

# Parámetros genéticos asociados a la varianza residual de la producción de leche en búfalos doble propósito en Colombia

D C Barrera-Rivera, M F Cerón-Muñoz y J D Corrales-Ivarex

Grupo de Genética, Mejoramiento y Modelación Animal, (GaMMA), Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad de Antioquia; Calle 70 No 52-21, Medellín, Antioquia

[grupogamma@udea.edu.co](mailto:grupogamma@udea.edu.co)

<sup>1</sup> Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad de la Salle. Carrera 7 No 172-85, Bogotá, Colombia.

## Resumen

El objetivo de este trabajo fue estimar los parámetros genéticos asociados con la variabilidad ambiental para la producción de leche hasta los 270 días (PL270) en búfalos doble propósito. La base de datos analizada incluyó 12920 lactancias de 2729 búfalos mestizas, pertenecientes a 12 haciendas ubicadas en los departamentos de Córdoba, Sucre, Cesar y Santander, Colombia. Fueron empleados dos modelos animales, con el primero se obtuvieron las soluciones para efectos fijos, aleatorios y los residuos ( $e^*$ ) de cada observación de PL270. Posteriormente, los residuos fueron tomados como una medida de la variabilidad ambiental, para lo cual fueron ajustados mediante un segundo modelo animal, considerando efectos aditivos y ambientales, simultáneamente.

La heredabilidad para la característica “variación residual de PL270” fue 0.13 con desviación estándar del componente genético aditivo de 0.05, indicando que existe variabilidad genética para la varianza residual, la cual podrá ser utilizada para mejorar la uniformidad en la producción de leche en búfalos y a su vez incrementar el progreso genético en esta especie.

**Palabras clave:** canalización, *Bubalus bubalis*, lactancia, variabilidad ambiental

## Genetic parameters associated with the residual variance for milk yield in dual-purpose buffaloes in Colombia

### Abstract

The aim of this study was to estimate genetic parameter related to the environmental variability of milk production until 270 days (PL270) in double purpose buffaloes. The analyzed database included 12920 lactations from 2729 buffaloes crossbred from 12 herds located in Córdoba, Sucre, Cesar and Santander provinces, Colombia. Two animal models were used. The first model was used to obtain solutions for fixed and random effects and residuals( $e^*$ ) of each observation. Then, residuals were taken as an environmental variability measure, these were adjusted in a second animal model

---

considering simultaneously additive and environmental effects.

The heritability of the residual variance of PL270 characteristic was 0.13 with standard deviation of additive genetic component of 0.05, indicating that there is genetic variation for the residual variance which could be used to improve the uniformity of milk yield for buffaloes and in this way to increase the genetic progress in this species.

**Keywords:** canalisation, *Bubalus bubalis*, environmental variability, lactation

## Introducción

Las propiedades de un carácter cuantitativo en una población se describen generalmente por su media y variación fenotípica, las cuales contienen componentes genéticos y no genéticos. La exactitud de las evaluaciones genéticas depende de qué tan bien los supuestos del modelo se ajusten a los datos. Generalmente, la magnitud de la varianza se asume constante (Mulder y Hill 2007); sin embargo, se ha evidenciado heterogeneidad en distintas situaciones, particularmente en la producción de leche en los bovinos (Van Vleck 1968; Rønnegård et al 2013), lo cual sugiere que los genotipos difieren genéticamente en la varianza fenotípica (Mulder et al 2008).

La falta de uniformidad que presentan los animales para ciertas características puede ser descrita en términos de heterogeneidad de las varianzas residuales. En el análisis de producción de leche, Van Vleck (1968) y Clay et al (1979) encontraron grandes diferencias entre las varianzas fenotípicas de las progenies de distintos toros. La uniformidad en las características de interés económico juega un papel importante para el productor, por lo cual se han empleado diferentes estrategias para reducir la variabilidad tales como el manejo semejante, estos enfoques no suelen ser efectivos para reducir la variabilidad ambiental, excepto temporalmente (Neves et al 2011). Por otro lado, la selección es efectiva solamente cuando existen diferencias genéticas en la variabilidad fenotípica entre animales (Mulder et al 2008).

