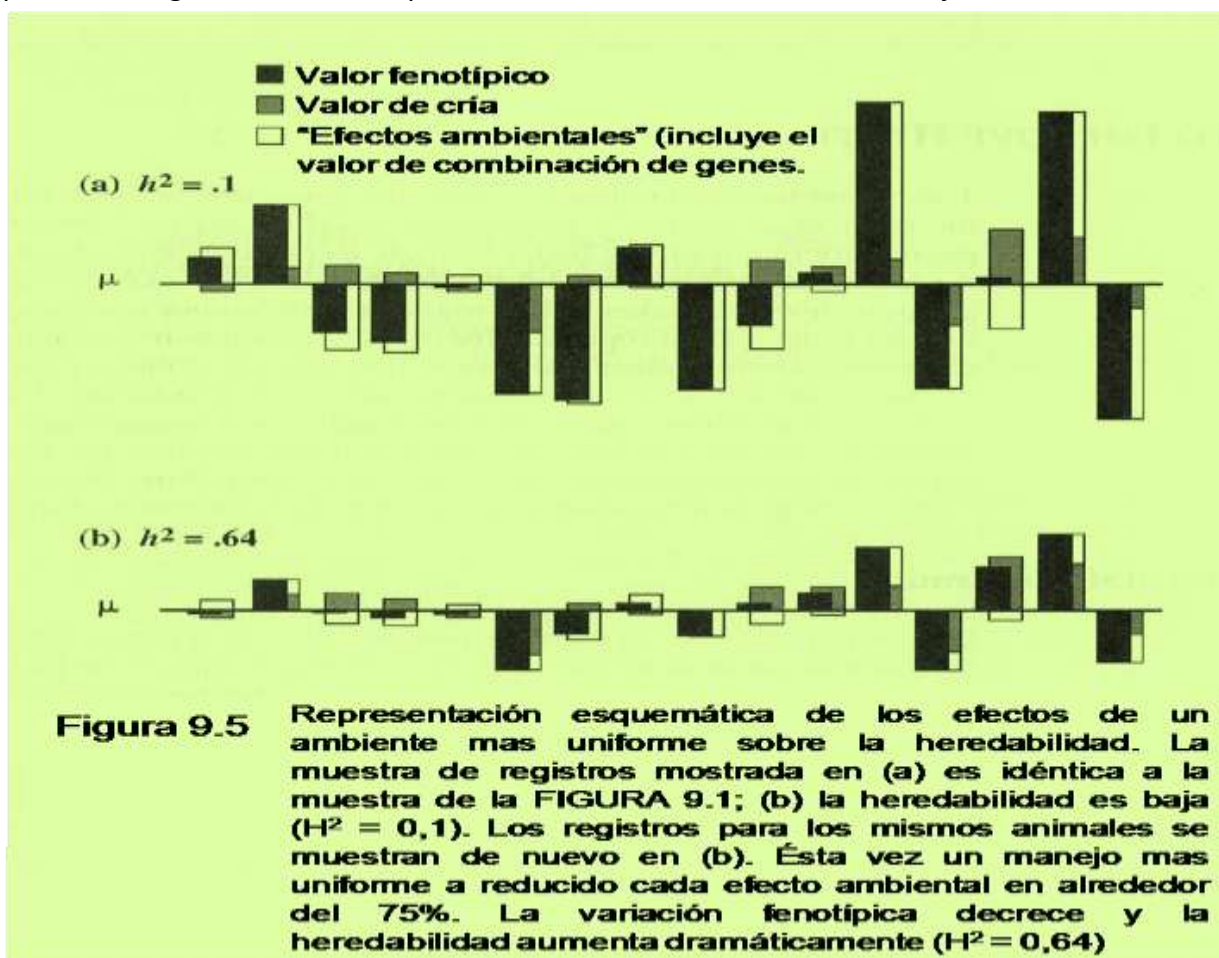
FORMAS DE MEJORAR LA HEREDABILIDAD Y LA REPETIBILIDAD

Cuanto más alta es la heredabilidad de un carácter, la performance en cualquier registro es un mejor indicador del valor de cría subyacente en un animal. Igualmente, cuanto más alta la repetibilidad de un carácter, un solo registro es un mejor indicador de la habilidad de producción subyacente. Cuando la heredabilidad es alta, la predicción de las habilidades de producción será más precisa y se cometerán menos errores en el refugio. Dada la elección, preferiríamos que la heredabilidad sea lo más alta posible y que la repetibilidad también sea alta.

Los criadores a menudo asumen que la heredabilidad y la repetibilidad son características inmutables de un carácter. De hecho, no lo son. Es posible incrementarlas, al menos hasta un punto. En el recordatorio de este capítulo discutimos las estrategias de manejo y las técnicas matemáticas que son utilizadas para aumentar la heredabilidad y la repetibilidad.

Uniformidad Ambiental:

Una forma importante de aumentar la heredabilidad y la repetibilidad es hacer el efecto ambiental ha sido reducido al 75 % - presumiblemente a través de un manejo más uniforme. Debido a que los efectos ambientales son ahora menores, la variación en los efectos ambientales es menor y la variación en performance también se reduce. Sin embargo, note que en el diagrama inferior, la performance es un indicador mucho mejor del valor de cría



que lo que era en el diagrama superior. En otras palabras, la heredabilidad ha aumentado.

