

SOSTENIBILIDAD DE LOS RECURSOS GENÉTICOS PARA PRODUCCIÓN DE CARNE VACUNA EN PASTOREO: CONSIDERANDO LA INTERACCIÓN ENTRE GENOTIPOS Y AMBIENTES

Espasandín, A.C.¹; Urioste, J.I.²

RESUMEN

Animales seleccionados en determinadas condiciones de producción no siempre responden de un modo esperado al ser expuestos o reproducidos en situaciones diferentes. Este fenómeno es conocido como interacción genotipo x ambiente. Este fenómeno ha sido observado en la producción de carne bovina, en especial cuando materiales genéticos de origen norteamericano son traídos a condiciones tropicales y subtropicales en los países de América Latina. Como consecuencia, la descendencia generada por los reproductores importados no siempre supera en valores genéticos a la proveniente de animales nacidos en el mismo ambiente de creación. En este trabajo se presentan y analizan evidencias de interacción genotipo x ambiente, observadas en varias razas bovinas productoras de carne en países de América, Oceanía y Europa. Son discutidas también las implicancias de estos resultados en la mejora genética de los rodeos, así como las posibles medidas a considerar frente a las inminentes evaluaciones genéticas internacionales. La mayoría de los trabajos publicados han detectado interacciones de significancia para diversas características en ganado de carne y señalan algunas consecuencias, en caso de ignorarla, sobre la mejora genética de los rebaños de nuestros países.

PALABRAS CLAVE: interacción, genotipo x ambiente, bovinos de carne.

SUMMARY

SUSTAINABILITY OF GENETIC RESOURCES FOR BEEF CATTLE PRODUCTION ON PASTURES: CONSIDERING THE INTERACTION BETWEEN GENOTYPES AND ENVIRONMENTS

Animals selected in specific environment conditions cannot achieve the expected results when reproduced in another, different situations. This phenomenon has been observed in beef production, especially when genetic materials of North America are imported to tropical countries of Latin America. As a consequence, progeny generated from these sires not necessary are superior that progeny of animals born in the same environment. In this work, evidences of genotype x environment interaction observed in several beef cattle breeds in countries of America, Australian Continent and Europe are presented and analyzed. Implications of these results in genetic improvement of herds, as well as possible recommendations when international genetic evaluations are considered, are discussed in this paper. A majority of the published studies has detected significative interactions for different traits in beef cattle and indicate some consequences of ignoring them in genetic improvement of the herds in our countries.

KEY WORDS: beef cattle, genotype x environment, interaction.

INTRODUCCIÓN

A medida que los sistemas de producción se desarrollan y las prácticas de manejo cambian, los ambientes a los que están expuestos los animales también cambian. De modo complementario, el fenómeno de la globalización lleva a que los recursos genéticos animales sean cada vez más manejados bajo la perspectiva de una población global, sujeta a un amplio rango de ambientes.

En nuestras latitudes existe la creencia de que la importación de material genético desde países del primer mundo, resultará sin lugar a dudas en una mejora genética de las poblaciones animales. A causa de esto, durante mucho tiempo ha sido ignorada la expresión de ese nuevo "pool genético" que ingresa y es expuesto ante situaciones ambientales muchas veces diferentes a aquellas en que los animales fueron seleccionados. La Figura 1 muestra un ejemplo de cómo la importación de semen o reproductores desde el exterior, supuestamente más productivos, va modificando la constitución genética de las poblaciones, en este caso la población Aberdeen Angus de Uruguay.

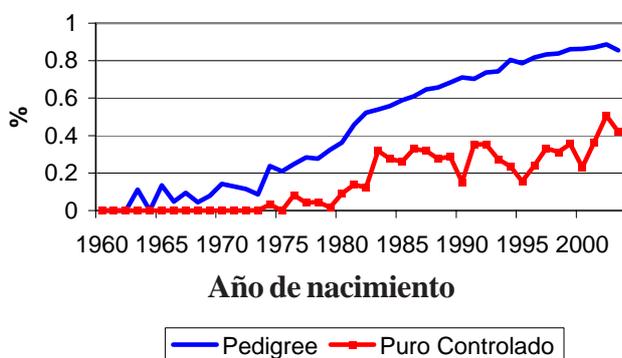


Figura 1. Evolución de la introducción de genes importados en la población Aberdeen Angus de Uruguay (Pedigree y Puro Controlado).

Un conocimiento incompleto sobre los efectos ambientales involucrados, el supuesto de una escasa interacción del ambiente con los genotipos de interés y la creencia de que los ambientes pueden ser "mejorados" a través de un aumento de los insumos tecnológicos, son los argumentos detrás de la mayoría de las importaciones hacia los países de América Latina.

En el mismo sentido, el uso de cruzamientos indiscriminados, sustitución de líneas de "baja producción" por otras de "alta producción" dentro de la misma

raza, o ignorancia de los sistemas de producción establecidos y la trama social atrás de ellos están poniendo en peligro de erosión a los recursos genéticos locales.

En este trabajo se exponen conceptos sobre interacción de genotipo por ambiente, y se discuten algunas evidencias de su existencia, así como su posible efecto en selección y cruzamientos en bovinos para producción de carne.

ALGUNAS DEFINICIONES PREVIAS

La importancia de la interacción genotipo x ambiente es bien reconocida en el contexto de la mejora animal. La productividad de los individuos o poblaciones animales es el resultado de efectos genéticos aditivos y no aditivos, del ambiente de crianza que les es ofrecido, así como la interacción entre estos componentes.

