



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Evaluación genética, evaluación genómica y búsqueda de regiones del genoma en ganado Blanco Orejinegro asociadas a características productivas

Marisol Londoño Gil

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias,
Medellín, Colombia
2020

Evaluación genética, evaluación genómica y búsqueda de regiones del genoma en ganado Blanco Orejinegro asociadas a características productivas

Marisol Londoño Gil

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias - Biotecnología

Director:

MVZ, M.Sc., Ph.D. Luis Gabriel González Herrera

Codirector:

Zoot, MV, M.Sc., Ph.D. Albeiro López Herrera

Línea de Investigación:

Biotecnología Animal

Grupo de Investigación:

Biodiversidad y Genética Molecular - BIOGEM

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias,

Medellín, Colombia

2020

*Nuestra pasión por aprender es nuestra
herramienta para sobrevivir.*

Carl Sagan.

Declaración de obra original

Yo declaro lo siguiente:

He leído el Acuerdo 035 de 2003 del Consejo Académico de la Universidad Nacional. «Reglamento sobre propiedad intelectual» y la Normatividad Nacional relacionada al respeto de los derechos de autor. Esta disertación representa mi trabajo original, excepto donde he reconocido las ideas, las palabras, o materiales de otros autores.

Cuando se han presentado ideas o palabras de otros autores en esta disertación, he realizado su respectivo reconocimiento aplicando correctamente los esquemas de citas y referencias bibliográficas en el estilo requerido.

He obtenido el permiso del autor o editor para incluir cualquier material con derechos de autor (por ejemplo, tablas, figuras, instrumentos de encuesta o grandes porciones de texto).

Por último, he sometido esta disertación a la herramienta de integridad académica, definida por la universidad.

Marisol Londoño Gil

Marisol Londoño Gil

24/08/2020

Fecha

Agradecimientos

A los profesores Luis Gabriel González Herrera y Albeiro López Herrera por su orientación, dirección y acompañamiento durante este proceso de formación.

Al profesor Juan Carlos Rincón por darme un gran apoyo con los temas y análisis de datos.

A mis compañeros Alejandro Saldarriaga, Sindy Caivio y Luisa Fernanda Naranjo por su ayuda en los diferentes aspectos relacionados a la ejecución del proyecto de tesis.

A mi familia y en especial a mis padres Luz Marina Gil y Rodrigo Londoño Londoño, por ser un apoyo constante en mi vida, sobre todo en los momentos difíciles.

A Colciencias por la financiación para poder realizar mi trabajo de grado.

A la Universidad Nacional de Colombia por el apoyo durante mi posgrado en los diferentes ámbitos que he requerido y a todas las personas que de una u otra forma contribuyeron para llevar a cabo este trabajo.

Resumen

Evaluación genética, evaluación genómica y búsqueda de regiones del genoma en ganado Blanco Orejinegro asociadas a características productivas

Estudiar las características involucradas en el crecimiento de ganado Blanco Orejinegro (BON) y los factores ambientales y genéticos que son responsables de su variación es de gran importancia para estimular la cría de esta raza. El objetivo de este trabajo fue evaluar genética y genómicamente la raza Criolla Colombiana BON, e identificar regiones del genoma asociadas a características productivas. Para ello se realizó un análisis fenotípico, genético y genómico. Se utilizó información genealógica de 7799 animales, registros de 3218, 2264, 496, 2287, 325 y 408 animales para las características de crecimiento peso al nacimiento (PN), peso al destete (PD), peso al año (PA), ganancia diaria de peso entre el nacimiento y el destete (GDP), tiempo para alcanzar 120 kg (T120) de peso vivo y tiempo para alcanzar 60% de peso adulto (T60%), respectivamente; e información genotípica de 439 animales para 107.999 SNPs. Fueron incluidos los efectos fijos de número de parto, grupo contemporáneo, sexo, edad al pesaje y época y los efectos aleatorios animal y madre (excepto PA y T60). Una evaluación genética tradicional fue llevada a cabo a través de un modelo animal univariado y bivariado. La evaluación genómica se realizó a través de un modelo animal univariado que incluía información de genotipos. El análisis de asociación se realizó a través del método Bayes $C\pi$. Las medias fenotípicas (\pm DS) fueron para PN $31,8 \pm 3,5$ kg, PD $201,9 \pm 34,2$ kg a los $265,9 \pm 30,6$ días, PA $230,5 \pm 37,3$ kg a los $360,6 \pm 16,7$ días, GDP $0,645 \pm 0,14$ kg/día, T120 $136,4 \pm 27,4$ días y T60% $541,1 \pm 262,5$ días. Se obtuvieron valores de heredabilidad directa y materna de bajos a medios, siendo de 0,22 y 0,14 (PN), 0,20 y 0,15 (PD), 0,17, y 0,25 (GDP), 0,26 y 0,16 (T120), y valores de heredabilidad directa de 0,20 (PA) y 0,44 (T60%). Fueron observadas correlaciones genéticas directas altas y positivas entre PN, PD, PA y GDP (entre 0,84 a 0,99); altas y negativas (entre -0,66 a -1) entre T20 con las características PN, PD, PA y GDP; moderadas a bajas y negativas entre T60% con PN, PD, PA, GDP (variando entre -

0,02 a -0,51) y alta y positiva entre T60% y T120 (0,60). Al comparar la evaluación genética con la genómica se encontró que para la mayoría de las características la metodología ssGBLUP incrementó entre el 0,01 y 0,22 la estimativa de heredabilidad directa, mientras que para la heredabilidad materna la estimativa varió entre -0,01 y 0,09 puntos de diferencia. Para la mayoría de las estimativas obtenidas con utilización de información genómica, se observó un incremento entre 0,01 y 0,11 puntos en la precisión de los valores genéticos excepto para la característica PD materno (-0,01) y T120 materno (-0,17). Las correlaciones de Pearson y Spearman entre los valores genéticos variaron entre 0,77 y 0,96, siendo la mayoría superiores a 0,90. Los análisis de asociación genómica mostraron diferentes señales con alta probabilidad de tener efecto sobre las características de crecimiento de ganado BON del trópico colombiano. Procesos biológicos y QTL previamente reportados se asociaron estas características, en especial en los BTA1, BTA2, BTA3, BTA6, BTA7, BTA10 y BTA14. Se identificaron además dos regiones, una región dentro del BTA1 y otra en el BTA3 con gran efecto sobre 4 de las 6 características en análisis, evidenciando la correlación genética existente entre las características. En estas regiones se identificaron QTLs asociados por otros investigadores al consumo de alimento residual y a diferentes características de crecimiento en otras razas de ganado. Estos resultados muestran que algunos factores ambientales afectan el crecimiento en la población BON y revelan que una proporción sustancial de la variación de las características de crecimiento de ganado BON de Colombia, está asociada con el efecto genético aditivo directo y otro gran porcentaje está asociado al efecto genético materno (excepto para PA y T60%) y que estos rasgos, pueden responder adecuadamente a procesos de selección. Estos resultados también indican que no hay grandes desvíos entre las dos metodologías en el cálculo de los parámetros y valores genéticos y mejorarán nuestra comprensión biológica, genética y fenotípica del crecimiento en ganado criollo BON de Colombia.

Palabras Clave: Ganado criollo, genes, heredabilidad, mérito genético, productividad, QTL.

Abstract

Genetic evaluation, genomic evaluation and search for regions in the genome of Blanco Orejinegro cattle associated with productive traits

Studying the traits involved in the growth of Blanco Orejinegro (BON) cattle and the environmental and genetic factors that are responsible for their variation is of great importance to stimulate its breeding. The aim of this work was to evaluate the genetic and genomic component of the Colombian Creole BON, using single nucleotide markers (SNPs) and to identify genomic regions associated with productive traits. A phenotypic, genetic and genomic analysis was performed. Genealogy information of 7799 animals was used, 3218, 2264, 496, 2287, 325 and 408 phenotypic records of growth traits birth weight (BW), weaning weight (WW), yearling weight (YW), average daily gain at weaning (ADG), time to reach 120 kg (T120) of living weight and time to reach 60% of adult weight (T60%), respectively; and genotype information of 439 animals for 107999 SNPs. The fixed effects of calving number, contemporary group, sex and age at weighing and the random effects animal and matern (except PA and T60) were included. Conventional genetic evaluations were performed through animal models uni and bivariates. The genomic evaluation also included the genomic information. The genomic association studies were performed using a Bayes C π . The means (\pm SD) found were for BW 31.8 \pm 3.5 kg, WW 201.9 \pm 34.2 kg at 265.9 \pm 30.6 days, YW 230.5 \pm 37.3 kg at 360.6 \pm 16.7 days, AVD 0.645 \pm 0.14 kg/day, T120 136.4 \pm 27.4 days and T60% 541.1 \pm 262.5 days. Low and medium direct and maternal heritability values were obtained, being 0.22 and 0.14 (BW), 0.20 and 0.15 (WW), 0.17, and 0.25 (ADG), 0.26 and 0.16 (T120), and direct heritability values of 0.20 (YW) and 0.44 (T60%). High and positive direct genetic correlations were observed between BW, WW, YW and ADG (0.84 to 0.99); high and negative (-0.66 to -1) between T20 with the traits BW, WW, YW and ADG; moderate to low and negative between T60% with BW, WW, YW and ADG (-0.02 to -0.51) and high and positive between T60% and T120 (0.60). When

the genetic evaluation with the genomic one was compared, it was found that for most of the traits the ssGBLUP methodology increased between 0.01 and 0.22 the direct heritability estimate, while the maternal heritability estimate varied between -0.01 and 0.09 points difference. For most of the estimates obtained using genomics, an increase of between 0.01 and 0.11 points was observed in the accuracy of the estimated breeding values (EBVs) except for the maternal WW (-0.01) and maternal T120 (-0.17). The Pearson and Spearman correlations between the EBVs varied between 0.77 and 0.96, a large amount being greater than 0.90. Genomic associations showed different signals with effect on growth traits within genomic regions containing genes that are part of important biological processes and QTL, especially in BTA1, BTA2, BTA3, BTA6, BTA7, BTA10 and BTA14. Two regions were also identified, one region within BTA1 and the other in BTA3 with big effect on 4 of the 6 traits under analysis, evidencing the existing genetic correlation between growth traits. QTLs were identified associated with residual feed intake and with different growth traits in other breeds. These results show that some environmental factors affect growth in BON population and reveal that a substantial proportion of the variation in growth traits of Colombian BON cattle is associated with the direct additive genetic effect with the maternal genetic effect (except for YW and T60%) and that these traits can respond appropriately to selection processes. These results also indicate that there are no large deviations between the two methodologies in the calculation of the parameters and breeding values and will improve our biological, genetic and phenotypic understanding of growth in creole BON cattle from Colombia.

Keywords: Creole cattle, genes, genetic merit, heritability, productivity, QTL.

Contenido

	Pág.
Resumen	XII
Lista de figuras	XVIII
Lista de tablas	XIXX
Lista de Símbolos y abreviaturas	XXI
Introducción	1
1. Capítulo 1: Marco teórico	5
1.1 Situación actual de la ganadería de carne en Colombia	5
1.2 Ganado Criollo Colombiano	6
1.2.1 Ganado Blanco Orejinegro	8
1.3 Características de importancia zootécnica en ganadería de carne	9
1.3.1 Peso al nacimiento	10
1.3.2 Peso al destete	10
1.3.3 Peso al año.....	10
1.3.4 Ganancia diaria de peso	11
1.3.5 Tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo	11
1.3.6 Tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto	12
1.3.7 Curvas de Crecimiento	12
1.4 Historia de la evaluación genética	14
1.5 Evaluaciones genómicas.....	15
1.5.2 Imputación	17
1.5.3 Evaluación genómica.....	18
1.5.4 Metodologías estadísticas usadas en selección genómica y para la estimación del efecto de sustitución alélica.	20
1.5.5 Estudios de asociación de todo el genoma “genome-wide association studies (GWAS)”	26
1.6 Bibliografía	27
2. Capítulo 2: Caracterización de rasgos de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro y efectos responsables de su variación.	40
2.1 Resumen.....	40
2.2 Introducción.....	41
2.3 Materiales y métodos	42
2.3.1 Población de estudio	42
2.3.2 Datos	43
2.3.3 Análisis de datos.....	44

2.4	Resultados y discusión	45
2.4.1	Descripción de características de crecimiento en ganado BON de Colombia	45
2.4.2	Factores que influyen las características de crecimiento en ganado BON de Colombia	51
2.5	Conclusiones	60
2.6	Bibliografía.....	60
3. Capítulo 3: Análisis genético de características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.....		66
3.1	Resumen	66
3.2	Introducción	67
3.3	Materiales y métodos.....	69
3.3.1	Población de estudio	69
3.3.2	Bases de datos.....	70
3.3.3	Análisis estadístico.....	71
3.4	Resultados y discusión	74
3.4.1	Parámetros genéticos.....	76
3.4.2	Correlaciones genéticas y fenotípicas	83
3.4.3	Respuesta a la selección.....	86
3.4.4	Tendencias genéticas de los valores genéticos.....	88
3.5	Conclusiones	95
3.6	Bibliografía.....	96
4. Capítulo 4: Comparación de metodologías convencionales y genómicas en la estimación de parámetros y valores genéticos de características productivas en ganado Blanco Orejinegro de Colombia		105
4.1	Resumen	105
4.2	Introducción	106
4.3	Materiales y métodos.....	107
4.3.1	Población de estudio	107
4.3.2	Datos.....	108
4.3.3	Toma de muestras para la extracción de DNA	108
4.3.4	Determinación de genotipos	109
4.3.5	Imputación de genotipos	110
4.3.6	Control de calidad	110
4.3.7	Estructura de datos utilizada	111
4.3.8	Análisis estadístico.....	111
4.4	Resultados y discusión	115
4.4.1	Precisión de la imputación.....	115
4.4.2	Estimativa de parámetros genéticos.....	116
4.4.3	Precisión de los valores genéticos.....	118
4.5	Conclusiones	124
4.6	Bibliografía.....	124
5. Capítulo 5: Análisis de asociación del genoma completo (GWAS) para características productivas en ganado criollo colombiano Blanco Orejinegro		132
5.1	Resumen	132
5.1	Introducción	133
5.2	Materiales y métodos.....	135
5.2.1	Consideraciones éticas	135
5.2.2	Bases de datos.....	135

5.2.3	Toma de muestras para la extracción de DNA.....	136
5.2.4	Determinación de genotipos	137
5.2.5	Imputación de genotipos.....	137
5.2.6	Control de calidad.....	138
5.2.7	Análisis de asociación.....	138
5.2.8	Búsqueda y anotación funcional de genes.....	139
5.3	Resultados y discusión.....	140
5.3.1	Valores genéticos	140
5.3.2	Análisis de asociación.....	140
5.3.3	Regiones genómicas asociadas a las características productivas en ganado BON de Colombia	146
5.3.4	Marcadores con efecto en varios parámetros de crecimiento del ganado BON asociados con QTLs previamente reportados	154
5.4	Conclusiones.....	157
5.5	Bibliografía	157
6.	Conclusiones y recomendaciones.....	167
6.1	Conclusiones.....	167
6.2	Recomendaciones.....	168

Lista de figuras

	Pág.
Figura 1. Gráfico de dispersión de peso al destete de acuerdo con la edad en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.	59
Figura 2. Gráfico de dispersión de peso al año de acuerdo con la edad en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.	59
Figura 3. Tendencia de la media de los valores genéticos directos (a) y maternos (b) por año para peso al nacimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.....	89
Figura 4. Tendencia de la media de los valores genéticos directos (a) y maternos (b) por año para peso al destete en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.	90
Figura 5. Tendencia de la media de los valores genéticos directos (a) y maternos (b) por año para la ganancia diaria de peso al destete en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.	91
Figura 6. Tendencia de la media de los valores genéticos directos (a) y maternos (b) por año para tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.....	92
Figura 7. Tendencia de la media de los valores genéticos directos por año para las características peso al año y tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.	93
Figura 8. Consecuencias de predicción y codificación de los SNPs con efecto sobre las diferentes características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro (BON).....	142
Figura 9. Manhattan Plots de los efectos de los SNPs ($\pi=0,01$) sobre las características peso al nacimiento, peso al destete, peso al año y ganancia diaria de peso entre el nacimiento. Eje Y: efecto de la señal en valor absoluto. Eje X: BTA (<i>Bos taurus</i> Autosomal) en el que se encuentra el SNP.....	144
Figura 10. Manhattan Plots de los efectos de los SNPs ($\pi=0,01$) sobre las características tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo y tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto. Eje Y: efecto de la señal en valor absoluto. Eje X: BTA (<i>Bos taurus</i> Autosomal) en el que se encuentra el SNP.	144

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 1. Población actual de bovinos criollos colombianos.	8
Tabla 2. Medias y desviaciones estándar generales y por regiones de las características peso al nacimiento, peso y edad al destete, peso y edad al año, ganancia diaria de peso, tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo y tiempo para alcanzar el 60%.....	46
Tabla 3. Factores ambientales que influyen las características PN, PD, PA, GDP, T120 y T60% en ganado Blanco Orejinegro (BON)	53
Tabla 4. Medias ajustadas de mínimos cuadrados, sus respectivos errores estándar (e.e) y número de observaciones (n), por medio de las comparaciones múltiples del test de Tukey, para las características de crecimiento de acuerdo con los efectos fijos número de parto y sexo en ganado Blanco Orejinegro (BON)	56
Tabla 5. Estructura de datos para las características de crecimiento PN, PD, PA, GDP, T120 y T60% en bovinos de la raza Blanco Orejinegro de Colombia	71
Tabla 6. Estadística descriptiva para las características PN, PD, PA, GDP, T120 y T60% en la población Blanco Orejinegro de Colombia.	74
Tabla 7. Estimativas de heredabilidad directa y materna y correlación entre los efectos genéticos directos y maternos con sus respectivos errores estándar para las características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.	76
Tabla 8. Correlaciones genéticas (diagonal superior, celdas sombreadas) y fenotípicas (diagonal inferior), celdas sin sombrear, con sus respectivos errores estándar entre las características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.....	83
Tabla 9. Progreso genético (ΔG) y respuesta correlacionada a la selección (RC_2) y eficiencia relativa a la selección (ER) para las características en la parte superior de la tabla cuando se usa como criterio de selección cada una de las características de crecimiento de la izquierda, en ganado Blanco Orejinegro de Colombia	87

Tabla 10. Regresiones lineales de las tendencias genéticas directas para las características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia entre 1981 y 2018.....	88
Tabla 11. Regresiones lineales de las tendencias genéticas maternas para las características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia entre 1981 y 2018.....	89
Tabla 12. Estadística descriptiva para las características PN, PD, PA, GDP, T120 y T60% en la población Blanco Orejinegro de Colombia.....	111
Tabla 13. Estimativas de heredabilidad directa (h^2_d), heredabilidad materna (h^2_m) y correlación entre los efectos genéticos directos y maternos (r_{am}) y sus respectivos errores estándar, para las características de crecimiento en ganado BON de Colombia por medio de la metodología tradicional (BLUP) y genómica (ssGBLUP).....	116
Tabla 14. Precisión media de los valores genéticos tradicionales (EBV) y genómicos (GEBV), correlaciones de Pearson y Spearman entre los EBV y GEBV y sesgo de la predicción de los EBV tradicionales sobre los GEBV (coeficiente de regresión lineal) para características productivas en ganado BON de Colombia.....	118
Tabla 15. Precisión media de los valores genéticos tradicionales (EBV) y genómicos (GEBV) y sus respectivos errores estándar, para características productivas en animales jóvenes de la raza BON de Colombia.	122
Tabla 16. Análisis descriptivo de los valores genéticos de los animales con genotipo, estimados para las características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.....	140
Tabla 17. Descripción de las 6 señales con mayor efecto sobre las características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.....	145
Tabla 18. Descripción de los QTL asociados a los SNPs con mayor efecto sobre las características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.	147
Tabla 19. Descripción de las señales más importantes asociadas a varias características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.	155

Lista de Símbolos y abreviaturas

Abreviatura	Término
AIC	Criterio de Información Akaike
AIREML	Average Information Restricted Maximum Likelihood, Información media de la Máxima Verosimilitud Restringida
ANAVA	Análisis de Varianza
BIC	Criterio de Información Bayesiano
BLUP	Best Linear Unbiased Prediction, Mejor predictor lineal insesgado
BON	Blanco Orejinegro
BTA	Bos taurus autosomal chromosome, cromosoma autosomal del Bos taurus.
CCC	Costeño Con Cuernos
CNV	Copy Number Variations, Variación en el número de copias.
CORNARE	Corporación Autónoma Regional de las Cuencas de los Ríos Negro y Nare "Cornare"
CR	Tasa de alelos correctos
CRG	Centro de Regulación Genómica
CV	Coefficiente de Variación
DANE	Departamento Administrativo Nacional de Estadística.
dEBV	Valor de Cría Estimado Desregresado
DEP	Diferencia Esperada en la Progenie
DGV	Valores Genómicos Directos
DNA	Sigla internacional Ácido Desoxirribonucleico (ADN)
DS	Desviación estándar
EBV	Valor de Cría Estimado
EDTA	Ácido Etilendiaminotetraacético
ER	Eficiencia Relativa a la selección.
FAO	Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura
FEDEGAN	Federación Colombiana De Ganaderos
G	Gramo
GBLUP	Genomic BLUP, BLUP Genómico.
GC	Grupo Contemporáneo
GDP	Ganancia diaria de peso al destete
GEV	Valor de cría genómico

Abreviatura	Término
GWAS	Genome-wide association studies, Estudio de asociación de todo el genoma.
HWE	Equilibrio de Hardy Weinberg
IBD	Identical By Descent, Idénticos por descendencia.
IGAC	Instituto Geográfico Agustín Codazzi
INDELS	Inserciones y Deleciones.
kg	Kilogramo
LD	Linkage Disequilibrium, desequilibrio de ligamiento
MADR	Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural
MAF	Alelo de Menor Frecuencia.
Mb	Megabase
MCMC	Cadenas de Markov Monte Carlo
ng	Nanogramos
NP	Número de Parto
PA	Peso al año
PD	Peso al destete
PIB	Producto Interno Bruto
PN	Peso al nacimiento
PTA	Predicted Transmitting Ability, Habilidad Predicha de Transmisión.
QTL	Quantitative Trait Locus, locus de un rasgo cuantitativo
R^2	Coefficiente de determinación
RC_2	Respuesta Correlacionada a la selección
RNA	Sigla internacional Ácido ribonucleico (ARN)
ROMO	Romosinuano
RR-BLUP	Ridge Regression BLUP
SG	Selección Genómica.
SNP	Single Nucleotide Polymorphism, Polimorfismo de nucleótido simple.
ssGBLUP	Single Step Genomic BLUP, GBLUP de un solo paso.
T120	Tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo
T60%	Tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto
TLC	Tratados de libre comercio
UPF	University Pompeu Fabra
UTR	Untranslated Región, Región No Traducida
VGD	Valor Genético Directo
VGM	Valor Genético Materno.
ΔG	Progreso Genético
h_d^2	Heredabilidad Directa
h_m^2	Heredabilidad Materna
r_{ij}	Correlación Genética

Introducción

Colombia se caracteriza por poseer una gran diversidad de especies animales adaptadas a las condiciones ambientales del trópico, con elevado potencial para la producción sostenible de carne, leche, lana, fibras y trabajo (Bedoya et al. 2001; MADR 2003 ; Anzola 2005; Martínez 2010; Martínez et al. 2013). Una de estas especies es la raza criolla Blanco Orejinegro (BON), la cual lleva un proceso de selección natural en estas condiciones por más de 500 años (Bedoya et al. 2001; López et al. 2001).

El BON se caracteriza por su habilidad para reproducirse, por ser longeva, rústica, con gran habilidad materna y por su capacidad para aprovechar forrajes de escaso valor nutritivo. Esta raza expresa características adaptativas de gran importancia como la tolerancia al calor, humedad y sobre todo resistencia natural a ciertas infecciones (Arboleda 2003, López et al., 2002, López et al., 2009, Ruiz et al., 2015). Esto incrementa su valor como recurso zoogenético, y la posiciona como una excelente opción para los productores del país, que sin duda necesitan animales productivos y resistentes que permitan la sostenibilidad y viabilidad de la ganadería en Colombia (Anzola, 2005)

Sin embargo, en el censo bovino de 2018, la población de la raza BON contaba con 2003 animales puros (FAO 2018). Una de las principales causas para este bajo número es el continuo reemplazo de las razas criollas por razas foráneas de alta producción de carne o leche, que provoca que muchas de ellas hoy se encuentren "vulnerables" a la extinción (López et al., 2001). Por lo anterior, es necesario que se validen sus características de crecimiento con el fin de promover su incorporación a las distintas actividades ganaderas y así evitar que la raza se agote peligrosamente.

Dentro de los programas de cría de ganado de carne, las características de crecimiento son incluidas como criterios de selección debido a su asociación con la producción de carne. La característica más común en el proceso de selección es el peso corporal a través de la vida del animal, desde el nacimiento hasta la edad adulta, ya que es fácil de medir y

se ha encontrado que existen correlaciones genéticas entre diferentes pesos corporales (Chud et al., 2014). Estas características son usadas no solo para evaluación del crecimiento y desarrollo, sino también para la toma de decisiones acerca de la reproducción, nutrición y manejo profiláctico (Buzanskas et al., 2014). Es por esto que en ganadería de carne, leche o doble propósito se deben medir y evaluar de manera constante los parámetros productivos, para así realizar los ajustes necesarios y seleccionar animales de acuerdo a las características económicamente relevantes, contribuyendo en la productividad del sector (Moreira et al., 2015).

Algunas de las características de crecimiento a las que se les da importancia zootécnica y que van a ser abordadas en el presente estudio en la raza BON son: peso al nacimiento (PN), peso al destete (PD), peso al año (PA), ganancia diaria de peso entre nacimiento y destete (GDP), tiempo para alcanzar 120 kg de peso vivo (T120) y tiempo para alcanzar el 60% del peso adulto (T69%). Esto debido a que actualmente, el desarrollo de tecnología e investigación alrededor de la raza BON es muy bajo y la información sobre las bases genéticas y ambientales que controlan aspectos relacionados con su desempeño es escasa. De hecho, existen pocos trabajos recientes en características de crecimiento como PN (Correa et al., 2011; Martínez et al. 2012; Ramírez-Toro et al., 2019) y PD (Correa et al., 2011; Martínez et al. 2012; Martínez et al. 2015; Ramírez-Toro et al., 2019). Para PA no se encuentra información reciente disponible, ni hay caracterización de los rasgos T120 y T60%. Adicionalmente, los programas de mejoramiento en la raza se han enfocado principalmente en selección con base al fenotipo, por lo que es necesario realizar investigación utilizando metodologías tradicionales como la evaluación genética y usando alternativas tecnológicas como la selección genómica y análisis de asociación de genoma completo para mejorar los parámetros productivos de la raza.

Las metodologías tradicionales usadas para los estudios genéticos se concentran en el análisis cuantitativo, que permite identificar y generar predicciones sobre los animales que son más apropiados para utilizar en programas de mejoramiento y así, aumentar o mejorar ciertos parámetros en el ganado (Henderson & Quaas, 1976). Las nuevas tecnologías se basan en metodologías y análisis genéticos a nivel puntual (polimorfismos específicos de genes asociados a características de interés económico) o genómico (exploración general del genoma), las cuales proveen un conocimiento exacto y no aproximado del potencial genético del animal (Scheffers & Weigel, 2012). Una de estas tecnologías es la selección

genómica (SG), la cual permite evaluar el potencial genético del animal (Schaeffer, 2006), utilizando la información de miles de polimorfismos de nucleótido simple (SNPs), que pueden estar próximos o dentro de regiones del DNA responsables de la expresión de características cuantitativas de interés, denominadas QTL (Quantitative Trait Locus) (Meuwissen et al., 2001).

Gracias al desarrollo de las tecnologías de genotipificación, en la actualidad existen varios tipos de chips de DNA que permiten la identificación de miles de SNPs, y que facilitan un rápido desarrollo de la SG (Scheffers & Weigel, 2012). La gran ventaja de la SG es que permite estimar valores genómicos (GEBV), los cuales son el punto central en la toma de decisiones de selección (Hayes et al., 2009), siendo ampliamente usada en muchos países productores de carne y leche, en sus programas de mejoramiento y ha contribuido con un gran avance en el mejoramiento genético animal en tres aspectos principales: reducción del intervalo generacional, aumento de la confiabilidad de los valores genéticos de animales jóvenes y aumento significativo del progreso genético de las poblaciones evaluadas (Schaeffer, 2006; Scheffers & Weigel, 2012; VanRaden et al., 2009).

La mayoría de estos estudios se han realizado en razas puras o sus cruces, pero en el ganado Blanco Orejinegro no existe un programa de mejoramiento y la selección de la raza se ha realizado en base a los fenotipos de los animales, sin criterios adecuados desde el punto de vista genético y productivo, desaprovechando así el potencial genético de adaptabilidad y relegando su producción a niveles aparentemente bajos.

Debido a lo anterior, la implementación de evaluaciones genéticas y genómicas, así como la identificación de regiones del genoma asociadas a características de crecimiento en ganado BON, puede ser de gran utilidad para dar bases científicas que ayuden a evitar su extinción, incentivar su cría y aumentar su productividad.

Objetivo general

Evaluar genética y genómicamente la raza Criolla Blanco Orejinegro (BON) de diferentes regiones del trópico colombiano, a partir de información de pedigrí, fenotipos y mediante el uso de marcadores de polimorfismo de nucleótido simple (SNPs) e identificar regiones del genoma asociadas a características productivas.

Objetivos específicos

1. Determinar los factores ambientales asociados con la variabilidad de las características productivas peso al nacimiento, al destete y al año, ganancia diaria de peso entre el nacimiento y destete, tiempo para alcanzar 120 kg de peso vivo y tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto en ganado Blanco Orejinegro.
2. Estimar los parámetros fenotípicos y genéticos de características productivas en ganado Blanco Orejinegro por metodologías convencionales usando información de pedigrí y fenotipo.
3. Realizar evaluación genómica de características productivas en ganado Blanco Orejinegro y verificar si la incorporación de información genómica es útil para el cálculo de parámetros y valores genéticos.
4. Identificar SNPs y regiones del genoma asociadas a características productivas en ganado Blanco Orejinegro, mediante un enfoque de asociación genómica.

1. Capítulo 1: Marco teórico

1.1 Situación actual de la ganadería de carne en Colombia

La producción agropecuaria es una de las actividades económicas más importantes en Colombia y de acuerdo con la Encuesta Nacional Agropecuaria del 2016, el 79,2% del uso del suelo está destinado a la actividad pecuaria, dentro de la cual se encuentra la producción con bovinos, especialmente de carne (DANE, 2016).

La producción con bovinos aporta alrededor de 1,8% del Producto Interno Bruto (PIB) de Colombia y genera más de 810 mil empleos directos (FEDEGAN, 2018). El censo agropecuario de 2019 estimó una población bovina de 27.234.027 cabezas de ganado, ubicadas en diferentes departamentos de Colombia, especialmente en Antioquia (11,35%), Casanare (7,84%), Córdoba (7,84%), Meta (7,51%), Caquetá (6,97%), Santander (5,94%), Cesar (5,45%), Cundinamarca (5,32%), Magdalena (4,93%) y Bolívar (4,49%), que conforman el 67,63% de la población total nacional (ICA, 2019). Esta población de bovinos se concentra en su mayoría en sistemas de producción extensivos y semi-extensivos en zonas de trópico bajo (MADR, 2003), de las cuales aproximadamente el 20% es ganado de ceba, 35% doble propósito (producen simultáneamente carne y leche) y 39% cría, es decir, un 94% en total (25'599.985 cabezas de ganado), hacen parte fundamental de la ganadería de carne (FEDEGAN, 2018). Durante el 2019 fueron sacrificadas 3'119.824 cabezas de ganado (FEDEGAN, 2019), lo que se reflejó en un consumo per cápita de 18,6 kg (Fondo Nacional del Ganado, 2020) e indica la importancia de este sector tanto en la economía como en la soberanía y seguridad alimentaria de Colombia, contribuyendo de forma significativa a la producción de alimento de origen animal de alta calidad, especialmente para los segmentos más pobres de la sociedad.

Actualmente en Colombia se cuenta con diferentes razas productoras de carne (incluidas doble propósito), pertenecientes a las especies *Bos taurus taurus* y *Bos taurus indicus*, dentro de las cuales se cuentan razas especializadas como Angus, Brahman (Rojo y Gris), Cebú Comercial, Charolais, Guzerá, Limousine, Normando, Santa Gertrudis, Senepol, Simbrah, Simmental; y razas criollas y colombianas como Blanco Orejinegro (BON), Casanareño, Chino Santandereano, Costeño Con Cuernos, Romosinuano, Sanmartirnero, Velásquez, entre otras (FAO, 2018). Sin embargo, la producción de carne en el país en su mayoría proviene del cebú comercial (Brahman sin registro o cruces de esta con otras razas), de los cuales se obtienen productos como carne en canal, carne deshuesada y despojos cárnicos con alta importancia para las exportaciones. (MADR, 2003).

Este sector muestra grandes desafíos en cuanto aspectos sanitarios, transferencia tecnológica y de modernización de los procesos de sacrificio que, aunque ha tenido avances en los últimos años, no es suficiente cuando es comparado con países más desarrollados (Cuenca et al., 2008). Problemas como los brotes epidémicos (virus de fiebre aftosa), la ilegalidad, el incremento en los costos de los insumos agropecuarios, el alto precio de los combustibles, los bajos precios pagados a los productores, retrasos en el tema de seguridad, infraestructura y tecnología, ingreso de productos que compiten directamente gracias a los TLC's, el uso de razas foráneas poco adaptadas al sistema de producción de carne en Colombia y el aumento en el consumo de sustitutos cárnicos, han hecho que la viabilidad de la ganadería de carne se vea amenazada (CENSAT, 2014), por lo que es necesario abordar factores y estrategias que los productores puedan modificar, como la sanidad, la alimentación y el desempeño de los animales, que pueden capacitar al sector frente a estos desafíos. Dentro de las cuales, el uso de razas criollas como la BON puede representar una alternativa de producción para aumentar la sostenibilidad de la ganadería de carne en el trópico de Colombia.

1.2 Ganado Criollo Colombiano

Colombia se caracteriza por poseer gran biodiversidad de especies animales y vegetales adaptadas a las diferentes zonas de vida y condiciones ambientales propias de nuestro país, con elevado potencial para la producción sostenible de carne, leche, lana, fibras y trabajo (Bedoya et al., 2001; MADR, 2003; Anzola, 2005; Martínez, 2010; Martínez y Llinas, 2013). Dentro de estos recursos se encuentran los bovinos criollos (*Bos taurus taurus*), los

cuales poseen una gran capacidad de adaptación a las condiciones propias del trópico (Ossa et al., 2011) y son las razas que predominaron por más de 5 siglos, antes del ingreso a Colombia de razas foráneas como el Holstein (*Bos taurus taurus*) y razas cebuínas (*Bos taurus indicus*) (López et al., 2001).

Sin embargo, la historia de estos bovinos criollos no está muy bien documentada y su origen aún no es muy conocido. Se sabe que los primeros bovinos entraron a América durante el segundo viaje de Colón en 1493, a la isla de Santo Domingo, multiplicándose por más de 30 años hasta que entraron al continente (Martínez, 1992). En 1525 llegaron los primeros bovinos a Colombia, ingresando por Santa Marta gracias al conquistador Rodrigo de Bastidas, desde allí los animales colonizaron otras zonas del país a través de los ríos Magdalena y Cauca, dando lugar a bovinos en el centro, oriente y sur del país (Bedoya et al., 2001). Se desconoce a ciencia cierta qué razas fueron las que entraron y de qué regiones de Europa o África provenían; sin embargo, se conoce que son producto del cruzamiento entre los diferentes tipos de ganado comunes en España en la época de la conquista, los cuales se aparearon entre sí de forma silvestre generando animales adaptados a las condiciones del trópico mediante un proceso de selección natural durante más de 500 años (Bedoya et al., 2001; MADR, 2003).

Los bovinos criollos colombianos poseen características especiales como lo es el color de capa bayo o rojizo en la mayoría de estos, exceptuando el Blanco Orejinegro, cuyo nombre señala sus principales características de pelaje blanco sobre piel negra, y orejas negras. (Martínez, 1992). Se encuentran distribuidos en cada una de las regiones naturales, así: Romosinuano y Costeño con Cuernos en la Costa Atlántica – zona norte de Colombia, Chino Santandereano y Blanco Orejinegro en la zona montañosa de clima templado – zona andina, el Hartón del Valle en el Valle del Río Cauca – zona interandina y el Sanmartinero y el Casanareño en las llanuras orientales y Amazonía de Colombia. (Martínez, 1992; Bedoya et al., 2001). Estas razas criollas, al poseer más de 500 años de adaptación a las condiciones del trópico poseen mayor longevidad, resistencia a algunos patógenos infecciosos, alta supervivencia y son más eficientes reproductivamente, además, poseen una buena calidad de carne, llegando a competir con ganados de alta calidad de todo el mundo (Cañas et al., 2008). Sin embargo, su población actual es baja debido al uso excesivo de las razas foráneas mencionadas anteriormente, llevando a un inventario que es más acorde con animales en peligro de extinción (Tabla 1, FAO 2018). Por lo que son

necesarias estrategias para mitigar la disminución del inventario de razas bovinas criollas, que deben radicar en estimular políticas en pro de la recuperación, conservación, utilización y mejora de los recursos zoogenéticos autóctonos y promover la inclusión de bovinos criollos en sistemas integrados de producción (Anzola, 2005).

Tabla 1. Población actual de bovinos criollos colombianos.

Raza Bovina Criolla	Último Reporte	Población Máxima
Blanco Orejinegro	2018	2.003
Casanareño	2018	3.327
Chino Santandereano	2018	374
Costeño Con Cuernos	2018	771
Hartón del Valle	2018	1.672
Romosinuano	2018	3.483
Sanmartinero	2018	2.558

Fuente: FAO (2018)

1.2.1 Ganado Blanco Orejinegro

La raza criolla colombiana Blanco Orejinegro (BON), pertenece a la subespecie *Bos primigenius taurus* y descende de razas europeas que llegaron a Colombia en el siglo XVI, durante la época de la colonia (Rincón & Quintero, 2015). El BON se caracteriza por su pelaje de color blanco, orejas negras y piel altamente pigmentada. Estos animales tienen la punta de los cuernos, la trompa o morro, la lengua, el paladar, los alrededores de los ojos, el ano, la vulva, el pene, el escroto, la ubre, los pezones, las patas cerca a la pezuña y las pezuñas de color negro (Martínez, 1992). Debido a las diferencias del BON con las demás razas criollas colombianas, existen algunas teorías sobre su origen. Razas como White Park y Wild White del Reino Unido, los ganados blancos de Italia, la raza Swedish Mountain y la Berrenda de España, así como los cruces entre los diversos ganados españoles de la época, son señaladas como las razas progenitoras (López et al., 2001; Martínez, 1992)

La importancia económica de este recurso zoogenético radica en su rusticidad ya que resiste ectoparásitos como el nuca (*Dermatobia hominis*) (Martínez et al., 2005), tolera microorganismos como brucela (*Brucella abortus*) (Martínez et al., 2005), posee resistencia a Estomatitis vesicular y Fiebre aftosa (López, et al., 2002); tiene capacidad de aprovechar

eficientemente forrajes de baja calidad propios del trópico, y de estar en terrenos escarpados, poseer buenos aplomos y buen ancho de pecho y pelvis (inserción alta de la cola); posee habilidad para reproducirse, sobrevivir y ser longevos (Arboleda, 1979), además se considera un animal triple propósito pues puede usarse para leche, carne y trabajo (Bedoya et al., 2001; Martínez, 1992). Los animales BON son dóciles y poseen un temperamento tranquilo. (Martínez, 1992)

La raza BON tiene su hábitat natural en las montañas de la cordillera central y occidental de Colombia en alturas entre los 800 y 1.800 msnm, donde la topografía es quebrada y altamente erosionable y las pasturas y suelos son de deficiente calidad. Sin embargo, tiene gran capacidad para sobrevivir en alturas que van desde los 0 hasta los 2.500 msnm, con temperaturas promedio que oscilan entre los 18 a 30°C y precipitaciones superiores a los 1.800 mm al año (López et al., 2001).

En la década de los 40 del siglo XX, en el país habían alrededor de dos millones de cabezas de ganado BON (Gallego et al., 2006). Sin embargo, en los últimos dos censos estos números cayeron drásticamente, llevando a un inventario en 1999 de 2.866 animales y en el 2018 de 2.003 animales (FAO, 2018), lo que da una idea del riesgo de extinción que posee la raza, por lo descrito en párrafos anteriores.

1.3 Características de importancia zootécnica en ganadería de carne

Para ser rentable, una ganadería de carne, leche o doble propósito debe medir y evaluar de manera constante sus parámetros productivos, para así realizar los ajustes necesarios y seleccionar sus animales de acuerdo a las características económicamente relevantes, contribuyendo en la productividad del sector (Moreira et al., 2015).

Las características de crecimiento son incluidas como criterios de selección en los programas de cría de ganado de carne, debido a su asociación con la producción de carne. La característica más común en el proceso de selección es el peso corporal a través de la vida del animal desde el nacimiento hasta la edad adulta (Chud et al., 2014). Estas características son usadas no solo para evaluación del crecimiento y desarrollo, sino también para la toma de decisiones acerca de la reproducción, nutrición y manejo

profiláctico (Buzanskas et al., 2014). Algunas de las características de crecimiento a las que se les da importancia zootécnica y que van a ser abordadas en el presente estudio son: peso al nacimiento, peso al destete, ganancia diaria de peso (entre nacimiento y destete), tiempo para alcanzar 120 kg de peso vivo, peso al año y tiempo para alcanzar el 60% del peso adulto.

1.3.1 Peso al nacimiento

El peso al nacimiento (PN) es un indicativo de la capacidad de la vaca para parir crías sin dificultad (Rojas et al., 2010) y está altamente correlacionado con el peso al destete y posteriores medidas de crecimiento. Desde el punto de vista productivo, el PN intermedio es el más adecuado, ya que pesos altos están asociados con partos distócicos y pesos muy bajos con la mortalidad del ternero antes del destete (Hernández-Hernández et al., 2015). Generalmente los machos son más pesados al nacer y más pesados en todas las edades. Esa diferencia se atribuye principalmente a la capacidad genética que poseen los machos de ganar peso pre y pos natalmente gracias a hormonas como la testosterona (Ernandes et al., 2003). PN altos también pueden deberse a gestaciones más largas (Cole et al., 2009). El PN también es considerado una característica económicamente importante, ya que al implicar menor dificultad de la vaca al parto, lleva a una recuperación postparto más rápida dada por una pronta involución uterina y, por lo tanto, una mayor probabilidad de concepción e Intervalos entre partos menores (Ossa et al., 2011).

1.3.2 Peso al destete

El peso al destete (PD) es una medida que permite evaluar la producción de leche de la vaca y su habilidad materna para criar terneros, ya que este factor es el encargado del 60% del crecimiento de la cría a esta edad (Amaral et al., 2014). El PD permite además conocer la capacidad propia del ternero para crecer (Ossa & Suárez, 2004). Es usado como un factor determinante para hacer selección y descarte en los sistemas de cría, ya que al PD el animal ha alcanzado el 50% de su peso final (Cañas et al., 2008) y puede ser indicativo de su desempeño en edades futuras (Amaral et al., 2014)

1.3.3 Peso al año

El peso al año (PA) muestra el potencial genético propio del animal para desarrollarse y ganar peso y también puede mostrar un posible efecto residual de la habilidad materna

(Ernandes et al., 2003). Es un indicador temprano para realizar selección en el sistema de producción de los animales para cebar o para dejar como reproductores y vientres en los hatos (Hernández-Hernández et al., 2015).

1.3.4 Ganancia diaria de peso

El crecimiento rápido es un carácter deseable en ganadería y se realiza su medición y evaluación, a través de la ganancia de diaria de peso (GDP) (gramos/día), entre dos pesajes en la vida del animal (Ernandes et al., 2003). Esta es una característica económicamente importante que contribuye a la eficiencia en la producción y a la sostenibilidad de la ganadería, es fácil de medir y sirve para evaluar el potencial genético del animal, ya que altas GDP conllevan a alcanzar pesos y ser apto reproductivamente más temprano en la vida del animal (Zhang et al., 2016a).

1.3.5 Tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo

Siendo la raza criolla colombiana BON un recurso zoogenético importante para la producción de carne, en las condiciones tropicales de nuestro país, destacada por poseer altos índices de fecundidad, longevidad y habilidad materna (MADR, 2003); es de vital importancia implementar características de eficiencia de crecimiento para determinar su mérito genético. En este sentido, el tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo es una característica importante que puede ser usada como criterio de selección de la precocidad (tanto de crecimiento como sexual) de los animales y de la habilidad materna para producir leche, mostrando que a menores tiempos para alcanzar los 120 kg, mayor precocidad y habilidad materna y mayores pesos a edades futuras como el destete. Autores como Garnero et al. (2001) y Marestone et al. (2019), en estudios en Brasil han mostrado que la heredabilidad de características de velocidad de crecimiento como días para alcanzar los 160 y 180 kg es alta, por lo que la identificación y selección de animales de rápido crecimiento ha sido una herramienta para mejorar los sistemas de reproducción (Marestone et al., 2019). Es de vital importancia que una herramienta adicional como la esbozada anteriormente sea implementada en los programas de selección de esta raza, de tal forma, que características ligadas a alcanzar determinado peso en cierto período de tiempo, sean incorporadas en la estimación de parámetros genéticos junto con características de crecimiento tradicionales (peso a diferentes edades, ganancias diarias de peso).

1.3.6 Tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto

El inicio temprano de la pubertad es un factor de gran importancia en la sostenibilidad de un sistema de producción (Ballent et al., 2003). La edad de una novilla a la pubertad depende de varios factores como la genética, la nutrición, el manejo y el peso corporal. Un animal alcanza el peso adecuado para su reproducción cuando alcanza entre el 50 a 60% de su peso adulto (Granja et al., 2012). La velocidad de crecimiento para alcanzar este peso es un indicativo de madurez precoz, pues mientras más rápida sea esta velocidad, más rápido el animal alcanzará su pubertad, es decir, en menor tiempo comenzarán con su vida reproductiva y esta precocidad puede llevar a mejores parámetros reproductivos y a una mayor longevidad de los animales (Ramírez et al., 2009).

Para estimar las características de velocidad de crecimiento como tiempo en alcanzar los 120 kg de peso vivo y tiempo en alcanzar el 60% de peso adulto, se utilizan las curvas de crecimiento de los animales para estimar en qué puntos de la curva se alcanzan estos parámetros.

1.3.7 Curvas de Crecimiento

El crecimiento se define como el incremento de peso de un organismo desde el nacimiento hasta que se estabiliza a la edad adulta (Ramírez et al., 2009), donde interfieren tanto aspectos biológicos como ambientales (Rincón & Quintero, 2015). Algunas características como ganancia diaria de peso, tiempo para alcanzar 120 kg y el 60% del peso adulto se estiman a través de curvas de crecimiento, las cuales se conforman y caracterizan por medio del peso vivo medido a diferentes edades en un mismo individuo (medidas longitudinales) (Dominguez Viveros et al., 2017). Normalmente, este crecimiento presenta una forma sigmoideal, con tres etapas: una de aceleración, que representa el crecimiento a una velocidad rápida y llega a su máximo en el punto de inflexión, donde inicia la fase de desaceleración; a partir de este momento hay una disminución de la tasa de crecimiento y posteriormente, llega la fase final donde el crecimiento se da solo para reposición de tejido, que corresponde a la fase del peso adulto (Rincón & Quintero, 2015).

- **Modelos matemáticos para curvas de crecimiento**

Para describir el crecimiento de los animales se han propuesto varios modelos matemáticos, de los cuales los modelos no lineales son los más adecuados, ya que

permiten una mejor interpretación y entendimiento del proceso fisiológico (Ramírez et al., 2009). Dentro de estos modelos los más usados según Agudelo et al., (2008) son los propuestos por:

$$\text{Gompertz(1825): } Y_{ij} = \beta_0 e^{-\beta_1 e^{-\beta_2 t}} ;$$

$$\text{Logístico (1838): } Y_{ij} = \beta_0 + (1 - e^{-\beta_1 t})^{-1};$$

$$\text{Von Bertalanffy (1938): } Y_{ij} = \beta_0 (1 - \beta_1 e^{-\beta_2 t})^3;$$

$$\text{Brody (1945): } Y_{ij} = \beta_0 + (1 - \beta_1 e^{-\beta_2 t});$$

Donde Y : Corresponde al j -ésimo peso del i -ésimo animal en el tiempo “ t ”, β_0 : corresponde al valor asintótico cuando “ t ” tiende a infinito y es interpretado comúnmente como peso adulto, β_1 : corresponde a un parámetro de ajuste cuando $Y \neq 0$ y cuando $t \neq 0$, β_2 : es la tasa de crecimiento, expresando la ganancia de peso como proporción del peso total; t : es la edad en días (Dominguez Viveros et al. 2017). El ajuste de los modelos a los datos es determinado por criterios como la suma de cuadrados del error (SQE), el criterio de información Akaike (AIC) y el criterio de información Bayesiano (BIC) (Rincón & Quintero, 2015)

Generalmente, se ha mencionado que el modelo de Brody de 1945 es el más adecuado para la descripción del crecimiento de bovinos; ya que predice bien el peso adulto en ganado, aunque sobrestima ligeramente los pesos en edades tempranas (Ramírez et al., 2009). Además, se ha hecho también uso de funciones lineales y polinómicas, entre otras, para tratar de predecir el peso adulto o el grado de madurez sin tener que realizar mediciones repetidas o esperar que el animal alcance su madurez para tomar decisiones relacionadas con la producción. Sin embargo, para determinar el modelo apropiado para la descripción del crecimiento, este debe dar información sobre los parámetros que pueden ser interpretados biológicamente y deben ser evaluados en la población de estudio. (Agudelo et al., 2008)

La identificación y selección de animales con potencial genético superior durante el crecimiento, es importante para que se incremente la productividad en la ganadería de carne, aumentando parámetros de precocidad y disminuyendo parámetros como la edad al primer parto de los bovinos como los BON; para realizar programaciones de montas o

venta de animales y de esta manera hacer los sistemas de producción más eficientes y rentables (Ramírez et al., 2009).

