



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
MAESTRÍA EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN Y DE LA SALUD ANIMAL
FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA

MODELACIÓN DE PROGRAMAS DE MEJORA GENÉTICA EN BOVINOS
PRODUCTORES DE CARNE USANDO SELECCIÓN GENÓMICA

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

MARTHA GERALDINE JARAMILLO FRÍAS

TUTOR:

HUGO HORACIO MONTALDO VALDENEGRO

Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia UNAM

COMITÉ TUTORAL:

VICENTE VEGA MURILLO

Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP)

SERGIO ROMÁN PONCE

Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP)

México, D.F

ENERO 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

A mi comité tutor: Dr. Hugo Montaldo Valdenegro, Dr. Vicente Vega Murillo y Dr. Sergio Román Ponce.

A los revisores y jurado de tesis: Dr. Benito López Baños, Dr. Raúl Ulloa Arvizu, Héctor Castillo Berthier y Dr. Felipe Ruíz López.

Esclarecimiento de dudas: Dra. Alejandra Caballero Zamora y Dr. Gabriel Campos.

A mi familia.

RESUMEN

México es uno de los principales países productores de carne bovina a nivel mundial existiendo por lo tanto una gran necesidad de comparar y optimizar estrategias alternativas para el diseño de programas más eficaces. En los últimos años diversos estudios han demostrado que la selección genómica ofrece grandes ventajas para realizar mejoramiento genético de una manera más eficaz; por lo que en este estudio se evaluó en bovinos mexicanos productores de carne la respuesta a la selección en programas tradicionales (usando registros productivos y genealogías-procedimientos BLUP) y en programas que incorporan selección genómica usando modelos matemáticos determinísticos basados en el índice de selección utilizando diversos programas (tradicional, tradicional - genómico, genómico y dos etapas) y criterios de selección (reproductivo, cárnico y completo) así como diferentes tamaños de población de referencia (1000, 5000 y 10000) y de candidatos (500, 5000 y 20000). Nuestros resultados sugieren que es conveniente utilizar para las poblaciones mexicanas de bovino de carne el esquema tradicional - genómico con una TPR de 5000 y TPC de 5000 debido a que existen mayores progresos genéticos; sin embargo no hay que dejar de lado que el utilizar el programa genómico y dos etapas proveen de ventajas cercanas a las obtenidas con el tradicional - genómico y con estas además existen ventajas económicas. Para México es necesario optimizar el número de animales que conforman la TPR por lo que en trabajos posteriores se investigará y calcularán los tamaños más adecuados que minimicen los costos y que al mismo tiempo maximicen el progreso genético.

Palabras clave: Bovinos productores de carne, selección genómica, programas de selección

ÍNDICE

LISTA DE TABLAS	6
LISTA DE FIGURAS	7
INTRODUCCIÓN	8
ANTECEDENTES	10
PRODUCCIÓN DE BOVINOS DE CARNE EN MÉXICO.	10
PRINCIPALES SISTEMAS DE PRODUCCION DE BOVINOS DE CARNE MEXICANOS.....	12
<i>Sistema vaca-becerro</i>	12
<i>Sistema engorda</i>	13
Raciones y prácticas alimentarias.....	13
MEJORAMIENTO GENÉTICO ANIMAL	14
SELECCIÓN DE BOVINOS DE CARNE	14
Fertilidad y Reproducción:.....	15
Ganancia de peso y crecimiento:.....	16
Evaluación de la canal:.....	16
SELECCIÓN ASISTIDA CON MARCADORES (MAS).....	18
SELECCIÓN GENÓMICA	19
PRECISIÓN DE LOS GBV.....	21
MÉTODOS PARA PREDECIR GBV	24
COMPONENTES E INTERACCION EN LA GANANCIA GENETICA ANUAL.....	30
MODELACIÓN DETERMINISTICA EN PROGRAMAS DE SELECCIÓN.....	34
JUSTIFICACION	35
OBJETIVO	36
MATERIAL Y MÉTODOS	37
PROGRAMAS DE MEJORAMIENTO GENÉTICO COMPARADO	37
FUENTES DE INFORMACIÓN	39
OBTENCIÓN DE PESOS ECONÓMICOS	43
PARÁMETROS GENÉTICOS	44
ESTRUCTURA DE LA POBLACIÓN	45
ESTRUCTURA DE EDAD	47
RESPUESTA A LA SELECCIÓN	49
COMBINACIONES ENTRE EL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN DE REFERENCIA Y EL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN DE CANDIDATOS	50
RESULTADOS	52
PRECISIONES GENÓMICAS CUANDO EL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN DE REFERENCIA ES IGUAL AL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN DE CANDIDATOS	52
COMBINACIONES ENTRE TAMAÑO DE LA POBLACIÓN DE REFERENCIA Y EL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN DE CANDIDATOS.....	53
<i>Respuesta a la selección y precisión</i>	53
Precisiones genómicas.....	57
Coeficiente de consanguinidad.....	57
DISCUSIÓN	59
<i>Comparación entre programas de selección:</i>	59

<i>Comparación entre criterios de selección</i>	62
<i>Efecto del tamaño de la población de candidatos</i>	63
<i>Efecto del tamaño de la población de referencia</i>	63
<i>Precisiones Genómicas</i>	64
<i>Consanguinidad</i>	65
CONCLUSIONES	67
BIBLIOGRAFIA	68

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.-Programas de selección modelados para cada criterio de selección (reproductivo, cárnico y completo) así como el tipo de características que los constituyen.

Tabla 2.- Fuente de información en el programa de selección genómico

Tabla 3.- Fuente de información en el esquema de selección tradicional - genómico

Tabla 4.- Fuente de información en la selección en 2 etapas

Tabla 5.- Pesos económicos relativos usados en este estudio

Tabla 6.- Heredabilidades, correlaciones genéticas y fenotípicas promedio obtenidas de la literatura así como también media de la varianza fenotípica.

Tabla 7.- Parámetros productivos y reproductivos

Tabla 8.- Número total de toros, mediohermanos y proporciones seleccionadas.

Tabla 9.- Estructura de edad en hembras y machos

Tabla 10.- Precisiones de las evaluaciones genómicas obtenidas para los criterios de selección usados cuando el tamaño de la población de referencia es igual a la población de candidatos.

Tabla 11.- Progreso genético por año en unidades económicas para peso al destete obtenidas de las diferentes poblaciones de candidatos, de referencia, criterios y programas de selección.

Tabla 12.- Porcentaje de progreso genético entre población de candidatos, de referencia, criterios y esquemas de selección representando únicamente el 100% de la ganancia genética los resultados del criterio reproductivo programa tradicional población de candidatos igual a 500.

Tabla 13.- Precisiones de los índices obtenidas para los diferentes tamaños de población de referencia, de candidatos, programas y criterios de selección

Tabla 14.- Coeficiente de consanguinidad en porcentaje para las diferentes combinaciones de población de candidatos y de referencia utilizando diferentes programas de selección

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.- Precisión del GBV de individuos seleccionados cuando incrementa el número de animales en la población de referencia (Goddard y Hayes 2009)

Figura 2.- Número de animales requeridos en la población de referencia para obtener una precisión del GBV igual a 0.7 cuando existen diferentes heredabilidades (Goddard y Hayes 2009).

Figura 3.- Precisión de las evaluaciones genómicas obtenidas para los tres criterios de selección de acuerdo al tamaño de la población de referencia

INTRODUCCIÓN

El mejoramiento genético de bovinos productores de carne (MGBC) se ha utilizado para mejorar la eficiencia en la producción de esta especie. A partir del año 2006 se ha estado incorporando en forma muy rápida la selección genómica (GS) como una tecnología que ofrece muchas ventajas para realizar el MGBC de modo más eficaz (Miller, 2010).

La GS es distinta de los métodos tradicionales de selección donde la información del fenotipo y del pedigrí son combinados para con ello obtener los valores de cría predichos (EBV) (Toosi *et al.*, 2010). En cambio, la GS usa arreglos (chips) de ADN de alta densidad (HD) que cubren todo el genoma basados en el uso de miles de polimorfismos de nucleótido único (SNP) para genotipificar los individuos y permitir predecir el valor de cría genómico (GBV), en donde se asume que todos los genes que controlan la característica a mejorar están asociados en desequilibrio de ligamiento (LD) con al menos un marcador SNP (Zhang *et al.*, 2011).

Las ventajas del uso de la GS en bovinos productores de carne es que posibilita la evaluación del valor genético nivel individual, valora poblaciones con caracteres con baja heredabilidad o que son difíciles de medir y particularmente permite identificar reproductores de alto valor de cría a edades tempranas lo que permite incrementar las tasas de mejoramiento al año y reducir los costos de mantenimiento de toros para inseminación artificial. Adicionalmente permite conocer las relaciones genéticas de animales que tienen pedigrí incompleto o no presentan pedigrí (Montaldo *et al.*, 2012; Miller, 2010).

El éxito de la GS depende de la precisión con que el GBV pueda ser predicho en los candidatos seleccionados, dependiendo esta precisión de dos parámetros: la proporción de

varianza genética aditiva explicada por los SNP y la precisión con que son estimados los efectos de los SNP sobre las características de interés (Goddard y Hayes 2009, Goddard *et al.*, 2010). La precisión del GVB se define como la correlación entre los GBV y los valores de cría verdaderos (Zhang *et al.*, 2011), y se encuentra influida por la heredabilidad, número de segmentos cromosómicos independientes en la población (Meuwissen *et al.*, 2001), la relación (genealógica) entre los candidatos seleccionados y la población de referencia (Scheifers y Weigel 2012).

Existen diferentes métodos para estimar el GBV los cuales dependen de distintas suposiciones sobre las varianzas de los efectos de los SNP a lo largo de un segmento cromosómico: varianzas homogéneas (BLUP, GBLUP) o heterogéneas (Bayes) (Hayes 2011; Meuwissen *et al.*, 2013)

Con la reciente disponibilidad de arreglos de alta densidad y con los bajos costos en la genotipificación de un gran número de animales se ha buscado incorporar la información de los marcadores genéticos en los programas de mejoramiento. Un método de modelación determinístico que permite incluir la información con este fin es el índice de selección. Para estimar el efecto de usar el GBV se emplea el índice llamado pseudo-GBLUP (Dekkers 2007)

En México, existe una gran necesidad de hacer MGBC para incrementar significativamente y en forma eficaz la producción en respuesta a la demanda; ya que México es uno de los principales países productores de carne bovina a nivel Latinoamérica (FAO, 2012).

ANTECEDENTES

PRODUCCIÓN DE BOVINOS DE CARNE EN MÉXICO.

En México la ganadería de bovinos de carne es una de las principales actividades agropecuarias debido a que es uno de los principales países productores de carne bovina a nivel Latinoamérica, ocupando el tercer lugar de la producción de la región (13.4%) después de Brasil (68.3%) y de Argentina (18.4%) (FAO, 2012).

En México existen 23.3 millones de cabezas de bovinos de carne, de los cuales de 8 a 9 millones son sacrificados para producir 1.8 millones de toneladas anuales de carne (INEGI 2011, Financiera rural 2012). La producción de bovinos de carne se encuentra distribuida por todo el territorio nacional, existiendo relaciones entre los sistemas de producción y los factores climáticos, lo que origina que los costos y los niveles de productividad varíen de una región ganadera a otra (Peel *et al.*, 2010; Financiera rural 2012)

Las principales regiones ganaderas son la árida y semi-árida, templada y tropical (seco y húmedo). La región árida y semi-árida se encuentra localizada en los estados de Baja California, Baja California Sur, Sonora, Chihuahua, Coahuila, Durango, Nuevo León, San Luis, Zacatecas, Aguascalientes y Guanajuato. En esta región predominan las razas europeas puras como Hereford, Angus y Charolais, además de que su producción se orienta a la cría de becerros para la exportación o para engorda (INEGI 2011; Financiera rural 2012)

La región templada abarca los estados de Tlaxcala, México, Michoacán, Oaxaca, Querétaro, Guerrero, Jalisco e Hidalgo. En esta región predominan las razas cebuínas y su

cruza con razas europeas, además de que se emplea la cría, desarrollo y engorda de bovinos en sistemas de tipo extensivo (INEGI 2011; Financiera rural 2012)

La región tropical (seca y húmeda) se encuentra localizada en los estados localizados en la península de Yucatán, incluyéndose Campeche, Tabasco, el norte del Golfo de México (Veracruz, Tamaulipas) y partes de la costa del océano Pacífico (Sinaloa, Nayarit, Colima, Guerrero, Oaxaca y Chiapas). En esta región predominan razas cebuínas y su cruce con europeas, convirtiéndose además en una zona proveedora del abasto nacional de carne, de becerros para engorda y de ganado de doble propósito (carne y leche) (Peel *et al.*, 2010; INEGI 2011 y Financiera rural 2012)

La producción en México de bovinos de carne se desarrolla bajo diferentes procesos productivos, sistemas de manejo, socioeconómicos, agroecológicos y finalidades de explotación; aportando en conjunto el 51.7% de la producción nacional los estados de Veracruz, Michoacán, Tamaulipas, Durango, Jalisco, Chiapas, Baja California, Sinaloa, Chihuahua y Jalisco; mientras que el 48.3% adicional es aportado por las demás entidades federativas (CONARGEN 2010; Peel *et al.*, 2010; Financiera rural 2012). A nivel nacional la ganadería de carne comprende principalmente la producción de novillos para abasto, la cría de becerros para la exportación y la producción de pie de cría, siendo los sistemas básicos de producción el intensivo o engorda en corral y el extensivo o engorda en praderas en las diferentes regiones del país (Gamboa-Mena *et al.*, 2005).

Las razas de bovinos empleadas en la producción cárnica en México son: Angus, Brangus, Brangus rojo, Braford, Brahman, Beefmaster, Charbray, Charolais, Chianina, Devon, Gelbvieh, Hereford, Limousin, Santa Gertrudis, Simmental así como las criollas:

Del golfo, de la Sierra Madre Occidental (coreño), del Desierto de Baja California (Chinampo) y de las montañas del Norte (criollo de rodeo) (SAGARPA 2012; SAGARPA 2014).

PRINCIPALES SISTEMAS DE PRODUCCION DE BOVINOS DE CARNE MEXICANOS

Sistema vaca-becerro

Existen tres principales actividades de producción en el sistema vaca-becerro: exportación, producción local y doble propósito (Peel *et al.*, 2010).