El fenómeno en donde los genotipos responden de modo diferente a cambios en el ambiente es conocido como *interacción genotipo x ambiente* (Falconer & Mackay, 1996); El mismo fenómeno se ha definido también como *plasticidad*, la capacidad de ciertos genotipos en producir diferentes fenotipos en diferentes ambientes (Anderson, 2004). Esta interacción o plasticidad puede causar reordenamiento de los animales en diferentes ambientes, o un cambio de escala (es decir, varianza), en los diferentes ambientes (Lynch & Walsh, 1998).

Cuando la respuesta de los genotipos ante cambios en el ambiente, genera diferentes fenotipos, se infiere que los genes que determinan a esos caracteres son sensibles a las variaciones ambientales. Tanto plasticidad como sensibilidad deben ser buscados por el genetista cuando se trata de conjuntar caracteres de valor adaptativo (plasticidad) y productivo (robustez o no sensibilidad genética).

CAUSAS DE LA INTERACCIÓN

Desde el punto de vista ambiental, es fácil visualizar los cambios: mayor o menor temperatura, forraje de peor o mejor calidad, etc. Sin embargo, desde el punto de vista genético es difícil determinar los mecanismos responsables de las diferentes respuestas. Según Frisch & Vercoe (1978), algunos caracteres son codificados por genes diferentes según el ambiente en que son criados, mientras que en otros lo único que varía es el grado de expresión de ellos. En ambientes restrictivos desde el punto de vista alimenticio, las altas ganancias de peso, por ejemplo, son explicadas por los genes de eficiencia de uso de los alimentos, mientras que en condiciones no restrictivas el aumento de peso es consecuencia de los genes responsables del apetito.

Lin & Togashi (2002) citan experimentos realizados con *Drosophila* sp., donde se detectan genes que se expresan solamente en determinadas condiciones de temperatura. Togashi *et al.* (2002) explican que el “pool genético” de los animales puede ser clasificado en dos grupos, uno donde los genes son constantes en su expresión e independientes del ambiente (“genes constantes”), y otro en el cual los genes son variables en su expresión, dependiendo del ambiente (“genes de interacción”). Bajo esta concepción, descendientes de un mismo reproductor en diferentes localidades, expresarían una porción de sus genes en común, en tanto que otra porción diferiría según el ambiente o país en que son criados. Los autores remarcan la importancia de esta partición en el marco de las evaluaciones genéticas internacionales, permitiéndose de esta forma estimar la interacción genuina entre los ambientes, así como la posibilidad de construir índices de selección que optimicen las respuestas a la selección de los reproductores en diferentes países.

MÉTODOS UTILIZADOS

Para el estudio de la interacción genotipo x ambiente, son necesarias observaciones del mismo individuo o de sus parientes en los diferentes ambientes, lo cual en ganado de carne o de leche es posible mediante el uso de la inseminación artificial.

Anderson (2004), en una amplia revisión sobre los efectos de la interacción genotipo x ambiente en animales, explica que las evidencias de la interacción pueden ser estudiadas a 3 niveles diferentes. Una primera fuente es aquella que nos provee informaciones desde experimentos diseñados específicamente para medir la respuesta animal ante cambios ambientales. Un segundo tipo envuelve a estudios realizados con datos de campo registrados en sistemas reales de producción, pero en donde las condiciones ambientales ya no son controladas. El interés en estos estudios se centra más en la respuesta animal ante variaciones ambientales globales. Por causa de esto es que algunos efectos ambientales no son totalmente aislados (Ej. Rebaño), siendo estudiados en grupos de factores ambientales. No obstante, estos estudios presentan como ventaja el trabajar con grandes poblaciones animales, en comparación a los métodos de estudio “in situ”. El tercer conjunto de evidencias trata a nivel de las respuestas animales que se generan frente a variaciones ambientales de gran amplitud desde los puntos de vista socio-económicos y agro-ecológicos.

Según Boelling *et al.* (2003), hay tres maneras diferentes de modelar estadísticamente la interacción genotipo x ambiente:

- $P = G + E + G \times E$ (1)
- $P = (G + G \times E) + E$ (2)
- $P = G(E) + E$ (3)

donde P= fenotipo, G= genotipo y E= ambiente

El Modelo 1 describe un método donde el componente de varianza debido a la interacción GxE es calculado (por ejemplo, interacción padre x rodeo o toro x país).

En el Modelo 2, el mismo carácter medido en diferentes ambientes es interpretado como caracteres distintos (“character models”, Kolmodin, 2003), y la correlación genética entre ambos puede ser calculada. Una alta correlación genética indica que ambos caracteres son esencialmente controlados por los mismos genes, siendo por lo tanto considerados como un único carácter, en tanto una baja correlación genética sugiere que los genes atrás de cada una de las expresiones son parcialmente distintos, pudiendo ser interpretados como diferentes caracteres (Falconer & Macckay, 1996).

El Modelo 3 es una extensión del Modelo 2. En lugar de definir dos ambientes, se puede aplicar una función de covarianza de modo que un número ilimitado de caracteres pueda ser proyectado sobre un gradiente continuo de ambientes. Gráficamente, los fenotipos expresados por los fenotipos pueden ser ilustrados como una función del ambiente. A este modelo se le ha llamado “norma de reacción”. En este caso, los valores genéticos son regresados en función de un gradiente ambiental definido, proveyendo como resultado final los parámetros genéticos a lo largo de la variación ambiental.

