ITEA (2002), Vol. **98A N.° 2,** 118-139

ESTADO Y NUEVAS DEMANDAS DE LOS PROGRAMAS DE MEJORA DE VACUNO DE CARNE

C. Díaz[*], R. Quintanilla[**]

* INIA, Departamento de Mejora Genética Animal, Ctra. de la Coruña, km 7,5, 28040 Madrid, España
** INRA, Station de Génétique Quantitative et Appliquée, 78352 Jouy-en-Josas cedex, France

RESUMEN

En España, al igual que en otros países, la pasada década ha supuesto el afianzamiento de muchos de los programas de selección de las distintas razas de vacuno de carne. Hasta el momento los esquemas han hecho énfasis en incrementar la cantidad de producto final, seleccionando animales por peso a edades tipo. Sin embargo, las demandas del mercado actual imponen nuevas orientaciones a los objetivos de selección buscando una mayor eficiencia que permita reducir los costes de producción, así como una mayor calidad de producto. Las valoraciones genéticas deben adaptarse al contexto productivo contemplando la vida productiva del animal en su conjunto. Por otro lado la difusión cada vez más internacional de algunas las razas exige el desarrollo de valoraciones genéticas internacionales; con ello se retoman aspectos que, pudiendo ser importantes en los programas nacionales, adquieren ahora especial relevancia en el contexto internacional. Se revisan asimismo distintos aspectos a tener en cuenta para la evaluación y optimización del esquema de selección a corto y largo plazo. Por último, se destaca la utilidad potencial que la información molecular puede tener en el marco de los programas de mejora de vacuno de carne.

Palabras clave: Selección, Vacuno de carne, Objetivos, Valoración genética, Información molecular.

SUMMARY
CURRENT STAGE AND NEW DEMANDS OF THE BEEF CATTLE BREEDING PROGRAMS

In Spain, in the last decade beef cattle breeding programs have achieved a steady state. Up to now, selection programs have focused on increasing the amount of final product through the selection of animals according to weights at different ages. However, new market demands require new breeding goals. New objectives look for more efficiency to decrease production costs and obtain a better quality of meat. Genetic evaluation procedures tend to model the productive life of an individual as a whole. On the other hand, many beef breeds are now demanding international genetic evaluations. Different aspects related to optimization of selection programs in a short and long term are revised. Potential uses of molecular aspects in beef cattle breeding are briefly highlighted.

Key words: Selection, Beef cattle, Objectives, Genetic evaluation, Molecular information.

Agradecimientos: Los autores desean agradecer la colaboración prestada por el M.A.P.A., las asociaciones de ganaderos y personas involucradas en los distintos esquemas.

Introducción

El inicio de la nueva década ha coincidido con el afianzamiento de los esquemas de selección de vacuno de carne en muchos de los países del nuestro entorno. Según una encuesta realizada por ICAR, existe un gran número de países donde se recoge información productiva de manera sistemática, si bien es cierto que dicha información está relacionada mayoritariamente con la primera fase de la vida productiva del animal (SIMIANER *et al.*, 2001). Asimismo, en muchos paises se realizan de forma rutinaria valoraciones genéticas para el peso/crecimiento al destete y postdestete, algunos caracteres ligados a la reproducción (fundamentalmente facilidad de parto y de circunferencia escrotal) y la calidad de la canal (SIMIANER *et al.*, 2001).

En nuestro país, las Asociaciones de ganaderos han tenido como principal actividad la gestión de los Libros Genealógicos. No fue hasta la década de los 90 cuando muchas de ellas toman conciencia de la necesidad de establecer controles de rendimientos, así como de la utilidad de la información productiva para predecir el valor genético como herramienta de selección. Se estima que en razas como la Asturiana de los Valles, la Avileña Negra Ibérica, la Bruna dels Pirineus, la Limusín, la Pirenaica y la Retinta se han controlado al destete aproximadamente un 30-35 % de los animales registrados en los Libros Genealógicos en el periodo 1990-2000. Al igual que en otros países, la cantidad de información generada con posterioridad al destete es menos numerosa, en parte debido a los problemas de segmentación de la industria y/o de los sistemas de producción. No obstante, se puede afirmar que en general ha existido una evolución positiva en el grado de participación de los ganaderos en los distintos programas de selección.

Tanto en nuestro país como en otros, los nuevos desafíos están en poder ampliar la toma de datos a otros aspectos de la vida productiva del animal (vida productiva total) y llegar al producto final (la carne), en mejorar la calidad de la información y en la difusión del uso de las valoraciones genéticas. En muchos de los programas de selección se ha entrado en la fase de "control de calidad de la información", de manera que ésta pueda ser utilizada en su totalidad y permita adecuar los modelos a las realidades productivas de cada población. En los EE.UU. se calcula que entre un 25 y un 55 % de la información aportada por los ganaderos a los controles de producción es eliminada por errores en la toma de datos (BERTRAND y WIGGANS, 2002). Existen otros problemas relacionados con la recogida y aporte de datos de manera selectiva, así como con los movimientos incontrolados de animales y la incapacidad de los modelos para recoger estos movimientos, que pueden suponer una fuente de sesgo importante a la hora de realizar las valoraciones genéticas (BWG-ICAR, 2002). A este respecto, hay una iniciativa internacional con el objeto de establecer recomendaciones que permitan armonizar y sistematizar la obtención de información para satisfacer las necesidades presentes y futuras de los programas de mejora genética en el vacuno de carne (BWG-ICAR, 2002).

Nuevas orientaciones en los objetivos de selección

En la industria del vacuno de carne dos tipos de caracteres se han venido perfilando como los principales caracteres de interés económico: los caracteres cárnicos (crecimiento, morfología, eficiencia alimentaria y calidad de la canal) y el rendimiento maternal (fertilidad, facilidad de parto, aptitud a

la cría). Desde la perspectiva del conjunto de la población, la importancia económica relativa de cada uno de ellos dependerá de la proporción de rebaños de vacas madres (productores de terneros al destete) y de explotaciones de ciclo cerrado.

Los esquemas de selección han explotado tradicionalmente aquellos caracteres ligados al peso por varias razones: en primer lugar, porque el sistema de pagos ha estado fundamentado en el kg de peso vivo del animal; en segundo lugar, por la dificultad de generar información en la cadena de sacrificio (MARSHALL, 1999). En una situación de relativo libre mercado, como es el caso del mercado de la carne de vacuno en muchos países, el beneficio económico del productor depende en gran medida de la capacidad del sistema de producción para incrementar la cantidad de producto mediante el progreso genético (GIBSON y WILTON, 1998). Ello es así si el mercado es capaz de absorber todo lo que se produce. Si esto no ocurre, debe establecerse la búsqueda de la eficiencia de producción, minimizando los costes, y de la calidad para captar una franja del mercado que permita dar un valor añadido al producto (DÍAZ y CARABAÑO, 2000). Por otra parte, los análisis de sensibilidad de los pesos económicos a las variaciones de precios de mercado han puesto de manifiesto que, en una situación de mercado donde se produce una caída de precios de la carne, los caracteres de calidad cobran un papel protagonista frente a los otros caracteres (GIBSON y WILTON, 1998; PHOCAS *et al.*, 1998). Es en este contexto donde se plantea la evolución natural de los objetivos en los distintos programas de selección.

La calidad de la canal y de la carne

La adopción de los sistemas de clasificación de la canal de acuerdo a la conformación cárnica y el estado de engrasamiento, así como el pago diferencial en función de la categoría, ha supuesto en muchos países un avance importante en el espectro de caracteres de interés para el sector del vacuno de carne (MARSHALL, 1999). Si a todo esto le añadimos la tendencia del mercado, cada vez más orientada hacia la calidad de los productos por exigencia de los propios consumidores, queda mejorado el escenario donde los caracteres de calidad tienen cabida por su potencial repercusión económica.

Las características de la canal han sido incorporadas en algunos programas de mejora. El énfasis se ha puesto fundamentalmente en la conformación cárnica, el estado de engrasamiento, el rendimiento a la canal y el contenido en magro y en grasa. En estos caracteres se pone de manifiesto que la variabilidad genética asociada a las características de la canal es suficientemente elevada como para ser susceptibles de ser mejorados por selección (RENAND, 1993; KOOTS *et al.* 1994a; MARSHALL, 1999; RILEY *et al.*, 2002). En los países de la Unión Europea, la adopción del sistema de clasificación EUROP ofrece un marco para incluir caracteres de calidad de canal en los programas de selección. En otros países se han impuesto medidas indirectas de determinación de estas características sobre el animal vivo (GRASER y WILSON, 2002). Estas técnicas, que permiten determinar el rendimiento cárnico, el estado de engrasamiento y el porcentaje de grasa intramuscular, se están imponiendo como una alternativa a los controles de matadero en aquellos países donde es difícil tener acceso a dicha información (GRASER y WILSON, 2002).

La calidad de la carne es no obstante el mayor desafío. Los problemas que presenta la inclusión de los caracteres de calidad son de diversa naturaleza. En primer lugar nos enfrentamos con la definición del carácter.

Son muchos los caracteres de calidad de carne que se pueden considerar y muchos de ellos son mercado-dependientes (GIBSON y WILTON, 1998), es decir, dependen de la tradición, la cultura, la percepción, etc. del mercado receptor de la carne. En este contexto es difícil establecer tanto el carácter a seleccionar como la dirección en que se debe orientar la selección. En segundo lugar, otra dificultad radica en conocer la base genética de los caracteres de calidad de carne, así como la asociación entre ellos y con otros caracteres productivos. Por último, es crítico establecer estructuras organizativas que permitan una recogida sistemática de datos para la realización de valoraciones genéticas y el diseño de estrategias de mejora para dichos caracteres.

