


INTRODUCCIÓN AL MEJORAMIENTO GENÉTICO ANIMAL, UN ENFOQUE BÁSICO

 <https://doi.org/10.22533/at.ed.811112520039>

Data de aceite: 14/10/2025

José Raúl Pérez González

Universidad politécnica territorial de
Maracaibo (UPTMA)
Maracaibo-Zulia
<https://orcid.org/0009-0007-2442-486X>

Ernesto José Jiménez Quintero

Asociación Venezolana de criadores de
ganado Carora (ASOCRICA)
Barinas-Barinas
<https://orcid.org/0009-0000-8783-1701>

Ricaurte Lopera-Vásquez

Universidad Cooperativa de Colombia.
Grupo de Investigación IMPRONTA
Ibagué-Tolima. Colombia
<https://orcid.org/0000-0001-6792-1961>

PALABRAS CLAVE: REML, ANOVA, ML,
respuesta a la selección, valor genético.

LA SELECCIÓN ARTIFICIAL

La comparación y la elección de animales domésticos, en función de su fenotipo y genotipo ha sido una herramienta fundamental para obtener individuos genéticamente superiores. Esta selección de animales que posteriormente se convertirán en reproductores, se

considera una respuesta acumulativa y a largo plazo de caracteres deseados que expresan las crías, y que generan un impacto sobre la eficiencia y productividad de la finca. Los resultados de este proceso observados en generaciones posteriores son medidos para conocer el impacto sobre los parámetros objeto de mejora, favoreciendo así ajustar los parámetros de inclusión buscando mayores eficiencias.

LA RESPUESTA A LA SELECCIÓN O PROGRESO GENÉTICO

En los programas de mejoramiento genético animal, es indispensables hacer selección de los animales genéticamente superiores para múltiples características de interés económico, usualmente a través de los índices de selección, y para el cálculo de estos índices usualmente se utiliza la metodología del mejor predictor Lineal insesgado -BLUP-, la cual permite identificar a los animales genéticamente superiores, a través de la predicción de los rendimientos de los hijos de los animales

seleccionados. Para esta mejora se utiliza la respuesta a la selección o progreso genético, concepto que se refiere a el cambio en la media de una población que ocurre como resultado de un programa de selección, es decir, se refiere a la mejora en una característica específica (como el tamaño, la producción de leche, reproducción, etc.) en la descendencia de los individuos seleccionados. La respuesta a la selección se puede cuantificar para el caso univariado utilizando la fórmula (Blasco, 2021):

$$R = h^2 S$$

Donde R es la respuesta a la selección, h^2 es la heredabilidad del carácter y S es el diferencial de selección. El diferencial de selección es la diferencia entre la media del grupo seleccionado y la media general del rebaño (Pérez, 2024):

$$S = \bar{y}_i - \mu$$

Donde \bar{y}_i es la media del grupo seleccionado y μ es la media del rebaño. Si se descompone h^2 la formula puede expresarse como:

$$R = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_p^2} S = \sigma_a^2 (\sigma_p^{-2}) S = \sigma_a^2 \frac{1}{\sigma_p^2} S$$

Por lo tanto, R puede expresarse como la varianza aditiva multiplicada por el inverso de la varianza fenotípica y el diferencial de selección. Si estandarizamos S se obtiene la intensidad de selección, la cual expresa el rigor aplicado al momento de seleccionar individuos (Mrode and Pocrnic, 2024):

$$i = \frac{S}{\sigma_p}$$

Donde i es la intensidad de selección y σ_p es el desvió estándar fenotípico. Usando i se puede obtener otra fórmula para estimar R :

$$R = i \sigma_p h^2 = \frac{S}{\sigma_p} \sigma_p h^2 = \frac{S(\sigma_p)}{\sigma_p} h^2 = h^2 S$$

En la expresión $\frac{S(\sigma_p)}{\sigma_p}$ el valor de σ_p del numerador se cancela con su valor en el denominador, por lo tanto, la fórmula es equivalente al producto de h^2 y S . Otra forma de expresar R es usando la siguiente formula (Vilela, 2024):

$$R = i \sqrt{h^2} \sigma_a$$

Donde σ_a es el desvió estándar aditivo. Si se descompone la ecuación $i \sqrt{h^2} \sigma_a$:

$$R = i \sqrt{h^2} \sigma_a = \frac{S}{\sigma_p} \sqrt{\frac{\sigma_a^2}{\sigma_p^2}} \sigma_a = \frac{S}{\sigma_p} \frac{\sigma_a}{\sigma_p} \sigma_a = \frac{S \sigma_a^2}{\sigma_p^2} = \frac{S}{1} \frac{\sigma_a^2}{\sigma_p^2} = S h^2 = h^2 S$$

La respuesta a la selección, también puede ser expresarse usando el coeficiente de variación, el cual toma la siguiente expresión matemática (Castejón, 2011):

$$CV = \frac{\sigma_p}{\mu}$$

Donde CV es el coeficiente de variación, el cual toma valores de 0 a 1. Usando el CV , la forma para estimar las respuestas a la selección es (Blasco, 2021):

$$R = ih^2CV\mu$$

Y trabajando algebraicamente la ecuación:

$$R = ih^2CV\mu = \frac{S}{\sigma_p} \frac{\sigma_a^2}{\sigma_p^2} \frac{\sigma_p}{\mu} \frac{\mu}{1} = S \frac{\sigma_a^2}{\sigma_p^2} = Sh^2 = h^2S$$