Kolmodin *et al.* (2002) aplicaron este último enfoque al estudio de posibles interacciones G x E en ganado lechero de los países escandinavos. Según este modelo, los fenotipos de los animales son descritos como funciones polinomiales continuas del ambiente (en general de tipo lineal), y donde los coeficientes correspondientes son asumidos bajo influencia genética. En este caso, son necesarias variables ambientales de distribuciones continuas, como temperatura, precipitaciones, niveles de producción, etc. Variación en los coeficientes polinomiales es indicativa de la presencia de interacción GxE. Este modelo ha sido recientemente aplicado en bovinos de carne (Cardoso *et al.*, 2005).

EVIDENCIAS DE INTERACCIÓN GENOTIPO X AMBIENTE

Varios estudios en diferentes razas productoras de carne investigan la existencia de interacción genotipo x ambiente para características de crecimiento. En el Cuadro 1 se resumen trabajos publicados desde 1990 hasta la fecha.

La gran mayoría se ha basado en análisis de datos de campo sin diseño experimental. Se destaca como único experimento delineado a nivel de campo el realizado por Mascioli (2000). Asimismo, se observa la ausencia de estudios en caracteres reproductivos, y la predominancia del carácter peso al destete. En relación a las metodologías utilizadas para los estudios de interacción, la excepción de estos trabajos la constituye el publicado por Cardoso (2005) quien estudió la variación de los genotipos con gradientes ambientales mediante normas de reacción.

Por un lado podemos reportar trabajos en los que las interacciones observadas no son de consideración. Así, Meyer (1995) analiza medidas de peso en la raza Angus con datos de Australia y Nueva Zelanda, encontrando en general correlaciones genéticas mayores a 0.80 entre iguales características medidas en ambos países. De Mattos *et al.* (2000) analizaron el peso al destete de poblaciones Hereford provenientes de Canadá, Estados Unidos y Uruguay, obteniendo también correlaciones genéticas altas (próximas a 1) entre medidas similares en cada país. Lee y Bertrand (2002), trabajando con datos de Argentina, Canadá, Estados Unidos y Uruguay confirman resultados anteriores referidos al peso al destete, pero encuentran correlaciones genéticas más bajas para medidas pos-destete, particularmente entre Canadá/Estados Unidos y Argentina/Uruguay. Tendencias similares a las anteriores son publicadas por Donoghue & Bertrand (2004) para los pesos al nacimiento de animales Charolais para Australia, Canadá, Estados Unidos y Nueva Zelanda. Esta serie de autores concluyen que no existe interacción genotipo x ambiente, o que la misma no trae consecuencias. En estos casos, una posible evaluación genética internacional entre los países involucrados no necesitaría considerar dicha interacción debido a que el orden de clasificación de los reproductores permanece prácticamente constante en los diferentes locales evaluados.

Los resultados provenientes de estudios con informaciones de campo como los expuestos anteriormente tienen limitantes, una de ellas su posible dependencia de la estructura de los datos. Es posible que muchas de las conexiones genéticas entre las poblaciones sean generadas por toros de gran renombre, cuyo semen no haya sido utilizado al azar, y/o sus hijos hayan recibido tratamientos preferenciales. En ese caso, existirían sesgos en las esti-

maciones (Notter *et al.*, 1992). De la misma forma, también son influyentes el número de registros utilizados, así como la definición de las características en cada país, dificultando así la generalización de resultados.

Por otro lado, son varios los trabajos que, estudiando interacciones genotipo x ambiente en ganado de carne reportan efectos significativos de la misma, especialmente cuando se trata de países en los que la producción animal es realizada en climas tropicales o subtropicales y en condiciones de pastoreo. Trabajos realizados por autores citados anteriormente (de Mattos *et al.* 1997), observaron efectos significativos de la interacción genotipo x ambiente para rebaños Hereford criados en las regiones Norte y Sur de Uruguay. En el mismo sentido, estudios realizados en Brasil por Mascioli (2000) y Mercadante (2000) indicaron la presencia de interacciones GxE para animales Canchim, cruza Canchim x Nelore y Nelore. Cabe destacar que estas observaciones provienen de experimentos diseñados específicamente para estudiar estas interacciones.

En trabajos con registros de un solo país, Cardellino *et al.* (1997) encontraron interacciones GxE para ganancias de peso pre- y posdestete en toros de las razas Hereford y Aberdeen Angus, evaluados en Estados Unidos y en Brasil. A pesar de que todos los toros presentaban Desvíos Esperados en la Progenie (DEP) positivas en Estados Unidos, 31% de los Hereford y 19% de los Aberdeen Angus obtuvieron desempeños negativos en Brasil. Según los autores, ignorar la existencia de esos efectos puede traer consecuencias serias para el mejoramiento genético nacional, por el hecho de que las evaluaciones genéticas realizadas en los países de origen de los reproductores podrían ser inadecuadas para los ambientes de producción de los países compradores.

También dentro de Brasil, Cardoso *et al.* (2005) comprueban efectos significativos de esta interacción para ganancias de peso post destete en función del un gradiente ambiental definido por la productividad de los diferentes grupos de contemporáneos. Estas tendencias también son confirmadas por otros estudios. Es así que Simonelli (2004) & Toral (2004) observan para la raza Nelore (70% del rebaño nacional de Brasil) que toros de esta raza generan progenies con diferentes performances según las localidades evaluadas dentro de los estados de Paraná y Mato Grosso do Sul, respectivamente.

Espasandin *et al.* (2005) presentan los cambios que ocurren en el ranking de toros de la raza Angus con descendencia en Brasil y Uruguay cuando son evaluados en ambos países por separado (Cuadro 1). Las correlaciones de Spearman para los valores genéticos en ambos países fue de 0,48, confirmando la importancia del cambio ocurri-

Cuadro 1. Resumen de trabajos publicados en Interacción Genotipo x Ambiente para diferentes caracteres productivos en ganado de carne.