1.4 Historia de la evaluación genética

A inicios del siglo XX, se informó sobre un número infinito de genes (loci) aditivos no ligados, con un efecto aditivo pequeño cada uno (modelo infinitesimal), los cuales son responsables de las variaciones sobre las características fenotípicas que muestran variación continua (Fisher, 1918). Lush, (1935) fue uno de los pioneros en la evaluación genética, ya que desarrolló las bases de las pruebas de progenie tomando la fracción genética aditiva de la varianza fenotípica total, la heredabilidad, para hacer sus evaluaciones. Posteriormente, el mejoramiento genético animal alcanzó un gran auge durante los años 40, fundamentándose en las investigaciones de Fisher (1936), Smith (1936) y Hazel (1943), quienes desarrollaron múltiples metodologías de selección como los índices de selección. Sin embargo, fue Lush en 1947, quien introdujo las diferentes fuentes de información de parentesco entre los individuos de la población para estimar el mérito genético.

En los años 50 y 60 del siglo XX, se desarrollaron métodos de estimación de componentes de varianza, basados en esperanzas de mínimos cuadrados, cuya propiedad más importante es la de ser insesgados (Henderson, 1953; Harvey, 1960). Hoy en día, los métodos basados en mínimos cuadrados han evolucionado a métodos de mínima varianza MIVQUE (Rao & Edwards, 1971) y métodos de máxima verosimilitud y sus variantes (Patterson & Thompson, 1971; Hartley & Rao, 2014).

Otro gran aporte en la evaluación genética fue hecho por Henderson (1963;1973; 1976; 1984) y Henderson & Quaas, (1976), quienes esbozaron e implementaron la utilización de modelos matemáticos complejos denominados modelos lineales mixtos univariados y multivariados en el mejoramiento genético animal y la implementación del mejor predictor lineal insesgado (BLUP) que permitía extraer las soluciones del efecto aleatorio del modelo mixto, impulsando de esta manera los programas de evaluación genética y contribuyendo con el progreso genético de especies domésticas, principalmente bovinos. Fue así como el BLUP empezó a ser ampliamente difundido y adoptado como un método estándar usado para la predicción de valores genéticos en programas de mejoramiento genético de plantas

y animales. Esto desencadenó que, en las décadas de los años 80 y 90, la genética cuantitativa tuviese importantes repercusiones en el mejoramiento genético animal en la gran mayoría de los países alrededor del mundo (Delgado et al., 1995; Tirados, 2001). Avances importantes fueron llevados a cabo a través de los años en diferentes países, siendo los Estados Unidos pionero en este tipo de procedimientos de evaluación y selección genética. Esto ha facilitado para que en todos los animales incluidos en la evaluación genética sean predichos sus respectivos valores genéticos o la habilidad predicha de transmisión (PTA) o la diferencia esperada de la progenie (DEP), que poseen propiedades BLUP (mejor predictor lineal insesgado). Sin embargo, a pesar del intenso desarrollo de la genética cuantitativa, a finales de los años 80 ya estaba en su nivel máximo, pero agotada en cuanto a su poder de diseñar nuevas metodologías de predicción, quedando la posibilidad de hacer pequeños perfeccionamientos o de ser aplicada en cruzamientos, sobre todo en países desarrollados. En países como Colombia, sin cultura de toma de registros ni análisis de datos en el sector agropecuario aún no se evalúan ciertas poblaciones animales con interés económico, ni se conocen las dinámicas de la herencia bajo el ambiente del trópico.

1.5 Evaluaciones genómicas

1.5.1 Desequilibrio de ligamiento

Por las propiedades de la herencia, los alelos no son pasados a la progenie independientemente y al azar, sino por bloques de alelos o haplotipos desde cada uno de sus padres. Eso crea una correlación entre alelos que es conocida como desequilibrio de ligamiento (LD). Esta correlación puede ser por cercanía física y también ser influenciada por procesos de evolución y eventos históricos dentro de la población que hace que algunos genes co-segreguen juntos. Este concepto puede ser extendido a cualquier marcador molecular en el genoma, tales como polimorfismos de nucleótido único (SNPs) y marcadores tipo microsatélites (Pérez et al., 2014).

Conociendo la ubicación de SNPs, se pueden identificar algunos marcadores que están cerca de un QTL y probablemente en desequilibrio de ligamiento con él. Por lo tanto, algunos marcadores estarán correlacionados positivamente con efectos positivos en las características cuantitativas a través de las familias y pueden ser usados para selección

genómica (Meuwissen et al., 2001). La importancia de medir el grado de LD en una población, radica en que la selección genómica depende del grado de desequilibrio de ligamiento y la respuesta genética podría ser negativa si la fase de LD no es estudiada. Un ejemplo de LD es el dado por Hayes en 2007, si dos marcadores A y B, están en el mismo cromosoma y cada uno tiene dos alelos, cuatro haplotipos de marcadores son posibles A1B1, A1B2, A2B1 y A2B2. Si las frecuencias de cada alelo A1, A2, B1 y B2 en la población es 0.5, se espera que la frecuencia para cada haplotipo sea 0.25. Cualquier desviación de 0.25 significa que hay desequilibrio de ligamiento entre los alelos. Esto sucede entre regiones cromosómicas que están relativamente cerca, generalmente menos de 1cM, que en ganado son alrededor de 100 kb, donde el valor de desequilibrio de ligamiento (r^2) es aproximadamente 0.2 (Hayes, 2007).

Hay dos maneras tradicionales de medir el desequilibrio de ligamiento. Según Hayes, (2007) la medida de LD es D, la cual mide la desviación de la distribución observada de la esperada de las frecuencias alélicas y medidas de asociación no aleatorias de alelos a través de loci, calculada como:

$$D = \text{freq}(A1B1) * \text{freq}(A2B2) - \text{freq}(A1B2) * \text{freq}(A2B1)$$

Donde, $\text{freq}(A1B1)$ es la frecuencia del haplotipo A1B1 en la población y de la misma forma para los demás haplotipos. Sin embargo, esta D depende de la frecuencia de alelos individuales y no es muy útil para comparar el LD entre muchos pares de loci.

Otro estadístico que propone Hayes (2007), es el r^2 , el cual es menos dependiente de las frecuencias alélicas, así:

$$r^2 = \frac{D^2}{\text{freq}(A1) * \text{freq}(A2) * \text{freq}(B1) * \text{freq}(B2)}$$

Donde, $\text{freq}(A1)$ es la frecuencia del alelo A1 en la población, y así mismo para los otros alelos en la población. El valor de r^2 va de 0 para un par de loci sin desequilibrio de ligamiento entre ellos, a 1 para un par de loci en completo LD. Si se considera el r^2 entre un marcador y un QTL, r^2 es la proporción de la variación causada por los alelos de un QTL, la cual es explicada por los marcadores. La declinación de r^2 con la distancia indica cuantos marcadores o fenotipos son requeridos en un scan inicial del genoma explotando el LD requerido para detectar un QTL.

Meuwissen et al., (2001) mediante estudios simulados, predijeron valores genéticos empleando una alta densidad de marcadores a través de todo el genoma, obteniendo precisiones por encima de 0,85. Sus simulaciones resultaron en un promedio de r^2 entre marcadores adyacentes de 0,2, siendo esta medida altamente usada en estudios de asociación de todo el genoma (GWAS).

Cuando el tamaño efectivo de la población (N_e) es pequeño, los segmentos cromosómicos son más cortos, y el LD es más fuerte. Si se comparan poblaciones de ganado de carne y leche, el LD sería mayor para el ganado de leche debido al menor N_e . El LD también depende de eventos de recombinación recientes y precisos, ya que este se rompe por recombinación o crossing over. En bovinos, se observa LD moderado en distancias menores a 0.1 cM y se observan valores fuertes ($r^2 = 0.8$) en distancias muy cortas. (Legarra et al., 2018)

1.5.2 Imputación

La imputación es el proceso de predicción de genotipos que no se analizan directamente en algunos individuos, llamados genotipos faltantes (Druet et al., 2010; Marchini & Howie, 2010). Para realizar la imputación, se utiliza un panel de referencia de individuos genotipados en un conjunto denso de sitios polimórficos o SNP, para imputar a una muestra de individuos de estudio que han sido genotipados con un conjunto de SNP de menor densidad (Howie et al., 2009). Estos genotipos “*in silico*” se pueden usar para aumentar el número de SNP que se pueden probar para los estudios de selección genómica o GWAS, aumentando el poder del estudio, la capacidad de resolver o mapear las variantes causales y facilitando los diferentes análisis; además ayuda a conocer el número de copias variantes (copy number variations CNV), las inserciones y deleciones (INDELS), datos faltantes esporádicos y corrige los errores de genotipado, aumentando la tasa de llamado de los animales genotipados. (Ma et al., 2013; Marchini & Howie, 2010).

El algoritmo de imputación generalmente procede combinando dos fuentes de información (Hickey et al., 2012):

1. Si se puede identificar un fragmento cromosómico en un animal (lo suficientemente corto como para suponer que no hay recombinación), como proveniente de uno de los cuatro cromosomas de sus padres, entonces el fragmento completo ha sido transmitido y es idéntico por descendencia (IBD) (Li et al., 2009; Legarra et al., 2018). Esto es rápido y eficiente, ya que se utilizará la información proveniente de individuos con genotipos y pedigrí (Legarra et al., 2018)
2. Si para un animal, en un trozo de cromosoma, un conjunto de marcadores forma un patrón particular que se asemeja a los conocidos en la población, entonces los genotipos faltantes se predicen de acuerdo con el "Patrón". Esta es una imputación basada en el desequilibrio de ligamiento (Legarra et al., 2018).

Varios métodos han sido desarrollados para imputar los genotipos faltantes. Algunos usan información del pedigrí, importante para especies animales donde se conocen pedigrís complejos, mientras otros no. Por ejemplo, AlphaImpute (Hickey et al., 2012), FImpute (Sargolzaei et al., 2014) y Finhap (VanRaden et al., 2011) usan la información del pedigrí, aunque no es necesaria para FImpute. Beagle (Browning & Browning, 2009) e IMPUTE2 (Howie et al., 2009) fueron desarrollados para genética humana y usualmente no usan la información de pedigrí (Ma et al., 2013)

1.5.3 Evaluación genómica

Las evaluaciones genéticas basadas en el modelo animal son estrictamente dependientes de registros fenotípicos y genealógicos para predecir los valores genéticos (BV) usando el BLUP (Goddard et al., 2011; Kahi, et al., 2005), llevando a ganancias genéticas exitosas en muchas especies domésticas (Ángel-Marín et al., 2013). Sin embargo, en los últimos años se ha generado un gran interés por el uso de marcadores moleculares para aumentar la ganancia genética tanto en toros como en vacas y animales jóvenes e identificar los genes y polimorfismos que controlan diferentes características de interés económico en varias razas (Goddard et al., 2011). Es por ello, que los resultados de la búsqueda de Quantitative Trait Locus (QTLs), o locus de caracteres cuantitativos en varias especies domésticas, ha puesto en marcha metodologías que incluyen marcadores moleculares (Georges et al., 1995; Crawford, 2001).

En consecuencia, la genética cuantitativa tradicional basada en el modelo infinitesimal (Fisher, 1918) pasó a un modelo más realista denominado modelo de loci finitos, donde la variación genética observada en características cuantitativas se determina por un número finito de loci con iguales o diferentes efectos (bajo, medio o gran efecto) (Fernando & Grossman, 1989; Meuwissen et al., 2001; Cole et al., 2009). A partir de allí se desarrollaron varios métodos para estimar valores genéticos incluyendo la información proporcionada por los marcadores moleculares y los QTL (Meuwissen et al., 2001).

Los microsatélites fueron los primeros marcadores que cubrían todo el genoma y tenían el potencial de detectar QTLs sin importar su ubicación. Inicialmente 100 a 200 microsatélites fueron usados para cubrir el genoma y detectar QTLs por ligamiento en hermanos completos y medios hermanos. Sin embargo, estos marcadores moleculares tenían limitantes, entre las cuales están, que el mapeo de QTLs era impreciso y los QTLs y los microsatélites estaban en equilibrio de ligamiento; es decir, no se heredaban juntos y la fase de ligamiento tenía que ser hallada por cada familia antes de usar el marcador en selección, por lo que las ganancias fueron bajas y este método fue muy poco usado (Goddard et al., 2011). De esta manera, Meuwissen et al., (2001) plantearon una metodología de vanguardia que transformó la selección genética tradicional. En este método se incluyó la información genómica proporcionada por miles de marcadores SNP (Polimorfismos de Nucleótido Simple) en todo el genoma, a la evaluación genética convencional y se denominó selección genómica. La selección genómica es por lo tanto la selección basada en valores de cría genómicos (GEBV), que aprovecha el desequilibrio de ligamiento entre los SNP y QTL y actualmente es una de las tecnologías más avanzadas en mejoramiento genético (Scheffers & Weigel, 2012).

Sin embargo, las aplicaciones de la selección genómica fueron posibles hace pocos años, porque el número de SNP identificados en las especies ganaderas era insuficiente y la genotipificación era costosa. El primer ensamble del genoma bovino fue realizado por investigadores del Centro de Regulación Genómica (CRG) y de la University Pompeu Fabra (UPF), de un tamaño de 2,87 Gpb, en un mapa de 3.000 cM, que comprendió cerca de 22.000 genes (Elsik et al., 2009) y más de 6 millones de SNP distribuidos en todo el genoma (Zhan et al., 2011). Esto significó un gran avance para el desarrollo de tecnologías de genotipificación a grandes niveles, por medio del diseño de microarreglos de DNA

específicos para SNP, gracias a los cuales se pudo realizar la genotipificación simultánea de miles de estos marcadores en todo el genoma. Por lo tanto, la mayoría de los métodos de selección genómica combinan la información genómica (chips de SNP de diversa densidad), con información fenotípica y genealógica de una población de referencia, para estimar los efectos de los SNP, los cuales son usados para calcular los valores genómicos (GEBVs) en animales jóvenes (sin registros productivos) en una población de predicción (Meuwissen et al., 2001; Aguilar et al., 2010).

Gracias a estas metodologías y a su incorporación en los programas de mejoramiento genético, se ha incrementado la confiabilidad de los valores genéticos en niveles de hasta un 75% en animales jóvenes (sin registros fenotípicos) y ha disminuido el costo de las evaluaciones genéticas, principalmente en estos animales (Schaeffer, 2006). También ha disminuido el intervalo generacional, ya que se pueden usar las evaluaciones genómicas en un grupo grande de animales candidatos a selección (Scheffers & Weigel, 2012; VanRaden et al., 2009; Wiggans et al., 2016) y gracias a esta metodología, se ha incrementado al doble la tasa de ganancia genética en características de importancia económica comparada con la obtenida con las metodologías convencionales (Wiggans et al., 2016; Scheffers & Weigel, 2012). Esta ganancia genética extra es muy favorable para las empresas ganaderas que incluyen información genómica en la selección de sus animales, ya que podrán ser más eficientes económicamente y más productivos (Hayes et al., 2009; Scheffers & Weigel, 2012).

1.5.4 Metodologías estadísticas usadas en selección genómica y para la estimación del efecto de sustitución alélica.

La selección genómica debe su éxito a dos factores, la disponibilidad de genotipado denso de alto rendimiento y la disponibilidad de métodos estadísticos para estimar y predecir los valores de cría genómicos. Estas metodologías deben evaluarse y compararse dentro de cada población para determinar cual genera estimativas más confiables y precisas. El modelo en el que se basa la selección genómica podría derivarse del modelo genético aditivo que se usa habitualmente.

$$y_i = \mu + a_i + e_i$$

Donde y_i es el registro del individuo i , μ es la media general, a_i es el valor genético aditivo del individuo i y e_i es el error para el dato i . En una situación ideal donde se conocen todos

los genes, el valor aditivo de un individuo se podría descomponer en $a_i = \sum_j^n q_{ij}u_j$, donde n es el número de genes, q_{ij} es el genotipo del individuo i para el gen j (por ejemplo, si el genotipo del gen es AA $q=1$, Aa $q=0$, o aa $q=-1$) y u_j es el efecto de sustitución alélica del gen. Por tanto, el modelo anterior quedaría:

$$y_i = \mu + \sum_j^n q_{ij}u_j + e_i$$

Y una vez estimados μ y u , se podrían estimar los valores genéticos de los individuos sin necesidad de datos fenotípicos, $GEBV_i = \hat{\mu} + \sum_j^n q_{ij}\hat{u}_j$. Sin embargo, en la realidad no se conocen los genotipos de los genes que regulan un determinado fenotipo, lo que impide que se pueda estimar directamente el efecto del genotipo de un gen. En este caso lo que se conoce es el genotipo de marcadores a lo largo de todo el genoma, por lo que se asume que $\sum_j^n q_{ij}u_j \approx \sum_j^n X_{ij}g_j$, donde X_{ij} es el genotipo del individuo i para el marcador del locus j y g_j es el efecto de sustitución del marcador. Por tanto, el primer paso en selección genómica sería estimar los efectos g (Hayes, 2007) y el segundo paso, estimar los valores genéticos utilizando los estimados de \hat{g}_j . Esta última etapa ya es fácil de obtener aplicando una sumatoria a cada uno de los efectos encontrados a través de todo el genoma, para finalmente obtener el valor de cría genómica estimado ($GEBV$).

$$GEBV_i = \hat{\mu} + \sum_j^n X_{ij}\hat{g}_j$$

En el primer paso se necesita tanto el fenotipo como el genotipo de los animales, mientras que en el segundo solo hace falta el genotipo. Este segundo paso se puede emplear para estimar los GEBV de animales en edades tempranas, sin fenotipos (Meuwissen et al., 2001).

Uno de los problemas de la selección genómica es el gran número de efectos de los marcadores (g_j) a estimar, comparado con el número de observaciones fenotípicas de que se disponen, que normalmente son mucho menores. Para poder resolver este problema, diferentes métodos han sido propuestos y algunas correcciones planteadas para la evaluación múltiple (Meuwissen et al., 2001), a través de predicciones lineales y no lineales en modelos genómicos para determinar el efecto de los SNPs (VanRaden et al., 2009), entre ellos:

- **Mínimos Cuadrados:**

La primera aproximación no hace suposiciones acerca de la distribución de los efectos de los SNPs, ya que los considera como fijos dentro de una aproximación de mínimos cuadrados de dos pasos:

1. Realizar un análisis de regresión para cada SNP_{*i*}, usando el modelo:

$$y = \mu 1_n + X_i g_i + e$$

Donde y es el vector de datos, μ es la media general, 1_n es un vector de unos (n = número de registros), g_i representa los efectos genéticos en el i -ésimo SNP, X_i es la matriz diseño para el i -ésimo SNP y e es la desviación del error.

2. Seleccionar los m marcadores más importantes y estimar sus efectos simultáneamente usando una regresión simple (Meuwissen et al., 2001).

Esta metodología tiene dos problemas: Uno es escoger el nivel de significancia que no puede ser muy bajo, porque el número de marcadores a estimar es superior al número de registros (no se tienen suficientes grados de libertad para fijar todos los efectos simultáneamente) y segundo, la estimación de los efectos de los marcadores por regresión simple produce una sobrestimación de los efectos de los QTL derivado del test múltiple (Hayes, 2007).

- **Ridge Regression**

Para solucionar el problema de sobrestimación se usa el método de Ridge Regression usando el BLUP (RR-BLUP). Este método asume que los efectos de los marcadores g son aleatorios con una varianza en común, es decir, que todos los efectos de los marcadores tienen igual varianza, pudiéndose estimar simultáneamente el efecto de todos los marcadores (Hayes, 2007). La ventaja del RR-BLUP, es que los efectos alélicos pueden estimarse incluso si hay más efectos de SNPs que registros y solo debe estimarse una sola varianza. Sin embargo, esta es una suposición que no es real, ya que no todos los loci parecen tener igual varianza y efecto sobre la varianza genética (Meuwissen et al., 2001).

- **Métodos bayesianos:**

Cuando las características son influenciadas por un SNP de mayor efecto, los métodos bayesianos tienen una ventaja sobre la selección en base a SNPs. Los métodos Bayesianos como Bayes A, Bayes B y Bayes C, entre otros, incluyen información a priori

sobre el efecto de los SNPs, mezclando la información de la distribución a priori y de los datos para hacer las estimativas, por medio de aproximaciones no lineales que usualmente detectan SNPs/QTLs con varianzas diversas en cada locus (de grandes a pequeñas), tomando muestras de la distribución a través de algoritmos de cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) (Zhang et al., 2016b):

- Bayes A:

Con esta metodología la información es modelada en dos pasos: Hay un modelo a nivel de los datos y otro a nivel de las varianzas de los SNPs. El modelo al nivel de los datos es un BLUP, pero las varianzas son $\text{Var}(g_{ij}) = \sigma^2 g_{i,}$, diferentes para cada SNP y son estimadas por el modelo de varianzas de los SNPs. El segundo nivel considera que la distribución *a priori* de las varianzas de los efectos de los SNPs, sigue una distribución chi-cuadrada invertida escalada con *a priori* $(\sigma_{gi}^2) \sim X^{-2}(v, S)$, donde S es un parámetro de escala y v es el número de grados de libertad. La distribución *a posteriori* de las varianzas de los efectos cromosómicos σ_{gi}^2 , combina la información *a priori* de los efectos y la de los datos. Una ventaja de usar una distribución chi cuadrada invertida como *a priori* para las varianzas y de usar una normal para los datos, es que la distribución *a posteriori* es también chi cuadrada invertida. Es así que las varianzas de los efectos de los SNPs (σ_{gi}^2) para la distribución *a posteriori* dados los efectos de los SNPs, $P(\sigma_{gi}^2 | g_i)$, se distribuyen como una chi cuadrada invertida escalada con parámetros $S + g_i'g_i$ y $v + n_i$ grados de libertad, es decir, $P(\sigma_{gi}^2 | g_i) = X_{scaled}^{-2}(v + n_i, S + g_i'g_i)$, donde n_i es el número de efectos de haplotipos del segmento (Meuwissen et al., 2001)

En este modelo se incluye la información *a priori* de las varianzas del error σ_e^2 , la cual se distribuye como una chi-cuadrada no informativa $\chi^2(-2;0)$, para la media μ una distribución uniforme y no informativa, mientras que la distribución *a priori* de los efectos de los haplotipos dentro del segmento cromosómico i se distribuyen como una normal $g_i \sim N(0; \sigma_{gi}^2)$. La estimación de los efectos cromosómicos g_i , estima los efectos de los SNPs con diferentes varianzas para cada SNP, es decir que asume una varianza diferente para cada efecto g_i (Meuwissen et al., 2001).

- Bayes B

El método Bayes B asume con probabilidad π que un porcentaje de SNPs tienen cero efecto sobre la varianza de la característica, es decir, $P(g_i|\pi, \sigma_{g_i}^2) = 0$ con probabilidad (π), y para el resto de los SNPs ($1 - \pi$), se asume una gran varianza diferente para cada g_i , es decir $P(g_i|\pi, \sigma_{g_i}^2) \sim N(0; \sigma_{g_i}^2)$ con probabilidad ($1 - \pi$). Por tanto, las distribuciones *a priori* son consideradas igual que en la metodología Bayes A, pero condicionadas a la probabilidad ($1 - \pi$), que un porcentaje de marcadores tienen efectos y varianzas. Ahora g_i y $\sigma_{g_i}^2$ son distribuidas mixtas con forma no conocida. La estrategia de muestreo en este caso se realiza con muestreo de Gibbs para μ y σ_e^2 y un muestreo conjunto de g_i y $\sigma_{g_i}^2$ con el algoritmo de Metrópolis-Hastings (Meuwissen et al., 2001; Goddard et al., 2011).

- Bayes C

En esta metodología se asume que la mayoría de los QTL no están en desequilibrio de ligamiento con los SNPs, por lo que la mayoría de los SNPs tienen varianza y efecto cero, con una probabilidad π . Para el resto de los marcadores se asume la misma varianza. En Bayes C, como en Bayes B, se asume que la probabilidad ($1 - \pi$) de que un SNP tenga un efecto diferente de cero es conocida (Zaabza et al., 2017), sin embargo, esto no es lo recomendado.

Una modificación a esta metodología es la llamada BayesC π , donde se desconoce π y se estima partir de los datos (Kizilkaya et al., 2010; Habier et al., 2011). Se estima π considerando que se distribuye como una uniforme $\pi \sim \text{Uniforme}(0; 1)$. El modelamiento de los SNPs es el mismo que con Bayes C. $P(g_i|\pi, \sigma_{g_i}^2) = 0$ con una probabilidad ($1 - \pi$); y $P(g_i|\pi, \sigma_{g_i}^2) \sim N(0; \sigma_{g_i}^2)$ donde $P(\sigma_{g_i}^2) \sim X^{-2}(v, S)$ con una probabilidad π . En este caso las distribuciones *a posteriori* de π son conocidas. Los diferentes parámetros del modelo son estimados por métodos MCMC, es decir, usando Cadenas de Markov Monte Carlo (Zaabza et al., 2017).

- Lasso Bayesiano

Legarra et al, (2010), describieron otra metodología llamado Lasso Bayesiano o Bayes Lasso (BL) en selección genómica. Esta metodología modifica el Lasso propuesto por Park & Casella, (2008). El Lasso Bayesiano es un candidato atractivo para la selección genómica debido a su simplicidad, facilidad de cálculo y poca (o ninguna) necesidad de postular información previa. Además, se piensa que la distribución exponencial del Lasso

refleja razonablemente bien la naturaleza de los efectos de los QTL. El Lasso Bayesiano asume que un gran número de SNPs tienen un efecto prácticamente cero y que muy pocos tienen un gran efecto (es decir, permite grandes desviaciones de la normalidad). La distribución de los estimadores Lasso puede ser escrita como $P(\sigma_g^2 | \sigma^2, \lambda) \sim \frac{\lambda}{2} \exp(-\lambda |g_i|)$.

Sin embargo Park & Casella (2008), proponen que los estimadores Lasso pueden ser interpretados como en una a posteriori, en un modelo en el cual los parámetros de la regresión pueden ser independientes e idénticamente distribuidos de acuerdo a la distribución a priori doble exponencial, es decir, $P(\sigma_g^2 | \sigma^2, \lambda) \sim \frac{\lambda}{2\sqrt{\sigma^2}} \exp(-\frac{\lambda}{2\sqrt{\sigma^2}} |g_i|)$, donde la σ^2 representa la varianza de los efectos residuales del modelo y la varianza de los efectos de los SNPs, la cual es la misma varianza σ^2 para ambas y se denomina Lasso Bayesiano de una varianza (BLVar1). Sin embargo, Legarra et al, (2010) modificaron esto y proponen que la distribución de la varianza de los efectos de los SNPs σ_a^2 no debe estar relacionada con la varianza de los residuales σ_e^2 , los cuales pueden variar de un sitio a otro en el mismo individuo. Este modelo se denominó BLVar2 y por lo tanto implica diferentes variaciones para términos residuales y para efectos SNP.

▪ GBLUP

En las predicciones lineales, se encuentra el mejor predictor lineal insesgado genómico (GBLUP), el cual asume que la varianza para todos los SNPs es igual y que el efecto de dichos SNPs sigue una distribución normal, calculando su efecto a partir de los fenotipos y de la matriz de relaciones genómicas.

El BLUP genómico es definido por el modelo:

$$y = 1\mu + Zg + e$$

Donde y es el vector de los datos, 1 es un vector de n unos, μ es la media de la población, Z es la matriz de incidencia que asocia los registros a los efectos de los marcadores, g es el vector de efectos de SNPs que se asume están normalmente distribuidos con $g \sim N(0, G\sigma_g^2)$, donde σ_g^2 es la varianza genética aditiva y G es la matriz de relaciones genómicas; e es el vector del error normal, $e \sim N(0, \sigma_e^2)$, donde σ_e^2 es la varianza del error.

La matriz de relaciones genómicas es definida como $G = \frac{X'X}{\sum_{i=1}^m p_i(1-p_i)}$, donde X es la matriz

especificada para el coeficiente genotípico en cada locus y p_i es la frecuencia del alelo menor para cada SNP_{*i*}. (Zaabza et al., 2017)

Cuando no todos los individuos son genotipados, se utiliza un GBLUP de un solo paso (ssGBLUP), usando información adicional de animales no genotipados, para aumentar la precisión con respecto a otros métodos genómicos (Zhang et al., 2016a). El GBLUP se usa comúnmente para evaluaciones genéticas de rutina debido a su naturaleza simple y a que es menos exigente computacionalmente.

1.5.5 Estudios de asociación de todo el genoma “genome-wide association studies (GWAS)”

Los estudios de asociación de todo el genoma (GWAS), usan un gran número de marcadores distribuidos en todo el genoma para detectar variantes asociadas con una enfermedad o característica particular (Meredith et al., 2012). Los GWAS usan la información de polimorfismos de nucleótido simple (SNPs), para detectar o mapear QTLs asociados con características de importancia económica, gracias al LD existente entre SNPs y dichos QTL (Wiggans et al., 2009), y ya que se heredan juntos, los SNPs actúan como indicadores de las variantes causales (Meredith et al., 2012).

Los GWAS buscan aumentar productividad animal y la exactitud de las estimativas de valor genético que llevan a una selección más confiable en los programas de mejoramiento genético, aplicando la denominada selección genómica (Meuwissen et al., 2001), al permitir identificar regiones del genoma que aportan a la variación genética de una característica (Matukumalli et al., 2009). Esto lleva a un mayor entendimiento de las bases moleculares y de regulación de dichas características (Meredith et al., 2012; Buzanskas et al., 2014). Algunas investigaciones de GWAS han mostrado que los QTLs para producción de leche comúnmente se encuentran en los cromosomas 1, 3, 6, 10, 14 y 20 (Cole et al., 2009); y para crecimiento en los cromosomas 4, 6, 7, 9, 11, 22, 25 y 27 (Buzanskas et al., 2014). Por lo tanto, la detección de QTLs por GWAS otorga información importante para entender los mecanismos genéticos que regulan la producción tanto de carne como de leche, para ser usados en programas de selección genómica (Goddard et al., 2011)

En los últimos años se han desarrollado estudios GWAS que usan la información procedente de los estudios de mapeo de QTLs, permitiendo usar la información de la

arquitectura genética de las características de interés zootécnico en las evaluaciones genómicas, teniendo en cuenta el efecto de cada marcador, que pasa a una matriz de relaciones genómicas, y permitiendo mejores resultados en caracteres de baja heredabilidad o tamaños de muestra pequeños (Buzanskas et al., 2014; Zhang et al., 2014; Zhang et al., 2016a;; Olsen et al., 2017; Carignano et al., 2018)

1.6 Bibliografía

Agudelo, D., Cerón, M., & Restrepo, L. (2008). Modelación de las funciones de crecimiento aplicadas a la producción animal. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 21(1), 39–58.

Aguilar, I., Misztal, I., Johnson, D. L., Legarra, A., Tsuruta, S., & Lawlor, T. J. (2010). Hot topic : A unified approach to utilize phenotypic , full pedigree , and genomic information for genetic evaluation of Holstein final score. *Journal of Dairy Science*, 93(2), 743–752. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2730>

Amaral, R. dos S., Carneiro, P. L. S., Martins Filho, R., Ambrosini, D. P., & Malhado, C. H. M. (2014). Tendências, parâmetros fenotípicos e genéticos de características de crescimento em bovinos Nelore mocho do Nordeste brasileiro. *Revista Brasileira de Saúde e Produção Animal*, 15(2), 261–271. <https://doi.org/10.1590/S1519-99402014000200003>

Ángel-Marín, P. A., Cardona-Cadavid, H., & Cerón-Muñoz, M. F. (2013). Genómica en la producción animal. *Revista Colombiana de Ciencia Animal - RECIA*, 5(2), 497. <https://doi.org/10.24188/recia.v5.n2.2013.460>

Anzola, H. J. (2005). Conservación y utilización de las razas bovinas criollas y colombianas para el desarrollo rural sostenible. *Archivos de Zootecnia*, 54(206–207), 141–144. Recuperado de <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=495/49520704>

Arboleda, J. J. (2003). Resistencia natural del ganado BON a la brucelosis y fiebre aftosa. En: Contribución a la preservación y propagación del ganado criollo colombiano, ed. Biogénesis, Medellín, p 93-99

Arboleda, O. (1979). Correlaciones entre pesos vivos y medidas corporales del ganado

- Blanco Orejinegro a diferentes edades. *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, 32(2), 27–42.
- Ballent, M., Landi, H. G., Bilbao, G., & Dick, A. (2003). Pubertad, Peso Vivo Y Desarrollo Corporal En Diferentes Biotipos Bovinos Productores De Leche: Una Actualización Bibliográfica. *Itea*, 99(2), 130–138.
- Bedoya, G., Carvajal, L. G., Moreno, F. L., Davies, S., Derr, J., Ossa, J., & Ruiz, A. (2001). Estructura molecular y poblacional del ganado criollo Colombiano (GCC). *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 14(2), 109–120.
- Browning, B. L., & Browning, S. R. (2009). A unified approach to genotype imputation and haplotype-phase inference for large data sets of trios and unrelated individuals. *American Journal of Human Genetics*, 84(2), 210–223. <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2009.01.005>
- Buzanskas, M. E., Grossi, D. A., Ventura, R. V., Schenkel, F. S., Sargolzaei, M., Meirelles, S. L. C., ... Munari, D. P. (2014). Genome-wide association for growth traits in canchim beef cattle. *PLoS ONE*, 9(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094802>
- Cañas, J. J., Ramírez, J., Arboleda, O., Ochoa, J., Vergara, O., & Cerón, M. (2008). Estimación de parámetros genéticos para peso al destete en ganado blanco orejinegro (BON) en el noroccidente colombiano. *Revista MVZ Córdoba*, 13(1), 1138–1145. <https://doi.org/10.21897/RMVZ.405>
- Carignano, H., Roldan, D. L., Beribe, M. J., Raschia, M. A., Amadio, A., Nani, J. P., ... Miretti, M. M. (2018). Genome-wide scan for commons SNPs affecting bovine leukemia virus infection level in dairy cattle. *BMC Genomics*, 19(1), 1–15. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-4523-2>
- CENSAT Agua Viva. (2014). *Ganadería insustentable en Colombia: Un Estudio Inicial*. Recuperado de <http://www.globalforestcoalition.net/wp-content/uploads/2010/11/informe-ganaderia-R2-Censat-Julio-2014.pdf>
- Chud, T. C. S., Caetano, S. L., Buzanskas, M. E., Grossi, D. A., Guidolin, D. G. F., Nascimento, G. B., ... Munari, D. P. (2014). Genetic analysis for gestation length, birth weight, weaning weight, and accumulated productivity in Nellore beef cattle. *Livestock Science*, 170, 16–21. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2014.09.024>

- Cole, J. B., Vanraden, P. M., Connell, J. R. O., Tassell, C. P. Van, Sonstegard, T. S., & Schnabel, R. D. (2009). Distribution and location of genetic effects for dairy traits. *Journal of Dairy Science*, *92*(6), 2931–2946. <https://doi.org/10.3168/jds.2008-1762>
- Correa, E. D., Martínez, R., & Echeverri, J. (2011). Caracterización Productiva De Una Población De Bovinos Blanco Orejinegro (Bon) En Siete Hatos Colombianos. *Actas iberoamericanas de conservacion animal*, *1*(2011), 434–436.
- Crawford, A. M. (2001). A Review of QTL experiment in sheep. *Proc. Assoc. Advmt. Breed. Genet.*, *14*, 33–38.
- Cuenca, N., Chavarro, F., & Díaz, O. (2008). El Sector De Ganadería Bovina En Colombia. Aplicación De Modelos De Series De Tiempo Al Inventario Ganadero. *Revista de la Facultad de Ciencias Económicas*, *16*(1), 165–177.
- DANE, D. A. N. de E. (2016). Encuesta Nacional Agropecuaria ENA-2016. *Boletín tecnico comunicación informativa (DANE)*, (1), 1–24. Recuperado de <http://www.dane.gov.co/index.php/estadisticas-por-tema/agropecuario/encuesta-nacional-agropecuaria-ena>
- Delgado, J. V., Molina, A., Camacho2, M. ., & Rodero, A. (1995). EVOLUCION DE LA METODOLOGIA DE LA MEJORA GENETICA EN EL VACUNO DE CARNE. *Archivos de Zootecnia*, *44*, 111–121.
- Dominguez Viveros, J., Urbina-Valenzuela, A. R., Palacios-Espinoza, A., Callejas-Juárez, N., Ortega-Gutiérrez, J. Á., Espinoza-Villavicencio, J. L., ... Rodríguez-Castro, M. (2017). Caracterización del crecimiento de bovinos cebú en pruebas de comportamiento en pastoreo. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, *4*(11), 341–348. <https://doi.org/10.19136/era.a4n11.1149>
- Druet, T., Schrooten, C., & de Roos, A. P. W. (2010). Imputation of genotypes from different single nucleotide polymorphism panels in dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, *93*(11), 5443–5454. <https://doi.org/10.3168/jds.2010-3255>
- Elsik, C. G., Tellam, R. L., Worley, K. C., Gibbs, R. A., Muzny, D. M., Weinstock, G. M., ... Zhao, F.-Q. (2009). The Genome Sequence of Taurine Cattle: A Window to Ruminant Biology and Evolution. *Science*, *324*(5926), 522–528.

<https://doi.org/10.1126/science.1169588>

Ernandes, J., Sousa, R. De, Filho, R. M., Maria, S., & Oliveira, P. De. (2003). Influência dos fatores de ambiente no desempenho ponderal de bovinos da raça Nelore no Estado do Ceará Influence of environment factors on ponderal performance of Nelore cattle in state of Ceará , Brazil. *Revista Ciencia Agronomica*, 34(2), 133–138. <https://doi.org/10.1021/ja056469h>

FAO Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. (2018). Sistema de Información sobre la Diversidad de los Animales Domésticos (DAD-IS): Blanco Orejinegro / Colombia (Cattle). Recuperado 14 de febrero de 2019, de Blanco Orejinegro / Colombia (Cattle) website: <http://www.fao.org/dad-is/es/>

FEDEGAN Federación Colombiana De Ganaderos. (2018). Indicadores Económicos sector ganadero. Recuperado 14 de febrero de 2019, de <https://www.fedegan.org.co/estadisticas/indicadores-economicos>

FEDEGAN Federación Colombiana De Ganaderos. (2019). Estadísticas de FEDEGAN. Recuperado 12 de marzo de 2020, de <https://www.fedegan.org.co/estadisticas>

Fernando, R., & Grossman, M. (1989). Marker assisted selection using best linear unbiased prediction. *Genetics Selection Evolution*, 21(4), 467. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-21-4-467>

Fisher, R. A. (1918). The correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance. *Transactions of the Royal Society of Edinburg*, 52(1918), 399–433.

FISHER, R. A. (1936). the Use of Multiple Measurements in Taxonomic Problems. *Annals of Eugenics*, 7(2), 179–188. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1936.tb02137.x>

Fondo Nacional del Ganado. (2020). Balance y perspectivas del sector ganadero colombiano. En *Fng*. Recuperado de <https://www.fedegan.org.co/estadisticas/documentos-de-estadistica>

Gallego, J. L., Martínez, R. A., & Moreno, F. L. (2006). Índice de consanguinidad y caracterización fenotípica y genética de la raza bovina criolla Blanco Orejinegro. *Corpoica Ciencia y Tecnologia Agropecuaria*, 7(1), 16–24.

Garnero, A. del V, Gunski, R. J. B., Schwengber, E. B., & R, L. (2001). Comparación entre

- criterios de selección para características de crecimiento correlacionados con edad al primer parto en la raza Nelore. *Livestock Research for Rural Development*, 13(2). Recuperado de <http://www.lrrd.org/lrrd13/2/garn132.htm>
- Georges, M., Nielsen, D., Mackinnon, M., Mishra, A., Okimoto, R., Pasquino, A. T., ... Hoeschele, I. (1995). Mapping Quantitative Trait Loci Controlling Milk Production in Dairy Cattle by Exploiting Progeny Testing. *Genetics Society of America*, 139(February), 907–920.
- Goddard, M. E., Hayes, B. J., & Meuwissen, T. H. E. (2011). Genomic selection in livestock populations. *Genet. Res., Camb.*, (2010), 413–421. <https://doi.org/10.1017/S0016672310000613>
- Granja, S., Cerquera, G. J., & Fernandez, B. O. (2012). Factores nutricionales que interfieren en el desempeño reproductivo de la hembra bovina. *Revista Colombiana de Ciencia Animal - RECIA*, 4(2), 458. <https://doi.org/10.24188/recia.v4.n2.2012.227>
- Habier, D., Fernando, R. L., Kizilkaya, K., & Garrick, D. J. (2011). Extension of the bayesian alphabet for genomic selection. *BMC Bioinformatics*, 12(186), 1–12. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-186>
- Hartley, H. O., & Rao, J. N. K. (2014). Maximum-Likelihood Estimation for the Mixed Analysis of Variance Model. *Biometrika*, 54(1), 93. <https://doi.org/10.2307/2333854>
- Harvey, W. (1960). *Least squares of data with unequal subclass numbers*. (1 ed; USDA, Ed.). Washington: National Agricultural Library.
- Hayes, B J, Bowman, P. J., Chamberlain, A. J., & Goddard, M. E. (2009). Invited review : Genomic selection in dairy cattle : Progress and challenges. *Journal of Dairy Science*, 92(2), 433–443. <https://doi.org/10.3168/jds.2008-1646>
- Hayes, Benjamin J. (2007). QTL Mapping, MAS, and Genomic Selection. *A short-course. Iowa State University*, 1(1), 118.
- Hazel, L. N. (1943). The genetic basis for constructing selection indexes. *Iowa State College*, (November), 476–490.
- Henderson, C R. (1953). Estimation of Variance and Covariance Components. *Biometrics*,

9(2), 226–252.

Henderson, C R. (1963). Selection Index and Expected Genetic Advance. *Statistical Genetics And Plant Breeding*, 141–163.

Henderson, C R. (1973). Sire evaluation and genetic trends. *Journal of Animal Science*, 1973(1), 10–41.

Henderson, C R. (1976). A Simple Method for Computing the Inverse of a Numerator Relationship Matrix Used in Prediction of Breeding Values. *Biometrics*, 32(1), 69–83.

Henderson, C R, & Quaas, R. L. (1976). Multiple trait evaluation using relatives' records. *Journal of Animal Science*, 43(6), 1188–1197.

Henderson, Charles R. (1984). *Applications of Linear Models in Animal Breeding* (1^a ed.). Guelph: Guelph University.

Hernández-Hernández, N., Martínez-González, J., Parra-racamonte, G., Ibarra-Hinojosa, M., Briones-Encinia, F., Saldaña-Campos, P., & Ortega-Rivas, E. (2015). Non-genetic effects on growth characteristics of Brahman cattle. *Revista MVZ Córdoba*, 20(1), 4427–4435. <https://doi.org/10.21897/rmvz.72>

Hickey, J. M., Kinghorn, B. P., Tier, B., Van Der Werf, J. H., & Cleveland, M. A. (2012). A phasing and imputation method for pedigreed populations that results in a single-stage genomic evaluation. *Genetics Selection Evolution*, 44(1), 1–11. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-44-9>

Howie, B. N., Donnelly, P., & Marchini, J. (2009). A flexible and accurate genotype imputation method for the next generation of genome-wide association studies. *PLoS Genetics*, 5(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000529>

ICA Instituto Colombiano Agropecuario. (2019). Censo Pecuario Nacional año 2019. Recuperado 11 de marzo de 2020, de Proyectos Estratégicos Sistema de Autorización: Laboratorios y Organismos de Inspección website: <https://www.ica.gov.co/areas/pecuaria/servicios/epidemiologia-veterinaria/censos-2016/censo-2018>

Kahi, A. K., Rewe, T. O., & Kosgey, I. S. (2005). Sustainable community-based organizations for the genetic improvement of livestock in developing countries.

- AGRICULTURE*, 34(4), 261–270.
- Kizilkaya, K., Fernando, R. L., & Garrick, D. J. (2010). Genomic prediction of simulated multibreed and purebred performance using observed fifty thousand single nucleotide polymorphism genotypes. *Journal of Animal Science*, 88(2), 544–551. <https://doi.org/10.2527/jas.2009-2064>
- Legarra, A., Robert-Granié, C., Croiseau, P., Guillaume, F., & Fritz, S. (2010). Improved Lasso for genomic selection. *Genetics Research*, 93(01), 77–87. <https://doi.org/10.1017/s0016672310000534>
- Legarra, Andres, Lourenco, D. A. L., & Vitezica, Z. G. (2018). Bases for Genomic Prediction. *Short course*, 1(1), 1–141. Recuperado de <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1063458404000718>
- Li, Y., Willer, C., Sanna, S., & Abecasis, G. (2009). Genotype Imputation. *Annual Review of Genomics and Human Genetics*, 10(1), 387–406. <https://doi.org/10.1146/annurev.genom.9.081307.164242>
- López, A., Ruiz, S. J., Góez, Y. P., Zapata, W., Velilla, P. A, Arango, A. E. & Inchima, S. (2009). Apoptosis as pathogenic mechanism of infection with vesicular stomatitis virus. Evidence in primary bovine fibroblast cultures. *Biocell* 33(2): 121–132.
- López, A., Salazar, A., Restrepo, G., Zuluaga, F., & Ossa, J. (2002). Resistencia natural, in vitro, a los virus de estomatitis vesicular y de rinotraqueitis infecciosa en ganado Blanco Orejinegro. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 15(1), 100–106.
- López, A., Saldarriaga, O. A., Arango, A. E., Fabio, N., Olivera, M., Bedoya, G., & Ossa, J. E. (2001). Ganado Blanco Orejinegro (BON): Una alternativa para la producción en Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 14(2), 121–128. Recuperado de <http://rccp.udea.edu.co/index.php/ojs/article/view/40>
- Lush, J L. (1935). The inheritance of productivity in farm livestock Pt. V. Discussion of preceding contributions. *Emp. J. Exp. Agric*, 3, 25–30.
- Lush, Jay L. (1947). Family Merit and Individual Merit as Bases for Selection. Part I. *The American Naturalist*, 81(799), 241–261. <https://doi.org/10.1086/681988>

- Ma, P., Brøndum, R. F., Zhang, Q., Lund, M. S., & Su, G. (2013). Comparison of different methods for imputing genome-wide marker genotypes in Swedish and Finnish Red Cattle. *Journal of Dairy Science*, 96(7), 4666–4677. <https://doi.org/10.3168/jds.2012-6316>
- Marchini, J., & Howie, B. (2010). Genotype imputation for genome-wide association studies. *Nature Reviews Genetics*, 11(7), 499–511. <https://doi.org/10.1038/nrg2796>
- Marestone, B. S., De Souza Dantas Muniz, C. A., De Azambuja Ribeiro, E. L., & Simonelli, S. M. (2019). Environmental effects on pre-weaning traits in Santa Gertrudis cattle. *Semina: Ciências Agrárias*, 40(3), 1297–1306. <https://doi.org/10.5433/1679-0359.2019v40n3p1297>
- Martínez, R., R. Toro, F. Montoya, M. Burbano, J. Tobón, J. G. y F. A. (2005). Caracterización del locus BOLA-DRB3 en Ganado Criollo Colombiano y asociación con resistencia a enfermedades. *Archivos de Zootecnia*, 54(206–207), 349–356.
- Martínez Correal, G. (2010). *Plan Nacional de acción para la conservación, mejoramiento y utilización sostenible de los recursos genéticos animales de Colombia: informe final/Recurso electrónico*. (Primera Ed; FAO, Ed.). Bogotá D.C, Colombia.: Procesos Digitales Ltda.
- Martínez, G. (1992). El ganado criollo colombiano Blanco Orejinegro (BON). *Boletín de Información Sobre Recursos Genéticos Animales*. FAO, 31–39. Recuperado de <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/012/u8030t/u8030t01.pdf>
- Martínez, G., Torres, J., Guio, P., & Ballesteros, H. (2015). Utilización de toros criollos y su efecto en rasgos de reproducción y crecimiento, en un sistema de cría en la Orinoquía colombiana. *Actas Iberoamericanas de Conservación Animal*, 5(2015), 44–50. Recuperado de https://www.google.com.co/webhp?sourceid=chrome-instant&rlz=1C1AVNG_enCO629CO629&ion=1&espv=2&es_th=1&ie=UTF-8#
- Martínez, R., Toro, R., Montoya, F., Burbano, M., Tobón, J., Gallego, J., & Ariza, F. (2005). Evaluación genética para resistencia a brucelosis en ganado ciollo colombiano BON. *Archivos de Zootecnia*, 54, 333–340.
- Martínez, R., Llinás, A. P., & M.-Rocha, J. F. (2013). Genetic variability in Blanco Orejinegro breed cattle populations in Colombia. *Genetics and Molecular Research*, 12(2), 1083–

1094. <https://doi.org/10.4238/2013.April.10.4>
- Martínez, Rodrigo;, Vásquez, R., & Gallego, J. L. (2012). Eficiencia productiva de la raza BON en el trópico colombiano. En *Corpoica* (Primera ed, Vol. 1). Bogotá D.C (Cundinamarca): © Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Corpoica, C.I. Tibaitatá.
- Matukumalli, L. K., Lawley, C. T., Schnabel, R. D., Taylor, J. F., Allan, M. F., Heaton, M. P., ... Van Tassell, C. P. (2009). Development and Characterization of a High Density SNP Genotyping Assay for Cattle. *PLoS ONE*, 4(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005350>
- Meredith, B. K., Kearney, F. J., Finlay, E. K., Bradley, D. G., Fahey, A. G., Berry, D. P., & Lynn, D. J. (2012). Genome-wide associations for milk production and somatic cell score in Holstein-Friesian cattle in Ireland. *BMC Genetics*, 13(1), 21. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-13-21>
- Meuwissen, T. H. E., Hayes, B. J., & Goddard, M. E. (2001). Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, 157(4), 1819–1829. <https://doi.org/11290733>
- Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, M. (2003). *Situación de los recursos zoogenéticos en Colombia*. (1ª ed.; MADR, CORPOICA, UN, ACP, FENAVI, FAO, ... INPA., Eds.). Bogotá D.C, Colombia.
- Moreira, H. L., Canova, E. B., Munari, D. P., Bezerra, L. A. F., Lôbo, R. B., & Paz, C. C. P. (2015). Parâmetros genéticos para período de gestação e características de crescimento pré e pós desmame em bovinos Nelore. *Boletim de Indústria Animal*, 72(2), 130–135. <https://doi.org/10.17523/bia.v72n2p130>
- Olsen, H. G., Knutsen, T. M., Kohler, A., Svendsen, M., Gidskehaug, L., Grove, H., ... Lien, S. (2017). Genome-wide association mapping for milk fat composition and fine mapping of a QTL for de novo synthesis of milk fatty acids on bovine chromosome 13. *Genetics Selection Evolution*, 49(1), 1–13. <https://doi.org/10.1186/s12711-017-0294-5>
- Ossa, G., Abuabara, Y., Pérez García, J. E., & Martínez, G. (2011). El ganado criollo

- colombiano Costeño con Cuernos (CCC). *Animal Genetic Resources*, 48, 101–107. <https://doi.org/10.1017/S2078633611000014>
- Ossa, Gustavo, & Suárez, M. (2004). Efectos del medio y la herencia sobre el peso al destete de terneros de la raza romosinuano. *MVZ-Córdoba*, 10(2), 673–683. Recuperado de <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=693/69310209>
- Park, T., & Casella, G. (2008). The Bayesian Lasso. *Journal of the American Statistical Association*, 103(482), 681–686. <https://doi.org/10.1198/016214508000000337>
- Patterson, H. D., & Thompson, R. (1971). Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika*, 58(3), 545–554. <https://doi.org/10.1093/biomet/58.3.545>
- Pérez O'Brien, A. M., Mészáros, G., Utsunomiya, Y. T., Sonstegard, T. S., Garcia, J. F., Van Tassell, C. P., ... Sölkner, J. (2014). Linkage disequilibrium levels in *Bos indicus* and *Bos taurus* cattle using medium and high density SNP chip data and different minor allele frequency distributions. *Livestock Science*, 166(1), 121–132. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2014.05.007>
- Ramírez-Toro E J, Ocampo-Gallego R J, Burgos-Paz W O, Elzo M A, M.-S. R. A. y C.-M. M. F. (2019). Estimación poligénica y genómico-poligénica para características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro (BON). *Livestock Research for Rural Development*, 31(3). Recuperado de <http://www.lrrd.org/lrrd31/3/ceon31030.html>
- Ramírez, E., Cerón-Muñoz, M., Herrera, A. C., Vergara, O. D., Arboleda, E. M., & Restrepo, L. F. (2009). Crecimiento de hembras cruzadas en el trópico colombiano. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 22, 642–647. Recuperado de <http://rccp.udea.edu.co>
- Rao, D. P., & Edwards, L. L. (1971). On the Diffusion Model of Mao and Toor A n Experimental Investigation of a Porous Medium Model with Nonuniform Pores. *AIChE Journal*, 17(5), 2–3.
- Rincón, J., & Quintero, J. (2015). Comparación de modelos no lineales para describir el crecimiento en ganado Blanco Orejinegro (BON). *Revista CES Medicina Veterinaria y Zootecnia*, 10(1), 31–37.