Para un ejemplo menos teórico, considere un grupo de caballos pura sangre. La mitad de ellos son elegidos al azar y luego entrenados de manera que son corredores muy aptos y expertos. La otra mitad no recibió entrenamiento de ningún tipo. Son inexpertos y están fuera de forma. Ahora ponga todos estos caballos juntos en la misma carrera y registre el resultado. Las chances son que los caballos bien entrenados sobrepasarán a los otros. Sin embargo, ¿No es probable que algunos de los caballos no entrenados tengan buenos valores de cría para la habilidad en la carrera a pesar de que su performance no sea excepcional debido a su falta de entrenamiento? Y ¿No es posible que algunos de los caballos entrenados sean genéticamente mediocres y solo se desempeñen bien debido a su entrenamiento? ¿Es la performance en la carrera en este caso un buen indicador del valor de cría para el carácter habilidad en la carrera? En otras palabras, ¿es la heredabilidad del carácter habilidad de producción alta en esta pequeña población? La respuesta es claramente no. La performance no es un buen indicador del valor de cría subyacente, ya que por las diferencias en el entrenamiento – diferencias *ambientales* - tienen una performance parcial o limitada.

Ahora imagine que pasaría si todos los caballos del grupo hubiesen recibido un entrenamiento similar y luego hayan competido entre ellos. Ante la ausencia de cualquier ventaja o desventaja con respecto al entrenamiento, los caballos con los mejores valores de cría es más probable que sobrepasen a los caballos con valores de cría más pobres. En otras palabras, la relación entre la performance en la carrera y el valor de cría para la habilidad en la carrera es más fuerte que antes. La heredabilidad aumenta debido al ambiente de entrenamiento más uniforme.

¿Cómo manejar los animales para que los efectos ambientales sean lo más consistentes posible? La respuesta es minimizar las ventajas ambientales que tienen algunos animales sobre otros. En el ejemplo de los Pura Sangre la solución era proveer entrenamiento similar a todos los caballos. Para otras especies y otros caracteres, las prácticas de manejo diferirán. Por ejemplo en los animales lecheros, una forma de minimizar las diferencias ambientales que afectan la producción de leche sería proveer a todos los individuos de alimentación similar. En el ganado de carne, las diferencias ambientales en el peso al destete pueden ser minimizadas asegurándose que todos los animales se alimenten de manera similar y reciban el mismo calendario sanitario.

Note que minimizar los efectos ambientales no significa hacer al ambiente *mejor*. En su lugar, significa hacer al ambiente *más uniforme*. Nos es necesario que todos los caballos en nuestro ejemplo de los PSC reciban el mejor entrenamiento posible. La heredabilidad aumentará si reciben un nivel similar de entrenamiento, cualquiera sea el nivel.

Medición precisa

Cuanto más precisa es la medición de la performance en un carácter, mayor es la heredabilidad del carácter. Considere el ejemplo del peso al destete en el ganado de carne.

Los pesos al destete son medidos más precisamente si la balanza es controlada y frecuentemente calibrada, y todos los terneros están igualmente llenos (es decir todos tienen más o menos la misma cantidad de agua y alimento en el tracto digestivo). Si se llegan a estas condiciones, entonces el error de medición es minimizado, y las diferencias entre los pesos registrados de los animales es más probable que representen las diferencias genéticas subyacentes. Si se permite que se junte estiércol en la balanza y ésta no es recalibrada, o si los primeros terneros pesados no han tenido acceso al agua, pero los posteriores se han llenado en el comedero, entonces se introduce el error de medición. Las diferencias en los pesos registrados es menos probable que representen las diferencias genéticas subyacentes, y la heredabilidad se reduce.

Recalibrar la balanza y asegurar niveles similares de llenado aumenta la precisión en la medición y la heredabilidad creando un ambiente más uniforme en el cual los animales son medidos. Una mayor *precisión* en la medición aumenta también la heredabilidad. Para usar el ejemplo del peso al destete, mediciones más *precisas* pueden realizarse usando una balanza que pueda ser leída en incrementos de 5 lb que usando una en la cual los incrementos se lean en 20 lb. Los pesos al destete registrados en la balanza más sensible deberían ser más heredables (aunque sea un poco) que los pesos al destete registrados en una balanza menos precisa.

Ajustes matemáticos para efectos ambientales conocidos

La mayoría de los efectos ambientales (régimen de entrenamiento, nivel de alimentación, calidad de la pastura, etc.) son difíciles de cuantificar. No hay una forma sencilla de ajustar el registro de carrera de un caballo que considere la habilidad del entrenador del caballo. Igualmente, no hay una buena forma de ajustar el peso al destete de un ternero para considerar la calidad de la pastura. Los efectos ambientales como estos son considerados *desconocidos*, significando que no pueden ajustarse matemáticamente la performance animal teniéndolos en cuenta.

Sin embargo hay efectos ambientales *conocidos*. Son influencias que son tan consistentes, que los investigadores han desarrollado *factores matemáticos de ajuste* o *procedimientos de ajuste* para justificarlos. En la Tabla 9.3 hay una lista de los efectos ambientales para los cuales hay modificaciones matemáticas disponibles.

El peso al destete en ganado de carne provee un ejemplo típico de procedimientos de ajuste matemático para explicar los efectos ambientales. El peso al destete se ajusta normalmente para la edad del ternero y la edad de la madre del ternero.

El ajuste de la edad del ternero remueve la ventaja en peso de los terneros más grandes (más viejos) (o la desventaja en los terneros más jóvenes). El ajuste de la edad de la madre justifica el la mayor producción de leche y por lo tanto un mejor ambiente nutricional provisto por madres adultas. En los Estados Unidos, los pesos al destete son ajustados a los 205 días, equivalente con la siguiente fórmula

$$\text{Peso al destete ajustado} = \left(\frac{\text{peso actual} - \text{peso al nacimiento}}{\text{peso al destete}} \right)$$

x 205 + peso al nacimiento + factor edad de la madre

La parte de la fórmula en el paréntesis representa la tasa de crecimiento del ternero desde el nacimiento hasta la pesada. Multiplicar este valor por 205 y sumarle el peso del ternero al nacimiento provee una estimativa del peso que hubiera tenido el ternero a los 205 días de vida. El factor edad de la madre es tomado de una Tabla similar a la Tabla 9.4.