<i>Autor</i>	<i>Raza</i>	<i>Ambiente</i>	<i>Tipo de análisis</i>	<i>Característica evaluada</i>	<i>Resultados principales</i>	<i>Conclusiones</i>
Meyer, 1995	A. Angus	Australia – Nueva Zelanda	Estimación de (co)varianzas entre y dentro de ambos países	Pesos al nacimiento, destete, sobreño y final	Correlaciones entre valores genéticos próximas de 1	Ausencia de interacción
Cardellino <i>et al.</i> , 1997	A. Angus-Hereford	Brasil-USA	Correlaciones entre DEP de ambos países	Ganancias de peso pre, post destete y final	Correlaciones variando de -,10 a 0,61	Interacción observada
De Mattos <i>et al.</i> , 1997	Hereford	Norte y Sur de Uruguay	Correlaciones genéticas entre regiones Correlaciones de rango	Pesos al destete	Correlaciones variando con el modelo de 0,61 a 0,92. Correlaciones de rango de 0,83 a 0,85	Interacción observada
De Mattos <i>et al.</i> , 2000	Hereford	Uruguay-Argentina-USA	Correlaciones genéticas entre países	Pesos al nacer y destete	Correlaciones próximas de 1	Ausencia de Interacción
Mascioli, 2000	½ Nelore½ Canchim	Pastoreo vs. confinamiento	Comparación de medias Efecto aleatorio de toro-sistema Ranking de toros	Pesos al nacimiento, destete, 12 y 18 meses, ganancias de peso	Medias y efectos significativos Cambios de ranking	Interacción comprobada (experimentalmente)
Mercadante <i>et al.</i> , 2000	Caracu	Pastoreo y confinamiento, SP-Brasil	Ranking de toros	Peso a 378 días	Cambio de ranking, correlaciones de 0,84 a 0,96	Interacción observada
Lee y Bertrand, 2002	Hereford	Uruguay-Argentina-Canadá-USA	Correlaciones genéticas	Pesos al nacer y destete	Correlaciones no significativas	Interacción no significativa
Neser, 2002	Bonsmara	Diferentes ambientes dentro de África del Sur	Correlaciones genéticas entre	Pesos al destete	Varianzas heterogéneas	Interacción significativa
Donoghue y Bertrand, 2004	Charolais	Australia, Canadá, USA, Nueva Zelanda	Correlaciones genéticas Ranking de toros	Pesos al nacer	Correlaciones variando de 0,80 a 0,88	Cambios pocos significativos en el ranking de los toros
De Souza, 2003	Nelore dentro de Pr-Br	Regiones dentro de Brasil	Correlaciones genéticas	Pesos al destete	Correlaciones entre regiones de -0.03 a 1	Interacción significativa
Simonelli, 2004	Nelore	Regiones dentro del estado de Mato Grosso do Sul, BR	Heterogeneidad de varianzas Correlaciones genéticas	Pesos al destete	Homogeneidad y heterogeneidad entre regiones Correlaciones entre 0.04 y 0.14	Interacción significativa para la mayoría de las regiones
Toral <i>et al.</i> , 2004	Nelore	Regiones dentro de Mato Grosso do Sul, BR	Correlaciones de Pearson entre valores genéticos	Pesos al destete	Correlaciones de 0,29 a 0,46 entre regiones	Interacción significativa
Espasandin <i>et al.</i> , 2005	A. Angus	Brasil y Uruguay	Correlación genética entre países y ranking de toros	Pesos al destete	Correlación de 0,76 Cambios importantes en el ranking	Interacción significativa
Cardoso <i>et al.</i> , 2005	A. Angus	Río Grande do Sul-Brasil	Normas de reacción (regresión con gradientes de producción)	Ganancias de peso post destete	Correlaciones de orden de valores genéticos entre diferentes ambientes de 0,74 a 0,91	Interacción significativa
Phocas <i>et al.</i> , 2005	Limousin	Australia, N. Zelanda, Francia	Correlaciones genéticas entre países	Peso al destete	Correlación genética de 0,86	Interacción significativa

do en el orden de los reproductores. Para la misma raza, Cardoso *et al.* (2005) observan dentro de Brasil una correlación de 0,74 para los valores genéticos obtenidos en ganancia post destete cuando se consideran o no los efectos de la interacción.

No sólo las razas puras sufren de los efectos de interacción, también su efecto ha sido observado en animales cruzas. En consecuencia, la interacción no solo puede acontecer para efectos genéticos aditivos, sino también para efectos genéticos no aditivos, pudiendo afectar la expresión de la heterosis.

Experimentos de campo realizados en otros países demuestran que el ordenamiento (ranking) de los diferentes genotipos varía con los ambientes de producción. En un estudio conducido por Arthur *et al.* (1994) en Australia, se observaron desempeños de animales puros y cruzas de las razas Brahman (B) y Hereford (H) en regiones que variaban desde tropicales hasta templadas. Mientras que en las localidades con estrés nutricional los mejores desempeños fueron para los genotipos BxBH y BxB, en los ambientes sin limitaciones nutricionales HxBH y HxH fueron superiores.

En Brasil, Cardoso *et al.* (2004) analizaron los efectos de latitud (desde regiones tropicales hasta templadas) en varios caracteres, para animales con diferentes composiciones genéticas de Hereford x Nelore. En términos generales, mientras que en latitudes tropicales las mejores respuestas son para las mayores proporciones de la raza Nelore, en los ambientes templados los animales cruzas FI son los mayormente beneficiados.