Una metodología adecuada para el mejoramiento de características con alta variabilidad ambiental consiste en disminuir su heterogeneidad llevándola a un fenotipo óptimo y es conocida como selección por canalización (Gutiérrez et al 2006). Este tipo de selección ocurre en poblaciones naturales como un mecanismo de adaptación y evolución a los cambios ambientales (Siegal y Bergman 2002). SanCristobal-Gaudy et al (1998) desarrollaron un modelo para estudiar la genética de la variabilidad ambiental, el cual ha sido ampliamente usado en diferentes especies animales. El modelo de canalización es interesante porque si la variación fenotípica está parcialmente bajo control genético, las predicciones de la respuesta a la selección basadas en los modelos clásicos pueden ser incorrectas. Además, la selección para obtener un producto final homogéneo, generalmente tiene un efecto positivo sobre la eficiencia económica, por lo tanto es relevante para entender si la selección de una característica en una dirección particular, resultará en un aumento o disminución de la variación fenotípica (Sorensen y Waagepetersen 2003). El objetivo de este trabajo fue analizar los parámetros genéticos asociados a la varianza ambiental para la producción de leche hasta los 270 días en búfalas mestizas doble propósito en Colombia.

## Materiales y Métodos

Fueron analizadas 12920 lactancias de 2729 búfalas mestizas de bufalyppo y murrh, cuyos partos ocurrieron entre los años 1998 y 2013 en 12 haciendas localizadas en la región Caribe del país. Esta región se caracteriza por presentar una altura promedio de 80 m.s.n.m. y una temperatura promedio de 28°C. El sistema de alimentación estaba basado en pastoreo rotacional en potreros

con pastos mejorados (*Brachiaria* sp) y gramas naturales. Además, los animales recibieron suplementación mineral.

El control lechero fue realizado por la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad de Antioquia, Colombia y la Asociación Colombiana de Criadores de Búfalos, siguiendo los lineamientos del Comité Internacional de Registro Animal (ICAR, 2012), mediante el sistema C4-1X. La producción de leche hasta los 270 días (PL270) fue estimada siguiendo las recomendaciones del ICAR (2012). Se aceptaron solamente aquellas lactancias que tenían al menos cinco controles distribuidos de la siguiente manera: mínimo un control entre el día cinco y 60 después del parto, dos controles entre los días 61 a 150 y un control entre los días 151 a 270. El archivo de *pedigree* se obtuvo a partir de 15 generaciones y estaba conformado por un total de 4403 individuos. Los grupos contemporáneos (GC) fueron definidos como la concatenación de la finca, el año y la época de parición. Se tuvieron en cuenta tres épocas: diciembre a marzo, abril a agosto y septiembre a noviembre. Para los análisis se asignó un mínimo de cuatro animales en cada GC.

El análisis de varianzas se realizó en tres pasos como lo indicaron Gutiérrez et al (2006). En el primer paso se utilizó un modelo animal para obtener los parámetros genéticos y los residuales de la producción de leche a los 270 días (PL270). En forma matricial el modelo fue el siguiente:

$$y = Xb + Za + Wp + e$$

Donde  $y$  es el vector de observaciones;  $b$  es el vector de efectos fijos;  $a$  es el vector de efectos genéticos aditivos directos,  $p$  es un vector de efectos del ambiente permanente,  $e$  es el vector de residuales aleatorios asociados con las observaciones,  $X$ ,  $Z$  y  $W$  son las matrices de incidencia que asocian a los datos con los efectos fijos, de genética aditiva y de ambiente permanente, respectivamente y  $e$  es el error y asumiendo:

donde  $G = A \sigma_a^2 A$  es la matriz de relaciones aditivas  $P = I_p \sigma_p^2$ ,  $R = I_e \sigma_e^2$ ,  $I_p$  es una matriz identidad de orden igual al número de hembras con dato,  $I_e$  es una matriz identidad de orden igual que el número de datos y los escalares  $\sigma_a^2$ ,  $\sigma_p^2$ ,  $\sigma_e^2$  corresponden a las varianzas genética aditiva, ambiental permanente y residual, respectivamente.

En el segundo paso las soluciones obtenidas en el primer modelo fueron utilizadas para estimar el valor residual ( $\tilde{a}_i$ ) predicho para cada observación. Se definió un nuevo vector transformando cada residual en el vector  $y^* = \ln(\tilde{a}_i^2)$ . El tercer paso consistió en obtener los parámetros genéticos del modelo mixto, pero utilizando  $y^*$  en lugar de  $y$ ,  $a^*$  en lugar de  $a$ , y  $e^*$  en lugar de  $e$ , donde los asteriscos indican que los efectos están asociados con la variabilidad ambiental de PL270 (VPL270) y dejando por fuera el efecto ambiental permanente debido a que conceptualmente es la característica que se estaba analizando en este paso (Gutiérrez et al 2006). La heredabilidad de la nueva variable fue obtenida a través de la relación.