Los factores de ajuste como aquellos en la Tabla 9.4 podrían ser calculados por productores emprendedores. Sin embargo, típicamente, son determinados por investigadores de mejoramiento animal usando una gran cantidad de información de performance de una cantidad de poblaciones de investigación y/o de lotes privados. Debido a que cada factor de ajuste representa la influencia promedio de un efecto ambiental, debería funcionar razonablemente bien en la mayoría de las situaciones, pero puede no ser apropiado en ciertos lotes o rebaños en algunos años.

Los factores de ajuste pueden ser *aditivos* o *multiplicativos*. Los factores edad de la madre en la Tabla 9.4 son aditivos porque son simplemente sumados a los pesos al destete del ternero. Como se esperaría, los factores multiplicativos son utilizados como multiplicadores. Por ejemplo, el peso de una camada de cerdos de 21 días es modificado por la edad de los lechones multiplicando el peso de la camada por un factor que varía desde 1.3 para lechones que solo tienen 14 días al destete a 0.73 para cerdos que tienen 35 días.

Los procedimientos de ajuste y los factores de ajuste a menudo varían para las diferentes poblaciones dentro de una especie. Muchos criadores tienen su propio conjunto de ajustes. Las diferencias en los procedimientos de ajuste a menudo no representan las diferencias reales biológicas entre razas.

Tabla 9.3 Ejemplos de efectos ambientales por cada procedimiento matemático de ajuste y (o) factores de ajuste disponibles

Especies	Carácter	Efecto ambiental
Ganado de carne	Peso al nacimiento	Edad de la madre
	"	Sexo del ternero
	Peso al destete	Edad del ternero
	"	Edad de la madre
	Peso al año	Días transcurridos a la pesada
	Circunferencia escrotal	Edad del toro
	"	Edad de la madre
Ganado de leche	Frame score	Edad
	"	Sexo
	Producción de leche	Longitud de la lactancia
	"	Ordeños por día

	“	Edad al parto
	Grasa	Longitud de la lactación
	“	Ordeños por día
	“	Edad al parto
	Grasa corregida por rendimiento de leche	Rendimiento en grasa
Caballos	Competencias ganadas	Año
Cerdos	Tamaño de camada (numero de nacidos vivos)	Parición (número de camadas)
	Tamaño de camada (numero de destetados)	Parición
	Peso de la camada a los 21 días	Edad de los cerdos
	“	Parición
	“	Número de cerdos criados
	“	Numero de cerdos destetados
	Días para llegar a las 230 libras	Edad
	Espesor de la grasa dorsal	Peso
	Área de ojo de bife	Peso
Ovejas	Pesos (a los 30, 90, 120 días etc)	Edad del cordero
	“	Tipo de nacimiento /tipo de cría (mellizos criados como mellizos, etc)
	“	Edad de la madre
	“	Sexo
	Caracteres de la lana	Edad del cordero
	“	Tipo de nacimiento /tipo de cría
	“	Edad de la madre
	“	Sexo

Tabla 9.4. Factores de corrección por edad de la madre para peso al destete en ganado de carne.

Edad de la madre (años)	Ajuste (lb)	
	Machos	Hembras
2	60	54
3	40	36
4	20	18
5 a 10	0	0
11+	20	18

Una perspectiva matemática: Como la reducción de los efectos ambientales aumenta la heredabilidad y la repetibilidad

Usted puede ver como reduciendo los efectos ambientales matemáticamente aumenta la heredabilidad y la repetibilidad si usted las expresa como razón de la varianza. Por ejemplo:

=Escriba aquí la ecuación.

Expandiendo el denominador,

Si se reducen los efectos ambientales _ya sea haciéndolos más uniformes o por ajustes matemáticos de efectos conocidos-reducimos δ_E^2 y reducimos el denominador. La expresión entera (es decir la heredabilidad) aumenta como resultado de ello.

Ejemplo:

Los datos usados para la Figura 9.5 provee un ejemplo útil. Antes de reducir los efectos ambientales, $\delta_{BV}^2 = 0.1$ y $\delta_{E*1}^2 = 0.9$ (la combinación de genes y los efectos ambientales se han agrupado, entonces $\delta_{E*}^2 = \delta_{GCV}^2 + \delta_E^2$) Entonces,

Después de reducir los efectos ambientales el 75%

Y

La heredabilidad aumenta de 0,1 a 0,64.

Expresando la repetibilidad como la razón de la varianza, se puede ver como se reducen los efectos ambientales (*temporarios*) matemáticamente aumenta la repetibilidad en la misma forma que aumenta la heredabilidad.