- Ruiz, S.J., Ossa, J.E., Barrera, J., Rugeles, M.T. & López-H, A. (2015). Bovine Fibroblasts Response to Foot-and-Mouth Disease Virus: Influence of Integrins and Soluble Factors in Resistance. *Journal of Veterinary Science & Technology*, 06(02): 1-6.
- Sargolzaei, M., Chesnais, J. P., & Schenkel, F. S. (2014). A new approach for efficient genotype imputation using information from relatives. *BMC Genomics*, 15(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-478>
- Schaeffer, L. R. (2006). Strategy for applying genome-wide selection in dairy cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 123(4), 218–223. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.2006.00595.x>
- Schefers, J. M., & Weigel, K. A. (2012). Genomic selection in dairy cattle: Integration of DNA testing into breeding programs. *Animal Frontiers*, 2(1), 4–9. <https://doi.org/10.2527/af.2011-0032>
- Simianer, H., & Bieber, A. (2014). Genomic breeding programs – a large step forward for low-input dairy cattle breeding? Recuperado 13 de enero de 2019, de LowInputBreeds Technical Note website: [ww.LowInputBreeds.org](http://www.LowInputBreeds.org)
- Smith, H. F. (1936). A discriminant function for plant selection. *Annals of Eugenics*, 7, 240–250. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1936.tb02143.x>
- Tirados, S. P. F. (2001). La mejora genética animal en la segunda mitad del siglo XX. *Archivos De Zootecnia*, 50, 517–546.
- VanRaden, P.M., Van Tassell, C. P., Wiggans, G. R., Sonstegard, T. S., Schnabel, R. D., Taylor, J. F., & Schenkel, F. S. (2009). Invited Review: Reliability of genomic predictions for North American Holstein bulls. *Journal of Dairy Science*, 92(1), 16–24. <https://doi.org/10.3168/jds.2008-1514>
- VanRaden, Paul M, O'Connell, J. R., Wiggans, G. R., & Weigel, K. A. (2011). Genomic evaluations with many more genotypes. *Genetics Selection Evolution*, 43(1), 1–11. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-43-10>
- Visscher, P. M., Moser, G., Wray, N. R., Hayes, B. J., Goddard, M. E., & Lee, S. H. (2015). Simultaneous Discovery, Estimation and Prediction Analysis of Complex Traits Using a Bayesian Mixture Model. *PLOS Genetics*, 11(4), e1004969.

<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004969>

- Wiggans, G.R., Sonstegard, T. S., VanRaden, P. M., Matukumalli, L. K., Schnabel, R. D., Taylor, J. F., ... Van Tassell, C. P. (2009). Selection of single-nucleotide polymorphisms and quality of genotypes used in genomic evaluation of dairy cattle in the United States and Canada. *Journal of Dairy Science*, *92*(7), 3431–3436. <https://doi.org/10.3168/jds.2008-1758>
- Wiggans, George R., Cole, J. B., Van Tassell, C. P., VanRaden, P. M., Ruiz-López, F. J., & García-Ruiz, A. (2016). Changes in genetic selection differentials and generation intervals in US Holstein dairy cattle as a result of genomic selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(28), E3995–E4004. <https://doi.org/10.1073/pnas.1519061113>
- Zaabza, H. Ben, Gara, A. Ben, & Rekik, B. (2017). Bayesian Modeling in Genetics and Genomics. En *Bayesian Inference* (pp. 207–220). <https://doi.org/10.5772/intechopen.70167>
- Zhan, B., Fadista, J., Thomsen, B., Hedegaard, J., Panitz, F., & Bendixen, C. (2011). Global assessment of genomic variation in cattle by genome resequencing and high-throughput genotyping. *BMC Genomics*, *12*(557), 1–20. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-12-557>
- Zhang, W., Li, J., Guo, Y., Zhang, L., Xu, L., Gao, X., ... Chen, Y. (2016a). Multi-strategy genome-wide association studies identify the DCAF16-NCAPG region as a susceptibility locus for average daily gain in cattle. *Scientific Reports*, *6*(November), 1–11. <https://doi.org/10.1038/srep38073>
- Zhang, X., Lourenco, D., Legarra, A., Misztal, I., & Aguilar, I. (2016b). Weighting Strategies for Single-Step Genomic BLUP: An Iterative Approach for Accurate Calculation of GEBV and GWAS. *Frontiers in Genetics*, *7*(August), 1–14. <https://doi.org/10.3389/fgene.2016.00151>
- Zhang, Z., Ober, U., Erbe, M., Zhang, H., Gao, N., He, J., ... Simianer, H. (2014). Improving the accuracy of whole genome prediction for complex traits using the results of genome wide association studies. *PLoS ONE*, *9*(3), 1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093017>

2.Capítulo 2: Caracterización de rasgos de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro y efectos responsables de su variación.

2.1 Resumen

Estudiar las características involucradas en el crecimiento y los efectos que son responsables de su variación en ganado Blanco Orejinegro (BON) es de gran importancia para estimular su cría y evitar su extinción. El objetivo de este trabajo fue caracterizar los rasgos de crecimiento peso al nacimiento (PN), destete (PD) y año (PA), ganancia diaria de peso al destete (GDP), tiempo para alcanzar 120 kg (T120) y tiempo para alcanzar 60% de peso adulto (T60%) en ganado BON y determinar la influencia de algunos factores ambientales sobre estas variables. Se utilizó información de 3218, 2264, 496, 2287, 325 y 408 registros para PN, PD, PA, GDP, T120 y T160% respectivamente. Se realizaron ANAVAs para determinar la influencia de los factores número de parto (NP), sexo, época, edad al pesaje y grupo contemporáneo (GC); se ejecutaron comparaciones de medias para los factores significativos ($P < 0,05$). Las medias (\pm DS) fueron PN $31,8 \pm 3,5$ kg, PD $201,9 \pm 34,2$ kg a los $265,9 \pm 30,6$ días, PA $230,5 \pm 37,3$ kg a los $360,6 \pm 16,7$ días, GDP $0,645 \pm 0,14$ kg/día, T120 $136,4 \pm 27,4$ días y T60% $541,1 \pm 262,5$ días. Los efectos de NP (excepto para T60%), GC, sexo y edad al pesaje fueron significativos, pero no la época. En media, animales hijos de vacas con NP 1 o 7 fueron significativamente más livianos; el GC mostró ser una fuente de variación importante debido a la interacción entre sexo-año-hato o hato-año de pesaje. Estos resultados muestran que algunos factores ambientales afectan el crecimiento en la población BON y que esta es una raza con buen potencial productivo.

2.2 Introducción

Colombia se caracteriza por poseer una gran diversidad de especies animales adaptadas a las condiciones ambientales del trópico, con elevado potencial para la producción sostenible de carne, leche, lana, fibras y trabajo (Anzola, 2005; Bedoya et al. 2001; Martínez, 2010, Martínez et al. 2013). Uno de estos recursos es la raza bovina criolla Blanco Orejinegro (BON), la cual lleva un proceso de selección natural cercano a 500 años y pertenece a la subespecie *Bos taurus taurus* (López et al. 2001). Se caracteriza por su pelaje de color blanco, orejas negras y piel y morro altamente pigmentados (López et al. 2001). Su importancia económica radica en su rusticidad, habilidad para reproducirse, su longevidad y por ser un animal triple propósito (Bedoya et al. 2001; López et al., 2001). Sin embargo y durante mucho tiempo, la raza BON redujo su número, lo que pudo ponerla en riesgo de extinción. Para el año 2018, habían 2003 animales puros (FAO, 2018), esto debido a la preferencia por uso de razas foráneas que poseen características productivas superiores, especialmente las relacionadas con crecimiento, pero inferiores en cuanto a características reproductivas, de rusticidad y resistencia a enfermedades, cuando son comparados con las razas criollas (Anzola, 2005).

Sumado a lo anterior, la disponibilidad de información sobre las bases genéticas y ambientales que controlan aspectos relacionados con el desempeño de la raza BON en características de crecimiento es escasa, cuando se compara con resultados publicados para razas foráneas. De hecho, existen pocos trabajos recientes analizando características como el peso al nacimiento (Correa et al. 2011; Martínez et al. 2012), al destete (Correa et al. 2011; Martínez et al. 2012; Martínez et al. 2015) y ganancia diaria de peso entre el nacimiento y el destete (Martínez et al. 2012; Martínez et al. 2015). Para las características peso al año de vida, tiempo para alcanzar 120 kg o tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto, no se encuentra información disponible o no es reciente. Por lo tanto, el estudio de características involucradas con el crecimiento del ganado BON de Colombia y de los efectos que son responsables de su variación, es de gran importancia para la modelación, predicción y realización de futuras evaluaciones genéticas, además de generar información de soporte para la conservación y el aumento de la población de la raza, así como para el manejo zootécnico de los hatos ganaderos que la trabajan.

Dentro de los factores más influyentes sobre el desempeño de los bovinos para estas características están: año, mes y época de nacimiento o pesaje, sexo, edad de la madre, hato, entre otros (Hernández-Hernández et al. 2015)

Consecuentemente, el objetivo de este trabajo fue caracterizar las variables de peso al nacimiento, al destete y al año, ganancia diaria de peso entre el nacimiento y destete, tiempo para alcanzar 120 kg y tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto, en ganado criollo colombiano BON y determinar la influencia de algunos factores sobre estas variables.

2.3 Materiales y métodos

2.3.1 Población de estudio

Este estudio contó con aval del comité de ética de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín: “Comité Institucional para el Cuidado y Uso de los Animales”. Se analizó información productiva de ganado BON proveniente de 14 hatos colombianos, que tras una depuración inicial sólo 8 hatos cumplieron los parámetros de inclusión. Estos hatos están localizados en los departamentos de Antioquia, Caldas, Meta y Risaralda (Colombia). Los hatos ubicados en el eje cafetero y suroeste antioqueño poseen una temperatura media de 25°C, humedad relativa del 62% y 1500 mm de precipitación anual promedio (IGAC, 2007); su topografía es ondulada y son sistemas de producción semi-extensivos con pasturas donde predominan especies como brachiaria (*Brachiaria humidicola* y *Brachiaria decumbens*), estrella africana (*Cynodon plectostachyus*) y guinea (*Megathyrsus maximus*). En el oriente antioqueño la temperatura varía entre 14 y 25°C, con una humedad relativa entre el 73 y 83% y 2500 mm de precipitación anual media, con topografías quebradas y grandes pendientes y son sistemas de producción semi-extensivos (Cornare & Universidad de Medellín, 2006); en esta región las pasturas que predominan son: kikuyo (*Cenchrus clandestinus*), falsa poa (*Holcus lanatus*), brachiaria (*Brachiaria humidicola*, *Brachiaria arrecta* y *Brachiaria decumbens*) y estrella africana (*Cynodon plectostachyus*). En los Llanos orientales la temperatura media es de 24°C con una humedad relativa del 82% y 5000 mm de precipitación promedio anual, con topografía plana (Delgado Huertas et al. 2018), las pasturas predominantes son brachiaria (*Brachiaria dictyoneura*) y gramas

nativas (*Paspalum sp.*). En todos los sistemas de producción los animales se encontraban en pastoreo rotacional (desde semi-extensivo a intensivo) con suplementación mineral y predominaba el uso de la monta natural como método de apareamiento

2.3.2 Datos

Se obtuvo información a partir de los registros productivos de animales nacidos entre el año 2000 hasta el año 2018. Se consideraron las características de crecimiento: peso al nacimiento (PN), peso al destete (PD), peso al año (PA), ganancia diaria de peso entre el nacimiento y destete (GDP), tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo (T120) y tiempo para alcanzar el 60% del peso adulto (T60%). Toda la información fue depurada y analizada usando el programa R (R Core Team, 2019), donde fue eliminada información fuera del rango biológicamente normal o con valores extremos, dejando pesos para PN entre 20 y 45 kg, PD entre 120 y 300 kg, PA entre 140 y 320 kg, GDP entre 0,25 y 1,3 kg/día y para T120 entre 100 y 300 días, y un peso adulto entre 300 y 600 kg, y animales que tuvieran información completa relacionada con la identificación del hato, del animal y su madre, número de parto, fecha y peso al nacimiento, sexo, fecha y peso al destete y fecha y peso al año, para las características PN, PD y PA. La característica de GDP se calculó con base en la información disponible de PN y PD.

Las características de T120 y T60% se calcularon a partir de los parámetros de la curva de crecimiento obtenidos por medio del modelo de Brody: $Y_{ij} = \beta_0 + (1 - \beta_1 e^{-\beta_2 t})$ como en Rincón & Quintero (2015), haciendo uso de los pesos consecutivos en la vida de cada uno de los animales, con el peso al nacimiento como punto de partida, mínimo 4 pesajes y 800 días de edad por cada animal. En el modelo de Brody, Y_{ij} : Corresponde al j -ésimo peso del i -ésimo animal en el tiempo " t ", β_0 : corresponde al valor asintótico cuando " t " tiende a infinito y es interpretado comúnmente como peso adulto, β_1 : corresponde a un parámetro de ajuste cuando $Y_{ij} \neq 0$ y cuando $t \neq 0$, β_2 : es la tasa de crecimiento, expresando la ganancia de peso como proporción del peso total; t : es la edad en días.

La característica T120 se obtuvo despejando el tiempo de la ecuación de Brody (Dominguez Viveros et al. 2017), así:

$$T(120) = \frac{\log\left(1 - \left(\frac{120}{\beta_0}\right)\right)}{\beta_2} + \frac{\left(\log\left(\frac{1}{\beta_1}\right)\right)}{-\beta_2}$$

La ecuación para hallar el T60% se obtuvo como en Ramírez et al. (2009) así:

$$T60\% = \frac{\log(\beta_0 - (\beta_0 * 0,6)) - \log(\beta_0 * \beta_1)}{-\beta_2}$$

Las bases de datos analizadas incluyeron 3218 registros para PN, 2265 registros para PD, 496 registros para PA, 2287 registros para GDP, 325 registros para T120 y 408 registros para T60%.

2.3.3 Análisis de datos

Se calculó la media, desviación estándar y coeficiente de variación para cada una de las características y sus covariables, en general y por regiones, donde la región 1 comprendía cuatro hatos de la zona cafetera (departamentos de Risaralda y suroeste de Antioquia), la región 2 comprendía dos hatos del oriente de Antioquia y la región 3 comprendía dos hatos ubicados en el Meta y en Caldas. Estas agrupaciones se realizaron con base en condiciones climáticas similares y de pasturas para dar una idea del comportamiento de los hatos antes del análisis de varianza y comparación de medias. Posteriormente, los datos fueron sometidos a un análisis de varianza para determinar la influencia de algunos efectos sobre estas características de crecimiento. Los modelos utilizados se describen a continuación:

$$\text{PN: } y_{ijk} = \mu + np_i + gc_j + ep_k + e_{ijk}$$

$$\text{PD: } y_{ijkl} = \mu + np_i + gc_j + ep_k + b_1(X_{ijk} - \bar{X}) + e_{ijkl}$$

$$\text{PA: } y_{ijkl} = \mu + np_i + gc_j + ep_k + b_1(X_{ijk} - \bar{X}) + e_{ijkl}$$

$$\text{GDP: } y_{ijk} = \mu + np_i + gc_j + ep_k + e_{ijk}$$

$$\text{T120: } y_{ijkl} = \mu + np_i + gc_j + ep_k + s_l + e_{ijkl}$$

$$\text{T60\%: } y_{ijk} = \mu + np_i + gc_j + ep_k + s_l + e_{ijkl}$$

Donde: y_{ijk} , es la característica evaluada en el animal (PN, PD, PA, GDP, T120, T60%); μ , es la media poblacional para la característica; np_i , es el efecto fijo del i -ésimo parto ($i=1, 2, \dots, 7$, con parto 7 = ó > 7); gc_j , es el efecto fijo del j -ésimo grupo contemporáneo,

compuesto por hato, sexo y año de pesaje, para las características PN, PD, PA y GDP. Para T120 y T60% este efecto fijo está compuesto por hato y año de nacimiento ($j = 1, 2, \dots, n$, $n = 161, 141, 68, 140, 42$ ó 49 , para PN, PD, PA, GDP, T120 y T60%, respectivamente), en este efecto se dejó GC con al menos 3 animales; ep_k , es el efecto fijo de la k -ésima época de pesaje ($k =$ verano 1: enero, febrero, marzo; verano 2: julio, agosto, septiembre; invierno 1: abril, mayo, junio; e invierno 2: octubre, noviembre, diciembre.); b_1 , es el coeficiente de regresión fijo para la edad al destete o al año; X_{ijk} , es la edad del animal al destete o al año en días. La edad es incluida en el modelo como covariable, ya que los animales se pesan a diferentes edades en su vida, por lo que se toma la edad más cercana al evento (la edad al año de vida es una covariable, ya que el pesaje se realiza en días cercanos no exactamente al año, por manejos dentro de los hatos); \bar{X} , es el promedio de los días de edad al destete o al año, estimado por medio del modelo lineal utilizado; s_l , es el efecto fijo del l -ésimo sexo ($l = h$ y m); para las características T120 y T60%, el efecto de sexo se encontraba por fuera del GC; y e_{ijkl} , es el error experimental.

Todos los modelos cumplieron con los supuestos de homocedasticidad de varianzas ($p > 0,01$ y normalidad ($p > 0,01$) de los residuos, verificado por medio de las pruebas de Levene y Shapiro-Wilk, respectivamente. Para determinar las diferencias estadísticamente significativas a factores con más de dos niveles, se aplicó la prueba de comparación de medias de Tukey con un nivel de significancia del 5%, usando el paquete LSmeans (Lenth, 2016) del programa R (R Core Team, 2019)

2.4 Resultados y discusión

2.4.1 Descripción de características de crecimiento en ganado BON de Colombia

La Tabla 2 presenta medias y desviaciones estándar generales y por regiones de las características evaluadas que serán descritas a continuación

Tabla 2. Medias y desviaciones estándar generales y por regiones de las características peso al nacimiento, peso y edad al destete, peso y edad al año, ganancia diaria de peso entre nacimiento y destete, tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo y tiempo para alcanzar el 60%.

Ítem	PN	PD	Edad al destete	PA	Edad al año	GDP	T120	T60%
General	31,8 ± 3,5	201,9 ± 34,2	265,6 ± 30,6	230,5 ± 37,3	360,9 ± 15,8	0,645 ± 0,14	163,4 ± 27,4	541,1 ± 262,5
Región 1	32,1 ± 3,6	205,3 ± 34,1	270,3 ± 28,5	237,5 ± 37,2	362,8 ± 12,9	0,644 ± 0,12	135,3 ± 26,6	538,1 ± 272,1
Región 2	30,8 ± 2,3	189,6 ± 30,5	241,6 ± 30,5	229,6 ± 32,3	359,9 ± 17,8	0,671 ± 0,18	140,4 ± 28,0	576,7 ± 248,3
Región 3	29,0 ± 1,0	187,7 ± 33,2	259,4 ± 30,3	204,3 ± 33,8	360,5 ± 20,5	0,592 ± 0,14	134,5 ± 28,6	505,2 ± 250,4

PN: Peso al nacimiento, PD: peso al destete, PA: peso al año, GDP: ganancia diaria de peso entre nacimiento y destete, T120: tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo, T60%: tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto, Región 1: hatos 1, 2, 3 y 4, de región cafetera de Colombia (Risaralda y Suroeste de Antioquia), Región 2: hatos 5 y 6, de región del oriente antioqueño de Colombia, Región 3: hatos 7 y 8 de los regiones de Caldas y Meta, con similares condiciones climáticas y de pasturas.

▪ **Peso al nacimiento**

La media para PN de los ejemplares BON de Colombia fue de $31,8 \pm 3,5$ kg con un coeficiente de variación (CV) del 11,1%. Estos resultados son superiores a los pesos promedio reportados en varios estudios con valores de 30 ± 4 kg (Correa et al., 2011), $27,5 \pm 3,7$ (Gallego et al., 2006; Martínez et al., 2012) y $28,3 \pm 3,6$ (Ramírez-Toro et al, 2019) en ganado BON. Este peso superior puede explicarse por uso de información de 8 hatos de diferentes regiones en vez de uno, por las diferencias de manejo entre hatos, las condiciones edafoclimáticas, el uso de vacas con pesos y tallas diferentes y la posible selección directa o indirecta de animales con desempeños superiores para esta característica. El presente estudio muestra resultados de varios hatos colombianos de diferentes regiones geográficas (Tabla 2), donde la región 1 se destaca por animales más pesados al nacimiento ($32,1 \pm 3,6$ kg) con respecto a las regiones 2 ($30,8 \pm 2,3$ kg) y 3 ($29,0 \pm 1,0$ kg)

La tendencia a generar animales con mayores PN, podría llevar a ciertas dificultades al parto, a pesar que las hembras de esta raza han demostrado facilidad al parto (Anzola, 2005). El PN es una característica económicamente importante pues puede implicar una mayor probabilidad de concepción e intervalo entre partos más cortos (Ossa et al., 2011)

▪ **Peso al Destete**

La media para PD hallada para el BON de Colombia fue de $201,9 \pm 34,2$ kg con un CV del 16,9% a una edad promedio de $265,6 \pm 30,6$ días con CV de 11.5%. Estos resultados son superiores a los encontrados en ganado BON por otros autores, entre $165 \pm 29,16$ kg y $196,3 \pm 31,4$ kg con edades desde 240 hasta los 271,8 días (Cañas et al., 2008; Correa et al., 2011; Martínez et al., 2012; Martínez et al., 2015; Ramírez-Toro et al, 2019). Estas diferencias se deben posiblemente a que, al usar información de varios hatos, en estos se haya hecho selección hacia pesos al destete superiores, y además poseen condiciones ambientales de alimentación y manejo tanto de las crías como a las vacas BON diferenciales, que hacen que desempeño sea disímil a lo anteriormente reportado. Esta es una característica importante pues representa cerca del 50% del peso del animal adulto y puede ser indicativo de su desempeño a edades futuras, además de evaluar la habilidad materna de la vaca, un factor que es responsable de cerca del 60% del crecimiento de la cría a esta edad (Amaral et al. 2014).

Por regiones, el PD presenta una variabilidad apreciable. En media los animales de región 1 pesaron $205,3 \pm 34,1$ kg a la edad de $270,3 \pm 28,5$ días, los de la región 2 pesaron $189,6 \pm 30,5$ kg a una edad de $241,6 \pm 30,5$ días y los de la región 3 pesaron $187,7 \pm 33,2$ kg a una edad de $259,4 \pm 30,3$ kg (Tabla 2). Esta variación en los pesos por regiones se explica en parte por el manejo de la edad al destete, donde en la región 2 se da un destete más temprano (cerca a los 8 meses) con respecto a las zonas 1 y 3 (más cerca a los 9 meses). En estas regiones también existen diferencias respecto al manejo y el clima, que hacen variar el PD. Estos resultados son similares a los encontrados por Correa et al. (2011), donde se encontró una diferencia de peso entre 227 ± 41 kg y 156 ± 22 kg, debido al manejo alimenticio entre hatos.

▪ **Peso al año**

El PA encontrado en este estudio fue de $230,5 \pm 37,3$ kg con CV del 16,2% y una edad media (edad del pesaje más próximo al año) de $360,9 \pm 15,7$ días con un CV del 4,4%. Este peso es superior a la única información disponible en la raza (Arboleda, 1979), que fue de $200,87 \pm 15,59$ kg, (CV 7,76%); sin embargo, el estudio mencionado solo tenía en cuenta información de un hato. Por regiones el PA medio fue de $237,5 \pm 37,2$ kg en la región 1, $229,6 \pm 32,3$ kg en la región 2 y $204,3 \pm 33,8$ kg en la región 3 (Tabla 2). Estas diferencias son similares a lo encontrado en ganado Nelore (Ernandes et al., 2003) para pesos a los 365 días, donde existe una variabilidad asociada al hato.

El PA encontrado en ganado BON es similar al PA promedio en la raza Nelore del Nordeste de Brasil que varía entre $217,67 \pm 32,84$ y $241,75 \pm 42,20$ kg (Moreira et al., 2015; Amaral et al., 2014; Evangelista, 2017). El peso más liviano en Nelore fue explicado según los autores por el sitio en el que se realizó la investigación (estados de Ceará y Piauí, Brasil), donde se reportan condiciones climáticas y de suelo adversas, junto con inadecuadas prácticas de manejo, lo que pudo limitar el desarrollo de los animales; sin embargo, son estudios comparables dado que ambas razas se han reportado como adaptadas a las condiciones medio ambientales adversas del trópico.

Los resultados de este trabajo son similares también a los pesos promedio de $225,8 \pm 4,6$ kg reportados en Brahman de México (Dominguez Viveros et al., 2017) e inferiores a los encontrados en la raza Brahman de Brasil de $290,9 \pm 56,8$ kg (Hernández-Hernández et

al., 2015) y a los de la raza Angus en Australia de 370 ± 54 Kg (Donoghue et al., 2016). Sin embargo, estas son razas de producción especializada de carne, mientras que el BON se considera un animal de triple propósito con pocos trabajos recientes de selección, por lo que las similitudes encontradas para esta característica con el Brahman de México y el Nelore del Nordeste de Brasil, sugieren que la raza BON en condiciones de manejo especializadas de producción de carne puede competir en términos de productividad en condiciones del trópico de Colombia, dada su adaptación a este medio.

▪ **Ganancia diaria de peso entre nacimiento y destete**

La media de GDP encontrada en la raza BON en Colombia fue de $0,645 \pm 0,14$ kg/día con un CV del 21,2 %. Este valor superior a lo reportado por Martínez et al. (2012) de 0,584 kg/día en la raza BON. En relación a estudios en animales de otras razas, esta ganancia es superior a la reportada en la raza criolla Costeño Con Cuernos de 0,605 kg/día (Ossa et al., 2011) e inferior a la encontrada en ganado Brahman de Brasil de $0,8 \pm 0,13$ kg/día (Manuel et al., 2019), y a otras razas taurinas como el Charolais de $0,912 \pm 0,19$ kg/día (Jahuey-Martínez et al., 2016) o cruces, como la raza Santa Gertrudis de $0,709 \pm 0,20$ kg/día (Marestone et al., 2019), esto es posible ya que la raza BON nunca se ha seleccionado para las características de crecimiento, como si ha pasado en estas razas especializadas de producción de carne, ya que usualmente el BON se ha considerado un animal triple propósito y su cría se da generalmente en condiciones de pasturas de deficiente calidad lo que dificulta su adecuado desempeño (López et al. 2001). Sin embargo, la GDP es una característica económicamente importante que contribuye a la eficiencia en la producción (Zhang et al., 2016) y en la raza BON, altas GDP han sido relacionadas a su adaptación a diversas áreas agroecológicas de Colombia y al pastoreo extensivo (Martínez et al. 2012), Esto se evidencia cuando se observa el comportamiento por regiones, la GDP varió entre $0,671 \pm 0,18$ kg/día (región 2) a $0,592 \pm 0,14$ kg/día (región 3, Tabla 2), influenciado por el tipo de manejo y pasturas de cada región.

▪ **Tiempo para alcanzar 120 kg de peso vivo**

Para el T120 en ganado BON de Colombia, la media general fue de $136,4 \pm 27,4$ días con un CV del 20,13%, y por regiones fue de $135,3 \pm 26,6$ días, $140,4 \pm 28,0$ días y $134,5 \pm 28,6$ días, para las regiones 1, 2 y 3 respectivamente. Este es el primer reporte de esta característica en ganado BON de Colombia, un rasgo que puede ser usado como criterio

de selección de precocidad de los animales y de la habilidad materna para producir leche (Garnero et al., 2001; Marestone et al., 2019). Además, estudios en Brasil han mostrado que la heredabilidad de este tipo de características es alta, por lo que la identificación y selección de animales de rápido crecimiento ha sido una herramienta para mejorar los sistemas de reproducción (Marestone et al., 2019). En el presente trabajo, se puede apreciar que existe variabilidad al T120 (CV del 20,13%), siendo menores tiempos más favorables, y esto está asociado en parte al manejo dado en cada región. En Nelore hay variación en los días a alcanzar 160 kg entre $175,7 \pm 34,2$ días (Marcondes et al. 2000) y $265,2 \pm 58,6$ días con un CV del 22,1% (Henrique et al., 2005).

- **Tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto**

En media los animales de la raza BON alcanzan el 60% del peso adulto a los $541,1 \pm 262,5$ días ($18 \pm 8,7$ meses) con un CV del 48,5%, variando por regiones (Tabla 2) entre $505,2 \pm 250,4$ días (región 3) y $576,7 \pm 248,3$ días (región 2), Es importante mencionar que los animales de la raza alcanzan el 60% del peso vivo adulto (equivalente a madurez sexual) cerca a los 18 meses, lo que hace la raza altamente eficiente para reproducción. Estos resultados son similares a los encontrados en hembras cruzadas en el trópico con una madurez entre 53% y 60% a los 18 meses de edad (Ramírez et al., 2009), e inferiores a los encontrados en la raza Romosinuano de $601 \pm 38,3$ días y en ganado Cebú de $713 \pm 60,5$ días (Grajales et al., 2019). Esta característica es un indicativo de la velocidad de crecimiento y de madurez sexual del bovino, ya que a mayor velocidad de crecimiento más rápido el animal alcanzará su pubertad y está relacionada con mejores parámetros reproductivos y una mayor vida útil de los animales en el hato (Ramírez et al., 2009).

- **Coefficientes de variación**

Los valores de Coeficiente de variación para cada característica, (11,06% PN, 16,95% PD, 16,16% PA, 21,23% GDP, 20,13% T120 y 48,5% para T60%), muestran que hay una variabilidad de magnitud media a alta para estas características dentro de la población de ganado BON de Colombia. Esto puede deberse al hecho de haber utilizado información procedente de varios hatos con manejos y alimentación diferente; basados en estos resultados se pueden buscar estrategias, de acuerdo con los efectos que mayor impacto tienen sobre estas características, para que el productor tome medidas cuando un animal es afectado negativamente por las condiciones ambientales, en pro de mejorar el

desempeño del individuo y de esta manera, tratar de estandarizar en general el desempeño fenotípico de estos animales BON en Colombia. El CV de 48,5% para T60%, el cual es el mayor cuando se compara con los CV obtenidos para las otras características estudiadas, puede indicar que para el ganado BON aún hay muchas diferencias en el tiempo en el que se alcanza este peso y se deben buscar estrategias de manejo en pro de estandarizarlo.

Los CV de 11,06% para PN y de 16,16% para PD son inferiores a los encontrados por Gallego et al. (2006) en ganado BON, donde se indica un coeficiente del 12,30% y 17,6%, respectivamente, debido posiblemente al hecho de que el hato de dicho estudio pertenece a un programa de conservación de la raza que permite que haya mucha más variabilidad en los datos para dichas características. Sin embargo, CV altos eran esperados, debido a que fueron analizadas poblaciones provenientes de hatos con diferentes sistemas de manejo.

Estos valores de 11,06% y 16,95% de CV también muestran una variabilidad aceptable y superior a lo encontrado para ganado Brahman en Colombia para PN entre el 9 % y el 10,83% y PD del 13 al 14,42 % (Montes et al., 2009; Montes et al., 2018), lo que indica que puede existir variabilidad genética suficiente para realizar trabajos de selección y mejoramiento genético dentro de la raza. Valores superiores de CV como 21,23%, 20,13% y 48,5% encontrados para GDP, T120 y T60% respectivamente, indican que estas características podrían ser potencialmente incluidas en programas de mejoramiento genético de la raza, en caso de que esa variabilidad sea atribuida a efectos genéticos aditivos. A nivel de manejo, estos resultados representan un gran desafío para los productores, ya que es ideal que se estandaricen protocolos de manejo en los diferentes hatos, que permitan conseguir desempeños más homogéneos en la raza para las diferentes características, de manera que se puedan reconocer a nivel de campo, los desempeños promedio que pueden ser esperados en este tipo de animales.

2.4.2 Factores que influyen las características de crecimiento en ganado BON de Colombia

Los factores que afectan significativamente ($P < 0,05$) cada característica de crecimiento en el BON, son presentados en la Tabla 3, y son el número de parto (NP) (excepto para T60%), el grupo contemporáneo (GC – hato-año-sexo para PD, PA, PN, GDP y hato-año

para T120 y T60%), el sexo (T120 y T60%) y la edad al pesaje (para PD y PA), más no la época de pesaje.

Tabla 3. Factores ambientales que influyen las características PN, PD, PA, GDP, T120 y T60% en ganado Blanco Orejinegro (BON)

Fuente de Variación	PN		PD		PA		GDP		T120		T60%	
	GL	Valor P	GL	Valor P	GL	Valor P	GL	Valor P	GL	Valor P	GL	Valor P
NP	6	<0,01	6	<0,01	6	<0,01	6	<0,01	6	<0,05	6	>0,05
GC	160	<0,01	140	<0,01	67	<0,01	139	<0,01	41	<0,01	48	<0,01
Época	3	>0,05	3	>0,05	3	>0,05	3	>0,05	3	>0,05	3	>0,05
Edad al destete	-	-	1	<0,01	-	-	-	-	-	-	-	-
Edad al año	-	-	-	-	1	<0,05	-	-	-	-	-	-
Sexo	-	-	-	-	-	-	-	-	1	<0,01	1	<0,05
R²	0,24		0,44		0,53		0,41		0,36		0,25	

PN: Peso al Nacimiento, PD: Peso al Destete, PA: Peso al Año, GDP: Ganancia Diaria de Peso entre nacimiento y destete, T120: tiempo a alcanzar los 120kg de peso vivo, T60%: tiempo a alcanzar el 60% del peso adulto, GC: Grupo contemporáneo (n = 161, 141, 68, 140, 42 y 49 respectivamente), NP: Número de parto (n = 7), GL: grados de libertad, R²: coeficiente de determinación.

▪ **Grupo contemporáneo y sexo**

El resultado obtenido en el análisis de varianza para el GC, compuesto por los factores hato-año-sexo para PD, PA, PN, GDP y hato-año para T120 y T60%, mostró que estos efectos y su interacción tuvieron una influencia significativa sobre todas las características. Esto quiere indicar que grupos de animales con manejo similar ayudaban a explicar de mejor manera la variabilidad en el desempeño de los animales para las características. Un ejemplo de ello es la característica PD, donde entre los grupos evaluados se hallaron diferencias en los pesajes ajustados, así: los dos peores grupos contemporáneos pertenecían a hembras destetadas en el 2017 y 2018 en dos hatos diferentes, con una media ajustada por mínimos cuadrados de $152 \pm 7,99$ kg y $144 \pm 11,85$ kg, respectivamente, mientras que los mejores PD ajustados fueron para machos destetados en los años 2014 y 2017 en dos diferentes hatos, de $266 \pm 10,01$ kg y $285 \pm 9,44$ kg, respectivamente., Estos hatos se diferenciaban en el manejo de pasturas, donde en algunos había manejo PUAD (pastoreo de ultra alta densidad) y otros semi-extensivo, con rotación de praderas, además de la edad a la cual se destetaban, que era variable en todas las regiones (Ver tabla 2), Por lo tanto, estas diferencias de peso se pueden atribuir a los cambios de disponibilidad de forraje, procesos de selección y de manejo en los diferentes hatos, así como las variaciones climáticas entre los años (Martins et al., 2000). Estos resultados también reflejan que generalmente en los bovinos BON, los machos son los más pesados, no sólo al nacer sino en todas las edades. Esa diferencia, puede ser atribuida a la capacidad genética inherente de los machos para presentar mejores índices de crecimiento, explicada por la influencia de factores hormonales y dimorfismo sexual (Cañas et al., 2008; Martins et al., 2000), que les confiere una superioridad sobre las hembras durante todas las fases de crecimiento. En estudios similares en ganado BON, Martínez et al., (2012) , han encontrado que el hato, año de nacimiento y sexo son fuentes de variación importantes para todas las características. En el caso del efecto del año, se muestra una gran variabilidad desde 1979 a 2004. En el caso del efecto del sexo, en general los machos pesaron en media 1,5 y 8 kg más que las hembras BON para el PN y PD, respectivamente.

Con respecto a otros bovinos de razas criollas colombianas, fuentes de variación similares son reportadas para PD en ganado Romosinuano por Ossa y Suárez (2004), donde las variaciones de los pesos se justifican por el efecto de año y al cambio en la composición genética del hato. Por el efecto de sexo, estos autores evidenciaron un comportamiento

similar al encontrado en este estudio, y los machos fueron en media 16,04 kg más pesados que las hembras, lo que representó un 8,7% más de peso.

En estudios similares en ganado Nelore, Conceição et al., (2005) encontraron que el sexo del animal mostró un efecto significativo sobre los PD, PA y peso a los 550 días de edad, evidenciándose la superioridad de los machos sobre las hembras en un 9,36%, 13,09% y 18,56%, respectivamente. Para Conceição et al., (2005) el año de pesaje también influyó significativamente el peso a las diferentes edades mostrando una tendencia variable entre el año 1975 y 2001, además observaron una diferencia entre las regiones de estudio, debido principalmente a la variabilidad entre las condiciones edafoclimáticas, especies forrajeras, el manejo y la constitución genética de los hatos. Por su parte, Ernandes et al., (2003), reportan efectos similares donde el hato influyó los pesos a diferentes edades (desde el nacimiento hasta los 550 días de edad), principalmente debido al manejo, las condiciones climáticas y de suelos y por el componente genético (diferencias normales en la composición genética entre diferentes hatos), resultado de un proceso de selección ejercido por los criadores. Además los machos mostraron superioridad sobre las hembras para el crecimiento en todas las etapas de la vida y el año también fue de gran importancia, ya que las condiciones climáticas variaron a través de los años, lo que significó diferentes condiciones dietéticas para los animales en el Nordeste de Brasil.

Con respecto al sexo, para T120 se encontró que las hembras alcanzan los 120 kg de peso vivo a una edad de $137 \pm 2,27$ días y los machos a los $126 \pm 2,96$ días (Tabla 4). Esto se debe a la superioridad con que los machos pueden ganar peso en todas las etapas de crecimiento (Cañas et al., 2008; Martins et al., 2000). Para la característica T60%, las hembras alcanzaron el 60% de peso adulto a la edad de $517 \pm 18,1$ y los machos a la edad de $584 \pm 27,1$ días (Tabla 4). Esta diferencia se debe a que los machos poseen un peso adulto muy superior a las hembras por lo que, el cálculo de la estimativa del parámetro β_1 (asociado con el peso adulto), mayor en macho que en hembras, influyó en gran medida el tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto de acuerdo con el sexo. Estos datos son de gran importancia, pues animales que alcanzan el 60% de su peso adulto en menor tiempo, pueden comenzar su vida reproductiva más rápido, lo que llevará a mayor precocidad y a

Tabla 4. Medias ajustadas de mínimos cuadrados, sus respectivos errores estándar (e.e) y número de observaciones (n), por medio de las comparaciones múltiples del test de Tukey, para las características de crecimiento de acuerdo con los efectos fijos número de parto y sexo en ganado Blanco Orejinegro (BON)

Efecto	PN (kg) ± e.e	n	PD (kg) ± e.e	n	PA (kg) ± e.e	n	GDP (kg/día) ± e.e	n	T120 (días) ± e.e	n	T60% (días) ± e.e	n
Número de Parto												
1	31,5 ± 0,13 ^a	740	197 ± 1,39 ^a	516	227 ± 2,93 ^a	115	0,632 ± 0,005 ^a	526	139 ± 3,10 ^a	87	612 ± 29,0 ^a	101
2	32,4 ± 0,15 ^{bc}	557	209 ± 1,52 ^c	399	241 ± 3,26 ^b	89	0,680 ± 0,006 ^c	400	133 ± 3,80 ^a	59	560 ± 33,2 ^a	77
3	32,6 ± 0,17 ^{bc}	435	212 ± 1,66 ^c	315	245 ± 4,00 ^b	58	0,688 ± 0,006 ^c	318	129 ± 4,15 ^a	43	531 ± 38,3 ^a	51
4	32,7 ± 0,18 ^{bc}	350	210 ± 1,85 ^c	247	246 ± 3,89 ^b	61	0,687 ± 0,007 ^c	247	128 ± 4,69 ^a	35	524 ± 42,4 ^a	43
5	32,8 ± 0,20 ^c	297	211 ± 1,99 ^c	211	240 ± 4,40 ^{ab}	47	0,692 ± 0,008 ^c	213	125 ± 4,83 ^a	32	498 ± 43,1 ^a	40
6	32,8 ± 0,22 ^{bc}	236	211 ± 2,24 ^c	166	236 ± 4,70 ^{ab}	41	0,678 ± 0,009 ^{bc}	167	128 ± 5,48 ^a	23	516 ± 46,9 ^a	31
7 ó más	32,1 ± 0,15 ^b	603	203 ± 1,51 ^b	411	227 ± 3,89 ^a	85	0,656 ± 0,006 ^b	416	140 ± 3,90 ^a	51	615 ± 34,6 ^a	65
Sexo												
H	-	-	-	-	-	-	-	-	137 ± 2,27 ^b	225	517 ± 18,1 ^b	283
M	-	-	-	-	-	-	-	-	126 ± 2,96 ^a	105	584 ± 27,1 ^a	125

Valores con las mismas letras dentro de una misma columna no difieren estadísticamente. PN: Peso al Nacimiento, PD: Peso al Destete, PA: Peso al Año, GDP: Ganancia Diaria de Peso entre nacimiento y destete, T120: tiempo a alcanzar los 120 kg de peso vivo, T60%: tiempo a alcanzar el 60% del peso adulto, e.e: error estándar, n: número de observaciones. El efecto de grupo contemporáneo (GC) no se incluyó en el análisis por la dificultad para mostrar las diferentes medias para los diferentes niveles de GC de cada característica en una misma tabla

su vez a mejores parámetros reproductivos y a una mayor longevidad de los animales (Ramírez et al., 2009).

▪ **Número de parto**

El efecto del NP fue significativo para todas las características excepto para T60% (Tabla 4), siendo las crías de vacas de primer parto las de menores pesos ajustados para PN ($31,5 \pm 0,13$ kg), PD ($197 \pm 1,39$ kg) y GDP ($0,632 \pm 0,005$ kg día). Vacas de primer parto generalmente no han alcanzado la madurez sexual, por lo que la maquinaria fisiológica y hormonal está orientada a cumplir con los requerimientos para su propio crecimiento, y no para la manutención de la preñez y/o crecimiento de una cría (Martins et al., 2000). Así, crías de vacas primerizas son generalmente más livianas al nacimiento, debido a su menor capacidad para producción de leche y mayor dificultad de adaptación al manejo que una vaca múltipara, lo que lleva a la expresión más tardía de su habilidad materna (Martínez et al., 2012); Para PA, el efecto de NP también fue significativo, pero en este caso, progenies de madres con partos iguales o superiores a 7 y de primer parto representaron el menor promedio de peso ($227 \pm 3,89$ y $227 \pm 2,93$ kg respectivamente). La existencia de efecto del NP sobre PA puede ser explicado porque en la cría se presenta un efecto materno residual tiempo después del destete. Resultados similares fueron reportados por Gallego et al, (2006), quienes determinaron un efecto materno residual en animales de la raza BON a los 480 días de edad. Los resultados del presente estudio difieren de los encontrados por otros autores (Ernandes et al., 2003; Mascioli et al., 1996; Souza et al., 2002) en razas cebuínas, donde no hay efecto materno residual para PA, pero coinciden en pesos menores de crías hijas de madres con primer parto.

El NP no fue significativo para el T60%, probablemente porque el efecto materno residual ya no está presente a esa edad. Los resultados de este estudio fueron similares a los encontrados en la raza BON por Martínez et al., (2012) a los 480 días de edad, y en Nelore para peso a los 550 días por Ernandes et al., (2003) y Rocha Sarmiento et al., (2003). Estos últimos autores observaron que la edad de la vaca al parto no fue una fuente de variación significativa, pues a esta edad el animal es totalmente independiente en su alimentación y ya ha desarrollado su potencial genético para el crecimiento y la capacidad de ingerir y digerir los alimentos disponibles y convertirlos en tejidos.

- **Época de pesaje**

La época de pesaje no fue significativa para ninguna característica. Las condiciones edafoclimáticas eran diferentes en cada hato, sin embargo, los manejos en los hatos eran de pastoreo rotacional desde semi-extensivos hasta intensivos, lo que pudo implicar en la disponibilidad de forraje durante todo el año y pueden explicar en parte la falta de significancia de la época de pesaje. Los resultados de este estudio concuerdan con los encontrados en ganado BON por Cañas et al., (2008), quienes no encontraron diferencia en el peso al destete entre épocas secas y lluviosas. Sin embargo, nuestros resultados difieren de los reportados por Gallego et al., (2006) y Martínez et al., (2012) en bovinos BON, donde pesos estadísticamente diferentes de acuerdo a la época de nacimiento fueron observados. En estos últimos estudios, PN inferiores fueron observados en época de verano con respecto a las demás épocas, y PD mayores fueron encontrados en animales nacidos en la época de verano en contraste con aquellos nacidos en épocas lluviosas, debido posiblemente a mejores condiciones ambientales para las madres lactantes. Para pesos posteriores, Martínez et al., (2012) reportaron en ganado BON, que la época no es un factor que influencia los parámetros de peso a edades postdestete (480 días). Los resultados del presente estudio, son similares a los encontrados por Montes et al., (2009) para peso al nacimiento en la raza Brahman, donde se reportó que los pesos de los terneros nacidos según las épocas de nacimiento eran similares, debido al manejo nutricional al que eran sometidas las vacas.