A pesar de la mencionada subjetividad ligada a la percepción de la calidad de la carne, existen una serie de características que, *a priori*, podrían ser percibidas por los consumidores de modo similar, como son todas aquellas que tienen un efecto potencial sobre la salud y/o la adquisición de hábitos saludables de consumo (YU-POTH *et al.*, 1999). Entre ellas están identificadas el colesterol, el w3 y el w6 presentes en la grasa (ENDRES *et al.*, 1995; ENSER *et al.*, 1998; YU-POTH *et al.*, 1999). Después de las características higiénicas y nutricionales, la percepción sensorial sería el principal criterio para comprar carne (SAÑUDO, 1995). Además del color (WOOD *et al.*, 1998), la terneza es la principal característica considerada por el consumidor como atributo de calidad (LOVE, 1994; BOLEMAN *et al.*, 1998).

La variabilidad ligada a los caracteres de calidad y las asociaciones genéticas entre ellos, así como su relación con otros caracteres productivos, son aspectos poco conocidos en las poblaciones de vacuno de carne (RENAND, 1993; KEMP, 1994; RENAND *et al.*, 1994; MARSHALL, 1999). Se han realizado diversos estudios sobre algunas características relacionadas con medidas objetivas de calidad, tales como el contenido en grasa intramuscular, la resistencia al corte, el color, la capacidad de retención de agua o el pH. Las estimaciones medias de heredabilidad asociadas a estos caracteres oscilaron entre 0,11 para el color y 0,54 para el porcentaje de grasa intramuscular. Por el contrario, las estimaciones medias de heredabilidad para características organolépticas son muy bajas dado el grado de subjetividad que implican (MARSHALL, 1999). Cuando se examinan las asociaciones entre las distintas características de calidad la situación es relativamente compleja. Parece ser que la grasa intramuscular podría estar positivamente asociada a la jugosidad y a la terneza, pero los rangos en las estimaciones no permiten ser nada concluyentes (MARSHALL, 1999).

En el sector ganadero existe una creciente preocupación sobre la existencia de asociaciones indeseables entre la calidad y la cantidad de carne, y el efecto que la selección por cantidad pudiera tener sobre la calidad. Poco se conoce sobre este tema. Algunos autores han puesto de manifiesto relaciones antagonistas entre distintos grupos de caracteres (*e.g.* RENAND, 1993 y MARSHALL, 1999), pero las conclusiones son muy distintas en función de si las comparaciones se hacen a peso o a edad constante. Por ejemplo, a peso constante existe un claro antagonismo entre el contenido de magro y de grasa de la canal, debido a que los animales de crecimiento más rápido tienen una madurez más tardía; sin embargo, si la comparación se hace a edad constante dicho antagonismo no existe o es muy débil (RENAND, 1993). Por otro lado, parece existir una asociación positiva entre el ritmo de crecimiento y el porcentaje de magro, y como consecuencia un efecto negativo

sobre la cantidad de grasa intramuscular (RENAND, 1993; RENAND *et al.*, 1994 ; MARSHALL, 1999). En relación a la asociación entre caracteres productivos y calidad de carne, la bibliografía no permite hoy por hoy establecer ningún *a priori*, dado que el número de estudios es aún reducido. La única asociación consistente encontrada es entre el color de la carne y el contenido de grasa intramuscular (RENAND, 1993), y en consecuencia con el ritmo de crecimiento (MARSHALL, 1999). De acuerdo a esta asociación sería esperable que la selección para el crecimiento reduzca la grasa intramuscular y haga la carne más pálida.

Aunque la demanda del sector por los caracteres de calidad es evidente, la incorporación rutinaria de esta información implica la reorganización de los esquemas de selección para adaptar sus elementos a las nuevas estructuras y demandas de mercado. El establecimiento de sistemas integrados, donde el esquema genera información a nivel de productor de vacas madres (pesos al destete), de cebadero (pesos en cebo y/o en Centros de Testaje), matadero y calidad de producto, es una vía de solución (DÍAZ y CARABAÑO, 2000). En algunos sistemas de producción la incorporación de la información posterior al destete ha sido y es posible, vía el cebo común de terneros y la comercialización conjunta de los mismos. En otros sistemas ello sólo es posible mediante los Centros de Control, donde se mimetizan las condiciones de explotación y los animales se destinan para vida. Los sistemas integrados garantizan la trazabilidad de los productos desde su origen (el animal) hasta su transformación en carne. Por otro lado, existen países donde la incorporación de esta información se basa en la adopción de sistemas oficiales de clasificación de canales y controles de calidad de la carne (BWG-ICAR, 2002).

Eficiencia de producción

En la situación actual, en que el mercado es imprevisible y puede haber drásticas caídas en el consumo (léase crisis de las vacas locas), la disminución de los costos de producción es una preocupación que implica la definición de caracteres que acentúen la eficiencia productiva de los animales (ARCHER *et al.*, 1999; ARTHUR *et al.*, 2001). En los países de la Unión Europea, la necesidad de limitar la producción se ha hecho evidente con el fomento que hace la PAC de la extensificación de la producción agraria, buscando el aprovechamiento de los recursos naturales en zonas sin otras alternativas claras de producción. No obstante, dicho aprovechamiento tiene que ser compatible con una intensificación sostenible de algunos sistemas de producción donde la tierra puede ser un factor limitante (OSORO, 1997).

Los estudios económicos que se han realizado en poblaciones de vacuno de carne han puesto de manifiesto la importancia de los caracteres productivos de peso (destete y postdestete) y fertilidad en el objetivo a la selección (PHOCAS *et al.*, 1998; FERNÁNDEZ y ALENDA, 1999). Asimismo se ha visto que la longevidad de las hembras reproductoras está en relación directa con el beneficio de la explotación (PHOCAS *et al.*,1998; QUINTANILLA *et al.*, 2000).

La longevidad funcional

La longevidad es una parte esencial del objetivo a la selección, dado que refleja la capacidad de un animal para adaptarse a las condiciones que le impone el sistema de producción. En un contexto productivo, el aspecto más interesante de la longevidad es la llamada longevidad funcional, también definida

por DUCROQ y SOLKNER (1998) como la capacidad del animal para evitar el sacrificio involuntario. Dicha longevidad contempla aspectos que tienen que ver con la capacidad del animal para mantener un buen estado sanitario, movilidad y la ausencia de problemas de fertilidad. De todo ello se deduce que la longevidad es un carácter complejo, lo cual queda reflejado en la baja heredabilidad del mismo. Dicha heredabilidad, junto con la dificultad metodológica que implica el tratamiento estadístico de este tipo de caracteres, son los dos grandes problemas para su incorporación en los programas de selección.

Según VUKASINOVIC (1999), el análisis del carácter longevidad requiere la utilización de métodos especiales por diversas razones. En primer lugar, la distribución de la longitud de la vida productiva es muy asimétrica y a menudo desconocida. En segundo lugar, los factores que actúan sobre la longevidad no lo hacen de forma lineal (BEILHARZ *et al.*, 1993) y varían con el tiempo. La utilización de técnicas de análisis de supervivencia (*e.g.* KALBFLEISCH y PRENTICE, 1980) permite tener en cuenta estas peculiaridades y hacer un tratamiento más adecuado de los datos incompletos o censurados, evitando los problemas mencionados para los procedimientos de extensión. Estas técnicas han sido desarrolladas para el análisis del carácter longevidad (principalmente por DUCROCQ, 1987, y DUCROCQ y SÖLKNER, 1994, 1998a), y son consideradas como el método teóricamente óptimo (STRANDBERG y SÖLKNER, 1996 y Essl, 1998 en revisiones bibliográficas, y BOETTCHER *et al.*, 1998b en un estudio de comparación con otros métodos). El análisis de supervivencia utiliza como observaciones los tiempos de desecho (*i.e.* momento de la venta) o el momento en el que se produce la censura (para los animales que siguen vivos en el momento de recoger los datos), combinadas con un indicador sobre si el dato es censurado o completo. Esta variable es modelizada por una función no lineal que representa el riesgo que tiene cada animal de ser desechado en función del tiempo. Recientemente, DÍAZ *et al.* (2002) han utilizado estas técnicas para realizar un estudio sobre la longevidad funcional en vacas de raza Avileña Negra Ibérica. En esta población se definió la longevidad como la longitud de la vida del animal desde su primer hasta su último parto. Las estimaciones de heredabilidad en la escala logarítmica son más bajas que las descritas en otras poblaciones de vacuno lechero (ver VOLLEMA, 1998) y en vacuno de carne (HYDE, 2000), si bien no ocurre lo mismo en la escala original (VOLLEMA *et al.*, 2000). Sin embargo, la inclusión de dicho carácter como criterio de selección exige de un estudio más exhaustivo acerca de la distribución de la función de riesgo base, del efecto de otros factores no genéticos no incluidos en el modelo, de la adecuada definición del carácter (DÍAZ *et al.*, 2002) y de la estrategia indicada para seleccionar.

El crecimiento y el consumo, su modificación para adecuarse a las demandas del sistema de producción

Biológicamente el desarrollo de un individuo es un proceso continuo, de manera que todo aquello que sucede en los estadíos tempranos puede condicionar el rendimiento de los individuos en estadíos posteriores, tanto de sí mismo como de sus descendientes. Debido en parte a los distintos intereses de la industria, la producción de carne se ha visualizado hasta el momento como un proceso por etapas: predestete, postdestete, peso adulto. La mayoría de los programas de selección han puesto énfasis principalmente en maximizar los pesos al principio de la vida del animal, sin importar los efectos que ello pudiera tener sobre otros periodos

(KOOTS *et al.*, 1994b). En este sentido, el peso adulto del animal, especialmente el de las hembras, tiene un impacto en muchos aspectos de la producción que incluyen las necesidades de mantenimiento, de reproducción y el valor de desecho. Esta información puede ser incluída en los objetivos de selección con la finalidad, en muchos casos, de mantener constante el peso adulto mientras se maximizan las anteriores etapas (KOOTS *et al.*, 1994a; RUMPH *et al.*, 2002). En la actualidad existen ya algunos programas de selección que incluyen el peso adulto como un carácter más en las evaluaciones genéticas. Por otro lado, en estos momentos en los que la reducción de los costes de producción adquiere una gran importancia, la mejora de los efectos maternos constituye todavía un objetivo. Sin embargo y a pesar de ser un tema con una larga historia, existen aún muchas cuestiones abiertas sobre cómo seleccionar estos caracteres asumiendo que existe un antagonismo genético entre efectos directos y maternos (PHOCAS *et al.*, 1995a).