En la expresión $\frac{S}{\sigma_p} \frac{\sigma_a^2}{\sigma_p^2} \frac{\sigma_p}{\mu} \frac{\mu}{1}$ los valores de σ_p y μ del numerador y el denominador se cancelan, llegando a la formula h^2S , por lo tanto:

$$R = h^2S = i\sigma_ph^2 = i\sqrt{h^2}\sigma_a = ih^2CV\mu$$

Una vez estimada la respuesta, es posible estimar la media de las crías usando la siguiente formula (Pérez y Jiménez, 2025a):

$$\bar{y}_{progenie} = R + \mu$$

El progreso genético anual

La respuesta a la selección o progreso genético nos indica la mejora de un carácter en la siguiente generación, no obstante, en términos productivos, debe de estandarizarse en periodos de tiempo anuales, y para este fin se utiliza el progreso genético anual (PGA), el cual es el progreso genético dividido entre el intervalo generacional (Pérez, 2020):

$$PGA = \frac{R}{IG}$$

Donde el IG es el intervalo generacional, el cual es la edad de los padres cuando los hijos expresan la característica medida. Es evidente que para mejorar el PGA se debe minimizar el IG , en otras palabras, para obtener progresos genéticos acelerados se debe disminuir el IG . Para la disminución del IG , existen estrategias de manejo, nutricionales y reproductivas que se enfocan en optimización del crecimiento de las crías, para incrementar su precocidad.

La heredabilidad

La heredabilidad es un parámetro estadístico poblacional, que explica cuanto de la varianza fenotípica se puede heredar, en términos matemáticos viene dada por (Lush, 1937):

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_p^2} = \frac{4\sigma_s^2}{\sigma_s^2 + \sigma_e^2}$$

Donde σ_a^2 es la varianza genética aditiva, σ_p^2 la varianza fenotípica, σ_s^2 la varianza entre padres y σ_e^2 la varianza residual. Donde $\sigma_a^2 = 4\sigma_s^2$ y $\sigma_p^2 = \sigma_a^2 + \sigma_{ev}^2 = \sigma_s^2 + \sigma_e^2$ siendo $\sigma_{ev}^2 = \sigma_p^2 - \sigma_a^2$ la varianza ambiental, por lo tanto (Pérez y Jiménez, 2025b):

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_p^2} = \frac{4\sigma_s^2}{\sigma_s^2 + \sigma_e^2} = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_{ev}^2}$$

El coeficiente de proporción ambiental es:

$$e^2 = 1 - h^2 = \frac{\sigma_{ev}^2}{\sigma_p^2} = \frac{\sigma_{ev}^2}{\sigma_s^2 + \sigma_e^2} = \frac{\sigma_{ev}^2}{\sigma_a^2 + \sigma_{ev}^2}$$

Donde e^2 es el coeficiente de proporción ambiental.

Vale la pena aclarar que la heredabilidad (toma valores de 0 a 1) explica cuanto de las diferencias observadas en los fenotipos (varianza fenotípica) son heredables, es decir, cuanto de esa diferencia fenotípica depende de la diferencia aditiva (genética). Por otra parte, el coeficiente de proporción ambiental (toma valores de 0 a 1) explica cuanto de la variación depende de la variación ambiental.

Estimación de componentes de varianza con un modelo a una vía

La variabilidad la cual es esencial en la selección artificial, estadísticamente se representa a través de la varianza, es importante conocer la estimación de componentes de varianza en modelos a una vía de clasificación, es decir:

$$y_{ij} = \mu + s_i + e_{ij}$$

Donde y_{ij} son los datos, μ es la media general del rebaño, s_i es el efecto del factor padre y e_{ij} es un error residual. En este modelo s_i y e_{ij} son parámetros aleatorios, mientras μ es fijo. Las varianzas (medidas de variabilidad) y covarianzas (consideradas medidas de asociación relativa entre las características) pueden estimarse usando un modelo lineal mixto (Pérez, 2025), donde métodos como los Análisis de la Varianza (ANOVA) (Henderson, 1953), Máxima Verosimilitud (ML) (Hartley y Rao, 1967), Máxima Verosimilitud Restringida (REML) (Patterson y Thompson, 1971), estimación cuadrática insesgada de mínima varianza (MIVQUE) (Henderson, 1984; Searle and Swallow, 1978) y los bayesianos (Blasco, 2017; Sorensen y Gianola, 2002) son utilizados para tal fin.

• El análisis de la varianza (ANOVA)

El ANOVA (Análisis de la Varianza) es una técnica estadística que se utiliza para comparar las medias de diferentes grupos y determinar si existen diferencias significativas entre ellas. En el contexto de la mejora genética, el ANOVA se puede aplicar para estimar la heredabilidad de características cuantitativas, es decir, aquellas que se pueden medir y que

están influenciadas tanto por variabilidad genética y ambiental. El análisis de varianza se basa en descomponer la suma de cuadrados (SC) y los grados de libertad (GL) en diferentes fuentes de variación (FV), con el propósito de conocer cuánto de la varianza de los datos depende de la varianza de un determinado componente, esto se puede exponer en un cuadrado llamado cuadrado del ANOVA, que para el modelo a una vía y data balanceada (mismo número de datos por padre) se expone en la tabla 1 (Pérez, 2024):