- **Edad al destete y año**

En las Figuras 1 y 2 se puede evidenciar el efecto de las variables edad al destete (que osciló entre 180 y 329 días) y edad al año (entre 331 y 395 días) sobre el peso al destete y año, ajustados por los demás factores incluidos en el modelo. Al realizar el análisis de regresión lineal de estas covariables, se encontraron unos coeficientes de regresión (β_1) de 0.308 ± 0.014 kg y 0.2141 ± 0.08 kg respectivamente. Ambos valores fueron positivos y significativos ($P < 0.05$), es decir, la edad de pesaje es una variable que influye linealmente y con magnitud alta en el PD y en el PA de los animales. Este coeficiente (β_1) se puede relacionar con la GDP, y significa que en media los animales aumentan 308 gramos en PD y 214 gramos en PA por cada día adicional que se demore en tomar la medida para cada una de estas características. Estos resultados son similares a los encontrados por Rocha Sarmiento et al., (2003) en ganado Nelore de 0.231 ± 0.114 y 0.283 ± 0.110 kg para GDP

entre los de 205 a 365 días de edad y GDP entre los 365 a 550 días de edad, respectivamente, donde se evidencia también un comportamiento lineal de la edad como covariable.

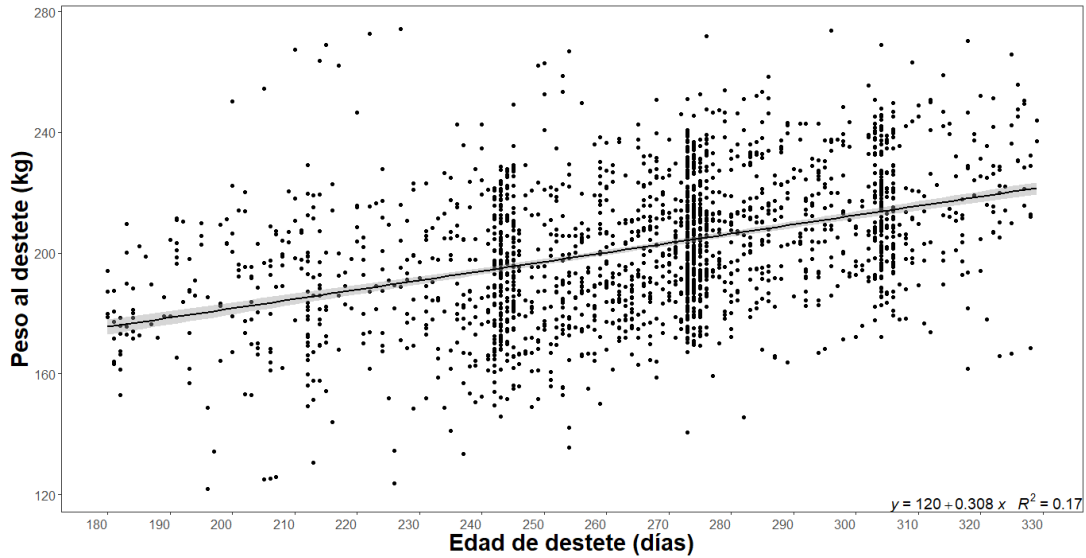


Figura 1. Gráfico de dispersión de peso al destete de acuerdo con la edad en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.

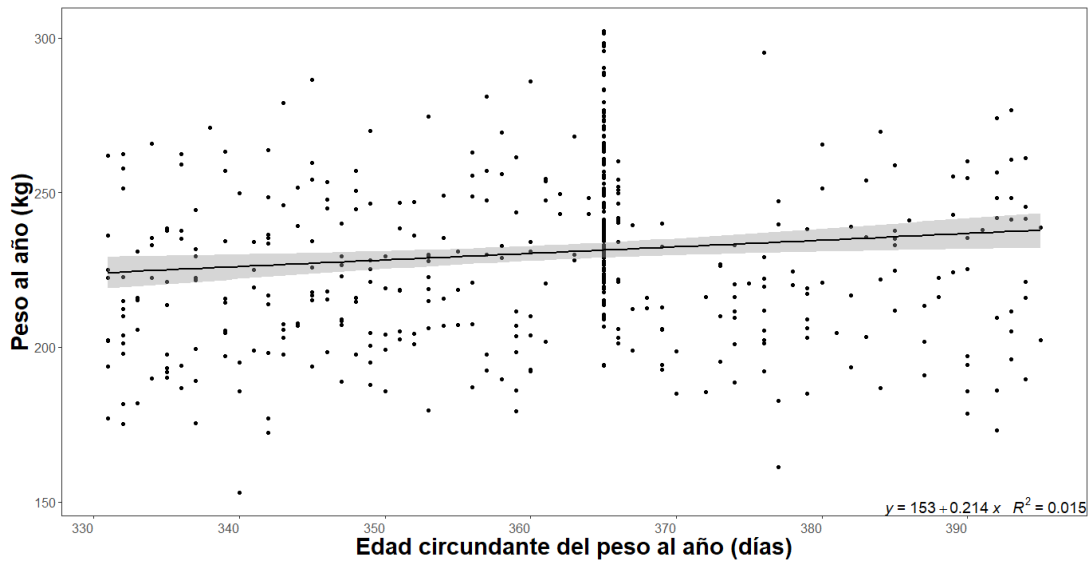


Figura 2. Gráfico de dispersión de peso al año de acuerdo con la edad en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.

2.5 Conclusiones

Las características de crecimiento aquí estudiadas mostraron que la raza BON posee potencial productivo para carne, por lo que es una gran alternativa para producir proteína de origen animal en condiciones de trópico colombiano.

Dentro de la raza existe variabilidad fenotípica para las diferentes características de acuerdo los factores ambientales estudiados.

2.6 Bibliografía.

- Amaral, R. dos S., Carneiro, P. L. S., Martins Filho, R., Ambrosini, D. P., & Malhado, C. H. M. (2014). Tendências, parâmetros fenotípicos e genéticos de características de crescimento em bovinos Nelore mocho do Nordeste brasileiro. *Revista Brasileira de Saúde e Produção Animal*, 15(2), 261–271. <https://doi.org/10.1590/S1519-99402014000200003>
- Anzola, H. J. (2005). Conservación y utilización de las razas bovinas criollas y colombianas para el desarrollo rural sostenible. *Archivos de Zootecnia*, 54(206–207), 141–144. Recuperado de <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=495/49520704>
- Arboleda, O. (1979). Correlaciones entre pesos vivos y medidas corporales del ganado Blanco Orejinegro a diferentes edades. *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, 32(2), 27–42.
- Bedoya, G., Carvajal, L. G., Moreno, F. L., Davies, S., Derr, J., Ossa, J., & Ruiz, A. (2001). Estructura molecular y poblacional del ganado criollo Colombiano (GCC). *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 14(2), 109–120.
- Cañas, J. J., Ramírez, J., Arboleda, O., Ochoa, J., Vergara, O., & Cerón, M. (2008). Estimación de parámetros genéticos para peso al destete en ganado blanco orejinegro (BON) en el noroccidente colombiano. *Revista MVZ Córdoba*, 13(1), 1138–1145. <https://doi.org/10.21897/RMVZ.405>
- Conceição, F. M., Ferraz Filho, P. B., Silva, L. O. C. da, Bragança, V. L. C., & Souza, J. C.

- (2005). Fatoes ambientais que influenciam o peso à desmama, ano e sobreano em bovinos da raça Nelore Mocha, no Sudoeste de Mato Grosso do Sul - Brasil. *Archives of Veterinary Science*, 10(2), 157–165.
- Corporación Autónoma Regional de las cuencas de los ríos Negro y Nare (CORNARE); Universidad de Medellín. (2006). *Actualización del plan de ordenamiento y manejo integral de la cuenca cuervos , en el municipio de San Rafael Antioquia*. Recuperado de <https://www.cornare.gov.co/POMCAS/Documentos/Cuervos.pdf> con acceso (27/12/2018)
- Correa, E. D., Martínez, R., & Echeverri, J. (2011). Caracterización Productiva De Una Población De Bovinos Blanco Orejinegro (Bon) En Siete Hatos Colombianos. *Actas iberoamericanas de conservacion animal*, 1(2011), 434–436.
- Delgado Huertas, H., Rangel, J. A., & Silva Parra, A. (2018). Caracterización De La Fertilidad Química De Los Suelos En Sistemas Productivos De La Altillanura Plana, Meta, Colombia. *Luna Azul*, (46), 54–69. <https://doi.org/10.17151/luaz.2018.46.5>
- Dominguez Viveros, J., Urbina-Valenzuela, A. R., Palacios-Espinoza, A., Callejas-Juárez, N., Ortega-Gutiérrez, J. Á., Espinoza-Villavicencio, J. L., ... Rodríguez-Castro, M. (2017). Caracterización del crecimiento de bovinos cebú en pruebas de comportamiento en pastoreo. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 4(11), 341–348. <https://doi.org/10.19136/era.a4n11.1149>
- Donoghue, K. A., Bird-Gardiner, T., Arthur, P. F., Herd, R. M., & Hegarty, R. F. (2016). Genetic and phenotypic variance and covariance components for methane emission and postweaning traits in Angus cattle. *American Society Of Animal Science*, 94(4), 1438–1445. <https://doi.org/10.2527/jas.2015-0065>
- Ernandes, J., Sousa, R. De, Filho, R. M., Maria, S., & Oliveira, P. De. (2003). Influência dos fatores de ambiente no desempenho ponderal de bovinos da raça Nelore no Estado do Ceará Influence of environment factors on ponderal performance of Nelore cattle in state of Ceará , Brazil. *Revista Ciencia Agronomica*, 34(2), 133–138. <https://doi.org/10.1021/ja056469h>
- Evangelista, A. F., & de Sousa Júnior, S. C. (2017). Avaliação de características de

- crescimento de bovinos nelore no norte do Brasil (Vol. 01). Universidade Federal do Piauí – (UFPI).
- FAO Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. (2018). Sistema de Información sobre la Diversidad de los Animales Domésticos (DAD-IS): Blanco Orejinegro / Colombia (Cattle). Recuperado 14 de febrero de 2019, de Blanco Orejinegro / Colombia (Cattle) website: <http://www.fao.org/dad-is/es/>
- Gallego, J. L., Martínez, R. A., & Moreno, F. L. (2006). Índice de consanguinidad y caracterización fenotípica y genética de la raza bovina criolla Blanco Orejinegro. *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 7(1), 16–24.
- Garnero, A. del V, Gunski, R. J. B., Schwengber, E. B., & R, L. (2001). Comparación entre criterios de selección para características de crecimiento correlacionados con edad al primer parto en la raza Nelore. *Livestock Research for Rural Development*, 13(2). Recuperado de <http://www.lrrd.org/lrrd13/2/garn132.htm>
- Grajales, H., Hernández, A., & Prieto, E. (2019). Edad y peso a la pubertad y su relación con la eficiencia reproductiva de grupos raciales bovinos en el trópico colombiano. Recuperado 11 de julio de 2019, de *Livestock Research for Rural Development* website: <http://www.lrrd.org/lrrd18/10/graj18139.htm>
- Henrique, C., Malhado, M., Filho, R. M., Nonato, R., Lôbo, B., Facó, O., ... Maria, S. (2005). Tendências Genéticas para Características Relacionadas à Velocidade de Crescimento em Bovinos Nelore na Região Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 34(1), 60–65.
- Hernández-Hernández, N., Martínez-González, J., Parra-racamonte, G., Ibarra-Hinojosa, M., Briones-Encinia, F., Saldaña-Campos, P., & Ortega-Rivas, E. (2015). Non-genetic effects on growth characteristics of Brahman cattle. *Revista MVZ Córdoba*, 20(1), 4427–4435. <https://doi.org/10.21897/rmvz.72>
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC) (2007). *Estudio general de suelos y zonificación de tierras Departamento de Antioquia*. Ed. Imprenta Nacional de Colombia Bogotá. p. 615-617

- Jahuey-Martínez, F.J., Parra-Bracamonte, G.M., Sifuentes-Rincón, A.M., Martínez-González, J.C., Gondro, C., García-Pérez, C.A., López-Bustamante, L.A., (2016). Genomewide association analysis of growth traits in charolais beef cattle. *J. Anim. Sci.* 94, 4570–4582. <https://doi.org/10.2527/jas.2016-0359>
- Lenth, R. V. (2016). Least-Squares Means: The R Package lsmeans. *Journal of Statistical Software*, 69(1), 1–33. <https://doi.org/10.18637/jss.v069.i01>
- López, A., Saldarriaga, O. A., Arango, A. E., Fabio, N., Olivera, M., Bedoya, G., & Ossa, J. E. (2001). Ganado Blanco Orejinegro (BON): Una alternativa para la producción en Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 14(2), 121–128. Recuperado de <http://rccp.udea.edu.co/index.php/ojs/article/view/40>
- Manuel, M., Cavani, L., Millen, D. D., Andrighetto, C., Lupatini, G. C., & Fonseca, R. da. (2019). Estimation of genetic parameters for weight traits and Kleiber Index in a Brahman cattle population. *Scientia Agricola*, 76(6), 459–462. <https://doi.org/10.1590/1678-992x-2018-0062>
- Marcondes, C. R., Bergmann, J. A. G., Eler, J. P., Ferraz, J. B. S., Pereira, J. C. C., & Penna, V. M. (2000). Análise de alguns critérios de seleção para características de crescimento na raça Nelore. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 52(1), 83–89. <https://doi.org/10.1590/S0102-09352000000100018>
- Marestone, B. S., De Souza Dantas Muniz, C. A., De Azambuja Ribeiro, E. L., & Simonelli, S. M. (2019). Environmental effects on pre-weaning traits in Santa Gertrudis cattle. *Semina: Ciências Agrárias*, 40(3), 1297–1306. <https://doi.org/10.5433/1679-0359.2019v40n3p1297>
- Martínez Correal, G. (2010). *Plan Nacional de acción para la conservación, mejoramiento y utilización sostenible de los recursos genéticos animales de Colombia: informe final/Recurso electrónico*. (Primera Ed; FAO, Ed.). Bogotá D.C, Colombia.: Procesos Digitales Ltda.
- Martínez, G., Torres, J., Guio, P., & Ballesteros, H. (2015). Utilización de toros criollos y su

- efecto en rasgos de reproducción y crecimiento, en un sistema de cría en la Orinoquía colombiana. *Actas Iberoamericanas de Conservación Animal*, 5(2015), 44–50. Recuperado de https://www.google.com.co/webhp?sourceid=chrome-instant&rlz=1C1AVNG_enCO629CO629&ion=1&espv=2&es_th=1&ie=UTF-8#
- Martínez, R, Llinás, A. P., & M.-Rocha, J. F. (2013). Genetic variability in Blanco Orejinegro breed cattle populations in Colombia. *Genetics and Molecular Research*, 12(2), 1083–1094. <https://doi.org/10.4238/2013.April.10.4>
- Martínez, Rodrigo;, Vásquez, R., & Gallego, J. L. (2012). Eficiencia productiva de la raza BON en el trópico colombiano. En *Corpoica* (Primera ed, Vol. 1). Bogotá D.C (Cundinamarca): © Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Corpoica, C.I. Tibaitatá.
- Martins, G. A., Martins Filho, R., Lima, F. de A. M., & Lôbo, R. N. B. (2000). Influência de fatores genéticos e de meio sobre o crescimento de bovinos da raça Nelore no Estado do Maranhão. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 29(1), 103–107. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982000000100014>
- Mascioli, A. dos S., Alencar, M. M. de, Barbosa, P. F., Oliviera, M. C. de S., & Novaes, A. P. de. (1996). Influência de fatores de meio sobre pesos de animais da raça canchim. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 25(5), 853–865.
- Montes-V, D., Vergara-G, O., Prieto-M, E., & Barragán-H, W. (2009). Estimación de la repetibilidad y factores que afectan el peso al nacer y al destete en ganado bovino cebú brahman. *Revista Colombiana de Ciencia Animal - RECIA*, 1(1), 19. <https://doi.org/10.24188/recia.v1.n1.2009.405>
- Montes, D., Vergara, O., Prieto, E., & Rodríguez, A. (2008). Estimación de los parámetros genéticos para el peso al nacer y al destete en ganado bovino de la raza brahman. *Revista MVZ Córdoba*, 13(1), 1184–1191. <https://doi.org/10.21897/rmvz.409>
- Moreira, H. L., Canova, E. B., Munari, D. P., Bezerra, L. A. F., Lôbo, R. B., & Paz, C. C. P. (2015). Parâmetros genéticos para período de gestação e características de crescimento pré e pós desmame em bovinos Nelore. *Boletim de Indústria Animal*, 72(2), 130–135. <https://doi.org/10.17523/bia.v72n2p130>

- Ossa, G., Abuabara, Y., Pérez García, J. E., & Martínez, G. (2011). El ganado criollo colombiano Costeño con Cuernos (CCC). *Animal Genetic Resources*, 48, 101–107. <https://doi.org/10.1017/S2078633611000014>
- Ossa, Gustavo, & Suárez, M. (2004). Efectos del medio y la herencia sobre el peso al destete de terneros de la raza romosinuano. *MVZ-Córdoba*, 10(2), 673–683. Recuperado de <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=693/69310209>
- R Core Team. (2019). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Recuperado de <https://www.r-project.org>
- Ramírez-Toro E J, Ocampo-Gallego R J, Burgos-Paz W O, Elzo M A, M.-S. R. A. y C.-M. M. F. (2019). Estimación poligénica y genómico-poligénica para características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro (BON). *Livestock Research for Rural Development*, 31(3). Recuperado de <http://www.lrrd.org/lrrd31/3/ceron31030.html>
- Ramírez, E., Cerón-Muñoz, M., Herrera, A. C., Vergara, O. D., Arboleda, E. M., & Restrepo, L. F. (2009). Crecimiento de hembras cruzadas en el trópico colombiano. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 22, 642–647. Recuperado de <http://rccp.udea.edu.co>
- Rocha, J. L., Pimenta Filho, E. C., Ribeiro, M. N., & Martins Filho, R. (2003). Efeitos Ambientais e Genéticos sobre o Ganho em Peso Diário de Bovinos Nelore no Estado da Paraíba. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 32(2), 325–330. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982003000200010>
- Souza, J. C., Malhado, C. H. M., Silva, L. O. C. da, & Ferraz Filho, P. B. (2002). Efeito do ambiente sobre o peso de bovinos da raça Guzerá no estado de São Paulo. *Archives of Veterinary Science*, 7(1), 57–63.
- Zhang, W., Li, J., Guo, Y., Zhang, L., Xu, L., Gao, X., ... Chen, Y. (2016). Multi-strategy genome-wide association studies identify the DCAF16-NCAPG region as a susceptibility locus for average daily gain in cattle. *Scientific Reports*, 6(November), 1–11. <https://doi.org/10.1038/srep38073>

3. Capítulo 3: Análisis genético de características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia

3.1 Resumen

El ganado Blanco Orejinegro (BON) es una raza criolla colombiana que se encuentra en riesgo de extinción y que aún no está bien caracterizada genéticamente para los rasgos de crecimiento. El objetivo de este estudio fue estimar los parámetros genéticos para peso al nacimiento (PN), peso al destete (PD), peso al año (PA), ganancia diaria de peso entre el nacimiento y destete (GDP), tiempo para alcanzar 120kg de peso vivo (T120) y tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto (T60%). Se utilizó información genealógica y fenotípica de las características PN, PD, PA, GDP, T120 y T60% de animales BON provenientes de 14 hatos colombianos. Estas características fueron analizadas con el método AIREML en modelo animal uni y bivariado que incluyó el efecto materno para PN, PD, GDP y T120, utilizando el software WOMBAT. Se obtuvieron estimativas de heredabilidad directa y materna de bajos a medios, siendo de 0,22, 0,20, 0,15, 0,17, 0,26 y 0,44 las estimativas directas para PN, PD, PA, GDP y T60%, respectivamente, y de 0,14, 0,15, 0,25 y 0,16 las estimativas maternas para PN, PD, GDP y T120, respectivamente. Estos resultados muestran que una proporción sustancial de la variación de las características está asociada con el efecto genético aditivo directo y al efecto genético materno (excepto para PA y T60%) y que estas características pueden responder adecuadamente a procesos de selección. Fueron observadas correlaciones genéticas directas altas y positivas entre PN, PD, PA y GDP (entre 0,84 a 0,99); altas y negativas (entre -0,66 a -1) entre T120 con PN, PD, PA y GDP; moderadas a bajas y negativas entre T60% con PN, PD, PA, GDP (entre -0,02 a -0,51) y alta y positiva entre T60% y T120 (0,60). Las correlaciones medias entre los efectos genéticos aditivos directos y maternos para las características variaron entre 0,10 a -0,39, indicando que se puede realizar selección teniendo en cuenta animales que posean los mejores valores genéticos para

ambos efectos en PN, PD, GDP y T120. Las tendencias genéticas de todas las características mostraron un progreso genético positivo para los hatos a través de los años excepto para T60%. Se esperan ganancias genéticas a través de la selección con base en los valores genéticos obtenidos, para características de crecimiento en ganado BON, especialmente para PA y T60% cuando se utiliza como criterio de selección PD.

3.2 Introducción

La raza bovina criolla colombiana Blanco Orejinegro (BON), pertenece a la especie *Bos taurus* (Rincón & Quintero 2015) y lleva un proceso de selección natural cercano a 500 años en las condiciones del trópico colombiano (López et al. 2001). Esta raza se caracteriza fenotípicamente por su pelaje de color blanco, orejas, piel y morro negros (López et al. 2001). Su importancia económica radica en su rusticidad, capacidad de aprovechar eficientemente forrajes de baja calidad y estar en terrenos escarpados, habilidad para reproducirse, sobrevivir, ser longevos y por ser un animal triple propósito (leche, carne y trabajo) (Bedoya et al. 2001; López et al. 2001). El BON tiene su hábitat natural en las montañas de la cordillera central y occidental de Colombia en alturas entre los 800 y 1.800 msnm, donde la topografía es quebrada y altamente erosionable, y las pasturas y suelos son de deficiente calidad. A pesar de esto, posee gran capacidad para sobrevivir en alturas que van desde los 0 hasta los 2.500 msnm, con temperaturas promedio que oscilan entre los 18 y 24°C y precipitaciones superiores a los 1.800 mm al año (López et al. 2001).

En los años 40 en el país habían alrededor de dos millones de cabezas de ganado BON (Gallego et al., 2006), sin embargo, de acuerdo con los últimos dos censos el inventario de bovinos BON en el país fue de 2.866 en 1999, y 2.003 animales en 2018 (FAO, 2018). Estas cifras muestran la reducción progresiva del hato BON, causado por la introducción de razas foráneas especializadas mejoradas, el reemplazo de animales de trabajo por herramientas y maquinaria, y por el mercadeo desfavorable de las razas criollas (Martínez, 2009). Estos eventos han llevado a la raza a encontrarse en riesgo de extinción. Además de lo anterior, la información disponible sobre las bases genéticas que controlan los aspectos relacionados con parámetros de crecimiento del BON es escasa o nula (Cañas et al., 2008). Los últimos estudios sobre los parámetros genéticos en características de

crecimiento en BON han sido llevados a cabo por Gallego et al., (2006), Cañas et al., (2008) y Ramírez-Toro et al., (2019), con información proveniente un solo hato en cada caso. Esto es alarmante, debido a que este es un recurso zoogenético único adaptado al trópico colombiano, que puede ayudar a suplir las necesidades presentes y futuras de los programas de cría de la ganadería colombiana, sobre el cual hay escasas de información sobre sus parámetros genéticos.

El estudio genético de las características de crecimiento en ganado como el BON, es de gran valor económico, ya que por medio de programas de mejoramiento animal basados en selección de animales con mérito genético superior, se aumenta la probabilidad de éxito (Moreira et al., 2015; Cañas et al., 2008). Por lo tanto, identificar animales genéticamente superiores en este tipo de ganado es importante para lograr una mayor eficiencia productiva (Martínez Rocha et al., 2018).

Generalmente en razas de bovinos de carne, son consideradas como criterio de selección las características de crecimiento (expresadas como peso a diferentes edades, ganancias diarias de peso o la velocidad con que el animal alcanza un peso determinado, Chud et al., 2014). Estas características pueden ser estimadas fácilmente, pues en la mayoría de los casos son encontradas directamente en los datos de campo, una vez son medidas varias veces en la vida del animal como parte del manejo rutinario de cada sistema productivo. Además de esto, debido a que presentan estimativas de heredabilidad de magnitud moderada a alta, tienen una buena respuesta a la selección directa (Moreira et al., 2015; Chud et al., 2014).

Por lo anterior, el objetivo de este trabajo fue realizar una evaluación genética de las características de crecimiento peso al nacimiento, peso al destete, ganancia diaria de peso (entre nacimiento y destete), peso al año, tiempo para alcanzar 120 kg de peso vivo y tiempo para alcanzar el 60% del peso adulto en ganado BON de Colombia, para determinar parámetros y valores genéticos para estas características en la población de BON colombiano, y proporcionar herramientas de selección en pro de mejor desempeño y uso más intensivo de la raza.

3.3 Materiales y métodos

Este trabajo cuenta con aprobación del comité de ética para el cuidado y uso de los animales de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín mediante CICUA-005 de 2016.

3.3.1 Población de estudio

La información fenotípica y de genealogía de ganado BON fue recolectada en el año 2018 y provenía de 14 hatos colombianos. Luego de la depuración de la información fenotípica, de acuerdo con la cantidad y calidad (consistencia) de datos, solo 8 hatos cumplieron los criterios de inclusión y están localizados en los departamentos de Antioquia, Caldas, Meta y Risaralda, pertenecientes a las regiones del eje cafetero, suroeste y oriente antioqueño y llanos orientales de Colombia. Los hatos ubicados en el eje cafetero (La Virginia – Risaralda, Norcasia - Caldas) y suroeste antioqueño (Venecia) poseen una temperatura media de 25°C, humedad relativa del 62% y 1500 mm de precipitación anual promedio (IGAC, 2007), su topografía es ondulada y son sistemas de producción semi-extensivos con pasturas donde predominan especies como brachiaria (*Brachiaria humidicola* y *Brachiaria decumbens*), estrella africana (*Cynodon plectostachyus*) y guinea (*Megathyrus maximus*). En el oriente antioqueño la temperatura varía entre 14 (Santa Elena - Medellín) y 25°C (San Rafael), con una humedad relativa entre el 73 y 83% y 2500 mm de precipitación anual media, con topografías quebradas y grandes pendientes (Cornare & Universidad de Medellín, 2006); en esta región las pasturas que predominan son: kikuyo (*Cenchrus clandestinus*), falsa poa (*Holcus lanatus*), brachiaria (*Brachiaria humidicola*, *Brachiaria arrecta* y *Brachiaria decumbens*) y estrella africana (*Cynodon plectostachyus*). En los Llanos orientales (Restrepo – Meta), la temperatura media es de 24°C con una humedad relativa del 82% y 5000 mm de precipitación promedio anual, con topografía plana (Delgado Huertas et al. 2018), las pasturas predominantes son brachiaria (*Brachiaria dictyoneura*) y gramas nativas (*Paspalum fasciculatum*, *Paspalum notatum*, *Paspalum conjugatum*). En todos los sistemas de producción los animales se encontraban en pastoreo rotacional con suplementación mineral y predominaba el uso de la monta natural como método de apareamiento

3.3.2 Bases de datos

Se obtuvo información a partir de los registros productivos de animales BON nacidos desde el año 2000 hasta el 2018. Se consideraron las características de crecimiento: peso al nacimiento (PN), peso al destete (PD), peso al año (PA), ganancia diaria de peso entre el nacimiento y destete (GDP), tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo (T120) y tiempo para alcanzar el 60% del peso adulto (T60%). Esta información fue analizada usando el programa R Project (R Core Team, 2019), donde fueron eliminados datos fuera del rango biológicamente normal o con valores extremos, es decir, registros con datos por encima o por debajo de tres desviaciones estándar en relación con la media de cada característica dejando pesos para PN entre 20 y 45 kg, PD entre 120 y 300 kg, PA entre 140 y 320 kg, GDP entre 0,25 y 1,3 kg/día y para T120 entre 100 y 300 días, y un peso adulto entre 300 y 600 kg, animales que tuvieran información completa relacionada con la identificación del sistema de producción, identificación del animal, identificación de la madre, número de parto, fecha y peso de nacimiento, sexo, peso y fecha al destete y peso y fecha al año, para las características PN, PD y PA. La característica de GDP se calculó con base en la información disponible de PN y PD.

Las características de T120 y T60% se calcularon a partir de los parámetros de la curva de crecimiento obtenidos por medio del modelo de Brody: $Y_{ij} = \beta_0 + (1 - \beta_1 e^{-\beta_2 t})$ citado por Dominguez Viveros et al. (2017), haciendo uso de los pesos consecutivos en la vida de cada uno de los animales, teniendo en cuenta el peso al nacimiento como punto de partida, mínimo 4 pesajes y al menos 800 días de edad por cada animal. En el modelo de Brody, Y_{ij} : Corresponde al j -ésimo peso del i -ésimo animal en el tiempo " t ", β_0 : corresponde al valor asintótico cuando " t " tiende a infinito y es interpretado comúnmente como peso adulto, β_1 : corresponde a un parámetro de ajuste cuando $Y_{ij} \neq 0$ y cuando $t \neq 0$, β_2 : es la tasa de crecimiento, expresando la ganancia de peso como proporción del peso total; t : es la edad en días.

La característica T120 se obtuvo despejando el tiempo de la ecuación de Brody (Dominguez Viveros et al., 2017), así:

$$T(120) = \frac{\log \left(1 - \left(\frac{120}{\beta_0} \right) \right)}{\beta_2} + \frac{\left(\log \left(\frac{1}{\beta_1} \right) \right)}{-\beta_2}$$

La ecuación para hallar el tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto se obtuvo como en Ramírez et al., (2009), quienes hallaron la edad en el que los animales alcanzaban el 75 y 95% de peso adulto, así:

$$T_{60\%} = \frac{\log (\beta_0 - (\beta_0 * 0,6)) - \log (\beta_0 * \beta_1)}{-\beta_2}$$

Las bases de datos analizadas después de la depuración incluyeron 3218 registros para PN, 2265 registros para PD, 496 registros para PA, 2287 registros para GDP, 325 registros para T120 y 408 registros para T60%.

3.3.3 Análisis estadístico

En la tabla 5 se muestra la estructura del conjunto de datos utilizado para los análisis genéticos de cada característica de crecimiento en ganado BON.

Tabla 5. Estructura de datos para las características de crecimiento PN, PD, PA, GDP, T120 y T60% en bovinos de la raza Blanco Orejinegro de Colombia

Ítem	PN	PD	PA	GDP	T120	T60%
Número total de registros genealógicos en la población	7799	7799	7799	7799	7799	7799
Número total de registros fenotípicos utilizados	3211	2254	496	2280	329	408
Número de animales en la matriz de parentesco reducida.	4329	3398	1237	3430	1058	1162
Número de toros conocidos	285	267	131	259	169	127
Número de vacas conocidas	1390	1235	464	1248	580	456
Número de grupos contemporáneos	161	141	68	140	42	49

PN: Peso al nacimiento, PD: Peso al destete, PA: Peso al año, GDP: Ganancia diaria de peso entre el nacimiento y destete, T120: Tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo y T60%: tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto.

Efectos fijos y aleatorios se definieron en análisis de varianza previos como fuentes de variación importantes para ser incluidos en el modelo animal para cada una de las características. Fue considerado el modelo animal univariado para estimar parámetros genéticos. Análisis bivariados fueron realizados para estimar las correlaciones genéticas y fenotípicas entre las características PN, PD, PA, GDP, T120 y T60%. Parámetros genéticos fueron estimados a través de la metodología frecuentista AIREML (Average Information Restricted Maximum Likelihood), usando el software Wombat (Karin Meyer, 2007), y usando como criterio de convergencia de 10^{-9} . Para las características PN, PD, GDP y T120, se incluyeron los efectos genéticos aditivos maternos. Para las características PA y T60% no se incluyó el efecto materno, pues se consideró que a estas edades no existía un efecto residual materno y porque la selección en Colombia para el componente materno en variables postdestete no es implementado en razas especializadas en ganado de Carne (Martínez et al., 2016).

Dificultades en alcanzar el criterio de convergencia para las estimativas de heredabilidad directa (h_d^2) y materna (h_m^2) obtenidas por medio análisis univariado para la característica T120 fueron observadas, debido a la poca cantidad de datos disponibles. Valores medios obtenidos a través de análisis bivariado fueron considerados en este caso.

El modelo animal univariado puede ser representado matricialmente de la siguiente forma:

$$y = X\beta + Za + Wm + e$$

Donde y es un vector de las observaciones para cada característica, β es un vector de todos los efectos fijos (GC, NP, edad al pesaje - covariable lineal para PD y PA, época al pesaje y sexo (T120 y T60)), a es un vector de efectos aleatorios genéticos aditivos directos, m es un vector de efectos aleatorios genéticos aditivos maternos (para las características PN, PD, GDP y T120), e es el vector de residuales aleatorios y X , Z y W son las matrices de incidencia asociadas con sus respectivos efectos para y .

Los supuestos para el modelo general fueron los siguientes: $[a'm'e'] \sim N[0, Var]$; $Var(a) = A\sigma_a^2$; $Var(m) = A\sigma_m^2$; $Var(e) = I\sigma_e^2$; $Cov(a, m) = A\sigma_{am}^2$, En la cual la σ_a^2 es la varianza genética aditiva, σ_m^2 es la varianza genética aditiva materna, σ_e^2 es la varianza residual y

σ_{am}^2 es la covarianza entre los efectos genéticos aditivos directos y aditivos maternos. A es el numerador de la matriz de parentesco aditiva e I es una matriz identidad.

El modelo animal bivariado utilizado fue el usado por Koetz Junior et al., (2019), descrito por la ecuación:

$$\begin{bmatrix} y_1 \\ y_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X_1 & 0 \\ 0 & X_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_1 \\ b_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} Z_1 & 0 \\ 0 & Z_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} W_1 & 0 \\ 0 & W_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} m_1 \\ m_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} e_1 \\ e_2 \end{bmatrix}$$

Donde, y_i es el vector de observaciones fenotípicas para la i -ésima característica ($i=1$ y 2 , siendo 1 o 2 las características PN, PD, PA, GDP, T120 y T60%, respectivamente), b_i es el vector de efectos fijos para la i -ésima característica, a_i es el vector efectos genéticos aditivos directos para la i -ésima característica, m_i es el vector para los efectos genéticos aditivos maternos para la i -ésima características, e_i es e vector de los efectos residuales aleatorios para la i -ésima característica y X_i, Z_i y W_i son las matrices de incidencia relacionando las observaciones de la i -ésima característica con los efectos fijos, genéticos directos y genéticos maternos, respectivamente. Este modelo asumió que:

$$var = \begin{bmatrix} u_1 \\ u_2 \\ m_1 \\ m_2 \\ e_1 \\ e_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} g_{11}A & g_{12}A & g_{13}A & g_{14}A & 0 & 0 \\ g_{21}A & g_{22}A & g_{23}A & g_{24}A & 0 & 0 \\ g_{31}A & g_{32}A & g_{33}A & g_{34}A & 0 & 0 \\ g_{41}A & g_{42}A & g_{43}A & g_{44}A & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & r_{11} & r_{12} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & r_{21} & r_{22} \end{bmatrix}$$

Donde g_{ij} son los elementos de \mathbf{G} y g_{ij} es la covarianza genética aditiva entre las variables i y j , donde $i= 1,2$ se refiere a los efectos genéticos directos para las características $1,2$ e $i=3,4$ se refiere a los efectos genéticos maternos para las características $1,2$; y r_{ij} son los elementos de \mathbf{R} , la matriz de varianzas y covarianzas entre dos características para el efecto residual. Los efectos genéticos maternos tampoco fueron considerados para la característica PA y T60% en este tipo de análisis.

Se calculó además el progreso genético y la respuesta correlacionada esperada para las características estudiadas, considerándose una misma intensidad de selección (igual a 1). Las fórmulas utilizadas fueron las siguientes:

$$\Delta G = h_1^2 i \sigma_1 \quad RC_2 = r_a h_1 h_2 i_1 \sigma_2 \quad ER = (RC_2 \div \Delta G) \times 100$$

dónde:

ΔG : es el progreso genético por selección directa para cada una de las características (PN, PD, PA, GDP, T120 y T60%), h_i^2 : es la heredabilidad para la i -ésima característica, i : es la intensidad de selección para la característica en unidades de desviación estándar, σ_i : es la desviación estándar fenotípica para la i -ésima característica. RC_2 : es la respuesta correlacionada para la i -ésima característica cuando se selecciona para la j -ésima característica, r_a : es la correlación genética entre las características, h_i : es la raíz cuadrada de la heredabilidad para la i -ésima característica, i_i : ER : es la eficiencia relativa de la selección.

Las tendencias genéticas para los efectos genético aditivo directo y materno, para las estimaciones de PN, PD, PA, GDP, T120 y T60%, fueron calculadas mediante regresión lineal del promedio de los valores genéticos sobre el año de nacimiento de los bovinos, utilizando el procedimiento `lm` del programa R (R Core Team, 2019). Los animales con registro en el pedigrí fueron nacidos desde el año 1981, por lo que las tendencias genéticas se reportan sólo para animales nacidos durante el periodo de 1981 a 2018.

3.4 Resultados y discusión

La estadística descriptiva para todas las características es presentada en la Tabla 6.

Tabla 6. Estadística descriptiva para las características PN, PD, PA, GDP, T120 y T60% en la población en estudio de Blanco Orejinegro de Colombia.

Característica	Animales (n)	Media población	SD	Min.	Máx.	CV%	Edad (días)
PN (kg)	3211	31,84	3,52	20	44	11,1	
PD (kg)	2254	202,06	34,23	120	300	16,9	265,6 ± 30,6
PA (kg)	496	230,54	37,26	143	320	16,2	360,99 ± 5,77
GDP (kg/día)	2280	0,645	0,136	0,251	1,212	21,2	
T120 (días)	329	136,38	27,49	101	267	20,1	
T60% (días)	408	541,07	262,47	151	1217	48,5	

PN: peso al nacimiento, PD: peso al destete, PA: peso al año, GDP: ganancia diaria de peso entre nacimiento y destete, T120: tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo y T60%: tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto. SD: Desviación estándar, Edad: Es la

edad promedio en que se destetan y se pesan al año los animales, las cuales se usaron como covariables con efecto lineal en el modelo. Min= mínimo, Máx.= máximo, CV= Coeficiente de variación.

La media para PN de los ejemplares BON de Colombia fue de $31,8 \pm 3,5$ kg con un coeficiente de variación (CV) del 11,1%. Estos resultados son similares a los pesos promedio reportados en la raza de 30 ± 4 kg (Correa et al., 2011), $27,5 \pm 3,7$ (Martínez et al., 2012; Gallego et al., 2006) y $28,3 \pm 3,6$ (Ramírez-Toro et al., 2019). La media para PD fue de $201,9 \pm 34,2$ kg con un CV del 16,9% a una edad promedio de $265,6 \pm 30,6$ días con CV de 11,5%. Estos resultados son superiores a los encontrados en ganado BON por otros autores que variaron entre $165 \pm 29,16$ kg y $196,3 \pm 31,4$ kg con edades desde 240 hasta los 271,8 días (Cañas et al., 2008; Correa et al., 2011; Martínez, 1992; Martínez et al., 2012; Martínez et al., 2015; Ramírez-Toro et al., 2019).

La media de GDP encontrada en la raza BON en Colombia fue de $0,645 \pm 0,14$ kg/día con un CV del 21,2 %. Este valor es similar a lo reportado por Martínez et al. (2012) de 0,584 kg/día en la raza BON. El PA encontrado en este estudio fue de $230,5 \pm 37,3$ kg con CV del 16,2% y una edad media (edad del pesaje más próximo al año) de $360,9 \pm 15,7$ días con un CV del 4,4%. Este peso es superior a la única información disponible en la raza BON del año 1979 reportada por Arboleda, (1979) que fue de $200,87 \pm 15,59$ kg, (CV 7,76%).

Para el T120 la media general fue de $136,4 \pm 27,4$ días con un CV del 20,13%. Este es el primer reporte para esta característica en la raza, una característica importante que puede ser usada como criterio de selección de la precocidad (tanto de crecimiento como sexual) de los animales y de la habilidad materna para producir leche, mostrando que a menores tiempos para alcanzar los 120 kg, mayor precocidad y habilidad materna y mayores pesos a edades futuras como el destete (Marestone et al., 2019).

En media los animales de la raza BON alcanzan el 60% del peso adulto a los $541,1 \pm 262,5$ días ($18 \pm 8,7$ meses) con un CV del 48,5%. Es importante mencionar que los animales de la raza alcanzan el 60% del peso vivo adulto (equivalente a madurez sexual) cerca a los

18 meses, lo que hace la raza altamente eficiente para reproducción. Este es el primer reporte para esta característica en ganado BON de Colombia.

3.4.1 Parámetros genéticos

Tras analizar la información de genealogía de 7.799 individuos, se encontró que el número total de animales endogámicos en la población BON fue de 3.705 y la media del coeficiente de endogamia como total de la población fue del 4,41%. La media del coeficiente de endogamia para los animales endogámicos fue de 9,29%, inferior a la encontrada por Cañas et al., (2008) en BON (24,5%) en un solo hato. Sin embargo, la media poblacional es moderada, hecho para ser resaltado si se tiene en cuenta el pequeño tamaño de la población BON que se tiene actualmente (Martínez et al., 2012). En razas como el Holstein en Brasil se ha encontrado una depresión endogámica cuando el coeficiente de endogamia es del 15% para las características de producción de leche, intervalo entre partos y edad al primer parto (Silva et al., 2019), por lo que es importante que la magnitud de este coeficiente se controle dentro de la población BON a través de estrategias como apareamientos dirigidos tengan en cuenta el grado de parentesco y endogamia de los individuos.

Los parámetros genéticos de heredabilidades directas (h_d^2) y maternas (h_m^2) y correlaciones entre los efectos genéticos directos y maternos (r_{am}), son mostrados en la Tabla 7.

Tabla 7. Estimativas de heredabilidad directa y materna y correlación entre los efectos genéticos directos y maternos con sus respectivos errores estándar para las características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.

ítem	PN	PD	PA	GDP	T120*	T60%
h_d^2	0,22 ± 0,059	0,20 ± 0,057	0,20 ± 0,153	0,17 ± 0,07	0,26	0,44 ± 0,03
h_m^2	0,14 ± 0,040	0,15 ± 0,039	NA	0,25 ± 0,06	0,16	NA
r_{am}	0,10 ± 0,256	-0,03 ± 0,313	NA	-0,39 ± 0,228	-0,15	NA

PN: Peso al nacimiento, PD: Peso al destete, PA: Peso al año, GDP: Ganancia diaria de peso entre el nacimiento y destete, T120: Tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo y T60%: tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto, NA: No aplica, * Las estimativas de heredabilidad y correlación entre la varianza genética y materna para la característica T120 fueron difíciles de hallar por la

metodología univariada debido a la baja cantidad de datos disponibles y su dificultad para converger, por lo que se reporta la media de las estimativas hallada en los análisis bivariados.

Una proporción sustancial (entre 17 y 44%) de la variación de las características de crecimiento estuvo asociada con la varianza genética aditiva directa. Otra gran proporción de la variación (entre el 14 y el 25%) de las características predestete (PN, PD, GDP y T120) estuvo asociada con la varianza genética aditiva materna. Estos resultados indican que estas características pueden responder a la selección tanto para el efecto genético directo y materno, teniendo en cuenta que sus correlaciones genéticas, las cuales variaron entre -0,39 y 0,19, son bajas, por lo que probablemente muy pocos genes son los que tienen influencia sobre los efectos genéticos aditivos directos y maternos al tiempo.

▪ **Peso al nacimiento (PN)**

Para PN la estimativa de h_a^2 fue de $0,22 \pm 0,059$ y la h_m^2 fue de $0,14 \pm 0,040$, valores de moderada y baja magnitud, respectivamente, e indican que la variación del peso al nacer en el ganado BON depende en un 22% de las variaciones genéticas aditivas directas de los animales, en un 14% de las diferencias genéticas maternas prenatales y el restante 64%, del componente genético no aditivo y el ambiente. Estos parámetros genéticos indican la existencia de variabilidad genética aditiva suficiente para permitir un progreso genético a partir de la selección de animales para pesos al nacimiento de acuerdo con sus valores genéticos, preferiblemente cercanos a la media. Cabe anotar, que valores intermedios son deseables ya que animales muy pesados al nacimiento han sido asociados con mayor incidencia de mortalidad y dificultad al parto (Shmidek et al., 2013), así como problemas reproductivos posteriores para las vacas (Ossa et al., 2011).

Esta estimativa de h_a^2 es inferior a la encontrada para PN en la raza BON por Gallego et al., (2006) de $0,38 \pm 0,017$ y Ramírez-Toro et al., (2019) de 0,36, en una población de ganado BON de un solo ható. Esta diferencia puede deberse a la cantidad de hatos en estudio y de información de fenotipo y pedigrí de los diferentes hatos, que eran variables. Con respecto a otras razas criollas colombianas, nuestros resultados son inferiores a los encontrados por Martínez & Pérez, (2006) de $0,25 \pm 0,001$ y superiores a los reportados por Martínez Rocha et al, (2018) y Ossa Saraz et al, (2014) de 0,19 en ganado Romosinuano (ROMO). Esta estimativa es también superior a la encontrada por Martínez

et al., (2006) en la raza Costeño Con Cuernos (CCC) de $0,17 \pm 0,003$ y por Martínez et al, (2009) de $0,15 \pm 0,055$ en ganado Sanmartinero. En comparación con otras razas de ganado de carne adaptadas a las condiciones del trópico como el Brahman, se han reportado valores de h_a^2 inferiores (0,16) y superiores (0,47) (Montes et al., 2008; Martínez et al., 2016) y en ganado Nelore superiores ($0,32 \pm 0,02$) a lo encontrada en BON (Chud et al., 2014).

En el presente estudio se evidenció una mayor influencia del componente genético materno sobre el PN comparado con el trabajo de Gallego et al. (2006) de $0,03 \pm 0,015$, quienes justifican este valor por el bajo efecto del genotipo de la vaca sobre el peso del ternero. Sin embargo, en nuestro estudio, este valor debe ser interpretado cuidadosamente, una vez que no fue posible separar el efecto de ambiente permanente, la varianza genética aditiva materna podría estar superestimada.

Estos resultados son inferiores al efecto genético materno encontrado por Ramírez-Toro et al., (2019), de 0,20, quienes realizaron su estudio con información de un mismo hato pero con mucha más información. En las otras razas criollas colombianas se han estimado h_m^2 inferiores a las encontradas en el presente estudio, de $0,06 \pm 0,003$ en ganado ROMO (Martínez & Pérez, 2006), $0,012 \pm 0,003$ en ganado CCC (Martínez et al., 2006) y de $0,05 \pm 0,040$ en ganado Sanmartinero (Martínez et al, 2009). De otro lado, en razas de ganado de carne como el Brahman y Nelore se han reportado valores mayores (0,21) e inferiores ($0,10 \pm 0,01$), respectivamente. (Martínez et al., 2016; Chud et al., 2014).

La correlación entre el efecto genético directo y materno fue de $0,10 \pm 0,256$, baja y positiva, aunque con un error estándar muy alto, siendo algo usual en este tipo de correlaciones, lo que indica posiblemente la inexistencia de correlación, debido posiblemente a la baja cantidad de datos en el estudio o por una mayor variación entre padres y madres, ya sea debido a una mayor varianza genética o una confusión entre los efectos ambientales (Vergara et al., 2009; Meyer, 1992). Esta correlación indica, que algunos genes que tienen efecto genético aditivo directo positivo sobre la característica tendrán a su vez un efecto genético materno positivo sobre el PN de la raza BON en una baja proporción. Contrario a lo encontrado en otras razas de ganado criollo como en el ROMO de $-0,37 \pm 0,002$ (Martínez & Pérez, 2006) y como en el CCC con estimativas

variando entre -0,12 a -0.89 (Pérez García et al., 2015; Martínez et al., 2006), donde las correlaciones son negativas y posiblemente animales que poseen DEPs (Diferencia esperada en la progenie) positivas directas para PN, a la hora de concebir progenies, su expresión génica como madres durante la preñez estará direccionada a generar crías con menor peso al nacimiento, lo que hace que la selección en base a valores genéticos hacia mayores o menores PN no tenga efecto sobre el fenotipo, por las acciones aditivas de los genes son opuestas. En nuestro caso, los valores encontrados de heredabilidad directa y materna indican el genotipo del ternero es algo más importante que el genotipo de la vaca para determinar el crecimiento fetal, como se ha reportado en otros trabajos en hembras cruzadas en el trópico (Bolívar et al. 2010).

