

COMPONENTES DE (CO)VARIANZA DEL CRECIMIENTO POSDESTETE EN VAQUILLAS SANTA GERTRUDIS UTILIZANDO MODELOS DE REGRESIÓN ALEATORIA

COMPONENTS OF (CO)VARIANCE OF POSTWEANING GROWTH IN SANTA GERTRUDIS HEIFERS USING RANDOM REGRESSION MODELS

José L. Espinoza-Villavicencio¹, Alejandro Palacios-Espinosa^{1*}, Ariel Guillén-Trujillo¹,
Narciso Y. Avila-Serrano², Danilo Guerra-Iglesias³

¹Universidad Autónoma de Baja California Sur. México. (palacios@uabcs.mx). ²Universidad del Mar. México. ³Centro de Investigaciones para el Mejoramiento Animal de la Ganadería Tropical. Cuba.

RESUMEN

La capacidad de crecimiento, uno de los factores más importantes en bovinos productores de carne, está determinada por el crecimiento pre y post destete, por lo que ambas etapas son relevantes en los procesos de selección de reproductores. La estimación precisa de los componentes de (co)varianza y parámetros genéticos durante estos periodos mejora la respuesta en esquemas de selección. Con este objetivo se estimaron componentes de (co)varianza y parámetros genéticos del crecimiento desde el destete hasta los 900 d de edad en vaquillas Santa Gertrudis, mediante un modelo de regresión aleatoria utilizando polinomios de Legendre para los efectos aditivo, materno y de ambiente permanente. Se usaron 5709 pesajes de 1903 vaquillas y se registraron sus pesos al destete, al año de edad y al inicio de la etapa reproductiva. El análisis de los resultados indicó un aumento de las varianzas aditiva y de ambiente permanente con la edad, mientras que la varianza debida a efectos maternos disminuyó. La tendencia de la heredabilidad para los efectos directos fue decreciente del destete (0.08) hasta los 280 d de edad (0.04); de ahí y hasta los 900 d aumentó (0.20). Los efectos del ambiente permanente fueron opuestos a la heredabilidad para los efectos directos. La heredabilidad para los efectos maternos decreció de 0.10 (al destete) hasta 0 (a los 900 d). Las correlaciones genéticas fueron negativas entre los pesajes más distantes, pero altas y positivas entre pesajes consecutivos, con valores mayores a 0.85 desde los 400 d, por lo que la selección para peso corporal a edades posteriores será más efectiva.

Palabras claves: crecimiento, parámetros genéticos, bovino productores de carne, regresión aleatoria.

ABSTRACT

The capacity for growth, one of the most important factors in beef cattle is determined by the pre-and post-weaning growth, so that both steps are important in the selection process of sires. The accurate estimation of components of (co)variance and genetic parameters during these periods improves the response in the selection schemes. With this objective, components of (co)variance and genetic parameters of growth were estimated from weaning to 900 d of age in Santa Gertrudis heifers, through a random regression model using Legendre polynomials for the additive effects, maternal and permanent environment. Thus, 5709 weighings were used from 1903 heifers and their weights at weaning, at a year of age and at the beginning the reproductive stage were recorded. The analysis of the results indicated an increase in the additive variances and permanent environment with the age, while the variance due to maternal effects decrease. The trend of heritability for direct effects was declining from weaning (0.08) to 280 d of age (0.04); from here and up to 900 d, the trend increased (0.20). The effects of permanent environment were opposed to heritability for the direct effects. Heritability for the maternal effects decreased from 0.10 (at weaning) up to 0 (at 900 d). Genetic correlations were negative between more distant, but high and positive between consecutive weighings, with values higher than 0.85 since the 400 d, so that selection for body weight at later ages will be more effective.

Key words: growth, genetic parameters, beef cattle, random regression.

INTRODUCTION

Phenotypic characters whose values change over time are called time-dependent traits or longitudinal or path traits (Yang *et al.*, 2006).

*Autor responsable ♦ Author for correspondence.

Recibido: Octubre, 2010. Aprobado: Abril, 2011.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 45: 423-430. 2011.

INTRODUCCIÓN

Los caracteres fenotípicos cuyos valores cambian con el tiempo se llaman rasgos dependientes del tiempo o rasgos longitudinales o de trayectoria (Yang *et al.*, 2006). Según Schaeffer (1999) pueden existir diferentes genes que se activan o desactivan con el envejecimiento del animal causando cambios en su comportamiento. Mrode y Kennedy (1998) señalan estos cambios en el comportamiento animal con la edad y, además, los rasgos dependientes del tiempo pueden estar controlados por diferentes conjuntos de genes (Wu *et al.*, 2002).