FV	SC	GL	Cuadrados medios	Esperanza matemática de los CM	Ecuaciones a resolver
Padres	$\sum \frac{y_{padres}^2}{k} - \frac{(\sum y \dots)^2}{n}$	$n_{padres} - 1$	$\frac{SC_s}{gl_s}$	$\sigma_e^2 + k \sigma_s^2$	$\frac{SC_s}{gl_s} = \sigma_e^2 + k \sigma_s^2$
Residual	$SC_{total} - SC_s$	$n - n_{padres}$	$\frac{SC_e}{gl_e}$	σ_e^2	$\frac{SC_e}{gl_e} = \sigma_e^2$
Total	$\sum y_{ij}^2 - \frac{(\sum y \dots)^2}{n}$	$n-1$			

Tabla 1. Cuadrado del ANOVA modelo a una vía de clasificación balanceado

Donde n_{padres} es el número de padres, n es el número de datos y k es el número de réplicas. Los componentes de varianza se calculan de la solución de un sistema de ecuaciones, formado por la igualdad de los cuadrados medios (CM) con sus esperanzas matemáticas. En la sección del cuadrado del ANOVA llamado ecuaciones a resolver tenemos dos ecuaciones que forman nuestro sistema (Searle y col, 1992):

$$\frac{SC_s}{gl_s} = \sigma_e^2 + k \sigma_s^2 \rightarrow CM_s = \sigma_e^2 + k \sigma_s^2$$

$$\frac{SC_e}{gl_e} = \sigma_e^2 \rightarrow CM_e = \sigma_e^2$$

Donde CM_s es el cuadrado medio del factor padre y CM_e es el cuadrado medio residual. Si se despejan las varianzas del sistema de ecuaciones se obtienen fórmulas necesarias para estimar los parámetros:

$$CM_s = \sigma_e^2 + k \sigma_s^2 \rightarrow \sigma_s^2 = \frac{CM_s - \sigma_e^2}{k}$$

Y sabiendo que $CM_e = \sigma_e^2$ se obtiene (Becker, 1986):

$$\sigma_s^2 = \frac{CM_s - CM_e}{k}$$

En el caso no balanceado, las sumas de cuadrados de padres, los grados de libertad residual y k para el ANOVA se calculan usando las siguientes formulas (Guevara y Armijos, 2023):

$$SC_s = \sum \frac{y_{padres}^2}{n_i} - \frac{(\sum y_{..})^2}{n}$$

$$GLE = GL_{total} - GL_s$$

$$k = \frac{1}{n_s - 1} \left(n - \frac{\sum n_i^2}{n} \right)$$

Donde n_i es el número de datos por padre y SC_s es la suma de cuadrados del factor padre.

• La máxima verosimilitud (ML)

El método de máxima verosimilitud es un método estadístico utilizado para estimar los parámetros de un modelo estadístico. La función de verosimilitud (cualidad veraz o creíble) en estadística tiene el objetivo de ubicar los valores hagan que la probabilidad de la estima sea máxima. En el contexto de la estimación de componentes de varianza se basa en estimar los componentes de varianza (y otros parámetros) a partir de la maximización de la función de verosimilitud, la cual, si se tienen datos normalmente distribuidos viene dada por (Christensen, 2020):

$$L(\mu, \sigma_s^2, \sigma_e^2 | y) = (2\pi)^{-n/2} |V|^{-1/2} e^{-0.5(y-Xb)'V^{-1}(y-Xb)}$$

Donde L es la función de verosimilitud la cual es una función de los parámetros dados los datos, la expresión $(y - Xb)' V^{-1}(y - Xb)$ es la suma de cuadrados residual generalizada y V es la matriz de varianzas y covarianzas fenotípicas. Maximizar L es equivalente a maximizar su logaritmo natural ($\ln(L)$), pero maximizar $\ln(L)$ es más fácil, por lo tanto, es más apropiado maximizar $\ln(L)$ el cual viene dado por: (Searle y col, 1992):

$$\ln(L) = -0.5(n)\ln(2\pi) - 0.5\ln|V| - 0.5(y - Xb)'V^{-1}(y - Xb)$$

Si se tiene data balanceada derivar $\ln(L)$ en función de los parámetros del modelo e igualar a cero da como resultado las siguientes estimaciones (Pérez, 2024):

$$\frac{\partial Ln(L)}{\partial \mu} = 0 \rightarrow \mu = \frac{\sum y}{n}$$

$$\frac{\partial Ln(L)}{\partial \sigma_e^2} = 0 \rightarrow \sigma_{e(ML)}^2 = CM_e$$

$$\frac{\partial Ln(L)}{\partial \sigma_s^2} = 0 \rightarrow \sigma_{s(ML)}^2 = \frac{\left(1 - \frac{1}{n_s}\right)CM_s - CM_e}{k}$$

En data no balanceada la maximización de $Ln(L)$ debe abordarse por métodos numéricos iterativos, ya que las ecuaciones generadas por ML son no lineales.

• La máxima verosimilitud restringida (REML)

El REML es un método utilizado para estimar los componentes de varianza en modelos lineales mixtos. A diferencia del método de máxima verosimilitud (ML), que maximiza la verosimilitud de los datos completos, REML maximiza la verosimilitud de una función que ha sido ajustada para tener en cuenta los efectos fijos del modelo, es decir, toma en cuenta la pérdida de grados de libertad de los efectos fijos. El logaritmo natural de la función de verosimilitud restringida viene dado por (Meyer, 1991):

$$Ln(L_r) = -0.5Ln|V| - 0.5Ln|X'V^{-1}X| - 0.5(y - Xb)'V^{-1}(y - Xb) - \frac{n-p}{2}\ln(2\pi)$$

Donde $Ln(L)$ es el logaritmo natural de la función de verosimilitud restringida. En data balanceada las estimas REML dan lugar a estimas ANOVA siempre y cuando se cumpla la siguiente desigualdad (Pérez y col, 2025):

$$CM_{factor} > CM_e$$

En el caso de cumplirse $CM_{factor} > CM_e$ la varianza $\sigma_s^2 = 0$. Al igual que en ML, en el caso no balanceado, las soluciones de las ecuaciones de REML deben abordarse por métodos numéricos iterativos, debido a que las ecuaciones generadas son no lineales.