Exportación: Bovinos para exportación (mayoritariamente a Estados Unidos) son producidos en la región norte del país, perteneciendo a las razas británicas y continentales las cuales no pueden poseer más de 3/8 de raza cebú. Anteriormente únicamente los novillos eran exportados a los Estados Unidos, sin embargo con la reciente facilidad y los bajos costos en la esterilización de hembras un gran número de novillas son exportadas especialmente cuando los precios son altos (Peel *et al.*, 2010).

Producción Local: Gran parte de la producción de bovinos de carne en áreas tropicales son destinados para el mercado local. En México la amplia gama climática y los sistemas de manejo tienden a favorecer el uso de animales cebú, lo que resulta en la producción de animales menos deseables al mercado Estadounidense (Peel *et al.*, 2010).

Doble propósito: Este sistema de producción es practicado en la región templada y tropical de México a través del uso de animales cruzados con cebú y algún tipo de raza lechera, tradicionalmente con Brown Swiss (Peel *et al.*, 2010).

Sistema engorda

El sistema de engorda en México difiere marcadamente entre regiones, estando estas diferencias en función de las variaciones en los mercados regionales, preferencias cárnicas, fuentes del ganado, viabilidad de alimentos, nivel tecnológico de las explotaciones, actividades agrícolas e impacto del comercio internacional (Méndez *et al.*, 2009; Peel *et al.*, 2011). El incremento en la demanda de carne y el cambio rápido en las preferencias del cliente por carnes de mayor calidad han originado la expansión de los sistemas de producción semi-intensivos e intensivos en México, particularmente en los estados localizados al sur del país. Existen dos sistemas de producción semi-intensivos: 1) animales finalizados en confinamiento a los 70-110 días y 2) animales finalizados usando forraje de alta calidad y/o suplementación con pasto (Peel *et al.*, 2011).

En México la mayoría de los animales entran a la engorda a los 240-280 kg. Las novillas presentan pesos menores (230-260 kg) en comparación con los machos (250-280 kg), pero al finalizar la engorda las hembras alcanzan pesos de 350 kg mientras que los machos alcanzan los 450 kg (Peel *et al.*, 2011).

Raciones y prácticas alimentarias

En la mayoría de las engordas mexicanas se emplea un régimen alimenticio el cual se comienza con la administración de raciones en las cuales son incrementadas las intensidades gradualmente a través de tres o cuatro etapas, mientras que en la minoría se incrementan las intensidades lentamente. Las raciones se encuentran conformadas de manera generalizada por una proporción de energía, forraje, proteína, grasa, melaza y premezcla (Peel *et al.*, 2011).

MEJORAMIENTO GENÉTICO ANIMAL

El mejoramiento genético animal (MGA) consiste en aplicar principios biológicos, económicos y matemáticos, con el fin de encontrar estrategias óptimas para aprovechar la variación genética existente en una especie de animales en particular para maximizar su mérito. Esto involucra tanto la variación genética entre los individuos de una raza, como la variación entre razas y cruzas (Montaldo y Barría, 1998)

En los bovinos de carne las evaluaciones genéticas se fundamentan en el análisis de características de crecimiento, reproductivas y de calidad de la canal, ya que desde el punto de vista de producción animal, son características económicamente importantes que están influenciadas principalmente por dos factores: el genético que es el conjunto de genes que actúan para el incremento o decremento de una característica en particular y el ambiental que son los aspectos externos que influyen en el crecimiento, reproducción y mantenimiento de los animales (CONARGEN 2010).

SELECCIÓN DE BOVINOS DE CARNE

En los bovinos de carne los hatos son mejorados a través de la selección de aquellos animales que presentan las características más deseables las cuales se encuentran condicionadas por la demanda del mercado (Gillespie 1997).

Según la BIF (Cundiff *et al.*, 2010) las principales características que son evaluadas en los bovinos de carne son:

Fertilidad y Reproducción:

Duración de la gestación: Número de días entre el día de concepción y el día parto

Intervalo de parto: Número de días entre el más reciente y el segundo más reciente parto.

Facilidad de parto: La facilidad de parto es expresada como la diferencia entre individuos en la proporción de partos sin asistencia.

Tasa de Preñez: Proporción de hembras que conciben un ternero a los dos años de edad.

Habilidad de permanencia (stayability): Probabilidad de que una vaca permanezca en el rebaño al menos hasta los seis años de edad. La estabilidad es una predicción indirecta de la fertilidad de la hembra.

Área pélvica: La dificultad del parto o distocia se presenta en mayor proporción a los dos años de edad, edad a la cual ocurre el primer parto. Las investigaciones indican que el tamaño del ternero (peso al nacimiento) y el tamaño del canal pélvico son los mayores contributarios a la dificultad de parto. Como resultado los productores emplean la medida del área pélvica (evaluada al año de edad) como una medida para reducir la incidencia de dificultad de parto.

Circunferencia escrotal: La circunferencia escrotal es un indicador de la producción espermática en los machos.

Condición corporal de la vaca: La condición corporal de la vaca se encuentra determinada por sus requerimientos de mantenimiento, nutrientes consumidos y su producción anterior; influyendo en el crecimiento, reproducción, producción láctea y duración de vida de la vaca.

Ganancia de peso y crecimiento:

Peso de la vaca: Cada vaca debe de ser pesada al menos una vez año y es un indicador de los requerimientos nutricionales y los costos de producción.

Peso al nacimiento: El peso al nacimiento del ternero en relación con el peso de la madre es un buen indicador de la facilidad de parto.

Peso al destete: Es usado para evaluar las diferencias en el potencial de crecimiento de los terneros y la capacidad de producción láctea de las hembras.

Peso al año: El peso a los 365 días o pesos a los 452 y 550 días son importantes caracteres que poseen altas heredabilidades y considerables asociaciones genéticas con la eficiencia en la ganancia diaria de peso postdestete y el rendimiento de la canal.

Altura de la cadera: Es una medida lineal que ayuda a los productores a evaluar la proporción de carne magra y grasa de un individuo. Animales con grandes alturas en la cadera tienden a ser más pesados, más magros y con maduración tardía, mientras que animales con pequeñas alturas de la cadera tienden a ser delgados, grasosos y con madurez temprana. La altura de la cadera debe de ser monitoreado para mantener el peso corporal, el nivel de grasa y la tasa de madurez dentro de los rangos óptimos dictaminados por los recursos, sistema de producción y especificaciones del mercado.

Evaluación de la canal:

Calidad del producto: La calidad se refiere a la apariencia y al sabor de la carne. Los grados son determinados a través de evaluación visual de la madurez, marmoleo, color, firmeza y textura. Generalmente el marmoleo es el factor principal que determina el grado de calidad.

Madurez: Es una estimación de la edad fisiológica de la canal la cual es determinada a través de la evaluación del tamaño, forma y osificación de los huesos y del cartílago así como el color y textura de la carne.

Marmoleo: El depósito de grasa intramuscular en la carne es un factor determinante del grado de calidad. El marmoleo es evaluado visualmente en el ojo de la chuleta que está presente en la 12 y 13 costilla. El marmoleo contribuye a la terneza de la carne, además de que se encuentra asociado con el sabor de la carne.

Textura de la carne: Se refiere a la aparente finura o grosor del musculo presente en el ojo de la chuleta.

Rendimiento de la canal o grado de rendimiento (yield grade): Proporción de carne que va a ser vendida sin tomar en cuenta los huesos y la grasa.

Espesor de la grasa dorsal: Es un estimador de la de la grasa superficial lo que permite determinar el rendimiento de la canal. Cuando existe incremento en la grasa externa el porcentaje de carne para vender disminuye.

Porcentaje de grasa en el riñón, área pélvica y corazón: Cuando se incrementa la grasa en el área del riñón, área pélvica y en el corazón la cantidad de carne a la venta disminuye.

Ojo de la chuleta: Es un indicador de la musculatura del animal. Cuando el área del musculo *Longissimus* u ojo de la chuleta (ribeye) aumenta la proporción de carne a vender aumenta.

Peso de la canal caliente: Es evaluado el peso de la canal al sacrificio el animal.

Evaluación de la condición corporal empleando ultrasonido: La tecnología de ultrasonido en tiempo real proporciona mediciones precisas de varias características corporales sin tener que ser los animales sacrificados. Estas características incluyen el

espesor de la grasa dorsal evaluados en la 12 y 13 costilla, ojo de la chuleta y el porcentaje de grasa intramuscular (marmoleo).

Otras características

Suspensión de la ubre y tamaño de las tetas: Las ubres y las tetas son las características más importantes y funcionales de las hembras. Ubres y tetas defectuosas se encuentran asociadas con reducción en la vida productiva de la vaca así como la producción de terneros con bajos rendimientos.

Comportamiento: El comportamiento de un animal es de gran importancia incluyéndose el instinto materno, vigor del becerro, comportamiento reproductivo del macho, comportamiento de forrajeo y el temperamento el cual refleja la facilidad con que el animal responde al manejo rutinario.

SELECCIÓN ASISTIDA CON MARCADORES (MAS)

La mayoría de caracteres de importancia económica en los sistemas de producción animal son cuantitativos, es decir, muestran distribuciones continuas (Hayes, 2011). Los caracteres cuantitativos son referidos también como caracteres complejos y el estudio de estos se basa en el modelo infinitesimal en donde se supone que en cada carácter actúa un número infinito de genes, cada uno con efecto aditivo muy pequeño (Hill 2010).

Durante los últimos 20 años, dos enfoques han sido usados para descubrir genes y los polimorfismos que contribuyen a la variación de caracteres complejos (Goodard y Hayes, 2009). (1) El enfoque del gen candidato en donde el gen es conocido y está involucrado con un carácter fisiológico determinado, que pudo haber mutado y causando la variación del carácter; mientras que el enfoque (2) mapeo de QTL (loci de caracteres

cuantitativos del inglés *quantitative trait loci*), se basa en la identificación de regiones cromosómicas asociadas con la variación de los caracteres fenotípicos. El mapeo de QTL supone que los genes con efecto en un carácter cuantitativo no son conocidos, por lo que usa marcadores de ADN ligados al gen causal en el cromosoma a través de la asociación entre la variación alélica del marcador y la variación del carácter cuantitativo (Hayes, 2011).

Un marcador de ADN es un segmento de ADN o un gen con una ubicación física identificable en un cromosoma cuya herencia puede ser trazada (Hayes, 2011). Los marcadores son empleados en la selección asistida con marcadores (MAS) la cual se basa en la capacidad de genotipificar loci específicos en los individuos, permitiendo la aplicación de la genética molecular en el mejoramiento genético (Dekkers, 2004)

Los marcadores de ADN pueden ser usados para determinar si la variación a nivel molecular está ligada con la variación fenotípica en los caracteres cuantitativos. Si este es el caso, el marcador está ligado con un QTL el cual posee distintos alelos que causan la variación en el carácter cuantitativo (Hayes, 2011).

SELECCIÓN GENÓMICA

La selección genómica es una variante de la selección asistida por marcadores que usa información de numerosos marcadores en todo el genoma para predecir el valor genético aditivo de la progenie (Meuwissen *et al.*, 2001; Van Grevenhof *et al.*, 2012).

Con los avances en la secuenciación del genoma y en otras tecnologías de análisis de ADN, se ha descubierto un gran número de SNP (polimorfismo de nucleótido único, del inglés *single nucleotide polymorphisms*) que cubren todo el genoma (Zhang *et al.*, 2011).

El empleo de arreglos densos o chips de SNP tiene la ventaja de detectar simultáneamente miles de SNP, aprovecha toda la información genómica, explica grandes proporciones de varianza genética aditiva, la genotipificación es rápida y de costo razonable; haciendo posible usar los chips de SNP para realizar la selección genómica (GS del inglés *genomic selection*) (Goddard *et al.*, 2010)

La GS es distinta de los métodos tradicionales de selección donde la información del fenotipo y de la genealogía son combinados para los valores estimados de cría (EBV) (Goddard y Hayes 2007), en cambio, la GS usa marcadores de ADN de alta densidad que cubren todo el genoma basados en el uso de arreglos de miles de SNP para genotipificar a los individuos y predecir los valores genómicos de cría (GBV), en donde se supone que en los genes que controlan la característica a mejorar están en desequilibrio de ligamiento (LD) (asociados) con al menos un marcador SNP (Zhang *et al.*, 2011).

La GS tiene el potencial de cambiar radicalmente la estructura de los programas de mejora genética de animales (Goddard y Hayes 2007). En bovinos de carne la GS incrementa la precisión de las evaluaciones genéticas en animales jóvenes, lo que permite la selección de candidatos a edades tempranas (Johnston *et al.*, 2012), reduciendo con ello los intervalos generacionales e incrementando la intensidad de selección (Miller, 2010). La ausencia de genealogía es un factor importante que limita la posibilidad de hacer evaluaciones genéticas en muchas poblaciones de bovinos de carne, por lo que la GS permite realizar evaluaciones genéticas de poblaciones sin genealogía o con genealogía incompleta, también permite conocer la composición de una población a nivel individual (raza pura o cruzada) lo que representa una posibilidad para estimar con mayor precisión el GBV de razas compuestas o de poblaciones cruzadas (Montaldo *et al.*, 2012). Otra ventaja

de la GS es que posibilita a la evaluación de poblaciones para caracteres de baja heredabilidad, así como caracteres que son costosos y difíciles de medir como son emisión de metano, fertilidad, eficiencia alimentaria, composición química de la carne, longevidad y resistencia a enfermedades (Johnston *et al.*, 2012).

Las ventajas de la GS se deben a que emplea ecuaciones de predicción del GBV que son desarrolladas en poblaciones de referencia, en las que todos los animales de la población son genotipificados y cuentan con mediciones de los fenotipos. Esta información es analizada y deriva en una ecuación de predicción que predice el valor genético aditivo mediante GBV de los candidatos seleccionados los cuales cuentan solamente con la información genotípica (Goddard y Hayes 2009).

PRECISIÓN DE LOS GBV

El éxito de la GS depende de la precisión con que el GBV pueda ser predicho en los candidatos seleccionados. Esta precisión depende de dos principales parámetros: la proporción de varianza genética aditiva explicada por los SNP y la precisión con que los efectos de los SNP son estimados (Goddard y Hayes 2009, Goddard *et al.*, 2010).