Las funciones de covarianzas y los modelos de regresión aleatoria (MRA) se han propuesto como alternativas para modelar rasgos que son medidos repetidamente en la vida del animal (Kirkpatrick *et al.*, 1990; Meyer, 2001), lo que facilita modelar cambios en esos rasgos a través del tiempo y en su estructura de (co)varianzas (Meyer, 2001). Los MRA estiman los valores genéticos en cualquier punto de la curva de crecimiento, en contraste con los modelos multivariados que estiman sólo los puntos donde se ha medido el carácter. La principal implicación práctica de los MRA es la posibilidad de cambiar la forma de la curva de crecimiento a través de la selección; por ejemplo, seleccionar para mayor crecimiento y menor edad a la madurez, sin cambiar el peso a la edad adulta. Entre otras aplicaciones, también se pueden estimar componentes de (co)varianza y valores genéticos en cualquier edad o función de esta, aún sin haber medido a los animales.

Para los MRA se usa el día de control en bovinos lecheros (Jamrozik y Schaeffer, 1997; van der Werf *et al.*, 1998), y en bovinos productores de carne (Albuquerque y Meyer, 2001a; Nobre *et al.*, 2003). Los MRA aún no se aplican como parte del mejoramiento animal en Cuba y sólo se han publicado los estudios de Menéndez y Caunedo (2005) y González-Peña *et al.* (2007) en el día de control de la producción de leche en vacas Siboney, de Menéndez *et al.* (2006) para machos Cebú en prueba de comportamiento en pastoreo y de Guerra *et al.* (2009) en el periodo de servicio en Santa Gertrudis. El objetivo del presente estudio fue estimar los componentes de (co)varianza en caracteres de crecimiento de hembras Santa Gertrudis del destete a los

According to Schaeffer (1999) there may be different genes that are activated or deactivated with the animal's aging causing changes in its behavior. Mrode and Kennedy (1998) indicate these changes in the animal behavior with age and also time-dependent traits can be controlled by different sets of genes (Wu *et al.*, 2002).

Covariance functions and random regression models (MRA) have been proposed as alternatives to model traits that are measured repeatedly in the animal's life (Kirkpatrick *et al.*, 1990; Meyer, 2001), which facilitates modeling changes in these traits over time and in its structure of (co)variance (Meyer, 2001). The MRA estimate the genetic values in any point of the growth curve, in contrast to the multivariate models that only estimate the points where the character has been measured. The main practical implication of the MRA is the possibility to change the shape of the growth curve through the selection; for example, selecting for higher growth and lower age at maturity, without changing the weight at the adult age. Among other applications components of (co)variance and genetic values may also be estimated at any age or function of this, even without having evaluated the animals.

For MRA the test day is used in dairy cattle (Jamrozik and Schaeffer, 1997; van der Werf *et al.*, 1998), and in beef cattle (Albuquerque and Meyer, 2001a; Nobre *et al.*, 2003). The MRA are not yet applied as part of animal breeding in Cuba and only the studies of Menéndez and Caunedo (2005) and González-Peña *et al.* (2007) on the test day milk production in cows Siboney, and the studies of Menéndez *et al.* (2006) on Cebú males in test of behavior under grazing and studies of Guerra *et al.* (2009) on the mating period in Santa Gertrudis have been published. The objective of this study was to estimate the components of (co)variance in growth traits of Santa Gertrudis females from weaning to 900 d of age, using a random regression model with Legendre polynomials.

MATERIALS AND METHODS

The data were obtained from the individual control system of the Santa Gertrudis cattle population on the Island of Turiguanó, north of the province of Ciego de Ávila in Cuba. The feeding system was grazing plus mineral salts *ad libitum*. Calves remained

900 d de edad, mediante un modelo de regresión aleatoria con polinomios de Legendre.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los datos se obtuvieron del sistema de control individual de la población de bovinos Santa Gertrudis, en la Isla de Turiguanó, al norte de la provincia de Ciego de Ávila en Cuba. El sistema de alimentación fue pastoreo más sales minerales *ad libitum*. Las crías permanecieron con sus madres hasta el destete (siete meses de edad) y después entraron a un centro de desarrollo hasta su gestación mediante inseminación artificial.

La muestra comprendió 5709 pesajes de 1903 vaquillas (hijas de 54 padres y 1593 madres) y las variables fueron peso corporal a los siete meses (PD), al año (PA), y al inicio de la etapa reproductiva (PI) con más de 300 kg y edad variable. El número de bovinos en el pedigrí fue 3806 pero quedaron 2843 después de eliminar los animales innecesarios. En la Figura 1 se muestra el número de observaciones y el peso correspondiente a intervalos de clase de 10 d, durante el crecimiento desde el destete hasta los 900 d de edad; los datos se agrupan alrededor del destete y al año de edad, pero varió la edad para alcanzar el PI (300 kg).