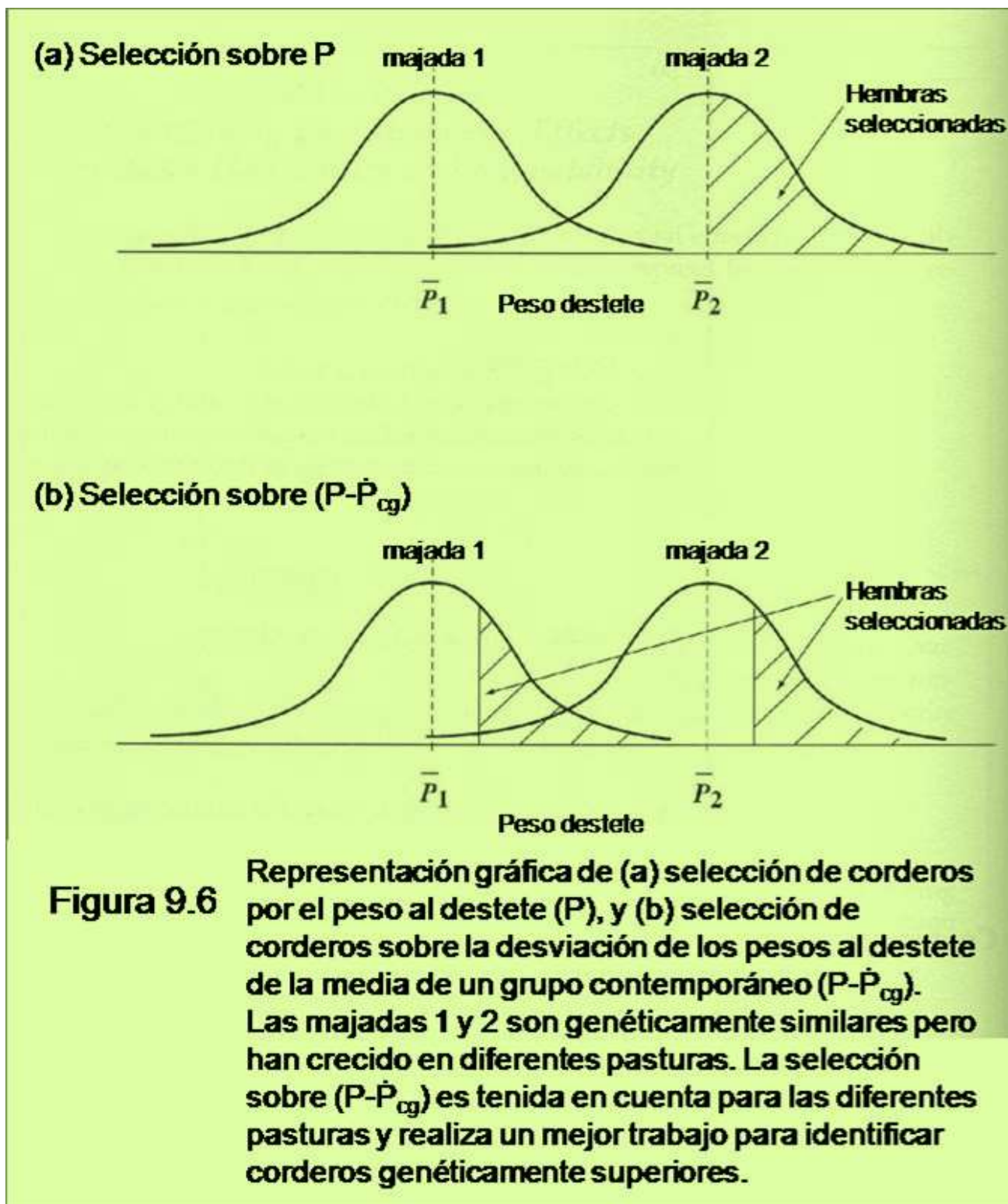
Expandiendo denominador y numerador,

Cualquier reducción en δ_E^2 hara el denominador de esta expresión mas bajo y aumentara la repetibilidad

Grupos contemporáneos

Podemos incrementar la heredabilidad y repetibilidad de los caracteres ajustando matemáticamente para efectos ambientales conocidos y manejando los animales para minimizar las diferencias en la performance animal causadas por otros efectos ambientales. ¿Pero qué se puede hacer en situaciones donde no todos los animales pueden ser manejados de la misma forma? Por ejemplo ¿Qué debería hacer un criador de animales en sistemas extensivos de pastoreo cuando algunos animales en un rebaño o lote tienen acceso a una pastura de alta calidad, pero otros deben ser confinados en una pastura de poca calidad? Y ¿Qué se puede hacer para hacer posible que la performance de los animales de un criador sea comparada justamente con la performance de los animales de otro criador cuando el manejo y el ambiente físico difieren en sus establecimientos?

Una respuesta es *expresar la performance del animal no en términos absolutos, sino como una desviación de la media de un grupo contemporáneo*. **Un grupo contemporáneo, es un grupo de animales que han experimentado un ambiente similar con respecto a la expresión de un carácter.** Un “*ambiente similar*” en este contexto típicamente significa que los animales en el grupo (contemporáneos) se desempeñan en la mismo lugar físico, son del mismo sexo, de edad similar y han tenido un mismo manejo.



Por ejemplo un grupo contemporáneo para peso al destete en corderos o terneros comúnmente serían definidos por: el criador (rebaño o lote), año, estación del año, sexo, y efectos de manejo como la pastura o el régimen de alimentación. Un grupo contemporáneo para exposiciones, carreras, pruebas de freno y pruebas de aparte en caballos típicamente consistirían en animales en la misma competencia – la misma categoría, carrera, concurso o muestra. (Los grupos contemporáneos para especies productoras de alimentos o fibra son

comúnmente restringidos a animales que han pasado su vida juntos. Los grupos contemporáneos para animales de competencia (por ejemplo caballos y perros) típicamente incluyen individuos de diferentes orígenes. Este último grupo contemporáneo tiene la desventaja de ser incapaz de explicar el ambiente precompetencia) La Figura 9.6 ilustra la ventaja de seleccionar animales- en este caso, corderas – en base a su desviación de la media del grupo contemporáneo ($P - \bar{P}_{cg}$) en lugar de la selección por performance absoluta (P). Los lotes 1 y 2 pertenecen a un solo establecimiento. Son genéticamente similares, pero el lote 2 se mantuvo en pasturas de mayor calidad que el lote 1. Por lo tanto los pesos al destete fueron mayores en el lote 2. En el diagrama superior (a), los corderos de reemplazo fueron escogidos en base a su propio peso al destete (presumiblemente ajustados por edad, edad de la madre, tipo de nacimiento, y tipo de crianza). Asumiendo que el 25 % de borregas se necesitan como reemplazo o reposición, la selección de las corderas más pesadas resulta en que todas las seleccionadas provienen del lote 2. Esto es evidentemente injusto para las borregas con mejor desempeño en el lote 1. Es probable que tengan valores de cría altos para peso al destete, pero no pueden competir con las del lote 2 debido a su nutrición inferior.