La proporción de varianza genética explicada por los SNP es cuantificada a través de las relaciones entre las características estimadas y los marcadores genéticos (Goddard *et al.*, 2010) esto debido a que los SNP deben de estar en LD con los genes causales de los caracteres (Johnston *et al.*, 2012). Usando el modelo de efectos de SNP $y = Mb + e$ es posible estimar el total de varianza genética explicada por los SNP, donde M es la matriz de los genotipos, b es el vector de los efectos del marcador y e es el error ambiental (Goddard *et al.*, 2010).

La precisión (r) del GVB está definida como la correlación entre los GBV y los verdaderos valores de cría (TBV) (Zhang *et al.*, 2011).

Goddard (2009) propone que la precisión de los GBV pueden ser estimada a través de $r = \sqrt{1 - \frac{\lambda}{(2N\sqrt{a})} * \log\left[\frac{(1+a+2\sqrt{a})}{1+a-2\sqrt{a}}\right]}$ donde $a=1+2\lambda/N$, $\lambda= (1-h^2)Me/(h^2\log(2Ne))$, donde Ne = es el tamaño efectivo de la población y Me = número de segmentos cromosómicos independientes donde $Me = (2Ne L)/\log(4Ne L)$, donde L = longitud del genoma en Morgans.

Sin embargo Daetwyler *et al.* (2010) propone que la precisión de los GBV puede ser estimada con $r = \sqrt{Nh^2/(Nh^2 + Me)}$ donde N = número total de registros fenotípicos en la población de referencia, h^2 = heredabilidad del carácter o confiabilidad del EBV en la población de referencia y Me = al número de segmentos cromosómicos independientes donde $Me = (2Ne L)/\log(4Ne L)$.

Existen varios factores que influyen en la precisión de los GBV como son: número de marcadores de ADN empleados, tamaño de la población de referencia, la heredabilidad, número de segmentos cromosómico independientes en la población (Mewissen *et al.*, 2001), y relación (genealógica) entre los candidatos seleccionados y la población de referencia (Scheffers y Weigel, 2012).

Se ha encontrado que la precisión de GBV se incrementa cuando aumenta el tamaño de la población de referencia (Fig. 1) (Goddard y Hayes, 2009), se utiliza una alta densidad de marcadores de ADN lo que permite detectar los SNP que están en LD con mutaciones causales (Johnston *et al.*, 2012), cuando los valores de heredabilidad son altos ya que si son

bajos ($h^2 = 0.1$) son necesarios cinco veces más registros fenotípicos que en heredabilidades altas ($h^2 = 0.5$) (Fig. 2) y decrece la precisión del GBV cuando se incrementa Me (Zhang *et al.*, 2011).

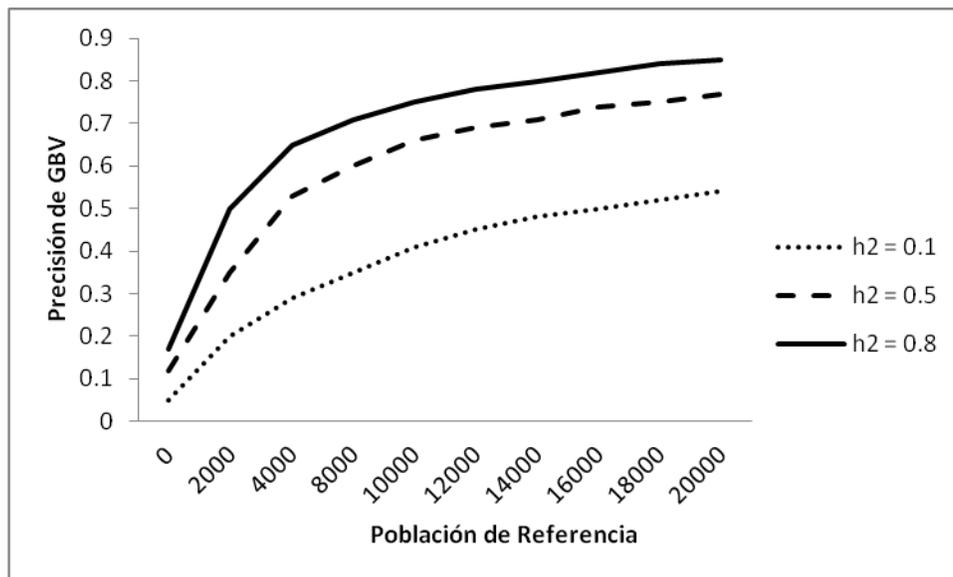


Figura 1.- Precisión del GBV de individuos seleccionados cuando incrementa el número de animales en la población de referencia (Goddard y Hayes 2009)

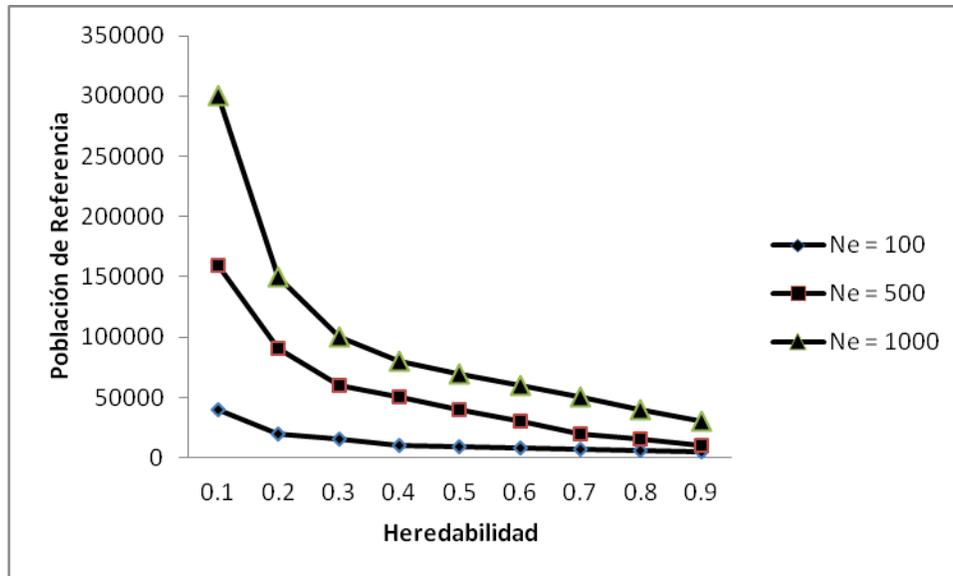


Figura 2.- Número de animales requeridos en la población de referencia para obtener una precisión del GBV igual a 0.7 cuando existen diferentes heredabilidades (Goddard y Hayes 2009).

MÉTODOS PARA PREDECIR GBV

El valor genómico de cría (GBV) es la estimación del valor genético que trasmite un animal a su progenie empleando marcadores de ADN de alta densidad que cubren todo el genoma (Falconer y Mackay, 1996; Zhang *et al.*, 2011).

Existen diferentes enfoques en la forma en que se suponen las varianzas de los SNP a lo largo de un segmento cromosómico (varianzas homogéneas o heterogéneas) (Hayes 2011; Meuwissen *et al.*, 2013), siendo además los métodos estadístico clasificados como directos (GBV calculado a través de ecuaciones mixtas) e indirectos (GBV calculados a través de la suma de todos los efectos relevantes de los marcadores) (Zhang *et al.*, 2011).

Dentro de los métodos directos se encuentra el mejor predictor lineal insesgado (BLUP del inglés *Best linear unbiased prediction*) el cual es rutinariamente utilizado en las evaluaciones genéticas. La principales ventajas del BLUP es que emplea toda la información de los familiares en una matriz numerador de relación aditiva (matriz **A**) construida en base al pedigrí (la matriz **A** representa el numerador de la relación genética aditiva entre individuos y es la proporción de alelos compartidos o identidad por ascendencia (IBD del inglés *identity by descent*) ((Kinghorn y Simm, 1999; Zhang *et al.*, 2011).

El BLUP es un método estadístico basado en modelos lineales mixtos (efectos fijos y efectos aleatorios son combinados) corrige para efectos ambientales y posibilita el establecer tendencias genéticas (debido a que permite comparar los EBV de animales nacidos en diferentes años) poseyendo además la capacidad de no solo incluir la generación actual en las evaluaciones sino también la de todos sus antecesores hasta una población basal con padres desconocidos (León 1997; Kinghorn y Simm, 1999)

Cuando la matriz **A** es remplazada por una matriz de relación construida por marcadores genéticos y el GBV es predicho de la misma forma como en el convencional BLUP (esto a través de resolver las ecuaciones del modelo mixto (MME) como $y = Xb + Zu + e$, donde u es el vector de GBV de todos los individuos tanto de la población de referencia como de la población candidata y la covarianza de la matriz u es $G\sigma_a^2$, donde σ_a^2 es la varianza genética aditiva y **G** es la matriz de relación de los marcadores) entonces se le llama GBLUP (del inglés *Genomic BLUP*) (Goddard *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2011; Meuwissen *et al.*, 2013).

El GBLUP presenta tres características: (1) la dimensión de los efectos genéticos en MME es reducida de $m \times m$ a $n \times n$ (donde m es el número total de marcadores y n es el número de individuos en la población de referencia y de candidatos) (2) los animales no genotipificados pueden ser sumados a la MME a través de la relación con el pedigrí y (3) la confiabilidad de los GBV individuales pueden ser calculados de la misma manera que en el BLUP tradicional (Zhang *et al.*, 2011).

La matriz **G** no solamente captura la proporción esperada de IBD en la matriz **A** sino que también el error mendeliano, por lo que el GBLUP es un mejor predictor que el BLUP. En el BLUP la matriz **G** está construida en base al modelo infinitesimal, por lo que su uso no es óptimo en casos donde el carácter se encuentra desviado del modelo infinitesimal (Zhang *et al.*, 2011).

En el método GBLUP se supone que existe un gran número de QTL con efectos pequeños, suponiendo una distribución de SNP normal con varianzas homogéneas (Hayes 2011; Meuwissen *et al.*, 2013).

Dentro de los métodos indirectos se encuentran los Bayesianos los cuales capturan la información de QTL con efectos grandes, moderados, bajos o sin efectos (varianzas heterogéneas) (Hayes; 2011). Este método incluye diferentes tipos de metodologías (BayesA, B, C y R) siendo la principal diferencia entre estas metodologías la suposición de la distribución de los efectos de los marcadores (Zhang *et al.*, 2011).

RESPUESTA A LA DE SELECCIÓN

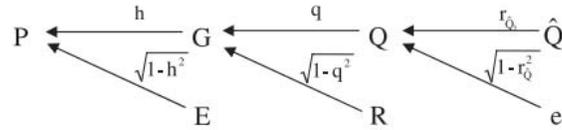
Con la reciente disponibilidad de marcadores de alta densidad y con los bajos costos en la genotipificación de un gran número de animales se ha buscado incorporar la información de los marcadores genéticos en los programas de mejoramiento. Un método determinístico que permite incluir la información pero con el fin de predecir la precisión de la selección es el índice de selección (Dekkers, 2007).

La ecuación básica para la predicción de la respuesta a la selección para una vía de selección es $\Delta G = i r \sigma_A$ donde σ_A es la desviación estándar de la genética aditiva, i es la intensidad de selección y r es la precisión de la selección (Bijma y Rutten 2002).

La intensidad (i) de selección es la desviación del valor promedio de los padres seleccionados con respecto a la media de la población, expresada en unidades de desviación estándar del criterio de selección, la precisión (r) de la selección es la correlación entre el criterio de selección y el verdadero valor de cría para el carácter a mejorar (el cuadrado de la precisión es la proporción de varianza genética aditiva que es explicada por el criterio de selección) y la desviación estándar de la genética aditiva es la variabilidad genética del carácter a mejorar (Bijma y Rutten 2002).

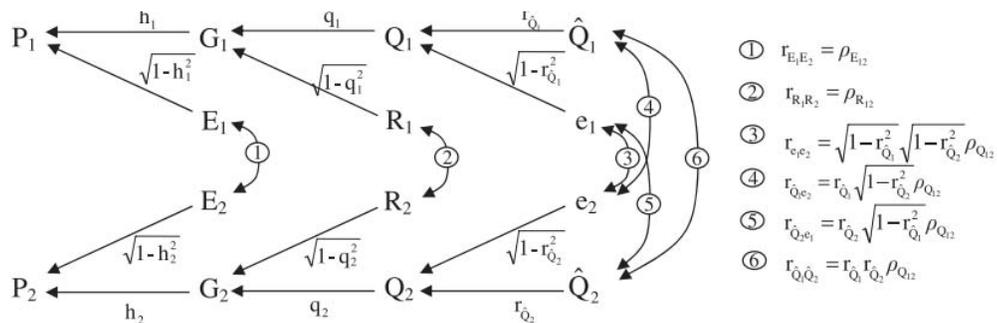
Sin embargo, la evaluación de la respuesta a la selección con información de los marcadores es equivalente a estimar GBV, por lo que, esta estimación puede ser ejecutada empleando el GBLUP, llamándose al índice pseudo-GBLUP (Dekkers 2007)

Para estimar el pseudo-GBLUP es necesario descomponer las varianzas de la siguiente manera:



Donde P es el fenotipo, G valor genético total, E componente ambiental de P , Q componente de G que está asociado con los marcadores, R componente de G que es independiente a los marcadores, \hat{Q} valor de cría estimado (EBV) para Q basado en datos de los marcadores, e error de predicción de \hat{Q} , h^2 heredabilidad de P , q^2 proporción de varianza genética asociada con los marcadores, $r_{\hat{Q}}$ precisión de \hat{Q} como predictor de Q y r_{MG} precisión de \hat{Q} como predictor de G (Dekkers 2007).

Cuando la selección es desarrollada para múltiples características es necesario realizar correlaciones entre los caracteres involucrados realizándose de la siguiente manera:



Donde P_i es el fenotipo del carácter i , G_i componente genético total de P_i , E_i componente ambiental de P_i , Q_i componente de G_i que está asociado con los marcadores,

R_i componente de G_i que es independiente de los marcadores, \widehat{Q}_i EBV para Q_i basado en datos de los marcadores, e_i error de predicción de \widehat{Q}_i , h_i^2 heredabilidad de P_i , q_i^2 proporción de varianza genética asociada con los marcadores para el carácter i , $r_{\widehat{Q}_i}$ precisión de \widehat{Q}_i como predictor de Q_i , r_{MG} precisión de \widehat{Q}_i como predictor de G_i , $\rho_{G_{12}}$ correlación genética entre el carácter 1 y 2, $\rho_{P_{12}}$ correlación fenotípica entre el carácter 1 y 2, $\rho_{Q_{12}}$ correlación entre Q_1 y Q_2 , $\rho_{R_{12}}$ correlación entre los efectos genéticos residuales para los caracteres 1 (R_1) y 2 (R_2) (Dekkers 2007).