Para determinar los efectos fijos que influyen en el peso corporal se realizaron análisis preliminares, así como para encontrar el mejor orden de ajuste para la regresión de peso sobre edad, el cual fue de segundo orden y se consideró en los análisis. Previamente se determinó no incluir el efecto del ambiente permanente materno por carecer de significancia estadística. Los datos se analizaron con el programa WOMBAT de Meyer (2006) considerando el siguiente modelo de regresión aleatoria:

with their mothers until weaning (seven months old) and they remained in a development center until their pregnancy using artificial insemination.

Sample consisted of 5709 weights of 1903 heifers (daughters of 54 fathers and 1593 mothers) and the variables were body weight at seven months (PD), at a year (PA) and at the beginning of the reproductive stage (PI) with more than 300 kg and variable age. The cattle numbers in the pedigree was 3806 but 2843 remained after eliminating unnecessary animals. Figure 1 shows the number of observations and the corresponding weight to intervals of class of 10 d, during the growth from weaning up to 900 d of age; data were grouped around weaning and one year of age, but age varied to achieve the PI (300 kg).

To determine the fixed effects that influence body weight preliminary analysis were carried out, as well as to find the best order of fit for the regression of weight on age, which was second order and was considered in the analysis. Previously, it was determined not include the effect of maternal permanent environment by lack of statistical significance. Data were analyzed using the Meyer WOMBAT program (2006) considering the following random regression model:

$$y_{ij} = GC_{ij} + \sum_{m=0}^2 \beta_m \varphi_m(t_{ij}^*) + \sum_{m=0}^1 \alpha_{im} \varphi_m(t_{ij}^*) + \sum_{m=0}^1 \gamma_{im} \varphi_m(t_{ij}^*) + \sum_{m=0}^1 \delta_{im} \varphi_m(t_{ij}^*) + \varepsilon_{ij}$$

where y_{ij} represent the j^{th} record of the i^{th} animal taken in time (age) t ; GC_{ij} represent the fixed effects of contemporary group (herd-year-term of birth); β_m is the fixed regression

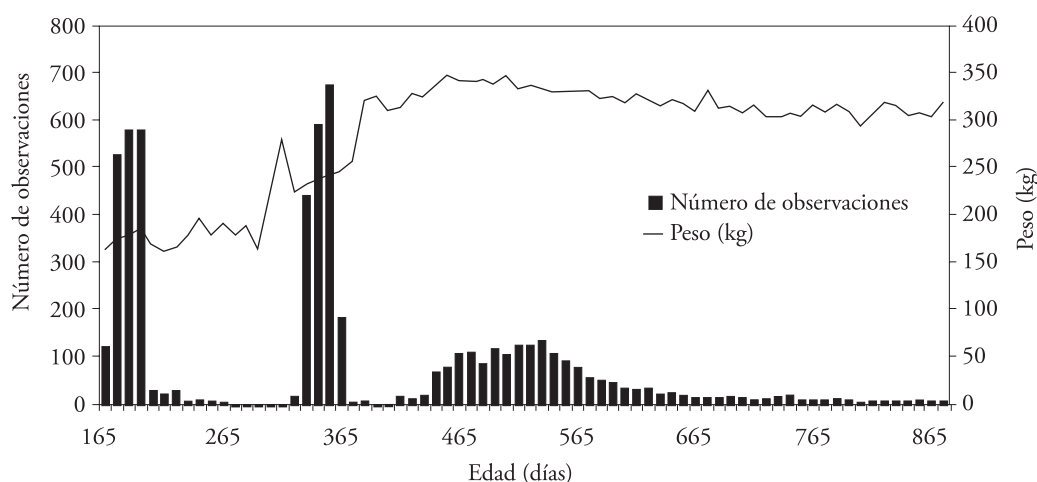


Figura 1. Número de observaciones y tendencia fenotípica del peso corporal según la edad de las vaquillas.
Figure 1. Number of observations and phenotypic trend of body weight according to age of heifers.

$$y_{ij} = GC_{ij} + \sum_{m=0}^2 \beta_m \phi_m(t_{ij}^*) + \sum_{m=0}^1 \alpha_m \phi_m(t_{ij}^*) + \sum_{m=0}^1 \gamma_m \phi_m(t_{ij}^*) + \sum_{m=0}^1 \delta_m \phi_m(t_{ij}^*) + \varepsilon_{ij}$$

donde, y_{ij} representa el j -ésimo registro del i -ésimo animal tomado en el tiempo (edad) t ; GC_{ij} representa los efectos fijos de grupo contemporáneo (rebaño-año-cuatrimestre de nacimiento); β_m es el coeficiente de regresión fijo para modelar la media poblacional; α_m , γ_m y δ_m son los m -ésimos coeficientes de regresión aleatoria para los efectos genéticos aditivos directos, genéticos aditivos maternos y del ambiente permanente directo; ϕ_m es el m -ésimo polinomio de Legendre; ε_{ij} es el efecto del error aleatorio temporal; y t_{ij}^* es la j -ésima edad del i -ésimo individuo estandarizada ($-1 < t < +1$), según la fórmula:

$$t_{ij}^* = 2 \frac{t_{ij} - t_{\min}}{t_{\max} - t_{\min}} - 1$$

donde, $t_{\min}$ es la edad mínima (160 d) y $t_{\max}$ la edad máxima (900 d).