Dentro de esta visión de eficiencia, el desarrollo de los individuos tiende a plantearse como un proceso continuo que puede modificarse vía selección en función de las demandas del sistema de producción (ALBURQUERQUE y MEYER, 2001). Estos autores ponen de manifiesto la utilidad de modelizar de manera continua los pesos de los individuos con el objeto de poder limitar las consecuencias de una selección temprana para incrementar pesos, además de permitir modelizar de forma adecuada el efecto de algunos factores ambientales que varía con el tiempo (ALBURQUERQUE y MEYER, 2001; SCHENKEL *et al.*, 2002).

Cada vez existe una mayor preocupación por los efectos que la selección para incremento de peso (maximizar outputs) pueda tener sobre el consumo de piensos y la economía del sistema productivo. En la bibliografía se encuentran estimaciones muy elevadas para la correlación genética entre el consumo y los pesos vivos del animal; en general, se observa que el consumo de pienso incrementa con el peso y que la eficiencia de conversión disminuye (KOOTS *et al.*, 1994b). En base a ello, parece claro que optar por animales más productores implica la selección de animales que requieren mayor aporte nutricional y que no necesariamente se traduce en un aprovechamiento más eficiente. Algunos autores han propuesto la utilización de caracteres tales como el consumo de pienso residual, es decir aquella cantidad de pienso que el animal consume por encima de sus necesidades de mantenimiento y de producción, como un carácter más cercano a la eficiencia del animal y que puede ser utilizado para seleccionar animales de una manera más sencilla que el índice de conversión, dado que es un índice lineal (KENNEDY *et al.*, 1993; ARCHER *et al.*, 1999; ARTHUR *et al.*, 2001). Sin embargo, el alto coste en cuanto a la recogida de datos del consumo individual de pienso hace que se estén buscando vías alternativas para la selección (ARCHER *et al.*, 1999).

Viejos y nuevos desafíos de las valoraciones genéticas en vacuno de carne

En la mayoría de los programas de mejora de vacuno de carne la evaluación genética se ha centrado principalmente en los caracteres de crecimiento, si bien en algunos de ellos se realizan también evaluaciones de caracteres relacionados con la reproducción, básicamente la facilidad de parto y la circunferencia escrotal. En el caso de los caracteres de crecimiento, las evaluaciones genéticas se han restringido hasta la fecha a los pesos ajustados a edades tipo y en ocasiones la morfología. Dado que muchos de los pesos

corresponden a la época de cría, el modelo animal con efectos maternos ha venido siendo el más ampliamente aceptado para la evaluación genética del ganado vacuno de carne, a pesar de que todavía presenta problemas en su definición. Por otro lado y como ya se ha mencionado anteriormente, la búsqueda de animales eficientes puede llevar a la modelización de la vida productiva de un animal como una función globalizadora cuyos parámetros pueden ser modificados vía selección, usando técnicas de datos longitudinales.

En otro contexto, la difusión internacional de algunas de las razas de vacuno de carne, junto con el alto nivel de competencia entre los distintos países, ha hecho que se tomen iniciativas para la realización de valoraciones genéticas internacionales en algunas razas. Con ello se retoman aspectos que, pudiendo ser importantes en los programas nacionales, adquieren ahora una especial relevancia en el contexto internacional. Dichos aspectos son los relacionados con la heterogeneidad de varianzas, la interacción genotipo ambiente y la conexión, que pueden ser de importancia capital para la obtención de valoraciones genéticas libres de sesgo. A continuación se tratarán con algo más de detalle algunos de los aspectos mencionados.

Los modelos con efectos maternos

Aunque el modelo animal materno (QUAAS y POLLAK, 1980; HENDERSON, 1988) se utiliza extensivamente en la evaluación genética de vacuno de carne, existe todavía una elevada incertidumbre acerca de los parámetros genéticos normalmente utilizados, y en consecuencia acerca de la respuesta a la selección cuando los efectos maternos están implicados. MEYER (1992b) señala que la cantidad de información y las estructuras familiares disponibles son a menudo insuficientes y que es esperable obtener estimaciones imprecisas o inconsistentes. Por su parte GERSTMAYR (1992) mostró que estructuras con pocos descendientes por madre y pocas madres con registro conducen a un aumento drástico del error estándar y las correlaciones de muestreo. La menor precisión afecta en mayor medida los parámetros maternos, especialmente la correlación genética entre efectos directos y maternos, para la que la mayoría de estimaciones en vacuno de carne muestran valores mediana o altamente negativos (*e.g.* MEYER, 1992a; SHI *et al.*, 1993; ROBINSON, 1996a; GUTIÉRREZ *et al.*, 1997; DE MATTOS *et al.*, 2000a). Por otro lado, la posibilidad de que este aparente antagonismo genético sea debido a un sesgo producido por ejemplo por una relación ambiental entre los efectos maternos de madres e hijas ha sido señalada por varios autores (BAKER, 1980; MEYER, 1992a,b; ROBINSON, 1996a,b; QUINTANILLA *et al.*, 1999), pero lo cierto es que en la mayoría de las evaluaciones genéticas llevadas a cabo actualmente se asumen covarianzas genéticas negativas entre efectos directos y maternos. En este sentido, DÍAZ *et al.*, (2002) han puesto de manifiesto la necesidad de utilizar grupos genéticos en ambos caracteres (directo y materno) para modelizar los efectos de la selección sobre peso al destete en presencia de una correlación negativa.

Función de crecimiento global

Un enfoque alternativo en el análisis de datos de pesos a distintas edades es utilizar directamente los pesos individuales en el proceso de valoración genética, utilizando técnicas de análisis de datos longitudinales. Las ventajas de este tipo de análisis son varias. En primer lugar, la integración en un solo proceso del análisis individual del crecimiento y el análisis genético, incorporando información de factores ambientales y de

parentescos, permite hacer un uso más eficiente y flexible de la información disponible. Como consecuencia, la predicción de las trayectorias individuales de crecimiento es más precisa y además se facilita el uso de modelos alternativos al de la recta de regresión, como son las curvas de crecimiento (ver *e.g.* una revisión reciente de curvas alternativas en PILES, 2000). En segundo lugar, el uso de los pesos individuales permite identificar mejor en el modelo los factores ambientales que inciden en el dato que realmente se recoge, pudiendo establecer grupos de comparación diferentes para cada fecha de pesada en lugar de definir un único grupo para todo el periodo de vida o de cebo. La contrapartida a las ventajas mencionadas es la mayor complejidad en la modelización, con el consiguiente incremento de las dificultades computacionales y la menor precisión en la estimación en modelos altamente parametizados.

La modelización de los pesos individuales es un caso particular del análisis de datos longitudinales, aplicado a las especies ganaderas de forma muy extensa en el análisis de datos de producción lechera a lo largo de la lactación (ver *e.g.* SCHAEFFER y DEKKERS, 1994; VAN DER WERF *et al.*, 1998; REKAYA *et al.*, 1999; SCHAEFFER *et al.*, 2000). Últimamente, estas técnicas son cada vez más aplicadas a datos de pesos en edades sucesivas desde el nacimiento al destete o postdestete, bajo condiciones extensivas o en cebadero (DENISE y BRINKS, 1985; VARONA *et al.*, 1997; MEYER, 1999, 2000; ALBURQUEQUE y MEYER, 2001; SCHENKEL *et al.*, 2002). Dentro del análisis de datos longitudinales se han utilizado varias técnicas alternativas que vamos a categorizar en tres grupos.

La aproximación más generalista es la del análisis multicarácter, en el que las medidas en cada tiempo se consideran como caracteres diferentes, sin una estructura definida *a priori* para las correlaciones genéticas y ambientales entre ellas. Las desventajas de esta aproximación son que el número de caracteres puede ser muy elevado (tanto como edades o tiempos en los que se toman medidas) y que se hace un tratamiento discreto de un proceso como el crecimiento, que por naturaleza es continuo.

Una segunda alternativa es la modelización de la trayectoria del carácter a lo largo del tiempo mediante funciones matemáticas que describen el proceso, en este caso el crecimiento (una revisión puede encontrarse en PILES, 2000). Esta aproximación permite expresar la forma de la curva de crecimiento de cada individuo en función de un número reducido de parámetros con una interpretación biológica. En ganado vacuno de carne, esta aproximación ha sido explorada por DENISE y BRINKS (1985), que estudian los parámetros genéticos asociados a los parámetros de dos modelos de crecimiento (Brody y Richards) en un análisis en dos etapas. Más recientemente, VARONA *et al.* (1997, 1999) proponen el uso de modelos jerárquicos y la utilización de técnicas bayesianas para realizar el análisis en una sola etapa, haciendo así un uso más eficiente y más correcto de la información. En ambos estudios se obtienen estimaciones de heredabilidades moderadamente altas (entre 0,20 y 0,44) para los parámetros de las funciones de crecimiento, indicando que la selección sobre estos parámetros con el objetivo de modificar la curva de crecimiento sería eficiente.