OPTIMIZACIÓN DE PROGRAMAS GENÉTICOS

El diseño de programas de selección para maximizar la mejora genética en situaciones y características específicas es de gran importancia en la producción animal.

Los criadores pueden usar las propiedades del índice de selección para evaluar los animales y comparar los métodos de selección contra los objetivos, con el fin, de optimizar la ganancia genética (Van Vleck *et al.*, 1987).

La ecuación del índice de selección para estimar la ganancia genética anual o respuesta a la selección anual para una vía de selección es:

$$\Delta g = \frac{(r_{A,\bar{A}})(i_P)(\sigma_A)}{L}$$

Dónde: $r_{A,\bar{A}}$ = precisión de la predicción del valor genético aditivo, i_P = intensidad de selección, σ_A = desviación estándar del valor genético aditivo y L = intervalo generacional.

Diversos planes de selección pueden ser modelados al variar los factores que afectan la respuesta a la selección con el fin de encontrar aquel plan donde existían grandes ganancias genéticas anuales. El cambio en alguno de los tres factores (precisión, intensidad de selección e intervalo generacional) puede originar cambios deseables o indeseables debido a que existen interrelaciones entre ellos (solo σ_A es constante en la población); por lo tanto, el objetivo principal es encontrar un balance entre estos tres factores para incrementar el progreso genético hacia un óptimo en una situación particular de producción (Van Vleck *et al.*, 1987).

COMPONENTES E INTERACCION EN LA GANANCIA GENETICA ANUAL

Desviación estándar del valor genético aditivo (σ_A)

La variación genética es esencial para una selección efectiva de los organismos, sin embargo este es un factor en la ecuación del progreso genético que no puede ser fácilmente cambiado debido a que es constante en la población (Van Vleck *et al.*, 1987). La selección de los organismos produce una reducción en la varianza genética de los padres seleccionados llamándose efecto Bulmer. Este efecto causa una reducción en la ganancia genética debido a que la ganancia genética se encuentra en función directa con la varianza genética. Es muy importante mencionar que el efecto Bulmer reduce la varianza genética de los padres (varianza entre familia) pero no reduce la varianza del muestreo mendeliano (varianza dentro de familias), existiendo como consecuencia que la información de hermanos y mediohermanos llegue a ser menos importante en comparación con la información propia y de la progenie. Este efecto es importante cuando se comparan esquemas de selección que usan diferentes fuentes de información (Dekkers *et al.*, 2014).

Precisión en la predicción del valor genético aditivo ($r_{A,\bar{A}}$).

La precisión se define como la correlación entre el criterio de selección y el verdadero valor de cría para el objetivo que se desea mejorar (Dekkers *et al.*, 2014). La predicción del valor genético aditivo depende del método de predicción, del número y tipos de mediciones en los animales y sus parientes. Esta precisión depende de la heredabilidad de la característica y del número de mediciones en el animal o en sus familiares usados en la evaluación. Mediciones en parientes cercanos incrementan más la precisión en comparación con mediciones en parientes lejanos (Van Vleck *et al.*, 1987).

Intensidad de selección (i)

La fracción (o proporción) de animales superiores seleccionados determina la intensidad de selección, en donde altas intensidades de selección conllevan a rápidas ganancias genéticas (Van Vleck *et al.*, 1987). La i se deriva de la fracción seleccionada (p) de una distribución normal ($\mu=0$ y $\sigma^2=1$)

$$i_p = z/p$$

Donde i_p es el promedio del grupo seleccionado, z es la altura del punto de truncación que corresponde a la fracción superior (p) de animales seleccionados (Van Vleck *et al.*, 1987).

Intervalo generacional (L)

El intervalo generacional es definido como edad promedio de los padres cuando nace su progenie (Dekkers *et al.*, 2014). Factores como poca fertilidad, retraso en la madurez sexual y la obtención de registros para características que se manifiestan en la edad adulta incrementan el intervalo generacional y decrecen la ganancia genética anual. El L es corto

en especies con madurez sexual temprana, cortos periodos de gestación y con altas tasa reproductivas (Van Vleck *et al.*, 1987).

Interacciones en las ganancias genéticas

Diferentes factores interactúan para determinar la tasa de ganancia genética y las más importantes interacciones son:

a) Intervalo generacional vs Precisión en la predicción del valor genético aditivo.

La selección de animales jóvenes permite acortar los intervalos generacionales pero el valor de la precisión será bajo debido a que animales jóvenes poseen menos información disponible (no presentan datos repetidos o quizás no poseen prueba de progenie) (Dekkers *et al.*, 2014).

b) Intervalo generacional vs Intensidad de selección.

Si más animales jóvenes son utilizados como productores y es utilizado una alta tasa de remplazo el intervalo generacional se acortará, pero si la intensidad de selección llegara a ser menor entonces más animales de generaciones nuevas serán necesarios como remplazos (Dekkers *et al.*, 2014)

c) Precisión en la predicción del valor genético aditivo vs Intensidad de selección.

En algunas situaciones el esfuerzo de incrementar la precisión tienden a decrecer la intensidad de selección e incrementar el intervalo generacional, esto debido a que, si más mediciones son obtenidas en los animales, las evaluaciones tomaran mayor tiempo e incrementaran el riesgo de que el animal pueda morir o no llegue a estar disponible en la

selección antes de que las decisiones en la selección se hayan tomado (Van Vleck *et al.*, 1987).

Consanguinidad

La consanguinidad está definida como el incremento de la homocigosis producida por el apareamiento de individuos emparentados, siendo un aspecto importante a controlar en los programas de mejoramiento genético (Van der Werf 2000). El efecto de pequeños tamaños poblacionales originan además de un incremento de la consanguinidad, una reducción en la varianza genética (σ^2_A) disponible originando que la respuesta futura sea menor debido que la variación originada por mutaciones es muy baja lo que causa pequeñas contribuciones al progreso genético en generaciones posteriores (Dekkers *et al.*, 2014).

La tasa de consanguinidad puede incrementarse substancialmente en poblaciones de tamaños pequeños que ocurre cuando se usan grandes intensidades de selección para obtener mayores ganancias genéticas, lo que origina que exista un número limitado de padres y pequeños tamaños efectivos de la población. Animales con gran mérito genético tienden a estar relacionados unos con otros ocurriendo apareamiento entre ellos (Dekkers *et al.*, 2014).

Grandes tasas de consanguinidad tienden a causar depresión consanguínea la cual produce efectos perjudiciales en el rendimiento productivo de los animales. En bovinos de carne se ha reportado efectos desfavorables en características de crecimiento como es la reducción en el porcentaje de animales destetados y la disminución del peso al nacimiento, al destete y peso final (Santana *et al.*, 2012; Northcutt *et al.*, 2014)

MODELACIÓN DETERMINÍSTICA EN PROGRAMAS DE SELECCIÓN

Existen muchos factores que determinan el éxito de un programa de selección por lo cual es necesario seleccionar aquel programa que maximice el objetivo de selección. La modelación determinística (o simulación determinística) permite comparar y predecir la tasa de mejora genética en los programas de selección. Esta simulación emplea medias y varianzas tanto genéticas como fenotípicas de las características de un grupo de individuos, además de que también requiere fórmulas para ajustar el efecto Bulmer, reducir las intensidades de selección en poblaciones pequeñas, etc. La ventaja de los métodos determinísticos es que los cálculos se realizan en tiempos cortos, pudiendo ser comparadas muchas alternativas dentro de un tiempo limitado (Dekkers *et al.*, 2004; Dekkers *et al.*, 2014).

SelAction es un software que utiliza modelación determinística para predecir en los programas de mejora animal la respuesta a la selección y la tasa de consanguinidad empleando un amplio rango de estructuras poblacionales y estrategias de selección, lo que lo faculta a ser usado como una herramienta interactiva de optimización (Rutten *et al.*, 2002)

JUSTIFICACION

México es uno de los principales países productores de carne bovina a nivel mundial (sexta posición) existiendo por lo tanto una gran necesidad de diseñar programas de selección que mejoren la ganancia genética en situaciones y características de gran importancia en la producción animal. El índice de selección permite comparar los métodos de selección contra los objetivos, con el fin de optimizar de forma estratégica la ganancia genética.

La optimización de un programa requiere de esquemas de cría alternativos que puedan ser comparados y evaluados, permitiendo el índice de selección modelar en forma determinística la inclusión de la información genómica en los programas de mejoramiento, combinar información procedente de diferentes fuentes de información, considerar aspectos económicos y estimar la precisión de la selección sin necesidad de tener datos reales, lo que faculta a comparar estrategias alternativas para diseñar programas más eficaces (Jansen 2002; Dekkers 2007). En los últimos años diversos estudios han demostrado que la selección genómica (GS) es una tecnología que ofrece grandes ventajas para realizar mejoramiento genético de una manera más eficaz (Miller, 2010); por lo que se quiso probar en poblaciones mexicanas de bovinos de carne las ventajas de incorporar GS sobre la selección tradicional utilizando diferentes programas, criterios de selección, tamaños de la población de referencia y de candidatos.

OBJETIVO

Evaluar las respuestas a la selección en programas tradicionales (usando registros productivos y genealogías-procedimientos BLUP) y en programas que incorporan selección genómica en bovinos productores de carne en México, usando modelos matemáticos determinísticos basados en el índice de selección utilizando diversos programas (tradicional, tradicional - genómico, genómico y dos etapas) y criterios de selección (reproductivo, cárnico y completo) así como diferentes tamaños de población de referencia (1000, 5000 y 10000) y de candidatos (500, 5000 y 20000).

MATERIAL Y MÉTODOS

Se predijo la respuesta a la selección por año y el incremento del coeficiente de consanguinidad (ΔF) para programas de selección de bovinos productores de carne en México utilizando el programa SelAction (Rutten *et al.*, 2002).

Programas de Mejoramiento Genético Comparado

Las características incluidas en este estudio fueron: peso al destete directo (PD), peso al año (PA), área del ojo de la chuleta (AOCH), espesor de la grasa dorsal (GD), edad al primer parto (ED1PART) e intervalo entre partos (INTPART).

Las características incluidas en el objetivo de selección fueron: PD, PA, AOCH, ED1PART e INTPART. Se modelaron tres programas de selección en una etapa (tradicional (fenotipos), genómico y tradicional - genómico) así como un programa de selección en dos etapas (primera etapa: tradicional, segunda etapa: tradicional-genómico). En total se modelaron 12 programas de selección, dividiéndose en tres criterios de selección (reproductivo, cárnico y completo). Tabla 1 presenta los programas de selección para cada criterio de selección.

Tabla1.-Programas de selección modelados para cada criterio de selección (reproductivo, cárnico y completo) así como el tipo de características que los constituyen.

Criterio	Tipo de Selección	Programa de Selección ¹	Características ²	
reproductivo	1 etapa	Tradicional	PD, PA, ED1PART, INTPART	
		Tradicional - Genómica	PD, PA, ED1PART, INTPART, GPD, GPA, GED1PART, GINTPART	
		Genómico	GPD, GPA, GED1PART, GINTPART	
	2 etapa	1°	Tradicional	PD, PA, ED1PART, INTPART
		2°	Tradicional - Genómica	PD, PA, ED1PART, INTPART, GPD, GPA, GED1PART, GINTPART
cárnico	1 etapa	Tradicional	PD, PA, AOCH, GD	
		Tradicional - genómico	PD, PA, AOCH, GD, GPD, GPA, GAOCH, GGD	
		Genómico	GPD, GPA, GAOCH, GGD	
	2 etapa	1°	Tradicional	PD, PA, AOCH, GD
		2°	Tradicional - Genómica	PD, PA, AOCH, GD, GPD, GPA, GAOCH, GGD
completo	1 etapa	Tradicional	PD, PA, AOCH, GD, ED1PART, INTPART	
		Tradicional - Genómica	PD, PA, AOCH, GD, ED1PART, INT PART, GPD, GPA, GAOCH, GGD, GED1PART, GINTPART	
		Genómico	GPD, GPA, GAOCH, GGD, GED1PART, GINTPART	
	2 etapa	1°	Tradicional	PD, PA, AOCH, GD, ED1PART, INTPART
		2°	Tradicional - Genómica	PD, PA, AOCH, GD, ED1PART, INT PART, GPD, GPA, GAOCH, GGD, GED1PART, GINTPART

¹ Tradicional = información fenotípica, Genómico= información genómica

² PD= peso al destete, PA=peso al año, AOCH= área del ojo de la chuleta, GD= espesor de la grasa dorsal, ED1PART= edad al primer parto, INTPART= intervalo entre partos, GPD= peso al destete genómico, GPA= peso al año genómico, GAOCH= área del ojo de la chuleta genómico, GGD= espesor de la grasa dorsal genómico , GED1PART= edad al primer parto genómico, GINTPART= intervalo entre partos genómico.

Fuentes de Información

Las fuentes de información que se utilizaron para la selección de los reproductores dependieron del programa y criterio de selección empleándose: EBV estimados mediante BLUP de información procedente de pedigrí (información fenotípica (BLUP) y genómica (GBLUP)), registros propios y de mediohermanos (información fenotípica o genómica).

En cada esquema se seleccionaron machos y hembras utilizando el mismo tipo de fuente de información.

Selección en una etapa:

Las fuentes de información utilizada para las características que componen el esquema tradicional fueron:

Peso al destete directo (kg) y peso a año (kg): registros propios, EBV (BLUP) y de mediohermanos.

Área del ojo de la chuleta (cm²) y espesor de la grasa dorsal (mm): registros propios (evaluados al primer año de edad, en la región de la 12 y 13 costilla usando ultrasonido) y EBV (BLUP).

Edad al primer parto (días) e intervalo entre partos (días): EBV (BLUP).

En el programa genómico (Tabla 2) la fuente de información empleada para todas las características que forman parte de este sistema de selección fueron únicamente los registros propios, obteniéndose el genotipo para los SNP con un chip Illumina de 50K al nacimiento de cada animal.