En forma matricial el modelo se expresa como:

$$y = Xb + Z_1\alpha + Z_2\gamma + W\delta + \varepsilon$$

donde, y es el vector de las observaciones; b es el vector de los efectos fijos (GC y β_m); α es el vector de los efectos genéticos aditivos directos; γ es el vector de los efectos genéticos aditivos maternos; δ es el vector de los efectos del ambiente permanente; X , Z_1 , Z_2 y W son las matrices de diseño que relacionan las observaciones en y con los efectos fijos, genético aditivos, genético maternos y del ambiente permanente; ε es el efecto aleatorio del ambiente temporal.

Se supone que,

$$V = \begin{bmatrix} \alpha \\ \gamma \\ \delta \\ \varepsilon \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} K_A \otimes A & 0 & 0 & 0 \\ 0 & K_M \otimes A & 0 & 0 \\ 0 & 0 & K_P \otimes I_c & 0 \\ 0 & 0 & 0 & R \otimes I_n \end{bmatrix}$$

donde, K_A , K_M y K_P son los coeficientes de las funciones de covarianzas para los efectos aditivos directos, aditivos maternos y del ambiente permanente; A es la matriz de relaciones genéticas aditivas; R es la matriz de (co)varianzas de los residuos aleatorios; I_c es una matriz identidad cuyo orden es el número de vacas; I_n es

coeficiente to model the population mean; α_m , γ_m and δ_m are the m^{th} coefficients of random regression for the direct additive genetic, maternal additive genetic and direct permanent environment effects; ϕ_m is the m^{th} polynomial of Legendre; ε_{ij} is the effect of the temporal random error; and t_{ij}^* is the j^{th} age of the i^{th} individual standardized ($-1 < t < +1$), according to the formula:

$$t_{ij}^* = 2 \frac{t_{ij} - t_{\min}}{t_{\max} - t_{\min}} - 1$$

where $t_{\min}$ is the minimum age (160 d) and $t_{\max}$ the maximum age (900 d).

In matrix form the model is expressed as:

$$y = Xb + Z_1\alpha + Z_2\gamma + W\delta + \varepsilon$$

where y is the vector of the observations; b is the vector of the fixed effects (GC and β_m); α is the vector of direct additive genetic effects, γ is the vector of maternal additive genetic effects; δ is the vector of permanent environmental effects; X , Z_1 , Z_2 and W are the matrices of design that relate the observations in and with the fixed, additive genetic, maternal genetic and permanent environment effects; ε is the random effect of the temporal environment.

It is assumed that,

$$V = \begin{bmatrix} \alpha \\ \gamma \\ \delta \\ \varepsilon \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} K_A \otimes A & 0 & 0 & 0 \\ 0 & K_M \otimes A & 0 & 0 \\ 0 & 0 & K_P \otimes I_c & 0 \\ 0 & 0 & 0 & R \otimes I_n \end{bmatrix}$$

where K_A , K_M and K_P are the coefficients of the covariance functions for the direct additive, maternal additive effects and of permanent environmental effects; A is the matrix of the additive genetic relationships; R is the matrix of (co)variances of random residuals; I_c is an identity matrix whose order is the number of cows; I_n is an identity matrix whose order is the number of observations; $\otimes$ is the direct product or of Kronecker.

Two types of analysis were carried out: considering the variance of the temporal environment homogeneous through the path of ages, or with different variances (heterogeneity of variances). In preliminary analysis, models with heterogeneity of error variances were significantly higher than those which

una matriz identidad cuyo orden es el número de observaciones; $\otimes$ es el producto directo o de Kronecker.

Se realizaron dos tipos de análisis: considerando la varianza del ambiente temporal homogénea a través de la trayectoria de edades, o con varianzas diferentes (heterogeneidad de varianzas). En análisis preliminares, los modelos con heterogeneidad de varianzas del error fueron significativamente superiores a los que consideraron una varianza residual a través de las edades. Por tal razón, en todos los análisis se usaron tres clasificaciones para el error según la edad, coincidentes con los PD, PA y PI.