▪ **Peso al destete (PD)**

La h_a^2 y h_m^2 para PD en esta población BON de Colombia fue de $0,20 \pm 0,057$ y de $0,15 \pm 0,039$, respectivamente, valores entre media y baja magnitud, respectivamente, que indican que el 20% de la variación fenotípica del PD es debido a las variaciones genéticas aditivas directas, el 15% se atribuye a los efectos genéticos maternos postnatales (Sin embargo, en nuestro estudios, este valor debe ser interpretado cuidadosamente, una vez que no fue posible separar el efecto de ambiente permanente, la varianza genética aditiva podría estar superestimada), y el 65% restante se debe a variaciones genéticas no aditivas y al ambiente, o efectos no incluidos en el modelo. La correlación genética entre el efecto genético directo y el materno fue prácticamente nulo. Debido a la gran proporción de varianza genética para PD y a la nula correlación de este con el efecto materno, se debe realizar selección en base a los valores genéticos directos y maternos buscando animales con valor genético positivo para los dos efectos, esperando un progreso genético importante para la característica.

Los valores de h_a^2 para el PD de esta investigación son similares a lo encontrado en la raza BON por Gallego et al., (2006) de $0,18 \pm 0,022$ y Ramírez-Toro et al., (2019) de 0,17 e inferiores a lo encontrado por Cañas et al., (2008), de $0,63 \pm 0,36$. La estimativa de h_m^2 es superior a la encontrada por Gallego et al., (2006) de $0,0599 \pm 0,025$ y Ramírez-Toro et al., (2019) de 0,11 e inferior a la encontrada por Cañas et al., (2008) de $0,22 \pm 0,19$.

Con respecto a las demás razas criollas, los presentes resultados son inferiores a los encontrados en ganado ROMO por Martínez & Pérez, (2006) quienes reportan h_d^2 y h_m^2 de $0,340 \pm 0,063$ y $0,19 \pm 0,054$, respectivamente. Estos valores también son inferiores a las estimativas directas ($0,32 \pm 0,054$ y $0,210 \pm 0,074$) y superiores a la maternas ($0,11 \pm 0,04$ y $0,05 \pm 0,038$) reportadas en las razas Sanmartinero (Martínez et al, 2009) y CCC (Martínez et al., 2006), respectivamente. En comparación con razas cebuínas, las h_d^2 son inferiores y las h_m^2 son superiores a lo encontrado en ganado Nelore de $0,37 \pm 0,02$ y $0,14 \pm 0,01$ (Chud et al., 2014), y en ganado Brahman de $0,24 \pm 0,02$ y $0,04 \pm 0,01$ (Manuel et al., 2019). Esto puede indicar que las madres de la presente población de ganado BON de Colombia, tengan un efecto materno sobre el PD de sus crías, superior a las razas citadas anteriormente gracias a influencias postnatales, principalmente nutricionales como la producción de leche (Quijano & Echeverri-Zuluaga, 2015)

La correlación entre el efecto genético aditivo directo y materno fue de $-0,03 \pm 0,313$, negativa y muy baja. En el mejoramiento genético de ganado de carne, el peso al destete es una característica de gran importancia económica, que contribuye a la selección de machos y hembras a través de la predicción del valor genético a esta edad. Las estimativas de heredabilidades directas y maternas son de gran importancia pues el crecimiento del animal hasta el destete es afectado tanto por su propio genotipo como por el ambiente materno. En el efecto genético directo para el crecimiento está dado por la mitad del valor genético aditivo del padre y la mitad del valor genético de la madre. El efecto genético materno está expresado como un valor fenotípico de la madre (capacidad lechera) medido como una parte del componente del valor fenotípico de su cría para el peso al destete (Quintero et al, 2007). Esta correlación indica que no hay una asociación clara entre ambos efectos genéticos. Correlaciones negativas y muy altas entre h_d^2 y h_m^2 han sido reportadas por Cañas et al., (2008) de $-0,78 \pm 0,21$ en la raza BON y en otras razas criollas correlaciones bajas y negativas, como en el CCC de $-0,13 \pm 0,037$ (Martínez et al., 2006) y en el ROMO de $-0,131 \pm 0,270$ a $-0,34 \pm 0,133$ (Ossa Saraz et al., 2014; Martínez & Pérez, 2006), siendo la tendencia a tener bajas correlaciones con altos errores estándar, similar a lo encontrado en el presente estudio.

- **Ganancia diaria de peso entre nacimiento y destete (GDP).**

La estimativa de h_a^2 ($0,17 \pm 0,07$) fue de magnitud baja y la de h_m^2 ($0,25 \pm 0,06$) fue de magnitud media, indican que el componente genético de la GDP está influenciado tanto por la habilidad que tienen las crías para su propio crecimiento, como la habilidad de las madres BON para criar un ternero, teniendo mayor efecto el genético materno que el directo sobre la varianza fenotípica total. Esto puede deberse al efecto materno dado por producción de leche de la madre que influencia más la variabilidad de la característica en esta etapa del crecimiento, ya que se sabe que la madre es responsable del 60% del crecimiento al destete (Amaral et al., 2014).

La correlación negativa y de mediana magnitud entre estos dos efectos ($-0,39 \pm 0,228$), muestra antagonismo entre los genes para potencial de crecimiento de la cría y habilidad materna de la madre. En ganado Nelore se han encontrado estimativas inferiores de heredabilidad directa ($0,12 \pm 0,04$) y superiores de heredabilidad materna ($0,29 \pm 0,09$), con una correlación alta y negativa entre el efecto genético directo y materno de ($-0,77$) (Rocha et al., 2003). Para estos autores se evidencia que el efecto materno es muy superior al directo, al igual que en el presente estudio, explicada por la dependencia alta del ternero a la madre entre el nacimiento al destete. Además, para estos autores, la selección directa en este período no tendrán resultados satisfactorios. En ganado Sanmartinero, Martínez et al., (2009) han encontrado estimativas directas superiores, de $0,32 \pm 0,051$ y estimativas maternas inferiores, de $0,10 \pm 0,036$. En la raza ROMO, Sarmiento & Garcia, (2007) han reportado una h_a^2 superior ($0,32 \pm 0,062$) y una h_m^2 inferior de ($0,20 \pm 0,054$) con una correlación similar a la encontrada en este estudio ($-0,33 \pm 0,135$).

▪ **Peso al año (PA)**

Las estimativas genéticas directas para esta característica fueron de $0,202 \pm 0,153$, de mediana magnitud. Este resultado indica que el 20,2% de la variación para peso al año se debe a variaciones genotípicas aditivas y el restante (79,8%) a variaciones en el componente genético no aditivo y al ambiente, sugiriendo que se puede hacer selección y como consecuencia, se espera una ganancia genética si esta se hace en base a los valores genéticos. Resultados similares fueron encontrados en ganado Brahman ($0,22 \pm 0,02$) (Manuel et al., 2019) y en ganado Nelore, en donde las estimativas variaron entre 0,17 y

0,44 (baja a mediana magnitud) (Koetz Junior et al., 2019; Moreira et al., 2015; Teixeira et al., 2018). En la raza BON no hay reportes en la literatura de parámetros genéticos para PA. Esta característica es económicamente importante pues muestra el potencial genético propio del animal para desarrollarse y ganar peso (Hernández-Hernández et al., 2015).

▪ **Tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo (T120)**

Para T120, la h_a^2 y la h_m^2 fueron de 0,26 y 0,150, de mediana y baja magnitud, respectivamente, indicando un efecto importante de ambos factores genéticos (26 y 15%) sobre la varianza fenotípica total y se presentó una correlación entre el efecto genético directo y el materno de -0,151, bajo y negativo. La correlación negativa, aunque baja, muestra que existe antagonismo entre genes involucrados en los efectos genéticos directos y maternos. Los parámetros genéticos para esta característica no han sido reportados anteriormente en ganado BON. Esta es una característica que mide la velocidad de crecimiento y es importante porque puede ser usada como criterio de selección de la precocidad (tanto de crecimiento como sexual) de los animales y de la habilidad materna para producir leche, mostrando que a menores tiempos para alcanzar los 120 kg, mayor precocidad del animal y mayor habilidad materna, esperándose mayores pesos a edades futuras como peso al destete (Garnero et al., 2001a), y los animales tienen potencial para responder a la selección por precocidad en el crecimiento (Santana et al., 2017). Existen reportes de velocidad de crecimiento para alcanzar los 160 (D160) y 180 kg (D180) en ganado Nelore, donde se han encontrado para D160 estimativas de heredabilidad directa que varían entre 0,12 a 0,42 y materna entre 0,0 a 0,07 (Henrique et al., 2005; Garnero et al., 2001a; Garnero, et al., 2001b) y para D180 de 0,45 y 0,04, respectivamente (Santana et al., 2017).

Las correlaciones entre el efecto genético directo y materno difieren a lo encontrado para D160 (0,21) por Garnero et al., (2001b), pero son negativas, igual a lo encontrado (-0,47) por Garnero, et al., (2001a) en ganado Nelore.

▪ **Tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto (T60%)**

La estimativa de h_a^2 para T60% en ganado BON fue de $0,44 \pm 0,03$, de magnitud moderada. Los animales de la raza alcanzan el 60% del peso vivo adulto (equivalente a madurez sexual) cerca a los 18 meses (Tabla 6), pero con una alta variabilidad para los animales

muestreados, por lo cual debe tenerse cuidado a la hora de interpretarse este resultado dada la baja cantidad de datos. Se espera que a medida que se obtengan nuevas informaciones para la característica las estimativas sean más confiables.

Esta es una característica indicativa de la velocidad de crecimiento y de madurez sexual, ya que a mayor velocidad de crecimiento más rápido el animal alcanzará su pubertad. Esta precocidad puede llevar a mejores parámetros reproductivos del animal y a una mayor longevidad o vida útil de los animales en el hato (Ramírez et al. 2009). Similares resultados se han encontrado en ganado Brahman (0,42) para la edad a la pubertad y en ganado Indubrasil y Nelore ($0,35 \pm 0,05$) para peso a los 550 días, siendo estas, consideradas estimativas de heredabilidad moderada para la característica (Vargas et al., 1998; De Souza et al., 2018). Estimativas superiores para esta característica (0,75) se han reportado también en ganado Nelore (Gonçalves et al., 2011). Se esperan progresos genéticos altos si se seleccionan animales en base a sus valores genéticos para menor T60%.

Dados los resultados de los efectos genéticos aditivos directos y maternos de las características de crecimiento BON de Colombia, las características de crecimiento pre-destete, influenciadas tanto por los efectos genéticos aditivos directos como los maternos, deben seleccionarse teniendo en cuenta ambos efectos genéticos y su correlación. Las características pos-destete se deben seleccionar en base a sus valores genéticos directos.

3.4.2 Correlaciones genéticas y fenotípicas

Las correlaciones genéticas y fenotípicas entre las características de crecimiento analizadas en la raza BON en diferentes zonas del trópico colombiano son presentadas en la Tabla 8.

Tabla 8. Correlaciones genéticas (diagonal superior, celdas sombreadas) y fenotípicas (diagonal inferior), celdas sin sombrear, con sus respectivos errores estándar entre las características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.

Ítem	PN	PD	PA	GDP	T120	T60%
PN		0,84 ± 0,118	0,82 ± 0,354	0,86 ± 0,139	-0,67 ± 0,411	-0,02 ± 0,33

PD	0,30 ± 0,024		0,98 ± 0,086	0,99 ± 0,05	-0,93 ± 0,200	-0,32 ± 0,328
PA	0,22 ± 0,056	0,77 ± 0,021		0,91 ± 0,141	-1,00 ± 0,306	-0,51 ± 0,374
GDP	0,19 ± 0,025	0,99 ± 0,01	0,69 ± 0,027		-0,98 ± 0,178	-0,48 ± 0,313
T120	-0,20 ± 0,00	-0,87 ± 0,019	-0,79 ± 0,035	-0,84 ± 0,019		0,60 ± 0,463
T60%	0,08 ± 0,066	-0,36 ± 0,057	-0,30 ± 0,073	-0,34 ± 0,052	0,58 ± 0,045	

PN: Peso al nacimiento, PD: Peso al destete, PA: Peso al año, GDP: Ganancia diaria de peso entre el nacimiento y destete, T120: Tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo y T60%: tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto,

La correlación genética es un parámetro que indica el grado de asociación genética entre dos características y es de gran importancia en el mejoramiento genético animal. La relevancia radica en el hecho de que hace posible predecir cuánto influirá la selección de cualquier característica en otra característica, positiva o negativamente y con qué intensidad. Dice en cuánto las diferentes características pueden verse afectadas por el mismo conjunto de genes, cuya explicación genética radica principalmente en el fenómeno de la pleiotropía y el desequilibrio de ligamiento (Evangelista & de Sousa Júnior, 2017).

Las correlaciones genéticas para el efecto genético directo entre las características PN, PD, PA y GDP fueron altas y positivas, variando de 0,82 a 0,99, e indican que gran parte de los genes con acción aditiva que influyen una de las características también influyen las demás, por lo que animales con mérito genético superior para peso al nacer, también tendrán mayor mérito genético para ganancia diaria de peso entre el nacimiento y destete y mayor mérito genético al destete y al año y viceversa. Estos resultados indican que la selección de individuos con potencial genético para mayor peso al nacimiento se verá reflejado en una respuesta correlacionada. Así, la selección de individuos jóvenes podrá reducir el intervalo generacional, mostrando una respuesta a la selección más rápida. Estos resultados son superiores a las correlaciones genéticas bajas reportadas entre las características PN y PD ajustado a los 240 días en ganado BON por Ramírez-Toro et al., (2019), de 0,30. En las razas criollas CCC y ROMO han sido reportadas correlaciones altas entre características pre-destete, similar a lo encontrado en el presente estudio (Martínez et al., 2006; Martínez Rocha et al., 2018). Similares correlaciones

genéticas también han sido encontradas por Araújo et al, (2000) y Evangelista & de Sousa Júnior, (2017) en ganado Nelore.

Las correlaciones genéticas para el efecto genético directo entre las características de PN, PD, PA y GDP con T120% son altas y negativas, indicando que gran parte de los genes con acción aditiva que hacen que los individuos presenten mérito genético positivo para las características PN, PD, PA y GDP, influyen para que estos individuos presenten mérito genético negativo para T120. Las correlaciones encontradas en este estudio reflejan un comportamiento deseable en bovinos de carne, una vez que animales con potencial genético para mayores pesos al nacimiento alcanzarán en menor tiempo los 120 kgs, es decir , presentarán una mejor tasa de crecimiento que por su vez se reflejará en mayores pesos al destete y al año. Estos resultados son contrarios a lo encontrado por Koetz Júnior et al., (2017) y Santana et al., (2017) donde las correlaciones genéticas eran altas y positivas entre las características de velocidad de crecimiento (D180 o D160) con las ganancias diarias de peso pre y pos-destete.

Las correlaciones entre los efectos aditivos directos de T60% y las características PN, PD, PA y GDP, son negativas y van desde -0.02 a -0.51, clasificándose de nulas a moderadas; sugiriendo que los genes que afectan la capacidad de los terneros para crecer antes del año de vida difieren medianamente de los responsables del crecimiento de los genes involucrados en la etapa posterior al año de vida. Estos resultados sugieren que la selección de animales para PN no tendría esencialmente ningún impacto para T60% (correlación de -0,02). Entretanto, seleccionar para PD, PA o GDP tendría un impacto moderado y favorable para la característica (correlaciones entre -0,51 y -0,32). Correlación genética entre características pre y posdestete cercana a cero (-0,04) fue también reportada por Vergara et al. (2009) en bovinos cruzados con BON.

Las correlaciones genéticas entre T120 y T60% fueron altas (0,60), indicando que gran parte de genes aditivos que se expresen en la característica de velocidad de crecimiento pre-destete T120, aún están expresándose en otra característica de velocidad de crecimiento pos-destete (T60%) que es indicativa de madurez y precocidad sexual. Correlaciones genéticas moderadas (0,23) fueron obtenidas en ganado Nelore entre la

característica pre-destete D180 (días para alcanzar los 180kg) y la pos-destete D300 (días para alcanzar los 300kg).

El análisis de estos resultados sugiere que las características no deben usarse simultáneamente en índices de selección ya que, debido a las altas correlaciones genéticas encontradas, la selección para una causará una respuesta correlacionada de magnitud similar en la otra

Las correlaciones fenotípicas presentaron un comportamiento similar en cuanto a los signos de las correlaciones genéticas, pero diferente con relación a la magnitud. Esta diferencia es esperada, una vez que la correlación fenotípica lleva intrínseca la combinación de efectos aditivos, no aditivos y ambientales afectando la característica. (Quijano & Echeverri-Zuluaga, 2015). Es por esto, que la selección se debe realizar con base en el valor genético y no el fenotipo, ya que hay mayor coincidencia entre efectos genéticos entre características medidas en diferentes edades, si se compara con la parte fenotípica, lo que lleva a que el margen de error sea menor a la hora de seleccionar animales superiores, que a edades futuras presentarían mayor mérito genético.

3.4.3 Respuesta a la selección

De acuerdo con la Tabla 9, para la mayoría de los casos, la mejor opción es usar como criterio selección el T120 buscando progresos genéticos en las otras características, por tener mejores respuestas correlacionadas (RC_2). Por lo tanto, se esperarán moderadas respuestas correlacionadas a la selección para PD (+7,26 kg); PA (+8,50 kg); GDP (+0,028 kg/día) y T60% (-49 días).

Sin embargo, se debe tener precaución al usar estos datos, ya que las estimativas encontradas para esta característica presentaron dificultades a la hora de converger, dada la limitada cantidad de observaciones fenotípicas. Por lo que, para todas las características, se recomienda utilizar como criterio de selección a PD, dado que es una característica de la cual se espera una ER cercana e incluso superior al 100% cuando se usa como criterio de selección, para obtener progresos genéticos más similares a si la

Tabla 9. Progreso genético (ΔG) y respuesta correlacionada a la selección (RC_2) y eficiencia relativa a la selección (ER) para las características en la parte superior de la tabla cuando se usa como criterio de selección cada una de las características de crecimiento de la izquierda, en ganado Blanco Orejinegro de Colombia

Característica	ΔG	PN (kg)		PD (kg)		PA (kg)		GDP (kg/día)		T120 (días)		T60% (días)	
		RC_2	ER (%)	RC_2	ER (%)	RC_2	ER (%)	RC_2	ER (%)	RC_2	ER (%)	RC_2	ER (%)
PN (kg)	0,78			6,03	88,05	6,41	86,00	0,023	98,34	-4,41	-61,66	-1,63	-1,41
PD (kg)	6,85	0,62	79,52			7,30	98,00	0,025	107,94	-6,11	-85,59	-26,13	-22,63
PA (kg)	7,45	0,61	77,62	6,71	97,94			0,023	99,22	-6,57	-92,03	-41,65	-36,06
GDP (kg/día)	0,02	0,59	75,06	6,25	91,22	6,25	83,90			-6,44	-90,19	-39,20	-33,94
T120 (días)	7,14	-0,56	-72,31	-7,26	-105,97	-8,50	-114,02	-0,028	-121,83			49,00	42,43
T60% (días)	115,49	-0,022	-2,81	-3,25	-47,44	-5,64	-75,65	-0,018	-77,63	3,81	53,38		

ΔG : Progreso genético, PN: Peso al nacimiento, PD: Peso al destete, PA: Peso al año, GDP: Ganancia diaria de peso entre el nacimiento y destete, T120: Tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo y T60%: tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto, RC_2 respuesta correlacionada a la selección, ER: eficiencia relativa a la selección.

selección se hiciera de forma directa (0,62 kg, 7,30 kg, 0,025 kg/día, -6,11 y -26,13 días para PN, PA, GDP, T120 y T60% respectivamente).

Estos resultados son diferentes a lo encontrado por Garnero et al. (2001a) en la raza Nelore, donde la característica peso a los 550 días presentó mayor respuesta correlacionada que pesos a edades inferiores o tiempos a alcanzar determinado peso. Para dichos autores, dada las bajas heredabilidades encontradas para las características días para alcanzar los 160 kg de peso (D160) y días para alcanzar los 240 kg de peso, la adopción de ese criterio conduciría a una menor respuesta a la selección que para los pesos ajustados a los 120 días, 240 y 550 días. Para otros autores al usar D160 como criterio de selección se obtiene un mayor respuesta correlacionada a la selección para características pre-destete (Ortiz Peña et al. 2004), y recomiendan este tipo de criterio de selección dado que en las industrias animales que utilizan rasgos como D160 (tiempo para alcanzar ciertos pesos) han logrado un notable grado de uniformidad de producción, lo que permite sistemas "todo dentro-todo fuera".

3.4.4 Tendencias genéticas de los valores genéticos

A continuación, se presentan las regresiones lineales de las tendencias promedio de los valores genéticos directos (Tabla 10) y maternos (Tabla 11) a través de los años, desde 1981 a 2018, en la población de bovinos de la raza BON de Colombia en estudio.

Tabla 10. Regresiones lineales de las tendencias genéticas directas para las características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia entre 1981 y 2018.

Característica	Ecuación de regresión lineal*	R ²
PN	$y = 9,21 - 0,0044x$	0,04
PD	$y = -274 + 0,136x$	0,51
PA	$y = -52,9 + 0,0261x$	0,047
GDP	$y = -0,456 + 0,00023x$	0,24
T120	$y = 255 - 0,127x$	0,48
T60	$y = -1420 + 0,702x$	0,092

*Todas las ecuaciones de regresión lineal fueron altamente significativas ($p < 0,001$)

R²: coeficiente de determinación

Tabla 11. Regresiones lineales de las tendencias genéticas maternas para las características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia entre 1981 y 2018.

Característica	Ecuación de regresión lineal*	R ²
PN	$y = -5,81 + 0,0029x$	0,03
PD	$y = -227 + 0,113x$	0,36
GDP	$y = -0,774 + 0,000382x$	0,16
T120	$y = 221 - 0,11x$	0,26

*Todas las ecuaciones de regresión lineal fueron altamente significativas ($p < 0,001$)

R²: coeficiente de determinación

Existen diferencias en la tendencia de los valores genéticos directos (VGD) y maternos (VGM) para el PN (Figura 3). Mientras el VGD de PN tiende a disminuir en una tasa de 4,4 g/año, el VGM tiende a aumentarlo en 2,9 g/año. Ambas tendencias presentaron comportamientos variables y muy dispersos (R² de 0,03 y 0,04, respectivamente). Sin embargo, fueron altamente significativas ($p < 0,001$), lo que indica que probablemente no ha habido una selección artificial para aumentar PN a través de los años en ganado BON. La tendencia genética negativa de VGD para PN es importante, ya que no es deseable tener animales muy pesados para peso al nacimiento por la probabilidad de tener partos distócicos, por lo que la selección debe hacerse para animales cercanos a la media de los valores genéticos.

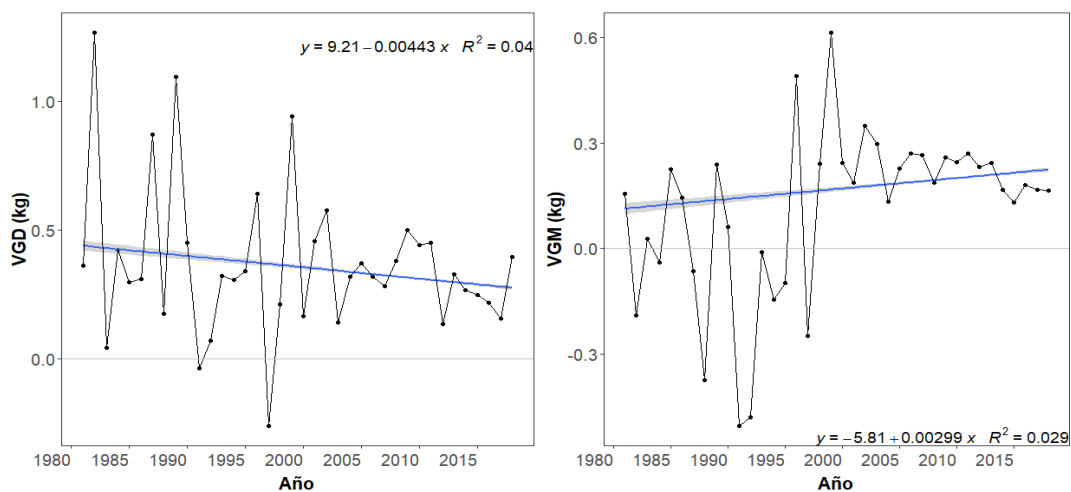


Figura 3. Tendencia de la media de los valores genéticos directos (a) y maternos (b) por año para peso al nacimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.

Para los VGD y VGM de PD (Figura 4), las líneas de regresión muestran una tendencia genética positiva y significativa ($p < 0,001$), lo que sugiere un progreso genético de 136 g/año ($R^2: 0,51$) y 113 g/año ($R^2: 0,36$), para VGD y VGM, respectivamente. Este resultado evidencia un efecto aditivo positivo de genes directos y maternos sobre el PD, aunque la correlación entre ambos efectos es negativa y casi nula ($-0,03$).

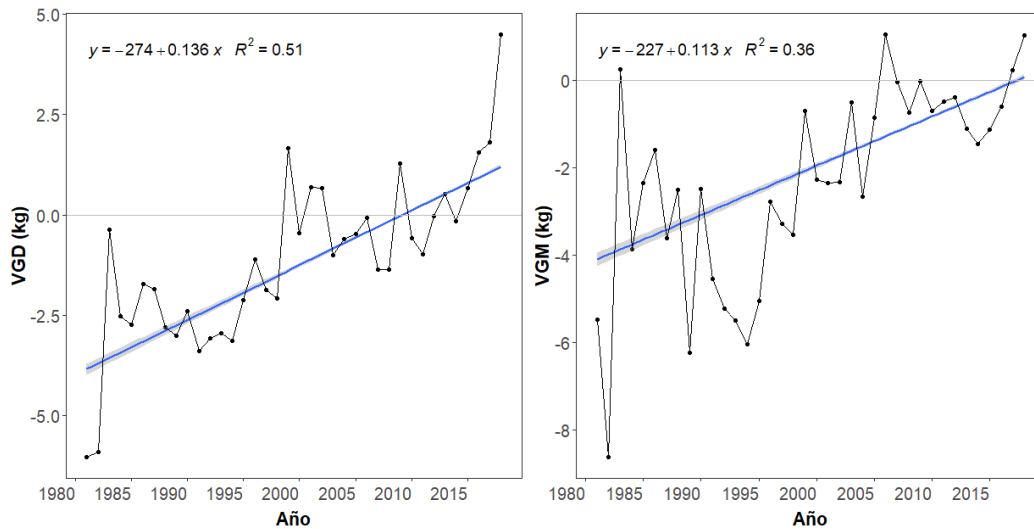


Figura 4. Tendencia de la media de los valores genéticos directos (a) y maternos (b) por año para peso al destete en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.

Para GDP, las tendencias genéticas de los VGD y VGM (Figura 5), aunque un poco dispersas ($R^2: 0,24$ y $0,16$, respectivamente), indican un aumento significativo en los VG para GDP de 0,27 g/día por año por efecto genético directo y de 0,38 g/día por año debido al efecto genético materno. Esta tendencia ascendente de los VG es muy semejante a aquella encontrada para el PD (Figura 2), dada la correlación alta y positiva (0,99) que existe entre efectos genéticos.

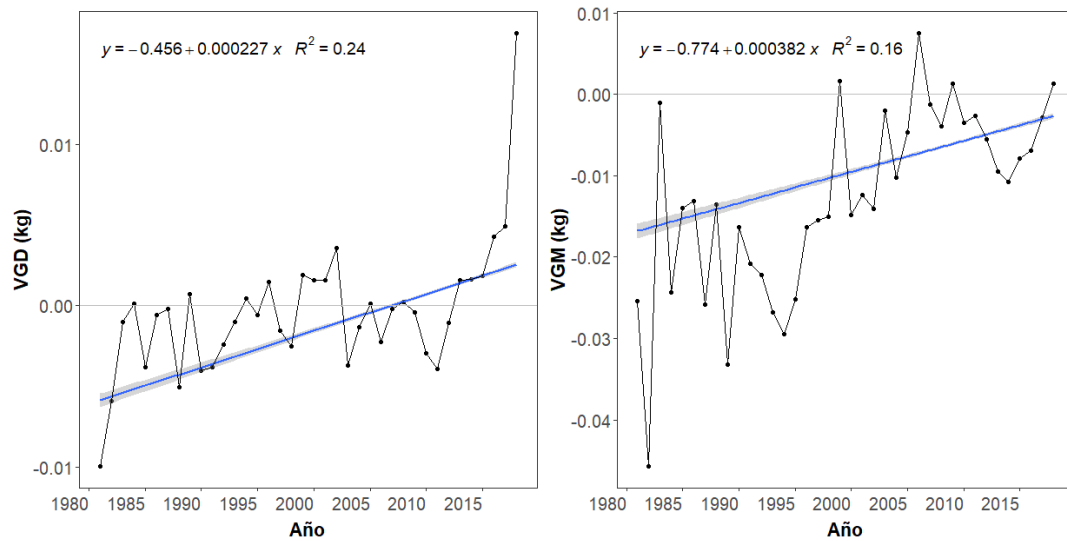


Figura 5. Tendencia de la media de los valores genéticos directos (a) y maternos (b) por año para la ganancia diaria de peso al destete en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.

Para los VGD y VGM de T120 (Figura 6), las líneas de regresión muestran una tendencia genética negativa y significativa, indicando un progreso genético de 0,12 días menos por año ($R^2: 0,48$) para VGD y 0,11 días menos por año ($R^2: 0,24$) para VGM para alcanzar los 120 kg de peso vivo. Este resultado evidencia un efecto aditivo positivo de genes directos y maternos sobre la velocidad de crecimiento (aumentándola), aunque la correlación entre ambos efectos es negativa (-0,15), además de un comportamiento opuesto a PN, PD, PA y GDP, dadas las correlaciones genéticas altas y negativas, lo cual es deseable.

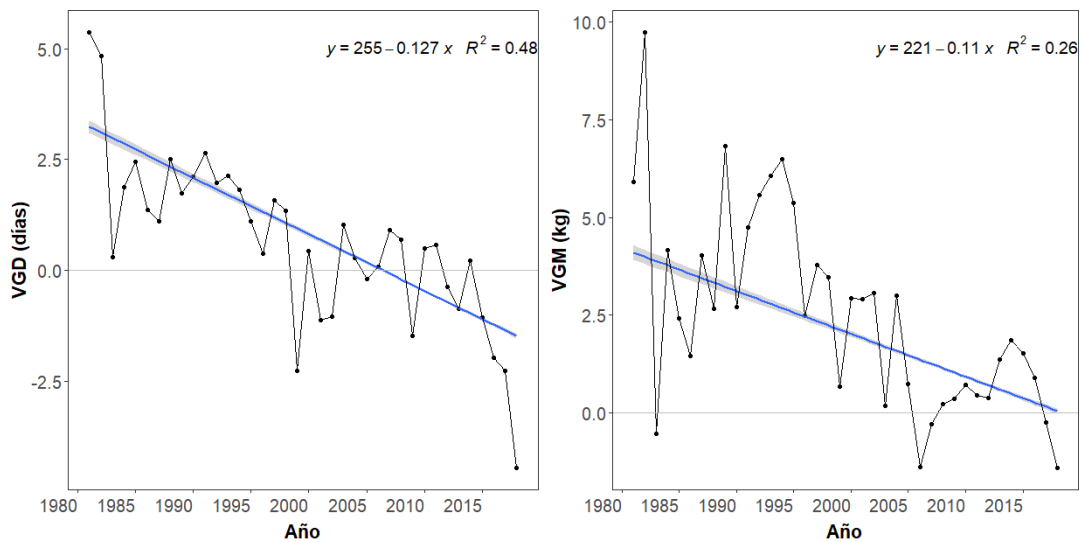


Figura 6. Tendencia de la media de los valores genéticos directos (a) y maternos (b) por año para tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.

Para los VGD de la característica PA (Figura 7a) la tendencia genética anual, aunque dispersa (R^2 : 0,047), muestra un incremento significativo ($p < 0,001$) de 26,1g/año. Esta tendencia ascendente de los VGD es muy semejante a aquella de PD (Figura 4a), dada la correlación alta y positiva que existe entre efectos genéticos directos (0,98).

Para T60%, la tendencia genética anual de los VGD (Figura 7b), aunque dispersa (R^2 : 0,092), muestra un incremento significativo ($p < 0,001$) de 0,7 días/año. Esta tendencia ascendente de los VGD es indeseable para los sistemas de producción, pues entre más tiempo tarden los animales en alcanzar el 60% de su peso adulto, implicará consecuencias negativas tanto en su precocidad sexual como en su vida útil y longevidad en el hato.

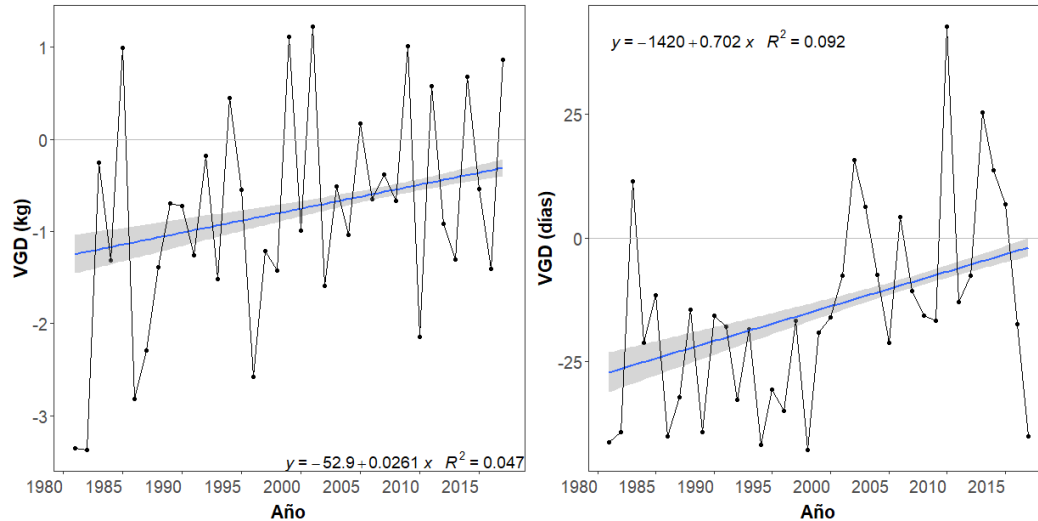


Figura 7. Tendencia de la media de los valores genéticos directos por año para las características peso al año y tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.

Hay que resaltar que en la raza BON son pocos los programas de mejoramiento genético y la selección para estas características ha sido realizada principalmente con base en el fenotipo. En los últimos años, pocos hatos excepcionalmente han implementado programas de mejoramiento genético que considera la selección de animales basada en sus valores genéticos. Además, se conoce que ha habido ciertos cuello de botella en la raza que han hecho que se den procesos de selección natural en la raza (López et al, 2001) que pudieran haber impactado en las tendencias genéticas. En el caso de las tendencias genéticas directas y maternas, se puede decir que solamente para PN no hay un incremento, pues las disminuciones de los VGD se compensan o anulan con los maternos, lo cual es importante, porque se puede evidenciar que en esta población no se ha realizado selección para esta característica. Para las demás características se observaron progresos genéticos importantes aún sin hacerse selección con base en los valores genéticos para éstas.

Tendencias genéticas similares para VGD y VGM a las encontradas en este estudio fueron reportadas en ganado BON para características de crecimiento (Gallego et al., 2006). Sin embargo, para estos autores, el PN mostró tendencias genéticas con un comportamiento opuesto y contrastante a lo mostrado en el presente estudio (tendencias positivas para

VDG y negativas para VGM). Estas diferencias pueden ser atribuidas al bajo efecto genético materno encontrado por Gallego et al. (2006) para esta característica y a la población analizada, la cual era proveniente de un único hato orientado a la conservación de la raza. Para Gallego et al. (2006), el peso al nacimiento tuvo un incremento anual de 7g por efecto genético aditivo directo y una disminución de 2 g/año por efecto genético aditivo materno ($p > 0,05$). Con respecto a las demás características, para PD estos autores encontraron un incremento anual de 263 g/año por efecto genético directo y 65,4 g/año por efecto genético materno ($p < 0,05$). En características pos-destete, estos autores encontraron que por efecto genético directo para peso a los 480 días en ganado BON, la tendencia era a aumentar por año 165 g ($p < 0,05$).

Martínez et al., (2009) han reportado tendencias para características de crecimiento en ganado Sanmartinero en algunos casos similares a las de ganado BON encontradas en este estudio. Para PN, encontraron tendencias por efectos genéticos directos opuestas a lo encontrado en este estudio, con un incremento anual de 3,3 g/año y un aumento por efecto genético materno de 4,5 g, similar a este estudio. Para PD encontraron una evidencia de progreso genético similar a los resultados de esta investigación por efecto genético directo de 113 g/año y efecto genético materno de 71 g/año. Para GDP, estos autores indican un aumento en los VG de 0,42 g/día por año por efecto genético directo. Sin embargo, ninguna de estas tendencias fue significativa ($p > 0,05$).

En ganado Romosinuano en Colombia, Martínez & Pérez, (2006), encontraron tendencias opuestas a este estudio para el efecto genético directo en PN, teniendo un aumento de 18 g/año ($p < 0,05$), y similar a los del efecto genético materno, teniendo un aumento bajo de 4,8 g/año ($p > 0,05$). Para PD también reportan una evidencia de progreso genético con un incremento de 116,4 g/año ($p > 0,05$) y un descenso medio anual por efecto genético materno de 280 g/año ($p < 0,05$). Para GDP encontraron un progreso genético de 132,6 g/año, aunque no fue significativo ($p > 0,05$).

En ganado Romosinuano en México, Martínez Rocha et al., (2018) encontraron tendencias similares para PN de -11 g/año y para PD por efecto genético directo y materno de -9 y -18 g/día ($p > 0,05$), respectivamente, no significativas, indicando que no se ha hecho ningún mejoramiento genético en la raza para dichas características a través de los años.

En ganado Nelore Henrique et al., (2005) reportaron tendencias similares esta investigación para la características de crecimiento pre-destete como días a alcanzar los 160 kg (D160) y opuestas a las pos-destete como días a alcanzar los 240kg (D240). Henrique et al, (2005) reportaron una disminución significativa por efectos genéticos directos de -0,14 ($p < 0,001$) y por efectos genéticos maternos de -0,0037 días/año para D160. Para D240 y contrario a lo encontrado para la característica de velocidad de crecimiento pos-destete de este estudio (T60%), encontraron una disminución de 0,41 días/año ($p < 0,001$). Estas diferencias con respecto a lo reportado por Henrique et al., (2005), son debidas a una selección en los últimos años para características relacionadas con velocidad de crecimiento en los hatos de Nelore de la región del Nordeste de Brasil, que se ha hecho de forma indirecta por medio de una respuesta correlacionada a partir de selección para pesos corporales y ganancias de peso.

3.5 Conclusiones

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que una proporción sustancial de la variación de las características estuvo asociada con el término genético aditivo directo y otro gran porcentaje estuvo asociado al término genético materno (excepto para PA y T60%), y que estas características pueden responder adecuadamente al proceso de selección, si esta se hace en base a los valores genéticos.

Se esperan respuestas correlacionadas altas a través de la selección para características de crecimiento en ganado BON con base en valores genéticos, especialmente para PA y T60% cuando se utiliza PD como criterio de selección.

Las tendencias genéticas mostraron que ha habido un progreso genético positivo a través de los años (excepto para T60%).

3.6 Bibliografía

- Albuquerque, L. G., & Meyer, K. (2001). Estimates of covariance functions for growth from birth to 630 days of age in Nelore cattle. *Journal of Animal Science*, 79(11), 2776–2789. <https://doi.org/10.2527/2001.79112776x>
- Amaral, R. dos S., Carneiro, P. L. S., Martins Filho, R., Ambrosini, D. P., & Malhado, C. H. M. (2014). Tendências, parâmetros fenotípicos e genéticos de características de crescimento em bovinos Nelore mocho do Nordeste brasileiro. *Revista Brasileira de Saúde e Produção Animal*, 15(2), 261–271. <https://doi.org/10.1590/S1519-99402014000200003>
- Araújo Martins, G., Martins Filho, R., Lima, F. de A. M., & Lôbo, R. N. B. (2000). Influência de fatores genéticos e de meio sobre o crescimento de bovinos da raça Nelore no Estado do Maranhão. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 29(1), 103–107. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982000000100014>
- Arboleda, O. (1979). Correlaciones entre pesos vivos y medidas corporales del ganado Blanco Orejinegro a diferentes edades. *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, 32(2), 27–42.
- Bedoya, G., Carvajal, L. G., Moreno, F. L., Davies, S., Derr, J., Ossa, J., & Ruiz, A. (2001). Estructura molecular y poblacional del ganado criollo Colombiano (GCC). *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 14(2), 109–120.
- Bolívar, D., Ramírez, E., Vergara, O., Restrepo, L., Arboleda, E., Cerón, M. (2010). Parámetros genéticos para el control del peso al nacimiento en bovinos de carne : cruzados en el trópico bajo colombiano. *Rev. Lasallista Investig.* 6, 14–23. <https://doi.org/10.1109/MICRO.2000.898073>
- Cañas, J. J., Ramírez, J., Arboleda, O., Ochoa, J., Vergara, O., & Cerón, M. (2008). Estimación de parámetros genéticos para peso al destete en ganado blanco orejinegro (BON) en el noroccidente colombiano. *Revista MVZ Córdoba*, 13(1), 1138–1145. <https://doi.org/10.21897/RMVZ.405>
- Chud, T. C. S., Caetano, S. L., Buzanskas, M. E., Grossi, D. A., Guidolin, D. G. F., Nascimento, G. B., ... Munari, D. P. (2014). Genetic analysis for gestation length, birth

- weight, weaning weight, and accumulated productivity in Nellore beef cattle. *Livestock Science*, 170, 16–21. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2014.09.024>
- Corporación Autónoma Regional de las cuencas de los ríos Negro y Nare (CORNARE); Universidad de Medellín. (2006). *Actualización del plan de ordenamiento y manejo integral de la cuenca cuervos , en el municipio de San Rafael Antioquia*. Recuperado de <https://www.cornare.gov.co/POMCAS/Documentos/Cuervos.pdf> con acceso (27/12/2018)
- Correa, E. D., Martínez, R., & Echeverri, J. (2011). Caracterización Productiva De Una Población De Bovinos Blanco Orejinegro (Bon) En Siete Hatos Colombianos. *Actas iberoamericanas de conservacion animal*, 1(2011), 434–436.
- De Souza, J. C., Gonçalves de Resende, M. P., Campos da Silva, L. O., Falci Mota, M., Freitas, J. A., Gondo, A., & Rosana, M. da S. (2018). Parâmetros e tendências genéticas para peso ao sobreano de animais Nelore criados no estado do Paraná, Brasil. *Revista Colombiana de Ciencia Animal - RECIA*, 10(1), 68. <https://doi.org/10.24188/recia.v10.n1.2018.632>
- Delgado Huertas, H., Rangel, J. A., & Silva Parra, A. (2018). Caracterización De La Fertilidad Química De Los Suelos En Sistemas Productivos De La Altillanura Plana, Meta, Colombia. *Luna Azul*, (46), 54–69. <https://doi.org/10.17151/luaz.2018.46.5>
- Dominguez Viveros, J., Urbina-Valenzuela, A. R., Palacios-Espinoza, A., Callejas-Juárez, N., Ortega-Gutiérrez, J. Á., Espinoza-Villavicencio, J. L., ... Rodríguez-Castro, M. (2017). Caracterización del crecimiento de bovinos cebú en pruebas de comportamiento en pastoreo. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 4(11), 341–348. <https://doi.org/10.19136/era.a4n11.1149>
- Evangelista, A. F., & de Sousa Júnior, S. C. (2017). Avaliação de características de crescimento de bovinos nelore no norte do Brasil (Vol. 01). Universidade Federal do Piauí – (UFPI).
- FAO Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. (2018). Sistema de Información sobre la Diversidad de los Animales Domésticos (DAD-IS): Blanco Orejinegro / Colombia (Cattle). Recuperado 14 de febrero de 2019, de Blanco

Orejinegro / Colombia (Cattle) website: <http://www.fao.org/dad-is/es/>

- Gallego, J. L., Martínez, R. A., & Moreno, F. L. (2006). Índice de consanguinidad y caracterización fenotípica y genética de la raza bovina criolla Blanco Orejinegro. *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 7(1), 16–24.
- Garnero, A. del V., Barbosa, R., Framartino, L. A., & Nunes de Oliveira, H. (2001). Comparação entre Alguns Critérios de Seleção para Crescimento na Raça Nelore. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 30(3), 714–718.
- Garnero, A. del V, Gunski, R. J. B., Schwengber, E. B., & R, L. (2001). Comparación entre criterios de selección para características de crecimiento correlacionados con edad al primer parto en la raza Nelore. *Livestock Research for Rural Development*, 13(2). Recuperado de <http://www.lrrd.org/lrrd13/2/garn132.htm>
- Gonçalves, F. M., Pires, A. V., Pereira, I. G., Garcia, D. A., Farah, M. M., Meira, C. T., & Cruz, V. A. R. (2011). Avaliação genética para peso corporal em um rebanho Nelore. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 63(1), 158–164. <https://doi.org/10.1590/S0102-09352011000100024>
- Henrique, C., Malhado, M., Filho, R. M., Nonato, R., Lôbo, B., Facó, O., ... Maria, S. (2005). Tendências Genéticas para Características Relacionadas à Velocidade de Crescimento em Bovinos Nelore na Região Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 34(1), 60–65.
- Hernández-Hernández, N., Martínez-González, J., Parra-racamonte, G., Ibarra-Hinojosa, M., Briones-Encinia, F., Saldaña-Campos, P., & Ortega-Rivas, E. (2015). Non-genetic effects on growth characteristics of Brahman cattle. *Revista MVZ Córdoba*, 20(1), 4427–4435. <https://doi.org/10.21897/rmvz.72>
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). (2007). *Estudio general de suelos y zonificación de tierras Departamento de Antioquia* (Primera Ed; Imprenta Nacional de Colombia, Ed.). Bogotá.
- Koetz Júnior, C., Roso, V. M., Claus, L. A. M., Oliveira, R. P. L. de, Fávaro, P. da C., Borges, M. H. F., ... Ribeiro, E. L. de A. (2017). Genetic trends for mature body weight, visual scores, and growth traits in Nelore cattle. *Ciência Rural*, 47(3), 1–6.