Tabla 2 .- Fuente de información en el programa de selección genómico

Criterio	Características ¹	Fuente de información
reproductivo	GPD, GPA, GED1PART, GINTPART	registros propios
Cárnico	GPD, GPA, GAOCH, GGD	registros propios
completo	GPD, GPA, GAOCH, GGD, GED1PART, GINTPART	registros propios

¹ GPD= peso al destete genómico, GPA= peso al año genómico, GAOCH = área del ojo de la chuleta genómico, GGD= espesor de la grasa dorsal genómico, GED1PART= edad al primer parto genómico, GINTPART= intervalo entre partos genómico.

El programa tradicional - genómico (Tabla 3) utilizó las mismas fuentes de información descrita anteriormente en los esquemas tradicionales y genómicos

Tabla 3 .- Fuente de información en el esquema de selección tradicional - genómico

Criterio	Características ¹	Fuente de información ²
reproductivo	PD, PA	registros propios, BLUP, registros de mediohermanos
	ED1PART, INTPART	BLUP
	GPD, GPA, GED1PART, GINTPART	registros propios
Cárnico	PD, PA	registros propios, BLUP, registros de mediohermanos
	AOCH, GD	registros propios, BLUP
	GPD, GPA, GAOCH, GGD	registros propios
Completo	PD, PA	registros propios, BLUP, registros de mediohermanos
	AOCH, GD	registros propios, BLUP
	ED1PART, INTPART	BLUP
	GPD, GPA, GAOCH, GGD, GED1PART, GINTPART	registros propios

¹ PD= peso al destete, PA=peso al año, AOCH= área del ojo de la chuleta, GD= espesor de la grasa dorsal, ED1PART= edad al primer parto, INTPART= intervalo entre partos, GPD= peso al destete genómico, GPA= peso al año genómico, GAOCH= área del ojo de la chuleta genómico, GGD= espesor de la grasa dorsal genómico, GED1PART= edad al primer parto genómico, GINTPART= intervalo entre partos genómico.

² BLUP= EBV estimados mediante BLUP.

Selección en dos etapas:

En la primera etapa de selección para los tres criterios de selección la única fuente de información utilizada fue BLUP, mientras que en la segunda etapa se empleó BLUP, registros genómicos propios, de mediohermanos y GBV (GBLUP) (Tabla 4).

Tabla 4 .- Fuente de información en la selección en 2 etapas

Criterio	Etapas	Características ¹	Fuente de información ²
reproductivo	1°	PD, PA, ED1PART, INTPART	BLUP
	2°	GPD, GPA, GED1PART, GINTPART	BLUP, GBLUP, registros propios, registros de mediohermanos
cárnico	1°	PD, PA, AOCH, GD	BLUP
	2°	GPD, GPA, GAOCH, GGD	BLUP, GBLUP, registros propios, registros de mediohermanos
completo	1°	PD, PA, AOCH, GD, ED1PART, INTPART	BLUP
	2°	GPD, GPA, GAOCH, GGD, GED1PART, GINTPART	BLUP, GBLUP, registros propios, registros de mediohermanos

¹ PD= peso al destete, PA= peso al año, AOCH= área del ojo de la chuleta, GD= espesor de la grasa dorsal, ED1PART= edad al primer parto, INTPART= intervalo entre partos, GPD= peso al destete genómico, GPA= peso al año genómico, GAOCH= área del ojo de la chuleta genómico, GGD= espesor de la grasa dorsal genómico, GED1PART= edad al primer parto genómico, GINTPART= intervalo entre partos genómico.

² BLUP= EBV estimados mediante BLUP, GBLUP= GBV estimados mediante GBLUP.

Obtención de Pesos Económicos

Se utilizaron pesos económicos para las características incluidas en el objetivo de selección mediante una revisión bibliográfica de artículos publicados en revistas arbitradas. De estos se seleccionaron aquellos artículos que presentaban como mínimo pesos económicos relativos para dos de las características incluidos en nuestro objetivo de selección y donde se incluyera el peso al destete. Esto permitió obtener pesos económicos relativos estandarizados originando que el valor del peso relativo para peso al destete fuese igual a 1, dividiendo los pesos de cada característica entre el correspondiente peso al destete. Esto facultó a hacer comparables los pesos económicos de distintos estudios eliminando además las diferencias debidas a las unidades monetarias. Los pesos fueron obtenidos de los estudios de Wolfova *et al.* (2005); Brumatti *et al.* (2011); Krupova *et al.* (2009); Kahi y Hirooka (2005); Mwansa *et al.* (2002); Krupa *et al.* (2005); Bittencourt *et al.* (2006), Kluyts (2004), Aidar de Queiroz *et al.* (2005); Evans *et al.* (2007)

Los valores promedios fueron posteriormente ajustados de acuerdo a la opinión de genetistas mexicanos especialistas en producción de carne particularmente el espesor de la grasa dorsal que tenía un promedio positivo de 4 a 0 considerando que un incremento en esta característica no es deseable para las condiciones de México debido a que podría provocar una disminución en la eficiencia reproductiva sin que se reflejara un mayor precio en la carne. En el caso del área del ojo de la chuleta se dio un valor superior al promedio (10) dado a que se tenía únicamente un estudio con un valor económico de 2.6 y se estima que es una característica importante dentro de los programas futuros de selección (Pimentel y König 2012). Tabla 5 muestra los pesos económicos utilizados en este trabajo.

Tabla 5.- Pesos económicos relativos usados en este estudio

Característica ¹	\$
PD	1
PA	0.5
AOCH	10
GD	0
ED1PART	-0.1
INTPART	-1

¹ PD= peso al destete, PA=peso al año, AOCH= área del ojo de la chuleta, GD= espesor de la grasa dorsal, ED1PART= edad al primer parto, INTPART= intervalo entre partos.

Parámetros Genéticos

Para este trabajo los parámetros genéticos (varianza genética y fenotípica, heredabilidad directa (h^2) y correlaciones genéticas y fenotípicas) de las características a modelar se obtuvieron a través de la revisión de literatura para bovinos productores de carne. En la revisión bibliográfica se escogieron aquellos artículos con evaluaciones en más de 1,000 animales. A partir de los datos obtenidos se estimó la media y desviación estándar presentándose los resultados en la Tabla 6. El número total de estudios utilizados varió por característica siendo el rango desde 9 hasta 30 estudios. (Domínguez-Viveros *et al.* 2009; Naser *et al.* 2012; Silva *et al.* 2013; Ríos *et al.* 2007; Phocas y Laloe 2004; Dodenhoff *et al.* 1999; Ríos-Ultreta *et al.* 2011; Torres-Vásquez *et al.* 2012; Meyer 1993; MacNeil *et al.* 1984; Arije y Wiltbank 1971; Oyama *et al.* 2002; Meyer *et al.* 1991; Smith *et al.* 1989; Gregory *et al.* 1995; Gutiérrez *et al.* 2007; Pico *et al.* 2004; Eler *et al.* 1995; Roughsedge *et al.* 2005; Martin *et al.* 1992; Knights *et al.* 1984; Gutiérrez *et al.* 2002; Nelsen *et al.* 1986;

Rios y Van Vleck 2004; Oikawa *et al.* 2006; Moser *et al.* 1998; Caetano *et al.* 2013; Balieiro JC *et al.* 2008; Lee *et al.* 2006; Agustín *et al.* 2010)

Tabla 6.- Heredabilidades, correlaciones genéticas y fenotípicas promedio obtenidas de la literatura así como también media de la varianza fenotípica.

	Características						Varianza Fenotípica
	PD ¹	PA ¹	AOCH ¹	GD ¹	ED1PART ¹	INTPART ¹	
PD	0.26 [#]	0.745 [*]	0.334	0.149	-0.07	0.07	585.5
PA	0.752 [°]	0.31	0.43	0.25	0	-0.25	865.4
AOCH	0.353	0.45	0.39	0.059	0.01	-0.03	1.42
GD	0.335	0.026	-0.09	0.32	-0.02	-0.015	2.54
ED1PART	-0.096	0	0.05	-0.07	0.23	0.05	3044
INTPART	-0.145	-0.238	-0.09	-0.015	-0.192	0.07	3711

[#] heredabilidad

^{*}Correlaciones fenotípicas arriba de la diagonal

[°] Correlaciones genéticas debajo de la diagonal

¹ PD= peso al destete (kg), PA= peso al año (kg), AOCH= área del ojo de la chuleta (cm²), GD= espesor de la grasa dorsal (mm), ED1PART= edad al primer parto (días), INTPART= intervalo entre partos (días).

Estructura de la Población

Se modeló una población de bovinos de carne la cual poseía un manejo adecuado para la especie. Para ello se utilizó como base los parámetros descritos por Santoyo *et al.* (2010) en bovinos de carne europeos de la región del Altiplano mexicano; cambiándose según los objetivos reproductivos descritos por Barboa (2002) y Diskin (2012) el porcentaje de gestación y parto por un 80%. La Tabla 7 presenta los valores productivos y reproductivos utilizados en el estudio:

Tabla 7.- Parámetros productivos y reproductivos

Característica	%
Porcentaje de gestación	80
Porcentaje de parto	80
Probabilidad de sexo	50
Sobrevivencia perinatal*	95
Sobrevivencia al destete ^o	95

*Sobrevivencia al 1er día de edad

^oSobrevivencia de los 2 a los 205 días

Población de vacas: Se usaron seis diferentes tamaños poblacionales de hembras reproductoras (500, 1000, 5000, 10000, 20000 y 50000 vacas) con una proporción fija de hembras seleccionadas de 0.625 y un intervalo generacional (L) de 4.95 años.

Población de toros: Se usaron los programas Microsoft Excel 2010 y SelAction para determinar el número total de machos y de mediohermanos en cada uno de los seis tamaños poblacionales de vacas reproductoras, que permitiera obtener una $\Delta F \leq 1\%$ en cada generación. En cada uno de los modelos (reproductivo, cárnico y completo) varió el número total de machos, de mediohermanos y la proporción de seleccionados (p) originado por la restricción del ΔF . (Tabla 8).

Tabla 8.- Número total de toros, mediohermanos y proporciones seleccionadas.

Reproductivo			Criterio			Completo		
Toros	Mediohermanos	p^*	Toros	mediohermanos	p	Toros	mediohermanos	p
24	6	0.038	24	6	0.038	24	6	0.038
30	10	0.024	30	10	0.024	30	10	0.024
54	28	0.0085	50	30	0.008	50	30	0.008
69	44	0.0055	63	48	0.005	63	48	0.005
88	69	0.0035	76	80	0.003	76	80	0.003
120	126	0.0019	107	141	0.0017	107	141	0.0017

* p = proporción seleccionada

En los modelos se utilizó la misma proporción total de machos seleccionados (pt) (Tabla 8) tanto en la selección en una como en dos etapas. Para la selección en dos etapas pt se calculó como el producto de la p en la primera etapa ($p1$) por la p en la segunda etapa ($p2$) ($pt = p1 \times p2$). En la primera etapa $p1$ fue igual a 0.5 y en la segunda etapa $p2$ fue igual al cociente entre $pt / p1$. En los machos el L fue de 3.79 años

Estructura de Edad

El módulo *ages* del programa GENUP versión 5.5 (Kinghorn, 2007) se usó para optimizar la estructura de edad del hato con la meta de modelar una población de tamaño constante, que poseyera suficientes animales de reemplazo (en hembras del 18% y en machos del 24%) y una tasa de sobrevivencia entre clases de edad del 0.90.

Debido a que el número total de toros seleccionados entre los grupos de características vario (Tabla 8) se estimó el número de animales de cada categoría de edad utilizando el valor más alto. La estructura de edades usadas se muestra en la Tabla 9.

Tabla 9.- Estructura de edad en hembras y machos

HEMBRAS						
Núm. total animales	500	1,000	5,000	10,000	20,000	50,000
Núm. animales por clase						
clase edad 2	90	180	900	1,800	3,600	9,000
3	81	162	810	1,620	3,240	8,100
4	73	146	729	1,458	2,916	7,290
5	66	131	656	1,312	2,624	6,561
6	59	118	590	1,181	2,362	5,905
7	53	106	531	1,063	2,126	5,314
8	48	96	478	957	1,913	4,783
9	43	86	430	861	1,722	4,305
TOTAL	513	1,025	5,126	10,252	20,503	51,258

MACHOS						
Núm. total animales	22	26	48	60	74	108
Núm. animales por clase						
clase edad 2	5	6	12	14	18	26
3	5	6	10	13	16	23
4	4	5	9	12	14	21
5	4	5	8	10	13	19
6	3	4	8	9	12	17
7	3	4	7	9	10	15
TOTAL	25	29	54	67	83	121

Modelación de programas

Respuesta a la Selección

El progreso genético anual para la selección de machos y hembras reproductoras se estimó utilizando la siguiente fórmula:

$$\Delta G = \frac{\bar{R}}{\bar{L}} = \frac{\frac{i_d r_d \sigma_d + i_s r_s \sigma_s}{2}}{\frac{L_d + L_s}{2}}$$

Donde d = hembras, s = machos, r = precisión de la predicción del valor genético aditivo, i = intensidad de selección, σ = desviación estándar del valor genético aditivo y L = intervalo generacional

Selección Genómica

En los modelos genómicos se hicieron dos diferentes suposiciones: 1.- El tamaño de la población de referencia (TPR) era igual al tamaño de la población de candidatos (TPC) y 2.- El TPR era diferente al TPC.

La TPC se constituyó de los hijos nacidos de la TPR, a los que a las 24 horas de nacidos se les obtuvo una muestra sanguínea para su posterior genotipificación con un chip SNP de 50 K Illumina.

De acuerdo a Daetwyler (2009) se consideró que el chip SNP de 50 K capturaba el 0.80 de la varianza genética asociada con los marcadores y una longitud del genoma bovino de 30 Morgans.

Se obtuvo la precisión del componente genético asociado con los marcadores ($r_{\hat{Q}_i}$) a través de la ecuación desarrollada por Daetwyler *et al.* (2010) en donde h^2 (heredabilidad o precisión elevada al cuadrado) fue sustituida por la precisión obtenida en los modelos de selección tradicional, además de que se utilizó un N_e igual a 100 según lo reportado por De Roos *et al.* (2008) en bovinos Angus Australianos.

Se estimó la respuesta a la selección en los modelos genómicos empleando la metodología multi característica descrita por Dekkers (2007) la cual está basada en el índice de selección y en el programa SelAction.