En el diagrama inferior (b), las borregas, todavía son elegidos por el fenotipo, pero esta vez el fenotipo es definido como una desviación de la media del grupo contemporáneo (grupo contemporáneo en este ejemplo, se usa como sinónimo de lote). Con este procedimiento, se eligen cantidades iguales de borregas de cada lote, el cual es el que se debe seguir, si el lote es verdaderamente similar genéticamente

La Figura 9.6 claramente ilustra la ventaja de seleccionar en base a las desviaciones de la media de un grupo contemporáneo cuando los grupos de animales experimentan diferentes ambientes. Sin embargo, lo que podría no estar tan claro es como la expresión de la performance como desviación de la media de un grupo contemporáneo, aumenta la heredabilidad y repetibilidad de un carácter. Piense en ello de esta forma. Cuando existen diferencias ambientales entre grupos de animales, la relación entre los valores de cría de los animales y la performance absoluta se debilita. Algunos animales con valores de cría pobres se desempeñan relativamente bien debido a un ambiente de grupo favorable, y algunos animales con valores de cría superiores se desempeñan pobremente a causa de un ambiente de grupo desfavorable

Pero cuando el fenotipo se expresa como una desviación de la media de un grupo contemporáneo, las diferencias ambientales entre grupos se justifican, y las relaciones entre los valores de cría de los animales y esta nueva medida de performance es mucho más fuerte. Matemáticamente,

$$r_{BV, (P - \bar{P}_{cg})} > r_{BV, P}$$

Por lo tanto la heredabilidad se aumenta usando desviaciones de la media de un grupo contemporáneo. Para caracteres repetidos, la repetibilidad se aumenta por la misma razón.

Cuando el fenotipo se expresa como una desviación de la media de un grupo contemporáneo, la relación entre la habilidad de producción de un animal y el fenotipo es más fuerte.

Matemáticamente,

$$r_{PA, (P - P_{cg})} > r_{PA,P}$$

Los grupos contemporáneos son comúnmente utilizados para explicar las diferencias ambientales entre grupos de animales. También pueden ser usados como una alternativa a los ajustes matemáticos para efectos ambientales conocidos. Por ejemplo, suponga que el criador de la oveja de la Figura 9.6 piensa que los factores de ajuste estándar para edad de la madre no eran apropiados para sus borregas de reposición. Probablemente los factores de ajuste eran muy pequeños y ponían a sus pequeñas ovejas en desventaja. En vez de aceptar esos factores de ajuste debería formar grupos contemporáneos especiales para los corderos de sus borregas de un año. De esta manera estos corderos serían comparados solamente con los corderos de borregas de un año, y las diferencias de grupos contemporáneos causada por factores de ajuste incorrectos podrían ser tenidas en cuenta. Esta es una buena idea siempre y cuando los grupos contemporáneos no queden muy pequeños. Los grupos contemporáneos muy pequeños dificultan las comparaciones significativas.

Grupo contemporáneo, es un grupo de animales que han experimentado un ambiente similar con respecto a la expresión de un carácter. Los contemporáneos se desempeñan en la mismo lugar físico, son del mismo sexo, de edad similar y han sido manejados similarmente.

Un nuevo modelo

La razón por la cual se utilizan grupos contemporáneos es para explicar los **efectos de grupo contemporáneo (E_{cg})**, es decir los **efectos ambientales comunes a todos los miembros del grupo contemporáneo**. Luego de incorporar los efectos de grupo contemporáneo, el modelo genético para caracteres cuantitativos es:

$$P = \mu + BV + GCV + E_{cg} + E$$

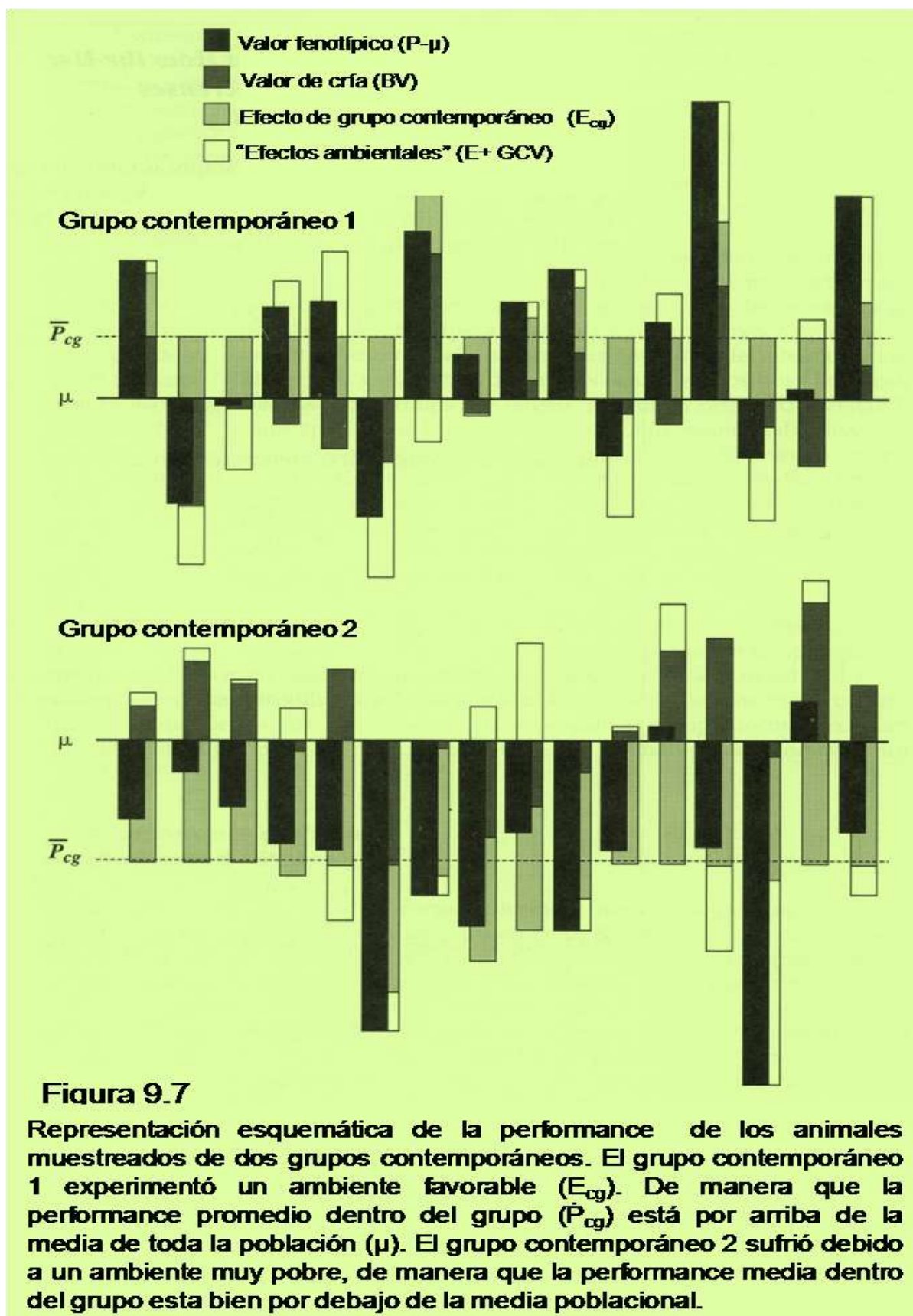
O para los caracteres repetidos

$$P = \mu + BV + GCV + E_p + E_{cg} + E_t$$

Note que el efecto del grupo contemporáneo **es otro efecto ambiental**. Refleja la influencia que tienen sobre la performance de un individuo los factores ambientales comunes a todos los animales del grupo contemporáneo. En nuestro ejemplo de las ovejas, tales factores ambientales fueron primariamente asociados con la calidad del forraje. En los caballos de carrera, las condiciones de la pista serían una gran parte de los efectos de grupos

contemporáneos. En las aves de corral, los efectos de grupo contemporáneo pueden provenir de las diferencias de temperatura, humedad y ventilación de los galpones.

La influencia de los efectos de grupo contemporáneo se ilustra en la Figura 9.7. Los miembros del grupo contemporáneo 1 (diagrama superior) se benefician de un efecto de grupo contemporáneo (E_{cg}) superior al promedio. A pesar de que estos animales no son genéticamente superiores en promedio, a la población en general, la performance de la mayoría de ellos es superior a la media (μ) de la población. Los animales en el grupo contemporáneo 2 (diagrama inferior) no tienen tanta suerte. El ambiente para este grupo es pobre. No hay una diferencia genética apreciable entre los dos grupos, pero casi todos los miembros del grupo 2 tienen una performance inferior al promedio debido al efecto de grupo contemporáneo desfavorable. Como puedes ver, los efectos de grupo contemporáneo tienden a ensombrecer la performance, haciendo difícil de comparar la performance de individuos en diferentes grupos contemporáneos.



Si pudiéramos, sería útil remover los efectos de grupo contemporáneo. Afortunadamente, esto se puede realizar expresando la performance como una desviación de la media del

grupo contemporáneo. Si asumimos que la performance media de un grupo contemporáneo es simplemente una función de la media de toda la población y del efecto del grupo contemporáneo, esto es,

$$\bar{P}_{cg} = \mu + E_{cg}$$

Entonces

$$P = \bar{P}_{cg} + BV + GCV + E$$

Y nuestra nueva medida de performance – la desviación fenotípica en un animal de la media de su grupo contemporáneo – puede expresarse como:

$$P - \bar{P}_{cg} = BV + GCV + E$$

O para caracteres repetidos

$$P - \bar{P}_{cg} = BV + GCV + E_p + E_t$$

Esta nueva medida de la performance ya no es empañada por los efectos de grupo contemporáneo. Han sido removidos, extrayendo la media del grupo contemporáneo. Como con los otros efectos ambientales, la remoción de los efectos de grupo contemporáneo aumenta la heredabilidad y la repetibilidad.

Expresar la performance como una desviación de la media del grupo contemporáneo es una técnica útil cuando las medias de los grupos contemporáneos difieren estrictamente por razones ambientales. Pero ¿Qué pasa si los grupos contemporáneos son *genéticamente* diferentes? ¿Qué pasa si un grupo es de un rebaño o lote genéticamente sobresaliente y otro grupo es de un rebaño o lote genéticamente pobre? ¿Es justo comparar animales de un grupo de animales con animales de otro en a base a las desviaciones de las medias de los grupos contemporáneos? ¿Debería un animal con una desviación fenotípica de +20 lb en el primer grupo ser considerado genéticamente equivalente a un animal con una desviación de +20 lb en el segundo grupo?

La respuesta es claramente no. Cuando existe razón para creer que los grupos contemporáneos son genéticamente diferentes, el uso de las desviaciones de las medias de los grupos contemporáneos para comparar animales de diferentes grupos, será erróneo.