Por último, otro grupo de estudios sobre datos longitudinales se caracteriza por la definición de funciones con un número reducido de parámetros que modelizan el cambio en las (co)varianzas en función del tiempo (KIRKPATRICK y LOFSVOLD, 1989; KIRKPATRICK *et al.*, 1990). Este tipo de aproximación puede considerarse una forma de redu-

cir la dimensionalidad potencialmente infinita del análisis multicarácter. Dentro de este tipo de aproximación se han propuesto dos tipos de alternativas. La primera, desarrollada inicialmente por KIRKPATRICK y LOFSVOLD (1989) y clasificada por PLETCHER y GEYER (1999) como no paramétrica, contempla el uso de polinomios ortogonales como funciones de (co)varianza. En ganado vacuno de carne esta propuesta ha sido utilizada en varios trabajos donde se pretende identificar el grado óptimo de los polinomios a emplear para modelizar el peso a distintas edades (MEYER, 1999, 2000; ALBURQUERQUE y MEYER, 2001; SCHENKEL *et al.*, 2002). El uso de polinomios como funciones de (co)varianza presenta algunas desventajas, como son la naturaleza excesivamente oscilante de los mismos y su incapacidad para describir procesos progresivos o asintóticos, como cabe esperar que sean las covarianzas entre datos que describen un proceso biológico (PLETCHER y GEYER, 1999). Además, diversos estudios han encontrado un mal funcionamiento de los polinomios ortogonales para modelizar el comportamiento de las (co)varianzas en los extremos de la trayectoria (VAN DER WERF *et al.*,1998; MEYER, 1999; POOL y MEUWISSEN, 2000). Una segunda alternativa es un método paramétrico propuesto por PLETCHER y GEYER (1999) en el que las funciones de (co)varianza se obtienen haciendo uso de las funciones características asociadas a distintas funciones de probabilidad. Las ventajas potenciales de este método son las de producir funciones de (co)varianza definidas positivas (no siempre garantizado cuando se usan polinomios ortogonales), permitir una predicción más progresiva del comportamiento de las (co)varianzas, venir definidas en base a unos parámetros con una interpretación biológica, y permitir la modelización de varianzas y correlaciones de forma independiente (PLETCHER y GEYER, 1999).

La evaluación genética internacional

Dentro de las poblaciones de vacuno de carne existen razas que han tenido y tienen una gran difusión en muchos países. En este contexto, la realización de una evaluación genética internacional (entre países) viene siendo requerida cada vez en mayor medida, tanto por los países exportadores como por los importadores de material genético.

La puesta en marcha de una evaluación genética internacional en vacuno de carne se encuentra por el momento en sus "estadíos iniciales". Diversos estudios preliminares con vistas a la implementación de una evaluación genética entre países se han llevado a cabo recientemente en USA (BENYSHEK *et al.*, 1994; DE MATTOS *et al.*, 2000a, b; LEE y BERTRAND, 2002), en Australia (MEYER, 1995; MEYER y GARRICK, 1996; REVERTER *et al.*, 2002) dentro del marco del BREEDPLAN, y en Francia (QUINTANILLA *et al.*, 2002a, b).

En el sector vacuno lechero, donde la evaluación genética entre países está mucho más instaurada, la metodogía utilizada desde su implementación por Interbull en 1995 es la conocida como MACE - *Multiple Across Country Evaluation* (SCHAEFFER, 1994; BANOS y SIGURDSSON, 1996; SCHAEFFER, 2001). Este método consiste en analizar los EBVs obtenidos en los distintos países en un análisis donde la expresión del mérito genético en cada país es considerada como un carácter distinto. En vacuno de carne sin embargo parece que el análisis conjunto de todos los datos mediante un modelo animal adecuado se perfila como el método de elección para llevar a cabo la evaluación genética internacional (BENYSHEK *et al.*, 1994; MEYER, 1995; LEE y BERTRAND, 2002; REVERTER *et al.*, 2002).

En cualquier caso, múltiples interrogantes se plantean a la hora de implementar una

evaluación genética internacional: ¿pueden los registros de los distintos sistemas de producción ser considerados como el mismo carácter?, ¿los registros proceden sólo de animales en raza pura o se incorporan también animales cruzados?, ¿se toman registros de todos los animales en un grupo de contemporáneos o sólo de animales seleccionados?, ¿están todos los factores (p.e. edad de la madre) correctamente identificados?, ¿existe homogeneidad de varianzas y/o de parámetros genéticos entre los distintos países?, ¿cómo afectaría ello a la evaluación genética?, ¿cómo corregirla?, ¿hay interacción genotipo-ambiente?, ¿existen conexiones genéticas suficientes como para poder comparar los EBVs obtenidos en distintos países? La elección del procedimiento adecuado requerirá dar previamente respuesta a algunas de estas cuestiones.

Heterogeneidad de varianzas

Los modelos habitualmente utilizados en la evaluación genética BLUP suelen basarse en la hipótesis de homocedasticidad. Sin embargo, la presencia de varianzas heterogéneas en función de distintos factores (por ejemplo el rebaño, el sexo, el país) ha sido un fenómeno también puesto de manifiesto en vacuno de carne (*e.g.* GARRICK *et al.*, 1989; SAN CRISTOBAL *et al.*, 1993; RODRÍGUEZ-ALMEIDA *et al.*, 1995; LEE y BERTRAND, 2002; QUINTANILLA *et al.*, 2002b). Caso de estar presente, la no consideración de la heterocedasticidad en la evaluación genética conduce a un sesgo en la predicción de los valores genéticos y a una desproporción entre los individuos seleccionados en los distintos ambientes, viéndose favorecidos aquellos animales que tienen sus producciones (o las de su descendencia) en los ambientes más variables (EVERETT *et al.*, 1982; HILL, 1984; GARRICK y VAN VLECK, 1987; VINSON, 1987).

En el caso particular de la evaluación genética a partir de datos procedentes de distintos medios, y muy concretamente en el caso de la evaluación genética internacional con subpoblaciones que muestran de partida distintas medias productivas, el fenómeno de la heterocedasticidad y cómo considerarla en el modelo de evaluación vuelve a tomar especial relevancia. Diversos procedimientos han sido propuestos para tener en cuenta la heterocedasticidad en la evaluación genética, desde una simple transformación aritmética de los datos hasta la consideración de la heterogeneidad de varianzas en el modelo con diversas aproximaciones. La metodología BLUP permite tener en cuenta la heterocedasticidad tratando los efectos aleatorios de los estratos/ambientes con varianzas heterogéneas en distintas subclases (HENDERSON, 1984; GIANOLA, 1986), pero conduce a un gran número de parámetros y a unas elevadas dimensiones de las MME. Ello puede no obstante reducirse si las varianzas difieren sólo en escala (*i.e.* la heredabilidad se mantiene constante) y las correlaciones entre los efectos aleatorios en distintos ambientes no difiere de la unidad (QUAAS *et al.*, 1989). Bajo estas hipótesis más la de que todos los efectos (fijos y aleatorios) están afectados del mismo modo, KACHMAN y EVERETT (1993) y MEUWISEN *et al.* (1996) sugieren tener en cuenta las varianzas heterogéneas aplicando un factor de escala multiplicativo; este modelo mixto multiplicativo (ver una aplicación p. ej. en REVERTER *et al.*, 1997) se está utilizando actualmente para corregir la heterogeneidad de varianzas entre grupos de contemporáneos en el BREEDPLAN australiano (REVERTER *et al.*, 2002). Por su parte, FOULLEY *et al.* (1990a) y SAN CRISTÓBAL *et al.* (1993) proponen un modelo lineal mixto estructural de los logaritmos de las varianzas

que permite poner de manifiesto las fuentes de variabilidad de las varianzas genética y residual y conocer su importancia y modo de acción. Este sistema está bien adaptado cuando la heterocedasticidad está ligada a varios factores de variación identificables.

En definitiva el modo más adecuado para considerar las varianzas heterogéneas dependerá de los factores a los que esté asociada, de la magnitud y el tipo de heterocedasticidad (genética, residual o ambas), de si los cocientes de varianza (*i.e.* las heredabilidades) se mantienen o no constantes y de si la correlación de los efectos aleatorios entre los distintos ambientes es o no próxima a la unidad, lo que depende a su vez de la interacción genotipo-ambiente.

Interacción genotipo-ambiente

La presencia de interacciones genotipo-ambiente no es descartable en las evaluaciones genéticas que se llevan a cabo regularmente entre rebaños, pero es aún más esperable cuando se trabaja con datos procedentes de distintos orígenes y sistemas de producción, por lo que es una consideración particularmente importante en la implementación de una evaluación genética internacional.

En este sentido, diversos trabajos recientes estudian la interacción genotipo-país sobre caracteres de crecimiento en distintas razas de vacuno de carne. MEYER (1995) analizó diversos pesos en la raza Angus con datos de Australia y Nueva Zelanda; DE MATTOS *et al.* (2000b) analizaron el peso al destete en Hereford con datos de USA, Canadá y Uruguay; y LEE y BERTRAND (2002) el peso al nacimiento y al destete, junto con el crecimiento postdestete, en Hereford con datos de Canadá, Argentina, USA y Uruguay. En general las correlaciones genéticas entre países tomaron siempre valores superiores a 0,8 para los efectos directos, y algo inferiores para los efectos maternos. En base a dichas correlaciones, estos autores concluyen la ausencia de interacción genotipo-país en la mayoría de los casos, o bien que si existe es pequeña y poco importante, y que la evaluación genética en estos países puede realizarse conjuntamente (tras ajustar por los varianzas fenotípicas heterogéneas en algún caso). No obstante es harto probable que muchas de las conexiones genéticas existentes para estimar la interacción genotipo-ambiente procedan de toros 'élite' cuya descendencia puede haber recibido un tratamiento preferencial que daría lugar a un sesgo en la estimación de las interacciones genotipo-ambiente (NOTTER *et al.*, 1992; REVERTER *et al.*, 2002). Por su parte HYDE *et al.* (1998) señalan que las discrepancias entre las correlaciones estimadas y esperadas de los EBVs en las poblaciones Charolais de Australia, Canadá, Nueva Zelanda y USA indican la presencia de interacciones genotipo-ambiente para los pesos al nacimiento, al destete y al año de edad. Asimismo QUINTANILLA *et al.* (2002a) obtienen correlaciones genéticas distintas de la unidad para el peso al destete de Charolais entre algunos países europeos.

En definitiva el tema de la interacción genotipo-ambiente en vacuno de carne no está todavía cerrado y debe ser objeto de un mayor análisis antes de determinar el modelo más adecuado para llevar a cabo la evaluación genética con datos de distintos orígenes.