Se supuso en los esquemas genómicos que los marcadores se encontraban distribuidos al azar en el genoma así como también que la proporción de varianza genética asociada con los marcadores fuera igual para todas las características.

El programa SelAction permitió incorporar la información de los marcadores genéticos a través de la introducción del GBV como una característica correlacionada con heredabilidad igual a 1, además del uso de correlaciones entre la característica original y el GBV de la característica genómica (Dekkers 2007).

Las correlaciones para incluir el GBV en los cálculos del índice de selección se estimaron según lo propuesto por Dekkers (2007).

Combinaciones entre el tamaño de la población de referencia y el tamaño de la población de candidatos

En las combinaciones se seleccionaron aquellos TPR y TPC que aportaban mayores cambios de la precisión del GBV como predictor del verdadero valor de cría (r_{MG}); esto a través modelar para los tres criterios de selección el programa tradicional con el objetivo de

obtener la precisión del índice y calcular el r_{MG} para los seis tamaños poblacionales de hembras reproductoras (500, 1000, 5000, 10000, 20000 y 50000 vacas) donde se asumió que el TPR era igual a estos seis tamaños de reproductoras (TPC).

En total se eligieron tres TPR (1000, 5000 y 10000) y tres TPC (500, 5000 y 20000) y se procedió a modelar un total de 27 combinaciones por criterio para los programas de selección genómico, tradicional – genómico y dos etapas.

RESULTADOS

En los resultados de los modelos tradicionales se observó que el criterio cárnico exhibió resultados iguales (precisión y progreso genético) que el criterio completo; siendo por lo tanto el criterio cárnico suficiente para seleccionar en la práctica con la reducción de costos asociada.

Precisiones genómicas cuando el tamaño de la población de referencia es igual al tamaño de la población de candidatos

El criterio completo y el cárnico presentaron iguales precisiones genómicas sin embargo ambos criterios obtuvieron mayores precisiones genómicas en comparación al reproductivo. Los TPR que presentaron mayores cambios en la precisión fueron: 1,000 con una precisión de 0.33, 5000 con una precisión de 0.6 y 10,000 con una precisión de 0.71 (Tabla 10).

Tabla 10.- Precisiones de las evaluaciones genómicas obtenidas para los tres criterios de selección usados cuando el tamaño de la población de referencia es igual a la población de candidatos.

PR ¹	Criterio		
	reproductivo	Cárnico	completo
500	0.23	0.24	0.24
1000	0.31	0.33	0.33
5000	0.58	0.60	0.60
10000	0.70	0.71	0.71
20000	0.78	0.79	0.79
50000	0.84	0.85	0.85

¹ PR = Población de referencia

Combinaciones entre tamaño de la población de referencia y el tamaño de la población de candidatos

Respuesta a la selección y precisión

Las mayores precisiones y progresos genéticos se presentaron con un TPR de 10,000 y 5,000; con un TPC de 5000 y 20000, mientras que los menores resultados se obtuvieron con un TPR de 1,000 y un TPC de 500 animales. Entre programas de selección los que consiguieron mayores valores con TPR de 10,000 y 5,000 fueron los que incorporaron información genómica obteniendo el primer lugar tradicional - genómico, el segundo el genómico, el tercero 2 etapas y al final el tradicional; sin embargo con un TPR de 1,000 el segundo puesto lo ocupó el tradicional seguido del genómico y 2 etapas (Tablas 11, 12 y 13).

Tabla 11.- Progreso genético por año en unidades económicas para peso al destete obtenidas de las diferentes poblaciones de candidatos, de referencia, criterios y programas de selección.

Criterios		Reproductivo				Cárnico / completo			
Programas		Trad ¹	Trad-Gen ²	Gen ³	2 etapas	Trad	Trad-Gen	Gen	2 etapas
TPC ⁴	TPR ⁵								
500	1000	4.0	4.3	2.8	2.6	4.2	4.6	3.1	2.9
	5000	4.0	5.2	4.7	4.4	4.2	5.4	5.0	4.7
	10000	4.0	5.6	5.3	5.0	4.2	5.8	5.6	5.2
5000	1000	5.0	5.5	3.5	3.3	5.3	5.8	3.9	3.7
	5000	5.0	6.4	5.8	5.5	5.3	6.7	6.2	5.9
	10000	5.0	6.9	6.5	6.2	5.3	7.2	6.9	6.6
20000	1000	5.6	6.0	3.9	3.7	5.9	6.4	4.3	4.2
	5000	5.6	7.1	6.3	6.1	5.9	7.5	6.8	6.5
	10000	5.6	7.6	7.1	6.8	5.9	8.0	7.6	7.3

¹ Trad = Tradicional

² Trad-Gen = Tradicional - Genómico

³ Gen = Genómico

⁴ TPC= Población de candidatos

⁵ TPR= Población de referencia

Tabla 12.- Porcentaje de progreso genético entre población de candidatos, de referencia, criterios y programas de selección representando únicamente el 100% de la ganancia genética los resultados del criterio reproductivo, programa tradicional con población de candidatos igual a 500

Criterios		Reproductivo				Cárnico / completo			
Programas		Trad ¹	Trad-Gen ²	Gen ³	2 etapas	Trad	Trad-Gen	Gen	2 etapas
TPC ⁴	TPR ⁵								
500	1000	100	109	70	65	105	115	78	73
	5000	100	130	117	110	105	136	126	117
	10000	100	140	134	125	105	147	141	132
5000	1000	126	137	88	84	132	145	98	93
	5000	126	161	145	138	132	169	155	148
	10000	126	173	164	156	132	181	173	165
20000	1000	139	152	97	93	147	161	109	104
	5000	139	177	159	153	147	188	171	164
	10000	139	190	179	172	147	200	190	182

¹ Trad = Tradicional

² Trad-Gen = Tradicional - Genómico

³ Gen = Genómico

⁴ TPC= Población de candidatos

⁵ TPR= Población de referencia

Tabla 13.- Precisiones de los índices obtenidas para los diferentes tamaños de población de referencia, de candidatos, programas y criterios de selección

PROGRAMA		Tradicional		Tradicional - genómico		Genómico		2 etapas	
CRITERIO		reproductivo	cárnico / completo	reproductivo	cárnico / completo	reproductivo	cárnico / completo	reproductivo	cárnico / completo
TPR ¹	TPC ²								
1000	500	0.45	0.47	0.49	0.53	0.30	0.34	0.30	0.34
	5000	0.47	0.49	0.52	0.55	0.31	0.35	0.31	0.35
	20000	0.48	0.50	0.53	0.56	0.32	0.35	0.32	0.36
5000	500	0.45	0.47	0.61	0.65	0.54	0.58	0.54	0.58
	5000	0.47	0.49	0.63	0.67	0.55	0.59	0.55	0.60
	20000	0.48	0.50	0.64	0.68	0.55	0.60	0.56	0.60
10000	500	0.45	0.47	0.67	0.71	0.63	0.67	0.63	0.68
	5000	0.47	0.49	0.69	0.73	0.64	0.68	0.65	0.69
	20000	0.48	0.50	0.70	0.74	0.64	0.68	0.65	0.69

¹ TPR = Tamaño de la población de referencia

² TPC = Tamaño de la población de candidatos

Precisiones genómicas

Los valores de las precisiones genómicas obtenidas por el criterio cárnico/completo y el reproductivo fueron muy parecidas. Las precisiones alcanzadas en ambos modelos con una TPR de 10,000 fue de 0.7, con TPR de 5000 de 0.6 y con TPR de 1000 fueron de 0.3 (Figura 3)

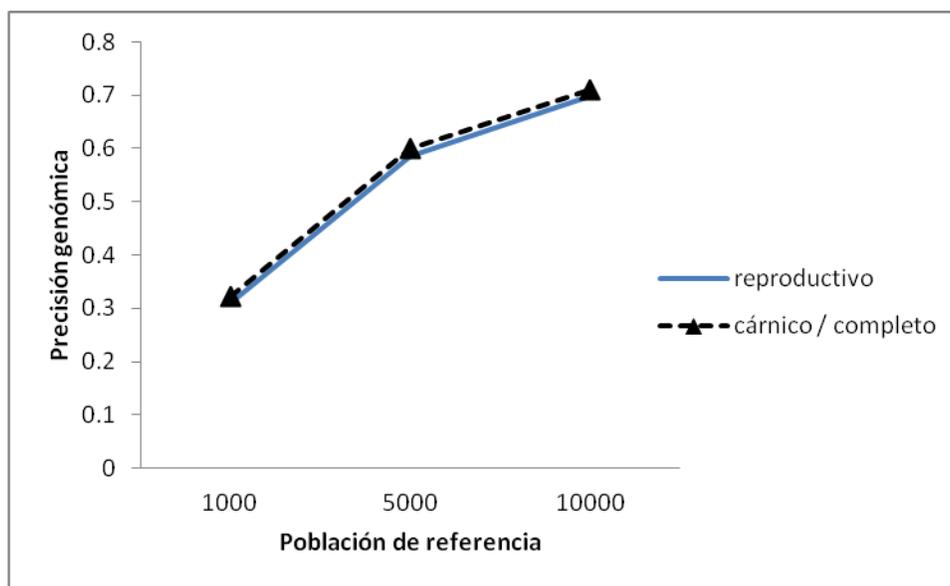


Figura 3.- Precisión de las evaluaciones genómicas obtenidas para los tres criterios de selección de acuerdo al tamaño de la población de referencia.

Coefficiente de consanguinidad

El decremento en el TPC tiende a incrementar la ΔF presentándose los menores resultados con la TPC de 20000 así como los mayores resultados con TPC de 500. Entre programas de selección el tradicional obtuvo los mayores ΔF , seguido del tradicional - genómico y al final del genómico, mientras que entre criterios de selección los resultados de ΔF fueron similares (Tabla 14)

Tabla 14.- Coeficiente de consanguinidad en porcentaje para las diferentes combinaciones de población de candidatos y de referencia utilizando diferentes programas de selección.

TPC ¹	Criterio	TPR ²	Programas de Selección		
			Tradicional	Trad - Genom ³	Genómico
			ΔF % ⁴	ΔF %	ΔF %
500	reproductivo	1000	0.89	0.79	0.45
		5000	0.89	0.62	0.45
		10000	0.89	0.57	0.46
	cárnico/completo	1000	0.85	0.75	0.45
		5000	0.85	0.60	0.46
		10000	0.85	0.56	0.46
5000	reproductivo	1000	0.83	0.65	0.24
		5000	0.83	0.43	0.24
		10000	0.83	0.36	0.24
	cárnico/completo	1000	0.83	0.65	0.26
		5000	0.83	0.43	0.26
		10000	0.83	0.37	0.26
20000	reproductivo	1000	0.82	0.59	0.15
		5000	0.82	0.33	0.15
		10000	0.82	0.27	0.15
	cárnico/completo	1000	0.89	0.63	0.17
		5000	0.89	0.36	0.18
		10000	0.89	0.30	0.18

¹ TPC = Población de candidatos

² TPR= Población de referencia

³ Trad-Genom= Tradicional - genómico

⁴ ΔF = Coeficiente de consanguinidad en porcentaje

DISCUSIÓN

Se estimó el progreso genético anual en unidades económicas relativas a las del peso al destete (Tabla 11) empleando diferentes TPR, TPC, programas y criterios de selección. Los resultados para ser comparados se expresaron en porcentaje tomando únicamente como valor base que representaba el 100% de la ganancia genética los resultados obtenidos con el índice reproductivo, esquema tradicional y una TPC de 500 animales (Tabla 12).

Comparación entre programas de selección:

Para este trabajo se compararon cuatro programas de selección (tradicional, genómico, tradicional - genómico y 2 etapas) con respecto al progreso genético anual. Adicionalmente se consideró una estrategia que fuese eficaz desde el punto de vista económico limitando los costos de cría, mantenimiento, evaluación de características expresadas en adultos y número de animales candidatos a genotipificar; por lo que se decidió probar un programa de selección en 2 etapas. Dentro de estos cuatro esquemas de selección nosotros consideramos que el programa que registró los mayores beneficios económicos es el de 2 etapas.

Se observó en los resultados obtenidos para los tres criterios de selección y utilizando diferentes tamaños de TPR y de TPC que el programa tradicional - genómico fue el programa que obtuvo las mayores ganancias genéticas; esto debido al tipo de fuentes de información que se utilizó en este programa (Tabla 3). Cameron (1997) mencionó que el aumento en el número y en el tipo de fuentes de información tiende a incrementar la precisión y con ello la respuesta a la selección. El tipo de fuentes de información que aportan las más altas precisiones son las individuales y las de progenie, seguidas de hermanos y mediohermanos (Van der Werf 2000; Cameron 1997); por lo que al utilizar en

el programa tradicional - genómico con registros fenotípicos y genómicos propios aumentó el valor de la precisión, en comparación contra los esquemas genómico y dos etapas donde primordialmente se utilizaron registros genómicos propios (Tablas 2 y 4) y contra el tradicional que empleó registros fenotípicos propios. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Dekkers (2007) quien en cerdos evaluó la incorporación de la información genómica en diferentes estrategias de selección, encontrando que se obtenían las mayores respuestas en la combinación de información fenotípica y genómica en comparación al uso de solamente información fenotípica. Pimentel y König (2012) en bovinos de carne compararon las ganancias genéticas de los objetivos de selección que incorporaban información genómica, fenotípica o ambas para mejorar la calidad de la carne. Ellos encontraron que las mayores ganancias genéticas se obtenía en los programas que incorporaban únicamente información genómica, ocupando el segundo lugar los genómico - fenotípicos y por último los fenotípicos. La razón por la que el programa tradicional - genómico no obtuvo los mayores progresos genéticos se debió a que en él se planeó en los índices que solamente una sola característica poseyera información genómica y las restantes 3 ó 4 características presentaran únicamente información fenotípica. Carvalheiro (2014) en bovinos Nelore comparó varios programas de selección donde existía información fenotípica obtenida de varios métodos reproductivos (inseminación artificial e in vitro) así como información genómica. En sus resultados encontró que las mayores ganancias genéticas eran obtenidas en los programas que combinaban información fenotípica y genómica; mientras que en los programas donde solo se utilizó información fenotípica el progreso fue menor.