Comparar desviaciones a través de grupos contemporáneos funciona mejor cuando son del mismo rebaño o lote. Comparar desviaciones a través de grupos no funciona bien cuando las diferencias entre grupos son genéticas en origen. Sin embargo, para muchas especies y razas dentro de especies las diferencias ambientales entre grupos contemporáneos son generalmente mayores que las diferencias genéticas entre grupos. Esto es especialmente cierto para animales como ovejas y ganado de carne que se crían en extensivo y dependen de pastizales y pasturas, donde el ambiente está ampliamente fuera del control del hombre.

Si usted es un criador de este tipo de especies y se le da la posibilidad de comparar animales de diferentes grupos en base a la performance absoluta o de desviaciones de la media de grupos contemporáneos, elegirá más esta última.

Hay una forma de comparar animales a través de grupos contemporáneos *que explica las diferencias ambientales y genéticas entre grupos*. En el capítulo 11, discutiremos “*la mejor predicción lineal insesgada*” (BLUP), una metodología estadística para predicción genética.

BLUP no usa las desviaciones de la media de grupo contemporáneo, pero si incorpora información del grupo contemporáneo. Puede ser utilizado no solamente para predecir valores genéticos, sino también para estimar los efectos del grupo contemporáneo.

Importancia de la formación correcta de los grupos contemporáneos

Cuando los grupos contemporáneos se forman correctamente, pueden ayudar a incrementar la heredabilidad y la repetibilidad. Cuando están incorrectamente formados, pueden tener el efecto contrario. Sin embargo, más importante es que un agrupamiento incorrecto puede distorsionar los registros de performance y las predicciones genéticas de los individuos.

El problema usualmente ocurre cuando algunos animales reciben tratamiento preferencial, y sus registros son agrupados con los de otros animales que no reciben tratamiento especial. Por ejemplo, el ganado vacuno que está siendo preparado para exposiciones es típicamente separado del rebaño y se les da comida y cuidados extra. Como resultado, crecen más rápido. Si un criador no forma un grupo contemporáneo específico para las pistas de exposición y reúne todos sus registros en un grupo contemporáneo, parecerá que los animales de competencia tienen mayor potencial para la tasa de crecimiento de lo que realmente tienen. Hay chances de que ellos hayan tenido un crecimiento más rápido que el promedio, incluso sin tratamiento preferencial (o que no hayan sido elegidos para competir), pero su performance relativa ha sido sesgada hacia “arriba” (en alza) por la formación inadecuada del grupo contemporáneo.

Para un ejemplo visual, vuelva a la Figura 9.7. Imagine que el grupo contemporáneo 1 representa animales que han sido alistados para la competencia. Han sido bien alimentados, entonces su efecto de grupo contemporáneo para caracteres de peso está muy por encima de la media. Ahora imagine que el criador de estos animales se oponga a crear un grupo contemporáneo separado para la competencia y agrupe la información de performance de estos animales con información de performance del grupo contemporáneo 2, un grupo para el cual el E_{cg} está muy por debajo de la media. Cuando se combinan los dos conjuntos de información, casi todos los otros animales de más alta performance aparente son animales de competencia, y todos los animales de performance aparentemente baja no lo son. Debido a la diferencia en efectos del grupo contemporáneo, la performance relativa de todos los animales está ahora mal sesgada – hacia arriba para los animales de competencia, y hacia abajo para los otros. Cualquier predicción genética que involucre los registros de performance de estos animales también será sesgada.

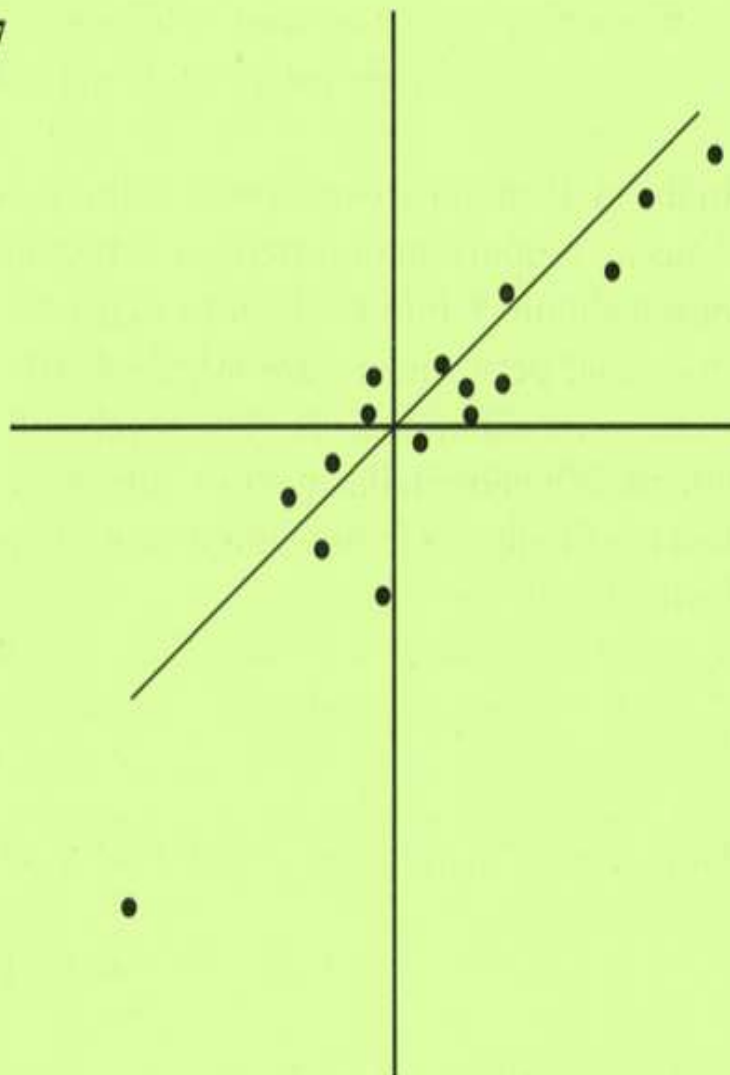
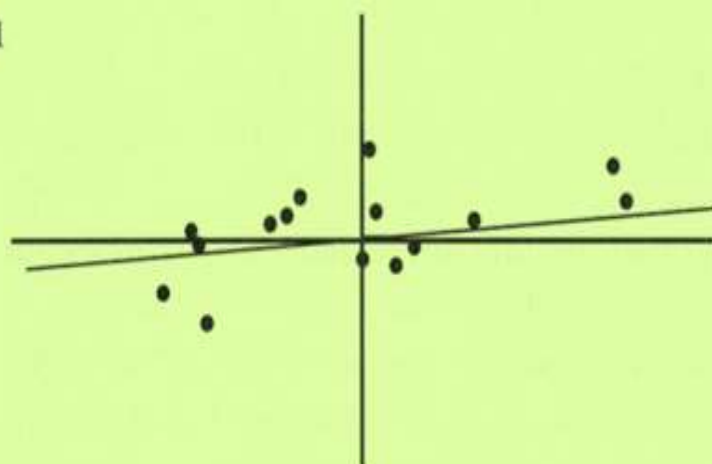
(a) $h^2 = .7$ **Figura 9.2**

