



Proyecto Fin de Carrera

SELECCIÓN CANALIZANTE PARA EL PESO DE NACIMIENTO DE LOS GAZAPOS: UNA EXPERIENCIA MODELO PARA MEJORAR LA SUPERVIVENCIA PERINATAL



Autor/es

Raúl BENITO MARCO

Director/es y/o ponente

Jesús Yániz Pérez de Albéniz

Ingeniería Agrónoma / Escuela Politécnica Superior de Huesca

Septiembre 2013

AGRADECIMIENTOS

Quiero dar mi más sincero agradecimiento todas esas personas que me han ayudado, apoyado, y contribuido a la elaboración de esta memoria y al buen desarrollo del proyecto.

- A mi jefe de proyecto en el INRA, Loys BODIN, por el tiempo que ha dedicado, su amabilidad y sus acertados consejos durante la realización del proyecto.
- A Hervé GARREAU (Ingeniero investigador), por su acompañamiento al principio del proyecto y sus consejos para introducirme en el tema del proyecto.
- A julien Ruesche (Técnico en investigación), por su gran ayuda con los problemas encontrados durante el uso de los datos y su análisis.
- A mis dos tutores Zulma VITEZICA y Hervé REMIGNON, profesores investigadores en el ENSAT, quienes aceptaron seguir mi proyecto durante los seis meses de su realización.
- A todos los trabajadores de la explotación experimental de Auzeville, por haberme enseñado todos los procedimientos de granja, y haberme permitido participar en ellos.
- A mi jefe de proyecto en la EPSH (Universidad de Zaragoza), Jesús Yániz Pérez de Albéniz, por haberme ayudado en la traducción del francés al español de este proyecto y sobretodo por la motivación y el interés que me ha transmitido por el mundo de la investigación.

También tengo que dar gracias al conjunto de personal que he podido conocer en la SAGA por haberme acogido tan bien

CONTEXTO GENERAL

INRA

El INRA (Institut National de Recherche Agronomique) es un instituto de investigación pública fundado en 1946, bajo la dirección del Ministerio de Educación superior y de la Investigación así como la del Ministerio de la Alimentación, de la Agricultura y de la Pesca. Es el primer instituto de investigación de Europa, y el segundo a nivel mundial en publicaciones de ciencias agrícolas y en ciencias de plantas y animales. Sus actividades de investigación son ejercidas en los dominios de la alimentación, de la agricultura y del medioambiente.

Sus misiones son producir y difundir conocimientos científicos, concebir innovaciones y controlarlas, participar en las tomas de decisión de actores tanto públicos como privados, apostar por la cultura científica y técnica, estar en el corazón de debates sociales sobre la ciencia, y finalmente proponer una formación a la investigación.

El INRA de Castanet-Tolosan (Toulouse) emplea unas 500 personas, de las cuales 250 son investigadores. Estas personas están repartidas en 22 laboratorios entre los cuales se encuentra el de la SAGA (Station d'Amelioration Genetique des Animaux).

SAGA

La estación de mejora genética de los animales (SAGA, UR631) fue creada en 1970 debido a la descentralización del departamento de Genética Animal (GA) y a la creación del centro en Toulouse.

La unidad contribuye al conocimiento del determinismo genético de los caracteres (campo temático CT2 del departamento GA) y al desarrollo de métodos de gestión de poblaciones animales (CT3), principalmente en pequeños rumiantes, conejos, palmípedos, y équidos desde 2005. Los caracteres estudiados, con efecto sobre la producción y los productos animales, son numerosos, pero últimamente la SAGA a priorizado las investigaciones sobre la resistencia genética a las enfermedades, la reproducción, el crecimiento y los diferentes índices.

La experimentación y la modelización están en el corazón de su actividad para estudiar las relaciones entre el genotipo y el fenotipo (CT2), y optimizar la gestión de los recursos genéticos (CT3).

Las investigaciones, en las Unidades Experimentales y en las granjas, son prácticamente todas concebidas en colaboración pluridisciplinaria.

ÍNDICE GENERAL:	página
1. RESUMEN	9
2. ABSTRACT	10
3. INTRODUCCIÓN	11
4. OBJETIVOS	12
5. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	13
5.1. Genética cuantitativa.	13
5.2. Evolución de las tecnologías de la reproducción.	15
5.3. Elementos de un programa de mejora genética.	16
5.3.1. Objetivos de selección.	17
5.3.2. Criterios de selección.	19
5.3.3. Concepción de un programa de selección.	19
5.3.4. Registro y gestión de datos.	19
5.3.5. Evaluación genética.	20
5.3.6. Selección y acoplamiento.	21
5.3.7. Seguimiento del progreso.	22
5.3.8. Difusión del progreso genético.	23
5.4. El concepto de interacción genotipo x ambiente en sentido amplio.	23
5.5. Interés de la canalización de caracteres para la mejora genética.	24
5.5.1. Agricultura sostenible.	24
5.5.2. Mejora de la calidad de los productos.	25
5.5.3. Globalización y aumento de los intercambios genéticos.	25
5.6. Hipótesis genéticas propuestas para explicar la canalización.	25
5.7. Los modelos matemáticos.	27
5.7.1. Ambientes poco numerosos.	28
5.7.2. Ambientes identificados.	29

5.7.3. Ambientes no identificados.	29
5.8. Se puede realmente seleccionar animales menos variables?	30
5.8.1. Utilización del cruzamiento o selección en raza pura.	30
5.8.2. Variabilidad fenotípica y genética de la robustez de los caracteres; valores	31
5.8.3. Ejemplos de selección canalizante en los animales de granja.	34
5.9. Efecto genético materno y directo.	37
6. MATERIAL Y MÉTODOS.	38
6.1. Índice de selección.	38
6.2. Creación de la población analizada.	40
6.3. Procedimientos realizados en la explotación.	42
6.4. Variables dependientes y explicativas.	48
6.5. Preparación de los datos.	51
7. RESULTADOS	56
8. DISCUSIÓN	82
9. CONCLUSIONES	87
10. BIBLIOGRAFÍA	88

ÍNDICE DE FIGURAS:

página

Figura 1. Tres modelos genéticos propuestos para explicar las interacciones genotipo x ambiente.	27
Figura 2. Modelos matemáticos que tienen en cuenta las interacciones G x A.	28
Figura 3. Heterogeneidad de las varianzas residuales.	32

Figura 4. Evolución de la desviación típica del peso al nacimiento en selección divergente.	35
Figura 5. Evolución de la desviación típica del pH último del músculo semimembranoso de la canal de cerdo en selección divergente.	36
Figura 6. Representación de la evolución de la selección divergente.	42
Figura7. Vagina artificial.	43
Figura 8. Laboratorio de análisis del semen.	43
Figura 9. Códigos de color y motilidad individual.	43
Figura 10. Escala de motilidad masal.	44
Figura 11. Pajuelas de inseminación.	44
Figura 12. Vaina de inseminación.	44
Figura 13. Jeringa de inseminación.	44
Figura 14. Jaulas individuales de las conejas reproductoras.	45
Figura 15. Gazapos recién nacidos identificados con la pastilla.	45
Figura 16. Procedimiento en el parto.	46
Figura 17. Códigos de color para el tatuaje de los gazapos.	47
Figura 18. Ciclo reproductivo de una hembra de la experiencia.	48
Figura 19. Frecuencia de la variable “mortsv” (SAS).	48
Figura 20. Frecuencia de la variable “sexe” (SAS).	48
Figura 21. Frecuencia de la variable “gestation” (SAS).	49
Figura 22. Frecuencia de la variable “mb_sv” (SAS).	49
Figura 23. Reclasificación de ntot en ntotcl.	50
Figura 24. Reclasificación de mb_nv en tpnais.	50
Figura 25. Reclasificación de sv_nbr en tpsevr.	51
Figura 26. Explotación experimental de Auzerville.	51
Figura 27. Autómata en el momento de la pesada de las hembras en la inseminación.	51

Figura 28. Código numérico de identificación de los conejos de la experiencia.	53
Figura 29. Comando para la realización del proc glm para poids (SAS).	55
Figura 30. Comando para la realización del proc glm para sv_pd (SAS).	55
Figura 31. Comando para la realización del proc glm para mortsv (SAS).	55
Figura 32. Extracto de proc freq entre batch y gener.	63
Figura 33. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con madre+útero (poids).	73
Figura 34. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con (animal+madre)+útero (poids).	74
Figura 35. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con animal+madre+útero (poids).	75
Figura 36. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con madre+útero (poids) con ntot.	76
Figura 37. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con (animal+madre)+útero (poids) con ntot.	76
Figura 38. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con animal+madre+útero (poids) con ntot.	77
Figura 39. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con madre+útero (sv_pd).	78
Figura 40. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con (animal+madre)+útero (sv_pd).	78
Figura 41. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con animal+madre+útero (sv_pd).	79
Figura 42. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con madre+útero (mortsv).	80
Figura 43. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con (animal+madre)+útero (mortsv).	81
Figura 44. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con animal+madre+útero (mortsv).	81

ÍNDICE DE TABLAS:	página
Tabla 1. Heredabilidad de la media y de la variabilidad de caracteres en diversas experiencias.	33
Tabla 2. Número de machos y hembras de cada tipo seleccionados en cada generación.	41
Tabla 3. Resultado general del proc glm para poids (SAS).	56
Tabla 4. Extracto de la tabla de salida del proc glm para poids (SAS).	57
Tabla 5. Resultado general del proc glm para sv_pd (SAS).	58
Tabla 6. Extracto de la tabla de salida del proc glm para sv_pd (SAS).	59
Tabla 7. Resultado general del proc glm para mortsv (SAS).	61
Tabla 8. Extracto de la tabla de salida del proc glm para mortsv (SAS).	62
Tabla 9. Esperanza, Varianza y Covarianza de padre y madre para el modelo (padre+madre)+útero.	65
Tabla 10. Esperanza, Varianza y Covarianza de padre y madre para el modelo (animal+madre)+útero.	65
Tabla 11. Resumen de las salidas .asr y .pvc para poids (ASREML).	69
Tabla 12. Resumen de las salidas .asr y .pvc para sv_pd (ASREML).	70
Tabla 13. Resumen de las salidas .asr y .pvc para mortsv (ASREML).	71

1. RESUMEN

El objetivo de este proyecto fue analizar el peso del conejo como un efecto directo y materno al mismo tiempo. En el modelo utilizado para la selección canalizante el peso del conejo se considera como un carácter de la madre. Pero sabemos que hay un efecto directo y un efecto maternal. El objetivo es saber si los análisis y el método adoptado por los seleccionadores presenta una desviación respecto a los análisis hechos teniendo en cuenta tanto los efectos directos como los maternos. Para comprobar esto se han tomado datos durante 13 generaciones de selección divergente.

Se realizó una experiencia de selección divergente sobre la variabilidad intra-camada del peso de los gazapos al nacimiento en el INRA de Toulouse (Francia). Se seleccionaron dos líneas divergentes a partir de la variedad AGP22 (Grimaud Frères Sélection). Esta selección canalizante implica un nuevo modelo incluyendo un valor genético para la media del carácter y un valor genético para la variabilidad ambiental. Hay una divergencia significativa de la desviación típica del peso del gazapo intra-camada entre líneas seleccionadas para disminuir (tipo 1) y aumentar (tipo 2) la homogeneidad de la camada.

Tras trece generaciones de selección canalizante, se analizaron los datos encontrando diferentes parámetros responsables de la variación del peso al nacimiento, del peso al destete y de la mortalidad entre el nacimiento y el destete.

También se analizaron diferentes modelos genéticos, demostrando que ignorar los efectos directos en el modelo que contiene efectos directos y maternos puede tener un impacto muy importante en la estimación de los parámetros genéticos, aunque parece tener poca influencia en la estimación de los valores medios de las diferentes líneas.

2. ABSTRACT

Canalizing selection for the young rabbit birth weight: Validation of a pilot experiment used for the genetic values estimation.

The project's objective was to analyze the rabbit weight like a direct and maternal effect at the same time. In the model used for the canalizing selection the rabbit weight is considered like a maternal character. But we know that it exists a direct effect and a maternal effect. The objective is to know if the analysis and the method chose by the genetic selectors presents a bias respect the analysis donned taking the maternal and direct effects. To prove this datas were noted during 13 generations of divergent selection.

A divergent selection experiment based on the environmental within-litter variability of birth weight in rabbit was carried out at the INRA experimental farm of Auzeville (France). The two lines were created by selecting breeding does and bucks from the female strain AGP22 (Grimaud Frères Sélection company). This involved a new model incorporating a genotypic value for the mean and a genotypic value for the environmental variance. There was a selection response with a significant difference in the within-litter standard deviation of birth weight between the selected lines for decrease (type 1) or increase (type2) the litter homogeneity.

After thirteen generations of canalizing selection we analyzed the data and we found various parameters responsible for the variation of the birth weight, the weaning weight, and mortality between the birth and the weaning.

Various genetic models were also analyzed and it was shown that unaware the direct effects in the model which comprises direct and maternal effects could have a very important impact on the estimate of the genetic parameters but it seems that the influence on the estimate of the average values of the lines is low.

3. INTRODUCCIÓN

En el conejo, como en el cerdo, el peso de las crías al nacimiento es muy variable en una misma camada (Bolet, 1996). Esta heterogeneidad se traduce en una mortalidad elevada, debida a la desaparición de los gazapos más pequeños (Poignier et al., 2000; Perrier et al., 2003). De hecho, los gazapos más débiles de la camada son más sensibles a enfermedades pudiendo además contaminar el conjunto de la camada (Bargain, 2001). Conociendo estos riesgos, se han desarrollado técnicas de homogeneización de camada mediante la práctica de la adopción, pero estos métodos suponen un aumento de trabajo importante (Bargain, 2001). El análisis de las componentes genéticas de la variabilidad de los caracteres ha sido objeto de estudios recientes. Algunos de estos trabajos se basan en la existencia de genes que intervienen en la regulación de la expresión de un carácter controlando así su variabilidad fenotípica. Partiendo de esta hipótesis, se ha usado un método estadístico (San Cristobal-Gaudy et al., 1998) y se ha realizado una experiencia de selección divergente sobre la variabilidad del peso al nacimiento de los gazapos en una misma camada. El objetivo de este Trabajo Fin de Carrera es verificar la existencia de un determinismo genético de la variabilidad del peso y de validar el modelo estadístico innovador en selección animal con el fin de predecir la eficacia de seleccionar para reducir la variabilidad del peso y mejorar la supervivencia de los gazapos.