Conexión y precisión de la evaluación genética

La precisión de la evaluación genética depende básicamente de la cantidad de información disponible para obtener los EBVs y también de la 'calidad' del diseño. En este sentido, cuando la selección se lleva

a cabo entre varios ambientes (unidades de manejo, regiones, países), la precisión de la evaluación puede verse influida por el grado de conexión genética entre ellos. Aunque desde un punto de vista teórico no puede hablarse de desconexión completa entre efectos aleatorios (FOULLEY *et al.*, 1992), la ausencia o la escasez de relaciones genéticas entre niveles efectos fijos afecta al sesgo y al error de predicción de las comparaciones y en definitiva a la precisión de la selección.

La conexión genética puede ser difícil de cuantificar. El cada vez más extendido uso de la inseminación artificial y en algunos casos los esquemas de toros de referencia permiten hasta cierto punto 'confiar' en la existencia de conexiones genéticas suficientes, pero ello es una realidad menos palpable en el vacuno de carne (ver *e.g.* DÍAZ *et al.*, 1993), donde el uso de la monta natural está mucho más extendido. Más aún, con el cada vez mayor establecimiento de evaluaciones genéticas con datos procedentes de distintos países, el tema de la desconexión ha vuelto a plantearse como un tema de interés creciente. Las preguntas a este respecto son las de siempre: ¿existen suficientes conexiones genéticas como para justificar una evaluación genética conjunta?, ¿qué fiabilidad ofrece la comparación de valores genéticos de animales evaluados en distintos países / unidades de manejo?, ¿cómo medir el grado de conexión/desconexión?

FOULLEY *et al.* (1992) introducen el concepto de nivel de conexión (o de equilibrio) relacionando la VEP en el modelo completo con la VEP bajo un modelo reducido excluyendo los efectos fijos. Por su parte, KENNEDY y TRUS (1993) afirman que la VEP de las diferencias entre los EBVs de los animales en diferentes ambientes es la medida más lógica de conexión. Paralelamente LALOË (1993) plantea la utilización del coeficiente de determinación (CD) como la medida más adecuada de la precisión de la evaluación genética, tanto de la precisión de los EBVs individuales como de las comparaciones entre EBVs mediante el CD de una combinación lineal de valores genéticos. Sin embargo todos los criterios propuestos requieren el cálculo de los elementos de la inversa de las MME. Recientemente FOUILLOUX y LALOË (2001) han propuesto un método de muestreo para calcular las varianzas de los BV reales y estimados que permite obtener los coeficientes no diagonales de la inversa de las MME, y se presenta como una alternativa para el estudio de la conexión. Por su parte KENNEDY y TRUS (1993) analizan tres medidas alternativas, y sugieren utilizar la varianza de las diferencias estimadas entre niveles de efectos fijos como una medida útil de la conexión.

En definitiva el incremento en precisión 'global' de la evaluación genética puede venir dado por el incremento de la conexión o bien por el incremento de la cantidad de información. En este sentido LALOË *et al.* (1996) compararon los tres criterios anteriormente citados como criterios para medir la 'calidad' (en términos de precisión) de la evaluación genética. Según estos autores, la tasa de conexión propuesta por FOULLEY *et al.* (1992) no es apropiada para determinar la precisión global, ya que decrece con la cantidad de información, de modo que los valores altos de este índice pueden deberse a una buena conexión o a una escasa información aportada por los datos. Por otro lado la VEP propuesta por KENNEDY y TRUS (1993) como criterio óptimo decrece con el parentesco, favoreciendo los diseños con más individuos emparentados y en consecuencia menor variabilidad genética. Según LALOË *et al.* (1996) el CD propuesto por LALOË (1993) se presenta como el método más adecuado para evaluar la precisión de la evaluación genética y optimizar los dise-

ños correspondientes, ya que combina la estructura del diseño y la cantidad de información contenida en los datos, y tiene en cuenta la VEP y la variabilidad genética.

Los Esquemas selección y el progreso genético

En muchos de los programas de mejora de vacuno de carne puestos en marcha se ha optado por proporcionar regularmente al ganadero una serie de valoraciones genéticas para que éste haga un uso individual de las mismas a la hora de orientar la selección de su rebaño. Está claro que bajo este funcionamiento resulta difícil intervenir en el progreso genético de la población, aún cuando éste exista en muchos casos. Sin embargo, el futuro de los programas de mejora ha de pasar por la sistematización y orientación clara de los esquemas hacia la búsqueda de un compromiso entre el progreso a corto y largo plazo, especialmente en aquellas poblaciones donde el censo es relativamente reducido.

Maximización del progreso genético - optimización a corto plazo

En los programas de mejora genética puestos en marcha durante las últimas décadas, la maximización del progreso genético ha venido siendo el objetivo principal, si bien el éxito del programa de mejora a largo plazo dependerá también del mantenimiento de la variabilidad genética. No obstante y sin atender a otras consideraciones, podríamos decir que el diseño óptimo de un esquema de mejora es aquel que nos permita obtener una máxima precisión de la evaluación y en consecuencia un máximo progreso genético para una intensidad de selección y una variabilidad genética determinadas. En este sentido FOULLEY *et al.* (1990b) y LALOË (1993) afirman que los métodos de búsqueda del diseño óptimo deben adaptarse al contexto de la evaluación genética y la selección, lo cual pasaría por planificar parcialmente la estructura de los datos para obtener una mayor eficiencia de los programas de control de rendimientos.

Pero además de la optimización desde de la perspectiva de la precisión de la evaluación genética, la respuesta a la selección obtenida en el conjunto de la población dependerá asimismo de la estructura de la población y los estratos implicados, los objetivos planteados y de las vías de transmisión del progreso genético.

En cuanto a la estructura de las poblaciones de vacuno de carne, podemos destacar dos estratos principales: un núcleo de selección y una población base comercial hacia la que se transmite el progreso genético obtenido en el núcleo. En los esquemas de mejora de las razas bovinas españolas, en los que conviven la práctica de la inseminación artificial (IA) y de la monta natural, las explotaciones del núcleo de selección pueden asimismo clasificarse en distintos estratos según el grado de utilización de la IA, al igual que señalan PHOCAS *et al.* (1995b) para las razas francesas. En este contexto, PHOCAS *et al.* (1995b) evalúan la respuesta genética esperada para el crecimiento en el programa de mejora de Limousine y observan que, a igual tasa de IA utilizada, se obtendrían mayores respuestas concentrando la IA en una fracción de los rebaños que manteniendo una tasa pareja de IA en todos los rebaños, si bien estos autores no evalúan en su trabajo el efecto de la desconexión.

Por otra parte la heterogeneidad de sistemas de producción, y en consecuencia de

objetivos de selección, es también un condicionante de la eficiencia global del esquema de mejora. Así, en la mayoría de nuestras razas conviven principalmente dos tipos de sistemas: los productores de terneros al destete (explotaciones de madres) y las explotaciones de ciclo cerrado. En este sentido PHOCAS *et al.* (1995a) evalúan la eficiencia del esquema de selección de los toros de IA para el crecimiento en Limousine, concluyendo que el esquema francés es más eficiente para el objetivo global del productor de terneros que para los objetivos de los ciclos cerrados. No obstante estos autores observan que la respuesta para un objetivo promedio de ambos sistemas es robusta y mayor que las respuestas para los objetivos individuales de cada estrato, a pesar de que la respuesta materna esperada es ligeramente negativa y en cualquier caso terriblemente incierta dados los elevados errores de muestreo de los parámetros genéticos.

A modo de conclusión de este apartado podemos decir que la maximización del progreso genético en el conjunto de la población depende de múltiples factores que deben ser evaluados de un modo conjunto. El análisis de la eficiencia de los esquemas actualmente puestos en marcha en las poblaciones de vacuno de carne españolas, en la línea de los planteados por PHOCAS *et al.* (1995a, b) para los caracteres de crecimiento en Limousine, permitiría conocer mejor la situación de dichos esquemas en términos de progreso genético, así como los puntos a incidir para lograr una utilización óptima de los recursos disponibles. Más aún, una evaluación completa de la eficiencia de dichos esquemas de selección debería incluir en el modelo otros caracteres, como la eficiencia alimentaria (medida sólo en centros de testaje), la calidad de la canal y los caracteres reproductivos (*e.g.* fertilidad y facilidad de parto). Por último mencionar que, tal y como veremos a continuación, otros aspectos deben ser también considerados en a la hora de optimizar un programa de mejora a largo plazo, como la reducción de la varianza genética debida a la selección.

Restricción de la consanguinidad - optimización a largo plazo

La optimización de los esquemas de mejora debería además tener en cuenta los efectos de las decisiones de selección a largo plazo. Hasta la fecha, la elección de los progenitores en vacuno de carne se ha venido realizando, para muchos caracteres productivos, por truncamiento. Ésta parece ser la estrategia óptima para maximizar el progreso genético a corto plazo, pero la selección por truncamiento a partir de los BLUP-EBVs puede conducir a un elevado incremento de la consanguinidad y reducción de la varianza genética.

Particularmente en nuestras razas, donde los censos no son en muchos casos elevados, los esquemas de selección y de apareamientos deberían dirigirse también hacia un mantenimiento de la variabilidad genética que garantice la respuesta a la selección en el futuro. En este sentido, el objetivo global puede reformularse hacia la búsqueda de un compromiso entre la maximización del progreso genético y la minimización del incremento de consanguinidad. Las recomendaciones para la restricción de ΔF caen en el rango de 0,5 a 1,3% por generación (*e.g.* FAO, 1998; MEUWISSEN y WOOLIAMS, 1994), pero es difícil generalizar a todas las situaciones, ya que ello depende también del ΔF histórico en la población y la apertura del esquema.

La reciente disponibilidad de elementos para predecir la tasa de consanguinidad en poblaciones bajo selección (WOOLLIAMS y BIJMA, 2000; BIJMA *et al.*, 2001) permite rea-

lizar análisis deterministas para buscar el diseño *a priori* óptimo de un programa de mejora bajo restricciones para el incremento de consanguinidad, tal como hacen VILLANUEVA *et al.* (2000) en el caso poblaciones con selección masal y generaciones solapadas. Estos autores muestran que la restricción de consanguinidad se logra principalmente incrementando el número de progenitores y, en menor medida, aumentando el intervalo generacional, si bien esta segunda medida resulta obligada en el caso de poblaciones pequeñas. Sin embargo, los diseños óptimos desde un punto de vista poblacional no son siempre aplicables en el ámbito de la producción animal, donde cuestiones como el número de progenitores a seleccionar, la relación entre machos y hembras o incluso el intervalo generacional no son elementos demasiado modificables.