En forma complementaria, estudios similares en producción de leche, usando análisis multivariados para comparar poblaciones animales de Estados Unidos y América Latina (Stanton *et al.*, 1991; Cienfuegos-Rivas *et al.*, 1999; Costa *et al.*, 2000), encontraron presencia de interacción G x E o consideraron muy posible su existencia. Incluso los estudios realizados por Zwald *et al.* (2001), Zwald & Weigel (2003) y Zwald *et al.* (2003) con datos provenientes de países participantes en Interbull detectan diferencias notorias entre las correlaciones genéticas de los mismos caracteres medidos en diferentes países.

Siendo estos los resultados observados dentro de cada uno de los países mencionados, parecen lógicas las tendencias publicadas por Espasandin (2005) en donde el comportamiento de la raza Angus de Brasil y Uruguay no es homogéneo tanto entre países como entre ambientes de producción (definidos por la aglomeración de varios factores ambientales mediante análisis de clusters), siendo el valor estimado de la correlación genética entre países de 0,76 y variando este mismo coeficiente de 0,20 a

0,75 cuando estimado entre y dentro de algunos factores ambientales.

De estos resultados expuestos, se desprende que la interacción genotipo- ambiente en ganado de carne debe ser motivo de análisis más profundos, a los efectos de determinar su magnitud en diversas poblaciones y diferentes ambientes.

EFFECTOS DE LA INTERACCIÓN EN LA MEJORA GENÉTICA DE LOS REBAÑOS

Cuando seleccionamos los reproductores, lo hacemos en favor de aquellos genes más adecuados para las características que deseamos mejorar. Paralelamente a esta selección artificial, existe la selección natural, que opera con mayor fuerza, en favor de las características adaptativas (sobrevivencia y reproducción). En ese sentido, dentro de un ambiente específico (región o país), los rebaños se van adaptando a esa situación de producción. La contradicción surge cuando las fuerzas de la selección natural y artificial no actúan hacia el mismo camino, siendo a veces contrarias.

En sistemas intensivos, en donde la alimentación no es un factor limitante, serán favorecidos por la selección, animales que porten genes que promueven mayores consumos, llevando por tanto a mayores ganancias de peso. En forma diferente, en los ambientes extensivos, en donde la oferta de forraje fluctúa con las variaciones climáticas, prevalecerán animales más hábiles para cosechar y utilizar el forraje ofrecido. En este caso, presentarán mejores desempeños aquellos que porten genes que se expresan en mayores eficiencias de uso de los alimentos y disminuyan los requerimientos de manutención. Por esta razón, los genes buscados para ambientes intensivos no necesariamente serán los más eficientes en condiciones extensivas de producción.

Anderson (2004) enfatiza sobre el error en que se incurre con la creencia de que los animales superiores en ambientes “favorables” lo serán también en ambientes “desfavorables”. En este marco, la selección de reproductores se torna incierta, debido a que los reproductores son escogidos de acuerdo a los desempeños de su progenie en determinados ambientes, sin contar con informaciones en relación otras condiciones.

Muchos establecimientos (cabañas) realizan la mejora genética mediante la compra de semen o reproductores provenientes de otros países (por ejemplo Estados Unidos y Canadá para las razas Hereford y Angus). La mayoría de las veces esta compra es decidida combinando nivel de mérito genético y precios, dentro de los animales desta-

cados. Cuando esos reproductores son llevados a otras condiciones, no siempre son los que generan progenies superiores, consecuencia esta de la interacción entre los genotipos y los ambientes.

Es posible observar en algunos de los trabajos revisados en este estudio, las implicancias que la interacción genotipo x ambiente puede traer en el progreso genético de los rebaños o países. Entre ellas, la producción de descendencias genéticamente inferiores a las locales, además de la realización de inversiones económicas sin suceso, considerando los altos precios a que son vendidas las dosis de semen importado.

LAS EVALUACIONES GENÉTICAS INTERNACIONALES

El continuo intercambio de material genético (animales, semen y embriones entre países) ha incrementado el interés por la realización de comparaciones de méritos genéticos de animales pertenecientes a diferentes países. Los valores genéticos para un mismo carácter publicados en diferentes países, no son directamente comparables, siendo necesario el desarrollo de algunos procedimientos que permiten la comparación internacional. Disponer de esas informaciones permitiría no sólo la optimización del progreso genético de los rebaños, sino también la promoción de precios más justos, adecuando las cotizaciones a la calidad genética de los animales.

Algunas de las razones más comunes que impiden esas comparaciones de forma directa son las bases genéticas usadas como referencia en cada país, así como las escalas y el ordenamiento de los animales por los respectivos méritos genéticos. La mayoría de los trabajos desarrollados en evaluación internacional han sido orientados hacia bovinos lecheros, siendo escasas las publicaciones encontradas para comparar animales productores de carne. En este último caso además, los métodos utilizados han sido sujeto de variadas críticas, especialmente en relación a algunos supuestos asumidos en los modelos, entre ellos, ausencia de interacciones GxE.

En el intento de reducir las limitantes derivadas de los antiguos métodos de evaluación internacional (Goddard, 1985; Wilmink *et al.*, 1986), se desarrolló un procedimiento alternativo de comparación de mérito genético, conocido como MACE (Multiple-trait Across Country Evaluation, Schaeffer 1994), usado actualmente en las evaluaciones internacionales de reproductores lecheros. Ese proceso de evaluación internacional es similar al utilizado en las evaluaciones nacionales. A partir de los datos observados y bajo el modelo preestablecido que conecta los datos con

los valores genéticos que se pretenden estimar, son obtenidas estos últimos resolviendo un sistema de ecuaciones resultante de predicciones BLUP.