• La estimación cuadrática insesgada de varianza mínima (MIVQUE0)

El método MIVQUE es un procedimiento que busca minimizar una norma euclidiana. Es un estadístico que genera estimas imparciales basado en una varianza pequeña y se considera de alta precisión y eficiencia además por su capacidad de evitar el sesgo. En el método MIVQUE los efectos aleatorios solo se ajustan para los efectos fijos, es decir que, en modelo a una vía, solo se ajusta por la media, esto ofrece un tiempo computacional más rápido comparado con otros métodos, siendo para el caso balanceado ANOVA=MIVQUE0=REML. Para más detalles del método puede consultarse Henderson (1984) y Christensen (2020).

La predicción de los valores genéticos

Los valores genéticos (VG) representan el mérito genético, es decir la capacidad de transmisión de las características de un reproductor, y pueden ser calculados dependiendo del tipo de información que se utilice, por ejemplo, si se utiliza la propia información del individuo se puede obtener el VG usando la siguiente formula (Vilela, 2014):

$$a_i = h^2(y - \mu)$$

Donde a_i es el valor genético del animal. Los VG se interpretan como desvíos de la media, es decir, muestran la superioridad o inferioridad de un individuo con respecto al promedio del rebaño.

La correlación entre el predictor de a_i y su valor real, puede calcularse usando la siguiente formula (Pérez, 2025):

$$r_{a\hat{a}} = \sqrt{h^2}$$

Donde $r_{a\hat{a}}$ es la correlación entre el VG real y el predictor. Es evidente que a mayor correlación (valores de 0 a 1) mejor será la confianza del predictor. Por último el error estándar de a puede calcularse usando la siguiente formula (Mrode and Pocrnic, 2024):

$$EE(a) = \sqrt{(1 - r_{a\hat{a}}^2)\sigma_a^2}$$

Donde $EE(a)$ es el error estándar de a . Para predecir los VG usando una prueba de progenie (evaluar un animal en función de los datos de sus hijos), la fórmula matemática del VG viene dada por (Gutiérrez, 2010):

$$s_i = \frac{(n)(0.5)(h^2)}{1 + 0.25(n - 1)}(\bar{y}_i - \mu)$$

Donde \bar{y}_i es la media de los hijos del padre. Para calcular la correlación entre el VG real y el predictor usando prueba de progenie la fórmula es la siguiente (Gutiérrez, 2010):

$$r_{\hat{s}s} = 0.5\sqrt{\frac{(n)(h^2)}{1 + 0.25(n - 1)}}$$

A continuación, se ejemplifica (ejemplo 1) a través de unos datos de peso al destete de bovinos el cálculo de la heredabilidad h^2 , los VG, y la respuesta la selección: Para verificar los resultados expuestos se usó el programa de análisis estadístico SAS® y WOMBAT. Esta base de datos está perfectamente balanceada, debido a que cada padre tiene 2 hijos.

Padre	Animal	Datos (y)
1	4	200
1	5	205
2	6	210
2	7	203
3	8	202
3	9	190

Tabla 2. Base de datos para el ejemplo 1.

Cálculo de la heredabilidad del peso al destete mediante componentes de varianza con un modelo a una vía de clasificación balanceado (Ejemplo 1)

1. Estimación con ANOVA

Sumas de cuadrados:

$$SC_{total} = 200^2 + 205^2 + 210^2 + 203^2 + 202^2 + 190^2 - \frac{(1210)^2}{6} = 221.33333$$

$$SC_s = \frac{(200 + 205)^2 + (210 + 203)^2 + (202 + 190)^2}{2} - \frac{(1210)^2}{6} = 112.33333$$

$$SC_e = 221.33333 - 112.33333 = 109$$

Grados de libertad:

$$GL_s = 3 - 1 = 2$$

$$GL_{total} = 6 - 1 = 5$$

$$GL_e = 6 - 3 = 3$$

Cuadrados medios:

$$CM_s = \frac{112.33333}{2} = 56.16666$$

$$CM_e = \frac{109}{3} = 36.33333$$

Componentes de varianza:

$$\sigma_e^2 = 36.33333$$

$$\sigma_s^2 = \frac{56.16666 - 36.33333}{2} = 9.91666$$

$$\sigma_p^2 = 9.91666 + 36.33333 = 46.24999$$

$$\sigma_a^2 = 4(9.91666) = 39.66664$$

$$\sigma_{ev}^2 = 46.24999 - 39.66664 = 6.58335$$

Heredabilidad y coeficiente de proporción ambiental:

$$h^2 = \frac{39.66664}{46.24999} = 0.857$$

$$e^2 = \frac{6.58335}{46.24999} = 0.142 \rightarrow 1 - 0.857 = 0.14$$

```

Código en SAS para estimar los componentes de varianza con ANOVA:
data ejemplo uno;
input padre y;
datalines;
1 200
1 205
2 210
2 203
3 202
3 190
;
proc mixed method=type3;
class padre;
model y = ;
random padre;
run;

```

En la imagen 1 se muestran las salidas del proc mixed del SAS para el método ANOVA:

Imagen 1. Componentes de varianza caso balanceado con el método ANOVA

Análisis de varianza de tipo 3								
Origen	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperado	Término de error	DF Error	Valor F	Pr > F
padre	2	112.333333	56.166667	Var(Residual) + 2 Var(padre)	MS(Residual)	3	1.55	0.3456
Residual	3	109.000000	36.333333	Var(Residual)	-	-	-	-

Estimaciones del parámetro de covarianza	
Parm Cov	Estimación
padre	9.9167
Residual	36.3333

2. Estimaciones con MIVQUE y REML

Encontrando resultados idénticos a los expuestos manualmente. Para obtener los componentes de varianza por REML y MIVQUE0 se debe cambiar el método de ejecución en SAS de la siguiente manera:

```
proc mixed method=REML;
class padre;
model y = ;
random padre;
run;
proc mixed method=MIVQUE0;
class padre;
model y = ;
random padre;
run;
```

En la imagen 2 se muestran las salidas del proc mixed para los métodos REML y MIVQUE0:

Imagen 2. Componentes de varianza caso balanceado con REML y MIVQUE0 (lado izquierdo REML y derecho MIVQUE)

Historial de iteración			
Iteración	Evaluaciones	-2 Res Log Like	Criterio
0	1	34.93230454	
1	1	34.81599850	0.00000000

Criterio de convergencia cumplido.

Estimaciones del parámetro de covarianza	
Parm Cov	Estimación
padre	9.9167
Residual	36.3333

Estimaciones del parámetro de covarianza	
Parm Cov	Estimación
padre	9.9167
Residual	36.3333

Se puede ver resultados idénticos a los encontrados por ANOVA, por lo tanto, en estos casos balanceados ANOVA=REML=MIVQUE0.

3. Estimaciones con ML

Los cálculos para obtener las estimas ML son:

$$\sigma_{e(ML)}^2 = 36.33333$$

$$\sigma_{s(ML)}^2 = \frac{\left(1 - \frac{1}{3}\right)56.16666 - 36.33333}{2} = 0.55555$$

El código SAS para obtener las estimas ML son:

```
proc mixed method=ML;
class padre;
model y = ;
random padre;
run;
```

En la imagen 3 se muestran las estimas ML:

Imagen 3. Componentes de varianza caso balanceado con ML

Historial de iteración			
Iteración	Evaluaciones	-2 Log Like	Criterio
0	1	38.67472475	
1	1	38.67404424	0.00000000

Criterio de convergencia cumplido.

Estimaciones del parámetro de covarianza	
Parm Cov	Estimación
padre	0.5558
Residual	36.3333

Resultados idénticos a los encontrados de manera manual.

Cálculo de los VG, las correlaciones y los EE del peso al destete en bovinos (Ejemplo 1)

Lo primero es calcular la media general:

$$\mu = \frac{1210}{6} = 201.66666$$

En la tabla 3 se muestran los VG, las correlaciones y los EE para los animales:

ID	VG	Correlación	EE
4	$0.857(200 - 201.66666) = -1.42832$	$\sqrt{0.857} = 0.92574$	$\sqrt{(1 - 0.92574^2)39.66664} = 2.39308$
5	$0.857(205 - 201.66666) = 2.85667$	$\sqrt{0.857} = 0.92574$	$\sqrt{(1 - 0.92574^2)39.66664} = 2.381$
6	$0.857(210 - 201.66666) = 7.14167$	$\sqrt{0.857} = 0.92574$	$\sqrt{(1 - 0.92574^2)39.66664} = 2.381$
7	$0.857(203 - 201.66666) = 1.14267$	$\sqrt{0.857} = 0.92574$	$\sqrt{(1 - 0.92574^2)39.66664} = 2.381$
8	$0.857(202 - 201.66666) = 0.28567$	$\sqrt{0.857} = 0.92574$	$\sqrt{(1 - 0.92574^2)39.66664} = 2.381$
9	$0.857(190 - 201.66666) = -9.99832$	$\sqrt{0.857} = 0.92574$	$\sqrt{(1 - 0.92574^2)39.66664} = 2.381$

Tabla 3. Predicción de los VG, correlaciones y EE de los animales.

En la imagen 4 se muestra la salida del WOMBAT (Meyer, 2007) para estos datos (usando los valores calculados de los componentes de varianza $\sigma_a^2 = 39.66664$, $\sigma_{ev}^2 = 6.58335$ y la opción –BLUP):

Imagen 4. VG, correlaciones y EE con WOMBAT							
Run_No.	Original_ID	Tr	Solution	St.Error	xxxxxx	Inbr_%	
1	4	1	-1.4294288	2.3761856	0.926	0.000	
2	5	1	2.8588576	2.3761856	0.926	0.000	
3	6	1	7.1471439	2.3761856	0.926	0.000	
4	7	1	1.1435430	2.3761856	0.926	0.000	
5	8	1	0.28588576	2.3761856	0.926	0.000	
6	9	1	-10.006001	2.3761856	0.926	0.000	

Resultados casi idénticos a los encontrados de manera manual (diferencia por errores de redondeo). En la tabla 4 se muestran los cálculos de los VG y su correlación para los padres:

Padre	VG	Correlación
1	$s_1 = \frac{(2)(0.5)(0.857)}{1 + 0.25(2 - 1)0.857}(202.5 - 201.66666) = 0.58815$ $DEP = 0.5(0.58815) = 0.29407$	$0.5\sqrt{\frac{(2)(0.857)}{1 + 0.25(2 - 1)0.857}} = 0.594$
2	$s_2 = \frac{(2)(0.5)(0.857)}{1 + 0.25(2 - 1)0.857}(206.5 - 201.66666) = 3.41130$ $DEP = 0.5(3.41130) = 1.70565$	$0.5\sqrt{\frac{(2)(0.857)}{1 + 0.25(2 - 1)0.857}} = 0.594$
3	$s_3 = \frac{(2)(0.5)(0.857)}{1 + 0.25(2 - 1)0.857}(196 - 201.66666) = -3.99944$ $DEP = 0.5(-3.99944) = -1.99999$	$0.5\sqrt{\frac{(2)(0.857)}{1 + 0.25(2 - 1)0.857}} = 0.594$

Tabla 4. VG y correlación para los padres

En la imagen 5 se muestra la salida del WOMBAT donde se visualizan los VG de cada padre (usando los valores $\sigma_s^2 = 9.91666$ y $\sigma_e^2 = 36.33333$ con las opciones SIR y –BLUP):

Imagen 5. VG y correlaciones para los padres con WOMBAT							
Run_No.	Original_ID	Tr	Solution	St.Error	xxxxxx	Inbr_%	
1	1	1	0.29252695	2.5368468	0.592	0.000	
2	2	1	1.6966563	2.5368468	0.592	0.000	
3	3	1	-1.9891832	2.5368468	0.592	0.000	

Resultados casi idénticos a los encontrados manualmente (la leve diferencia es por errores de redondeo).

• **Cálculo de la respuesta a selección o progreso genético del peso al destete en bovinos (Ejemplo 1)**

Para calcular la respuesta a la selección, se eliminará el animal 9, ya que tiene el VG más bajo, por lo tanto, la media del grupo seleccionado es:

$$\bar{y}_i = \frac{200 + 205 + 210 + 203 + 202}{5} = 204$$

El diferencial de selección, la intensidad de selección y el coeficiente de variación son:

$$\begin{aligned} S &= 204 - 201.66666 = 2.33334 \\ i &= \frac{2.33334}{\sqrt{46.24999}} = 0.34310 \\ CV &= \frac{\sqrt{46.24999}}{201.66666} \end{aligned}$$

Y la respuesta a la selección se muestra en la tabla 5:

Formula	Valor
$\sigma_a^2 \frac{1}{\sigma_p^2} S$	$39.66664 \frac{1}{46.24999} (2.33334) = 2.001$
$h^2 S$	$0.85765 (2.33334) = 2.001$
$i \sigma_p h^2$	$(0.34310) (\sqrt{46.24999}) (0.85765) = 2.001$
$i \sqrt{h^2} \sigma_a$	$(0.34310) (\sqrt{0.85765}) (\sqrt{39.66664}) = 2.001$
$i h^2 CV \mu$	$\left(\frac{2.33334}{\sqrt{46.24999}} \right) (0.85765) \left(\frac{\sqrt{46.24999}}{201.66666} \right) (201.66666) = 2.001$

Tabla 5. Respuesta a la selección

Es evidente que, si no se permite reproducir al animal 9, se obtendrá una mejora de 2.0001 kg en el peso al destete en la siguiente generación.

- **Calculo de componentes de varianza con un modelo a una vía de clasificación no balanceado**

1. Estimación con ANOVA

Para el caso no balanceado se eliminará el dato número 7, los cálculos son:

$$SC_{total} = 200^2 + 205^2 + 210^2 + 202^2 + 190^2 - \frac{(1007)^2}{5} = 219.2$$

$$SC_s = \frac{(200 + 205)^2}{2} + \frac{(202 + 190)^2}{1} - \frac{(1007)^2}{5} = 134.7$$

$$SC_e = 219.2 - 134.7 = 84.5$$

Cuadrados medios;

$$CM_s = \frac{134.7}{2} = 67.35$$

$$CMe = \frac{84.5}{(5-1) - (3-1)} = \frac{84.5}{4-2} = \frac{84.5}{2} = 42.25$$

Coeficiente k:

$$k = \frac{1}{3-1} \left(5 - \frac{2^2 + 2^2 + 1^2}{5} \right) = 1.6$$

Componentes de varianza:

$$\sigma_e^2 = 42.25$$

$$\sigma_s^2 = \frac{67.35 - 42.25}{1.6} = 15.6875$$

Código en SAS para estimar los componentes de varianza con ANOVA no balanceado:


```
data ejemplo uno;
input padre y;
missing x;
datalines;
```

```
1 200
1 205
2 210
2 x
3 202
3 190
```

```
;
proc mixed method=type3;
class padre;
model y = ;
random padre;
run;
```

En la imagen 6 se muestra la salida del SAS para el ANOVA no balanceado:

Imagen 6. Componentes de varianza caso no balanceado con el método ANOVA

Análisis de varianza de tipo 3								
Origen	DF	Suma de cuadrados	Cuadrado de la media	Cuadrado de la media esperado	Término de error	DF Error	Valor F	Pr > F
padre	2	134.700000	67.350000	Var(Residual) + 1.6 Var(padre)	MS(Residual)	2	1.59	0.3855
Residual	2	84.500000	42.250000	Var(Residual)

Estimaciones del parámetro de covarianza	
Parm Cov	Estimación
padre	15.6875
Residual	42.2500

Resultados idénticos a los encontrados de manera manual.

2. Estimaciones con REML y ML

En la imagen 7, se muestran las salidas para REML y ML para el caso no balanceado:

Imagen 7. Componentes de varianza caso no balanceado con REML y ML

Historial de iteración			
Iteración	Evaluaciones	-2 Res Log Like	Criterio
0	1	28.97570695	
1	2	28.93865398	0.00001001
2	1	28.93854423	0.00000001

Criterio de convergencia cumplido.