Otra opción más factible en nuestro caso puede ser optimizar la elección de los candidatos en cada ronda de selección con vistas a limitar el aumento del parentesco medio de la población, tal y como plantean MEUWISSEN y SONESSON (1998) en un procedimiento dinámico que los autores denominan "método de la contribución óptima". Este sistema proporciona una norma de selección que maximiza el mérito genético de los animales seleccionados limitando el parentesco medio de la población tras el proceso de selección, y se presenta como un método de especial interés en el caso de poblaciones pequeñas en las que interesa un reducido incremento de la consanguinidad.

Por otra parte el esquema de apareamientos es también una importante herramienta para mejorar la estructura genética de la población. Tal y como muestran CABALLERO *et al.* (1996), el apareamiento no aleatorio permite reducir la tasa de consanguinidad con un efecto reducido en el progreso genético obtenido en la selección fenotípica o a partir de BLUP-EBVs. En este contexto el apareamiento de coascendencia mínima conduce a aparear los animales de familias con elevados EBVs con los de otras familias con menor superioridad genética, evitando el efecto acumulativo de la selección BLUP sobre determinadas familias, conectando familias no emparentadas y evitando los parentescos extremos. También SONESSON y MEUWISSEN (2000, 2002) analizan el efecto del apareamiento de coascendencia mínima en poblaciones en las que se practica el método de la contribución óptima con restricción de DF. En estas circunstancias, el apareamiento de coascendencia mínima mejora la respuesta genética (11-18% superior en el caso de generaciones solapadas) respecto al apareamiento aleatorio, ya que los parentescos entre animales con mayores EBV se ven reducidos y se reducen además los niveles de consanguinidad de la futura generación, lo que conduce a una mayor variabilidad genética.

En definitiva, la optimización de un esquema de mejora requiere el planteamiento de objetivos y políticas de actuación globales para garantizar el mantenimiento de la población y el progreso genético a corto y largo plazo, y debería pasar por la intervención en las decisiones sobre selección y apareamiento de los animales. Sin embargo ello topa en algunos casos con la imposibilidad de hacer actuar al ganadero según los requerimientos del diseño. La labor del mejorador quedaría pues restringida a la elección de los toros de IA y a proporcionar al ganadero asesoramiento junto con las herramientas necesarias (por ejemplo los grupos de candidatos o los apareamientos aconsejados y/o desaconsejados) para que el ganadero actúe en lo posible dentro de las directrices planteadas. También una labor de sensibilización junto con determinadas políticas de incentivación podrían ser de gran ayuda en algunos casos.

Incorporación de la información molecular en los programas de selección

Al igual que en otras especies, en los programas de selección de vacuno de carne no se hace un uso formal de la información molecular. No obstante, dicha información es en ocasiones utilizada de modo individual por determinados productores o gestores de esquemas para rellenar el espacio dejado por las valoraciones BLUP en apoyo a sus decisiones de selección (MANFREDI *et al.*, 2001). En este sentido, el uso más común y sistemático en el vacuno de carne es la identificación de animales portadores de genes recesivos en el caso de que el efecto dependa de un solo gen. Éste es el caso del BLAD, del gen de la miostatina o de determinados genes asociados al color de la capa (BIF, 2002). En nuestro país, la información sobre el genotipo para el gen de la miostatina está disponible en animales de raza Asturiana de los Valles, donde los ganaderos utilizan dicha información para decidir si dejan como reposición los animales portadores o si son llevados a la estación de testaje (CAÑÓN, 2002; comunicación personal). Otra evidente utilidad de la información del ADN es la comprobación del parentesco; en este sentido, en muchos países se utiliza la información molecular de forma rutinaria para la verificación del pedigrí (BWG-ICAR, 2002).

La práctica de la Selección Asistida por Marcadores (SAM) constituye todavía una utilidad potencial de la información molecular. Si bien es cierto que estamos en un momento de intensa búsqueda y mapeo de QTLs asociados al crecimiento y características de la canal y de la carne (DAVIS *et al.*, 1998; STONE *et al.*, 1999; CASAS *et al.*, 2000; CASAS *et al.*, 2001; LI *et al.*, 2002), también es cierto que existe una diversidad entre y dentro de razas que puede afectar la expresión de los genes (CASAS *et al.*, 2001). Ello hace necesario caracterizar la variación de las distintas zonas genómicas en cada raza antes de establecer un uso sistemático de estos QTLs. Está claro que la información molecular puede ser de gran ayuda para aquellas características que que se expresan tarde en la vida de un animal (calidad, consumo, resistencia y longevidad) y son costosas y/o difíciles de medir (TAYLOR *et al.*, 1998). No obstante, una vez identificados los genes o las zonas cromosómicas ligadas al carácter de interés, el beneficio potencial de utilizar la información molecular dependerá del efecto del/los QTLs sobre el carácter, de la estrategia de tipado y del uso de esta información en la predicción del valor genético (MARSHALL *et al.*, 2002), así como de las estrategias de utilización de dicha información en los esquemas de selección. En este sentido, KEELE y FAHRENKRUG (2002) han analizado el uso del genotipo del gen de la miostatina en algunos individuos para determinar las estrategias de apareamiento óptimas en vacuno de carne, si bien dichas estrategias dependen de la situación de mercado de la carne de calidad. En cualquier caso, el impacto de la implementación tanto de estrategias de apareamientos como de la selección asistida por marcadores propiamente dicha dependerá, al igual que en el modelo poligénico, del horizonte del tiempo en el que se evalúe (MANFREDI *et al.*, 2001).

Bibliografía

ALBURQUERQUE L.G., MEYER K., 2001. Estimates of covariance functions for growth from birth to 630 days of age in Nelore cattle. J. Anim. Sci. 79: 2776-2789.

ARCHER J.A., RICHARDSON E.C., HERD R.M., ARTHUR P.F., 1999. Potential for selection to improve efficiency of feed use in beef cattle: a review. Aust. J. Agric. Res. 50: 147-161.

ARTHUR P.F., ARCHER J.A., JOHNSTON D.J., HERD R.M., RICHARDSON E.C., PARNELL P.F., 2001. Genetic and phenotypic variances and covariance components for feed intake, feed efficiency, and other postweaning traits in Angus cattle. J. Anim. Sci.79: 2805-2811.

BAKER R.L., 1980. The role of maternal effects on the efficiency of selection in beef cattle: A review. *Proc. N. Z. Soc. Anim. Prod.* 40: 285-303.

BAÑOS G., SIGURDSSON A., 1996. Application of conteñporary methods for the use of international data in national genetic evaluations. J. Daity. Sci. 79: 1117-1125.

BEILHARZ R.G., LUXFORD B.G., WILKINSON J.L., 1993. Quantitative genetics and evolution: Is our understanding of genetics sufficient to explain evolution?. Journal of Animal Breeding and Genetics. 100: 161-170.

BENYSHEK L.L., HERRING W.O., BERTRAND J.K., 1994. Genetic evaluation across breed and countries: prospects and implications. En: Proc. 5th WCGALP, Guelph, Ontario, Canada.

BERTRAND J.K., WIGGANS G.R., 2002. Validation of data and review of results from genetic evaluation systems for US beef and dairy cattle.

BIF 2002. BEEF IMPROVEMENT FEDERATION GUIDELINES. DRAFT VERSION.

BIJMA P., VAN ARENDONK J.A., WOOLLIAMS J.A., 2001. Predicting rates of inbreeding for livestock improvement schemes. J. Anim. Sci. 79: 840-853.

BOETTCHER P.J., JAIRATH L.K., DEKKERS J.C.M., 1998. Alternative methods for genetics evaluation of sires for survival of their daughters in the first three lactations. In 'Proc. 6th World Congress on Genetics Applied to Livest. Prod. 23: 363.

BWG-ICAR, 2002. ICAR Guidelines for Beef Recording. Draft Document. Version 3.

CABALLERO A., SANTIAGO E., TORO M.A., 1996. Systems of mating to reduce inbreeding in selected populations. Anim. Sci. 62: 431-442.

CASAS E., SHAKELFORD 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. J. Anim. Sci. 78: 560-569.

CASAS E., STONE R.T., KEELE J.W., SHAKELFORD S.D., KAPPES S.M., KOOHMARAIE M., 2001. A comprenhensive search for quantitative trait loci affecting growth and carcass composition of cattle segregating alternatives forms of the myostatin gene. J. Anim. Sci. 79: 854-860.

DAVIS G.P., HETZEL D.J.S., CORTBET N.J., 1998. The mapping of quantitatibve traits loci for bith weight in atropical beef herd. 6WCGALP. Armidale, Australia 26: 441-444.

DE MATTOS D., MISZTAL I., BERTRAND J.K., 2000a. Variance and covariance components for weaning weight for Herefords in three countries. J.Anim. Sci. 78: 33-37.

DE MATTOS D., BERTRAND J.K., MISZTAL I., 2000b. Investigation of genotype x environment interactions for weaning weight for Herefords in three countries. J. Anim. Sci. 78: 2121-2126.

DENISE R.S.K., BRINKS J.S., 1985. Genetics and enviromental aspects of the growth curve parameters in beef cows. J. Anim. Sci. 61: 1431-1440.

DÍAZ C., CARBAÑO M.J., HERNÁNDEZ D., 1993. Estimación y Predicción en presencia de desconexión de los datos. ITEA. Vol Extra 12: 322-324.

DÍAZ C., CARBAÑO M.J., 2000. La raza Avileña Negra –Ibérica: nuevas aportaciones al esquema de selección. FEAGAS. 17: 64-69.

DÍAZ C., CHIRINOS Z., MORENO A., CARABAÑO M.J., 2002. Preliminary analysis of functional longevity in the Avileña Negra Ibérica Beef cattle breed. Proc. 7th WGALP. (In press).Montpellier. Francia.