Este trabajo sirve como modelo para otras especies politucas (ovino, porcino). De hecho, la selección para la uniformidad de caracteres es una preocupación emergente en la producción animal. El conejo aquí se utiliza tanto como un objetivo, la homogeneidad del peso al nacer dentro de una misma camada es un parámetro importante de la viabilidad de los gazapos, como una especie modelo para realizar rápidamente un experimento de selección divergente.

El objetivo de este proyecto fue analizar el peso del conejo como un efecto directo y materno al mismo tiempo. En el modelo utilizado para la selección canalizante el peso del conejo se considera como un carácter de la madre. Pero sabemos que hay un efecto directo y un efecto maternal. El objetivo es saber si los análisis y el método adoptado por los seleccionadores presenta una desviación respecto a los análisis hechos teniendo en cuenta tanto los efectos directos como los maternos. Para comprobar esto se han tomado datos durante 13 generaciones de selección. Este trabajo ha sido realizado en colaboración con una empresa privada de selección de animales (Grimaud Frères Sélection).

El trabajo se ha realizado mediante un ordenador con un enlace al CTIG (Centre de Traitement de l'Informatión Génétique). La extracción de datos y su análisis han sido realizados con la ayuda de los programas SAS y ASREML. Se ha aplicado el método de análisis de varianza REML.

4. OBJETIVOS

El objetivo principal de este Trabajo Fin de Carrera fue verificar la mejora del modelo genético para la selección canalizante teniendo en cuenta el efecto directo y el efecto materno para el peso de los gazapos. Los objetivos específicos fueron los siguientes:

- 1 Analizar los datos tomados a lo largo de trece generaciones de selección canalizante para comparar las dos líneas de conejos obtenidas, la línea de alta variabilidad del peso de los gazapos al nacimiento en la misma camada, y la línea de baja variabilidad. Para esto se han tenido en cuenta tres caracteres, el peso del gazapo al nacimiento, al destete y la supervivencia entre el nacimiento y el destete. Se ha observado la influencia de diferentes parámetros sobre la variabilidad de estos caracteres, lo que facilitará principalmente la búsqueda de criterios, por ejemplo anatómicos, permitiendo explicar la variabilidad de la homogeneidad y poder realizar métodos de selección más simples.

- 2 Añadiendo la genealogía al análisis de los tres caracteres que nos interesan, se han comparado varios modelos genéticos para dicho análisis, siempre buscando la diferencia del modelo clásico que tan solo tiene en cuenta el efecto materno con el nuevo modelo que comprende el efecto materno y efecto directo genético.

5. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

Los objetivos de selección de los animales domésticos se adaptan constantemente a las grandes evoluciones de la producción, del mercado y de la sociedad. En los primeros esquemas de mejora genética (en los años 60), estos objetivos estaban orientados hacia el aumento de la producción. A lo largo de la década siguiente, interesó más la calidad de los productos. En los años 90 los caracteres “funcionales” (por ejemplo la adaptación de los conejos al lugar de cría) fueron tenidos en cuenta para obtener animales mejor adaptados a su entorno de producción. A día de hoy muchas sociedades desean integrar objetivos que satisfagan necesidades y eviten inconvenientes “medioambientales”, “sociales”, de “bienestar animal”, etc.

La mejora genética induce cambios que deben satisfacer los objetivos o aportar ventajas a los propietarios de los animales concernidos, a la comunidad de criadores de la especie o a la sociedad. Además, incluso si la mejora genética es un proceso lento, los efectos del cambio deberían proporcionar ventajas a corto y largo plazo, o al menos una ventaja a corto plazo no debería dar como resultado un daño futuro. De modo que es fundamental que la planificación de programas de mejora genética ponga mucha atención a los cuadros sociales, económicos y medioambientales en los que los programas se lleven a cabo. Esto se puede hacer mejor integrando estos programas a los planes nacionales de desarrollo del ganado donde se deberían establecer los grandes objetivos de desarrollo según cada entorno de producción.

5.1. Genética cuantitativa.

Un programa de selección busca alcanzar un objetivo (objetivo de selección) mediante la selección de los animales que formarán la generación siguiente. El progreso genético (ΔG) depende de la cantidad de variabilidad genética en la población, de la precisión de los criterios de selección, de la intensidad de la selección y del intervalo de generación.

La conservación de la variación genética es una condición necesaria para que la mejora genética continúe. La variación genética se ve reducida por el aumento de la consanguinidad y la deriva genética y aumentada por la mutación. En consecuencia, el tamaño mínimo necesario de una población para mantener la variación genética está en función de estos parámetros (Hill, 2000). Las experiencias de selección con animales de laboratorio han demostrado importantes progresos a lo largo de numerosas generaciones, incluso en las poblaciones con un tamaño inferior a cien, pero las respuestas aumentan con el tamaño de la población. La principal pérdida de variación genética en una raza está ligada a la tasa de consanguinidad (ΔF). En ausencia de selección, ΔF está directamente ligado al número de reproductores. Para las poblaciones bajo selección, esta hipótesis ya no es válida porque los progenitores aportan una

contribución diferente a la generación siguiente. Recientemente ha sido elaborada una teoría general para prever las tasas de consanguinidad de las poblaciones bajo selección (Woolliams *et al.*, 1999; Woolliams y Bijma, 2000). Esta teoría favorece la optimización de las respuestas a corto y largo plazo de los programas de selección.

La optimización de los programas de selección se centró al principio en la mejora genética, sin prestar mucha atención a la consanguinidad. Ahora se ha sabido que restringir la consanguinidad es un elemento importante en los programas de selección. Meuwissen (1997) desarrolló una herramienta de selección dinámica que optimiza la mejora genética limitando la tasa de consanguinidad. A partir de un conjunto de candidatos a la selección, el método prevé la selección de un grupo de progenitores cuyo valor genético está maximizado mientras que el coeficiente medio de parentesco está restringido. La utilización de este método produce un programa de selección dinámico en el que el número de progenitores y el número de descendientes por individuo pueden variar según los candidatos disponibles en una generación en particular.

La precisión de la selección depende en gran parte de la calidad y de la cantidad de fenotipos disponibles mediante controles de mejoras. La mejora genética clásica sólo se puede hacer si los fenotipos y las genealogías están registradas. A partir de estas informaciones, se puede predecir el valor genético de un individuo y los animales con el valor estimado más alto pueden ser seleccionados como progenitores.

Se ha establecido que el método de elección para la evaluación genética de los caracteres (por ejemplo la producción de carne, el uso eficaz del alimento, el aumento de la prolificidad,...) reposa sobre la evaluación del mejor predictor lineal no desviado basado en un modelo animal (BLUP-AM) (Simianer, 1994). Gracias al desarrollo de algoritmos y de software, este método es utilizado a día de hoy habitualmente por empresas de selección o programas de selección nacionales en la mayoría de países para la mayoría de las especies. Las limitaciones de los modelos unicarácter han llevado a la elaboración de evaluaciones BLUP-AM multicaracteres basados en modelos más complicados (incluyendo por ejemplo los efectos maternos, las interacciones entre otros individuos y el parent o los efectos de dominancia). Esto se ha podido conseguir gracias a la gran capacidad de los ordenadores y a las mejoras en los métodos de cálculo. La tendencia de hoy es utilizar todas las informaciones disponibles, datos de controles diarios, datos de animales cruzados así como el conjunto de datos de otros países. Las dificultades principales asociadas al uso de modelos cada vez más complejos es la falta de robustez (sobre todo cuando el tamaño de la población es pequeño) y los problemas de cálculo. A día de hoy, el desafío al que nos enfrentamos es la elaboración de herramientas para validar sistemáticamente los modelos utilizados.

El método BLUP es óptimo sólo si los parámetros genéticos son conocidos. Se han elaborado métodos de estimación no desviada de las componentes de la varianza con ficheros de datos considerables. El método del máximo de semejanza restringida

(REML) aplicado al modelo animal es el método a elegir. Ciertos caracteres importantes no están descritos de manera correcta por los métodos lineales (por ejemplo los caracteres basados en la puntuación y la supervivencia). En consecuencia han sido propuestos una gran variedad de modelos mixtos no lineales: modelos de umbral, modelos de supervivencia, modelos basados en la jerarquía, etc. Sin embargo, para los datos discretos la utilización de modelos lineales clásicos sigue siendo la más pertinente en ciertas condiciones.

La intensidad de selección a aplicar depende del número de candidatos y de la proporción de animales necesarios como progenitores de la generación siguiente. Las capacidades y las técnicas de reproducción tienen una influencia importante sobre este número de individuos necesarios para la producción de la generación siguiente y por tanto sobre el progreso genético.

El intervalo de generaciones es la edad de los padres al nacimiento de sus descendientes reproductores medios. En la mayoría de las poblaciones de animales de producción es posible distinguir grupos de edad diferentes. La cantidad de información disponible cambia según los grupos. Generalmente las informaciones son menores para los grupos de edad más jóvenes, como consecuencia la precisión de las estimaciones de los valores genéticos es inferior en estos casos. Sin embargo el nivel medio del valor genético estimado (VGE) de los grupos jóvenes es más elevado debido a la mejora genética continua de la población. La selección debe tener en cuenta estas diferencias de precisión y de valor genético de los individuos.

5.2. Evolución de las tecnologías de la reproducción.

La tecnología de la reproducción tiene un efecto directo sobre la tasa de mejora genética. Para un tamaño de población dada, una tasa de reproducción elevada implica un menor número de animales reproductores y en consecuencia una alta intensidad de selección. Un gran número de descendientes por reproductor favorece una estimación más precisa de los valores genéticos. Otra ventaja del aumento de las tasas de reproducción es la difusión más rápida y mejor de los individuos genéticamente superiores.

La utilización de la Inseminación Artificial (IA) permite una intensidad de selección más elevada, una selección más precisa de los machos basada en el test de la descendencia y una mejor estimación del valor genético mediante el conjunto de animales. Esto es el resultado del intercambio de semen entre diferentes grupos de mejora permitiendo el establecimiento de conexiones entre ellos. La IA es utilizada por los organismos de selección de la mayoría de las especies.

La IA requiere la disponibilidad de competencias técnicas en los centros de IA y en las explotaciones ganaderas, y de medios de comunicación eficaces entre ambos. Sin embargo en numerosos países la mayoría de productores tienen pequeños ganados y las

competencias e instalaciones son a menudo inadecuadas para realizar la IA de manera eficaz. El ganadero debe de poder detectar los períodos de estro y contactar con el centro de distribución de semen quien a la vez debe tener disponibilidad para intervenir en los momentos necesarios sin tardanza. Para los sistemas de producción extensivos se trata de un proceso en el que es necesaria mucha mano de obra y por ello la IA se utiliza poco.

5.3. Elementos de un programa de mejora genética.

Los elementos necesarios para la puesta en marcha de un programa de mejora genética dependen de la estrategia global. La primera decisión a tomar está ligada a la elección entre las tres estrategias posibles: el reemplazamiento de una raza por otra, la selección dentro de una raza o línea y la mejora por cruzamiento (Simm, 1998).

La opción más radical es la sustitución de una raza por otra genéticamente superior, que puede hacerse de una sola vez (si el coste se puede abordar, como para las aves) o gradualmente mediante cruzamientos repetidos con una raza superior (grandes animales).

El cruce, el segundo método más rápido, tiene las ventajas de la heterosis y de la complementariedad entre las características raciales. Los sistemas convencionales de cruzamiento (sistemas en rotación y sistemas basados en los machos terminales) han sido muy discutidos (por ej. Gregory y Cundiff, 1980). Se ha sugerido como forma alternativa de cruzamiento el acoplamiento entre razas compuestas recién establecidas (Dickerson, 1969; 1972).

El tercer método, la selección intra-racial, es el que conlleva la mejora genética más lenta, sobre todo si el intervalo de generación es amplio. Sin embargo esta mejora es permanente y acumulativa. Gracias a su lentitud, la mejora intra-racial permite a los organismos que intervienen adaptar su sistema de producción a la evolución de la población.

Mientras los caracteres de interés son numerosos, y/o algunos antagonistas, diferentes líneas pueden ser creadas y mantenidas por la selección dentro en esa misma línea. Estas líneas pueden ser cruzadas a continuación para producir animales comerciales (usado en porcinos y aves).

La puesta en marcha de un programa de selección implica la definición de un objetivo de selección (Groen, 2000) y la concepción de un programa capaz de aportar un progreso genético según este objetivo. En términos prácticos el programa implica la gestión de personas y recursos y la aplicación de principios de genética y de selección animal (Falconer y Mackay, 1996). Cada aspecto del programa de selección implica numerosos procesos, individuos y a veces instituciones. El éxito depende de la manera en la que los recursos disponibles son administrados para alcanzar el objetivo.

Los actores implicados en un programa de selección son todos aquellos afectados de una manera u otra por su éxito, que son: los criadores seleccionadores, los multiplicadores de los animales seleccionados (p.e. los productores de animales de cría), los consumidores finales del producto y también las empresas que intervienen directa o indirectamente en la fabricación, transformación o comercialización del producto. Hay que añadir también los organismos de regulación estatal, regional o provincial, los organismos técnicos de control y las organizaciones empleadas para la puesta en marcha del programa.

La mayor parte de los programas tienen una estructura piramidal (Simm, 1998), con diferentes niveles según la complejidad del programa. En la cumbre de la pirámide se encuentra el núcleo donde se concentran la selección y la reproducción de los animales de élite. La multiplicación de los efectivos se produce en niveles intermedios y es necesaria mientras el número de animales de élite es insuficiente para satisfacer las demandas de los criadores comerciales. El nivel base comprende las unidades o granjas comerciales que realizan la producción final a partir de reproductores provenientes de organismos multiplicadores.

Las actividades que constituyen un programa de selección pueden resumirse en ocho etapas principales (Simm, 1998):

- Elección del objetivo de selección.
- Elección de criterios de selección.
- Concepción del plan de selección.
- Control de mejoras de los animales.
- Evaluación genética de los animales.
- Selección y reproducción de los animales seleccionados.
- Seguimiento del progreso genético.
- Difusión de la mejora genética.