En ambos modelos fueron incluidos los efectos fijos de GC y el número de lactancia y el efecto genético directo y de ambiente permanente como efectos aleatorios. Los análisis se llevaron a cabo usando la metodología REML a través del software Wombat (Meyer 2007).

## Resultados y discusión

Los promedios, las desviaciones estándar y los coeficientes de variación para PL270 por número de parto se presentan en la Tabla 1. Las más bajas producciones se observaron en hembras de primer y de diez partos (997 kg y 1048 kg, respectivamente) y las más altas en la cuarta y quinta lactancia (1078 kg y 1087 kg, respectivamente). Estas diferencias pueden estar asociadas al desarrollo fisiológico de las hembras, ya que las búfalas alcanzan su máximo desarrollo entre el tercer y cuarto parto, momento en el que expresan su máximo potencial lechero. El coeficiente de variación fue medio y se mantuvo más o menos constante en todas las lactancias analizadas.

**Tabla 1.** Producción de leche hasta los 270 días en búfalas doble propósito en Colombia según el número de partos

Número de parto	Número de datos	Producción de leche promedio (kg)
1	1797	997 $\hat{\pm}$ 225
2	2143	1060 $\hat{\pm}$ 239
3	1917	1063 $\hat{\pm}$ 246
4	1638	1078 $\hat{\pm}$ 247
5	1389	1087 $\hat{\pm}$ 246
6	1146	1069 $\hat{\pm}$ 236
7	906	1064 $\hat{\pm}$ 232
8	692	1067 $\hat{\pm}$ 228
9	529	1063 $\hat{\pm}$ 217
10	763	1048 $\hat{\pm}$ 200

En general, la PL270 en la población analizada fue baja con respecto a otros estudios llevados a

cabo en Brasil en búfalos Murrah, los cuales reportaron medias de producción de leche desde 1614 kg hasta 1885 kg (Aspilcueta-Borquis et al 2010; Seno et al 2010; Araújo et al 2008). En Italia, Rosati y Van Vleck (2002) observaron una media de producción de leche de 2287 kg. Estas diferencias en la producción pueden obedecer a las variaciones ambientales y a que en países como Brasil e Italia se ha ejercido una alta presión de selección durante varios años para una mayor producción de leche, a diferencia de Colombia, donde el programa de mejoramiento genético para los búfalos lecheros es aún incipiente. Igualmente, la raza de los animales es un factor importante, en Brasil e Italia los rebaños están conformados principalmente por animales de la raza Murrah y Mediterráneo, respectivamente, razas que se caracterizan por su alta producción de leche, en comparación con los rebaños colombianos, donde se ha dado una mezcla racial sin objetivos de producción bien definidos.

Las varianzas aditiva, ambiente permanente y residual para PL270 se pueden observar en la Tabla 2. La heredabilidad para PL270 fue  $0.22 \pm 0.034$ , valor considerado como medio (superior al 20%), con un error estándar bajo, indicando una buena confiabilidad en las estimaciones. Valores similares fueron encontrados por Aspilcueta-Borquis et al (2010), Ramos et al (2006) y Rodrigues et al (2010) en Brasil en animales de la raza Murrah y Hurtado-Lugo et al (2011). Sin embargo, los valores obtenidos fueron menores a los encontrados por Malhado et al (2013) y Araújo et al (2008) en Brasil (0.28 y 0.39, respectivamente). Por otro lado, Rossati y Van Vleck (2002) en Italia, encontraron una heredabilidad menor (0.14) en la raza Murrah y Malhado et al (2012) en Brasil, reportaron una heredabilidad de 0.16 para animales de raza Jaffarabadi. Dado que la heredabilidad es un parámetro particular a cada población, es normal que existan diferencias en las estimaciones; estas pueden atribuirse a diversos factores, especialmente al modelo estadístico utilizado, a la calidad de la información, a los efectos ambientales, las frecuencias génicas y los procesos de selección, entre otros. En la población analizada, el valor de heredabilidad obtenido da indicios de que es posible mejorar la característica producción de leche hasta los 270 días, a través de selección genética.