Las varianzas para los efectos genéticos aditivos se calcularon como $z_i'K_A z_i$, para los efectos maternos como $z_i'K_M z_i$ y para los efectos del ambiente permanente como $z_i'K_P z_i$, donde z_i es un vector de los valores de los polinomios de Legendre para una edad i . La covarianza genética aditiva entre las edades i y j para el cálculo de las correlaciones genéticas entre dos puntos cualesquiera de la trayectoria, se calcularon como $z_i'K_A z_j$.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La varianza genética aditiva mostró un incremento casi lineal desde el destete hasta los 900 d de edad y lo mismo sucedió con la varianza del ambiente permanente, aunque la pendiente fue menos pronunciada (Figura 2). Según Meyer (2003), en bovinos Angus en crecimiento hay un incremento casi lineal de la varianza aditiva y del ambiente permanente desde el nacimiento hasta los 600 d de edad, y el aumento es aún mayor entre 600 y 800 d de edad; además, la varianza genética aditiva para los efectos maternos tendió a decrecer desde el inicio, hasta cero al final de la trayectoria. Al respecto, Albuquerque y Meyer (2001a,b) reportan un aumento de la varianza de los efectos maternos hasta los 200 y 210 d de edad, seguido de una declinación hasta los 600 y 630 d.

La heredabilidad para los efectos directos fue 0.09 al inicio, decreció hasta los 280 d de edad y luego aumentó hasta 0.20 al final de la trayectoria (Figura 3). En machos Brahman en corrales para engorda durante 170 d, Riley *et al.* (2007) estimaron valores de heredabilidad para los efectos directos superiores a los del presente estudio (0.31 a 0.53), pero no incluyeron en el modelo los efectos maternos.

Nobre *et al.* (2003) indican que las estimaciones de los parámetros obtenidos por el ajuste de polinomios podrían estar afectadas por el esparcimiento de los datos y los extremos de la trayectoria. En

considered one residual variance through the ages. For this reason in all analysis three classifications for the error were used according to age, coinciding with the PD, PA and PI.

Variances for the additive genetic effects were calculated as $z_i'K_A z_i$, for the maternal effects as $z_i'K_M z_i$, and for the permanent environment effects as $z_i'K_P z_i$, where z_i is a vector of the values of the Legendre polynomials for an age i . The additive genetic covariance between ages i and j for the calculation of the genetic correlations between any two points on the path, were calculated as $z_i'K_A z_j$.

RESULTS AND DISCUSSION

The additive genetic variance showed an almost linear increase from weaning to 900 d of age and so did the variance of permanent environment although the slope was less steep (Figure 2). According to Meyer (2003), in growing Angus cattle there is an almost linear increase of the additive variance and the permanent environment from birth to 600 d of age, and the increase is even higher between 600 and 800 d of age; in addition, the additive genetic variance for maternal effects tended to decrease from the beginning to zero at the end of the path. In this regard, Albuquerque and Meyer (2001a, b) reported an increase in the variance of maternal effects to 200 and 210 d of age, followed by a decline to 600 and 630 d.

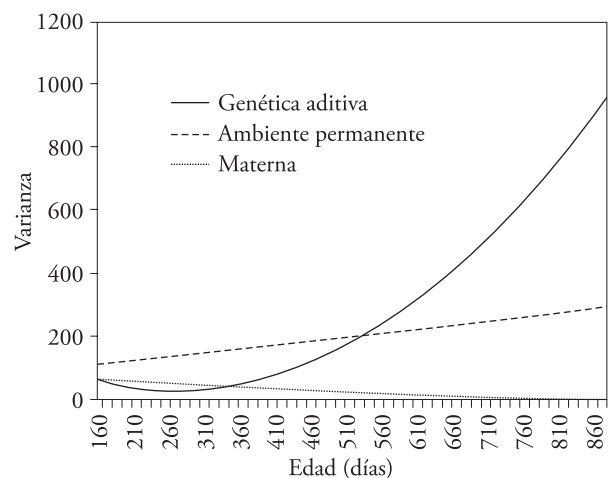


Figura 2. Tendencia de las varianzas genéticas aditivas directas y maternas, y del ambiente permanente para los efectos directos.

Figure 2. Trend of direct additive genetic variance and maternal and permanent environment for direct effects.

el presente estudio, alrededor de los 270 d de edad (Figura 1) la cantidad de datos fue pequeña, lo que pudo influir en la estabilidad de los parámetros en esa parte de la trayectoria. La tendencia de la varianza del ambiente permanente en relación con la varianza fenotípica resultó contraria y simétrica a la de la heredabilidad para los efectos directos (Figura 3), lo cual es similar a lo encontrado por Riley *et al.* (2007).

La heredabilidad de los efectos maternos (Figura 3) fue 0.10 alrededor del destete y luego disminuyó hasta 0 a los 900 d de edad. En bovinos Nelore la heredabilidad de los efectos maternos aumentó del nacimiento (0.01) hasta los 180 a 210 d de edad (0.07 a 0.08), decreció lentamente hasta los 300 d de edad y luego disminuyó rápidamente hasta los 600 d de edad (Albuquerque y Meyer, 2001b). Estos resultados muestran la decreciente influencia materna en los terneros después del destete.