En los resultados se observó que los esquemas de selección que incorporaron información genómica obtuvieron los mayores progresos genéticos en comparación con el programa

tradicional, lo cual concuerda con los resultados obtenidos por Schaeffer (2006), Dekkers (2007), Pimentel y König (2012).

La ganancia genética se encuentra en función de la intensidad de selección, varianza genética, intervalo generacional y precisión (Lorenz, 2013) por lo que en los modelos que incorporan información genómica se han observado aumentos en la ganancia genética originados por un incremento en la intensidad de selección y en la precisión así como la reducción del intervalo generacional (Johnston *et al.* 2012; Pimentel y König 2012; Van Grevenhof *et al.* 2012; Wickham BW *et al.* 2012; Calus *et al.* 2013; Miller 2010).

En los resultados se encontró que utilizando una TPR de 10,000 y 5,000 animales el programa que ocupó el segundo lugar después del tradicional - genómico fue el genómico seguido del 2 etapas y del tradicional; ya que por ejemplo el porcentaje de contribución al progreso genético anual del criterio completo con TPR de 10,000 y TPC de 20,000 fue en el programa genómico del 190 %, el 2 etapas con 182 % y el tradicional con el 147 % (Tabla 12). Sin embargo cuando se utilizó una TPR de 1,000 animales el programa que ocupó la segunda posición fue el tradicional, seguido del genómico y por último el 2 etapas; observándose para el criterio completo con una TPR de 1,000 y TPC de 20,000 que el porcentaje de contribución del esquema tradicional fue de 147%, el genómico de 109% y el 2 etapas del 104% (Tabla 12).

El TPR es un factor que puede afectar positiva o negativamente la precisión del índice lo cual repercute directamente en el progreso genético total. Con TPR altos la precisión tiende a aumentar y con ello la respuesta a la selección, como se observó en los resultados obtenidos con TPR de 10,000 y 5,000 animales lo cual explica el por qué los programas que incorporan información genómica obtuvieron las mayores respuestas. Con TPR pequeños la precisión disminuye, lo cual se pudo observar con los resultados de TPR de

500 animales donde el programa genómico y dos etapas obtuvieron menores respuestas en comparación con el tradicional lo cual nos demuestra que con tamaños de TPR bajos la información fenotípica es más valiosa que la genómica (Van Grevenhof *et al.*, 2012).

Comparación entre criterios de selección.

El criterio que presentó los mayores progresos genéticos, independientemente del programa de selección usado fue el completo y el cárnico, que resultaron con respuestas idénticas seguido del reproductivo. Smith (1983) mencionó que la eficiencia del índice de selección está determinada por los pesos económicos y las heredabilidades de las características. En el índice existen características o grupos de características que dominan al índice las cuales serán las que determinaran la eficacia de este. Si alguna característica domina el índice la eficiencia no será sensible a cambios en los pesos económicos de las otras características pero será sensible a la pérdida o inversión (valores negativos) de sus pesos.

En nuestro trabajo el grupo de características que dominaron el criterio cárnico y completo fueron las de calidad de carne razón por la cual estos dos índices obtuvieron iguales precisiones y progresos genéticos; además de que al adicionar al criterio completo las características reproductivas no se obtuvo un mayor progreso debido a que las heredabilidades y pesos económicos de las característica reproductivas fueron bajos (Tablas 5 y 6).

Sin embargo se observó para el criterio reproductivo que mayores progresos genéticos eran obtenidos al incorporar información genómica con TPR de 10,000 y 5,000 animales en comparación al uso de únicamente información fenotípica (Tabla 11). Estos resultados concuerdan con Calus *et al.*, (2013), Schaeffer (2006), Dekkers (2007), Johnston *et al* (2012) y Van Marle-Köster *et al.*, (2013) quienes encontraron que el uso de información

genómica aportaba información adicional en características con bajas heredabilidades, bajas precisiones y en evaluaciones fenotípicas limitadas por el sexo.

Schaeffer (2006) en bovinos de leche encontró que en características con bajas heredabilidades y donde las estimaciones del mérito genético eran menos precisas la información genómica mejoraba la precisión e incrementaba la ganancia genética.

Johnston *et a.* (2012) mencionó que la información genómica incrementaba la precisión y el diferencial de selección en hembras elite utilizadas en programas de multiovulación y de transferencia de embriones en bovinos de carne.

Efecto del tamaño de la población de candidatos

En todos los TPR, criterios y programas de selección se observó que el TPC que obtuvo los mayores progresos genéticos fue el de 20,000, ocupando el segundo puesto el de 5,000 y en tercero el de 500 animales. Por ejemplo tomando los resultados del criterio completo, programa tradicional - genómico, TPR de 10,000, con una TPC de 20,000 el progreso genético fue del 200%, con una TPC de 5,000 fue de 181% y con una TPC de 500 fue de 147% (Tabla 12). La principal razón por la que se obtuvieron estos resultados es que aunque en todos los tamaños poblaciones de vacas reproductoras se utilizó la misma proporción de animales seleccionados (0.625), en los toros al aumentar el TPC disminuyó la proporción de animales seleccionados originando con ello un aumento en la intensidad de selección que afectó positivamente el progreso genético en TPC grandes (Tabla 8).

Efecto del tamaño de la población de referencia

El TPR que presentó los mayores progresos genéticos en todos los criterios y TPC fue el de 10,000, seguido en el segundo lugar del de 5,000 y en tercero del de 1,000 animales. Por ejemplo en el criterio completo, programa tradicional - genómico, TPC de 20,000; con una

TPR de 10,000 el progreso fue del 200%, con TPR de 5000 fue del 188% y con una TPR de 1,000 fue del 161% (Tabla 12). Estos resultados se obtuvieron debido a que grandes TPR maximizan la precisión del índice lo que deriva en mayores progresos genéticos (Lorenz 2013; Goddard y Hayes 2009)

Johnston *et al.* (2012), Goddard y Hayes (2009), Calus *et al.* (2013), Miller (2010), y Van Grevenhof *et al.* (2012) mencionaron que TPR debe ser lo suficientemente grande para obtener grandes precisiones de los EBV lo cual es importante debido a que el éxito de la GS depende de la precisión con que los GBV sean predichos en la TPC. Además de que grandes TPR aumentan la precisión y pueden incrementar la intensidad de selección (Lorenz 2013).

Fan *et al.*, (2010) mencionó que grandes TPR eran necesarias para evaluar características con bajas heredabilidades y que se encontraran compuestas de QTL de efectos pequeños.

Precisiones Genómicas

El criterio que obtuvo las mayores precisiones genómicas fue el cárnico/completo (rango de 0.32 - 0.70) seguido del reproductivo (rango de 0.3 - 0.69) (Figura 3). El TPR que consiguió las mayores precisiones genómicas fue el de 10,000 seguido del de 5,000 y de 1,000. El criterio cárnico/completo obtuvo los mayores resultados debido a que para calcular las precisiones genómicas de acuerdo a la ecuación desarrollada por Daetwyler *et al.* (2010) es necesaria la precisión obtenida del programa tradicional la cual presentó mayores valores (Tabla 13) esto originado por el número y al tipo de información que se utilizó en la construcción de este índice (Tabla 3).

El criterio reproductivo obtuvo menores precisiones genómicas en comparación al completo debido a que presentó bajos resultados en el programa tradicional (Tabla 13).

Consanguinidad

El programa que obtuvo mayores ΔF fue el tradicional, seguido del tradicional - genómico y por último el genómico. Al comparar los resultados se observa existe una reducción drástica de la ΔF del programa genómico en relación con los resultados del programa tradicional. La principal razón que origina que la ΔF se reduzca en los programas que incorporan información genómica en comparación a los tradicionales se debe a que los marcadores proveen de información del muestreo mendeliano, el cual permite reducir el impacto de la información familiar que era la que originaba el incremento en las probabilidades de co-selección entre parientes. La información genómica realiza mayor énfasis en la información individual lo que permite poner mayor énfasis en las diferencias genéticas dentro de familias en lugar de entre familia, como ocurre con la información de ancestros EBV tradicionales (Dekkers 2007), por lo que existe con el uso de la información genómica grandes oportunidades de aumentar más la intensidad de selección y obtener con ello menores incrementos de ΔF .

Al comparar los ΔF del programa tradicional contra el tradicional - genómico para por ejemplo los resultados obtenidos del criterio reproductivo con TPC de 500 y TPR de 1000, se observa que el ΔF disminuye ligeramente, lo cual es debido a que el tradicional - genómico hace uso de fuente de información fenotípica (Tabla 3)

Entre criterios de selección los resultados de ΔF fueron muy similares esto debido a que en el planteamiento de este trabajo se fijó una $\Delta F \leq 1\%$ por generación.

El TPR que obtuvo los mayores ΔF fue el de 1000 , mientras que el que TPR que tuvo los menores ΔF fue el de 10,000 animales. Para TPC los mayores ΔF se tuvieron en la de 500, mientras que los menores ΔF se produjeron con 20000 animales (Tabla 14).

Dekkers *et al.* (2014) mencionó que la ΔF tiende a incrementarse en tamaños poblacionales pequeños; razón por la cual los TPC y TPR pequeños obtuvieron mayores ΔF , además de que también explica el por qué existieron menores ΔF en poblaciones de TPC y TPR grandes.

En este trabajo no se consideró la optimización de programas de selección ni aspectos económicos ni se varió la estructura de la población para hacer programas de selección de toros jóvenes. Estos aspectos pueden ser abordados en estudios posteriores.

CONCLUSIONES

Los programas que incorporan GS son atractivos para los bovinos de carne mexicanos debido a mayores progresos genéticos anuales que son obtenidos bajo las suposiciones establecidas en este estudio utilizando diferentes TPR, TPC, programas y criterios de selección.

Nuestros resultados sugieren que es conveniente utilizar en las poblaciones mexicanas de bovino de carne el esquema tradicional - genómico con una TPR de 5000 y TPC de 5000 debido a que existió mayores progresos genéticos; sin embargo no hay que dejar de lado que el utilizar el programa genómico y dos etapas proveen de ventajas cercanas a las obtenidas con el tradicional - genómico y estas además existen ventajas económicas.

En este trabajo se escogieron diferentes TPR, sin embargo para México es necesario optimizar el número de animales que conforman la TPR por lo que es en trabajos posteriores se investigará y calcularán los tamaños más adecuados que minimicen los costos que al mismo tiempo maximicen el progreso genético.

BIBLIOGRAFIA

Agustin AB, Galvao AL, Zerlotti MEM y Barbosa LR (2010) Study of relations among age at first calving, average weight gains and weights from weaning to maturity in Nellore cattle. *R. Bras. Zootec.* 39(4): 746-751

Aidar de Queiroz S, Pelicioni LC, Silva BF, Sesana JC, Espagnoli MI, Martin G y Sánchez A (2005) Índices de seleção para um rebanho Caracu de duplo propósito. *R. Bras. Zootec.*34:827-837.

Arije GF y Wiltbank JN (1971) Age and weight at puberty in Hereford heifers. *J Anim. Sci.* 33(2):401-6

Bailieiro JC, Eler JP, Ferraz JB, Mattos EC, Bailieiro CC (2008) Genetic parameters for reproductive life traits and reproductive efficiency traits at 6 years in Nellore cattle. *Genet. Mol. Res.* 7(4):1312-8

Bijma P y Rutten M (2002) Lecture notes for SelAction workshop. Wageningen University Animal Sciences.

Bittencourt TCC, Lobo RB y Bezerra LAF (2006) Objetivos de seleção para sistemas de produção de gado de corte em pasto: ponderadores económicos. *Arq. Bras. Med. Vet. Zootec.* 58:196-204.

Borba FI (2002) Estimacao de valores económicos para características componentes de índices de selcao em bovinos de corte. Tesis de Maestría. Universidad de Sao Paulo. Brasil.

Brito FV, Neto BJ, Sargolzaei M, Cobuci JA y Schenkel SF (2011) Accuracy of genomic selection in simulated populations mimicking the extent of linkage disequilibrium in beef cattle. *BMC Genetics.*12: 1-10.

Brumatti RC, Ferraz JBS, Eler JP y Formigoni IB (2011) Desenvolvimento de índice de seleção em gado corte sob o enfoque de um modelo bioeconômico. *Arch. Zootec.*60:230

Caetano SL, Savegnago RP, Boligon AA, Ramos SB, Chud TCS, Lobo RB y Munari DP (2013) Estimates of genetic parameters for carcass, growth and reproductive traits in Nellore cattle. *Livestock science.* 155(1):1-7.

Calus MPL, de Haas Y, Pszczola M y Veerkamp RF (2013) Predicted accuracy and response to genomic selection for new traits in dairy cattle. *Animal Consortium.* 7:2,pp 183-191.

Cameron ND (1997) Selection indices and prediction of genetic merit in animal breeding. CAB International. pp 1- 201

Carvalho R (2014) Genomic Selection in Nelore cattle in Brazil. Proceedings 10th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production

CONARGEN (Consejo Nacional de Recursos Genéticos Pecuarios) 2010. Guía Técnica de programas de control de producción y mejoramiento genético de bovinos de carne. <http://www.conargen.mx/documentos/guias/guiabovinoscarne.pdf>.

Cundiff LV, Van Vleck LD y Hohenboken WD (2010) Guidelines for Uniform Beef Improvement Programs. Ninth Edition. Beef Improvement Federation

Daetwyler HD (2009) Genome-Wide evaluation of populations. Tesis doctorado. Wageningen University. Netherlands.

Daetwyler HD, Pong-Wong R, Villanueva B y Woolliams JA (2010). The impact of genetic architecture on genome-wide evaluations methods. *Genetics*, 185:1021-1030.

De Roos APW, Hayes BJ, Spelman RJ y Goddard ME (2008). Linkage disequilibrium and persistence of phase in Holstein-Friesian, Jersey and Angus cattle. *Genetics* 179:1503-1512.

Dekkers JCM (2004) Commercial application of marker and gene assisted selection in livestock: Strategies and lessons. *Journal of Animal Science*. 82: 313-328.

Dekkers JCM (2007) Prediction of response to marker assisted and genomic selection using selection index theory. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 124:331-341.

Dekkers J, Van der Werf J y Clark S (2014) Design of breeding programs with genomic selection. Armidale Animal Breeding Summer Course. University of New England.

Diskin G.M (2012) Achieving high reproductive performance in beef herds. M Moore, Teagasc beef manual. 324. Irlanda.