**Tabla 2.** Componentes de varianza estimados para producción de leche a los 270 días (PL270) y la variabilidad de la producción de leche a 270 días (VPL270) en búfalos mestizos

Característica	$\sigma^2_a$	$\sigma^2_{p^*}$	$\sigma^2_{e^*}$	$h^2$
PL270	9256	10637	23052	0.22
VPL270	0.00274	-	0.019	0.13

La varianza genética aditiva para la variabilidad residual de PL270 fue baja (Tabla 2), lo cual es concordante con otros estudios realizados bajo el mismo enfoque en distintas características productivas de diferentes especies animales, por ejemplo Sorensen y Waapegepetersen (2003) estimaron una varianza aditiva para la variabilidad residual en el tamaño de camada en cerdos de 0.09, Ros et al (2004) encontraron una varianza genética de 0.29 para el peso de caracoles

adultos, Neves et al (2011) analizaron características de peso en ganado Nellore, hallando varianzas genéticas de 0.019 para la característica peso al año y R<sup>2</sup> de 0.13. Innegard et al 2013 estimaron una varianza genética aditiva de 0.049 para la varianza residual de la producción de leche en vacas Holstein.

Una forma de interpretar los resultados del modelo propuesto es a través de la desviación estándar del componente genético aditivo asociado a la varianza residual, la cual en este estudio fue  $\sigma_a^2$ , lo que significa que al incrementar la media del valor de cría para la varianza residual de PL270 en  $1 \sigma_a^2$  se incrementará la varianza residual alrededor del 5% porque el modelo para la varianza residual es multiplicativo. De forma similar, si se reduce el valor de cría en  $1 \sigma_a^2$  la varianza residual decrecerá en un 5%. Estos resultados permiten evidenciar que la variación residual de la característica PL270 está influenciada en mayor proporción por efectos ambientales y en baja proporción por efectos genéticos, aunque con una heredabilidad de 0.13 podrá no ser rechazable. Mulder et al (2008) indicaron que el mejoramiento para una característica en un esquema de selección requiere una heredabilidad de la variación residual de al menos 0.02 y adicionalmente, la reducción de la varianza fenotípica a través de la selección por reducción de la variación residual es grande para características con una baja heredabilidad.

De acuerdo con Wagner et al (1997), el nivel de variabilidad ambiental puede cambiar cuando existe una covarianza genética entre la media de la característica y la variabilidad ambiental. Al establecer la correlación entre los valores genéticos de la media de PL270 y los valores genéticos de su varianza ambiental, se encontró una correlación baja y positiva (0.15), lo cual indica que si la selección se realiza con base en la media de PL270 la variabilidad de la característica también se verá afectada pero en baja proporción. Es decir, si la selección se realiza por una mayor producción de leche, su variabilidad también incrementará, lo cual es común en este tipo de características productivas.

Pese a que el modelo empleado reveló que la variabilidad de PL270 en búfalas está influenciada en gran medida por efectos no genéticos, otra alternativa posible es medir la variabilidad a nivel de valores genéticos estimados al comparar el desempeño de grupos de hijas de los toros con confiabilidad por encima del 70% (Figura 1). Al aplicar una prueba de homogeneidad de varianzas en los grupos de hijas de toros se observó una diferencia significativa ( $p < 0.05$ ), sugiriendo que el componente genético podrá tener una influencia mayor a la encontrada en este estudio. Como se observa en la Figura 1, las hijas de los toros son muy variables, solamente las hijas del toro 6 presentaron una baja variación, pero también la más baja producción.

**Figura 1.** Diagrama de cajas y bigotes de producción de leche hasta 270 días de las hijas de 11 butoros en sistemas de producción colombianos

### Conclusión

- Este estudio demostró que existe variación genética de la varianza residual y es posible mejorar la uniformidad de la característica PL270 en búfalas doble propósito en Colombia y de esta forma reducir la variación ambiental y aumentar el progreso genético.

### Agradecimientos

Los autores agradecen el apoyo financiero para este estudio a La Asociación Colombiana de Criadores de Búfalos ACB y al grupo GAMMA por el proyecto "Modelos de regresión aleatoria e A-

ndices de selección en ganado bufalino doble propósito en Colombia” CODI Mediana Cuantía y a la estrategia de sostenibilidad 2016 CODI ES84160119 y al programa de Jóvenes Investigadores Colciencias (convocatoria N° 706 de 2016).

## Referencias

**Araújo C V, Cardoso A M C, Ramos A A, Araújo S I, Marques J R F, Inoe A P and Chaves L C 2008** Genetic parameters and heterogeneity of variance to milk yield in Murrah breed using bayesian inference. *Asociación Latinoamericana de Producción Animal*, 16(4):234-240.