La varianza ambiental permanente respecto a la varianza fenotípica (Figura 3) siguió una tendencia similar a la de la heredabilidad materna, pero en una proporción de 0.5 a tres veces mayor que ésta última. Estos resultados coinciden con los de Albuquerque y Meyer (2001b) quienes reportan una varianza ambiental permanente de 1.5 a 4 veces mayor que la heredabilidad materna, mostrando ambas una misma tendencia.

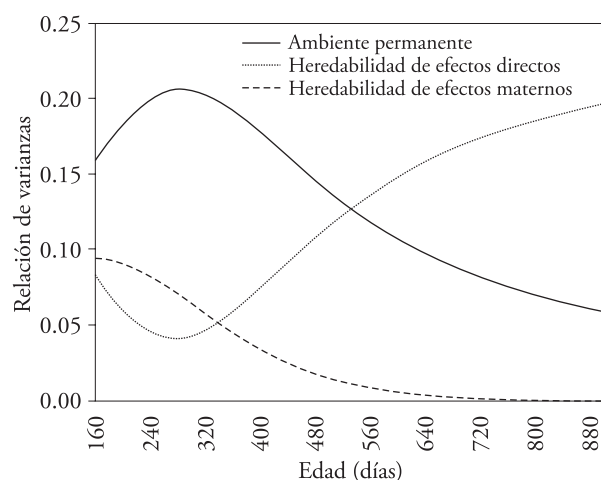


Figura 3. Tendencias de las heredabilidades para los efectos directos y maternos, y de la varianza de ambiente permanente respecto a la varianza fenotípica.

Figure 3. Heritability trends for direct and maternal effects and of permanent environment variance regard to the phenotypic variance.

The heritability for direct effects was 0.09 at the beginning; it decreased to 280 d of age and then increased to 0.20 at the end of the path (Figure 3). In Brahman males in feedlots during 170 d Riley *et al.* (2007) estimated heritability values for the direct effects higher than those of this study (0.31 to 0.53), but they did not include in the model the maternal effects.

Nobre *et al.* (2003) indicate that estimates of the parameters obtained by the adjustment of polynomials could be affected by the spread of data and the ends of the path. In this study, around 270 d of age (Figure 1) the amount of data was small, which could influence stability of the parameter in that part of the path. The trend of permanent environment variance in relation to the phenotypic variance was opposite and symmetrical to that of the heritability for direct effects (Figure 3), which is similar to that found by Riley *et al.* (2007).

The heritability of maternal effects (Figure 3) was 0.10 around weaning and then decreased to 0 to 900 d of age. In Nelore cattle the heritability of maternal effects increased from birth (0.01) to 180 to 200 d of age (0.07 to 0.08), decreased slowly until 300 d of age and then declined rapidly until 600 d of age (Albuquerque and Meyer, 2001b). These results show the decreasing maternal influence in calves after weaning.

The permanent environment variance regarding phenotypic variance (Figure 3) followed a trend similar to that of maternal heritability, but in a ratio of 0.5 to three times higher than the latter. These results coincide with those of Albuquerque and Meyer (2001b) who report a permanent environment variance of 1.5 to 4 times higher than the maternal heritability, showing both a same trend.

The correlations between weights at consecutive ages were high and positive and decreased as weighings were more distant until becoming negative (Figure 4). Between 400 and 900 d, correlations between weighings were higher than 0.85, which may indicate that weight at 400 d of age can be a good indicator for selection. Mercadante *et al.* (1995) and Lobo *et al.* (2000) in bibliographic reviews with conventional models, and Albuquerque and Meyer (2001) in a study with models of random regression, estimated additive genetic correlations between the weights of 0.75 to 0.93, 0.71 to 0.82 and 0.77 to 0.97 for age intervals

Las correlaciones entre pesos a edades consecutivas fueron altas y positivas y decrecieron a medida que los pesajes fueron más distantes hasta convertirse en negativas (Figura 4). Entre los 400 y 900 d, las correlaciones entre los pesajes fueron superiores a 0.85, lo que puede indicar que el peso a los 400 d de edad puede ser un buen indicador para la selección. Mercadante *et al.* (1995) y Lobo *et al.* (2000) en revisiones bibliográficas con modelos convencionales, y Albuquerque y Meyer (2001) en un estudio con modelos de regresión aleatoria, estimaron correlaciones genéticas aditivas entre los pesos de 0.75 a 0.93, 0.71 a 0.82 y 0.77 a 0.97 para intervalos de edades de 240 a 360, 240 a 550 y 360 a 550 d. En el presente estudio las correlaciones estimadas entre los pesos para las mismas edades fueron 0.54, 0.05 y 0.87. La inconsistencia de las correlaciones genéticas entre 240 a 360 y 240 a 550 d en comparación con los estudios citados, puede deberse a la poca información en esa parte de la trayectoria de crecimiento en el presente estudio. Nobre *et al.* (2003) reportan que las varianzas estimadas en edades donde se concentran datos faltantes se tornan erráticas y las correlaciones fluctuantes, principalmente cuando se usan modelos de regresión aleatoria.