Estas etapas están descritas en los subcapítulos siguientes. Sin embargo es importante saber que la planificación, la puesta en marcha y la evaluación forman un proceso continuo, y los elementos deberían abordarse de manera interactiva mejor que por etapas. Otro elemento crítico es la necesidad de documentar en detalle todas las partes del plan de selección y su ejecución en el tiempo.

5.3.1. Objetivos de selección.

El objetivo de selección es la lista de caracteres a mejorar genéticamente. Debería estar en concordancia con los objetivos nacionales de desarrollo agrícola, y apropiado al sistema de producción para el que está definido y a las razas adaptadas al sistema de producción. Los objetivos de desarrollo de un país para la producción agrícola incluyen tradicionalmente variables económicas pero deberían ampliarse para incluir aspectos de ética y de bienestar animal así como aspectos sociales y medioambientales. Existen diferentes herramientas para determinar el objetivo óptimo, la más común es la utilidad del mismo. En teoría la utilidad es directa, sobre todo en caso de programas de selección intra-racial, ya que se trata de una función lineal de valores económicos relativos a los caracteres a mejorar. En la práctica, sin embargo, no es fácil obtener estos valores económicos en parte porque pueden variar en el tiempo y en el espacio, también porque es difícil atribuir un valor económico a ciertos aspectos de los objetivos (p.e. el bienestar animal), además los criadores definen la dirección del cambio de una manera empírica basada en las demandas y las preferencias percibidas del mercado. Amer (2006) presenta otras herramientas para la formulación de los objetivos de selección como el modelo bioeconómico y el modelo de flujo de genes.

Para numerosas especies de animales de producción los caracteres de importancia económica son los que afectan a la productividad, la longevidad, la salud y la capacidad de reproducción de los animales.

Para la mayor parte de los caracteres, el objetivo de mejora es modificar la media del carácter al alza (longevidad, velocidad de crecimiento, etc.) o a la baja (mortalidad, materia grasa en la carne) pero para algunos caracteres el objetivo es alcanzar un valor intermedio. Pharo y Pharo (2005) llaman a estas alternativas, respectivamente, la selección en función de la “dirección” y en función de la utilidad, un ejemplo es el peso de los huevos en las gallinas ponedoras. El mercado valora los huevos en un intervalo de peso específico (p.e. entre 55 y 70 g). Los huevos más pequeños no pueden venderse y no hay ninguna prima destinada a los huevos más grandes. El tamaño de los huevos es inversamente proporcional al número de huevos, a la solidez de la cáscara y a la tasa de eclosión, de modo que la selección para unos huevos más grandes no sólo es una pérdida de la intensidad de selección sino que además es contraproducente. Otro ejemplo es el tamaño corporal, para los animales de carne el tamaño al sacrificio es determinante para su valor. El tamaño tiene un efecto mayor sobre las exigencias nutricionales debido al aumento de las necesidades de cuidado. Puede igualmente afectar la productividad al destete, que es un determinante de la eficacia biológica y de la rentabilidad. El tamaño está asociado a los costes y a los beneficios, es difícil establecer un valor óptimo, sobre todo en los sistemas basados en el pastoreo, debido a la dificultad que conlleva una descripción adecuada del aporte forrajero. Otra consideración a tener en cuenta, es que en la mayoría de los mataderos son reacios a coger animales teniendo un peso de canal o vivo fuera de la horquilla fijada.

La elección del objetivo de selección puede ser una actividad puntual o una actividad revisada periódicamente. La decisión es tomada por los seleccionadores gracias al aporte de información de los diferentes niveles de la pirámide de selección.

5.3.2. Criterios de selección.

Los criterios de selección son utilizados para estudiar el valor genético de los animales y elegir aquellos que deben ser progenitores de la generación siguiente. Esta elección implica la creación de un “índice de selección”. Los criterios son las medidas realizadas sobre los animales candidatos y sus parientes que son ponderadas con coeficientes calculados para maximizar la correlación entre el índice y los objetivos de selección. Hay que remarcar que ciertos caracteres de los objetivos de selección pueden ser diferentes de los criterios que han sido utilizados para crear el índice de selección, por ejemplo los cerdos son seleccionados según el engrasamiento de sus canales que es un carácter del objetivo de selección. Sin embargo este engrasamiento no puede ser controlado en los candidatos a la selección ya que habría que sacrificarlos. El criterio utilizado en este caso es el espesor de grasa subcutánea que se mide por ultrasonidos. Mientras es difícil o costoso obtener información sobre la relación entre animales y los caracteres son suficientemente heredables, la selección puede basarse en la mejora individual (selección masal).

5.3.3. Concepción de un programa de selección.

La evaluación económica forma parte del proceso de concepción de un esquema de mejora genética. Esta evaluación debe realizarse antes de la puesta en marcha del esquema, pero también a lo largo de su desarrollo para evaluar el cambio obtenido.

Las decisiones sobre las inversiones en el programa de selección deberían ser evaluadas respecto a tres elementos que contribuyen al progreso genético: la intensidad de selección, la precisión de selección y el intervalo de generación. Los parámetros genéticos de los caracteres de la población concernida, como la heredabilidad y la variedad fenotípica de los caracteres, son necesarios para concebir y optimizar el esquema.

5.3.4. Registro y gestión de datos.

El registro de datos de los caracteres y las genealogías es el motor de la mejora genética. Un número abundante de medidas precisas permite una selección eficaz. De todos modos, en la práctica los recursos son limitados y la cuestión entonces es la siguiente: ¿qué caracteres deben ser medidos y sobre qué animales?. La elección de criterios depende de su facilidad de medición y del coste de la misma pero también, y sobre todo, de los parámetros genéticos de estos criterios y de su correlación con el objetivo. La

toma de datos sobre los que basar la selección es una componente clave de todo programa de selección y se debería de considerar así más que como un subproducto de los sistemas de registro de datos concebidos principalmente para soportar la gestión a corto plazo (Bichard, 2002). La tarea de recoger, agrupar y usar los datos para la evaluación genética necesita una buena organización y recursos considerables (Wickham, 2005; Olori et al., 2005). En numerosos casos hay que utilizar planes especiales para generar y guardar los datos tomados. El coste y la complejidad de estos planes varían según el tipo de organización de selección, el tipo de caracteres y el tipo de testaje. Por ejemplo cuando el peso de los animales vivos es el carácter de interés sólo necesitamos una balanza, pero si el objetivo es la eficacia alimentaria hará falta un material más sofisticado para medir el consumo individual.

A veces la información de interés no puede ser medida directamente en el candidato a la selección sea porque la expresión del carácter está limitada por el sexo, como es el caso de la producción de leche, o porque los caracteres pueden ser tomados únicamente tras la muerte del animal (por ejemplo la composición de la canal). En estas circunstancias se necesita una toma indirecta sobre individuos emparentados (test sobre la descendencia y/o hermanos). La medida sobre individuos emparentados es igualmente útil para los caracteres de baja heredabilidad, que demandan varias repeticiones para evaluar el sujeto con precisión. El test sobre la descendencia hace referencia a un plan en el que un sujeto es evaluado respecto a la base de datos obtenidos de su descendencia. Está principalmente asociado a los machos (Willis, 1991), ya que es más fácil generar un gran número de descendientes de un solo macho que de una sola hembra.

Además de los datos, la evaluación genética necesita informaciones genealógicas. La calidad de la información genealógica depende de su profundidad y de su exhaustividad.

Para los esquemas que utilizan varias poblaciones, teniendo los recursos disponibles, es ventajoso y rentable tener una base de datos centralizada con un acceso compartido (Wickham, 2005; Olori et al., 2005). Las informaciones completas sobre la gestión proveniente de este tipo de sistema necesitan la participación de los criadores en la toma de datos. Los programas a nivel nacional requieren incluso un departamento especializado utilizando tecnologías modernas de información (Grogan, 2005; Olori et al., 2005). Sin embargo, los esquemas basados en una sola población necesitan un ordenador personal con tablas adecuadas, un software para la gestión de datos, la evaluación genética y el establecimiento de relaciones.

5.3.5. Evaluación genética.

La evaluación genética, actividad fundamental para todo programa de selección, tiene por objetivo separar la contribución medioambiental en el fenotipo. Esta evaluación genética debe ser fiable. La metodología BLUP se ha convertido en el método estándar

para casi todas las especies; está aplicada a una gran variedad de modelos y de caracteres. La evaluación debe igualmente estar disponible a tiempo para utilizar mejor la inversión efectuada en la toma y gestión de datos.

La evaluación interpoblacional tiene la ventaja de permitir comparaciones equitativas de los valores genéticos estimados en las diferentes poblaciones. Para esto los lazos genéticos entre poblaciones son esenciales. Para utilizar informaciones de poblaciones diferentes hace falta disponer de una estructura organizativa adecuada lo que puede alcanzarse mediante una estrecha colaboración entre criadores, sus asociaciones y los gerentes del esquema de selección (control de mejoras, indicadores, etc.). Es esencial tener una identificación única de todos los animales que participan en el programa de selección.

Los resultados de las predicciones genéticas (valores genéticos estimados e índices globales) son normalmente anotados en los certificados de identificación de los animales y recopilados en los catálogos de venta de reproductores o de semen. Esto significa que los usuarios finales (criadores productores) deben comprender los VGE (valor genético estimado) y saber cómo utilizarlos. Es inútil realizar una evaluación genética si los resultados no son explotados por estos usuarios.

Una unidad típica de evaluación genética requiere personal cualificado y recursos materiales adecuados para realizar el análisis de datos, la evaluación y producir informes adecuados facilitando la toma de decisiones para la selección. Numerosos programas de selección a gran escala poseen una unidad interna destinada a la evaluación genética. A pesar de esto, numerosas universidades o centros de investigación realizan la evaluación genética para los programas de selección nacionales o regionales. Estos servicios pueden ocuparse de varias razas o especies diferentes ya que el principio de la evaluación genética y los programas implicados son similares.

5.3.6. Selección y acoplamiento.

Para maximizar la intensidad de selección se debería seleccionar el mínimo número posible de reproductores de cada sexo. El único inconveniente sería el número de animales necesario para asegurar la reproducción de la población manteniendo una variabilidad genética importante. Se seleccionan, habitualmente, muchos menos machos reproductores que hembras ya que la tasa de reproducción de aquellos es mucho más elevada que la de estas.

Los candidatos a la selección pueden ser de edades diferentes y por consiguiente las informaciones de cada uno pueden ser diferentes. Por ejemplo, los machos más viejos suelen tener un test sobre la descendencia, mientras que para los más jóvenes, sus propias características o las de su madre o hermanos serán la única información disponible. Utilizando el BLUP estos candidatos pueden ser fácilmente comparados.

Está suficientemente probado que la utilización de informaciones sobre la familia, como en el BLUP, aumenta la probabilidad de co-selección de familiares próximos que, a su vez, conlleva un aumento de la consanguinidad. Diferentes métodos son utilizados para reducir la consanguinidad, manteniendo elevadas tasas de mejora genética. Todos estos métodos se basan en el mismo principio que es reducir la relación media entre los sujetos seleccionados. Se han elaborado programas informáticos para optimizar la toma de decisiones sobre la selección de una determinada lista de candidatos con sus informaciones genealógicas y sus VGE. Los métodos para controlar la consanguinidad son: la selección de un número suficiente de machos (la tasa de consanguinidad depende del tamaño efectivo de la población), no sobreexplotar los machos de la población, limitar el número de familiares próximos seleccionados (sobre todo el número de machos seleccionados por familia), limitar el número de hembras acopladas a cada macho y evitar el acoplamiento entre hermanos o hermanastros. Estas reglas simples son bastante eficaces para mantener un bajo nivel de consanguinidad.

El acoplamiento de los animales seleccionados puede ser aleatorio o no aleatorio. Si no lo es, los mejores machos seleccionados se acoplan con las mejores hembras seleccionadas, esto es lo que llamamos “acoplamiento preferencial”. El valor genético medio de la descendencia nacida en la generación siguiente no cambia pero la varianza, a nivel de la descendencia, será más importante. Mientras los caracteres múltiples son incluidos en el objetivo de selección, el acoplamiento preferencial puede ser útil reagrupando las cualidades de diferentes individuos para distintos caracteres.

Toda estrategia de acoplamiento exige unas instalaciones adecuadas. Con la monta natural, los animales a acoplar deben estar en el mismo emplazamiento pero separados de otros animales en edad de reproducción. La IA puede ser utilizada pero necesita una vasta gama de recursos y competencias (colecta de semen, congelación y/o almacenamiento e inseminación).

5.3.7. Seguimiento del progreso.

El seguimiento implica la evaluación periódica del programa según el progreso realizado en función del objetivo. Si es necesario, puede llevar a una reevaluación del objetivo y/o de la estrategia de la selección. El seguimiento también es importante para la detección precoz de efectos no deseados durante el proceso de selección, por ejemplo el aumento de sensibilidad a enfermedades o la reducción de la variabilidad genética.

Para evaluar el progreso las evoluciones fenotípicas y genéticas normalmente se obtienen mediante una simple regresión de valores simples anuales con relación al año de nacimiento. Además de esta información los criadores realizan controles de mejora regulares, internos y externos. Un plan de control externo debe tener en cuenta una amplia gama de entornos de producción para asegurar que los animales seleccionados puedan producir correctamente en condiciones muy diferentes. Otras fuentes de

información, probablemente más importantes, son los resultados de la puesta en práctica y la información de los criadores productores. A fin de cuentas estos usuarios de la selección son los que mejor pueden juzgar el trabajo efectuado.

5.3.8. Difusión del progreso genético.

El valor de los animales genéticamente superiores está limitado si no se destinan de manera eficaz a la mejora de toda la población. El gran impacto de la mejora genética depende de la difusión del material genético. Las tecnologías de reproducción, particularmente la IA, son muy importantes en este ámbito.

Se deberían aplicar los elementos anteriormente descritos incluso con unas condiciones de base. Las estructuras de selección no necesitan sistemas complejos de toma de datos y evaluación genética ni, inicialmente, el uso de tecnologías de reproducción. La estructura de selección debería establecerse según lo posible y óptimo. Las restricciones medioambientales o ligadas a infraestructuras, las tradiciones y las condiciones socioeconómicas deben tomarse en consideración en la planificación de los programas de selección.