- <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20151506>
- Koetz Junior, C., Roso, V. M., Fávaro, P. da C., Pereira, G. R., Borges, M. H. F., Barca Junior, F. A., ... Ribeiro, E. L. de A. (2019). Heritability estimation and genetic correlations for mature weight, visual scores, and growth traits in Nellore cattle. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 48(0). <https://doi.org/10.1590/rbz4820170246>
- López, A., Saldarriaga, O. A., Arango, A. E., Fabio, N., Olivera, M., Bedoya, G., & Ossa, J. E. (2001). Ganado Blanco Orejinegro (BON): Una alternativa para la producción en Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 14(2), 121–128. Recuperado de <http://rccp.udea.edu.co/index.php/ojs/article/view/40>
- Manuel, M., Cavani, L., Millen, D. D., Andrighetto, C., Lupatini, G. C., & Fonseca, R. da. (2019). Estimation of genetic parameters for weight traits and Kleiber Index in a Brahman cattle population. *Scientia Agricola*, 76(6), 459–462. <https://doi.org/10.1590/1678-992x-2018-0062>
- Marestone, B. S., De Souza Dantas Muniz, C. A., De Azambuja Ribeiro, E. L., & Simonelli, S. M. (2019). Environmental effects on pre-weaning traits in Santa Gertrudis cattle. *Semina: Ciências Agrárias*, 40(3), 1297–1306. <https://doi.org/10.5433/1679-0359.2019v40n3p1297>
- Martinez, G. (1992). El ganado criollo colombiano Blanco Orejinegro (BON). *Boletín de Información Sobre Recursos Genéticos Animales. FAO*, 9(9), 27–39. Recuperado de <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/012/u8030t/u8030t01.pdf>
- Martínez, G., Torres, J., Guio, P., & Ballesteros, H. (2015). Utilización de toros criollos y su efecto en rasgos de reproducción y crecimiento, en un sistema de cría en la Orinoquía colombiana. *Actas Iberoamericanas de Conservación Animal*, 5(2015), 44–50. Recuperado de https://www.google.com.co/webhp?sourceid=chrome-instant&rlz=1C1AVNG_enCO629CO629&ion=1&espv=2&es_th=1&ie=UTF-8#
- Martínez, R.A., Dassonneville, R., Bejarano, D., Jimenez, A., Even, G., Mészáros, G., & Sölkner, J. (2016). Direct and maternal genetic effects on growth, reproduction, and ultrasound traits in zebu Brahman cattle in Colombia1. *Journal of Animal Science*, 94(7), 2761–2769. <https://doi.org/10.2527/jas.2016-0453>

- Martínez, R.A, Pérez, J. E., & Herazo, T. (2006). Estimation of genetic parameters and variance components for growth traits in Costeño Con Cuernos cattle in Colombian humid tropic. *8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, August 13-18, 2006, Belo Horizonte, MG, Brasil*, 94–100. Belo Horizonte, MG, Brasil ESTIMATION.
- Martínez Rocha, R. E., Ramírez Valverde, R., Núñez Domínguez, R., & García Muñiz, J. G. (2018). Parámetros y tendencias genéticas de variables de crecimiento para bovinos Romosinuano en México. *Nova Scientia*, *10*(2), 310–325. <https://doi.org/10.21640/ns.v10i21.1595>
- Martínez, Rodrigo;, Vásquez, R., & Gallego, J. L. (2012). Eficiencia productiva de la raza BON en el trópico colombiano. En *Corpoica* (Primera ed, Vol. 1). Bogotá D.C (Cundinamarca): © Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Corpoica, C.I. Tibaitatá.
- Martínez, Rodrigo Alfredo, & Pérez, J. E. (2006). Parámetros y tendencias genéticas para características de crecimiento en el ganado criollo colombiano Romosinuano. *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, *7*(1), 25–32.
- Martínez, Rodrigo, Onofre, G., & Polanco, N. (2009). Parámetros genéticos y tendencias para características de crecimiento en el ganado criollo sanmartinero en los Llanos Orientales de Colombia. *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, *10*(2), 196–204. https://doi.org/10.21930/rcta.vol10_num2_art:142
- Meyer, K. (1992). Bias and sampling covariances of estimates of variance components due to maternal effects. *Genetics Selection Evolution*, *24*(6), 487. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-24-6-487>
- Meyer, Karin. (2007). WOMBAT: a tool for mixed model analyses in quantitative genetics by restricted maximum likelihood (REML). *Journal of Zhejiang University. Science. B.*, *8*(11), 815–821. <https://doi.org/10.1631/jzus.2007.B0815>
- Montes, D., Vergara, O., Prieto, E., & Rodríguez, A. (2008). Estimación de los parámetros genéticos para el peso al nacer y al destete en ganado bovino de la raza brahman. *Revista MVZ Córdoba*, *13*(1), 1184–1191. <https://doi.org/10.21897/rmvz.409>

- Moreira, H. L., Canova, E. B., Munari, D. P., Bezerra, L. A. F., Lôbo, R. B., & Paz, C. C. P. (2015). Parámetros genéticos para período de gestación e características de crecimiento pré e pós desmame em bovinos Nelore. *Boletim de Indústria Animal*, 72(2), 130–135. <https://doi.org/10.17523/bia.v72n2p130>
- Ortiz Peña, C.D., Carvalheiro, R., De Queiroz, S.A., Fries, L.A., 2004. Comparison of selection criteria for pre-weaning growth traits of Nelore cattle. *Livest. Prod. Sci.* 86, 163–167. [https://doi.org/10.1016/S0301-6226\(03\)00164-7](https://doi.org/10.1016/S0301-6226(03)00164-7)
- Ossa Saraz, G. A., Narváez Pérez, H. J., Noriega Márquez, J. G., Pérez Garcia, J. E., & Vergara Garay, O. D. (2014). Parámetros y tendencias genéticas para características de crecimiento en una población de ganado criollo Romosinuano. *Livestock Research for Rural Development*, 26(10). Recuperado de <http://www.lrrd.org/lrrd26/10/ossa26191.html>
- Pérez García, J. E., Mitat, A., Ossa Saraz, G. A., Simanca, J. C., & Vergara Garay, O. D. (2015). Componentes de covarianza y parámetros genéticos para características de crecimiento en una población de ganado Costeño con Cuernos en Colombia Covariance components and genetic parameters for growth traits in a population of " Coastal Costeño con Cuernos. *Livestock Research for Rural Development*, 21(1), 1–10. Recuperado de <https://www.researchgate.net/publication/270581782%0AComponentes>
- Quijano, J. H., & Echeverri-Zuluaga, J. jul. (2015). *Genética cuantitativa aplicada al mejoramiento animal* (1ª ed.). Medellín, Colombia: Universidad Nacional de Colombia.
- Quintero, J.C., Triana, J.G., Quijano, J.H., Arboleda, E., (2007). Influencia de la inclusión del efecto materno en la estimación de parámetros genéticos del peso al destete en un hato de ganado de carne. *Rev. Colomb. Ciencias Pecu.* 20(2), 117–123.
- R Core Team. (2019). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Recuperado de <https://www.r-project.org>
- Ramírez-Toro E J, Ocampo-Gallego R J, Burgos-Paz W O, Elzo M A, M.-S. R. A. y C.-M. M. F. (2019). Estimación poligénica y genómico-poligénica para características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro (BON). *Livestock Research for Rural*

Development, 31(3). Recuperado de <http://www.lrrd.org/lrrd31/3/ceon31030.html>

- Ramírez, E., Cerón-Muñoz, M., Herrera, A. C., Vergara, O. D., Arboleda, E. M., & Restrepo, L. F. (2009). Crecimiento de hembras cruzadas en el trópico colombiano. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 22, 642–647. Recuperado de <http://rccp.udea.edu.co>
- Rincón, J., & Quintero, J. (2015). Comparación de modelos no lineales para describir el crecimiento en ganado Blanco Orejinegro (BON). *Revista CES Medicina Veterinaria y Zootecnia*, 10(1), 31–37.
- Rocha, J. L., Pimenta Filho, E. C., Ribeiro, M. N., & Martins Filho, R. (2003). Efeitos Ambientais e Genéticos sobre o Ganho em Peso Diário de Bovinos Nelore no Estado da Paraíba. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 32(2), 325–330. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982003000200010>
- Schmidek A, Rodrigues Paranhos M, Zerlotti Mercadante ME, Macedo de Toledo L, Gonçalves Cyrillo J, & Branco RH. (2013). Genetic and non-genetic effects on calf vigor at birth and preweaning mortality in nelore calves. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 42(6), 421–427. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982013000600006>
- Santana, B. F., da Fonseca, R., Manuel, M., Mamani, G. C. M., Eler, J. P., & Ferraz, J. B. S. (2017). Viabilidade do uso de características “dias para um peso específico” em programas de melhoramento genético de bovinos da raça Nelore. *Revista Brasileira de Saude e Producao Animal*, 18(2), 260–268. <https://doi.org/10.1590/S1519-99402017000200005>
- Sarmiento, R. M., & Garcia, J. P. (2007). Estimation of genetic parameters and variance components for growth traits in Romosinuano cattle in the Colombian humid tropics. *Genetics and Molecular Research*, 6(3), 482–491.
- Silva, M.H.M.A. da, Malhado, C.H.M., Kern, E.L., Daltro, D. dos S., Cobuci, J.A., Carneiro, P.L.S., (2019). Inbreeding depression in Holstein cattle in Brazil. *Rev. Bras. Zootec.* 48, e20170212. <https://doi.org/10.1590/rbz4820170212>
- Teixeira, B. B., Mota, R. R., Lôbo, R. B., Da Silva, L. P., Carneiro, A. P. S., Da Silva, F. G., ... E Silva, F. F. (2018). Genetic evaluation of growth traits in Nelore cattle through

- multi-trait and random regression models. *Czech Journal of Animal Science*, 63(6), 212–221. <https://doi.org/10.17221/21/2017-CJAS>
- Vargas, C. A., Elzo, M. A., Chase, C. C., Chenoweth, P. J., & Olson, T. A. (1998). Estimation of Genetic Parameters for Scrotal Circumference, Age at Puberty in Heifers, and Hip Height in Brahman Cattle. *Journal of Animal Science*, 76(10), 2536–2541. <https://doi.org/10.2527/1998.76102536x>
- Vergara, O. D., Ceron-Muñoz, M. F., Arboleda, E. M., Orozco, Y., & Ossa, G. A. (2009). Direct genetic, maternal genetic, and heterozygosity effects on weaning weight in a Colombian multibreed beef cattle population. *Journal of Animal Science*, 87(2), 516–521. <https://doi.org/10.2527/jas.2007-0636>
- Vergara, O. D., Elzo, M. a., Ceron-Muñoz, M. F., & Arboleda, E. M. (2009). Weaning weight and post-weaning gain genetic parameters and genetic trends in a Blanco Orejinegro-Romosinuano-Angus-Zebu multibreed cattle population in Colombia. *Livestock Science*, 124(1–3), 156–162. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2009.01.008>

4. Capítulo 4: Comparación de metodologías convencionales y genómicas en la estimación de parámetros y valores genéticos de características productivas en ganado Blanco Orejinegro de Colombia

4.1 Resumen

La selección basada en valores genéticos en la raza criolla Blanco Orejinegro (BON) es escasa, lo que ha impedido que la raza se masifique y especialice para competir con ganados foráneos introducidos al trópico. Nuestro objetivo fue comparar la estimación de parámetros y precisión de valores genéticos al incorporar o no la información genómica en características de crecimiento en ganado BON. Se realizaron evaluaciones genéticas tradicionales y genómicas por medio del mejor predictor lineal insesgado (BLUP) y el single step Genomic BLUP (ssGBLUP), respectivamente, usando la familia de programas del software BLUPF90, a partir de los registros de peso al nacimiento, destete y año, ganancia diaria de peso, tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo y tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto, con información genealógica de 7799 individuos y genotipo de 107.999 SNPs de 439 animales. La comparación se realizó teniendo en cuenta la magnitud de los parámetros genéticos, su error estándar y precisión y las correlaciones de Pearson y Spearman de los valores genéticos estimados. Para la mayoría de las características, la metodología genómica incrementó entre 0,01 y 0,22 la estimativa de heredabilidad directa. Para la heredabilidad materna la estimativa varió entre -0,01 y 0,09. Para cuatro de las seis características se observó un incremento entre 0,01 y 0,11 puntos en la precisión de los valores genéticos al usar ssGBLUP. Las correlaciones entre valores genéticos variaron entre 0,77 y 0,96, siendo la mayoría (4 de 6) superiores a 0,90. Estos resultados indican que no hay grandes desvíos entre las dos metodologías al estimar los parámetros y valores

genéticos, en la precisión de las estimativas en las características evaluadas hubo mejoras con el método genómico.

4.2 Introducción

La evaluación genética es el proceso mediante el cual se predice la capacidad de los padres para obtener crías más eficientes genéticamente para producir, mediante el uso de la información fenotípica y del pedigrí, obteniendo valores de cría genéticos (EBV), que comúnmente se hace por medio del mejor predictor lineal insesgado - BLUP (Meuwissen et al. 2001). Sin embargo, esta metodología presenta limitantes como lo es el hecho de no tener en cuenta la información proveniente del DNA, utilizar la representación conceptual simplificada de la transmisión de la información genética entre parientes a través de probabilidades, mediante un muestreo conocido como muestreo mendeliano (Legarra et al. 2014), lo cual no es necesariamente cierto. Además, es dependiente de gran cantidad de registros fenotípicos y de genealogía para obtener altas confiabilidades genéticas (Zambrano et al. 2015).

Los recientes avances biotecnológicos han permitido el surgimiento de herramientas como la selección genómica (SG) (Scheffers y Weigel 2012), la cual usa la información de los animales genotipados con polimorfismos de nucleótido único (SNP) y marcadores bialélicos como inserciones y deleciones (INDELS), para estimar los valores de cría genómicos (GEBV) (Meuwissen et al. 2001) y ha sido llevada a cabo usando diversas metodologías como la de un solo paso (ssGBLUP – single step genomic BLUP), cuando tanto los fenotipos, como la genealogía y los genotipos están disponibles a la vez (Aguilar et al. 2010). La ventaja de la SG, es que puede llevar a realizar una selección más eficiente en características de baja heredabilidad o que son difíciles de medir (Hayes et al. 2009a; Zambrano et al. 2019), puede aumentar la confiabilidad de los EBV de animales jóvenes hasta un 75% (Schaeffer 2006) y disminuir el intervalo generacional y por tanto, incrementar el progreso genético (Hayes et al. 2009a). Además, la SG permite capturar de mejor manera las relaciones genéticas entre los individuos y hacer correcciones de paternidad (Misztal 2016; Rolf et al. 2015). Sin embargo, la SG es poco usada en la ganadería de Colombia y actualmente existen pocos reportes de evaluaciones genómicas

(Martínez et al. 2017; Ramírez-Toro et al. 2019; Zambrano et al. 2019; Zambrano et al. 2015), casi todas en razas foráneas especializadas.

El ganado Blanco Orejinegro (BON), es una raza bovina criolla colombiana, con un proceso de selección natural cercano a 500 años en las condiciones del trópico colombiano (López et al. 2001), y que ha sido desplazado por mucho tiempo por los ganados especializados, pero que actualmente ha recuperado importancia ante el cambio climático por su adaptabilidad a varias zonas térmicas. La información disponible sobre las bases genéticas que controlan los aspectos relacionados con parámetros de crecimiento del ganado BON es escasa (Cañas et al. 2008; Gallego et al. 2006; Ramírez-Toro et al. 2019), con información proveniente de un solo hato en cada caso. Esto es alarmante, debido a que este es un recurso zoogenético único, adaptado al trópico colombiano y con variabilidad importante, que puede ayudar a suplir las necesidades de los programas de cría de la ganadería de Colombia, pero que no cuenta con información suficiente sobre sus parámetros genéticos. Por lo anterior, el objetivo de este trabajo fue comparar el método tradicional BLUP y el método genómico ssGBLUP, en la estimación de parámetros genéticos y predicción de valores genéticos en ganado BON de Colombia, y verificar si la inclusión de la información genómica mejora la precisión de las estimativas para las características de crecimiento peso al nacimiento (PN), peso al destete (PD), ganancia diaria de peso (entre nacimiento y destete - GDP), peso al año (PA), tiempo para alcanzar 120 kg de peso vivo (T120) y tiempo para alcanzar el 60% del peso adulto (T60%).

4.3 Materiales y métodos.

Este trabajo cuenta con aprobación del comité de ética para el cuidado y uso de los animales de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín mediante CICUA-005 de 2016.

4.3.1 Población de estudio

La información fenotípica, genotípica y de genealogía de ganado BON fue recolectada en el año 2018 y provenía de 14 hatos colombianos. Luego de la depuración de la información fenotípica, de acuerdo con la cantidad y calidad (consistencia) de datos, solo 8 hatos

cumplieron los criterios de inclusión y están localizados en los departamentos de Antioquia, Caldas, Meta y Risaralda. Las condiciones específicas de manejo, alimentación, sanidad, topografía y ubicación geográfica fueron variables en todos los sistemas de producción.

4.3.2 Datos

Fueron usados registros productivos de animales de la raza BON nacidos entre 2000 y 2018. Las características de crecimiento evaluadas fueron: peso al nacimiento (PN), peso al destete (PD), peso al año (PA), ganancia diaria de peso entre el nacimiento y destete (GDP), tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo (T120) y tiempo para alcanzar el 60% del peso adulto (T60%). La edición de datos fenotípicos fue realizada a través del programa R Project (R Core Team, 2019), donde fueron eliminados datos fuera del rango biológicamente normal o con valores extremos, es decir, registros con datos por encima y por debajo de tres desviaciones estándar en relación con la media de cada característica, dejando pesos para PN entre 20 y 45 kg, PD entre 120 y 300 kg, PA entre 140 y 320 kg, GDP entre 0,25 y 1,3 kg/día y para T120 entre 100 y 300 días, y un peso adulto entre 300 y 600 kg, y animales que tuvieran información completa relacionada con la identificación del sistema de producción, del animal y su madre, número de parto, fecha y peso de nacimiento, sexo, peso y fecha al destete y peso y fecha al año, para las características PN, PD y PA. La característica de GDP se calculó con base en la información disponible de PN y PD. Las características de T120 y T60% se calcularon a partir de los parámetros de la curva de crecimiento obtenidos por medio del modelo de Brody citado por Rincón & Quintero (2015) y Ramírez et al. (2009), haciendo uso de los pesos consecutivos en la vida de cada uno de los animales, teniendo en cuenta el peso al nacimiento como punto de partida, mínimo 4 pesajes y al menos 800 días de edad por cada animal. Las bases de datos analizadas después de la depuración incluyeron 3218 registros para PN, 2265 registros para PD, 496 registros para PA, 2287 registros para GDP, 325 registros para T120 y 408 registros para T60%.

4.3.3 Toma de muestras para la extracción de DNA

De los 14 hatos con información genealógica se hizo extracción de DNA a partir de sangre o semen de 419 animales BON, seleccionados por ser los más representativos de la

población, de acuerdo con la genealogía (mayor número de progenies) y la información fenotípica. Estos animales de la raza BON fueron seleccionados proporcionalmente según la población de los hatos, incluyendo ejemplares de todos los grupos etarios y estados fisiológicos. Se colectaron 4 ml de sangre a partir de la vena coccígea media de 404 animales, utilizando tubos BD vacutainer® con EDTA como anticoagulante. Posterior a la colecta, las muestras fueron embaladas con toallas de papel y papel stretch, y empacadas en cajas de icopor con gel refrigerante para la conservación de la cadena de frío. Las muestras fueron transportadas al laboratorio de Biotecnología Animal de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín, donde se almacenaron a 4°C hasta su uso para extracción de DNA. Adicionalmente, se recolectaron muestras de semen de 15 individuos que fueron almacenadas en termos de nitrógeno a -196°C. La extracción de DNA genómico para todas las muestras de sangre y semen fue realizada utilizando el kit Thermo Scientific Gene JET Genomic DNA Purification Kit #K0722 siguiendo las instrucciones del fabricante. Una vez extraído el DNA se almacenó a -20°C para su posterior procesamiento.

La calidad y cantidad del DNA se verificó mediante NanoDrop™ 2000/2000c Spectrophotometers (Thermo Scientific™), donde se verificó la relación A260/280 (mayor a 1.7) y la cantidad de DNA en ng (mayor a 500 ng). La integridad se verificó mediante técnica de electroforesis en gel de agarosa al 1%, donde se observó si existía una única banda de DNA genómico. Posterior a la extracción y control de calidad, las muestras de DNA fueron liofilizadas usando el liofilizador Labconco™ Console FreeZone™ del Laboratorio de Control de Calidad de Alimentos de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín, y enviadas a la Corporación Neogen® (Estados Unidos) para el proceso de genotipado

4.3.4 Determinación de genotipos

Fueron genotipados 419 animales, 349 (90 machos y 259 hembras) con el chip GGP Bovine 50K (48.268 SNPs) y 70 animales (26 machos y 44 hembras) con el chip GGP Bovine150K (140.668 SNPs), (Neogen GeneSeek Operations, 2018). El software R (R Core Team, 2019) fue usado para remover polimorfismos como de inserciones y deleciones (INDELS), SNPs sin posición conocida o que pertenecían a los cromosomas

mitocondriales o sexuales. Posterior a la exclusión de marcadores, se mantuvieron un total de 42.604 y 119.841 SNPs, en los chips 50K y 150K respectivamente. Los genotipos para cada SNP fueron definidos como genotipos discretos (0,1 y 2), recodificados como AA:2, homocigoto para el primer alelo, Aa: 1, heterocigoto y aa: 0, homocigoto para el segundo alelo, utilizando el software Plink (Purcell et al., 2007).

4.3.5 Imputación de genotipos

Después de editar la información, se mantuvieron en total 33.355 SNPs comunes a los dos chips (50K y 150K) en la menor densidad y se excluyeron SNPs repetidos en el mismo cromosoma y posición en ambas densidades. Finalmente permanecieron 118.116 SNPs en el chip de mayor densidad. Los genotipos faltantes (ambos alelos eran desconocidos) se codificaron con el número 5. Los SNPs fueron ordenados por número de cromosoma (1-29) y posición en pb dentro del cromosoma, teniendo en cuenta el ensamblaje del genoma bovino de referencia ARS-UCD1.2 del GenBank (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/assembly/GCA_002263795.2; número de acceso al GenBank NKLS00000000.2). El pedigrí de los animales genotipados que incluía información de 7799 animales fue incluido en el análisis con el fin de mejorar la exactitud de la imputación. La imputación fue llevada a cabo en el programa Fimpute (Sargolzaei et al. 2014). Además, se adicionaron 20 animales sin genotipo en el proceso por imputación, considerándose que solo se imputaran animales sin genotipo que tuvieran al menos 5 generaciones de información en el pedigrí. Después de este proceso se obtuvo información de genotipo de 118.116 SNPs para 439 individuos.

La exactitud de la imputación fue determinada de manera similar a Ma et al., (2013), por medio de la tasa de alelos correctos (CR), que se calculó como el número de alelos imputados correctamente dividido por el número total de alelos imputados en el conjunto de datos.

4.3.6 Control de calidad

EL control de calidad fue realizado usando el programa PREGSF90 de la familia de programas BLUPF90 (Miszta et al., 2009). El control de calidad para marcadores consistió

en mantener SNPs con call rate > 0,90, alelos de menor frecuencia (MAF) > 0,05, en equilibrio de Hardy Weinberg (HWE) $p > 0,001$. Adicionalmente, fueron descartados marcadores con errores mendelianos. Después del control de calidad el total de SNPs en estudio fue de 107.999 y el total de animales con genotipo fue de 439. En media el call rate por SNP fue de 0,998 y por animal de 0,998, el MAF de 0,30 y los alelos faltantes después de la limpieza de 0,242%.

4.3.7 Estructura de datos utilizada

El número de registros por característica y la estadística descriptiva de cada una de las características es mostrada en la tabla 12, además se muestra la estructura del conjunto de datos utilizado para los análisis de cada característica de crecimiento en ganado BON.

4.3.8 Análisis estadístico

- **Estimativa de componentes de varianza y parámetros genéticos**

Primero se realizó una prueba de paternidad-progenie con los genotipos, donde se identificaron 49 animales que tenían padres errados, siendo un problema de paternidad superior al 10% en los animales genotipados, por lo cual se hizo un pedigrí corregido. Una vez corregido el pedigrí, se estimaron componentes de varianza y parámetros genéticos para las características de crecimiento en ganado BON a través del programa AIREMLF90 de la familia de programas del BLUPF90, bajo la metodología AIREML con un criterio de convergencia de 10^{-15} . Fue considerado un modelo animal tradicional BLUP con información fenotípica y de pedigrí (Matriz A), y el abordaje single-step GBLUP (ssGBLUP) que combina la información genómica y de pedigrí (Matriz H).

El modelo animal implementado puede ser representado en notación matricial de la siguiente forma:

$$y = Xb + Za + Wm + e$$

Donde, y es un vector de las observaciones para cada característica, b es un vector de todos los efectos fijos incluyendo grupo contemporáneo (compuesto por la concatenación de Hato, año de pesaje y sexo para PN, PD, PA, GDP y Hato y año de nacimiento para

T120 y T60%); número de parto; edad al pesaje (covariable lineal para PD y PA); época al pesaje y sexo solo para T120 y T60%, a es un vector de efectos aleatorios genéticos aditivos directos, m es un vector de efectos aleatorios genéticos aditivos maternos (para las características PN, PD, GDP y T120), e es el vector de residuales aleatorios y X , Z y W son las matrices de incidencia asociadas con sus respectivos efectos (b , a y m) para y .

Tabla 12. Estadística descriptiva y estructura de datos utilizada para las características PN, PD, PA, GDP, T120 y T60% en la población Blanco Orejinegro de Colombia.

Ítem	PN (kg)	PD (kg)	PA (kg)	GDP	T120	T60% (días)
Media \pm SD	31,84 \pm 3,52	202,06 \pm 34,23	230,54 \pm 37,26	0,645 \pm 0,136	136,38 \pm 27,49	541,07 \pm 262,47
Número total de registros fenotípicos utilizados	3211	2254	496	2280	329	408
Número total de registros genealógicos en la población	7799	7799	7799	7799	7799	7799
Número de animales en la matriz de parentesco con inclusión de información genómica	4713	3768	1698	3797	1493	1574
Número de animales en la matriz de parentesco con base al pedigrí	4325	3388	1158	3417	966	1069
Número de toros conocidos	285	267	131	259	169	127
Número de vacas conocidas	1390	1235	464	1248	580	456
Número de grupos contemporáneos	161	141	68	140	42	49
Número de animales con genotipo	439	439	439	439	439	439

PN: peso al nacimiento, PD: peso al destete, PA: peso al año, GDP: ganancia diaria de peso entre nacimiento y destete, T120: tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo y T60%: tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto. SD: Desviación estándar

Los supuestos para el modelo general fueron los siguientes: $[a' m' e'] \sim N[0, Var]$; $Var(a) = A\sigma_a^2$ o $H\sigma_a^2$, $Var(m) = A\sigma_m^2$ o $H\sigma_m^2$, $Cov(a, m) = A\sigma_{am}^2$ o $H\sigma_{am}^2$, para BLUP y ssGBLUP, respectivamente, y $Var(e) = I\sigma_e^2$; en donde σ_a^2 es la varianza genética aditiva, σ_m^2 es la varianza genética aditiva materna, σ_e^2 es la varianza residual y σ_{am}^2 es la covarianza entre los efectos genéticos aditivos directos y aditivos maternos. A es la matriz de parentesco aditiva basada en información de pedigrí, I es una matriz identidad, y H es una matriz de relaciones de parentesco basada en información combinada de genotipos y pedigrí. La inversa de la matriz H fue obtenida de acuerdo con (Aguilar et al.,

$$2010) \text{ de la siguiente forma: } H^{-1} = A^{-1} + \begin{bmatrix} \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & G^{-1} - A_{22}^{-1} \end{bmatrix}$$

Donde A^{-1} es la inversa de la matriz A , A_{22}^{-1} es la inversa de la matriz de parentesco los animales genotipados y G^{-1} es la inversa de la matriz de relaciones genómicas G , construida como en VanRaden (2008), utilizando las frecuencias de los alelos y escalada a A_{22} , de tal manera que la media de los elementos diagonales y no diagonales de G fueran iguales a las medias de los elementos diagonales y no diagonales de A_{22} , respectivamente. Análisis usando el abordaje ssGBLUP fueron llevados a cabo usando la familia de programas del BLUPF90 (Miszta et al., 2009).

▪ **Predicción de valores genéticos**

Una vez estimados los componentes de varianza, se procedió a predecir las soluciones para los valores genéticos EBV y GEBV, para BLUP y ssGBLUP, respectivamente. Las ecuaciones del modelo mixto para el mejor estimador lineal insesgado (BLUE) de las funciones estimables de y , y para el mejor predictor lineal insesgado (BLUP) de a y m se describen como en Mrode & Thompson (2005):

$$\begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \\ \hat{m} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'W \\ Z'X & Z'Z + M^{-1} \alpha_1 & Z'W + M^{-1} \alpha_2 \\ W'X & W'Z + M^{-1} \alpha_2 & W'W + M^{-1} \alpha_3 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ W'y \end{bmatrix}$$

Donde $M^{-1} = A^{-1}$ o H^{-1} para BLUP y ssGBLUP, respectivamente; α es la relación entre la varianza del error y la varianza genética aditiva.

▪ **Comparación de metodologías BLUP y ssBLUP**

Para comparar la solución de los valores genéticos a través de la inclusión o no de información genómica, se estimó la media de la precisión de los EBV y de los GEBV del i -ésimo individuo, a partir del error estándar del valor genético como en Hayes et al (2009):

$$\text{Precisión} = \sqrt{1 - \text{stderror}(gi)^2 / \sigma_g^2}$$

Donde: σ_g^2 es la varianza genética aditiva y $\text{stderror}(gi)$ es el error estándar del valor genético del i -ésimo individuo.

Para determinar el grado de similitud entre las dos metodologías se estimó una correlación de Pearson entre los valores genéticos, calculada como r (GEBV, EBV), así:

$$r_p = \frac{\text{COV}(x,y)}{\sigma_x \sigma_y},$$

Donde, r_p es el coeficiente de correlación de Pearson entre los GEBV y EBV, x es el GEBV para la característica i , y es el EBV tradicional para la característica i . También fue determinado el coeficiente de correlación por rangos de Spearman ρ (rho), el cual fue usado para determinar el grado de similitud entre los rankings de los animales por sus valores genéticos genómicos (GEBV) y el ranking por el EBV tradicional. La ecuación empleada fue descrita cómo

$$\rho = \frac{1 - 6 \sum D^2}{N(N^2 - 1)}$$

Donde, ρ (rho) es el coeficiente de correlación de Spearman, D es la diferencia entre los correspondientes valores genéticos de orden $(x - y)$, x es el GEBV, y es el EBV, N es el número de pares de observaciones $(x - y)$.

Además, el coeficiente de regresión lineal de los EBVs convencionales sobre los GEBV ($b_{GEBV,EBV}$) fue determinado. Este valor se consideró como el sesgo de la predicción del GEBV con respecto a los EBV. La ecuación de la regresión lineal fue:

$$y_i = b_0 + b_1 x_i + e,$$

Donde y_i es la variable dependiente que corresponde al EBV tradicional para la característica i , x_i es el GEBV para la característica i , b_1 es el coeficiente de regresión del EBV convencional sobre el GEBV, b_0 es el intercepto y e es el residual.

Finalmente, se determinó la precisión de los EBV y GEBV de los animales jóvenes sin suficiente información fenotípica (nacidos desde el año 2016 hasta el 2018), para ver el impacto de la evaluación genómica sobre estos animales.

4.4 Resultados y discusión

4.4.1 Precisión de la imputación

Con los dos chips utilizados (50K y 150K) para genotipar los ejemplares de ganado BON de Colombia, se obtuvo una base de datos de 33.355 SNPs comunes en los 419 animales. Esta base fue imputada a 118.116 SNPs, obteniendo una exactitud de imputación de 0,972. Además, gracias a la información de pedigrí se obtuvo información de 20 animales más, por lo que en total se obtuvieron 439 individuos con genotipos imputados. Esta precisión es similar a la reportada por Carvalheiro et al., (2014) en ganado Nelore, debido al uso de información de parentesco (familiar) para realizar la imputación con el software Fimpute, en ambos estudios. Para Carvalheiro et al., (2014), la precisión aumentó cuando la proporción de los SNPs a ser imputados decreció (es decir, fueron similares), obteniendo precisiones superiores al 0,97 en densidades superiores a 50k. Este resultado también es similar al de Bernardes et al. (2019), donde la mayor precisión (0,90) se logra pasando de un chip de mediana densidad a uno de alta densidad, como se realizó en este trabajo, debido a la presencia de los toros que ayudó al software a reconstruir de mejor manera los haplotipos existentes en la población, lo que ayuda a disminuir la tasa de error alélica en comparación de poblaciones sin información de toros.

4.4.2 Estimativa de parámetros genéticos

Estimativas de heredabilidad directa (h_d^2) y materna (h_m^2) y correlación entre los efectos genéticos directos y maternos (r_{am}), estimados a partir de BLUP y ssGBLUP son mostrados en la Tabla 13.

Tabla 13 Parámetros genéticos para las características de crecimiento en ganado BON de Colombia usando información de pedigrí (BLUP) e información genómica combinada con pedigrí (ssGBLUP).

Metodología	Parámetro	PN	PD	PA	GDP	T120	T60%
BLUP	h_d^2	0,27 ± 0,07	0,22 ± 0,08	0,20 ± 0,16	0,18 ± 0,08	0,22 ± 0,15	0,47 ± 0,18
	h_m^2	0,19 ± 0,05	0,18 ± 0,06	NA	0,26 ± 0,05	0,06 ± 0,06	NA
	r_{am}	0,015 ± 0,31	-0,042 ± 0,92	NA	-0,375 ± 0,44	0,99 ± 0,94	NA
ssGBLUP	h_d^2	0,28 ± 0,07	0,26 ± 0,08	0,23 ± 0,16	0,19 ± 0,08	0,44 ± 0,36	0,51 ± 0,19
	h_m^2	0,18 ± 0,05	0,18 ± 0,06	NA	0,24 ± 0,06	0,15 ± 12,8	NA
	r_{am}	0,031 ± 0,32	-0,035 ± 0,54	NA	-0,307 ± 0,36	-0,005 ± 8,68	NA

PN: Peso al nacimiento, PD: Peso al destete, PA: Peso al año, GDP: Ganancia diaria de peso entre el nacimiento y destete, T120: Tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo y T60%: tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto, NA: No aplica. h_d^2 : heredabilidad directa, h_m^2 : heredabilidad materna, r_{am} : correlación entre efecto genético directo y materno

El uso de la matriz H en el ssGBLUP generó un aumento en las estimativas de heredabilidad directa que varió de 0,01 y 0,22. Por otro lado, para las estimativas de heredabilidad materna, se observó un comportamiento variable incluso inferior para la mayoría de las características (entre -0,01 y 0,09 puntos de diferencia).

Con respecto a cada una de las estimativas usando la matriz A, se observaron pocas situaciones donde existieron cambios sustanciales en la magnitud de las estimativas genómicas excepto para T120. Para esta característica, el uso de información genómica combinada con pedigrí (matriz H) permitió obtener estimativas más robustas de heredabilidad materna y correlación entre efecto genético directo y materno, comparado con las estimativas usando la matriz A, donde se presentaron dificultades en la convergencia. Estos resultados pueden ser explicados por el incremento en la cantidad de información de esta característica que llevo a una mejor convergencia de los análisis. A

pesar de lo anterior, se observó un grande error estándar (más del 100%) asociado a la heredabilidad materna y correlación entre efectos directos y maternos estimados a partir del ssGBLUP. Es probable que esto ocurra debido al bajo número de registros por madre para la característica y el número de toros que son padres y abuelos paternos, lo que hace difícil la estimación del componente genético materno (Niño et al., 2012). Dado a estos resultados y la dificultad de convergencia para T120, la característica no será tomada en cuenta para los demás análisis.

El incremento en la magnitud de las estimativas de los componentes de varianza y por lo tanto en los parámetros genéticos cuando fueron estimados usando el abordaje ssGBLUP, se debe a que la inclusión de información genómica lleva en consideración las frecuencias alélicas. Este hecho permite estimar de manera más precisa tanto las relaciones de parentesco aditivo entre los animales, como los coeficientes de endogamia (VanRaden 2008). También puede deberse al haber incluido la información de pedigrí y genómica en una matriz H con una gran densidad de genotipado (más informativa), que hizo que se separaran de una mejor manera los componentes de varianza y por lo tanto toda la varianza genética aditiva fuera mejor explicada (Young 2019), considerando el desequilibrio de ligamiento entre los SNPs y QTLs que explican gran parte de la variación (Elzo et al., 2017). Adicionalmente, cuando se usa mala información genealógica (errores de asignación de padres y madres) se producen menores valores de heredabilidad porque las características parecen no transmitirse en todos los casos (Young 2019). La evaluación tradicional supone que la genealogía está bien, pero en este estudio se encontró que el 10% de las relaciones estaban malas, por lo que, al corregirlas en la evaluación genómica, probablemente se aumentó la heredabilidad.

Estos resultados son similares a lo reportado en la raza BON por Ramírez-Toro et al., (2019), quienes determinaron que los valores de heredabilidad para tres caracteres de crecimiento fueron en su mayoría levemente superiores en el modelo ssGBLUP que en el BLUP, cuando fueron incluidos los efectos genómico-poligénicos y poligénico, respectivamente, esto puede deberse a las mejoras en de relaciones de parentesco en ambos trabajos, gracias a la inclusión de la información genómica. Elzo et al., (2017) encontraron resultados similares en una población multirracial de Angus-Brahman en

Florida, para estos autores, los valores algo más altos de las variaciones genéticas y las covarianzas de los efectos poligénicos genómicos pueden deberse a la información adicional proporcionada por los marcadores SNP en el desequilibrio de ligamiento con QTL que afecta a las características. Estos autores tenían información de 127.016 marcadores SNP de 782 animales genotipados, y esta tuvo poco impacto en las estimaciones de los componentes de la varianza y las proporciones de la varianza para las características de ultrasonido y carcasa estudiadas en la población de Angus-Brahman aunque ayudó a esclarecer las relaciones de parentesco de los animales. En nuestro estudio se encontró un LD de 0,17 a una distancia de 1 Mb (encontrados en el software Plink, Purcell et al 2007), similar en este sentido al LD encontrado por Elzo et al, (2017), de 0,15 en ventanas de 10 SNPs.

Estos resultados son diferentes a los encontrados por Lourenco et al. (2013), quienes reportan estimativas de componentes de varianza y por lo tanto parámetros genéticos iguales, cuando se utiliza el REML con o sin información genómica y asumiendo correlaciones entre los efectos genéticos directos y maternos iguales a 0 o diferentes de cero. También es diferente a lo encontrado por Reimann et al., (2018), quienes reportan estimativas de heredabilidad iguales o incluso inferiores a la metodología tradicional.

4.4.3 Precisión de los valores genéticos

La media de la precisión de los valores genéticos y genómicos directos (d) y maternos (m) y el grado de similitud de estas estimativas entre ambas metodologías en los animales que hicieron parte de ambas evaluaciones, son presentadas en la Tabla 14.

Tabla 14. Precisión media de los valores genéticos tradicionales (EBV) y genómicos (GEBV), correlaciones de Pearson y Spearman entre los EBV y GEVB y sesgo de la predicción de los EBV tradicionales sobre los GEBV (coeficiente de regresión lineal) para características productivas en ganado BON de Colombia.

Ítem	N	Precisión EBV \pm desviación estándar	Precisión GEBV \pm desviación estándar	Correlación Pearson	Correlación de Spearman	Coefficiente de regresión lineal
PNd	238	0,51 \pm 0,13	0,52 \pm 0,13	0,95	0,94	0,84
PNm	227	0,48 \pm 0,17	0,50 \pm 0,15	0,94	0,92	0,93
PDd	232	0,41 \pm 0,13	0,52 \pm 0,11	0,96	0,96	0,78
PDm	220	0,45 \pm 0,16	0,44 \pm 0,16	0,96	0,95	0,94
GDPd	181	0,30 \pm 0,18	0,36 \pm 0,16	0,91	0,85	0,77
GDPm	229	0,49 \pm 0,17	0,50 \pm 0,15	0,96	0,94	1,02
PA	148	0,35 \pm 0,12	0,40 \pm 0,12	0,95	0,94	0,82
T60%	176	0,51 \pm 0,13	0,54 \pm 0,12	0,95	0,95	0,85

d: directo, m: materno, PN: Peso al nacimiento, PD: Peso al destete, PA: Peso al año, GDP: Ganancia diaria de peso entre el nacimiento y destete, T120: Tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo y T60%: tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto.

Las precisiones medias de los valores genéticos tradicionales variaron entre 0,30 (para GDPd) y 0,51 (para PNd y T60%) y las de los valores genéticos genómicos de 0,28 (para T120m) hasta 0,54 (para T60%). Para la mayoría de las estimativas por el ssGBLUP se observó un incremento entre 0,01 y 0,11 puntos en la precisión con respecto de los valores genéticos estimados por el BLUP, excepto para la característica PDm (-0,01). Es posible que para esta última estimativa se hayan presentado dificultades en la convergencia de las estimativas del efecto materno.

Los resultados de precisión presentados en esta investigación en general, son similares a los reportados por Lourenco et al. (2013), quienes reportan ganancias en la precisión de los valores genómicos cuando se usa ssGBLUP en comparación con BLUP entre 0 y 0,04. Lourenco et al., (2013), mencionan que las precisiones de las predicciones genómicas con ssGBLUP siempre fueron más altas que con BLUP, sobre todo para características que tenían en cuenta el efecto materno. Esto es importante ya que los datos de ganado de carne (principal forma de producción en la que está siendo utilizada la raza BON), son más complejos para la evaluación genómica, debido a la falta de información sobre la genealogía y el fenotipo, el bajo número de hermanos por toro y vaca y la presencia de efectos maternos (Legarra et al., 2014). En ganado Holstein (línea genética de producción

lechera), se reportó un incremento en la confiabilidad de los valores genéticos cuando fueron estimados a través de ssGBLUP de 0.217 a 0,221 (Guarini et al., 2018).

Por otro lado, la similitud de los valores genéticos por medio de las correlaciones de Pearson osciló entre 0,83 y 0,96 en todas las características evaluadas (Tabla 14). De igual manera, las correlaciones de Spearman variaron entre 0,79 y 0,96, en la gran mayoría cercanas a 1, indicando similitudes entre los valores genéticos y los rankings de los animales por ambas metodologías. En todos los casos, las correlaciones fueron altamente significativas ($p < 0,01$). Por su parte, los coeficientes de regresión obtenidos oscilaron entre 0,77 y 1,12. Estos resultados indican que en la estimación de los valores genéticos en la población de ganado BON de Colombia evaluada, para características de crecimiento usando el ssGBLUP, no se alteró significativamente la magnitud de los valores genómicos con respecto al método tradicional.

Estos resultados son similares a los encontrados por Fragomeni et al. (2015), quienes en una población de ganado Holstein reportan correlaciones entre los EBV y los GEBV superiores al 0,94. Sin embargo son inferiores a los reportados en ganado de carne Japanese Black, donde las correlaciones entre los valores genéticos de toros evaluados son superiores al 0,98 (Onogi et al., 2014). Generalmente cuando se verifica esta correlación de valores genéticos entre reproductores únicamente, el valor estimado es mayor a cuando se usa en la estimativa de la correlación valores genéticos de toda la población, lo que podría explicar porque la estimativas de este último trabajo citado fue superior a la del presente estudio.

En un estudio en Colombia en ganado Holstein, Zambrano et al. (2015), reportaron correlaciones entre 0,96 y 0,99 en características de producción y calidad de la leche. Esto se explica en parte por la calidad y la cantidad de datos fenotípicos y en la matriz de relaciones de pedigrí, que caracteriza el sistema de producción de leche, que hacen que sea mucho mayor la relación entre ambos valores genéticos, lo que muestra que cuando se tiene suficiente y consistente información de genealogía y fenotipos ambos modelos son prácticamente iguales. Sin embargo, lo que se resalta con nuestros resultados, son las ganancias en cuanto a relaciones de parentesco, que ayudaron a obtener unos resultados

levemente más precisos y que justifican el uso de la información genómica en la ganadería de carne, donde es común el uso de hatos o lotes multitoros, y las relaciones entre individuos pueden ser imprecisas.

En el presente estudio la media de la desviación del coeficiente de regresión fue -0,11, oscilando entre 0,77 y 1,12, para las características en crecimiento, moderadamente cercanos a 1. Este valor de desviación del coeficiente de regresión se interpreta como el desvío de la predicción genómica por medio de la metodología ssGBLUP con respecto a la tradicional BLUP. Los valores del coeficiente de regresión cercanos a 1 sugieren que la diferencia de una unidad en la evaluación genómica resulta en un cambio de una unidad en la característica y, por tanto, para los resultados del presente estudio, se considera que están en la misma escala. Un coeficiente de regresión menor que 1 indica inflación de la varianza de las predicciones genómicas, mientras que la deflación ocurre cuando el coeficiente es mayor que 1 (Guarini et al. 2018). En nuestro caso se observa una inflación de la varianza de las predicciones genómicas debido posiblemente a que no se usó un parámetro de peso (ω) para escalar a A_{22}^{-1} . Misztal et al. (2017) expusieron que dicho parámetro explica la falta de endogamia cuando faltan algunos pedigrís. Estos autores encontraron que cuando la endogamia se contabiliza en A y se incluyen los grupos de padres fantasmas, el parámetro b_1 mejora de 0,75 a 0,90. Esto sugiere que para próximas evaluaciones genómicas tal vez se debe tener en cuenta un modelo especial que incluya parámetros de peso. Este resultado (-0,11) es similar a lo encontrado por Guarini et al. (2018), usando el ssGBLUP, donde la desviación fue de -0,12 cuando la información genómica de vacas y toros Nelore fue usada para los análisis. Estos resultados difieren de lo reportado por Zambrano et al. (2015), quienes encontraron que los coeficientes de regresión lineal entre los EBV y los GEBV fueron mucho más cercanos a 1 (oscilaron entre 0,979 y 1.008) en ganado Holstein de Colombia, esas diferencias pueden deberse posiblemente a que en ese estudio usaron una metodología de varios pasos.

Para el caso de animales jóvenes (nacidos entre 2016 y 2018), las precisiones de los EBV y los GEBV son presentadas en la Tabla 15. En este tipo de animales, la ganancia en precisión varió entre 0 y 0,10 puntos para la mayoría de las características excepto para PDm. Esto es debido posiblemente a la estructura de datos utilizada, ya que estas estimativas dependen del número de progenies por madre y el número de madres con

registros productivos (Gerstmayr, 1992), lo que pudo influir en las estimativas maternas al destete. Sin embargo, la mayoría de estos resultados son consecuentes con la premisa de Meuwissen et al. (2001), ya que al usar marcadores moleculares densos como se hizo en este estudio (107.999 SNPs), es posible estimar valores genéticos confiables cuando los animales no tienen suficientes registros fenotípicos propios o no tienen progenie. Otros estudios encontraron que en animales jóvenes de razas doble propósito (como lo son la mayoría de razas criollas colombianas), se mejora la precisión de los valores genéticos cuando se utilizan metodologías genómicas entre 0,045 a 0,116 puntos, en especial con el uso de ssGBLUP, (Croué & Ducrocq, 2017). En ganado de carne como el Angus, Lourenco et al., (2015) reportan ganancias en la precisión similares a las de este estudio, utilizando diferentes poblaciones de referencia.

Tabla 15. Precisión media de los valores genéticos tradicionales (EBV) y genómicos (GEBV) y sus respectivos errores estándar, para características productivas en animales jóvenes de la raza BON de Colombia.

Ítem	N	Precisión EBV tradicional	Precisión GEBV
PNd	56	0,52 ± 0,04	0,53 ± 0,06
PNm	48	0,34 ± 0,08	0,36 ± 0,08
PDd	35	0,43 ± 0,05	0,53 ± 0,04
PDm	26	0,29 ± 0,07	0,27 ± 0,09
GDPd	32	0,33 ± 0,05	0,35 ± 0,09
GDPm	28	0,32 ± 0,09	0,32 ± 0,09
PA	9	0,41 ± 0,03	0,43 ± 0,04
T60%	24	0,60 ± 0,06	0,63 ± 0,04

d: directo, m: materno, PN: Peso al nacimiento, PD: Peso al destete, PA: Peso al año, GDP: Ganancia diaria de peso entre el nacimiento y destete, T120: Tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo y T60%: tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto.

Los resultados presentados en este estudio indican que no hay grandes desvíos en el cálculo de los valores de cría entre la metodología tradicional y genómica, y que la inclusión del ssGBLUP dentro de los planes de mejoramiento y evaluaciones genéticas en el ganado BON, puede ser una herramienta para aumentar, aunque levemente, la precisión de las estimativas. Además, se podría lograr un progreso genético mucho más rápido, como ya ha sucedido en otro tipos de ganado como el Holstein, donde el mayor impacto de la selección

genómica está representado por varios factores como la ganancia en la confiabilidad de los valores genéticos, especialmente en los animales jóvenes, la disminución del intervalo generacional tanto en hembras como en machos, gracias al uso de animales jóvenes genéticamente superiores y un incremento en la intensidad de selección, lo que ha tenido como consecuencia el aumento en el progreso genético generacional casi al doble (Scheffers y Weigel 2012; Wiggans et al. 2016). Otra ventaja ha sido el poder corregir la genealogía con problemas de paternidad defectuosa y errores de pedigrí, que en el caso de BLUP se asumen que están correctas, por lo cual las ganancias obtenidas no sólo tienen que ver con la precisión desde el punto de vista teórico, sino la ganancia obtenida por la confiabilidad de las relaciones de parentesco (Bradford et al. 2019). Esto es especialmente importante donde hay pocos registros o son poco confiables, como el caso de este estudio donde los errores de paternidad fueron superiores al 10%.

Estos resultados indican que no hay grandes desvíos en el cálculo de los valores de cría entre las dos metodologías y que la inclusión del ssGBLUP dentro de los planes de mejoramiento y evaluaciones genéticas en el ganado BON, pueden ser una herramienta para aumentar levemente la precisión de las estimativas. Además, se puede lograr un progreso genético mucho más rápido, como en el caso de la raza Holstein. En ese caso, el mayor impacto de la selección genómica está representado por varios factores: I) la ganancia en la confiabilidad de los valores genéticos, especialmente en los animales jóvenes, II) la disminución del intervalo generacional tanto en hembras como en machos gracias al uso de animales jóvenes genéticamente superiores, y III) incremento en la intensidad de selección, porque los productores pueden realizar evaluaciones con menores densidades para genotipar animales potencialmente élites, lo que ha tenido como consecuencia el aumento en el progreso genético generacional casi al doble (Scheffers & Weigel, 2012; Wiggans et al., 2016). Otras ventajas han sido el poder considerar que no todos los genes influyen de la misma manera las características cuantitativas, y el poder corregir la genealogía con problemas de paternidad defectuosa y errores de pedigrí, que en el caso de BLUP se asumen que están correctas, por lo cual las ganancias obtenidas no sólo tienen que ver con la precisión desde el punto de vista teórico, sino la ganancia obtenida por la confiabilidad de las relaciones de parentesco (Bradford et al., 2019). Esto es especialmente importante donde hay pocos registros o son poco confiables, como el caso de este estudio donde los errores de paternidad fueron superiores al 10%.

4.5 Conclusiones

Estos resultados indican que no hay grandes desvíos entre las dos metodologías en el cálculo de los parámetros genéticos

La metodología ssGBLUP permitió reducir levemente los sesgos que pueden existir en la metodología BLUP, reflejado en un ligero aumento de la precisión de las predicciones genómicas, con respecto a las estimativas conseguidas por el BLUP.

Entre tanto, se espera que la incorporación del ssGBLUP dentro de los planes de mejoramiento genético y evaluaciones genéticas en el ganado BON, pueda ser una herramienta para aumentar la precisión de las estimativas y lograr un progreso genético mucho más rápido en la raza en las características de crecimiento, dada la disminución del intervalo generacional y corrección del pedigree que en este caso fue de 10% de los animales con genotipos, lo cual sería la principal razón para invertir en la genotipificación de gran cantidad de individuos, principalmente animales jóvenes.