Dodenhoff J, Van Vleck LD, Gregory KE (1999) Estimation of direct, maternal and grand maternal genetic effects for weaning weight in several breeds of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 77(4):840-5.

Domínguez-Viveros, Rodríguez-Almeida, Ortega-Gutiérrez JA, Flores-Mariñelarena A (2009) Selección de modelos, parámetros genéticos y tendencias genéticas en las evaluaciones genéticas nacionales de bovinos Brangus y Salers. *Agrociencia*.43:1405-3195.

Eler JP, Van Vleck LD, Ferraz JBS y Lobo RB (1995) Estimation of variances due to direct and maternal effects for growth traits of Nelore cattle. *J Anim. Sci.* 73:3253-3258.

Evans RD, Pabiou T, Cromie A, Kearney F y Wickham B (2007) Genetic improvement in the Irish suckler beef herd: industry expectation and experience so far. Irish Cattle Breeding Federation.

Falconer DS y Mackay TFC (1996) Introducción a la genética cuantitativa. 4°. Acribia. España.

Fan B, Du ZQ, Gorbach DM y Rothschild MF (2010) Development and application of high density SNP arrays in genomic studies of domestic animals. Asian-Aust. J. Anim. Sci. 23:833-847

FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2012). Foostat. Accessed. Foostat. FAO.org.

Financiera Rural (2012) Monografía de carne de bovino. Dirección general adjunta de planeación estratégica y análisis sectorial. Dirección Ejecutiva de Análisis Sectorial. fiancierarural.gob.mx.

Gamboa-Mena JV, Magaña-Magaña MA, Rejón-Ávila M y Pech MVC (2005) Eficiencia económica de los sistemas de producción de carne bovina en el municipio de Tzimin, Yucatán México. Tropical and Subtropical Agroecosystems, 5:79-84.

Gillespie JR (1997) Modern Livestock and Poultry Production. 5°. Delmar Publishers. 220-257.

Goddard M, Hayes BJ y Meuwissen THE (2010) Genomic selection in livestock populations. Genetic Research Cambridge. 92:413-421.

Goddard ME y Hayes BJ (2007) Genomic selection. Journal of Animal Breeding and Genetics 124:323-330.

Goddard ME y Hayes BJ (2009) Mapping Genes for complex traits in domestic animals and their use in breeding programs. Nature Reviews genetics.10:381-392.

Gregory KE, Cundiff LV y Koch RM (1995) Genetic and phenotypic (co) variances for production traits of female populations of purebred and composite beef cattle. J Anim. Sci. 73(8):2235-42.

Gutiérrez JP, Alvarez I, Fernández I, Royo LJ, Goyache F (2002) Genetic relationships between calving date, calving interval, age at first calving and type traits in beef cattle. Livestock Production Science. 78(3):215-222

Gutiérrez JP, Goyache F, Fernández I, Alvarez I y Royo LJ (2007) Genetic relationships among calving ease, calving interval, birth weight and weaning weight in the Austriana de los Valles beef cattle breed. J Anim. Sci. 85:69-75.

Hayes B (2011) Course notes. <http://snp.toulouse.inra.fr/~alegarra/>

Hill WG (2010) Understanding and using quantitative genetic variation. Philosophical Transactions of the Royal Society. 365:73-85.

INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía) Anuario de estadísticas por entidad federativa 2011. Censo Agropecuario 2007. www.inegi.org.mx

Johnston DJ, Tier B y Graser HU (2012) Beef cattle breeding in Australia with genomic: opportunities and needs. CSIRO Publishing. Animal Production Science. 52:100-106.

Kahi AK y Hirooka H (2005) Genetic and economic evaluation of Japanese Black (Wagyu) cattle breeding schemes. Journal of Animal Science 83:2021–2032.

Kinghorn BP y Simm G (1999) Genetic improvement of beef cattle (pp 577-604) En Fries R y Ruvinsky A The genetics of cattle. USA. CABI Publishing

Kinghorn B (2007) GENUP version 5.5. University of New England

Kluyts JF (2004). The development of economic selection indices for the simmentaler breed in South Africa. Tesis de Doctorado en filosofía. Faculty of Natural and Agricultural Sciences, Department of Animal, Wildlife and Grassland Sciences, University of the Free State. Pp. 1-166.

Knights SA, Baker RL, Gianola D y Gibb JB (1984) Estimates of heritabilities and of genetic and phenotypic correlations among growth and reproductive traits in yearling Angus bulls. J Anim Sci 58(4):887-93.

Krupa E, Wolfova M, Peskovicova D, Huba J y Krupova Z (2005). Economic values of traits for Slovakian Pied cattle under different marketing strategies. Journal of Animal Science 50(10): 483–492.

Krupová Z, Huba J, Daňo J, Krupa E, Oravcová M y Peškovičová D (2009) Economic weights of production and functional traits in dairy cattle under a direct subsidy regime. Czech J. Anim. Sci., 54: 249–259

Lee DH, Choudhary V y Lee GH (2006) Genetic parameter estimates for ultrasonic meta qualities in Hanwoo cows. Asian Australas J Anim. Sci 19(4): 468:474

León E (1997) El BLUP en el mejoramiento genético del cerdo. Reseña bibliográfica. Revista Computadorizada de Producción Porcina. 4.

Lorenz AJ (2013) Resource allocation for maximizing prediction accuracy and genetic gain of genomic selection in plant breeding: a simulation experiment. Genes Genomes Genetics. 3:481-491.

MacNeil MD, Cundiff LV, Dinkel CA y Koch RM (1984) Genetic correlations among sex limited traits in beef cattle. J. Anim. Sci. 58(5):1171-80

Martin LC, Brinks JS, Bourdon RM y Cundiff LV (1992) Genetic effects on beef puberty and subsequent reproduction. J Anim Sci 70:4006-4017.

Mendez RD, Meza CO, Berruecos JM, Garces P, Delgado EJ y Rubio MS (2009) A survey of beef carcass quality and quantity attributes in Mexico. *Journal of Animal Science* 87:3782-3790.

Meuwissen TI y Lou Z (1992). Computing inbreeding coefficients in large populations. *Genetics Selection Evolution*. 24:305-312.

Meuwissen THE, Hayes BJ, Goddard ME (2001). Prediction of total genetic value using genome wide dense markers maps. *Genetics*. 157:1819-1829.

Meuwissen THE, Hayes BJ, Goddard ME (2013). Accelerating improvement of livestock with genomic selection. *Animal Biosciences*. 1:221-237.

Meyer K (1993) Estimates of covariance components for growth traits of Australian Charolais cattle. *Aust. J. Agric. Res.* 44:1501-8

Meyer K, Hammond K, Mackinnon MJ y Parnell PF (1991) Estimates of covariances between reproduction and growth in Australian beef cattle. *J Anim. Sci.* 69:3533-3543.

Miller S (2010) Genetic improvement of beef cattle through opportunities in genomics. *Revista Brasileira de Zootecnia*. 39:247-255.

Montaldo HH, Casas E, Sterman FJB, Vega-Murillo VE y Román-Ponce SI (2012) Opportunities and changes from the use of genomic selection for beef cattle breeding in Latin America. *Animal Frontiers*. 2:23-29

Montaldo VHH y Barría PN (1998) Mejoramiento genético en animales. *Ciencia al Día*. Vol. 1, No. 2:1-19.

Moser DW, Bertrand JK, Misztal I, Kriese LA y Benyshek LL (1998) Genetic parameter estimates for carcass and yearling ultrasound measurements in Brangus cattle. *J Anim Sci* 76(10):2542-8.

Mwansa PB, Crews Jr DH, Wilton JW y Kemp RA (2002). Multiple trait selection for maternal productivity in beef cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 119: 391-399.

Nelsen TC, Short RE, Urick JJ y Reynolds WL (1986) Heritabilities and genetic correlations of growth and reproductive measurements in Hereford bulls. *J Anim Sci* 63(2):409-17.

Neser FWC, van Wyk JB, Fair MD, Lubout P y Crook BJ (2012) Estimation of genetic parameters for growth traits in Brangus cattle. *South African Journal of Animal Science*. 42:469- 473

Northcutt SL, Buchanan DS y Clutter AC (2014) Inbreeding in cattle. Oklahoma cooperative extension service ANSI-3165. Oklahoma State University.

Oikawa T, Hoque MA, Hitomi T, Suzuki K y Uchida H (2006) Genetic parameters for traits in performance and progeny test and their genetic relationships in Japanese Black cattle. *Asian- Australas J Anim Sci* 19(5):611-616

Oyama K, Katsuta T, Anada K y Mukai F (2002) Heritability and repeatability estimates for reproductive traits of Japanese Black cows. *Asian-Aust. J Anim Sci* 15(12):1680-1685.

Peel DS, Johnson RJ y Mathews Jr KH (2011) Trade the expanding Mexican beef industry and feedlot and stocker cattle production in Mexico. USDA's world agricultural Outlook board. LDP-M-206-01.

Peel DS, Johnson RJ y Mathews Jr KH (2010) Cow-calf beef production in Mexico. Outlook Rep. No. LDPM-196-01. US Dep. Agric., Econom. Res. Serv., Washington, DC. Accessed Nov. 17, 2011. <http://www.ers.usda.gov/publications/LDP/2010/10Oct/LDPM19601/>.

Pico BA, Naser FWC y van Wyk JB (2004) Genetic parameters for growth traits in South African Brahman cattle. *South African J Anim Sci* 34:44-46

Pimentel ECG y König S (2012) Genomic selection for the improvement of meat quality in beef. *Journal of Animal Science*. 90:3418-3426.

Phocas F y Laloe D (2004) Genetic parameters for birth and weaning traits in French specialized beef cattle breeds. *Livestock Production Science*. 89:121-128.

Rios UA y Van Vleck DL (2004) Heritability estimates for carcass traits of cattle: a review. *Genetic and molecular research* 3(3): 380-394.

Ríos UA, Martínez VG, Tsuruta S, Bertrand JK, Vega MVE y Montaña BM (2007) Estimadores de parámetros genéticos para características de crecimiento de ganado Charolais mexicano. *Tec. Pecu. Méx.* 45(2):121 - 130.

Ríos-Uretra A, Vega MVE, Martínez VG, Montaña BM (2011) Comparison of models for the estimation of variance components for growth traits of registered Limousin cattle. *Trop. subtrop. agroecosyt.* 14(2): 667-674

Roughsedge T, Amber PR, Thompson R y Simm G (2005) Genetic parameters for a maternal breeding goal in beef production. *J Anim Sci* 83(10):2319-29.

Rutten MJM, Bijma P, Woolliams JA y van Arendonk JAM (2002) SelaAction: software to predict selection response and rate of inbreeding in livestock breeding programs. *The Journal of Heredity*. 93:456-458.

SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación) 2012. Proyecto del consejo nacional de los recursos genéticos pecuarios A.C./ programa nacional de los recursos pecuarios. Memoria documental. Dirección de servicios y apoyos a la producción. Coordinación General de Ganadería. <http://www.sagarpa.gob.mx/irc/Memorias%20Documentales/Memorias%20Documentales-%20CONARGEN%202012.pdf>

SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación) 2014. Informe sobre la situación de los recursos genéticos pecuarios en México.

Santana ML Jr, Oliveira PS, Eler JP, Gutierrez JP y Ferraz JBS (2012) Pedigree analysis and inbreeding depression on growth traits in Brazilian Marchigiana and Bonsmara breeds. *J. Anim. Sci.* 90:99-118.

Santoyo LJ, Hernández CJ y Martínez VG (2010) Productividad hasta el destete en vacas Limousin y Angus en el Altiplano central Mexicano. (Tesis licenciatura) Universidad Nacional Autónoma de México. México Distrito Federal.

Schaeffer LR (2006) Strategy for applying genome-wide selection in dairy cattle. *J. Anim. Breed. Genet.* 123:218-223.

Schifers MJ y Weigel AK (2012) Genomic selection in dairy cattle: integration of DNA testing into breeding programs. *Animal Frontiers* 2:1:4-9

Silva SF, Tocantins T, Almeida G, De Souza PH, Pereira JAC (2013) Heritability of the weaning weight in Brangus and Tabapua cattle breeds in the pre-Amazon region. *Indian Journal of Applied Research.* 3(11).

Smith C (1983) Effects of changes in economic weights on the efficiency of index selection. *Journal of Animal Science.* 56:1057-1064.

Smith BA, Brinks JS y Richardson GV (1989) Estimation of genetic parameters among reproductive and growth traits in yearling heifers. *J Anim Sci.* 67:2886-2891

Toosi A, Fernando RL y Dekkers JCM (2009) Genomic selection in admixed and crossbred populations. *Journal of Animal Science.* 88: 32-46.

Torres-Vasquez JA, Manzanilla PCIV, Borrayo ZA, Rios UA, Vega MVE, Martínez VG, Baeza R JJ y Montaña BM (2012) Parámetros genéticos y fenotípicos para peso al año, circunferencia escrotal y talla en ganado Simmental y Simbrah en México. *Rev. Mex. Cienc. Pecu.* 3(3):291-298.

Van Grevenhof EM, Van Arendonk JAM y Bijma P (2012) Response to genomic selection: The bulmer effect and potential of genomic selection when the number of phenotypic records is limiting. *Genetics Selection Evolution.* 44: 1-10.

Van der Werf (2000) Quantitative genetics course notes. University of New England. School of Rural Science and Natural Resources.

Van Marle-Köster, Visser C y Berry DP (2013) A review of genomic selection Implications for the south African beef and dairy cattle industries. South African Journal of Animal Science. 43:1 pp 1-17.

Van Vleck DL, Pollak EJ y Branford OEA (1987) Genetics for the animal sciences. W. H. Freeman and Company. United States of America.

Wickham BW, Amber PR, Berry DP, Burke M, Coughlan S, Cromie A, Kearney JF, Hugh NMc, Porland SMc y O'Connell K. (2012) Industrial perspective: capturing the benefits of genomic to Irish cattle breeding. Animal Production Science. 52:172-179

Wolfova M, Wolf J, Zahradkova R, Pribvi J, Dano J, Krupa E y Kica J (2005) Breeding objectives for beef cattle used in different production systems: 2 Model application to production systems with the Charolais breed. Livestock production science. 95:217-230.

Zhang Z, Zhang Q y Ding X (2011) Advances in genomic selection in domestic animals. Chinese Science Bulletin. 56: 2655-2663.