5.4. El concepto de interacción genotipo x ambiente en sentido amplio.

El efecto de un factor medioambiental sobre un fenotipo es diferente en función del genotipo, desde el punto de vista estadístico hay una interacción entre los genotipos y los diferentes ambientes. El valor fenotípico (P) de un individuo ya no es simplemente la suma de los efectos genéticos (G) y ambientales (E), es decir $P = G + E$, sino que incluye un término de interacción (IGE), es decir $P = G + E + IGE$. Esto añade un tipo de varianza suplementaria a la varianza fenotípica (VP) igual a $VG + VE$ en el primer caso y $VG + VE + VI$ en el segundo caso. Este concepto de interacción entre genotipo y ambiente ($G \times E$) ha sido muy estudiado, sobre todo en el mundo de la mejora de plantas (Freeman, 1973).

La hipótesis biológica más simple para explicar las interacciones $G \times E$, es que los genes que controlan un carácter son parcialmente diferentes según los medios en los que se expresan. Un concepto más amplio de las interacciones $G \times E$ lleva a otras hipótesis genéticas como la existencia de genes que controlan la sensibilidad a las variaciones medioambientales. La robustez, definida como la sensibilidad a las variaciones del medio en el que se expresa un fenotipo, forma parte de este concepto en sentido amplio.

En 1940, Waddington creó el concepto de canalización para describir el aumento de la robustez de un fenotipo respecto a perturbaciones genéticas o ambientales. Distingue la canalización genética, que agrupa los procesos que amortiguan los efectos de las mutaciones alélicas, y la canalización medioambiental que agrupa los procesos que amortiguan los efectos medioambientales (Waddington, 1940). Este concepto está

relacionado al de la plasticidad, que considera el ajuste de los genotipos en función del ambiente, y al de la estabilidad del desarrollo que se basa en los mecanismos que mantienen un fenotipo constante a pesar de pequeñas variaciones aleatorias del desarrollo. Tal como la define este autor, la robustez es la capacidad de mantener una producción específica a un nivel relativamente estable en diferentes ambientes. Esto está ligado a un fenotipo particular y por lo tanto a una producción particular.

Para el genetista cuantitativo esto significa el mantenimiento de la expresión de un carácter dado (p.e.: producción de leche, crecimiento,...) de manera estable y poco dependiente de las condiciones medioambientales.

Aunque Waddington (1940) haya asociado estrechamente los términos de canalización y de robustez, hoy en día podemos definir más específicamente la canalización como la acción de seleccionar para disminuir la sensibilidad a las variaciones medioambientales y modificar la media de un carácter hacia un valor determinado. Se han desarrollado diferentes criterios de selección asociando estas dos características (San Cristobal-Gaudy et al., 1998a), pero la manera de combinarlos presenta cierto número de problemas que no están totalmente resueltos, como por ejemplo la optimización realizada a lo largo de varias generaciones de las ponderaciones atribuidas a la selección sobre la media y sobre la variabilidad.

5.5. Interés de la canalización de caracteres para la mejora genética.

Numerosos argumentos están a favor de tener en cuenta la canalización de ciertos caracteres en los esquemas actuales de mejora genética. La selección orientada a aumentar la media de un carácter no es siempre el único objetivo. El aumento de la media generado por la respuesta a la selección o por mejoras de las técnicas de producción a veces concluye en un nivel óptimo desde el punto de vista biológico o económico. Es el caso de la prolificidad de ciertas razas ovinas que presenta un óptimo variable según los sistemas y condiciones de producción. En la raza Lacaune este óptimo es aproximadamente dos corderos por parto. Si es mayor, el bajo peso al nacer, su menor velocidad de crecimiento y una mortalidad más alta no compensan este aumento. Una vez alcanzado el óptimo, los criadores buscan homogeneizar al máximo el tamaño de la camada. Otros numerosos caracteres como el peso de canal de los pollos de engorde, el peso del hígado de pato, el peso adulto de los caracoles, así como la aptitud a la dominancia social o la intensidad de las reacciones de estrés en las aves, presentan también un óptimo medio hacia el cual conviene canalizar la producción.

5.5.1. Agricultura sostenible.

La puesta en marcha de una agricultura sostenible debe movilizar sistemas de producción en los que el ambiente sea menos restrictivo y controlado, de este modo dan lugar a producciones más variables. Para conservar una producción homogénea, conviene encontrar nuevos medios capaces de asegurar la estabilidad de la producción a

pesar de la existencia de inconvenientes en el ambiente. La mejora genética, técnica bastante respetuosa con los imperativos del desarrollo sostenible, tiene un nuevo papel importante en este contexto. Uno de sus nuevos desafíos es transferir el control de los efectos del medioambiente mediante el sistema de producción al control por el propio animal.

5.5.2. Mejora de la calidad de los productos.

En numerosas situaciones la homogeneidad de los productos es un factor de calidad. La industria o el mercado permiten su clasificación y su asignación a diferentes clases. Por ejemplo, las canales de pollo demasiado pesadas o demasiado ligeras corren el riesgo de ser dañadas durante el sacrificio. La clasificación de productos (en función de su tamaño, peso.....) puede ser realizada por el sector comercial pero es costosa y es más interesante que las producciones sean naturalmente homogéneas.

5.5.3. Globalización y aumento de los intercambios genéticos.

En un contexto de globalización y de expansión de los medios de producción, los mejores reproductores son aquellos que aseguran una producción elevada en todos los ambientes. Incluso si la combinación óptima (que no es obligatoriamente económica, pero puede ser también social o política) debería tener en cuenta el interés de las producciones en cada ambiente, es más probable que los reproductores menos sensibles a las variaciones ambientales sean los que más ventajosos. Cuanto más extendidos y variados sean los medios de difusión de los reproductores mejor deberá ser la robustez de los caracteres por los que han sido seleccionados.

5.6. Hipótesis genéticas propuestas para explicar la canalización.

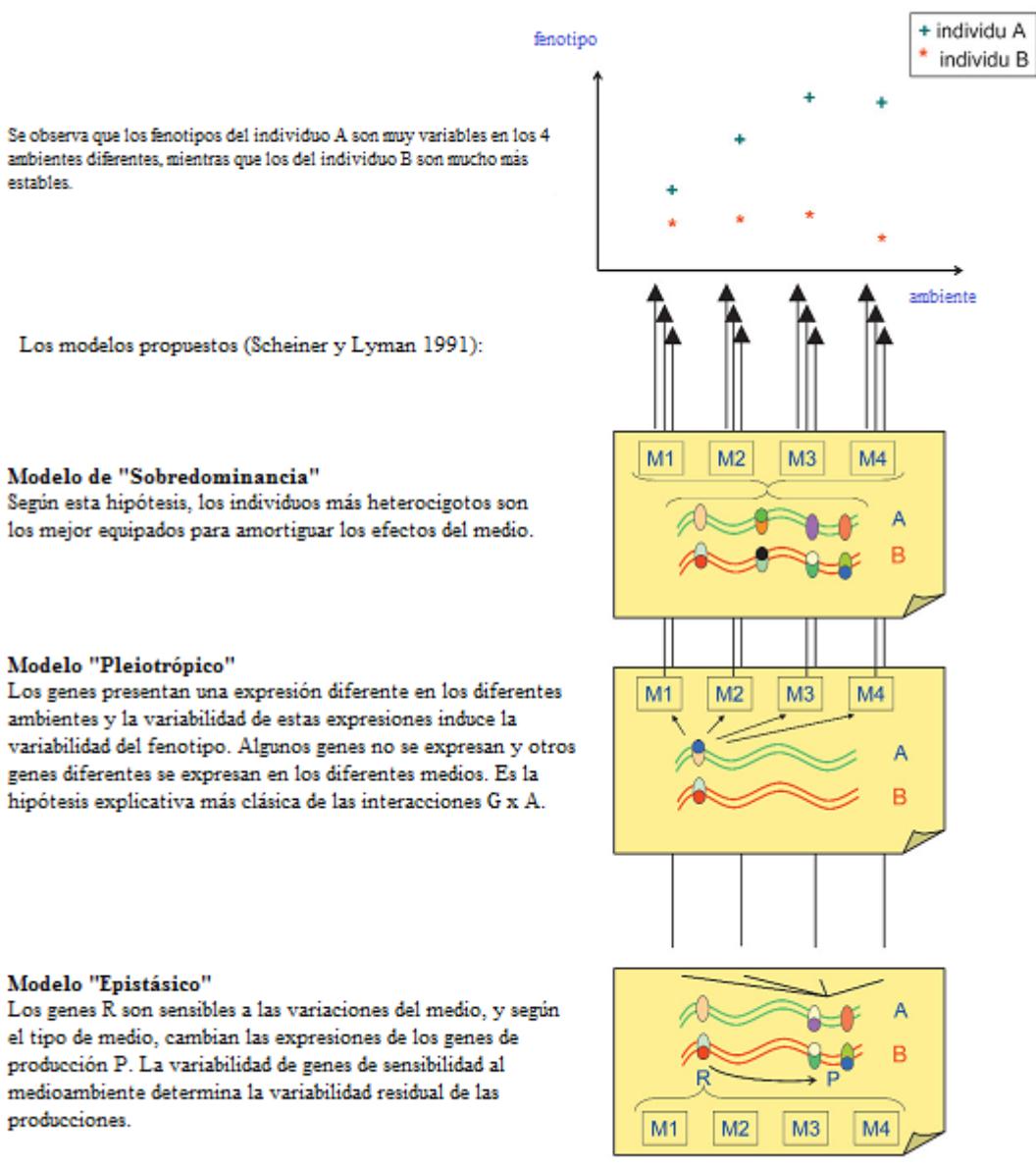
Scheiner y Lyman (1991) (Figura 1) recuerdan tres hipótesis poligénicas que han sido propuestas para explicar la canalización de un carácter y muestran las consecuencias que tendrían respectivamente la selección direccional y la selección canalizante según cada hipótesis:

- El modelo de “sobredominancia” propuesto por Lerner (1954), Gillespie y Turelli (1989) supone que las modificaciones de los fenotipos en los diferentes medios están en función del número de locus heterocigotos. La heterocigosis ofrece una amplia elección de vías metabólicas para responder a las demandas del medio, y los individuos con un grado de homocigosis fuerte son menos estables que los heterocigotos que poseen una mayor capacidad de adaptación. La selección direccional, que tiende a fijar los alelos y a aumentar la homocigosis, conduciría según esta hipótesis a una disminución de la robustez.
- El modelo “pleiotrópico” se basa en la hipótesis de una expresión diferente de los genes en distintos ambientes. Según esta hipótesis, avanzada por Falconer y Mackay (1996), la respuesta a una selección canalizante sería débil pero la selección direccional

en diferentes medios induciría a un aumento de la robustez. Como caso extremo, se puede considerar que la expresión de un gen disminuye en ciertos ambientes hasta el punto de no expresarse. Esto permite al modelo pleiotrópico incluir la hipótesis genética clásica, que explica las interacciones G x E mediante genes parcialmente distintos que se expresan en diferentes ambientes.

- Según el modelo “epistático” (Lynch et Gabriel 1987, Scheiner et Lyman 1989), los genes que determinan la expresión de un carácter son parcialmente diferentes de los que controlan su variabilidad medioambiental. La respuesta a la selección para la canalización dependerá de la heredabilidad de este carácter, y de la respuesta correlacionada a la selección direccional dependerá de la correlación entre los dos grupos de genes que a priori no es conocida.

Estas tres hipótesis genéticas evidentemente no son exclusivas y pueden coexistir. Tal como dicen Scheiner et Lyman (1991) no son las únicas posibles, “*no hay razón por la que la naturaleza, en su perversidad, no nos proporcione resultados contradictorios*”.

Figura 1. Tres modelos genéticos propuestos para explicar las interacciones genotipo x ambiente.

5.7. Los modelos matemáticos.

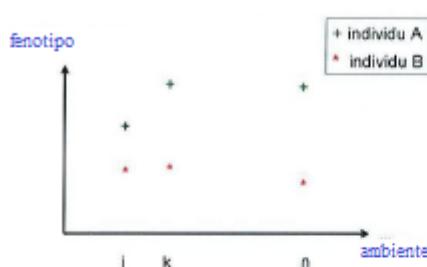
De manera general, para probar las hipótesis, buscar factores de variación o estimar valores genéticos, los genetistas construyen modelos matemáticos basados en hipótesis genéticas específicas para el problema encontrado. Para analizar las interacciones genotipo x ambiente, disponen de varios tipos de modelos adaptados a los modelos genéticos presentados anteriormente. Por ejemplo, a la hipótesis pleiotrópica le corresponde un modelo multicarácter, mientras que si se cree que intervienen genes de sensibilidad al medioambiente como en la hipótesis epistática, sería un modelo de ley de reacción. Para la hipótesis de genes que controlan la variabilidad de los caracteres

correspondería un modelo estructural. Sin embargo, este principio general no está fijado y la elección de un modelo puede crear otros inconvenientes. En la práctica, está muy condicionado por la naturaleza y el número de medios dentro de la interacción (Figura 2).

Figura 2. Modelos matemáticos que tienen en cuenta las interacciones G x A.

Se puede admitir que existe una interacción genotipo x ambiente cuando los efectos no genéticos modifican el fenotipo de manera diferente según el genotipo. Esto agrupa tres hipótesis genéticas diferentes a las cuales están asociados sus modelos matemáticos que permiten explicarlas.

El modelo más simple consiste en estimar un valor genético para cada ambiente, por ejemplo con la ayuda de un modelo multicaracter

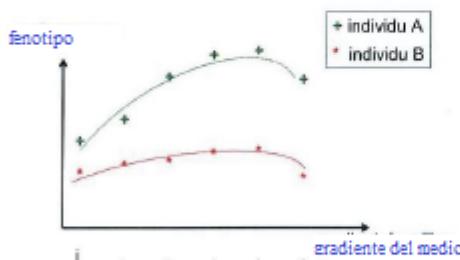


El efecto de los medios E_j E_k y E_n no es el mismo para los individuos A y B. Podemos usar un modelo multicaracter.

$$\begin{cases} P_1 = G_1 + E_j + \varepsilon_1 \\ P_2 = G_2 + E_k + \varepsilon_2 \\ P_3 = G_3 + E_n + \varepsilon_3 \end{cases}$$

Cuando los genotipos se sitúan en muchos medios, no se puede estimar y utilizar un valor genético para cada medio. Hay dos maneras de reducir el número de parámetros:

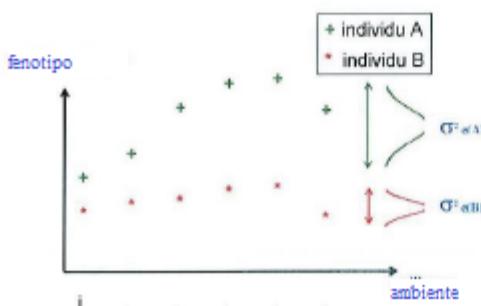
a) las **normas de reacción**, ajustan los valores de cada individuo en los diferentes medios mediante una función con varios parámetros (función polinomial por ejemplo) y proporcionan los valores genéticos respecto a la media y la sensibilidad al medioambiente.