4.6 Bibliografía

- Aguilar, I., Misztal, I., Johnson, D. L., Legarra, A., Tsuruta, S., & Lawlor, T. J. (2010). Hot topic : A unified approach to utilize phenotypic , full pedigree , and genomic information for genetic evaluation of Holstein final score. *Journal of Dairy Science*, 93(2), 743–752. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2730>
- Arboleda, O. (1979). Correlaciones entre pesos vivos y medidas corporales del ganado Blanco Orejinegro a diferentes edades. *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, 32(2), 27–42.
- Bernardes, P. A., Nascimento, G. B. do, Savegnago, R. P., Buzanskas, M. E., Watanabe, R. N., de Almeida Regitano, L. C., ... Munari, D. P. (2019). Evaluation of imputation accuracy using the combination of two high-density panels in Nelore beef cattle. *Scientific Reports*, 9(1), 17920. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54382-w>

- Bradford, H. L., Masuda, Y., Cole, J. B., Misztal, I., & VanRaden, P. M. (2019). Modeling pedigree accuracy and uncertain parentage in single-step genomic evaluations of simulated and US Holstein datasets. *Journal of Dairy Science*, *102*(3), 2308–2318. <https://doi.org/10.3168/jds.2018-15419>
- Cañas, J. J., Ramírez, J., Arboleda, O., Ochoa, J., Vergara, O., & Cerón, M. (2008). Estimación de parámetros genéticos para peso al destete en ganado blanco orejinegro (BON) en el noroccidente colombiano. *Revista MVZ Córdoba*, *13*(1), 1138–1145. <https://doi.org/10.21897/RMVZ.405>
- Carvalho, R., Boison, S. A., Neves, H. H. R., Sargolzaei, M., Schenkel, F. S., Utsunomiya, Y. T., ... Garcia, J. F. (2014). Accuracy of genotype imputation in Nelore cattle. *Genetics Selection Evolution*, *46*(1), 1–11. <https://doi.org/10.1186/s12711-014-0069-1>
- Cole, J. B., Vanraden, P. M., Connell, J. R. O., Tassell, C. P. Van, Sonstegard, T. S., & Schnabel, R. D. (2009). Distribution and location of genetic effects for dairy traits. *Journal of Dairy Science*, *92*(6), 2931–2946. <https://doi.org/10.3168/jds.2008-1762>
- Corporación Autónoma Regional de las cuencas de los ríos Negro y Nare (CORNARE); Universidad de Medellín. (2006). Actualización del plan de ordenamiento y manejo integral de la cuenca cuervos , en el municipio de San Rafael Antioquia. Disponible desde internet en: <https://www.cornare.gov.co/POMCAS/Documentos/Cuervos.pdf> con acceso (27/12/2018)
- Correa, E. D., Martínez, R., & Echeverri, J. (2011). Caracterización Productiva De Una Población De Bovinos Blanco Orejinegro (Bon) En Siete Hatos Colombianos. *Actas iberoamericanas de conservacion animal*, *1*(2011), 434–436.
- Croué, I., & Ducrocq, V. (2017). Genomic and single-step evaluations of carcass traits of young bulls in dual-purpose cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, *134*(4), 300–307. <https://doi.org/10.1111/jbg.12261>
- Delgado Huertas, H., Rangel, J. A., & Silva Parra, A. (2018). Caracterización De La Fertilidad Química De Los Suelos En Sistemas Productivos De La Altillanura Plana,

Meta, Colombia. *Luna Azul*, (46), 54–69. <https://doi.org/10.17151/luaz.2018.46.5>

Dominguez Viveros, J., Urbina-Valenzuela, A. R., Palacios-Espinoza, A., Callejas-Juárez, N., Ortega-Gutiérrez, J. Á., Espinoza-Villavicencio, J. L., ... Rodríguez-Castro, M. (2017). Caracterización del crecimiento de bovinos cebú en pruebas de comportamiento en pastoreo. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 4(11), 341–348. <https://doi.org/10.19136/era.a4n11.1149>

Elzo, M. A., Mateescu, R. G., Johnson, D. D., Scheffler, T. L., Scheffler, J. M., Carr, C., ... Driver, J. D. (2017). Genomic-polygenic and polygenic predictions for nine ultrasound and carcass traits in Angus-Brahman multibreed cattle using three sets of genotypes. *Livestock Science*, 202(November 2016), 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2017.05.027>

Forni, S., Aguilar, I., & Misztal, I. (2011). Different genomic relationship matrices for single-step analysis using phenotypic, pedigree and genomic information. *Genetics Selection Evolution*, 43(1), 1–7. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-43-1>

Fragomeni, B. O., Lourenco, D. A. L., Tsuruta, S., Masuda, Y., Aguilar, I., Legarra, A., ... Misztal, I. (2015). Hot topic: Use of genomic recursions in single-step genomic best linear unbiased predictor (BLUP) with a large number of genotypes. *Journal of Dairy Science*, 98(6), 4090–4094. <https://doi.org/10.3168/jds.2014-9125>

Gallego, J. L., Martínez, R. A., & Moreno, F. L. (2006). Índice de consanguinidad y caracterización fenotípica y genética de la raza bovina criolla Blanco Orejinegro. *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 7(1), 16–24.

Gerstmayr, S. (1992). Impact of the data structure on the reliability of the estimated genetic parameters in an animal model with maternal effects. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 109(1–6), 321–336. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.1992.tb00412.x>

Guarini, A. R., Lourenco, D. A. L., Brito, L. F., Sargolzaei, M., Baes, C. F., Miglior, F., ... Schenkel, F. S. (2018). Comparison of genomic predictions for lowly heritable traits using multi-step and single-step genomic best linear unbiased predictor in Holstein cattle. *Journal of Dairy Science*, 101(9), 8076–8086. <https://doi.org/10.3168/jds.2017->

14193

- Hayes, B J, Bowman, P. J., Chamberlain, A. J., & Goddard, M. E. (2009). Invited review : Genomic selection in dairy cattle : Progress and challenges. *Journal of Dairy Science*, 92(2), 433–443. <https://doi.org/10.3168/jds.2008-1646>
- Hayes, Ben J., Bowman, P. J., Chamberlain, A. C., Verbyla, K., & Goddard, M. E. (2009). Accuracy of genomic breeding values in multi-breed dairy cattle populations. *Genetics Selection Evolution*, 41(1), 1–9. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-41-51>
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC) (2007). *Estudio general de suelos y zonificación de tierras Departamento de Antioquia*. Ed. Imprenta Nacional de Colombia Bogotá. p. 615-617
- Legarra, A., Christensen, O. F., Aguilar, I., & Misztal, I. (2014). Single Step, a general approach for genomic selection. *Livestock Science*, 166(August 2014), 54–65. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2014.04.029>
- López, A., Saldarriaga, O. A., Arango, A. E., Fabio, N., Olivera, M., Bedoya, G., & Ossa, J. E. (2001). Ganado Blanco Orejinegro (BON): Una alternativa para la producción en Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 14(2), 121–128. Recuperado de <http://rccp.udea.edu.co/index.php/ojs/article/view/40>
- Lourenco, D. A. L., Misztal, I., Wang, H., Aguilar, I., Tsuruta, S., & Bertrand, J. K. (2013). Prediction accuracy for a simulated maternally affected trait of beef cattle using different genomic evaluation models 1. *J. Anim. Sci*, 91, 4090–4098. <https://doi.org/10.2527/jas2012-5826>
- Lourenco, D. A. L., Tsuruta, S., Fragomeni, B. O., Masuda, Y., Aguilar, I., Legarra, A., ... Misztal, I. (2015). Genetic evaluation using single-step genomic best linear unbiased predictor in American Angus. *Journal of Animal Science*, 93(6), 2653–2662. <https://doi.org/10.2527/jas.2014-8836>
- Ma, P., Brøndum, R. F., Zhang, Q., Lund, M. S., & Su, G. (2013). Comparison of different methods for imputing genome-wide marker genotypes in Swedish and Finnish Red

Cattle. *Journal of Dairy Science*, 96(7), 4666–4677. <https://doi.org/10.3168/jds.2012-6316>

Marestone, B. S., De Souza Dantas Muniz, C. A., De Azambuja Ribeiro, E. L., & Simonelli, S. M. (2019). Environmental effects on pre-weaning traits in Santa Gertrudis cattle. *Semina: Ciências Agrárias*, 40(3), 1297–1306. <https://doi.org/10.5433/1679-0359.2019v40n3p1297>

Martinez, G. (1992). El ganado criollo colombiano Blanco Orejinegro (BON). *Boletín de Información Sobre Recursos Genéticos Animales*. FAO, 9(9), 27–39. Recuperado de <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/012/u8030t/u8030t01.pdf>

Martínez, G., Torres, J., Guio, P., & Ballesteros, H. (2015). Utilización de toros criollos y su efecto en rasgos de reproducción y crecimiento, en un sistema de cría en la Orinoquía colombiana. *Actas Iberoamericanas de Conservación Animal*, 5(2015), 44–50. Recuperado de https://www.google.com.co/webhp?sourceid=chrome-instant&rlz=1C1AVNG_enCO629CO629&ion=1&espv=2&es_th=1&ie=UTF-8#

Martínez, R. A., Dassonneville, R., Bejarano, D., Jimenez, A., Even, G., Mészáros, G., & Sölkner, J. (2016). Direct and maternal genetic effects on growth, reproduction, and ultrasound traits in zebu Brahman cattle in Colombia1. *Journal of Animal Science*, 94(7), 2761–2769. <https://doi.org/10.2527/jas.2016-0453>

Martínez, Rodrigo;, Vásquez, R., & Gallego, J. L. (2012). Eficiencia productiva de la raza BON en el trópico colombiano. En *Corpoica* (Primera ed, Vol. 1). Bogotá D.C (Cundinamarca): © Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Corpoica, C.I. Tibaitatá.

Martínez, Rodrigo, Bejarano, D., Gómez, Y., Dasoneville, R., Jiménez, A., Even, G., ... Mészáros, G. (2017). Genome-wide association study for birth, weaning and yearling weight in Colombian Brahman cattle. *Genetics and Molecular Biology*, 40(2), 453–459. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2016-0017>

Masuda, Y., VanRaden, P. M., Misztal, I., & Lawlor, T. J. (2018). Differing genetic trend estimates from traditional and genomic evaluations of genotyped animals as evidence

- of preselection bias in US Holsteins. *Journal of Dairy Science*, 101(6), 5194–5206. <https://doi.org/10.3168/jds.2017-13310>
- Meuwissen, T. H. E., Hayes, B. J., & Goddard, M. E. (2001). Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, 157(4), 1819–1829. <https://doi.org/11290733>
- Misztal I, Bradford HL, Lourenco, DAL, Tsuruta S, Masuda Y, Legarra A. (2017). Studies on inflation of GEBV in single-step GBLUP for type. *Interbull Bull* 51:38-42.
- Misztal, I., Legarra, A., & Aguilar, I. (2009). Computing procedures for genetic evaluation including phenotypic, full pedigree, and genomic information. *Journal of Dairy Science*, 92(9), 4648–4655. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2064>
- Misztal, P. I. (2016). Genomic analyses with emphasis on single-step. *Condensed notes for short-course taught in 2015 in Poznan, Poland*, 1–17.
- Mrode, R. ., & Thompson, R. (2005). *Linear Models for the Prediction of Animal Breeding Values* (2^a ed.; R. A. Mrode, ed.). Trowbridge.: CABI Publishing.
- Neogen GeneSeek Operations. (2018). *GeneSeek Genomic Profiler Bovine 50K*. 0–3. Recuperado de www.neogen.com
- Niño, C. A. M., Elzo, M. A., Perdomo, C. M., & Rodriguez, A. J. (2012). Genetic parameters and breeding values for live weight using random regression models in a bos taurus-bos indicus multibreed cattle population in Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 25(4), 548–565.
- Onogi, A., Ogino, A., Komatsu, T., Shoji, N., Simizu, K., Kurogi, K., ... Iwata, H. (2014). Genomic prediction in Japanese Black cattle: Application of a single-step approach to beef cattle. *Journal of Animal Science*, 92(5), 1931–1938. <https://doi.org/10.2527/jas.2014-7168>
- Purcell S, Neale B, Todd-Brown K, Thomas L, Ferreira MA, Bender D, Maller J, Sklar P, de Bakker PI, Daly MJ, Sham PC, (2007). PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *Am J Hum Genet* 81:559-75.

<https://doi.org/10.1086/519795>. Epub 2007 Jul 25. PMID: 17701901; PMCID: PMC1950838.

R Core Team. (2019). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Recuperado de <https://www.r-project.org>

Ramírez-Toro E J, Ocampo-Gallego R J, Burgos-Paz W O, Elzo M A, M.-S. R. A. y C.-M. M. F. (2019). Estimación poligénica y genómico-poligénica para características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro (BON). *Livestock Research for Rural Development*, 31(3). Recuperado de <http://www.lrrd.org/lrrd31/3/ceron31030.html>

Ramírez, E., Cerón-Muñoz, M., Herrera, A. C., Vergara, O. D., Arboleda, E. M., & Restrepo, L. F. (2009). Crecimiento de hembras cruzadas en el trópico colombiano. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 22, 642–647. Recuperado de <http://rccp.udea.edu.co>

Reimann, F. A., Boligon, A. A., Campos, G. S., Cardoso, L. L., Junqueira, V. S., & Cardoso, F. F. (2018). Genetic parameters and accuracy of traditional and genomic breeding values for eye pigmentation, hair coat and breed standard in Hereford and Braford cattle. *Livestock Science*, 213(February), 44–50. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2018.04.007>

Rolf, M. M., Garrick, D. J., Fountain, T., Ramey, H. R., Weaber, R. L., Decker, J. E., ... Taylor, J. F. (2015). Comparison of Bayesian models to estimate direct genomic values in multi-breed commercial beef cattle. *Genetics, selection, evolution : GSE*, 47. <https://doi.org/10.1186/s12711-015-0106-8>

Sargolzaei, M., Chesnais, J. P., & Schenkel, F. S. (2014). A new approach for efficient genotype imputation using information from relatives. *BMC Genomics*, 15(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-478>

Schaeffer, L. R. (2006). Strategy for applying genome wide selection in dairy cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 123(4), 218–223.

Schefers, J. M., & Weigel, K. A. (2012). Genomic selection in dairy cattle: Integration of DNA testing into breeding programs. *Animal Frontiers*, 2(1), 4–9.

- <https://doi.org/10.2527/af.2011-0032>
- VanRaden, P. M. (2008). Efficient methods to compute genomic predictions. *Journal of Dairy Science*, 91(11), 4414–4423. <https://doi.org/10.3168/jds.2007-0980>
- Wiggans, G. R., Cole, J. B., Van Tassell, C. P., VanRaden, P. M., Ruiz-López, F. J., & García-Ruiz, A. (2016). Changes in genetic selection differentials and generation intervals in US Holstein dairy cattle as a result of genomic selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(28), E3995–E4004. <https://doi.org/10.1073/pnas.1519061113>
- Young AI (2019) Solving the missing heritability problem. *PLoS Genet* 15:1–7. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008222>
- Zambrano, J. C., Echeverri Zuluaga, J. J., & López Herrera, A. (2019). Evaluación genómica en ganado Holstein Colombiano, usando genotipos imputados a densidad media. *Revista MVZ Córdoba*, 24(2), 7248–7255. <https://doi.org/10.21897/rmvz.1704>
- Zambrano, J., Rincón, J., López-herrera, A., & Echeverri-Zuluaga, J. J. (2015). Estimation and comparison of conventional and genomic breeding values in Holstein cattle of Antioquia , Colombia. *Revista MVZ Cordoba*, 20(3), 4739–4753.

5. Capítulo 5: Análisis de asociación del genoma completo (GWAS) para características productivas en ganado criollo colombiano Blanco Orejinegro

5.1 Resumen

En el ganado Blanco Orejinegro (BON), una raza de ganado criollo colombiano, se desconocen las regiones genómicas y los mecanismos genéticos y fisiológicos implicados en la variación de las características de crecimiento. El objetivo de este trabajo fue identificar las regiones genómicas que están asociadas a la variabilidad de características de crecimiento en el ganado BON de Colombia. La información analizada provino de 439 individuos pertenecientes a 14 hatos, con genotipos para 107,999 SNPs e información genealógica y fenotípica de valores genéticos desregresados de animales BON para las características de crecimiento peso al nacimiento (PN), peso al destete (PD) y peso al año (PA), ganancia diaria entre el nacimiento y destete (GDP), tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo (T120) y tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto (T60%). Se realizó un análisis de asociación de todo el genoma (GWAS) usando el método Bayes Cπ. Las pruebas de asociación mostraron diferentes señales con efecto sobre la variación fenotípica de características de crecimiento en ganado BON de Colombia, ubicadas dentro de regiones genómicas con genes y vías metabólicas de importantes procesos biológicos relacionados con crecimiento y desarrollo, y asociadas al menos a un QTL reportado previamente, en especial en los BTA1, BTA2, BTA3, BTA6, BTA7, BTA10 y BTA14. Se

identificaron además dos regiones con efecto sobre varias de las características evaluadas, la primera en el BTA1 con efecto sobre PD, PA, T120 y T60% y la segunda en el BTA3 con efecto sobre el PN, PD, GDP, T120, evidenciando una correlación genética entre las características de crecimiento. Estos resultados mejorarán nuestra comprensión biológica y genética del crecimiento en ganado BON de Colombia.

5.1 Introducción

Tradicionalmente, las características de crecimiento (expresadas como pesos a diferentes edades, ganancias diarias de peso o la velocidad con que alcanza el animal un peso determinado), han sido consideradas como criterios de selección en bovinos de carne (Chud et al., 2014). Fenotipos para estas características pueden ser obtenidos fácilmente a partir de registros de campo, pues el peso del animal es rutinariamente medido varias veces en su vida productiva. Las características indicadoras de crecimiento son importantes debido a que están asociadas con la producción de carne (Buzanskas et al., 2014) y responden bien a la selección al presentar estimativas de heredabilidad de moderadas a altas (Chud et al., 2014; Moreira et al., 2015; Terakado et al., 2018). Adicionalmente, muchos estudios han demostrado correlación genética media a alta entre estas característica, causadas por desequilibrio de ligamiento (LD) y los efectos pleiotrópicos de los genes. Sin embargo, la arquitectura genética de estas características y los genes más importantes involucrados en ellas, aún no se conocen en su totalidad (Terakado et al., 2018).

Los estudios de asociación de genoma completo (GWAS, por sus siglas en inglés), han sido la principal herramienta utilizada para entender la arquitectura genética de muchas de las características cuantitativas de carácter complejo y de interés zootécnico.(Campos et al., 2018; Carvalho et al., 2020). Mediante GWAS se han identificado miles de variantes génicas como los polimorfismos de nucleótido único (SNPs, por sus siglas en inglés) asociados con las características de crecimiento en muchas razas bovinas de carne

(Campos et al., 2018; Carvalho et al., 2020), debido a que con la densidad de genotipado adecuada, se espera que al menos un SNP esté en desequilibrio de ligamiento (LD) con una mutación causativa, responsable de la variación fenotípica (Hayes & Goddard, 2010). Esto ha llevado a los primeros conocimientos sobre la identificación de variantes genéticas y los mecanismos biológicos implicados en la expresión del fenotipo, a la detección de mutaciones cercanas a loci de características cuantitativas (QTL) y a poder construir redes génicas asociadas (Campos et al., 2018).

Sin embargo, pocos son los estudios de GWAS realizados en Colombia y en sus ganados criollos (Fernández et al., 2019; Martínez, et al., 2014a; Martínez et al., 2014b; Martínez et al., 2017; Rincón et al., 2018). Por lo tanto, aún se desconocen muchas de las regiones cromosómicas y los mecanismos genéticos y fisiológicos subyacentes que están implicados en la variación genética y por tanto, en la variación fenotípica de las características de crecimiento, lo que incluye también al ganado criollo colombiano Blanco Orejinegro (BON).

El BON es una de las razas criollas más expandidas del país y un recurso zoogenético único, con un proceso de selección natural cercano a 500 años en las condiciones ambientales cambiantes del trópico (López-Herrera et al., 2001), y de potencial importancia para los sistemas de producción de Colombia. Consecuentemente, para lograr una mayor eficiencia productiva en este tipo de ganado, es importante identificar las regiones del genoma que están relacionadas con el desempeño, ya que se ha mostrado que la inclusión de la información biológicamente relevante, puede favorecer la precisión de los valores genéticos para seleccionar animales genéticamente superiores (VanRaden et al., 2017).

Por tanto, este estudio tuvo como objetivo identificar SNPs y regiones genómicas que están asociadas con características de crecimiento en el ganado BON de Colombia.

5.2 Materiales y métodos

5.2.1 Consideraciones éticas

Este trabajo cuenta con aprobación del comité de ética para el cuidado y uso de los animales de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín mediante CICUA-005 de 2016.

5.2.2 Bases de datos

Se utilizó información de valores genéticos estimados (EBV) de 439 individuos provenientes de 14 hatos colombianos de ganado BON, información derivada de los resultados del capítulo 3, para las características de crecimiento: peso al nacimiento (PN), peso al destete (PD), peso al año (PA), ganancia diaria de peso entre el nacimiento y destete (GDP), tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo (T120) y tiempo para alcanzar el 60% del peso adulto (T60%). Estos valores genéticos fueron desregresados (dEBV) para usarlos como variables respuesta en el estudio de asociación y para la estimación del efecto de los marcadores, a través del paquete DRP del programa R (R Core Team, 2019), siguiendo el protocolo recomendado por Garrick, Taylor & Fernando (2009). La desregresión consistió en ajustar los EBVs de acuerdo con su confiabilidad y con la heredabilidad de la característica y en eliminar el efecto promedio de los padres sobre los EBVs. Otros autores han incluido los dEBV como variable respuesta en los estudios de GWAS bajo diferentes metodologías bayesianas (Campos et al., 2018; Carreño et al., 2019; Guarini et al., 2018; Lourenco et al., 2013; Nayeri et al., 2016; Saatchi et al., 2014; Weng et al., 2016; Zambrano et al., 2019), dado que estos solo tienen en cuenta el efecto genético aditivo y bajo esta metodología bayesiana, se disminuye el tiempo computacional y se aumenta la probabilidad de convergencia.

Finalmente, la información de pedigrí de los 439 individuos con genotipo fue utilizada en los análisis para incluir el efecto poligénico. El total de animales informativos relacionados con los animales genotipados fue de 812.

5.2.3 Toma de muestras para la extracción de DNA

De los 14 hatos con información genealógica se hizo extracción de DNA a partir de sangre o semen de 419 animales BON, seleccionados por ser los más representativos de la población, de acuerdo con la genealogía (mayor número de progenies) y la información fenotípica. Estos animales de la raza BON fueron seleccionados proporcionalmente según la población de los hatos, incluyendo ejemplares de todos los grupos etarios y estados fisiológicos. Se colectaron 4 ml de sangre a partir de la vena coccígea media de 404 animales, utilizando tubos BD vacutainer® con EDTA como anticoagulante. Posterior a la colecta, las muestras fueron embaladas con toallas de papel y papel stretch, y empacadas en cajas de icopor con gel refrigerante para la conservación de la cadena de frío. Las muestras fueron transportadas al laboratorio de Biotecnología Animal de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín, donde se almacenaron a 4°C hasta su uso para extracción de DNA. Adicionalmente, se recolectaron muestras de semen de 15 individuos que fueron almacenadas en termos de nitrógeno a -196°C. La extracción de DNA genómico para todas las muestras de sangre y semen fue realizada utilizando el kit Thermo Scientific Gene JET Genomic DNA Purification Kit #K0722 siguiendo las instrucciones del fabricante. Una vez extraído el DNA se almacenó a -20°C para su posterior procesamiento.

La calidad y cantidad del DNA se verificó mediante NanoDrop™ 2000/2000c Spectrophotometers (Thermo Scientific™), donde se verificó la relación A260/280 (mayor a 1.7) y la cantidad de DNA en ng (mayor a 500 ng). La integridad se verificó mediante técnica de electroforesis en gel de agarosa al 1%, donde se observó si existía una única banda de DNA genómico. Posterior a la extracción y control de calidad, las muestras de DNA fueron liofilizadas usando el liofilizador Labconco™ Console FreeZone™ del Laboratorio de Control de Calidad de Alimentos de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín, y enviadas a la Corporación Neogen® (Estados Unidos) para el proceso de genotipado

5.2.4 Determinación de genotipos

Fueron genotipados 419 animales, 349 (90 machos y 259 hembras) con el chip GGP Bovine 50K (48.268 SNPs) y 70 animales (26 machos y 44 hembras) con el chip GGP Bovine150K (140.668 SNPs) (Neogen GeneSeek Operations, 2018). Estos 70 animales se genotiparon en alta densidad por ser más informativos por sus relaciones en el pedigrí, es decir, eran toros y vacas con descendencia, buscando de esta manera favorecer el proceso de imputación.

El software R (R Core Team, 2019) fue usado para remover polimorfismos como de inserciones y deleciones (INDELS), SNPs sin posición conocida o que pertenecían a los cromosomas mitocondriales o sexuales. Posterior a la exclusión de marcadores, se mantuvieron un total de 42.604 y 119.841 SNPs, en los chips 50K y 150K respectivamente. Los genotipos para cada SNP fueron definidos como genotipos discretos (0,1 y 2), recodificados como AA:2, homocigoto para el primer alelo, Aa: 1, heterocigoto y aa: 0, homocigoto para el segundo alelo, utilizando el software Plink (Purcell et al., 2007).

5.2.5 Imputación de genotipos

Después de editar la información, se mantuvieron en total 33.355 SNPs comunes a los dos chips (50K y 150K) en la menor densidad y se excluyeron SNPs repetidos en el mismo cromosoma y posición en ambas densidades. Finalmente permanecieron 118.116 SNPs en el chip de mayor densidad. Los genotipos faltantes (ambos alelos eran desconocidos) se codificaron con el número 5. Los SNPs fueron ordenados por número de cromosoma (1-29) y posición en pb dentro del cromosoma, teniendo en cuenta el ensamblaje del genoma bovino de referencia ARS-UCD1.2 del GenBank (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/assembly/GCA_002263795.2; número de acceso al GenBank NKLS00000000.2). El pedigrí de los animales genotipados que incluía información de 7799 animales fue incluido en el análisis con el fin de mejorar la exactitud de la imputación. La imputación fue llevada a cabo en el programa Fimpute (Sargolzaei et al. 2014). Además, se adicionaron 20 animales sin genotipo en el proceso por imputación, considerándose que solo se imputaran animales sin genotipo que tuvieran al menos 5 generaciones de información en el pedigrí. Después de este proceso se obtuvo información de genotipo de 118.116 SNPs para 439 individuos.

La exactitud de la imputación fue determinada de manera similar a Ma et al., (2013), por medio de la tasa de alelos correctos (CR), que se calculó como el número de alelos imputados correctamente dividido por el número total de alelos imputados en el conjunto de datos, siendo mayor a 0,97.

5.2.6 Control de calidad

EL control de calidad fue realizado usando el programa PREGSF90 de la familia de programas BLUPF90 (Miszta et al., 2009). El control de calidad para marcadores consistió en mantener SNPs con call rate > 0,90, alelos de menor frecuencia (MAF) > 0,05, en equilibrio de Hardy Weinberg (HWE) $p > 0,001$. Adicionalmente, fueron descartados marcadores con errores mendelianos. Después del control de calidad el total de SNPs en estudio fue de 107.999 y el total de animales con genotipo fue de 439. En media el call rate por SNP fue de 0,998 y por animal de 0,998, el MAF de 0,30 y los alelos faltantes después de la limpieza de 0,242%.

5.2.7 Análisis de asociación

Fue utilizado el método Bayes $C\pi$ para estimar los efectos de los marcadores sobre cada una de las características (Habier et al., 2011). El modelo estadístico general usado fue:

$$Y = \mu + u + \sum_{i=1}^l Z_i a_i + e$$

Donde, Y es un vector de dEBVs para cada una de las características de crecimiento PN, PD, PA, GDP, T120, T60%, μ es la media general, u es el vector de efectos poligénicos de los individuos en el pedigrí (812 individuos relacionados con los genotipados); este efecto se incluyó con el fin de mejorar la potencia de la prueba, recogiendo la variación genética no capturada por los marcadores (Hayes, 2007), i es el número de SNPs, Z_i corresponde al vector de genotipos para el i -ésimo SNP, a_i es el efecto aditivo para cada SNP, y e es el vector de efectos residuales.

Bajo este modelo de Bayes $C\pi$, se asumió una *a priori* constante para μ y una distribución $u|A\sigma_u^2$ aproximadamente $N(0, A\sigma_u^2)$, donde A es la matriz de parentesco entre los individuos y σ_u^2 es la varianza genética no explicada por los SNPs. La distribución *a priori*

para a_i fue una distribución mixta dependiente en la varianza $\sigma_{a_i}^2$ y la probabilidad π de tener SNPs con efecto. Para π se asumió primero una distribución uniforme *a priori* $U(0, 1)$, con el fin de estimar un π aproximado en el análisis de las diferentes características y establecer a posterior una distribución para mejorar la posibilidad de convergencia. Dado que los análisis preliminares dieron estimaciones de π cercanas a 1% en todas las características evaluadas, este se fijó al 1% para estimar las soluciones de los efectos de los SNPs a ser incluidos. Para realizar este proceso fue usado el software GS3 que permite usar las Cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) para estimar el efecto de cada SNP (Legarra, Ricard & Filangi, 2016). El procedimiento contó con 100.000 iteraciones con un periodo de descarte de 20.000, con correcciones cada 10.000 y muestreo cada 10 iteraciones, de acuerdo con lo mínimo recomendado para llegar a la convergencia. El diagnóstico de convergencia fue verificado mediante el uso del paquete boa en el software R (Smith, 2007). Se seleccionaron las señales con mayor impacto sobre las características cuando π se fijó al 1%, ya que la probabilidad de que los marcadores tuviesen efecto era de 1. Los efectos de los marcadores moleculares fueron graficados usando el software R (R Core Team, 2019), de acuerdo a su ubicación en el genoma bovino.

5.2.8 Búsqueda y anotación funcional de genes

El mapa de localización y los Manhattan Plots de los marcadores con mayor efecto, se realizaron con base al ensamblaje del genoma bovino de referencia ARS-UCD1.2 del GenBank (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/assembly/GCA_002263795.2; número de acceso al GenBank NKLS00000000.2). Complementario a esto, se utilizó la herramienta Variant Effect Predictor (VEP) (McLaren et al., 2016) del ENSEMBL, para determinar los genes con efecto sobre las características. La anotación de los genes tuvo en cuenta la ontología para procesos biológicos (Gene ontology) y vías metabólicas (KEGG) por medio de la herramienta The Database for Annotation, Visualisation and Integrated Discovery (DAVID) versión 6.8 usando un umbral de $p < 0.01$ (Huang, Sherman & Lempicki, 2009). Finalmente, se buscaron reportes de QTL descritos anteriormente, cercanos a los SNPs con mayor

efecto para las características de crecimiento del ganado BON, según la base de datos Animal QTLdb en la sección QTLdb cattle (Hu et al., 2013).

5.3 Resultados y discusión

5.3.1 Valores genéticos

Los EBVs medios de los individuos genotipados mostraron una variación importante, presentándose tanto animales positivos como negativos para el mérito genético de las características (Tabla 16), lo que permitió hacer el estudio de asociación.

Tabla 16. Análisis descriptivo de los valores genéticos de los animales con genotipo, estimados para las características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia

Característica	Máximo	Mínimo	Media	Desviación estándar
PN	2,69	-1,31	0,47	0,90
PD	21,43	-10,44	1,99	7,62
PA	9,45	-13,91	0,52	6,20
GDP	0,0591	-0,037	0,0066	0,0196
T120	19,27	-20,11	-1,71	9,09
T60%	219,99	-223,89	-42,77	121,16

PN: Peso al nacimiento, PD: Peso al destete, PA: Peso al año, GDP: Ganancia diaria de peso entre el nacimiento y destete, T120: Tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo y T60%: tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto.

5.3.2 Análisis de asociación

De los 107,999 SNPs analizados bajo la metodología Bayes C π , se encontró que alrededor del 1% (π) de los SNPs tuvieron una señal importante sobre las características de crecimiento en ganado BON de Colombia. El total de señales fueron 876 para PN, 983 para PD, 1058 para PA, 772 para GDP, 1052 para T120 y 1730 para T60.. En la Figura 8

se puede observar cómo se distribuyen los SNPs con efecto, de acuerdo con las consecuencias de predicción y codificación, en las características de crecimiento de ganado BON de Colombia. Es importante resaltar que en el proceso de búsqueda de regiones y SNPs con efecto relevante, se encontró para las consecuencias de predicción, que la mayoría de SNPs están localizados dentro de regiones intrónicas (51%) e intergénicas (37%) y muy pocas están implicadas en la codificación de los genes (es decir en exones, como variantes sinónimas, sin sentido, entre otras). Sin embargo, estos resultados son esperados teniendo en cuenta que de todo el genoma de los vertebrados, menos del 3% son genes que codifican para proteínas u otras moléculas como RNAs (Carvalho et al., 2019). Se pueden encontrar marcadores con gran efecto en secciones del genoma sin una función aparente o no codificante, ya que están implicados en procesos de replicación, transcripción o traducción del DNA o debido a que se encuentran ligados con un QTL importante para alguna característica particular (Rincón et al., 2018).

En este estudio se encontró que el 1,6% de los SNPs eran variantes sinónimas o sin sentido como consecuencia de predicción, siendo el 54 y 44%, respectivamente, de todas las consecuencias de codificación (Figura 8). Estas variantes son aquellas que, a pesar de estar en una región de codificación, no cambian el aminoácido traducido, pero pueden causar cambios en la expresión, conformación y/o función de las proteínas, lo que finalmente influye en el fenotipo. (Carvalho et al., 2019)

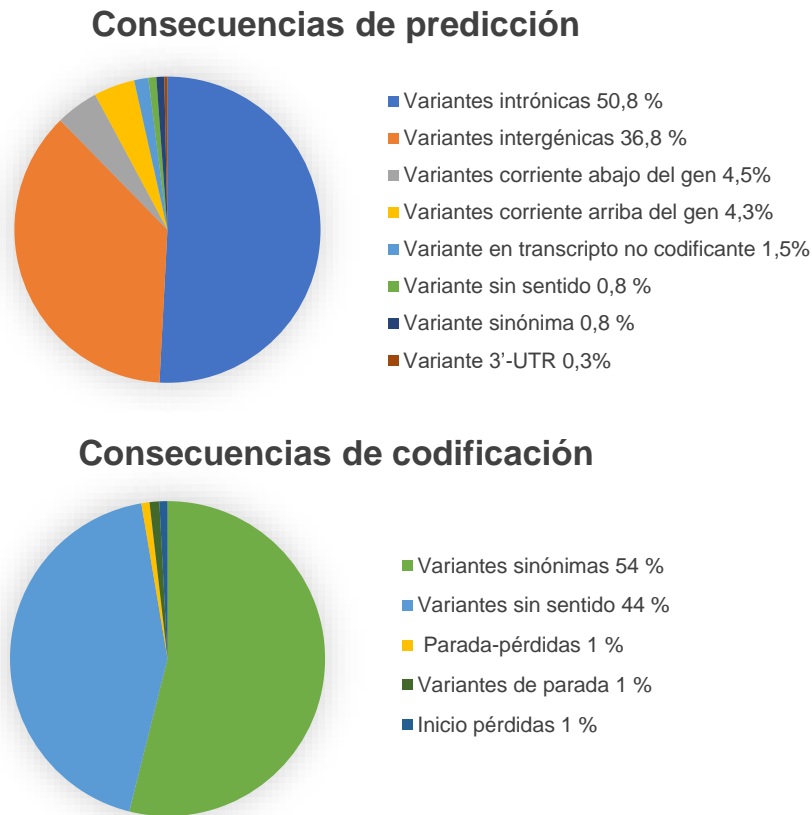


Figura 8. Consecuencias de predicción y codificación de los SNPs con efecto sobre las diferentes características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro (BON).

Haciendo un análisis de la distribución de los SNPs con efecto para cada una de las 6 características de crecimiento del ganado BON, se encontró que estos estuvieron distribuidos en todos los cromosomas autosomales (BTA), cuando π se fijó a 0,01 (Figuras 9 y 10). Sin embargo, muy pocos marcadores mostraron un pico definido, a excepción de la característica T60%, donde se observó un solo pico en el BTA 1 con varios marcadores asociados posiblemente por el LD, importantes por estar localizados probablemente cerca de un QTL, esto teniendo en cuenta que valores óptimos de LD ($r^2 \geq 0,30$) se alcanzó a una distancia de 77,7 kb y el LD existente dentro de 1Mb fue de 0,17, en ganado BON de Colombia.

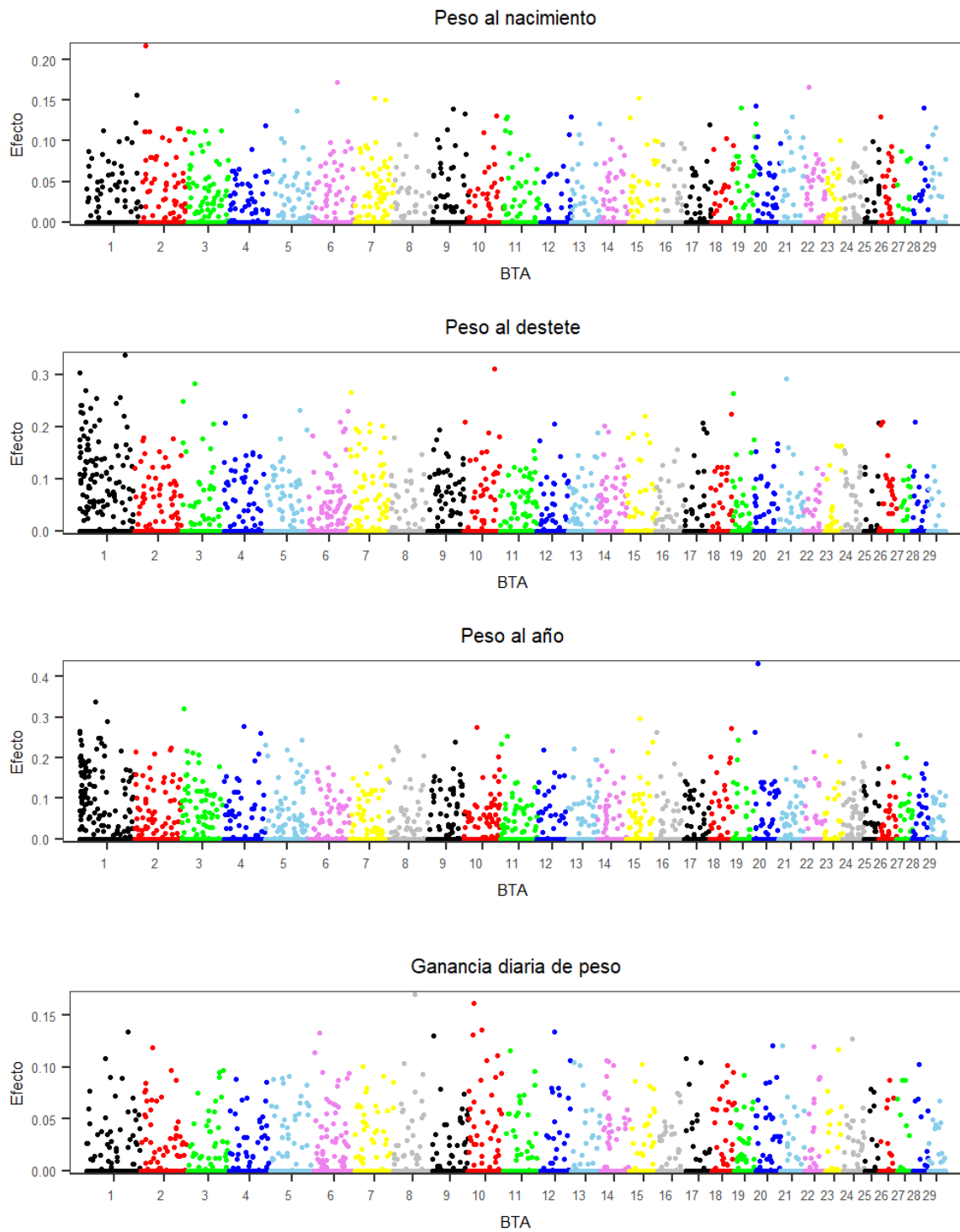


Figura 9. Manhattan Plots de los efectos de los SNPs ($\pi=0,01$) sobre las características peso al nacimiento, peso al destete, peso al año y ganancia diaria de peso entre el nacimiento. Eje Y: efecto de la señal en valor absoluto. Eje X: BTA en el que se encuentra el SNP.

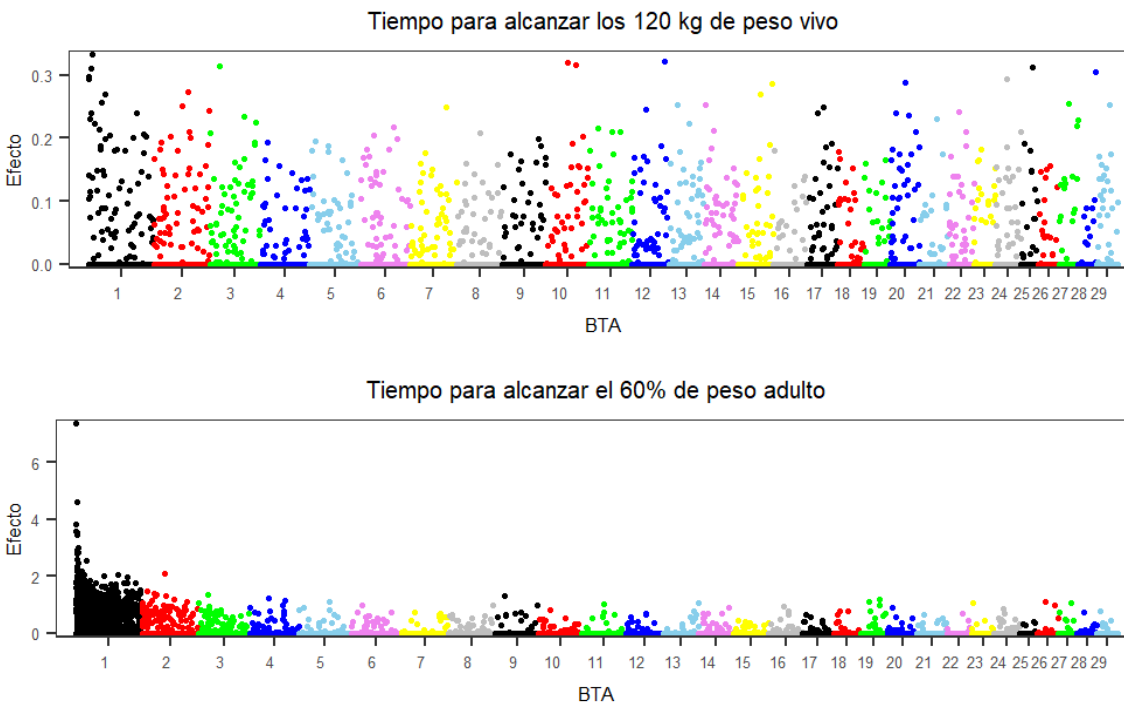


Figura 10. Manhattan Plots de los efectos de los SNPs ($\pi=0,01$) sobre las características tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo y tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto. Eje Y: efecto de la señal en valor absoluto. Eje X: BTA en el que se encuentra el SNP.

Para entender mejor las señales de SNPs con mayor efecto (Figuras 9 y 10), se seleccionaron las 6 señales más importantes para cada característica en ganado BON y se realizó una anotación funcional de estas regiones genómicas (Tabla 17), y, se identificaron varios de los genes ya caracterizados en el genoma bovino dentro de una ventana de 1Mb, ya que en esta longitud se explicó más del 1% de la varianza genética aditiva (cerca al 3,9%).

Tabla 17. Descripción de las 6 señales con mayor efecto sobre las características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia

Característica	Código rs	Cromosoma/ Posición	Gen/consecuencia
PN	rs110909705	2:12607950	Variante intergénica cercana al <i>SATB1</i> en una ventana de 0,5Mb arriba
	rs136797902	6:69142438	<i>LNX1</i> / Variante Intrónica
	rs137130959	22:11737948	Variante corriente abajo de un <i>lncRNA</i> Está dentro de una ventana de 1Mb donde están los genes <i>CTDSPL</i> , <i>VILL</i> , <i>PLCD1</i> , <i>DLEC1</i> , <i>ACAA1</i> , <i>MYD88</i> , <i>OXR1</i> , <i>XYLB</i> , <i>SLC22A14</i> , <i>EXOG</i> , <i>SCN5A</i> , <i>SCN10A</i>
	rs41638891	1:146106955	<i>PCNT</i> / Variante corriente abajo de un gen
	rs110329246	7:54585899	Variante intergénica, dentro de la región de 1Mb flanqueante están los genes <i>NR3C1</i> y <i>ARHGAP26</i>
	rs137084571	15:29840125	<i>CBL</i> /Variante Intrónica
PD	rs134427941	1:129777958	Variante corriente arriba de un <i>lncRNA</i> . Dentro de una ventana de 1Mb se encuentran varios genes como <i>RBP1</i> , <i>RBP2</i> , <i>COPB2</i> , <i>MRPS22</i> , <i>FOXL2</i>
	rs135354753	10:85900334	<i>LTBP2</i> /Variante corriente arriba
	rs110470656	1:918822	<i>RCAN1</i> / Variante intrónica
	rs109480827	21:20306891	Variante intergénica. Dentro de una ventana de 1Mb se encuentran varios genes como <i>ACAN</i> , <i>HAPLN3</i> , <i>MFG8</i> , <i>ABHD2</i> , <i>RLBP1</i> , <i>FANCI</i>
	rs29012123	3:37275225	Variante intergénica
	rs137203180	1:15931146	Variante intergénica. Dentro de 1Mb se encuentra el gen <i>NCAM2</i> y <i>ENSBTAG00000053315</i>
PA	rs41936372	20:11927432	Variante intergénica, Dentro de 1Mb se encuentran los genes <i>PIK3R1</i> y <i>LOC101902172</i>
	rs42900346	1:44802416	<i>LOC529036</i> /Variante Intrónica
	rs134384288	3:6936373	<i>UAP1</i> / Variante intrónica
	rs110893682	15:40057320	Variante intergénica
	rs109981327	1:80305567	Variante Intergénica cercana a genes <i>ST6GAL1</i> y <i>ADIPOQ</i>
	rs110470656	1:918822	<i>RCAN1</i> / Variante intrónica
GDP	rs109930595	8:62086510	<i>SHB</i> / Variante intrónica
	rs110489865	10:17070247	Variante intergénica cercana a gen <i>UACA</i>
	rs110820386	10:39910015	Variante intergénica. Dentro de una ventana de 1Mb se encuentran varios genes como <i>RPL10L</i> , <i>ENSBTAG00000054557</i> , <i>MDGA2</i>
	rs133368757	1:120361533	Variante intergénica
	rs110220549	12:41530417	Variante intergénica
	rs109161907	6:16613526	Variante intergénica, Dentro de una ventana de 1Mb se encuentran varios genes como <i>RPL34</i> , <i>ETNPPL</i> , <i>OSTC</i> y <i>LEF1</i>
T120	rs134983191	1:9909841	<i>CYYR1</i> /Variante intrónica
	rs41566663	12:75268621	<i>FARP1</i> / Variante intrónica
	rs43626465	10:52494564	Variante intergénica. Dentro de una ventana de 1Mb se encuentran varios genes como <i>AQP9</i> , <i>ALDH1A2</i> , <i>POLR2M</i> , <i>MYZAP</i> , <i>CGNL1</i>
	rs109813290	10:71561822	<i>DAAM1</i> /Variante intrónica
	rs136328866	3:24327001	Variante intergénica. Dentro de una ventana de 1Mb se encuentran varios genes como <i>WARS2</i> y <i>TBX15</i>
	rs134289085	1:1139082	Variante intergénica. Dentro de una ventana de 1Mb se encuentran varios genes como <i>RCAN1</i> , <i>CBX3</i> , <i>KCNE1</i> , <i>KCNE2</i> , <i>MRPS6</i>
T60%	rs132839889	1:719789	Variante intergénica. Dentro de una ventana de 1Mb cercana a genes como <i>RCAN1</i> , <i>CBX3</i> , <i>KCNE1</i> , <i>KCNE2</i>
	rs110884623	1:3147141	<i>URB1</i> / Variante intrónica
	rs136413446	1:949357	<i>RCAN1</i> / Variante intrónica

Característica	Código rs	Cromosoma/ Posición	Gen/consecuencia
	rs136352178	1:5359288	Variante intergénica. Dentro de una ventana de 1Mb se encuentran varios genes como <i>CLDN17</i> , <i>CLDN8</i> , <i>KRTAP24-1</i> .
	rs110887329	1:1110393	<i>SMIM11A</i> / Variante intrónica
	rs135229843	1:5372683	Variante intergénica. Dentro de una ventana de 1Mb se encuentran varios genes como <i>CLDN17</i> , <i>CLDN8</i> , <i>KRTAP24-1</i>

PN: peso al nacimiento; PD: peso al destete, PA: Peso al año, GDP: Ganancia Diaria de peso, T120: Tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo, T60%: Tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto.

5.3.3 Regiones genómicas asociadas a las características productivas en ganado BON de Colombia

PN: Para esta característica, un total de 395 genes fueron identificados dentro de las regiones genómicas asociadas. Las mayores señales y los genes asociados se encontraron en los BTA1 (*PCNT*), BTA2 (*SATB1*), BTA6 (*LN1*), BTA7 (*NR3C1* y *ARHGAP26*), BTA15 (*CBL*), y BTA22 (*CTDSPL*, *VILL*, *PLCD1*, *DLEC1*, *ACAA1*, *MYD88*, *OXR1*, *XYLB*, *SLC22A14*, *EXO2*, *SCN5A* y *SCN10A*) (Tabla 17). Las dos señales más importantes, corresponden a los SNPs rs110909705 y rs136797902, los cuales se encuentran cerca del gen *SATB1* (BTA2) y en un intrón del gen *LN1* (BTA6), respectivamente.