DÍAZ C., MORENO A., CARABAÑO M.J., 2002. Effects of genetic groups on estimates of variance components for a maternally influenced trait in the Spanish Limousine. J. Anim. Breed. Genet. (En prensa).

DUCROCQ V.P., 1987. An nalysis of lenght of productive life in dairy cattle. PhD. Thesis, Cornell University., Ithaca, New York, USA.

DUCROCQ V.P., SÖLKNER J., 1994. "The survival kit". A fortran package for the analisys of suvival data. In 'Proc. 5th World Congress on Genetics Applied to Livest. Prod. Vol. 22, p.51, Univ. of Guelph.

DUCROCQ V.P., SÖLKNER J., 1998. 'The Survival Kit V3.0'-a package for large analysis of survival data.

In 'Proc. 6th World Congress on Genetics Applied to Livest. Prod. 27: 447-448.

ESSL A., 1998. Longevity in dairy cattle breeding: a review. Livest. Prod. Sci. 57: 79-89.

ENDRES S., DE CATERINA R., SCHMIDT E.B., KRISTENSEN D., 1995. Review n-3 Polyunsaturated fatty acids: update 1995.European Journal of Clinical Investigation 25: 629-638.

ENSER M., HALLET K.G., HEWETT B., FURSEY G.A.J., WOOD J.D., HARRINGTON G., 1998. Fatty acid content and composition of UK beef and lamb muscle in relation to production system and implications for human nutrition. Meat Science 49: 329-341.

EVERETT R.W., KEOWN J.F., TAYLOR J.F., 1982. The problem of heterogeneous zithin herd error variances when identifying elite cows. J. Dairy Sci. 65 (Supl.1), 1 (Abstr.).

FAO, 1998. Secondary guidelines for development of national farm animal genetic resources managemant plans: management of small populations at risk. Rome.

FERNÁNDEZ M.T., ALENDA R., 1999. Pesos económicos en vacuno de carne de la raza Avileña-Negra-Ibérica para la aplicación aun programa de mejora. ITEA. Vol. Extra 20 (I): 339-341.

FOUILLOUX M.N., LALOE D., 2001. A sampling method for estimating the accuracy of predicted breeding values in genetic evaluation. Genet Sel Evol. 33: 473-86.

FOULLEY J.L., GIANOLA D., SAN CRISTOBAL M., IM S., 1990a. A method for assessing extent and sources of heterogeneity of residual variances in mixed linear models. J. Dairy Sci. 73: 1612.

FOULLEY J.L., BOUIX J., GOFFINET B., ELSEN J.M., 1990b. Connectedness in genetic evaluation, pp 277-308. En: Advances in Statistical Methods for Genetic Improvement of Livestock. G. Gianola and K. Hammon (Eds). Ed. Springer-Verlag, New York.

FOULLEY J.L. HANOCQ E., BOICHARD D., 1992. A criterion for ñeasuring the degree of connectedness in lineal models for genetic evaluation. Genet. Sel. Evol. 24: 315-330.

GARRICK D.J., POLLAK E.J., QUAAS R.L., VAN VLECK L.D., 1989. Variance heterogeneity in direct and maternal weight traits by sex and percent puberbresd for Simmental-sired calves. J. Anim. Sci. 67: 2515-2525.

GARRICK D.J., VAN VLECK L.D., 1987. Aspects of selection for performance in several environments with heterogeneous variances. J. Anim. Sci. 65: 409-421.

GERSTMAYR S., 1992. Impact of the data structure on the reliability of the estimated genetic parameters in an animal model with maternal effects. *J. Anim. Breed. Genet.* 109: 321-336.

GIANOLA D., 1986. On selection criteria and estimation of parameters when the variance is heterogeneous. Theor. Appl. Genet. 72: 671-677.

GIBSON J.P., WILTON J.W., 1998. Defining multiple-Traits objectives for sustainable genetic improvement. 76: 2303-2307.

GRASER H.U., WILSON D., 2002. Ultrasound measurements. ICAR Guidelines for Beef Recording. Draft DOCUMENT. VERSION 3.

GUTIÉRREZ J.P., CAÑÓN J., GOYACHE F., 1997. Estimation of direct and maternal genetic parameters for preweaning traits in the Asturiana e los Valles beef cattle breed throuh animal and sire models. J. Anim. Breed. Genet. 114: 261-266.

HENDERSON C.R., 1984. *Applications of linear models in animal breeding*. University of Guelph, Guelph.

HENDERSON C.R., 1988. Theoretical basis and computacional methods for a number of different animal models. J. Dairy Sci. 71 (Suppl. 2), 1-16.

HILL W.G., 1984. On selection among groups with heterogeneous variance. Anim. Prod. 39: 473-477.

HYDE L.R., 2000. An application of survival analysis to the genetic evaluation of reproductive life of beef females. PhD Dissertation. Colorado State University.

HYDE L.R., BOURDON R.M., GOLDEN B.L., COMSTOCK C.R., 1998. Genotype by environment interactions for growth and milk traits in an international population of Charolais cattle. J. Anim. Sci. 76 (Supl. 1), 60 (Abstr.).

KALBFLEISCH J.D., PRENTICE R.L., 1980. The statical analysis of failure time data. Wiley, New York, N.Y.

KACHMAN S.D., EVERETT R.W., 1993. A multiplicative mixed model when the variances are heterogeneous. J. Dairy. Sci. 76, 859.

KEELE J.W., FAHRENKRUG S.C., 2002. Optimun mating systems for the myostatin locus in cattle. J. Anim. Sci. 79: 2016-2022.

KEMP R.A., 1994. Genetics of meat quality in cattle. 5th WCGALP. Vol. 19. pp (439-445). Guelph (Canada), 7-12 Agosto.

KENNEDY B., VAN DER WERF J.H.J., MEUWISSEN T.H.E., 1993. Genetic and statistical properties of residual feed intake. J. Anim. Sci. 71: 3239-3250.

KENNEDY B.W., TRUS D., 1993. Considerations on genetic connectedness betwen management units under an animal model. J. Anim. Sci. 71: 2341-2352.

KIRKPATRICK M., HECKMAN N., 1989. A quantitative-genetic model for growth, ahape, reaction norms, and other infinite-dimensional characteres. J. Math. Biol. 27: 429-450.

KIRKPATRICK M., LOFSVOLD D. BULMER M., 1990. Analysis of the inheritance, selectio and evolution of growth trajectories. Genetics 124: 979-993.

KOOTS K.R., GIBSON J.P., SMITHS C., WILTON J.W., 1994a. Analyses of published genetic paramer estimates for beef production traits. 1. Heritability. Anim. Breed. Abstr. 62: 309-338.

KOOTS K.R., GIBSON J.P., SMITHS C., WILTON J.W., 1994b. Analyses of published genetic paramer estimates for beef production traits. 2. Phenotypic and genetic correlations. Anim. Breed. Abstr. 62: 825-843.

LALOË D., 1993. Precision and information in linear models of genetic evaluation. Genet. Sel. Evol. 25: 557-576.

LALOË D., PHOCAS F., MÉNISSIER F., 1996. Considerations about measures of precision and connectedness in mixed linear models of genetic evaluation. Genet. Sel. Evol. 28: 359-378.

LEE D.H., BERTRAND J.K., 2002. Investigation of genotype × country interactions for groth traits in beef cattle. J. Anim. Sci. 80: 330-337.

LI C., BASARAB J., SNELLING W.M. ET AL., 2002. The identification of common haplotypes on bovine chromosome 5 within commercial lines of *Bos taurus* and their association with growth traits. J. Anim. Sci. 80: 1187-1194.

LOVE J., 1994. Product acceptability evaluation: In: Quality attributes and their meassurements in meat, poultry and fish products. Eds. A.M. Pearson and T.R. Dustson pp:337-358. Blackie Academic & Profesional. Glasgow.

MANFREDI E., ROCHAMBEAU H., ELSEN J.M., 2001. Optimisation des schémas de selection assitée par marqueurs. Séminaire du Depártement de Génétique animale de l'INRA. QTL de la détection à lútilisation. Batz-sur-Mer. 24-26 September.

MARSHALL D.R., 1999. Genetics of meat quality. The Gennetics of Cattle. Ed: R. Fries and A. Ruvinsky. CABI Publishing. Reino Unido. pp: 635-636.

MARSHALL K., HENSHALL J., VAN DER WERF J.H.J., 2002. Response from marker assited selection when various prpoprtions of animals are marker typed: a multiple trait simulation study relevant to the sheepment industry. Anim. Sci. 74: 223-232.

MEUWISSEN T.H.E., DE JONG G., ENGEL B., 1996. Joint estimation of breeding values and heterogeneous variances in large data files. J. Dairy. Sci. 79: 310.

MEUWISSEN T.H.E., SONESSON A.K., 1998. Maximizing the response of selection with a predefined rate of inbreeding: overlapping generations. J Anim Sci. 76: 2575-83.

MEUWISSEN T.H.E., WOOLLIAMS J.A., 1994. Effective sizes of livestock populations to prevent a decline in fitness. Theor. Appl. Genet. 89: 1019-1026.

MEYER K., 1992a. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. Livest. Prod. Sci. 31: 179-204.

MEYER K., 1992b. Bias and sampling covariances of estimates of variance components due to maternal effects. *Genet. Sel. Evol.* 24: 487-509.

MEYER K., 1995. Estimates of genetic parameters and breeding values for New Zealand and Australian Angus cattle. Aust. J. Agric. Res. 46: 1219-1229.

MEYER K., 1999. Estimates of genetic and phenotypic covariance functions for postweaning growth and mature weight of beef cows. J. Anim. Breed. Genet. 116: 181-205.

MEYER K., 2000. Random regressions to model phenotypic variation in monthly weights of Australian beef cows. Livest. Prod. Sci. 65: 19-38.

MEYER K., GARRICK D.J., 1996. Scope for a joint genetic evaluation of New Zealand and Australian Angus cattle. Proc. Aust. Assoc. Anim. Breed. Genet. Vol. 11. 250-253.