La sensibilidad a las variaciones del medio es más débil para B que para A. Se puede aplicar un modelo de regresión.

$$P = G_0 + G_1 \times E + G_2 \times E^2 + \dots + \varepsilon$$

b) los **modelos estructurales**, descomponen no sólo la media sino también la varianza de los parámetros en efectos genéticos, ambientales y residuales. Están particularmente adaptados a factores ambientales no identificados (residuales) pero la hipótesis genética permite utilizarlos también para efectos ambientales identificados obteniendo un gran número de niveles.



La sensibilidad a las variaciones del ambiente es más débil para B que para A.

Los valores G y G^2 del modelo estructural proporcionan las estimaciones de los valores genéticos para la media y la variabilidad del carácter.

$$P = G + E + f(\tilde{G} + \tilde{E})\varepsilon$$

5.7.1. Ambientes poco numerosos.

Cuando el numero de ambientes concernidos por las interacciones es bajo (< 5), se pueden estimar los valores genéticos de los individuos para cada ambiente sin ninguna dificultad en particular, utilizando un modelo multicarácter por ejemplo. La selección se puede realizar utilizando valores genéticos específicos a cada medio dentro de un índice global en el que los caracteres son ponderados en función de su valor económico. Sin embargo, se puede ignorar la existencia de estas interacciones pero hay que asegurar que los animales evaluados se expresan en todos los ambientes. El ovino lechero de Cerdeña ha puesto en evidencia valores genéticos de los padres diferentes según los medios, mediante un análisis multicarácter de la producción de leche dividida en tres grandes grupos (baja, media y fuerte producción), (Sanna et al., 2002). Estaría justificado el considerar tres caracteres, pero dividir el esquema de selección en tres no sería una buena solución. La mejor opción para proporcionar a los criadores genotipos adaptados a una buena expresión del fenotipo en diferentes condiciones ambientales es seleccionar a los reproductores en los tres medios.

Cuando el número de ambientes es mayor, el número de valores genéticos estimados con el modelo precedente es demasiado importante para cada individuo y su uso para la mejora genética es difícil. Desde el punto de vista matemático, la cuestión es sintetizar lo mejor posible el conjunto de interacciones genotipo x ambiente, reduciendo al máximo el número de parámetros a estimar.

5.7.2. Ambientes identificados.

Si los ambientes están identificados, se pueden utilizar las leyes de reacción que resumen las variaciones de cada genotipo en los diferentes medios con una función de varios parámetros (función polinomial por ejemplo). Los valores genéticos asociados a los parámetros de esta función permiten caracterizar el valor medio del individuo y su sensibilidad al medioambiente. Aunque estas leyes de reacción hayan sido concebidas para variaciones de medios continuos (gradiente de temperatura, cantidad de proteínas en la ración,...), esta metodología puede ser utilizada en el caso de efectos no continuos (tipo de cría por ejemplo) introduciendo en el modelo el valor de cada nivel del efecto estimado anteriormente, o basándose en las proposiciones metodológicas recientes de Su y al. (2006) que estiman y utilizan este valor en el mismo modelo.

5.7.3. Ambientes no identificados.

Si los ambientes no están identificados o son incontrolables como las microvariaciones medioambientales, se utilizan modelos estructurales de la varianza que descomponen en un mismo modelo el nivel de mejora y su variabilidad. En estos modelos (explicados a continuación) las interacciones entre genotipo y ambiente están resumidas bajo un solo valor genético traduciendo la variabilidad de las características de un genotipo en diferentes medios.

La puesta en marcha de los modelos matemáticos es compleja. Un método simplificado permite una estimación muy rápida y aproximativa de los parámetros. Éste estima en un primer paso los parámetros que actúan sobre la media del carácter y calcula la varianza residual de las observaciones de cada individuo, y después estima los efectos que actúan sobre esta variabilidad. Recientemente se ha puesto a disposición del público un programa que permite una estimación simultánea del conjunto de parámetros del modelo (Garcia e Ibañez-Escríche, 2009). Sin embargo, el método de Monte-Carlo por cadena de Markov utilizado en este programa presenta el inconveniente de necesitar mucho tiempo de cálculo (unos dos días para un millar de animales medidos una veintena de veces cada uno). La demanda de recursos informáticos que requiere este método prohíbe su uso para la estimación en rutina de valores genéticos en poblaciones importantes. Además, este modelo necesita una gran cantidad de información para obtener una precisión suficiente de los valores genéticos estimados. Por ejemplo, pueden ser necesarias familias de 50 a 100 descendientes para asegurar una estimación suficientemente precisa en el caso de una sola medida fenotípica por individuo (Mulder et al., 2007).

5.8. Se puede realmente seleccionar animales menos variables?

5.8.1. Utilización del cruzamiento o selección en raza pura.

Numerosos ejemplos (Falconer et Mackay 1996) muestran la baja sensibilidad a las variaciones ambientales de los animales cruzados respecto a líneas consanguíneas, ya sean plantas o animales de laboratorio. Sin embargo, esto no es un fenómeno universal, para los animales de producción no está demostrado que el aumento de la heterozigosis por cruzamiento entre razas o líneas muy poco consanguíneas conlleve sistemáticamente a una mayor estabilidad de la producción. De hecho, si no se

seleccionan las razas puras por la aptitud al cruzamiento en términos de variabilidad, no es posible considerar una selección. Es poco probable que el cruzamiento sea elegido como método para mejorar genéticamente la robustez de un carácter particular, por lo que en algunas situaciones específicas de gestión genética de la aptitud al cruzamiento (selección de razas progenitoras y producción de animales cruzados bajo el mismo seleccionador) se lleva a cabo un control de la robustez de la producción.

La uniformidad genética de las líneas consanguíneas no significa que sean menos sensibles a las variaciones medioambientales. Es importante distinguir la variabilidad de la expresión de un carácter en diferentes individuos de una misma población con un entorno fijo, de la variabilidad de un carácter en los individuos de esta misma población en diferentes ambientes.

Se han realizado numerosas experiencias de selección para reducir la variabilidad de caracteres. Pero conciernen principalmente especies de laboratorio como la drosofila (Rendel et Sheldon 1960, Waddington 1960, Prout 1962, Piniero 1992), el trébol (Kauffman *et al* 1977, Cardin et Minvielle 1986) o el ratón (Rendel 1979). La mayor parte del tiempo, la selección era estabilizadora, es decir, que tendía a eliminar los valores extremos de un carácter beneficiando los valores medios. Se han realizado experiencias de selección canalizante (Waddington, (1960); Scheiner y Lyman, (1991)) con el objetivo de seleccionar individuos menos sensibles a la temperatura del entorno, y también se ha realizado una eliminación de los individuos extremos en una población criada en un ambiente fijo (Gibson y Bradley, (1974)). Las tres principales conclusiones de estas experiencias son: 1) la selección es generalmente eficaz y conduce a una disminución importante de la varianza fenotípica; 2) los valores de heredabilidad estimados al principio y al final de las experiencias muestran a menudo que la varianza genética del carácter seleccionado disminuye ligeramente; 3) en muchos casos, la varianza ambiental o la sensibilidad de los individuos a las fluctuaciones del entorno es reducida con efectividad. Esto muestra finalmente que la selección para la robustez de caracteres zootécnicos (definida como la sensibilidad de su expresión respecto a los efectos del medio) es posible y eficaz.

5.8.2. Variabilidad fenotípica y genética de la robustez de los caracteres; valores genéticos y selección.

Existe una variabilidad fenotípica de la sensibilidad a los efectos del medio. Por ejemplo, Rowe *et al.* (2006) muestran que subsiste una heterogeneidad de la varianza residual del peso del pollo de 35 días entre grupos de acoplamiento, después de su corrección para los factores de variación que actúan sobre la media del carácter (Figura 3). Un análisis apropiado muestra que esta heterogeneidad proviene de una diferencia genética. Se han realizado otras pruebas sobre la variabilidad genética de la varianza ambiental en especies domésticas como el tamaño de la camada en ovejas (San Cristobal-Gaudy *et al.*, 2001; Amer et Bodin, 2006) o en cerdas (Sorensen et Waagepetersen, 2003).

Figura 3. Heterogeneidad de las varianzas residuales (Z_g) del peso de 47730 pollos macho de 35 días provenientes de 50 grupos de apareamiento. La línea de puntos indica el valor esperado de Z_g en ausencia de heterogeneidad, los círculos muestran los valores de Z_g tras la exclusión de los datos aberrantes (> 2.7 s). Según Rowe et al. (2006).

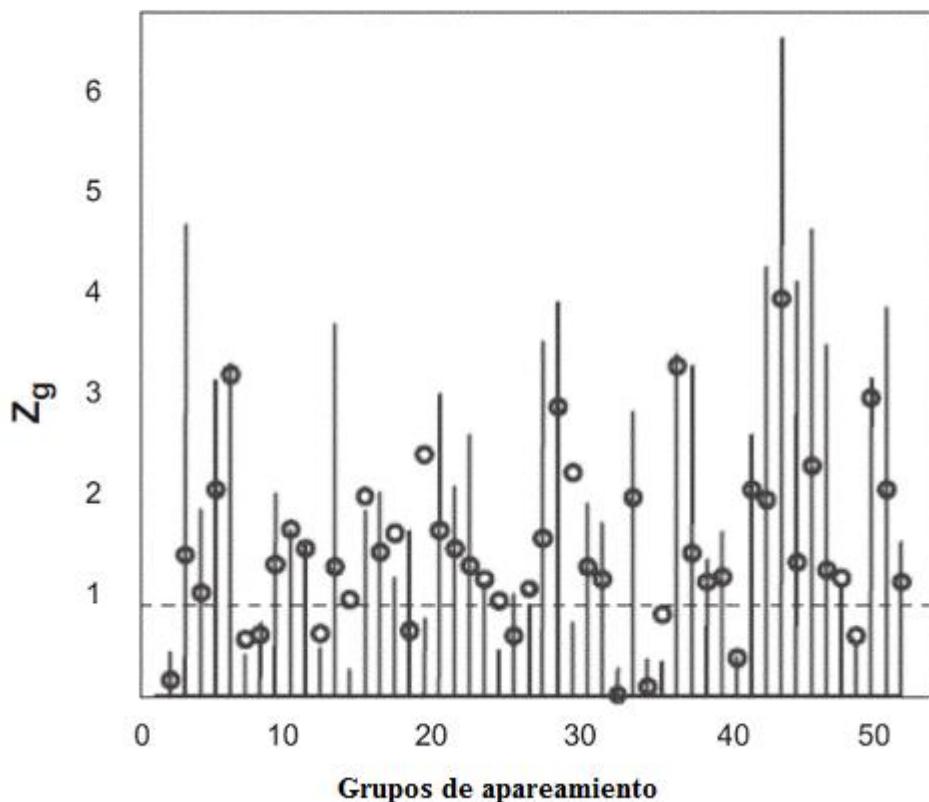


Figura 3. Heterogeneidad de las varianzas residuales.

Se han estimado los parámetros genéticos de la robustez de varios caracteres. Sean cuales sean las especies y los métodos de estimación, la varianza genética aditiva de la robustez de los caracteres es siempre mucho más débil que la de la media de esos mismos caracteres, pero es también significativamente diferente de cero. Las heredabilidades estimadas son siempre muy bajas (Tabla 1) pero su significado no se puede comparar al de la media de los caracteres; no tienen la propiedad de ser el coeficiente de regresión del valor genético aditivo en el valor fenotípico.

Tabla 1. Heredabilidad de la media y de la variabilidad de caracteres en diversas experiencias.

Caractères	Heredabilidad de la media	Heredabilidad de la variabilidad	Autores
Peso al nacimiento de los lechones	-	0,08	Damgaard <i>et al</i> (2003)
Peso al nacimiento de los lechones	0,32	0,10	Huby <i>et al</i> (2003)
Peso de los pollos con 35 días	0,35	0,05	Mulder <i>et al</i> (2009)
Peso de los pollos con 45 días	0,21	0,03	Wolc <i>et al</i> (2009)
Peso al nacimiento de los gazapos	0,06	0,01	Garreau <i>et al</i> (2008)
Peso al nacimiento de los lechones	0,06	0,05	Canario <i>et al</i> (2010)

El conjunto de estos estudios muestra que existe una gran parte genética no despreciable en la heterogeneidad de la varianza residual de numerosos caracteres. Esta heterogeneidad puede ser interpretada como una variabilidad genética de la sensibilidad medioambiental de manera que los genotipos más sensibles a las microvariaciones del entorno (modificaciones marginales de temperatura, de la alimentación, causas de estrés) presentan varianzas residuales más grandes que los genotipos menos sensibles a estas mismas variaciones. De manera general, la plasticidad y la canalización natural de ciertos caracteres pueden ser explicadas como un control genético de la sensibilidad a las variaciones medioambientales mientras que el *fitness* depende de la capacidad de adaptarse o del control de la expresión fenotípica; en efecto, la variabilidad o la estabilidad de la expresión del carácter está directamente seleccionada.

EL interés de incluir la canalización de un carácter en el objetivo de selección no depende únicamente de la heredabilidad de su variabilidad. Las ponderaciones de cada carácter (media y variabilidad) en el índice global y sus correlaciones genéticas con los otros caracteres de interés (seleccionados o no) son también determinantes. Si la estimación de las correlaciones genéticas entre caracteres es delicada, es todavía más complicada entre la media de un carácter y su variabilidad. En efecto, más allá del lazo biológico entre dos variables, existe una relación matemática que une la media de un carácter a su varianza, lo que añade una complejidad suplementaria. Entre las estimaciones de correlaciones publicadas, algunas son próximas a 1 (Gutierrez *et al.*,

2006) y son en parte explicadas por la existencia de esta relación matemática o factor de escala. Recientemente, Yang et al. (2009) propusieron un método de búsqueda y de corrección del factor de escala en un análisis de datos para la canalización utilizando una transformación Box-Cox. Esta transformación disminuye fuertemente la correlación pero aumenta su incertidumbre de manera importante. Al contrario, otras estimaciones son cercanas a cero (Garreau et al., 2006). Estos resultados poco coherentes muestran las dificultades de estimación de los parámetros de tales modelos.