El *SATB1* ha sido asociado con las concentraciones de T3 (triyodotironina), una hormona involucrada con muchos procesos fisiológicos, incluyendo el crecimiento y desarrollo (Gan et al., 2019), importantes para el PN. El gen *LN1* ha sido asociado anteriormente con características como marmoleo (Carvalho et al., 2019).

Las mayores señales asociadas al PN se encuentran ubicadas en regiones genómicas que ya han sido asociadas con QTL (Tabla 18). El rs110909705 (mayor señal) ubicado en el BTA2, está dentro de una región del genoma asociada con peso al nacimiento, ganancia diaria promedio y peso al año (Kim et al., 2003; Kneeland et al., 2004; Maltecca et al., 2009). Las demás señales han sido asociadas con muerte fetal (Höglund et al., 2012), peso de la carcasa (McClure et al., 2010), peso al destete, año y adulto (McClure et al., 2010).

Tabla 18. Descripción de los QTL asociados a los SNPs con mayor efecto sobre las características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.

Característica	Código rs	Cromosoma/ posición	Tipo de QTL asociado según CattleQTLdb	Autor
PN	rs110909705	2:12607950	Peso corporal (nacimiento),	(Kneeland et al., 2004)
			ganancia diaria promedio	(Maltecca et al., 2009)
			Peso corporal (año)	(Kim et al., 2003)
	rs136797902	6:69142438	Muerte fetal	(Höglund et al., 2012),
			Peso de la carcasa	(McClure et al., 2010)
	rs137130959	22:11737948	peso corporal (año)	(McClure et al., 2010)
	rs41638891	1:146106955	Intervalo al primer estro después del parto	(Zhang et al., 2019)
	rs110329246	7:54585899	Peso corporal (año)	(McClure et al., 2010)
			Profundidad del cuerpo	(Ashwell et al., 2005)
			rs137084571	15:29840125
Peso corporal (destete)	(Saatchi et al., 2014a)			
Peso corporal (adulto)	(McClure et al., 2010)			
PD	rs134427941	1:129777958	Intervalo parto primer estro	(Zhang et al., 2019)
	rs135354753	10:85900334	Consumo de alimento residual	(Saatchi, et al., 2014)
	rs110470656	1:918822	Consumo de alimento residual	(Sherman et al., 2009)
	rs109480827	21:20306891	Peso corporal (nacimiento)	(Saatchi et al., 2014a)
			Peso corporal (adulto)	(McClure et al., 2010)
	rs29012123	3:37275225	Peso corporal (destete)	(Saatchi et al., 2014) (McClure et al., 2010)
rs137203180	1:15931146	Peso corporal (nacimiento)	(McClure et al., 2010)	
PA	rs41936372	20:11927432	Peso corporal (destete, al año y adulto)	(McClure et al., 2010)
	rs42900346	1:44802416	Peso corporal (destete)	(McClure et al., 2010)
			Peso corporal (año)	(Kim et al., 2003)
Peso corporal (sacrificio)			(Takasuga et al., 2007)	

Característica	Código rs	Cromosoma/ posición	Tipo de QTL asociado según CattleQTLdb	Autor
	rs134384288	3:6936373	Peso corporal (destete)	(Saatchi et al., 2014a)
	rs110893682	15:40057320	Edad a la pubertad	(Stafuzza et al., 2019)
			Altura (adulto)	(McClure et al., 2010)
	rs109981327	1:80305567	Peso corporal (nacimiento)	(Casas et al., 2003)
	rs110470656	1:918822	Consumo de alimento residual	(Sherman et al., 2009)
	rs109930595	8:62086510	Peso corporal (nacimiento)	(McClure et al., 2010)
	rs110489865	10:17070247	Peso corporal (nacimiento)	(McClure et al., 2010)
			Peso corporal (destete)	(McClure et al., 2010)
			Peso corporal (año)	(McClure et al., 2010)
			Profundidad corporal	(Ashwell et al., 2005)
			pH muscular	(Gutiérrez-Gil et al., 2008)
	rs110820386	10:39910015	Altura (año)	(McClure et al., 2010)
GDP	rs133368757	1:120361533	Ganancia diaria promedio	(Peters et al., 2012)
	rs110220549	12:41530417	Peso corporal (destete)	(McClure et al., 2010)
			Peso corporal (adulto)	(McClure et al., 2010)
			Peso corporal (sacrificio)	(Imumorin et al., 2011)
	rs109161907	6:16613526	Peso corporal (nacimiento)	(Casas et al., 2000)(Kneeland et al., 2004)
			Peso corporal (destete)	(Maltecca et al., 2009) (Saatchi et al., 2014a)
	rs134983191	1:9909841	Peso corporal (nacimiento)	(McClure et al., 2010)
	rs41566663	12:75268621	Número de folículos antrales	(Oliveira Júnior et al., 2017)
	rs43626465	10:52494564	Peso corporal (nacimiento)	(McClure et al., 2010)
T120	rs109813290	10:71561822	Peso corporal (adulto)	(McClure et al., 2010)
	rs136328866	3:24327001	Peso corporal (nacimiento)	(Casas et al., 2003) (McClure et al., 2010)
			Peso corporal (destete)	(Saatchi et al., 2014a)

Característica	Código rs	Cromosoma/ posición	Tipo de QTL asociado según CattleQTLdb	Autor
T60%	rs134289085	1:1139082	Consumo de alimento residual	(Sherman et al., 2009)
	rs132839889	1:719789	Consumo de alimento residual	(Sherman et al., 2009)
	rs110884623	1:3147141	Consumo de alimento residual	(Sherman et al., 2009)
	rs136413446	1:949357	Consumo de alimento residual	(Sherman et al., 2009)
	rs136352178	1:5359288	Consumo de alimento residual	(Sherman et al., 2009)
	rs110887329	1:1110393	Consumo de alimento residual	(Sherman et al., 2009)
	rs135229843	1:5372683	Consumo de alimento residual	(Sherman et al., 2009)

PN: peso al nacimiento; PD: peso al destete, PA: Peso al año, GDP: Ganancia Diaria de peso, T120: Tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo, T60%: Tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto.

PD: Para esta característica, un total de 396 genes fueron identificados dentro de las regiones genómicas asociadas. Las mayores señales y los genes asociados en ganado BON para esta característica de crecimiento se encontraron en los BTA1 (*RCAN1*, *RBP1*, *RBP2*, *COPB2*, *MRPS22*, *FOXL2*, *NCAM2* y *ENSBTAG00000053315*), BTA3, BTA10 (*LTBP2*) y BTA21 (*ACAN*, *HAPLN3*, *MFGE8*, *ABHD2*, *RLBP1* y *FANC1*) (Tabla 17). Las dos señales (Figura 9), correspondieron a los SNPs rs134427941 y rs135354753, que se encontraron cerca del gen *RBP1* y corriente arriba del gen *LTBP2*, respectivamente.

El *RBP1* es un gen que ha sido asociado con el consumo de alimento residual (De Las Heras-Saldana et al., 2019). Por su parte, el gen *LTBP1* está relacionado con el factor de crecimiento epidérmico (EGF), el cual ha sido asociado con la eficiencia alimenticia en el ganado y la ganancia diaria de peso (Seabury et al., 2017), importantes para el PD, ya que son medidas de la eficiencia en que un animal consume alimento y gana peso.

Las mayores señales asociadas al PD se encuentran ubicadas en regiones genómicas que ya han sido asociadas con QTL (Tabla 18) y cabe resaltar, que en el BTA1 se aprecian dos de los picos más importantes ligados con varios SNPs. Estas señales han sido asociadas a consumo de alimento residual (Saatchi, et al., 2014; Sherman et al., 2009), peso corporal

al nacimiento (McClure et al., 2010; Saatchi et al., 2014a), destete (McClure et al., 2010; Michenet et al., 2016; Saatchi et al., 2014b) y peso adulto (McClure et al., 2010) y al intervalo parto primer estro (Zhang et al., 2019).

PA: Para esta característica, un total de 430 genes fueron identificados dentro de las regiones genómicas asociadas. Las mayores señales y los genes asociados se encontraron en los BTA1 (*LOC529036*, *ST6GAL1*, *ADIPOQ* y *RCAN1*) BTA3 (*UAP1*), BTA15 y BTA20 (*PIK3R1* y *LOC101902172*) (Tabla 17). La mayor señal correspondiente al SNP rs41936372, está ubicado en una región intergénica del cromosoma 20, cercana al gen *PIK3R1*, el cual ha sido asociado con producción de leche, grasa y proteína en ganado lechero (Han et al., 2019). Este gen también está relacionado a los genes que intervienen en la ruta metabólica del factor de crecimiento insulínico 1 (IGF1), y que han sido asociados con la edad a la pubertad en el ganado Brahman (Fortes et al., 2013); de ahí su importancia con el PA, un peso cercano a la pubertad de los animales.

La siguiente señal más importante para PA corresponde al SNP rs134384288, que se encuentra en un intrón del *UAP1*. Este gen ha sido asociado con características de crecimiento y de carcasa (Casas et al., 2003). También ha sido asociado con la composición de ácidos grasos de la carne en ganado Nelore (Lemos et al., 2016).

Las mayores señales asociadas con PA se encuentran ubicadas en regiones genómicas que ya han sido relacionadas con al menos un QTL (Tabla 18). Estos han sido asociados con pesos corporales al nacimiento (Casas et al., 2003), al destete (McClure et al., 2010; Saatchi et al., 2014b), al año (McClure et al., 2010; Kim et al., 2003), a la edad adulta (McClure et al., 2010) y al sacrificio (Takasuga et al., 2007). También se han asociado con la altura en el animal adulto (McClure et al., 2010), la edad a la pubertad (Stafuzza et al., 2019) y al consumo de alimento residual (Sherman et al., 2009), mostrando las correlaciones que hay entre diversas características de crecimiento y los genes que las controlan, y además las relaciones con la eficiencia alimentaria y con la edad a la pubertad; así posiblemente un animal que sea más eficiente para ganar peso, posiblemente tendrá un mayor peso al año de vida y llegará a la pubertad de manera más rápida. Cabe resaltar, que una de las mayores señales se encontró en el BTA1, corresponde a la mencionada anteriormente para eficiencia alimentaria y asociada a PD.

GDP: Para esta característica, un total de 335 genes fueron identificados dentro de las regiones genómicas asociadas. Las mayores señales y los genes asociados se encontraron en los BTA1, BTA6 (*RPL34*, *ETNPPL*, *OSTC* y *LEF1*), BTA8 (*SHB*), BTA10 (*UACA*, *RPL10L*, *MDGA2* y *ENSBTAG00000054557*) y BTA12 (Tabla 17). La mayor señal correspondió al SNP rs109930595, localizado en un intrón del gen *SHB* (BTA8). El *SHB* ha sido asociado como gen candidato para la pigmentación del área de los ojos en ganado Holstein (Hollmann et al., 2017) y dentro de un clúster de genes asociados al desarrollo de los órganos en los animales (Marete et al., 2018).

Dentro del Manhattan Plot de la característica GDP (Figura 9), cabe resaltar que se evidencian dos picos en el BTA10, consecuente con las dos siguientes mayores señales correspondientes a los SNPs rs110489865 y rs110820386. El primero ha sido asociado con diferentes QTL relacionados con características de crecimiento (Tabla 18) como peso corporal a diferentes edades (McClure et al., 2010), a la profundidad corporal y al pH muscular (Gutiérrez-Gil et al., 2008). Por su parte el rs110820386, ha sido relacionado con un QTL asociado con la altura al año (McClure et al., 2010).

Las demás señales para GDP corresponden a otros SNPs que están dentro regiones genómicas asociadas anteriormente con al menos un QTL. Estos han sido asociados con pesos corporales al nacimiento (Casas et al., 2000; Kneeland et al., 2004; McClure et al., 2010), al destete (McClure et al., 2010; Maltecca et al., 2009; Saatchi et al., 2014b), a la edad adulta (McClure et al., 2010), al sacrificio (Imumorin et al., 2011) y a la ganancia diaria promedio (Peters et al., 2012), mostrando las correlaciones que hay entre diversas características de crecimiento y la ganancia diaria de peso.

T120: Para esta característica, un total de 449 genes fueron identificados dentro de las regiones genómicas asociadas. Las mayores señales y los genes asociados en ganado BON para esta característica de crecimiento se encontraron en los BTA1 (*CYYR1*, *RCAN1*, *CBX3*, *KCNE1*, *KCNE2* y *MRPS6*), BTA3 (*WARS2* y *TBX15*), BTA10 (*AQP9*, *ALDH1A2*, *POLR2M*, *MYZAP*, *CGNL1* y *DAAM1*) y BTA12 (*FARP1*) (Tabla 17). La mayor señal (Figura 10) correspondió al SNP rs134983191, localizado en un intrón del gen *CYYR1*.

Este gen está involucrado en los procesos apoptóticos y de adhesión de las células y hace parte de la membrana celular (<https://david.ncifcrf.gov/>). Sin embargo, este gen propiamente no ha sido asociado con ningún carácter de interés económico hasta el presente.

No obstante, las señales más importantes para T120 si se encuentran ubicadas en regiones genómicas que ya han sido asociadas con QTL (Tabla 18). Estos han sido asociados con pesos corporales al nacimiento (Casas et al., 2003; McClure et al., 2010), al destete (McClure et al., 2010) y la edad adulta (McClure et al., 2010), el número de folículos antrales (Oliveira Júnior et al., 2017) y al consumo de alimento residual (Sherman et al., 2009). Es de resaltar que se observa un pico en la señal asociada con varios SNPs ubicados en el BTA1 y que ya ha sido asociado a un único QTL relacionado con el consumo de alimento residual (Sherman et al., 2009), una característica importante desde el punto de vista de eficiencia en el consumo de alimento y energía, y que se espera sea así para animales con una mayor velocidad en alcanzar los 120 kg de peso vivo, al ser más eficientes al consumir los alimentos. Esta señal también estuvo asociada a PD y PA.

T60%: Para esta característica, un total de 416 genes fueron identificados dentro de las regiones genómicas asociadas. Las mayores señales y los genes asociados en ganado BON se encontraron en el BTA1 (Tabla 17), asociada a más de 39 SNPs próximos entre sí, dentro de 1 Mb con efecto sobre la característica (Figura 10), lo que indica que posiblemente haya un QTL. Los SNPs que se encuentran en la ventana van desde el rs133696268 localizado a 1:655346 hasta el rs109472989 ubicado a 1:1671886. Dentro de esa región genómica se ha reportado la presencia de un QTL asociado al consumo de alimento residual (Sherman et al., 2009), una característica importante desde el punto de vista de eficiencia en el consumo de alimento y energía, trascendente en animales con mayor capacidad para alcanzar el 60% del peso adulto en menor tiempo. Cabe resaltar que esta señal es común a la anteriormente descrita en las características PD, PA y T120.

Los genes asociados en esta región fueron el *RCAN1*, *CBX3*, *KCNE1*, *KCNE2*, *URB1*, *CLI6*, *MRAP*, *CLDN17*, *CLDN8*, *KRTAP24-1* y *SMIM11A*. El SNP con mayor efecto dentro de esta región fue el rs132839889, una variante intergénica dentro de una ventana de 1Mb cercana a genes como el *RCAN1*, el cual ha sido asociado anteriormente con redes

génicas importantes para características de interés económico en la industria de ganado de carne, en especial con el peso de la carcasa y el marmoleo (Jiang et al., 2009).

Además, muchos de los QTL que están presentes en la Tabla 18, asociados a las señales de T60%, han sido reportados con efecto sobre características de composición de la carne y leche, con la eficiencia de conversión alimenticia, la grasa subcutánea entre otros (datos no mostrados). Como en este estudio, Carvalho et al., (2020), encontraron varios genes relacionados con el desarrollo y el metabolismo de los músculos y tejidos adiposos, la deposición de grasa subcutánea, la eficiencia de conversión alimenticia, la composición de la leche y el comportamiento materno, todas estas variables asociadas con las características de crecimiento en esta región del BTA1.

Anotación funcional de genes

El análisis funcional reveló varios términos GO y vías KEGG significativas ($p < 0.01$) de los genes identificados previamente en las Figuras 9 y 10. Para PN los principales GO fueron: Transducción de señal de proteína Rac (GO:0016601), organización de la proyección celular (GO:0030030), desarrollo de la estructura anatómica (GO:0048856) y procesos de desarrollo (GO:0032502), importantes al estar involucrados en diferentes procesos biológicos del crecimiento. Por su parte, la vía KEGG de mayor importancia fue de unión de adherinas, las cuales son el tipo más común de adherencias intercelulares y son importantes para mantener la arquitectura de los tejidos y la polaridad celular y pueden limitar el movimiento y la proliferación celular.

Para PD los principales GO fueron: organización de la proyección celular (GO:0030030), morfogénesis de la estructura anatómica (GO:0009653), vía de señalización del ácido gamma-aminobutírico (GO:0007214) y locomoción (GO:0040011). Por su parte, la vía KEGG de mayor importancia fue la de adhesión focal, ya que las adherencias de la matriz celular desempeñan papeles esenciales en procesos biológicos importantes que incluyen la motilidad celular, la proliferación celular, la diferenciación celular, la regulación de la expresión génica y la supervivencia celular, importantes en el crecimiento de los animales.

Para PA los principales GO fueron generación de neuronas (GO:0048699), regulación de la actividad catalítica (GO:0050790), respuesta al estrés oxidativo (GO:0006979),

crecimiento (GO:0040007). Una de las principales vías KEGG fue la Vía de señalización de Wnt, las cuales son proteínas que se requieren para procesos de desarrollo básicos, como la especificación del destino celular, la proliferación de células progenitoras y el control de la división celular asimétrica, en muchas especies y órganos diferentes.

Para GDP los principales GO fueron quimiotaxis (GO:0006935), regulación de la cualidad biológica, es decir cualquier proceso que modula un rasgo cualitativo o cuantitativo medible de un organismo o parte de un organismo, como el tamaño, la masa, la forma, el color, entre otras características (GO:0065008), desarrollo de la estructura anatómica (GO:0048856) y crecimiento (GO:0040007). Una de las principales vías KEGG fue de unión de adherinas.

Para T120 los principales GO fueron: proceso basado en filamentos de actina (GO:0030029), regulación de la cualidad biológica (GO:0065008), adhesión celular (GO:0007155) y adhesión biológica (GO:0022610). Una de las principales vías KEGG fue la vía de señalización de la hormona tiroidea, reguladores importantes del crecimiento, el desarrollo y el metabolismo.

Finalmente, para T60% los principales GO fueron: regulación de la transducción de señal de la proteína Rho (GO:0035023), adhesión celular (GO:0007155), proliferación de la población celular (GO:0008283) y crecimiento (GO:0040007). Una de las principales vías KEGG fue de síntesis de las hormonas tiroideas, esenciales para el desarrollo normal, el crecimiento y la homeostasis metabólica en todos los vertebrados. Todos estos términos GO y KEGG muestran una clara asociación de los genes encontrados en este estudio con el crecimiento en ganado BON.

5.3.4 Marcadores con efecto en varios parámetros de crecimiento del ganado BON asociados con QTLs previamente reportados

Dado que en este estudio se encontraron asociaciones de SNPs y posiblemente QTLs para varias características de crecimiento del ganado BON, con posibles efectos pleiotrópicos, se hizo un análisis de las señales que eran comunes a mínimo tres características (Tabla 19).

Tabla 19. Descripción de las señales más importantes asociadas a varias características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro de Colombia.

Características asociadas	Señal/ Variante nuclear	BTA/ posición	MAF	Variantes dentro de 1Mb	Genes asociados	QTL reportados
PN, PD, GDP, T120	rs136573708	3:60759303	0,43	Se encontró un SNP dentro de la ventana con efecto para las 4 características	<i>ENSBTAG00000050554</i>	Ganancia diaria promedio (Peters et al., 2012) Peso corporal al nacimiento y al año (Michenet, Barbat, Saintilan, Venot, & Phocas, 2016) Tamaño de la cría (Mai et al, 2010) Peso de la carcasa (McClure et al., 2010)
PD, PA, T120, T60%	rs132839889	1:719789	0,41	Se encontraron 39 SNPs dentro de esta ventana con efecto para al menos una característica.	<i>RCAN1, CBX3, KCNE1, KCNE2, URB1, CLDN17, CLDN8, KRTAP24-1, SMIM11A y MRPS6</i>	Consumo de alimento residual (Sherman et al., 2009) Facilidad al parto (Michenet et al., 2016)
PN, PD, T60%	rs43220824	1:32882818	0,45	Se encontraron 10 SNPS dentro de la ventana con efecto para al menos una característica	<i>ENSBTAG0000005432; ENSBTAG00000045974, CADM2</i>	Peso corporal maduro y marmoleo (McClure et al., 2010) Fertilidad (Höglund et al. 2009)
PD, GDP, T120	rs133834218	14:23877442	0,2	Se encontraron 10 SNPS dentro de la ventana con efecto para al menos una característica	<i>IMPAD1, FAM110B, PENK, SDR16C5, SDR16C6, ENSBTAG0000005415, PLAG1, CHCHD7</i>	Peso corporal al nacimiento (Maltecca et al., 2009) Consumo de alimento residual (Saatchi, Beever, et al., 2014a) Fertilidad en novillas (Oliveira Júnior et al., 2017) Peso metabólico (Lu et al. 2018) Facilidad de parto (Michenet et al., 2016) Ganancia diaria promedio (Kneeland et al., 2004)

PN: peso al nacimiento; PD: peso al destete, PA: Peso al año, GDP: Ganancia Diaria de peso, T120: Tiempo para alcanzar los 120 kg de peso vivo, T60%: Tiempo para alcanzar el 60% de peso adulto, MAF: Frecuencia del alelo menos común.

En la Tabla 19, se evidencian efectos pleiotrópicos para características de crecimiento en diferentes cromosomas y regiones genómicas del ganado BON colombiano, sobre todo las regiones del BTA1 y BTA3, donde se comprobó presencia de señales comunes en 4 características, lo que lleva a pensar que probablemente en estas regiones, puede existir un QTL asociado a las características de crecimiento de ganado BON de Colombia. Además, es un indicio de la correlación genética existente entre las características de crecimiento, bien sea por el efecto pleiotrópico de los genes o el desequilibrio de ligamiento existente, el cual se mantiene desde el nacimiento hasta la edad adulta (Chud et al., 2014). La frecuencia (MAF en la Tabla 4) de esos SNPs en la población indica que hay posibilidad hacer selección, pues están segregando (no están fijados) y son indicativos de la varianza genética, por lo que más adelante se pueden hacer trabajos con estas señales en particular, relacionadas con el crecimiento.

En estas regiones se identificaron QTLs anteriormente asociados al consumo de alimento residual y a diferentes características de crecimiento y, el hecho de encontrar la misma señal en varias características le da mayor robustez y confiabilidad al análisis.

El presente trabajo difiere con otros estudios de asociación en características que tienen que ver con el crecimiento en razas de ganado diferente a la BON, como el peso corporal. Igoshin et al., (2019) han encontrado que en razas de ganado de Siberia el mayor efecto se encuentra en el BTA5. Otros autores como Saatchi et al., (2014b), en estudios de 4 razas diferentes, describieron QTLs con efectos pleiotrópicos sobre diferentes componentes del peso corporal de los animales en los BTA3, BTA6 y BTA18; únicamente coincidiendo en nuestro estudio con el BTA3. Por su parte Weng et al., (2016), reportaron diferentes QTL con efectos pleiotrópicos entre las diferentes características de crecimiento y composición en ganado Angus, en especial en el BTA6 con influencia directa en el peso al nacimiento, destete y año. En ganado Nelore, Terakado et al., (2018) reportaron asociaciones con la ganancia de peso entre el nacimiento y destete en el BTA5 y BTA29 y con ganancia de peso entre el destete y el año en el BTA11. Las diferencias con otros estudios pueden deberse a la variación ambiental o a las diferencias en la arquitectura genética de la variación de las características entre las razas. Sin embargo, estos resultados mejorarán nuestra comprensión biológica y genética del crecimiento en ganado BON de Colombia y se espera, que se sigan haciendo este tipo de trabajos, no solo en el BON sino en las demás razas de ganado criollo de Colombia.

Las diferencias en los BTA reportados por nosotros y otros investigadores con efectos pleiotrópicos sobre características de crecimiento del ganado, recalcan la importancia de hacer estos estudios en cada una de las razas y no extrapolar los resultados encontrados en una raza a las otras razas bovinas productoras de carne, lo que da un mayor peso a este estudio pionero en ganado BON de Colombia, con animales provenientes de diferentes hatos y regiones del país y además, con un número representativo de animales genotipados de una raza que se espera que cada vez sea más utilizada por los productores, debido a su adaptación a las condiciones climáticas y sanitarias del país.

5.4 Conclusiones

En el estudio de asociación genómica en el ganado BON de Colombia, fue posible detectar diferentes regiones que contenían genes que están involucrados en importantes procesos biológicos y funciones moleculares y señales asociadas a al menos a un QTL, en especial en los BTA1, BTA2, BTA3, BTA6, BTA7, BTA10 y BTA14, con efecto sobre las diferentes características de crecimiento de este ganado colombiano.

Muchas de las regiones genómicas con efecto sobre las características de crecimiento en análisis, correspondieron a regiones previamente reportadas como QTLs de crecimiento o de producción o calidad de carne, lo que muestra el adecuado desempeño del método Bayes $C\pi$ en este estudio de asociación de todo el genoma.

Se identificó una región dentro del BTA1 y otra dentro del BTA3 con gran efecto sobre 4 de las 6 características de crecimiento, evidenciando la correlación genética existente entre las características de crecimiento, probablemente por el efecto pleiotrópico de los genes para más de una característica. En estas regiones se identificaron QTLs anteriormente asociados al consumo de alimento residual y a diferentes características de crecimiento.

5.5 Bibliografía

Ashwell, M. S., Heyen, D. W., Weller, J. I., Ron, M., Sonstegard, T. S., Van Tassell, C. P., & Lewin, H. A. (2005). Detection of quantitative trait loci influencing conformation traits

and calving ease in Holstein-Friesian cattle. *Journal of Dairy Science*, 88(11), 4111–4119. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(05\)73095-2](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(05)73095-2)

Buzanskas, M. E., Grossi, D. A., Ventura, R. V., Schenkel, F. S., Sargolzaei, M., Meirelles, S. L. C., ... Munari, D. P. (2014). Genome-wide association for growth traits in canchim beef cattle. *PLoS ONE*, 9(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094802>

Campos, G. S., Reimann, F. A., Junqueira, V. S., Braccini, J., Cardoso, L. L., Sollero, B. P., ... Zootecnia, D. De. (2018). Tag-SNP selection using Bayesian genome-wide association study for growth and adaptation traits in Hereford and Braford cattle. *Proceedings of the World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Volume Electronic Poster Session - Methods and Tools - Prediction 2*, (November), 484. <https://doi.org/10.1111/jbg.12458>

Carreño, L. O. D., da Conceição Pessoa, M., Espigolan, R., Takada, L., Bresolin, T., Cavani, L., ... da Fonseca, R. (2019). Genome Association Study for Visual Scores in Nellore Cattle Measured at Weaning. *BMC Genomics*, 20(1), 1–9. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5520-9>

Carvalho, F. E., Espigolan, R., Berton, M. P., Neto, J. B. S., Silva, R. P., Grigoletto, L., ... Baldi, F. (2020). Genome-wide association study and predictive ability for growth traits in Nellore cattle. *Livestock Science*, 231(November 2019), 103861. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2019.103861>

Carvalho, M. E., Baldi, F. S., Alexandre, P. A., Santana, M. H. A., Ventura, R. V., Bueno, R. S., ... Ferraz, J. B. S. (2019). Genomic regions and genes associated with carcass quality in Nelore cattle. *Genetics and Molecular Research*, 18(1), 1–15. <https://doi.org/10.4238/gmr18226>

Casas, E., Shackelford, S. D., Keele, J. W., Koohmaraie, M., Smith, T. P. L., & Stone, R. T. (2003). Detection of quantitative trait loci for growth and carcass composition in cattle. *Journal of Animal Science*, 81(12), 2976–2983. <https://doi.org/10.2527/2003.81122976x>

Casas, E., Shackelford, S. D., Keele, J. W., Stone, R. T., Kappes, S. M., & Koohmaraie, M. (2000). Quantitative trait loci affecting growth and carcass composition of cattle

- segregating alternate forms of myostatin. *Journal of Animal Science*, 78(3), 560–569. <https://doi.org/10.2527/2000.783560x>
- Chud, T. C. S., Caetano, S. L., Buzanskas, M. E., Grossi, D. A., Guidolin, D. G. F., Nascimento, G. B., ... Munari, D. P. (2014). Genetic analysis for gestation length, birth weight, weaning weight, and accumulated productivity in Nelore beef cattle. *Livestock Science*, 170, 16–21. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2014.09.024>
- De Las Heras-Saldana, S., Clark, S. A., Duijvesteijn, N., Gondro, C., Van Der Werf, J. H. J., & Chen, Y. (2019). Combining information from genome-wide association and multi-tissue gene expression studies to elucidate factors underlying genetic variation for residual feed intake in Australian Angus cattle. *BMC Genomics*, 20(1), 1–16. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-6270-4>
- Fernández, J. C., Pérez, J. E., Herrera, N., Martínez, R., Bejarano, D., & Rocha, J. F. (2019). Genomic association study for age at first calving and calving interval in Romosinuano and Costeño con Cuernos cattle. *Genetics and Molecular Research*, 18(2), 1–13. <https://doi.org/10.4238/gmr18258>
- Fortes, M. R. S., Li, Y., Collis, E., Zhang, Y., & Hawken, R. J. (2013). The IGF1 pathway genes and their association with age of puberty in cattle. *Animal Genetics*, 44(1), 91–95. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2012.02367.x>
- Gan, Q. F., Li, Y. R., Liu, Q. H., Lund, M., Su, G. S., & Liang, X. W. (2019). Genome-wide association studies for the concentrations of insulin, triiodothyronine, and thyroxine in Chinese Holstein cattle. *Tropical Animal Health and Production*, 4. <https://doi.org/10.1007/s11250-019-02170-z>
- Garrick, D. J., Taylor, J. F., & Fernando, R. L. (2009). Deregressing estimated breeding values and weighting information for genomic regression analyses. *Genetics Selection Evolution*, 41(1), 1–8. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-41-55>
- Guarini, A. R., Lourenco, D. A. L., Brito, L. F., Sargolzaei, M., Baes, C. F., Miglior, F., ... Schenkel, F. S. (2018). Comparison of genomic predictions for lowly heritable traits using multi-step and single-step genomic best linear unbiased predictor in Holstein cattle. *Journal of Dairy Science*, 101(9), 8076–8086. <https://doi.org/10.3168/jds.2017->

14193

- Gutiérrez-Gil, B., Wiener, P., Nute, G. R., Burton, D., Gill, J. L., Wood, J. D., & Williams, J. L. (2008). Detection of quantitative trait loci for meat quality traits in cattle. *Animal Genetics*, 39(1), 51–61. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2007.01682.x>
- Habier, D., Fernando, R. L., Kizilkaya, K., & Garrick, D. J. (2011). Extension of the bayesian alphabet for genomic selection. *BMC Bioinformatics*, 12(186), 1–12. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-186>
- Han, B., Yuan, Y., Shi, L., Li, Y., Liu, L., & Sun, D. (2019). Identification of single nucleotide polymorphisms of PIK3R1 and DUSP1 genes and their genetic associations with milk production traits in dairy cows. *Journal of Animal Science and Biotechnology*, 10(1), 1–11. <https://doi.org/10.1186/s40104-019-0392-z>
- Hayes, B., & Goddard, M. (2010). Genome-wide association and genomic selection in animal breeding. *Genome*, 53(11), 876–883. <https://doi.org/10.1139/G10-076>
- Hayes, B. J. (2007). QTL Mapping, MAS, and Genomic Selection. *A Short-Course. Iowa State University*, 1(1), 118.
- Höglund, J. K., Buitenhuis, A. J., Guldbandsen, B., Su, G., Thomsen, B., & Lund, M. S. (2009). Overlapping chromosomal regions for fertility traits and production traits in the Danish Holstein population. *Journal of Dairy Science*, 92(11), 5712–5719. <https://doi.org/10.3168/jds.2008-1964>
- Höglund, Johanna K., Guldbandsen, B., Lund, M. S., & Sahana, G. (2012). Analyses of genome-wide association follow-up study for calving traits in dairy cattle. *BMC Genetics*, 13. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-13-71>
- Hollmann, A. K., Bleyer, M., Tipold, A., Neßler, J. N., Wemheuer, W. E., Schütz, E., & Brenig, B. (2017). A genome-wide association study reveals a locus for bilateral iridal hypopigmentation in Holstein Friesian cattle. *BMC Genetics*, 18(1), 1–8. <https://doi.org/10.1186/s12863-017-0496-4>
- Hu, Z. L., Park, C. A., Wu, X. L., & Reecy, J. M. (2013). Animal QTLdb: An improved database tool for livestock animal QTL/association data dissemination in the post-

- genome era. *Nucleic Acids Research*, 41(D1), 871–879. <https://doi.org/10.1093/nar/gks1150>
- Huang, D. W., Sherman, B. T., & Lempicki, R. A. (2009). Bioinformatics enrichment tools: Paths toward the comprehensive functional analysis of large gene lists. *Nucleic Acids Research*, 37(1), 1–13. <https://doi.org/10.1093/nar/gkn923>
- Igoshin, A. V., Yudin, N. S., Belonogova, N. M., & Larkin, D. M. (2019). Genome-wide association study for body weight in cattle populations from Siberia. *Animal Genetics*, 50(3), 250–253. <https://doi.org/10.1111/age.12786>
- Imumorin, I. G., Kim, E. H., Lee, Y. M., De Koning, D. J., van Arendonk, J. A., De Donato, M., ... Kim, J. J. (2011). Genome scan for parent-of-origin QTL effects on bovine growth and carcass traits. *Frontiers in Genetics*, 2(JULY), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fgene.2011.00044>
- Jiang, Z., Michal, J. J., Chen, J., Daniels, T. F., Kunej, T., Garcia, M. D., ... MacNeil, M. D. (2009). Discovery of novel genetic networks associated with 19 economically important traits in beef cattle. *International Journal of Biological Sciences*, 5(6), 528–542. <https://doi.org/10.7150/ijbs.5.528>
- Kim, J. J., Farnir, F., Savell, J., & Taylor, J. F. (2003). Detection of quantitative trait loci for growth and beef carcass fatness traits in a cross between *Bos taurus* (Angus) and *Bos indicus* (Brahman) cattle. *Journal of Animal Science*, 81(8), 1933–1942. <https://doi.org/10.2527/2003.8181933x>
- Kneeland, J., Li, C., Basarab, J., Snelling, W. M., Benkel, B., Murdoch, B., ... Moore, S. S. (2004). Identification and fine mapping of quantitative trait loci for growth traits on bovine chromosomes 2, 6, 14, 19, 21, and 23 within one commercial line of *Bos taurus*. *Journal of Animal Science*, 82(12), 3405–3414. <https://doi.org/10.2527/2004.82123405x>
- Legarra, A., Ricard, A., & Filangi, O. (2016). GS3 Genomic Selection - Gibbs Sampling - Gauss Seidel (pp. 1–25). pp. 1–25.
- Lemos, M. V. A., Chiaia, H. L. J., Berton, M. P., Feitosa, F. L. B., Aboujaoud, C., Camargo,

- G. M. F., ... Baldi, F. (2016). Genome-wide association between single nucleotide polymorphisms with beef fatty acid profile in Nellore cattle using the single step procedure. *BMC Genomics*, *17*(1), 1–16. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-2511-y>
- López, A., Saldarriaga, O. A., Arango, A. E., Fabio, N., Olivera, M., Bedoya, G., & Ossa, J. E. (2001). Ganado Blanco Orejinegro (BON): Una alternativa para la producción en Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, *14*(2), 121–128. Retrieved from <http://rccp.udea.edu.co/index.php/ojs/article/view/40>
- Lourenco, D. A. L., Misztal, I., Wang, H., Aguilar, I., Tsuruta, S., & Bertrand, J. K. (2013). Prediction accuracy for a simulated maternally affected trait of beef cattle using different genomic evaluation models¹. *Journal of Animal Science*, *91*(9), 4090–4098. <https://doi.org/10.2527/jas.2012-5826>
- Lu, Y., Vandehaar, M. J., Spurlock, D. M., Weigel, K. A., Armentano, L. E., Connor, E. E., ... Tempelman, R. J. (2018). Genome-wide association analyses based on a multiple-trait approach for modeling feed efficiency. *Journal of Dairy Science*, *101*(4), 3140–3154. <https://doi.org/10.3168/jds.2017-13364>
- Ma, P., Brøndum, R. F., Zhang, Q., Lund, M. S., & Su, G. (2013). Comparison of different methods for imputing genome-wide marker genotypes in Swedish and Finnish Red Cattle. *Journal of Dairy Science*, *96*(7), 4666–4677. <https://doi.org/10.3168/jds.2012-6316>
- Mai, M. D., Rychtářová, J., Zink, V., Lassen, J., & Guldbrandtsen, B. (2010). Quantitative trait loci for milk production and functional traits in two Danish Cattle breeds. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, *127*(6), 469–473. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.2010.00869.x>
- Maltecca, C., Weigel, K. A., Khatib, H., Cowan, M., & Bagnato, A. (2009). Whole-genome scan for quantitative trait loci associated with birth weight, gestation length and passive immune transfer in a Holstein x Jersey crossbred population. *Animal Genetics*, *40*(1), 27–34. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2008.01793.x>
- Marete, A., Lund, M. S., Boichard, D., & Ramayo-Caldas, Y. (2018). A system-based analysis of the genetic determinism of udder conformation and health phenotypes

- across three French dairy cattle breeds. *PLoS ONE*, 13(7), 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199931>
- Martínez, R., Bejarano, D., Gómez, Y., Martínez, F., Ramírez, J., Gallego, J., & Abuabara, Y. (2014). Genome-wide association studies for growth traits in Colombian Creole cattle using a single-step genomic best linear unbiased prediction (gBLUP). In *Proceedings, 10th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production* (pp. 1–3).
- Martínez, R., Gómez, Y., & Martínez-Roch, J. F. (2014). Genome-wide association study on growth traits in Colombian creole breeds and crossbreeds with Zebu cattle. *Genetics and Molecular Research*, 13(3), 6420–6432. <https://doi.org/10.4238/2014.August.25.5>
- Martínez Rocha, R. E., Ramírez Valverde, R., Núñez Domínguez, R., & García Muñiz, J. G. (2018). Parámetros y tendencias genéticas de variables de crecimiento para bovinos Romosinuano en México. *Nova Scientia*, 10(2), 310–325. <https://doi.org/10.21640/ns.v10i21.1595>
- Martínez, Rodrigo, Bejarano, D., Gómez, Y., Dasoneville, R., Jiménez, A., Even, G., ... Mészáros, G. (2017). Genome-wide association study for birth, weaning and yearling weight in Colombian Brahman cattle. *Genetics and Molecular Biology*, 40(2), 453–459. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2016-0017>
- McClure, M. C., Morsci, N. S., Schnabel, R. D., Kim, J. W., Yao, P., Rolf, M. M., ... Taylor, J. F. (2010). A genome scan for quantitative trait loci influencing carcass, post-natal growth and reproductive traits in commercial Angus cattle. *Animal Genetics*, 41(6), 597–607. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2010.02063.x>
- McLaren, W., Gil, L., Hunt, S. E., Riat, H. S., Ritchie, G. R. S., Thormann, A., ... Cunningham, F. (2016). The Ensembl Variant Effect Predictor. *Genome Biology*, 17(1), 1–14. <https://doi.org/10.1186/s13059-016-0974-4>
- Michenet, A., Barbat, M., Saintilan, R., Venot, E., & Phocas, F. (2016). Detection of quantitative trait loci for maternal traits using high-density genotypes of Blonde d'Aquitaine beef cattle. *BMC Genetics*, 17(1), 1–13. <https://doi.org/10.1186/s12863->

016-0397-y

- Misztal, I., Legarra, A., & Aguilar, I. (2009). Computing procedures for genetic evaluation including phenotypic, full pedigree, and genomic information. *Journal of Dairy Science*, 92(9), 4648–4655. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2064>
- Moreira, H. L., Canova, E. B., Munari, D. P., Bezerra, L. A. F., Lôbo, R. B., & Paz, C. C. P. (2015). Parâmetros genéticos para período de gestação e características de crescimento pré e pós desmame em bovinos Nelore. *Boletim de Indústria Animal*, 72(2), 130–135. <https://doi.org/10.17523/bia.v72n2p130>
- Nayeri, S., Sargolzaei, M., Abo-Ismael, M. K., May, N., Miller, S. P., Schenkel, F., ... Stothard, P. (2016). Genome-wide association for milk production and female fertility traits in Canadian dairy Holstein cattle. *BMC Genetics*, 17(1), 1–11. <https://doi.org/10.1186/s12863-016-0386-1>
- Neogen GeneSeek Operations. (2018). GeneSeek Genomic Profiler Bovine 50K, 0–3. Retrieved from www.neogen.com
- Oliveira Júnior, G. A., Perez, B. C., Cole, J. B., Santana, M. H. A., Silveira, J., Mazzoni, G., ... Ferraz, J. B. S. (2017). Genomic study and medical subject headings enrichment analysis of early pregnancy rate and antral follicle numbers in Nelore heifers. *Journal of Animal Science*, 95(11), 4796–4812. <https://doi.org/10.2527/jas2017.1752>
- Peters, S. O., Kizilkaya, K., Garrick, D. J., Fernando, R. L., Reecy, J. M., Weaver, R. L., ... Thomas, M. G. (2012). Bayesian genome-wide association analysis of growth and yearling ultrasound measures of carcass traits in brangus heifers. *Journal of Animal Science*, 90(10), 3398–3409. <https://doi.org/10.2527/jas.2011-4507>
- Purcell, S. (2010). PLINK (1.07) Documentation. *American Journal of Human Genetics*, 81. <https://doi.org/10.1525/mp.2010.27.5.337>
- R Core Team. (2019). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.r-project.org>
- Rincón, J. C., Herrera, A. L., & Zuluaga, J. J. E. (2018). Genome-wide association study

- using the Bayes C method for important traits in dairy yield in Colombian Holstein cattle. *Acta Scientiarum - Animal Sciences*, 40, 1–12. <https://doi.org/10.4025/actascianimsci.v40i1.39015>
- Saatchi, M., Beever, J. E., Decker, J. E., Faulkner, D. B., Freetly, H. C., Hansen, S. L., ... Taylor, J. F. (2014a). QTLs associated with dry matter intake, metabolic mid-test weight, growth and feed efficiency have little overlap across 4 beef cattle studies. *BMC Genomics*, 15(1), 1–14. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-1004>
- Saatchi, M., Schnabel, R. D., Taylor, J. F., & Garrick, D. J. (2014b). Large-effect pleiotropic or closely linked QTL segregate within and across ten US cattle breeds. *BMC Genomics*, 15(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-442>
- Sargolzaei, M., Chesnais, J. P., & Schenkel, F. S. (2014). A new approach for efficient genotype imputation using information from relatives. *BMC Genomics*, 15(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-478>
- Seabury, C. M., Oldeschulte, D. L., Saatchi, M., Beever, J. E., Decker, J. E., Halley, Y. A., ... Taylor, J. F. (2017). Genome-wide association study for feed efficiency and growth traits in U.S. beef cattle. *BMC Genomics*, 18(1), 1–25. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-3754-y>
- Sherman, E. L., Nkrumah, J. D., Li, C., Bartusiak, R., Murdoch, B., & Moore, S. S. (2009). Fine mapping quantitative trait loci for feed intake and feed efficiency in beef cattle. *Journal of Animal Science*, 87(1), 37–45. <https://doi.org/10.2527/jas.2008-0876>
- Smith, B. J. (2007). boa: An R package for MCMC output convergence assessment and posterior inference. *Journal of Statistical Software*, 21(11), 1–37. <https://doi.org/10.18637/jss.v021.i11>
- Stafuzza, N. B., Costa e Silva, E. V. da, Silva, R. M. de O., Costa Filho, L. C. C. da, Barbosa, F. B., Macedo, G. G., ... Baldi, F. (2019). Genome-wide association study for age at puberty in young Nelore bulls. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, (August), 1–11. <https://doi.org/10.1111/jbg.12438>
- Takasuga, A., Watanabe, T., Mizoguchi, Y., Hirano, T., Ihara, N., Takano, A., ... Sugimoto,

- Y. (2007). Identification of bovine QTL for growth and carcass traits in Japanese Black cattle by replication and identical-by-descent mapping. *Mammalian Genome*, 18(2), 125–136. <https://doi.org/10.1007/s00335-006-0096-5>
- Terakado, A. P. N., Costa, R. B., De Camargo, G. M. F., Irano, N., Bresolin, T., Takada, L., ... De Albuquerque, L. G. (2018). Genome-wide association study for growth traits in Nelore cattle. *Animal*, 12(7), 1358–1362. <https://doi.org/10.1017/S1751731117003068>
- Weng, Z., Su, H., Saatchi, M., Lee, J., Thomas, M. G., Dunkelberger, J. R., & Garrick, D. J. (2016). Genome-wide association study of growth and body composition traits in Brangus beef cattle. *Livestock Science*, 183, 4–11. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2015.11.011>
- Zambrano, J. C., Echeverri Zuluaga, J. J., & López Herrera, A. (2019). Evaluación genómica en ganado Holstein Colombiano, usando genotipos imputados a densidad media. *Revista MVZ Córdoba*, 24(2), 7248–7255. <https://doi.org/10.21897/rmvz.1704>
- Zhang, Z., Kargo, M., Liu, A., Thomasen, J. R., Pan, Y., & Su, G. (2019). Genotype-by-environment interaction of fertility traits in Danish Holstein cattle using a single-step genomic reaction norm model. *Heredity*, 123(2), 202–214. <https://doi.org/10.1038/s41437-019-0192-4>

6. Conclusiones y recomendaciones

6.1 Conclusiones

Los resultados de este trabajo de investigación mostraron que la raza BON posee potencial productivo para carne, por lo que es una gran alternativa para producir proteína de origen animal en condiciones de trópico colombiano. Además, estas características pueden responder adecuadamente al proceso de selección, si este se hace en base a los valores genéticos. Esperándose ganancias genéticas importantes si se utiliza PD como criterio de selección, dadas las altas correlaciones genéticas entre las características.

Con este trabajo de investigación se mostró que la inclusión de información genómica no se obtienen grandes desvíos en el cálculo de los parámetros y valores de cría, bajo las condiciones de estudio. Sin embargo, se desconoce el impacto si existiera mayor cantidad de registros fenotípicos y de genealogía, y después de un trabajo de validación de los resultados de análisis de asociación. Se espera que con estos resultados se incentive la cultura de datos y en futuros trabajos se pueda ver si la incorporación de informaciones genómicas dentro de los planes de mejoramiento y evaluaciones genéticas en el ganado BON, es realmente una herramienta para aumentar la precisión de las estimativas y lograr un progreso genético mucho más rápido en la raza en las características de crecimiento, dado con el uso del ssGBLUP, se ha encontrado que es posible disminuir el intervalo generacional y realizar correcciones en el pedigree.

En el estudio de asociación genómica en el ganado BON de Colombia, fue posible detectar diferentes regiones que contienen genes que están involucrados en importantes procesos biológicos y funciones moleculares y señales asociadas a al menos un QTL, y se identificó una correlación genética existente entre las características de crecimiento, principalmente por el efecto pleiotrópico de los genes para más de una característica. Estos resultados se deben validar.

6.2 Recomendaciones

Se recomienda seguir haciendo estudios genéticos en la raza BON, que incluyan ejemplares de varios hatos y regiones en los que se ha distribuido la raza en Colombia, continuando y renovando las alianzas entre productores y entes gubernamentales, y que estos trabajos estén disponibles para los productores y los diferentes gremios y centros investigativos para que lo que se logre, pueda llegar a impactar en la productividad de la raza.

Las características de crecimiento aquí estudiadas mostraron que la raza BON posee un gran potencial productivo para carne, por lo que es una gran alternativa para producir proteína de origen animal en condiciones de trópico colombiano y se debe incentivar su uso, tanto para evitar su extinción, como una opción eficiente para los criadores de ganado del país.

El conocer el efecto de todos los factores estudiados, tanto genéticos como ambientales, sobre las características de crecimiento del ganado BON, servirá como base para que se creen estrategias de campo encaminadas a mejorar los índices productivos en la raza, e indican que se deben realizar futuros trabajos, teniendo en cuenta el efecto de los factores climáticos y de manejo aquí significativos en búsqueda de realizar selección de vientres o reproductores superiores en los hatos.

En ganado BON de Colombia es importante la implementación futura de tecnologías genómicas para la estimación de parámetros y valores genéticos para alcanzar progresos genéticos más tempranos en los hatos, y así mostrar que este tipo de ganado es eficiente para producir en las condiciones medio ambientales de Colombia, pues muestra un gran potencial genético para las características de crecimiento.

Se esperan mejores resultados y un mayor impacto de la genómica no solo en la raza BON, sino en la ganadería colombiana, si se tiene un mayor número de animales genotipados y con mayor cantidad de información fenotípica.

Los resultados encontrados en este estudio de la raza BON, recalcan la importancia de hacer estos estudios en cada una de las razas y no extrapolar a una raza determinada, los resultados encontrados en otra raza bovina productora de carne, lo que da un mayor peso a este estudio pionero en ganado BON de Colombia, con animales provenientes de diferentes hatos y regiones del país y además con un número representativo de animales genotipados de una raza que se espera que cada vez sea más utilizada por los productores, debido a su adaptación a las condiciones climáticas y sanitarias del país.