NOTTER D.R., TIER B., MEYER K., 1992. Sire × herd interactions for weaning weight in beef cattle. J. Anim. Sci. 70: 2359-2365.

OSORO K., 1997. Sustainability of production systems under different conditions. LSIRD Workshop. Granada 23-24 mayo.

PILES M., 2000. Análisis bayesiano de los efectos de la selección por velocidad de crecimiento sobre las curvas de crecimiento y la calidad de la canal y la carne de conejo. Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Valencia, España.

PHOCAS F., BLOCH C., CHAPELLE P., BÉCHEREL F., RENAND G., MÉNISSIER F., 1998. Developing a breeding objetive for a French purebred beef cattle selection programme. Livest. Prod. Sci. 57: 49-65.

PHOCAS F., COLLEAU J.J., MÉNISSIER F., 1995a. Expected efficiency of selection for growth in a French beef cattle breeding scheme. I. Multistage selection of bulls used in artificial insemination. Genet. Sel. Evol. 27: 149-170.

PHOCAS F., COLLEAU J.J., MÉNISSIER F., 1995b. Expected efficiency of selection for growth in a French beef cattle breeding scheme. II. Prediction of asymptotic genetic gain in a heterogeneous population. Genet. Sel. Evol. 27: 171-188.

PLETCHER S.D., GEYER C.J., 1999. The genetic analysis of age-dependent traits: modeling the character process. Genetics. 151-163.

POOL M.H., MEUWISSEN T.H.E., 2000. Reduction of number of parameters neeed for a polynomial random regression test day model. Livest. Prod. Sci. 64: 133-145.

QUAAS R.L., GARRICK D.J., MCELHENNEY W.H., 1989. Multiple trait prediction for a type of model with heterogeneous genetic and residual covariance structures. J. Anim. Sci. 67: 2529-2535.

QUAAS R.L., POLLAK E.J., 1980. Mixed model methodology for farm and ranch beef cattle testing programs. *J. Anim. Sci.* 51: 1277-1287.

QUITANILLA R., MILLÁN M.J., DÍAZ C., GOYACHE F., PIEDRAFITA J., 2000. Selection objectives in trhee Spanish beef cattle breeds. Final Report of FAIR1 CT95 0702.

QUINTANILLA R., LALOË D., RENAND G., 2002a. Heteroskedasticity and genotype by environment interaction across European countries for weaning weight in Charolais breed. 33rd ICAR session and Interbull meeting. Interlaken (Suiza), 26-31 mayo 2002.

QUINTANILLA R., LALOË D., RENAND G., 2002b. Heterogeneity of variances across regions for weaning weight in Charolais breed. Proc. 7th WGALP. (In press). Montpellier. Francia.

QUINTANILLA R., VARONA L., PUJOL M.R., PIEDRAFITA J., 1999. Maternal Animal Model with Correlation between Maternal Environmental Effects of Related Dams. Journal of Animal Science 77: 2904-2917.

RAINIERI C., SCORDAMAGLIA L.P., PIERAMATI C., MARTINO G., 1994. Variation and relationship of intramuscular fat, colesterol content and fatty acyds composition of utalian chianina beef cattle meta. 5th WCGALP. Vol.19, pp. (481-484). Guelph (Canada), 7-12 Agosto.

RENAND G., 1993. Actual basis for genetic selection in beef. Internacional Workshop on Proteolysis and Meat Quality. Clemond-Ferrand (France) 24-28 Mayo.

RENAND G., BERGE P., PICARD B., ROBELIN J., GEAY Y., KRAUSS D., MÉNISIER F., 1994. Genetic parameters of beef production and meat quality traits of young Charolais bull progeny of divergently selected sires. 5th WCGALP. Vol.19, pp. (446-449). Guelph (Canada). 7-12 Agosto.

RENAND G., TOURAILLE C., GEAY Y., BERGE P., LEPETIT J., PICARD B., 1997. Variabilité des qualities organoleptiques de la viande bovine en relation avec les caractéristiques musculaires. Renc. Rech. Rumiants 4: 311-314.

REVERTER A., JOHNSTON D.J., GRASER H.U., 2002. First experiences with an across country genetic evaluation system for beef cattle. 33rd ICAR session and Interbull meeting. Interlaken (Suiza), 26-31 mayo 2002.

REVERTER A., TIER B., JOHNSTON D.J., GRASER H.U., 1997. Assessing the efficiency of a multiplicative mixed model equations to account for heterogeneous variance across herds in carcass scan from beef cattle. J. Anim. Sci. 75: 1477-1485.

RILEY D.G., CHASE C.C., HAMMOND A.C., WEST R.L., JOHNSON D.D., OLSON T.A., COLEMAN S.W., 2002. Estimated genetic parameters for carcass trait of Brahman cattle. J. Anim. Sci. 80: 955-962.

ROBINSON D.L., 1996a. Estimation and interpretation of direct and maternal genetic parameters for weights of Australian Angus cattle. *Livest. Prod. Sci.* 45: 1-11.

ROBINSON D.L., 1996b. Models which might explain negative correlations between direct and maternal genetic effects. *Livest. Prod. Sci.* 45, 111-122.

RODRÍGUEZ-ALMEIDA F.A., VAN VLECK L.D., CUNDIFF L.V., 1995. Heterogeneity of variance by sire breed, sex, and dam breed in 200- and 365-day weights of beef cattle from a top cross experiment. J. Anim. Sci. 73: 2579-2588.

RUMPH J.M., KOCH R.M., GREGORY K.E., CUNDIFF L.V., VAN VLECK L.D., 2002. Comparison of models for estimation of genetic parameters formature weight of Hereford cattle. 80: 583-590.

SAN CRISTOBAL M., FOULLEY J.L., MANFREDI E., 1993. Inference about multiplicative heteroskedastic components of variance in a mixed linear Gaussian model with an application to beef cattle breeding. Genet. Sel. Evol. 25: 3-30.

SAÑUDO C., 1995. La calidad organoléptica de la carne con especial referencia a la especie ovina. Factores que la determinan, métodos de medida y causas de variación. Mimeo. Facultad de Veterinaria de Zaragoza.

SCHALEFER L.R., 1994. Multiple-country comparison of dairy sires. J. Dairy Sci. 77: 2671-2678.

SCHAEFFER L.R., 2001. Multiple trait international bull comparisons. Livest. Prod. Sci. 69, 145-153.

SCHAEFFER L.R., JAMROZIK J., KISTEMAKER G.J., VAN DOORMAL B.J., 2000. Experience with a test-day model. J. Dairy Sci. 83: 1135-1144.

SCHENKEL F.S., MILLER S.P., JAMROZIK J., WILTON J.W., 2002. Two-step and random regression analyses of weight gain of station-tested beef bulls. J. Anim Sci. 80: 1497-1507.

SHI M.J., LALOË D., MÉNISSIER F., RENAND G., 1993. Estimation of genetic parameters of preweaning performance in the French Limousin cattle breed. Genet. Sel. Evol. 25: 177-189.

SIMIANER H., TÄUBERT H., KUTTNER K., 2001. Synthesis of the ICAR survey of beef recording guidelines.

SONESSON A.K, MEUWISSEN T.H.E., 2000. Mating schemes for optimum contribution selection with constrained rates of inbreeding. Genet. Sel. Evol. 32: 231-248.

SONESSON A.K, MEUWISSEN T.H.E., 2002. Non-random mating for selection with restricted rates of inbreeding and overlapping generations. Genet Sel Evol. 34: 23-39.

STONE R.T.J., KEELE J.W., SHAKELFORD S.D., KAPPES S.M., KOOHMARAIE M., 1999. A primary screen of the Bovine genome for quantitative trait loci affecting carcass and growth traits. J. Anim. Sci. 77: 1379-1384.

STRANDBERG E., SÖLKNER J., 1996. Breeding for longevity and survival in dairy cattle. Proceedings International Workshop on Genetic Improvement of Funtional Traits in Cattle. Interbull Gembloux, Belgium. Bulletin N° 12, pp.111-119.

VAN DER WERF, J.H.J., GODDARD M.E., MEYER K., 1998. The use of covariance functions and random regressions for genetic evaluation of milk production based on test day records. J. Dairy Sci. 81: 3300-3308.

VARONA L., MORENO C., GARCÍA-CORTÉS L.A., ALTARRIBA J., 1997. Multiple trait genetic analysis of underlying biological variables of production functions. Livest. Prod. Sci. 47: 201-209.

VARON L., MORENO C., GARCÍA-CORTÉS L.A. YAGUE J., ALTARRIBA G., 1999. Two-step versus joint analysis of Von Bertalanffy function. J. Anim. Breed. Genet. 116: 331-338.

VILLANUEVA B., BIJMA P., WOOLLIAMS J.A., 2000. Optimal mass selection policies for schemes with overlapping generations and restristed inbreeding. Genet. Sel. Evol. 32: 339-355.

VINSON W.E., 1987. Potential bias in genetic evaluations from differences in variation within herds. J. Dairy Sci. 70: 2450-2455.

VOLLEMA A., 1998. Longevity in dairy cattle. Phd. Dissertation. Wageningen. The Netherlands.

VUKASINOVIC N., 1999. Aplication of survival analysis in breeding for longevity. Workshop on Genetic Improvement of Funtional Traits in Cattle-Longevity-. Interbull Jouy-en-Josas, France.

WOOD J.D., HOLDERS J.S., MAIN D.C.J., 1998. Quality assurances schemes. Proc. 44th ICoMST, Barcelona, Spain. 206-215.

WOOLLIAMS J.A., BIJMA P., 2000. Predicting rates of inbreeding in populations undergoing selection. Genetics 154: 1851-1864.

YU-POTH S., ZHAO G., ETHERTON T., NAGLAK M., JONNALAGADDA S., KRIS-ETHERTON P.M., 1999. Effects of the national cholesterol eduction program's step I and step II dietary intervention programs on cardiovascular disease risk factors: a meta –analysis. Am J Clin Nutr 69: 632-646.