Estimaciones del parámetro de covarianza	
Parm Cov	Estimación
padre	11.0397
Residual	46.2393

Historial de iteración			
Iteración	Evaluaciones	-2 Log Like	Criterio
0	1	33.09211855	
1	1	33.09211855	0.00000000

Criterio de convergencia cumplido.

La matriz G estimada no se ha definido positiva.

Estimaciones del parámetro de covarianza	
Parm Cov	Estimación
padre	0
Residual	43.8400

Historial de iteración			
Iteración	Evaluaciones	-2 Log Like	Criterio
0	1	33.09211855	
1	1	33.09211855	0.00000000

Criterio de convergencia cumplido.

La matriz G estimada no se ha definido positiva.

Estimaciones del parámetro de covarianza	
Parm Cov	Estimación
padre	0
Residual	43.8400

Se puede notar que las estimaciones ANOVA y REML no son iguales para el caso no balanceado y en este caso, la estima ML para la varianza entre padres es cero debido que la estima escapa del espacio paramétrico.

Calculo de la heredabilidad usando un modelo de regresión lineal

El modelo de regresión lineal simple, puede ser usando para estimar la heredabilidad, para estos casos, se utiliza como variable respuesta (y) los datos de los hijos y como variable regresora (x) los datos de los padres. En términos matemáticos, la fórmula del modelo simple es (Inchausti, 2022):

$$y = \alpha + \beta x + e$$

Donde α es el intercepto del modelo y β es la pendiente. Para estos casos puede usarse el método ML o REML, si se opta por maximizar la verosimilitud (igual la primera derivada a cero) se obtienen las siguientes estimaciones de los parámetros (Sorensen y Gianola, 2002):

$$\begin{aligned}\frac{\partial L_n(L)}{\partial \alpha} &= 0 \rightarrow \alpha_{(ML)} = \bar{y} - \beta \bar{x} \\ \frac{\partial L_n(L)}{\partial \beta} &= 0 \rightarrow \beta_{(ML)} = \frac{\sigma_{xy}}{\sigma_x^2} \\ \frac{\partial L_n(L)}{\partial \sigma_e^2} &= 0 \rightarrow \sigma_{e(ML)}^2 = \frac{SCe}{n}\end{aligned}$$

Donde σ_{xy} es la covarianza entre las variables x e y .

Si se maximiza la verosimilitud restringida, los valores de α y β son idénticos en ML y REML, pero el valor de σ_e^2 cambia:

$$\frac{\partial L_n(L_r)}{\partial \sigma_e^2} = 0 \rightarrow \sigma_{e(REML)}^2 = \frac{SCe}{n - p}$$

Para el cálculo de la heredabilidad usando una regresión lineal simple, se utiliza la siguiente formula:

$$h^2 = 2\beta$$

En la tabla 6 se presenta un ejemplo (ejemplo 2) para calcular la heredabilidad usando una regresión en datos de peso vivo en ganado vacuno:

Padre	Animal
190	210
150	200
175	206

Tabla 6. Base de datos para el ejemplo 2.

Calculo de β, α y σ_e^2 con ML:

$$\beta = \frac{\left((190 \cdot 210) + (150 \cdot 200) + (175 \cdot 206) - \frac{(616)(515)}{3} \right) \div (3 - 1)}{\left(190^2 + 150^2 + 175^2 - \frac{515^2}{3} \right) \div (3 - 1)} = \frac{101.66666}{408.33333} = 0.24897$$

$$\alpha = \frac{210 + 200 + 206}{3} - \frac{190 + 150 + 175}{3}(0.24897) = 162.59348$$

$$SC_{total} = 210^2 + 200^2 + 206^2 - \frac{616^2}{3} = 50.66666$$

$$\hat{y}_1 = 162.59348 + 0.24897(190) = 209.89778$$

$$\hat{y}_2 = 162.59348 + 0.24897(150) = 199.93898$$

$$\hat{y}_3 = 162.59348 + 0.24897(175) = 206.16323$$

$$SC_{modelo} = (209.89778 - 205.33333)^2 + (199.93898 - 205.33333)^2 + (206.16323 - 205.33333)^2 = 50.62194$$

$$\sigma_{e(ML)}^2 = \frac{(50.66666) - (50.62194)}{3} = \frac{0.04472}{3} = 0.014$$

Calculo de σ_e^2 con REML

$$\sigma_{e(REML)}^2 = \frac{(50.66666) - (50.62194)}{3 - 2} = \frac{0.04472}{1} = 0.04$$

La heredabilidad calculada es:

$$h^2 = 2(0.24897) = 0.49794$$

Código SAS para estimar heredabilidad con un modelo de regresión lineal vía ML y REML:

```
data ejemplo heredabilidad;
input x y;
datalines;
190 210
150 200
175 206
;
proc mixed method=ML;
model y = x / solution;
run;
proc mixed method=REML;
model y = x / solution;
run;
```

En la imagen 8 se presentan la salida del SAS para un modelo de regresión lineal con ML y REML:

Imagen 8. Salida del SAS para un modelo de regresión con ML y REML

Parm Cov	Estimación
Residual	0.01361

Parm Cov	Estimación
Residual	0.04082

Efecto	Estimación	Error estándar	DF	t valor	Pr > t
Intercept	162.59	1.2192	1	133.36	0.0048
x	0.2490	0.007070	1	35.22	0.0181

Efecto	Estimación	Error estándar	DF	t valor	Pr > t
Intercept	162.59	0.7039	1	230.98	0.0028
x	0.2490	0.004082	1	61.00	0.0104

Resultados casi idénticos a los encontrados de manera manual.