Es difícil calcular de manera analítica la esperanza del progreso genético realizable en el ámbito de una selección para reducir la sensibilidad de un carácter a las microvariaciones medioambientales y canalizarlo hacia un valor óptimo. Para optimizar la respuesta global se debe buscar un procedimiento dinámico que asegure a cada generación las mejores ponderaciones de la media y la variabilidad, teniendo en cuenta el número de generaciones previstas, la cantidad de información y todos los parámetros genéticos y económicos. Algunos autores han propuesto soluciones y han mostrado, por ejemplo, que sería posible obtener en una generación de selección una reducción de 20 a 30 % de la varianza ambiental del peso de los pollos hembras de unos 45 días seleccionando únicamente sobre este carácter (Mulder et al., 2009). Sin embargo, las incertidumbres restantes y los problemas que genera la estimación de esta respuesta dan mucho interés a los resultados de diversas experiencias de selección.

5.8.3. Ejemplos de selección canalizante en los animales de granja.

Hemos visto que numerosas experiencias de selección canalizante han sido realizadas con especies de laboratorio, mientras que para los animales de producción hay muy pocas experiencias publicadas a día de hoy. Los resultados de dos de estas experiencias se muestran a continuación.

a) *Canalización del peso al nacimiento en conejos.*

Esta experiencia, sobre la cual se ha hecho este estudio de validación de la estimación de valores genéticos, es una experiencia de selección divergente sobre la variabilidad del peso al nacimiento intra-camada de los gazapos que comenzó en el año 2002 para estudiar las posibilidades de una selección canalizante y medir las respuestas directas e indirectas, sobre todo en la mortalidad (Garreau et al., 2008). Se constituyeron dos líneas de alrededor de cien hembras cada una a partir de una variedad comercial indexada sobre la variabilidad intra-camada del peso al nacimiento de los gazapos. El carácter se atribuyó a las hembras criadas en bandas, las cuales siguieron tres inseminaciones artificiales (por lo tanto tres camadas máxima) registrando datos para cada individuo. La evaluación genética, efectuada para cada generación según un modelo estructural simplificado, proporcionó valores individuales del peso medio de la camada y de su variabilidad. La figura 4 muestra la distribución regular de la desviación típica del peso al nacimiento durante las 10 primeras generaciones. Tras estas diez

generaciones de selección, la desviación típica de este peso fué de 7,34 gramos en la línea homogénea contra 11,26 gramos en la línea heterogénea ($P= 0,01$). A lo largo de este periodo, la desviación típica fenotípica de la línea homogénea ha disminuido un 16%. Una estimación reciente de los parámetros genéticos en esta población muestra que las varianzas genéticas aditivas para el peso al nacimiento de los gazapos y su variabilidad son significativamente diferentes de cero. La correlación entre estas dos variables es próxima a cero, lo que explica la ausencia de evolución significativa del peso al nacimiento. Desde la cuarta generación de selección, la mortalidad de los gazapos entre el nacimiento y el destete era significativamente más baja en la línea homogénea (17,7 frente a 32,7 por ciento). También se ha observado que los cuernos uterinos eran significativamente más largos y presentaban una capacidad de elongación más importante en la línea homogénea (Bolet et al., 2007). Desde la quinta generación esta experiencia ha mostrado que la selección canalizante de un carácter era posible y podía ser eficaz. Esta selección se practica ahora en rutina por el propietario de la variedad de conejos obtenida.

Figura 4. Evolución de la desviación típica del peso al nacimiento de los gazapos en las líneas seleccionadas de manera divergente sobre la variabilidad intracamada de este carácter. Bodin et al. 2010.

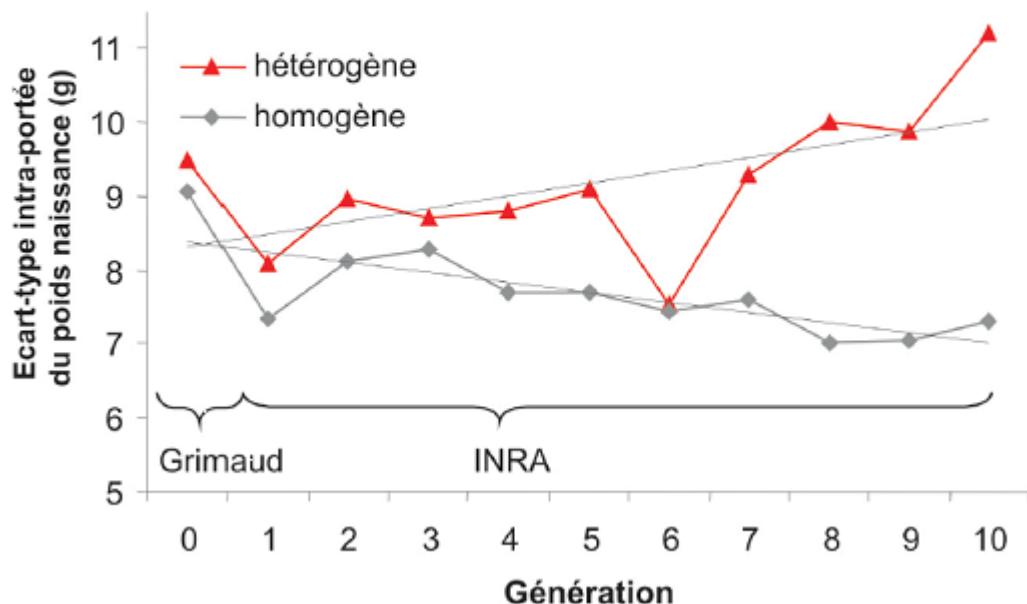


Figura 4. Evolución de la desviación típica del peso al nacimiento en selección divergente.

b) *Canalización del pH último de la carne de cerdo.*

El pH último del músculo medido tras 24 horas tras el sacrificio es un factor importante de la calidad tecnológica de la carne de cerdo, utilizado como criterio para clasificar

jamones antes de su transformación. Análisis anteriores habían mostrado que la variabilidad intra-familia de este fenotipo variaba de 1 a 10 según las familias paternales en la raza Large White (San Cristobal-Gaudy et al., 1998b). Con fines de demostración, se ha llevado a cabo una selección divergente en líneas abiertas en esta raza para la cual un control en rutina del pH último de la canal permite estimar cada año los valores genéticos de unos 300 cerdos para el pH último y su variabilidad. En cada generación, seis machos con un valor medio próximo del óptimo (pH = 5,7) pero con valores extremos para la variabilidad del pH último del músculo semimembranoso (3 “homogéneos” y 3 “heterogéneos”) servían para inseminar cada uno seis hembras de las líneas alta y baja de la unidad experimental INRA de Bourges. Los lechones obtenidos de estas hembras eran criados y sacrificados para medir el pH último de sus músculos semimembranosos. En cada línea una hembra era retenida, al azar, para reemplazar a su madre. Este tipo de esquema abierto permite acumular rápidamente los genes favorables detectados en una línea. Según el objetivo buscado, el pH último medio no ha evolucionado a lo largo de las generaciones de selección, sin embargo la desviación típica de este carácter era más baja en la línea homogénea que en la heterogénea para las generaciones 2 y 3 (figura 5, Larzul et al., 2006). Desgraciadamente este resultado no ha sido confirmado en las generaciones siguientes, o la incoherencia de ciertos parámetros ha hecho sospechar de un factor desconocido no controlado.

Figura 5. Evolución de la desviación típica del pH último del músculo semimembranoso de la canal de cerdo Large White de las líneas heterogénea (H) y homogénea (B) durante 5 generaciones de selección divergente (Larzul et al. 2006).

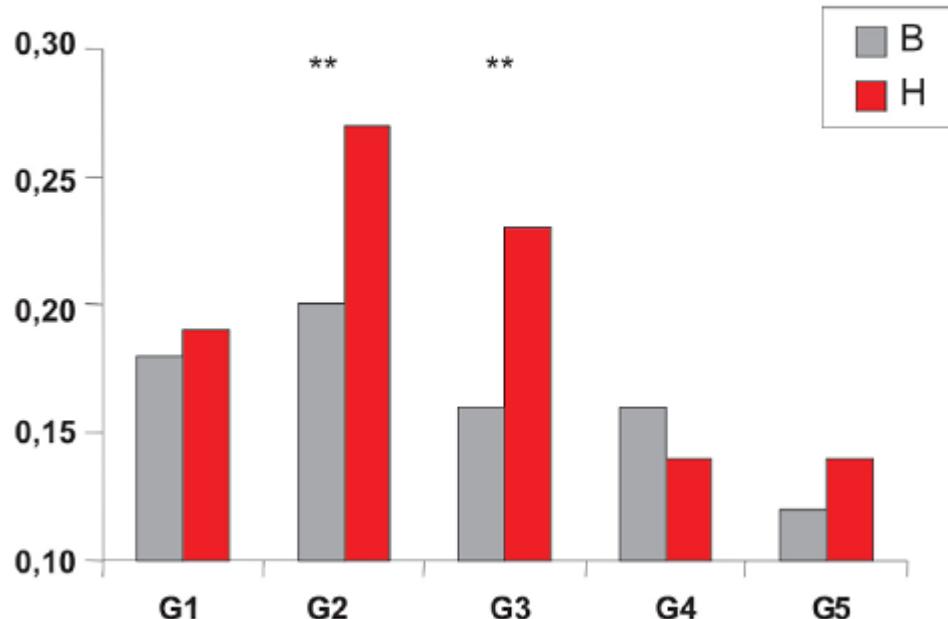


Figura 5. Evolución de la desviación típica del pH último del músculo semimembranoso de la canal de cerdo en selección divergente.

5.9. Efecto genético materno y directo.

Desde hace años, cuando se elabora un modelo genético para analizar los efectos sobre una variable y estimar valores genéticos de diferentes caracteres, se subestima el efecto genético materno, y no se utiliza para hacer este tipo de análisis. Pero según algunos estudios, como el de Clément et al. (2001), muestran que si el efecto genético materno es subestimado, el efecto genético directo está sobreestimado, a veces el efecto directo sin tener en cuenta el efecto materno, puede aumentar más del doble que con el efecto materno en el modelo. Por lo que hay claramente un efecto materno que no se puede despreciar.

Para tener los efectos directos y maternos no desviados hace falta tener un pedigrí importante y completo, con más de 7 generaciones, y que todas las generaciones sean desarrolladas en el mismo lugar, y el mismo ambiente exterior, para que no haya interacciones entre efectos de diferentes ambientes. Una de las principales razones que causan el desvío de las estimaciones de los factores de varianza, es la mala estructuración del fichero de datos. Es por esto que durante todo el experimento hay que tener planificado un buen procedimiento de toma de datos de los individuos. Para tener buenos resultados también se ha de organizar un buen plan de selección y de inseminación. En caso contrario, se obtendrá una matriz del pedigrí incompleta para poder hacer las relaciones de parentesco entre los individuos y va a conllevar a una falta de conectividad genética, Clément et al. (2001).

Díaz et al. (1995) y Eccleston (1978) han hallado que la falta de conexión en el fichero de parentesco afectaba solamente a la precisión de la estimación para los efectos directos.

6. MATERIAL Y MÉTODOS.

Se trabajó con los datos obtenidos de trece generaciones de conejos, cogiendo sólo las tres primeras camadas de cada coneja y generación.

La población de base provenía de la variedad AGP22 obtenida por la sociedad criadora Grimaud, Frères Sélection (GFS), a partir de la cual se realizó la selección divergente. La línea de esta experiencia, para diferenciarla de la línea AGP22, fue llamada GD22. Esta variedad (AGP22) se seleccionó por el tamaño de camada al nacimiento con selección de masa de 1997 a 2002, y utilizando la metodología BLUP. Las hembras fueron criadas en celdas individuales siguiendo prácticas habituales de gestión por lotes. Todas las hembras se inseminaron a la misma hora cada 6 semanas. En esta línea, se observó el peso al nacimiento y la fecha de nacimiento. No había ninguna identificación individual de los conejos al nacimiento por lo que el peso de los gazapos se consideró como un valor repetido de la madre. Los conejos recién nacidos se pesaron en las 24 horas después de su nacimiento. Se han anotado 29207 pesos al nacimiento provenientes de 3237 camadas de 1038 hembras en el núcleo AGP22 desde el año 1997. La media del peso al nacimiento era de 58 gramos y la desviación típica de 13 gramos. Los datos se utilizaron para estimar los parámetros genéticos y para calcular los valores estimados.

6.1. Índice de selección.

La estimación de la variabilidad ambiental del peso al nacimiento se ha realizado en dos etapas. Los índices de selección han sido obtenidos de este modo: para empezar, se ha hecho un modelo lineal mixto sobre el peso al nacimiento.

$$\begin{aligned} \text{WB}_{ijklmop} = & \mu + \text{YM}_i + \text{LS}_j + \text{GL}_k + \text{IBW}_l + P_m \\ & + \text{DCE}_n + \text{LCE}_{o(n)} + u_n + \varepsilon_{ijklmop} \end{aligned} \quad (1)$$

WB_{ijklmop} es el peso al nacimiento de un individuo *p* de madre *n*.

YM_i es el efecto fijo según el año y el mes de nacimiento (51 clases).

LS_j es el efecto fijo según el tamaño total de la camada *j* (7 clases: 1-3, 4-5, 6-7, 8-9, 10-11, 12-13, y mayor que 13).

GL_k es el efecto fijo debido a la clase *k* de la duración de la gestación (4 clases: 30, 31, 32, 33 días).