Diagrama de distribución de las mismas muestras de datos de la figura 9.1, la pendiente de cada línea de regresión indica la heredabilidad. Las regresiones implicadas en la generación de los valores fueron (a) $b_{bv,p} = 0,7$ y (b) $b_{bv,p} = 0,1$.

(b) $h^2 = .1$ 

Una perspectiva matemática: Como el uso de grupos contemporáneos aumenta la heredabilidad y la repetibilidad

Expresando repetibilidad y heredabilidad como razones de la varianza, se puede ver como el uso de las desviaciones sobre las medias de los grupos contemporáneos , matemáticamente aumentan ambas. En el caso de la heredabilidad, si se usa datos de performance crudos, (no las desviaciones) , entonces,

Pero usando desviaciones de las medias de grupos contemporáneos,

Porque δ_{ECG}^2 ha sido eliminada del denominador, la heredabilidad aumenta.

De la misma forma, para repetibilidad, si se usan datos crudos de performance (no las desviaciones), entonces

Pero usando las desviaciones de las medias de los grupos contemporáneos,

Eliminando δ_{Ecg}^2 del denominador la repetibilidad aumenta.

Relación de los caracteres

Para explicar los efectos del grupo contemporáneo, la performance animal es a menudo expresada como desviación de la media del grupo contemporáneo. Pero en algunas

especies, particularmente cerdos y ganado de carne, una alternativa a las desviaciones conocida como **relación de los caracteres** es comúnmente usada. Como la desviación de la media del grupo contemporáneo, **la relación del carácter es una expresión de la performance relativa**. Es la relación de la performance de un individuo y la performance promedio de todos los animales en su grupo contemporáneo.

Para calcular la relación de un carácter para un individuo, los registros de performance de ese animal y los registros de performance de sus contemporáneos primero son ajustados para los efectos ambientales conocidos.

La relación i de un animal entonces es calculada como:

$$\text{Relación}_i = \frac{P_i}{P_{cg}} \times 100$$

Por ejemplo, si un cordero destetado a los 60 días cuyo peso al destete ajustado es de 56 lb y el peso al destete ajustado promedio en su grupo contemporáneo es de 50 lb, la relación de su peso al destete sería

$$\begin{aligned} & \frac{56}{50} \times 100 \\ & = 1.12 \times 100 \\ & = 112 \end{aligned}$$

La relación para un cordero de 46 libras del mismo grupo contemporáneo sería

$$\begin{aligned} & \frac{46}{50} \times 100 \\ & = 0.92 \times 100 \\ & = 92 \end{aligned}$$

La relación de caracteres es simple de entender. La relación promedio dentro de un grupo contemporáneo es 100, entonces cualquier razón por encima de 100 indica una performance por encima del promedio (no necesariamente *mejor* que el promedio), y cualquier razón por debajo de 100 indica una performance inferior al promedio. Las relaciones tienen una ventaja adicional sobre las desviaciones de la media de grupos contemporáneos y es que su interpretación no depende del carácter involucrado y no requiere ningún conocimiento de la variabilidad del carácter. En el ejemplo del peso al destete, la desviación del primer cordero de 6 lb de la media contemporánea es impresionante, pero imagínese cuán impresionante sería si la desviación de 6 lb hubiese sido del carácter peso al nacimiento. Por el otro lado la performance del primer cordero, expresada como relación, es considerada un 12% por encima de la media y la performance

del segundo cordero es considerada un 8% por debajo de la media. Relaciones de 112y 92 serían percibidas de la misma forma ya sea que el carácter involucrado sea peso al destete de 60 días o cualquier otro.

Las relaciones de caracteres representan una forma conveniente de representar la información fenotípica (y medidas fenotípicas en general). Pero están limitados en su habilidad para indicar un valor de cría. Incluso las especies donde las relaciones son comúnmente usadas, los criadores prestan cada vez menos atención a ellas y cada vez más atención a mejores indicadores del valor de cría – EBVs y EPDs

Relación de caracteres: Una expresión de performance relativa – la relación de la performance de un individuo y la performance promedio de todos los animales del grupo contemporáneo de un individuo.