Cabe destacar que en el caso del análisis multivariado considerando sólo PD, PA y PI, únicamente podrían estimarse las correlaciones genéticas entre estos rasgos. Sin embargo, los MRA permiten estimar correlaciones genéticas entre dos puntos cualesquiera de la trayectoria. Además, en el análisis multivariado se hubiera deseado la información que se alejara de

of 240 to 360, 240 to 550 and 360 to 550 d. In our study the correlations estimated between the weights for the same ages were 0.54, 0.05 and 0.87. Inconsistency of genetic correlations between 240 to 360 and 240 to 550 d compared with the studies cited may be due to the scarce information in that part of the growth path in our study. Nobre *et al.* (2003) report that estimated variances in ages where missing data are concentrated become erratic and the fluctuating correlations, especially when random regression models are used.

It is worth noting that in the case of the multivariate analysis considering only PD, PA and PI could only be estimated the genetic correlations between these traits. However, MRA allow to estimate genetic correlations between any two points on the path. Furthermore, in multivariate analysis information staying away from the means for PD and PA had been discarded, but not in the MRA that consider all the information and therefore generally cause an increase in accuracy (Meyer, 2004).

This is one of the advantages of using longitudinal data models in studies with beef cattle, because the weights at a certain age range in a broad age interval and can be used to predict the genetic value of animals for any age, even without measurements within the path. Also, one of the disadvantages of polynomials is that they are not asymptotic, which is a problem in the modeling of growth paths, which reach a plateau at maturity (Arango *et al.*, 2004).

CONCLUSIONS

The trends of permanent environment variance as a proportion of the phenotype and the heritability for maternal effects when varying age were similar, rapidly decreasing their influence on the growth from weaning. In contrast, the heritability for direct effects exerts its greater influence on the growth from weaning.

Weight at 400 d of age may be a good indicator for selection at Santa Gertrudis cattle, due to the high genetic correlations between consecutive weighings starting from this age.

—End of the English version—

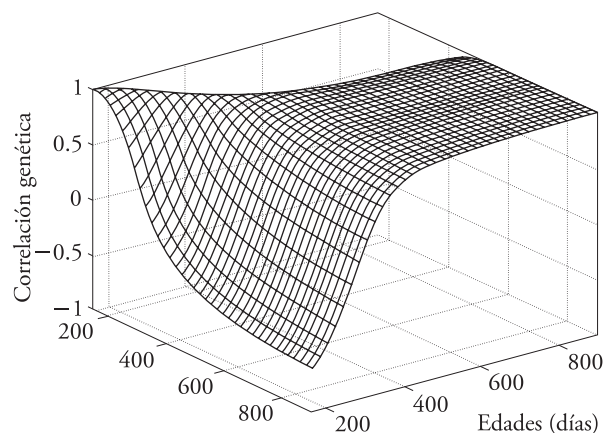


Figura 4. Correlaciones genéticas aditivas entre los pesos a diferentes edades dentro de la trayectoria estudiada.

Figure 4. Additive genetic correlations between weights at different ages within the path studied.



las medias para PD y PA, no así en los MRA que consideran toda la información y por ello generalmente ocasionan un incremento en la exactitud (Meyer, 2004).

Esta es una de las ventajas de usar los modelos de datos longitudinales en estudios con bovinos productores de carne, debido a que los pesos a una determinada edad oscilan en un intervalo de edad amplio y se pueden usar para predecir el valor genético de los animales para cualquier edad, incluso sin mediciones dentro de la trayectoria. Además, una de las desventajas de los polinomios es que no son asintóticos, lo que es un problema en la modelación de trayectorias de crecimiento, las cuales alcanzan una meseta a la madurez (Arango *et al.*, 2004).

CONCLUSIONES

Las tendencias de la varianza del ambiente permanente como proporción de la fenotípica y de la heredabilidad para efectos maternos al variar la edad fueron similares, disminuyendo rápidamente su influencia en el crecimiento desde el destete. En contraste, la heredabilidad para efectos directos ejerce su mayor influencia en el crecimiento desde el destete.

El peso a los 400 d de edad puede ser un buen indicador para la selección en bovinos Santa Gertrudis, en virtud de las altas correlaciones genéticas entre pesajes consecutivos a partir de esta edad.