Sin embargo, según Schaeffer (1996), aún siendo recomendable, pueden existir algunas restricciones para la realización de evaluaciones internacionales en bovinos de carne. La poca difusión del uso de la inseminación artificial y el menor intercambio de material genético, en comparación a lo sucedido con la raza Holstein, dificultan las conexiones entre los países a evaluar. También la existencia de un mayor número de razas de carne, con sus correspondientes instituciones, así como la ausencia de organismos centralizadores de la información, tornan más difícil el control de los registros y evaluaciones dentro y entre países.

En ganado de carne, pocos trabajos han sido realizados en evaluaciones conjuntas entre países. Meyer (1995) evaluó en forma conjunta a Australia y Nueva Zelanda, considerando a cada país como un subconjunto de datos pertenecientes a la misma población. Las correlaciones genéticas entre países (próximas a 1.0) indicaban ausencia de interacción genotipo x ambiente. Este trabajo ha sido sujeto de críticas debido a algunos supuestos asumidos, como el uso de (co)varianzas y parámetros genéticos semejantes entre países, lo cual puede haber condicionado los resultados obtenidos.

Según Schaeffer (2001), ese procedimiento que combina conjuntos de datos de diferentes países en un único modelo es manejable apenas para un número reducido de países.

En general, los trabajos publicados para evaluación conjunta en ganado de carne son realizados llevando implícita la ausencia de interacciones genotipo x ambiente dentro y entre países. Las evidencias presentadas en secciones anteriores en estudios que involucran países de la región del MERCOSUR han encontrado resultados antagónicos en relación a la importancia de esas interacciones.

Los trabajos publicados en la región indican que las interacciones han sido de magnitud considerable (Mascioli, 2000, Mercadante, 2000, Simonelli, 2004, Toral *et al.*, 2004, Espasandín *et al.*, 2005, Cardoso, 2005), por lo cual una evaluación genética conjunta para las diferentes razas, debería considerarla. La diversidad ambiental existente entre los países de la región, así como los resultados observados de interacción dentro de ellos, cuestionan de cierta forma la aplicación de métodos de estimación de componentes genéticos que ignoran esa fuente de variación del modelo.

Las actuales evaluaciones internacionales (para bovinos productores de leche) comprenden rebaños de dife-

rentes regiones dentro de cada país, las cuales difieren en innumerables factores, entre ellos los climáticos (temperatura, fotoperíodo, etc.), los físicos (altitud, latitud, etc.) y los de manejo (nivel de producción, raza, etc.). Si además de esas diferencias, se agrega la presencia de interacción GxE, el número de ambientes a ser evaluados puede ser muy elevado, lo cual debería ser multiplicado por el número de toros evaluados.

Considerar la situación anteriormente descrita implicaría evaluar cada animal en cada uno de los niveles de cada factor ambiental considerado, lo cual generaría tantos valores genéticos por toro como ambientes existan. Esa situación generaría poca practicidad, tal como se le ha criticado al método MACE, además de requerimientos computacionales hoy no disponibles.

En las evaluaciones genéticas de vegetales, las diferentes variedades o cultivares son testadas estadísticamente en ambientes homogéneos, los que son definidos mediante técnicas de agrupamiento. Los más utilizados son los análisis de "clusters", donde las variables ambientales son agrupadas formando grupos uniformes (Hun & Truberg, 2002). Un análisis de cluster opera mediante índices en una matriz de semejanzas para todos los posibles pares de genotipos o ambientes evaluados.

El grupo de trabajo del Departamento de Dairy Science de la Universidad de Wisconsin ha desarrollado metodologías alternativas de evaluación internacional en ganado de leche (Zwald *et al.*, 2001; Zwald & Weigel, 2003; Zwald *et al.*, 2003). En bovinos de carne, en el intento de encontrar ambientes homogéneos de producción, Naser (2002) realizó un análisis de cluster con variables ambientales (temperatura) y de manejo (tamaño de rebaño y peso al destete) para estudiar la interacción GxE en la raza Bonsmara en Sudáfrica. El autor concluyó que los 5 grupos formados fueron semejantes en características de manejo y no de localización, y las correlaciones genéticas observadas (de -0.62 hasta 0.04) evidenciaron interacciones entre los genotipos y los clusters formados.

Phocas *et al.* (2005) estudiaron 3 métodos para abordar una posible evaluación genética internacional cuando se comprueban correlaciones genéticas entre países, menores a 1 y reordenamientos en las posiciones ocupadas por los toros en los diferentes países. Analizando las implicancias de cada método, los autores concluyen que la utilización del método MACE (desarrollado por Schaeffer, 1994) sería suficiente para generar valores genéticos adecuados. No obstante consideran también que las conexiones entre los países para ganado de carne no siempre son suficientes.

Dados estos antecedentes, la instrumentación de evaluaciones genéticas internacionales debería contemplar el factor genotipo x ambiente en sus análisis, llevando en consideración los resultados para cada situación a comparar. Parece claro que materiales genéticos seleccionados en sistemas de producción específicos no son necesariamente extrapolables a otros, reflejándose en sus resultados. Por último, buscando progresos genéticos sostenibles, deberíamos comenzar a pensar en la creación de políticas de protección en los países, ante el ingreso de materiales genéticos de origen desconocido.

CONCLUSIONES

La posibilidad de interacción genotipo x ambiente debe ser considerada cuando se trabaja con recursos genéticos animales sobre un amplio rango de sistemas de producción, antes de poder sacar conclusiones sobre el mérito genético de los animales para distintas características.