IBW_l es el efecto fijo debido al intervalo entre el nacimiento y la pesada del gazapo (3 clases: 0, 1 et 2 días)

P_m es el efecto fijo debido a la paridad de la madre *m* (4 clases: 1, 2, 3, más de 3)

DCE_n y LCE_{o(n)} son efectos aleatorios ambientales comunes de la hembra *n* y camada *o* de la hembra enésima, normalmente distribuida con una media 0 y varianza σ^2 DCE y σ^2 LCE respectivamente.

un es el efecto aleatorio genético debido a la hembra (comprende la matriz de parentesco pedigrí A), normalmente distribuida con una media 0 y varianza $A\sigma^2u$.

$\varepsilon_{ijklmop}$ es el efecto residual aleatorio, sigue una distribución normal de media 0 y varianza $\sigma^2\varepsilon$.

Ésta primera parte permite una estimación de los residuales:

$$\hat{\varepsilon}_{ijklmop} = WB_{ijklmop} - \hat{WB}_{ijklmop}$$

Donde $\hat{WB}_{ijklmop}$ es el valor estimado de $WB_{ijklmop}$ en el modelo (1)

Después, el \log^2 estimaba los valores residuales del modelo (1) que han sido utilizados como medidas de la varianza ambiental. Esta nueva variable a sido analizada con el modelo lineal mixto siguiente:

$$\begin{aligned} \ln \hat{\varepsilon}_{ijklmop}^2 = & \eta + YM_i + LS_j + GL_k + IBW_l + P_m \\ & + LCE_{o(n)} + v_n + \varepsilon_{ijklmop}^* \end{aligned} \quad (2)$$

$\ln \hat{\varepsilon}_{ijklmop}^2$ es el logaritmo del cuadrado de los valores residuales estimados del modelo (1).

YM_i, LS_j, GL_k, IBW_l, P_m y LCE_{o(n)} son los efectos fijos y aleatorios del modelo (1).

v_n es el efecto aleatorio genético debido a la hembra (comprendida la matriz de parentesco pedigrí A) con $v_n \sim N(0, A\sigma^2v)$.

$\varepsilon_{ijklmop}^*$ es el efecto residual tal que $\varepsilon_{ijklmop}^* \sim N(0, \sigma^2\varepsilon^*)$.

El efecto permanente ambiental DCE_n se excluyó del modelo (2) ya que es fundamentalmente el carácter conceptual que es analizado en esta etapa (Gutiérrez et al., 2006).

El índice de selección se basó en el valor genético estimado v_n^* .

El modelo descrito fue utilizado a la vez para la estimación de parámetros genéticos y para la evaluación genética. Para estos dos análisis, las desviaciones se estimaron en la población base AGP22 utilizando un método de probabilidad máxima restringida

(REML) aplicado al modelo animal. El cálculo ha sido efectuado utilizando el programa VCE (Neumaier y Groeneveld, 1998). Los parámetros genéticos se utilizaron para predecir los valores genéticos BLUP u y v para cada animal de la población y de las líneas seleccionadas. La predicción del valor genético de u se hizo únicamente para estimar el valor residual del peso al nacimiento y para predecir, en la segunda etapa, el valor genético de v . Los cálculos se realizaron con el programa PEST (Groeneveld et Kovac, 1990).

6.2. Creación de la población analizada.

La población de base fue indexada sobre la homogeneidad del peso al nacimiento, para crear la generación 0 con 27 hembras (12 heterogéneas o H+ y 15 homogéneas o H-) seleccionadas tras la indexación sobre 3 camadas. Se introdujeron en la explotación experimental de Auzeville tras ser inseminadas (semana 2002-41) por machos indexados (5 H+ y 5 H-) con palpación positiva. Como las hembras de las generaciones posteriores, se llevaron en bandas desde las 6 semanas y se inseminaron con machos GD22 H+ y H-, las hembras H+ fueron inseminadas con machos H+ (H+*H+) y viceversa (H-*H-). Éstas producen sobre tres camadas al menos 80 hembras por “línea” (H+ y H-), obteniendo 60 hembras por línea a las 18 semanas.

Para la generación 1, se seleccionaron 68 madres H+ y 98 H-. Para su primera camada, se inseminaron en poliespermia, mientras que para la segunda y tercera camada de las cuales se han seleccionado los descendientes (generación 2), se inseminaron en monoespermia con el semen de 11 machos H+ y 15 H-. Aquí se puede ver la tabla 2 con el número de machos y hembras seleccionados para cada tipo y generación:

	Type	MERES	PERES
Gener 0	H+	12	5
	H-	15	5
Gener 1	H+	68	11
	H-	98	15
Gener 2	H+	41	11
	H-	45	12
Gener 3	H+	46	10
	H-	49	12
Gener 4	H+	42	20
	H-	70	9
Gener 5	H+	46	11
	H-	60	13
Gener 6	H+	41	18
	H-	57	17
Gener 7	H+	55	14
	H-	53	14
Gener 8	H+	46	14
	H-	46	14
Gener 9	H+	44	14
	H-	56	11
Gener 10	H+	22	9
	H-	25	12
Gener 11	H+	54	13
	H-	54	11
Gener 12	H+	45	11
	H-	49	11

Tabla 2. Número de machos y hembras de cada tipo seleccionados en cada generación.

El objetivo de esta selección canalizante divergente es de partir de una sola población base (línea GD2266) y seleccionar en cada generación los individuos con la más alta variabilidad (v+) de peso al nacimiento intracamada y los individuos con la más baja variabilidad (v-). El fin es obtener tras varias generaciones, dos líneas (H+ y H-) con el mismo peso al nacimiento medio, pero la línea H+ con una alta variabilidad (v+, heterogénea) intracamada y la línea H- con una baja variabilidad (ver figura 6). Durante las tres primeras generaciones (G0, G1 y G2) las hembras se cruzaron con machos seleccionados en la población de base.

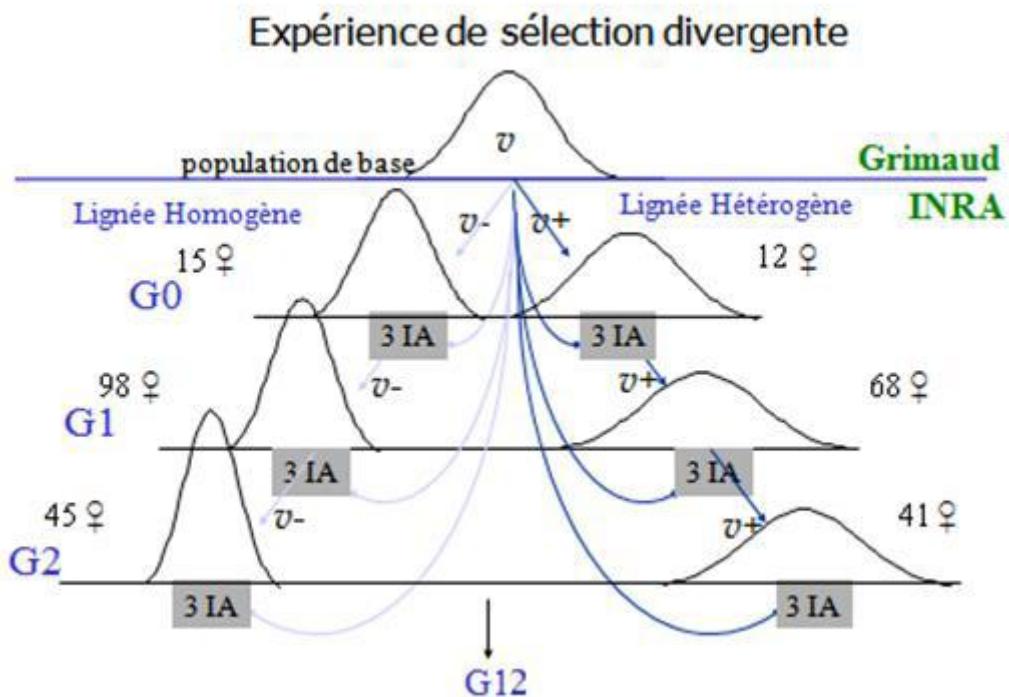


Figura 6. Representación de la evolución de la selección divergente.

6.3. Procedimientos realizados en la explotación.

Todas las hembras, de todas las generaciones, se llevaron de la misma manera. Todas las hembras de la misma generación siguieron los mismos procedimientos a la vez.

Para las inseminaciones, se recogió el semen de los machos seleccionados con la ayuda de una hembra y una vagina artificial (Figura 7), después se analizaba la calidad, el color y la motilidad de los espermatozoides mediante un microscopio (Figura 8) y se clasificaba utilizando las escalas de las figuras 9 y 10. Tras su dilución, se introducía el semen diluido en las pajuelas (Figura 11), para seguidamente introducirlas en la jeringa con la vaina (Figuras 12 y 13) e inseminar la coneja el mismo día de la recogida de semen. Se puede ver todo el procedimiento de recogida y preparación del semen en el anexo I.



Figura7. Vagina artificial.



Figura 8. Laboratorio de análisis del semen.

Codigos de observación del semen de conejo

Color del eyaculado

- 1: Claro
- 2: Blanco nacarado
- 3: Trazas de orina
- 4: Orina
- 5: Trazas de sangre

Gel

- 1: presencia
- 2: ausencia

Motilidad individual

- 0: sin espermatozoides
- 1: espermatozoides inmóviles
- 2: movimientos del flagelo, sin desplazamiento
- 3: desplazamientos lentos, movimientos circulares
- 4: desplazamientos rápidos a lo largo de una hélice de pequeño diámetro

Según Andrieux

Figura 9. Códigos de color y motilidad individual.

Escala de notas de motilidad masal del semen de conejo

Notas	Observaciones
0 sin espermatozoides	
1 espermatozoides inmóviles	
2 algunos espermatozoides agitados sin desplazamiento notable (oscilaciones)	
3 muchos espermatozoides agitados sin desplazamiento notable	
4 algunos espermatozoides inmóviles, algunos agitados y algunos móviles (motilidad media)	
5 como el 4 pero con mayor proporción de espermatozoides móviles (motilidad bastante buena)	
6 casi la totalidad de espermatozoides se desplazan (motilidad buena y homogénea)	
7 como el 6 pero con pequeños movimientos en olas	
8 como el 7 pero con movimientos en olas lentas	
9 olas energéticas, torbellinos (motilidad excelente)	

Adaptado al conejo, según la escala de Petijean (1965) para el semen de gallo.

Figura 10. Escala de motilidad masal.



Figura 11. Pajuelas de inseminación.



Figura 12. Vaina de inseminación.



Figura 13. Jeringa de inseminación.

Cada coneja está en una jaula individual (Figura 14); En el momento de la inseminación de las conejas seleccionadas, eran pesadas y se les aplicaba una inyección intramuscular de Receptal (hormona GnRH) para favorecer la fecundación. Despues se realizaba una palpación 12 días tras la IA para saber si la hembra estaba preñada. Puede verse todo el procedimiento de acoplamiento y seguido de gestación en el anexo II, contrariamente a otras prácticas, para esta experiencia no se realizaba test de receptividad para el acoplamiento, y tampoco se pesaba a la hembra en el momento de la palpación.

La duración de la gestación (IA – MB) varía de 30 a 33 días lo que puede tener una gran influencia en el peso. Si todos los gazapos se desarrollan a la misma velocidad, con un peso medio de 55 gramos al nacimiento, tendrían una GMD en el transcurso de la gestación de 1,74 g/día. Pero si se tiene en cuenta que el feto aumenta más rápido el peso al final de la gestación que al principio (Layssol-lamour et al., 2009), la diferencia de peso entre los recién nacidos con diferentes duraciones de gestación sería, según esta hipótesis, todavía más elevada.

En el momento del parto se ha procedido como se indica en la figura 16. Si la hembra no había parido el día 33 de la gestación, se palpaba, si no había gazapos se le retiraba el nido, en caso contrario se aplicaba una inyección de oxitocina intramuscular. Los gazapos nacidos vivos (Figura 15) eran pesados e identificados con una pastilla en la oreja (procedimiento de pesado en el anexo V), los nacidos muertos eran anotados y eliminados. Se puede ver el procedimiento de partos en el anexo III.



Figura 14. Jaulas individuales de las conejas reproductoras.



Figura 15. Gazapos recién nacidos identificados con la pastilla.

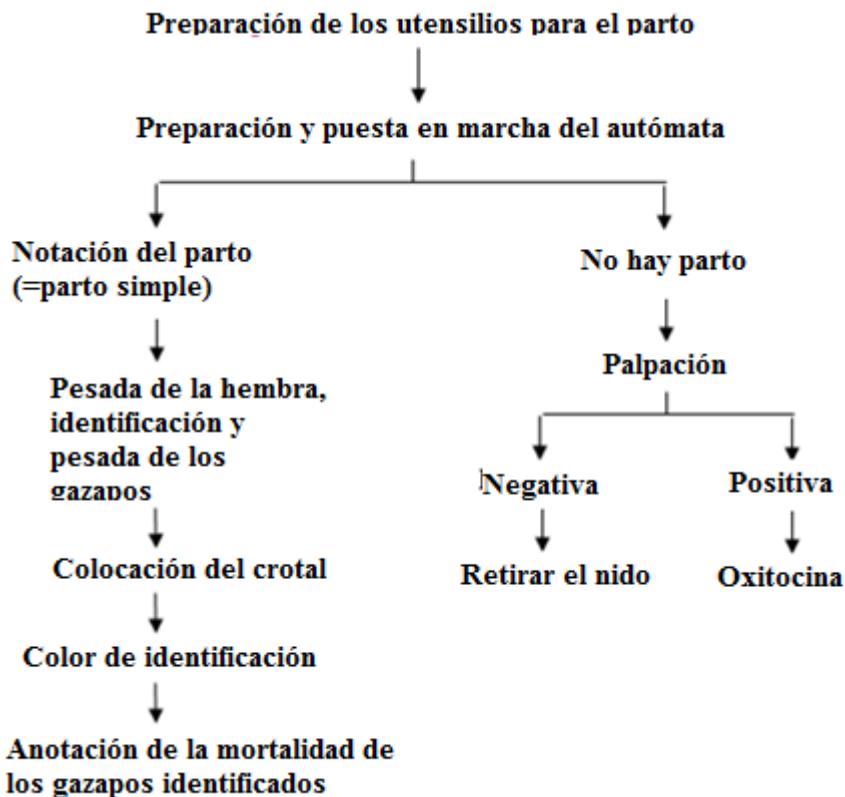


Figura 16. Procedimiento en el parto.