CONCLUSIONES

El cálculo de la respuesta a la selección o progreso genético y de los valores genéticos para características de interés económico se puede hacer de manera mancomunada utilizando la variación base de procesos estadísticos. De esta forma, el uso de diferentes métodos como el análisis de varianza, de máxima verosimilitud o de mínimos cuadrados permiten obtener valores confiables como predictores del impacto de la selección genética aplicada a un rebaño.

REFERENCIAS

Becker, W. (1986). Manual de Genética Cuantitativa. Academic Enterprises. https://openlibrary.org/books/OL2746015M/Manual_de_gene%CC%81tica_cuantitativa

- Blasco, A. (2017). Correction to: Bayesian Data Analysis for Animal Scientists. In *Bayesian Data Analysis for Animal Scientists: The Basics* (pp. E1-E2). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-54274-4_11
- Blasco, A. (2021). *Mejora genética animal*. Editorial síntesis. De: <https://www.sintesis.com/libro/mejora-genetica-animal>
- Castejón, O. (2011). *Diseño y análisis de experimentos con statistix*. <https://libros.fondoeditorial.uru.edu/index.php/lb/catalog/book/castejonsandoval2011>
- Christensen, R (2020). *Plane Answers to Complex QuestionsThe Theory of Linear Models*. Springer. <https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-030-32097-3>
- Guevara, M y Armijos, J. (2023). *Genética y mejoramiento animal*. Universidad nacional de loja. <https://unl.edu.ec/investigacion/produccion-cientifica/genetica-y-mejoramiento-animal>
- Hartley, H. O. and Rao, J. N. K. (1967). Maximum Likelihood Estimation for the Mixed Analysis of Variance Model. *Biometrika*, 54, 93-108. <https://doi.org/10.1093/biomet/54.1-2.93>
- Henderson CR. (1984) *Applications of linear models in animal breeding*. 1sted. Canada: University of Guelph. <https://www.ancp.org.br/wp/wp-content/uploads/2011/02/Livro-Applications-of-Linear-Models-in-Animal-Breeding.pdf>
- Henderson, C.R. (1953) Estimation of Variance and Covariance Components. *Biometrics*, 9, 226-252. <http://dx.doi.org/10.2307/3001853>
- Inchausti, P (2022). *Statistical Modeling With R: a dual frequentist and Bayesian approach for life scientists*. Oxford. De: <https://academic.oup.com/book/44920>
- Lush, J (1937). *Animal Breeding Plans*. Collegiate Press, Incorporated. De: <https://archive.org/details/in.ernet.dli.2015.207427>
- Meyer, K (1991). Estimating variances and covariances for multivariate animal models by restricted maximum likelihood. *Genetics Selection Evolution*. 23, 67-83. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-23-1-67>
- Meyer, K. (2007). WOMBAT: a tool for mixed model analyses in quantitative genetics by restricted maximum likelihood (REML). *J Zhejiang Univ Sci B*, 8(11), 815-821. <https://doi.org/10.1631/jzus.2007.B0815>
- Mrode, R and Ivan Pocrnic (2024). *Linear models for the prediction of the Genetic Merit of Animals*. CABI.
- Patterson, H. D., and Thompson, R. (1971). Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika*, 58(3), 545-554. <https://doi.org/10.1093/biomet/58.3.545>
- Pérez, J y Jiménez, E. (2025) a. Respuesta a la Selección para Edad al Primer Parto en un Rebaño de Ganado Carora en Venezuela. *Revista Científica Multidisciplinar SAGA*, 2(2), 56-61. <https://doi.org/10.63415/saga.v2i2.75>
- Pérez, J y Jiménez, E. (2025) b. Efectos Genéticos y Ambientales sobre el Peso al Nacer en Ganado Carora en Venezuela. *RECITIUTM*. 11(2): 19-29.

Pérez, J. (2020). Métodos Estadísticos Aplicados al Mejoramiento Genético en Rebaños Bubalinos. Astro Data.

Pérez, J. (2024). Estadística Aplicada al Mejoramiento Genético Animal. FEURU. <https://libros.fondoeditorial.uru.edu/index.php/lb/catalog/book/perez2024>

Pérez, J. (2025). Guía rápida de análisis genéticos bajo modelos mixtos con WOMBAT. Revista Multidisciplinar Epistemología de las Ciencias, 2, 19-39. <https://doi.org/10.71112/pw47g958>

Pérez, J. Jiménez, E. Pérez, G. Lopera, R (2025). Aplicación del método REML en modelos estadísticos lineales para el mejoramiento animal. ATENA. <https://doi.org/10.22533/at.ed.811112520035>

Searle, S and Swallow, W (1978). Minimum Variance Quadratic Unbiased Estimation (MIVQUE) of Variance Components. *Technometrics* 20(3):265-272

Searle, S., Casella, G and McCulloch, C. (1992). Variance Components. John Wiley & Sons, Inc. . <https://doi.org/10.1002/9780470316856>

Sorensen, D and Gianola, D. (2002). Likelihood, Bayesian and MCMC methods in quantitative genetics. New York: Springer. <https://link.springer.com/book/10.1007/b98952>

Vilela, J. (2014). Mejoramiento genético animal en animales domésticos. Lima. Perú. Editorial Macro. De: <https://editorialmacro.com/catalogo/mejoramiento-genetico-en-animales-domesticos-2/>