En función de los antecedentes observados en interacción genotipo x ambiente en bovinos de carne:

- Es esperable la presencia de interacciones GxE en ganado de carne, siendo muy evidente cuando se contrastan ambientes muy distantes entre sí.
- Cualquier decisión de introducción de genes externos deberían tener en consideración el sistema de producción y el comportamiento de las características de impacto económico en dicho sistema (objetivos de selección).
- Para ello son deseables estudios previos del comportamiento de los animales en distintos ambientes, usando las nuevas metodologías en desarrollo (clusters, normas de reacción).
- Las evaluaciones internacionales en ganado de carne son un poco más complejas que las de leche, y deben tomar especialmente en cuenta estas situaciones.

BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSON, S. 2004. Environmental effects on animal genetics resources. First Report on the State of the World's Animal Genetic Resources for Food and Agriculture. Commission on Genetic for Food and Agriculture. October, 2004.
- ARTHUR, P.F. ; HEARNshaw, H.; KOHUN, P.J. & BARLOW, R. 1994. Evaluation of Bos-Indicus and Bos-Taurus straightbreds and crosses. Aust. J. Agric. Res., 45:783-794.
- BOELLING, D.; GROEN, A.F. ; SORENSSEN, P.; MADSEN, P. & JENSEN, J. 2003. Genetic improvement of livestock for organic farming systems. Livest. Prod. Sci. 80:79-88.

- CARDELLINO, R.A.; CAMPOS, L.T. & CARDOSO, F.F. 1997. Interação Genótipo Ambiente nas raças Hereford e Aberdeen Angus: DEPs nos EUA e no Brasil. In: 34 REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 1997, Juiz de Fora, MG, Anais... Juiz de Fora: SBZ, 1997. p.190-192.
- CARDOSO, V.; QUEIROZ, S.A. & FRIES, L.A. 2004. Estimativas de efeitos genotípicos sobre os desempenhos pré e pós-desmama da populações hereford x Nelore e predições de gerações avançadas da formação do Braford. In: SIMPÓSIO DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE MELHORAMENTO ANIMAL, 5., 2004, Pirassununga, SP, Anais... Pirassununga: SBMA, 2004. (CD-ROM).
- CARDOSO, F.F.; CAMPOS, L.T. & CARDELLINO, R.A. 2005. Caracterização de interação genótipo-ambiente no ganho pós-desmama de bovinos Angus via normas de reação. In: Anais da 42ª Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia. Goiânia, 25-28 de Julio, 2005.
- CIENFUEGOS-RIVAS, E.G.; OLTENACU, P.A.; BLAKE, R.W.; SCHWAGER, S.J.; CASTILLO-JUÁREZ, H. & RUIZ, F.J. 1999. Interaction between milk yield of Holstein cows in Mexico and the United States. *J. Dairy Sci.* 82:2218-2223.
- COSTA, C.N.; BLAKE, R.W.; POLLACK, E.J.; OLTENACU, P.A.; QUAAS, R.L. & SEARLE, S.R. 2000. Genetic analysis of Holstein cattle population in Brazil and the United States. *J. Dairy Sci.* 83:2963-2974.
- De MATTOS, D.; BERTRAND, J.K.; HERRING, W.O. & BENYSHEK, L.L. 1997. Interacción genotipo-ambiente para peso al destete en una población de ganado Hereford en Uruguay. 1º Congreso Binacional de Producción Animal Argentina – Uruguay. 21º Congreso Argentino – 2º Congreso Uruguayo de Producción Animal. Paysandú-Uruguay, 3 – 5 setiembre, 1997. *Revista Argentina de Producción Animal* 17:218. (Abstract)
- De MATTOS, D.; MISZTAL, I. & BERTRAND, J.K. 2000. Variance and covariance components for weaning weight for Herefords in three countries. *J. Anim. Sci.* 78:33-37.
- DONOGHUE, K. A. & J. K. BERTRAND. 2004. Investigation of interaction of genotype by country interactions for growth traits for Charolais populations in Australia, Canada, New Zealand and USA. *Livest. Prod. Sci.* 85:129-137.
- ESPASANDIN, A.C. 2005. Estudo da interação genótipo x ambiente para peso à desmama em populações da raça angus do sul do brasil e do uruguaí e suas implicações na avaliação genética internacional. 74 p. Tese (Doutorado em Zootecnia) - Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2005.
- ESPASANDIN, A.C.; ALENCAR, M.M.A. & URIOSTE, J.I. 2005. Algumas implicações da Interação Genótipo x País nos resultados das avaliações genéticas da raça Angus do Brasil e do Uruguai. In: Anais da 42ª Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia. Goiânia, 25-28 de Julio, 2005.
- FALCONER, D.S. & MACKAY, T.F.C. 1996. Introduction to quantitative genetics. 4.ed. London, Longman, 464 p.
- FRISCH, J.E. & VERCOE, J.E. 1978. Genotype x environment interactions in growth of cattle - their occurrence, explanation and use in the genetic improvement of growth. IVth World Conference on Animal Production, Vol. 2, pp. 615-622.
- GODDARD, M.E. 1985. A method of comparing sires evaluated in different countries. *Livest. Prod. Sci.*, 13:321-331.
- HÜN, M. & TRUBERG, B. 2002. Contributions to the Analysis of Genotype x Environment Interactions: Theoretical Results of the Application and Comparison of Clustering Techniques for the Stratification of Field Test Sites. *J. Agronomy and Crop Science*, 188:65-72.
- KOLMODIN, R.; STRANDBERG, E.; MADSEN, P.; JENSEN, J. & JORJANI, H. 2002. Genotype by Environment Interaction in Nordic Dairy Cattle Studied Using Reaction Norms. *Act. Agric. Scand.*, 52: 11-24.
- KOLMODIN, R. 2003. Reaction norms for the study of genotype by environment interaction in animal breeding. Doctoral thesis. Swedish University of Agricultural Sciences. 36 p. Uppsala, Suecia, 2003.
- LEE, D.H. & BERTRAND, J.K. 2002. Investigation of genotype x country interactions for growth traits in beef cattle. *J. Anim. Sci.*, 80:330-337.
- LIN, C.Y. & TOGASHI, K. 2002. Genetic improvement in the presence of genotype by environment interaction. *Animal Science Journal* 73:3-11.
- LYNCH, M. & WALSH, B. 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. 1st. Sinauer Associates, Sunderland.
- MASCIOLI, A. S. 2000. Interação genótipo x ambiente sobre o desempenho de animais Canchim e cruzados Canchim x Nelore. 2000. 99p. Tese (Doutorado em Zootecnia) - Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2000.
- MERCADANTE, M.E.Z.; FIGUEIREDO, L.A.; CYRILLO, J.N.S.G.; PACKER, I.U. & TROVO, J.B.F. 2000. Avaliação de touros da raça Caracu segundo o desempenho aos 378 dias das progênes em dois sexos/ambientes distintos. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 37., 2000, Viçosa, MG, Anais... Viçosa: SBZ, 2000. p.196 (Abstract).
- MEYER, K. 1995. Estimates of genetic parameters and breeding values for New Zealand and Australian Angus cattle. *Aust. J. Agric. Res.* 46:1219-1229.