**Aspilcueta-Borquis R R, Di Palo R, Raujo Neto F, Baldi F, de Camargo G, Albuquerque L, Zicarelli L and Tonhati H 2010** Genetic parameter estimates for buffalo milk yield, milk quality and mozzarella production and Bayesian inference analysis of their relationships. *Genetics and Molecular Research*, 9(3):1636-1644.

**Clay J S, Vinson W E and White J M 1979** Heterogeneity of daughter variances of sires for milk yield. *Journal of Dairy Science*, 62:985–989.

**Gutiérrez J P, Nieto B, Piqueras P, Ibáñez N and Salgado C 2006** Genetic parameters for canalization analysis of litter size and litter weight traits at birth in mice. *Genetics Selection Evolution*, 38:445–462.

**Hurtado-Lugo N, Cerón-Muñoz M, Aspilcueta-Borquis R, Sesana R, Galvão de Albuquerque L and Tonhati H 2011** Buffalo milk production in Brazil and Colombia: Genotype by environment interaction. *Livestock Research for Rural Development*. 23(7), Article #146.  
<http://www.lrrd.org/lrrd23/7/hurt23146.htm>

**Malhado C H M, Malhado A C M, Ramos A A, Carneiro P L S, Siewerdt F and Pala A 2012** Genetic parameters by Bayesian inference for dual purpose Jaffarabadi buffaloes. *Archiv Tierzucht*, 6:567-576.

**Malhado C H M, Malhado A C M, Ramos A A, Carneiro P L S, de Souza J C and Pala A 2013** Genetic parameters for milk yield, lactation length and calving intervals of Murrah buffaloes from Brazil. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 48(8):565-569.

**Meyer K 2007** WOMBAT A program for mixed model analyses by restricted maximum likelihood. University of New England, Armidale, Australia.

**Mulder H, Bijma P and Hill W 2008** Selection for uniformity in livestock by exploiting genetic heterogeneity of residual variance. *Genetics Selection Evolution*, 40:37-59.

**Mulder H and Hill W 2007** Prediction of breeding values and selection responses with genetic heterogeneity of environmental variance. *Genetics*, 175:1985-1910.

**Neves H H, Carneiro R, Roso V M and Queiroz S A 2011** Genetic variability of residual variance of production traits in Nelore beef cattle. *Livestock Science*, 142:164-169.  
[http://www.livestockscience.com/article/S1871-1413\(11\)00275-7/pdf](http://www.livestockscience.com/article/S1871-1413(11)00275-7/pdf)

**Rønnegård L, Felleki M, Fikse W F, Mulder H A and Strandberg E 2013** Variance component and breeding value estimation for genetic heterogeneity of residual variance in Swedish Holstein

---

dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 96:2627-2636.

**Ros M, Sorensen D, Waagepetersen R, Dupont-Nivet M, SanCristobal M, Bonnet J C and Mallard J 2004** Evidence for genetic control of adult weight plasticity in the sanil *Helix aspersa*. *Genetics*, 168(4):2089-2097.

**Rosati A and Van Vleck L D 2002** Estimation of genetic parameters for milk, fat, protein and mozzarella cheese production for the Italian river buffalo *Bubalus bubalis* population. *Livestock Production Science*, 74:185-190.

**Seno L O, Cardoso V L, El Faro L, Sesana R C, Aspilcueta-Borquis R R, de Camargo G M F and Tonhati H 2010** Genetic parameters for milk yield, age at first calving and interval between first and second calving in milk Murrah buffaloes. *Livestock Research for Rural Development*, 22(11) Article #38. <http://www.lrrd.org/lrrd22/2/seno22038.htm>

**Siegal M L and Bergman A 2002** Waddington's canalization revisited: Developmental stability and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(16):10528–10532.  
<http://www.pnas.org/content/99/16/10528.full>

**San Cristobal-Gaudy M, Elsen J M, Bodin L and Chevalet C 1998** Prediction of the response to a selection for canalisation of a continuous trait in animal breeding. *Genetics Selection Evolution*, 30: 423-451.

**Sorensen D and Waagepetersen R 2003** Normal linear models with genetically structured residual variance heterogeneity: a case study. *Genetics*, 82:207-222.

**Van Vleck L D 1968** Variation of milk records within paternal-sib groups. *Journal of Dairy Science*, 51:1465–1470.

**Wagner G P, Booth G and Bagheri H C 1997** A population genetic theory of canalization. *Evolution*, 51:329–347