LITERATURA CITADA

- Albuquerque, L. G., and K. Meyer. 2001a. Estimates of covariance functions for growth from birth to 630 days of age in Nelore cattle. *J. Animal Sci.* 79: 2776-2789.
- Albuquerque, L. G., and K. Meyer. 2001b. Estimates of direct and maternal genetic effects for weights from birth to 600 days of age in Nelore cattle. *J. Anim. Breed. Genet.* 118: 83-92.
- Arango, J. A., L. V. Cundiff, and L. D. Van-Vleck. 2004. Covariance functions and random regression models for cow weight in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 82: 54-67.
- González-Peña, D., D., Guerra I., J. L. Espinoza V., A. Palacios E., y R. De Luna D. 2007. Estimación de componentes de (co)varianza para la producción de leche del día de control en ganado Siboney utilizando un modelo de regresión aleatoria. *Interciencia* 32: 702-706.
- Guerra I., D., J. L. Espinoza V., A. Palacios E., D. González P., F. Rodríguez A, y A. Guillén T. 2009. Componentes de (co)varianza de los días abiertos en bovinos Santa Gertrudis. *Tec. Pec. Mex.* 47(2): 145-155.
- Jamrozik, J., and L. R. Schaeffer. 1997. Estimates of genetics parameters for a test day model with random regressions for yield traits of first lactation Holsteins. *J. Dairy Sci.* 80: 762-770.
- Kirkpatrick, M., D. Lofsvold, and M. Bulmer. 1990. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. *Genetics* 124: 979-983.
- Lobo, R. N., B. Filho R. Martins, V. M. Penna, and M. F. Lima de A. 2000. Genetic parameters for growth traits of zebu cattle in the semi-arid region of Brasil. *Ciencia Animal* 10(1): 7-12.
- Menéndez B., A., y J. R. Caunedo. 2005. Utilización de los resultados del control de la producción de leche en cada ordeño para la evaluación genética de sementales, mediante modelos de regresión aleatoria. *In: Memoria III Congreso Internacional Mejoramiento Animal. La Habana, Cuba.* pp: 92-95.
- Menéndez B., A., D. Guerra I., T. Planas, and F. Ramos. 2006. Genetic parameters of liveweight of Zebu males in performance test under Cuban grazing conditions, estimated by univariate, multi-trait and random regression models. *Cuban J. Agric. Sci.* 40(4): 379-389.
- Mercadante M., E. Z., R. B. Lobo, y A. de los Reyes. 1995. Parámetros genéticos para características de crecimiento en cebuinos de carne. *Arch. Latinoam. Prod. Anim.* 3(1): 45-89.
- Meyer, K. 2001. Estimates of direct and maternal covariance functions for growth of Australian beef calves from birth to weaning. *Genet. Sel. Evol.* 33: 487-514.
- Meyer, K. 2003. Estimates of genetic covariance functions for growth of Angus cattle. *J. Anim. Breed. Genet.* 122: 73-34.
- Meyer, K. 2004. Scope for a random regression model in genetic evaluation of beef cattle for growth. *Livest. Prod. Sci.* 52: 187-199.
- Meyer, K. 2006. Wombat- A program for mixed model analyses by restricted maximum likelihood. User notes. Animal Genetics and Breeding Unit, Armidale.
- Mrode, R. A., and B. W. Kennedy. 1998. Genetic variation in measures of food efficiency in pigs and their genetic relationships with growth rate and backfat. *Anim. Prod.* 56: 225-232.
- Nobre, P. R. C., I. Misztal, S. Tsuruta, J. K. Bertrand, L. O. C. Silva, and P. Lopes. 2003. Analyses of growth curves of Nellore cattle by multiple-trait and random regression models. *J. Anim. Sci.* 81: 918-926.
- Riley, D. G., S. W. Coleman, C. C. Chase, T. A. Olson, and A. C. Hammond. 2007. Genetics parameters for body weight, hip height, and the ratio of weight to hip height from random regression analyses of Brahman feedlot cattle. *J. Anim. Sci.* 85: 42-52.
- Schaeffer, L. R. 1999. Multiple traits animal models. <http://www.aps.uoguelph.ca/~lrs/Animalz/lesson15/>. (Accessed: November, 2003).
- Van der Werf, J. H., J. M. E. Goddard, and K. Meyer. 1998. The use of covariance functions and random regressions for genetic evaluation of milk production based on test days records. *J. Dairy Sci.* 81: 3300-3308.
- Wu R. L., C. X. Ma, J. Ziu, and C. George. 2002. Mapping epigenetic quantitative trait loci (QTL) altering a developmental trajectory. *Genome* 45: 28-33.
- Yang, R., Q. Tian, and S. Xu. 2006. Mapping quantitative trait loci for longitudinal traits in line crosses. *Genetics* 173: 2339-2356.