- NESER, F.W.C. 2002. A preliminary investigation into the use of cluster analyses in genotype x environment interaction studies in beef cattle. In: 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 19-23 de Agosto, 2002, Montpellier, Francia, 32:391-394.
- NOTTER, D.R.; TIER, B. & MEYER, K. 1992. Sire x herd interactions for weaning weight in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 70:2359-2365
- PHOCAS, F.; DONOGHUE, K. & GRASER, H.U., 2005. Investigation of three strategies for an international genetic evaluation of beef cattle weaning weight. *Gen. Sel. Evol.*, 37:361-380.
- SCHAEFFER, L.R. 2001. Multiple trait international bull comparisons. *Livest. Prod. Sci.* 69:145-153.
- SCHAEFFER, L.R. 1994. Multiple-Country Comparison of Dairy Sires. *J. Dairy Sci.* 77:2671-2678.
- SCHAEFFER, L.R. 1996. Multiple Country Evaluations. In: Tópicos Avançados em Melhoramento Genético Animal. Curso de Pós Graduação, Universidade Estadual Paulista-Campus de Jaboticabal. Jaboticabal, 29 de maio-01 de junho de 1996, 33 p.
- SIMONELLI, S.M. 2004. Heterogeneidade de variâncias e interação genótipo x ambiente no desempenho de animais Nelore em diferentes regiões do estado do Mato Grosso do Sul. 2004. 117p. Tese (Doutorado em Zootecnia). Centro de Ciências Agrárias – Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 2004.
- SOUZA, J.C.; GADINI, C. H. ; DA SILVA, L. O. C.; RAMOS, A. A. ; EUCLIDES FILHO, K.; ALENCAR, M. M. DE ; FERRAZ FILHO, P. B. & VAN VLECK, L.D. 2003. Estimates of genetic parameters and evaluation of genotype x environment interaction for weaning weight in Nelore cattle. *Arch. Latinoam. Prod. Anim.*, 11: 94-100.
- STANTON, T.L.; BLAKE, R.W.; QUAAS, R.L.; VAN VLECK, L.D. & CARABAÑO, M.J. 1991. Genotype by environment interaction for Holstein milk yield in Colombia, Mexico and Puerto Rico. *J. Dairy Sci.* 74:1700-1714.
- TOGASHI, K.; LIN, C.Y.; YOSHIZAWA, T.; OKAMURA, Y.; MORIBE, K.; NISHIURA, A. & YAKAMOTO, N. 2002. Partition of sire effects for international sire evaluation in the presence of genotype x environment interaction. *Livest. Prod. Sci.* 73:225-235.
- TORAL, F.L.B.; SILVA, L.O.C.; MARTINS, E.N.; GONDO, A. & SIMONELLI, S.M. 2004. Interação genótipo x ambiente em características de crescimento de bovinos da raça Nelore no Mato Grosso do Sul. *R. Bras. Zootec.*, 33:1445-1455.
- WILMINK, J.B.M.; MEIJERING, A. & ENGEL, B. 1986. Conversion of breeding values for milk from foreign populations. *Livest. Prod. Sci.* 14:223-229.
- ZWALD, N.R.; WEIGEL, K.A.; FIKSE, W.F. & REKAYA, R. 2001. Characterization of Dairy Production Systems in Countries that Participate in the International Bull Evaluation Service. *Journal of Dairy Science* 84:2530-2534.
- ZWALD, N.R. & WEIGEL, K.A. 2003. Identification of factors that cause genotype by environment interactions between herds of Holstein cattle in seventeen countries. *J. Dairy Sci.* 86:1009-1018.
- ZWALD, N.R.; WEIGEL, K.A. & REKAYA, R. 2003. Application of a multiple-trait herd cluster model for genetic evaluation of dairy sires from seventeen countries. *J. Dairy Sci.* 86:376-382.