El intervalo parto – destete (MB – SV) varía de 29 a 32 días. Esta variación es importante tenerla en cuenta debido a que entre un conejo de 29 días y otro de 32 podemos encontrar una diferencia de peso de 87 gramos.

El destete de los gazapos se efectuó de la siguiente manera. Una semana antes del día del destete, los gazapos eran sexados e identificados con un código de colores en función del orden numérico de la pastilla de la oreja (figura 17) que va a dar un orden de colores para el tatuaje más fácil de reconocer que el número de la pastilla. El día del destete, los gazapos eran pesados y tatuados, después eran transferidos a cajas colectivas sin tener en cuenta ni su tamaño ni la camada de la que provienen, sólo se tenía en cuenta el sexo. También se anotaban los gazapos muertos en el momento del destete. Todos los gazapos destetados en el mismo periodo pertenecían a la misma banda (batch). Las informaciones complementarias sobre el procedimiento del destete están reflejadas en el anexo IV.

**CODES COULEUR POUR
IDENTIFICATION LAPEREAUX AVANT SEVRAGE**

TETE ROUGE.....	1 ^{er}
TETE VERT.....	2 ^{eme}
TETE BLEUE.....	3 ^{eme}
TETE VIOLETTE.....	4 ^{eme}
DOS ROUGE.....	5 ^{eme}
DOS VERT.....	6 ^{eme}
DOS BLEU.....	7 ^{eme}
DOS VIOLET.....	8 ^{eme}
TETE JAUNE.....	9 ^{eme}
DOS JAUNE.....	10 ^{eme}
TETE NOIRE.....	11 ^{eme}
DOS NOIR.....	12 ^{eme}
TETE ROUGE et DOS BLEU.....	13 ^{eme}

Figura 17. Códigos de color para el tatuaje de los gazapos.

Tras el destete, los conejos no seleccionados para formar la siguiente generación pasaban a cebo, hasta alcanzar una edad de 70 días en la que eran vendidos para carne.

Cada coneja seleccionada para la reproducción, era inseminada tres veces con un intervalo parto IA de 11 días. Las segundas y terceras MB llegaban 12 días tras el destete de los gazapos de la camada anterior (no_port 1). En la figura 18 se puede ver el resumen del ciclo reproductivo de una hembra para una generación cualquiera.

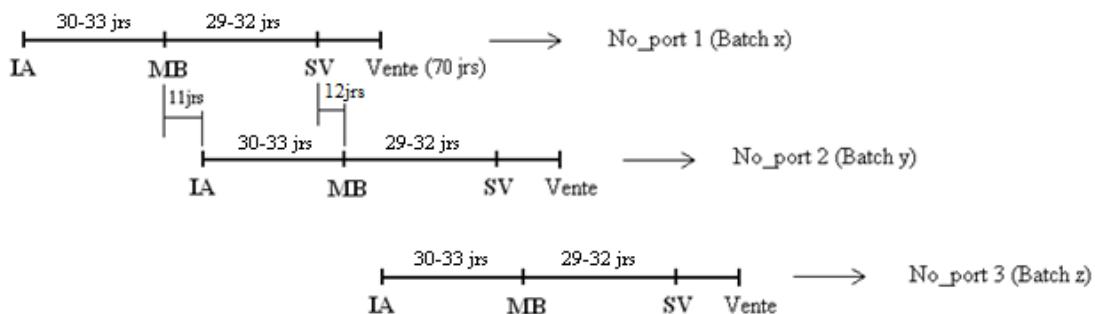
FEMELLE A:

Figura 18. Ciclo reproductivo de una hembra de la experiencia. IA=Inseminación Artificial; MB=Parto; SV=Destete; Vente=Venta; jrs=días; No_port=Banda.

6.4. Variables dependientes y explicativas.

Para este estudio, se han considerado varias variables importantes para la selección canalizante de las dos líneas. Como variables dependientes se ha elegido el peso al nacimiento (poids), la supervivencia entre el nacimiento y el destete (mortsv), y el peso al destete (sv_pd).

- Poids (g).
- Mortsv: 1= el gazapo está vivo al destete.
0= el gazapo ha muerto entre el nacimiento y el destete.

mortsv	Frequency	Percent
0	4432	24.56
1	13617	75.44

Figura 19. Frecuencia de la variable “mortsv” (SAS).

- Sv_pd (g).

Para cada animal tenemos su número compuesto de ocho cifras, su padre, su madre, y su sexo (1 = macho, 2 = hembra) salvo para los animales que no han sido seleccionados para la reproducción y que no han sido sexados o los animales que estaban muertos antes del destete (sexado) a los cuales se les ha atribuido sexo = 3 (figura 20).

SEXE	Frequency	Percent
1	7178	39.77
2	7060	39.12
3	3811	21.11

Figura 20. Frecuencia de la variable “sexe” (SAS).

Para cada gazapo había dos ambientes permanentes, el número de la camada “nbport”, que atribuía un número diferente a cada camada diferente de cada hembra; y como cada hembra tiene sus propias particularidades (por ejemplo las características de su útero), se ha creado la variable “uterus” cuyo valor es idéntico para todos los gazapos provenientes de la misma hembra madre.

- Nbport: 1 – 2372.
- Uterus: 1 – 1239.

Como variables explicativas se han considerado la generación (gener), la banda de parto (batch), el número de camada (no_port), la línea (type), el intervalo ia – mb (gestation), el intervalo mb – sv (mb_sv), el número de nacidos totales (entot), el tamaño de la camada al nacer (mb_nv) y el tamaño de la camada al destete (sv_nbr). El número de niveles de cada uno de estos efectos es el siguiente:

- Gener: 0 – 13.
- Batch: 52 bandas diferentes.
- No_port: 1, 2 y 3.
- Type: 1 (alto) y 2 (bajo).
- Gestation: 1 = 30 días; 2 = 31 días; 3 = 32 días; 4 = 33 días.

gestation	Frequency	Percent
1	840	4.65
2	9485	52.55
3	6897	38.21
4	827	4.58

Figura 21. Frecuencia de la variable “gestation” (SAS).

- Mb_sv: 1 = 29 días; 2 = 30 días; 3 = 31 días; 4 = 32 días.

mb_sv	Frequency	Percent
1	1297	9.53
2	3461	25.44
3	5261	38.67
4	3585	26.35

Figura 22. Frecuencia de la variable “mb_sv” (SAS).

- Ntot: 1 – 20.
- Mb_nv: 1 – 17.

- Sv_nbr: 1 – 14.

Para las variables ntot, mb_nv y sv_nbr, se han reagrupado los niveles de origen para tener menos clases y un nivel de efectivos más homogéneo entre clases. Las figuras siguientes muestran los niveles en el origen de las variables y la reclasificación con una nueva variable. Ntot fue reclasificada en ntotcl (Figura 23), mb_nv en tpnais (Figura 24) y sv_nbr en tpsevr (Figura 25).

ntot	Frequency	Percent
1	1	0.01
2	34	0.19
3	100	0.55
4	166	0.92
5	347	1.92
6	614	3.40
7	946	5.24
8	1434	7.95
9	1881	10.42
10	2860	15.85
11	3012	16.69
12	2613	14.48
13	1780	9.86
14	1252	6.94
15	632	3.50
16	278	1.54
17	75	0.42
20	24	0.13

ntotcl	Frequency	Percent
1	135	0.75
2	513	2.84
3	614	3.40
4	946	5.24
5	1434	7.95
6	1881	10.42
7	2860	15.85
8	5625	31.17
9	1780	9.86
10	2261	12.53

MB_NV	Frequency	Percent
1	3	0.02
2	77	0.43
3	185	1.02
4	279	1.55
5	579	3.21
6	859	4.76
7	1362	7.55
8	1969	10.91
9	2526	14.00
10	2760	15.29
11	2789	15.45
12	2143	11.87
13	1260	6.98
14	741	4.11
15	336	1.86
16	165	0.91
17	16	0.09

tpnais	Frequency	Percent
1	1123	6.22
2	859	4.76
3	1362	7.55
4	1969	10.91
5	5286	29.29
6	4932	27.33
7	2518	13.95

Figura 23. Reclasificación de ntot en ntotcl. Figura 24. Reclasificación de mb_nv en tpnais.

SV_NBR	Frequency	Percent
1	36	0.26
2	165	1.21
3	249	1.83
4	408	3.00
5	809	5.95
6	1141	8.39
7	1623	11.93
8	2181	16.03
9	2461	18.09
10	2329	17.12
11	1498	11.01
12	512	3.76
13	178	1.31
14	14	0.10

tpsevr	Frequency	Percent
1	450	3.31
2	1217	8.95
3	2764	20.32
4	2181	16.03
5	6800	49.99
6	192	1.41

Figura 25. Reclasificación de sv_nbr en

tpsevr.

6.5. Preparación de los datos.

Los datos fueron tomados directamente en la explotación experimental de Auzeville (Figura 26) con la ayuda de un autómata (Figura 27) que los transmitía directamente a la base de datos GEEL de donde se recuperaban con el programa estadístico SAS para realizar los análisis estadísticos.



Figura 26. Explotación experimental de Auzeville.



Figura 27. Autómata en el momento de la pesada de las hembras en la inseminación.

Una vez recuperados los datos de las 13 generaciones en SAS, se procedió a su preparación y ordenación en tablas limpias y claras, para lo cual se encontraron numerosos problemas:- Los animales de esta experiencia fueron utilizados para otras finalidades a partir de su tercera camada, por lo que se debieron eliminar todos los datos recogidos después de la tercera camada.

- La gestación tenía una variación de 28 a 34 días. Para poder utilizar la variable gestación con un número significativo de individuos por clase, se reagruparon las conejas con una gestación de 28 y 29 con las de 30 días, y las de 34, con las de 33 días. Se procedió de la misma manera con el intervalo mb_sv, reagrupando los intervalos de 28 y 29 días (con 28 días sólo había 62 observaciones (0.46% de la población)), y los de 33 y 34 con el de 32 días (con 33 días había 245 observaciones (1.8%) y para 34 sólo 13 observaciones (0.10%)).
- Se descubrió que la existencia de animales con varios pesos al nacimiento. Se constató que eran individuos que tenían el mismo número de animal que su madre, sin duda gazapos nacidos y pesados con una muerte prematura a los que se les ha atribuido el número de su madre. Se eliminaron todas estas repeticiones, unos 2000 valores sobre 18000.
- En las tablas se encontraron líneas completamente repetidas, unas 1000 líneas que fueron eliminadas.

Tras estas recodificaciones y eliminaciones se creó un fichero “poidtot” en el cual todos los individuos (gazapos) poseían todas las variables estudiadas. Para los animales presentes y pesados en el destete (no muertos entre nacimiento y destete) se creó otro fichero llamado “poidsv”. Así se pudieron realizar los cálculos estadísticos necesarios haciendo una buena separación entre los datos (variables) que corresponden a todos los individuos o sólo a los animales que llegaron vivos al destete.

Cada animal tenía un número de ocho cifras como identificación (cada cifra era un código que quería decir el año de nacimiento, el tipo de nacimiento, el orden, etc. Ver figura 28). Esto permitió elaborar un fichero con toda la genealogía desde la generación 0. En este fichero se encontraban variables como “type”, el número del animal, el de su madre y el de su padre, el sexo, la fecha de nacimiento (nais_dat) y la fecha de salida de la explotación (sort_dat). Cada madre sólo intervino en una sola generación, y las hijas de una generación eran seleccionadas para ser las madres de la generación siguiente. Sin embargo, para los padres se observó que hasta la generación 9 un mismo parente podía participar en varias generaciones (dos o tres generaciones diferentes) mientras que en las generaciones 10, 11 y 12 participaron en una sola generación.

IDENTIFICATION

El número de nacimiento o el número de tatuaje

XX X XXXXX (8 cifras)

Las dos primeras cifras son el año

La tercera el tipo :

- 0 Nº nacimiento físico (pastilla)
- 1 2 3 Nº nacimiento ficticio
- 4 5 6 Nº adulto (tatuaje) definitivo
- 7 Nº pajuela
- 8 9 Nº objeto

Las 5 otras cifras

En el número de nacimiento físico el número se compone de un cero, de una cifra por el color de la pastilla y de las 3 cifras de la pastilla.

En el número de nacimiento ficticio, esta compuesto de 5 cifras generadas por el sistema y la explotación del INRA

Para el número de tatuaje de un animal identificado físicamente en el nacimiento:

2 posibilidades

Se guarda el número de nacimiento físico

Se le atribuye un número de 5 cifras generado por el sistema y la explotación del INRA

Figura 28. Código numérico de identificación de los conejos de la experiencia.

- En la realización del fichero genealógico, se encontraron individuos con el número de identificación del padre igual al de la madre, el número del animal igual al de la madre, el número del animal igual al del padre, y también padres y madres sin número alguno. Tras su observación, se les atribuyó a todos estos padres y madres el número “00000000”. Eran animales del principio de la experiencia para los cuales no teníamos ningún dato en la base de datos.

Para poder utilizar la genealogía en los programas de estimación de componentes de la varianza, se debía ordenar los individuos según el orden de nacimiento. Para ello se recodificaron todos los números utilizando la cifra que se encuentra en las milésimas para ordenarlos cronológicamente. Pero se encontraron animales cuya madre tenía un número superior a su propio número (lo que quiere decir que la madre es más joven que su hija). Esto se debe a que los animales no guardados como reproductores no tienen milésima atribuida y tienen todos un 0 como tercera cifra en su número de identificación. Se rehízo otra codificación numérica para tener en cuenta éstas particularidades.

- Se encontraron animales sin sexo. No fueron sexados porque no fueron guardados para la reproducción o murieron antes de su sexado. Para éstos animales, se les atribuyó el sexo=3. Sin embargo, no se pudo utilizar la variable “sex” para el análisis estadístico ya que no se podía interpretar el sexo=3 como un carácter real, y tampoco se podía eliminar estos animales de la lista.
- Se constató que el número de gazapos de algunas camadas no correspondía con el número de nacidos vivos de la madre. Estos fueron eliminados.

Al final se obtuvo un fichero con los conejos con peso al nacimiento (18049 observaciones), un fichero con los conejos con peso al destete (13604 observaciones) y un fichero genealógico con todos los individuos desde el inicio de la experiencia (18693 observaciones).

Los primeros análisis de datos se realizaron con el programa estadístico SAS.

Realizando un glm para ver el efecto del número de nacidos vivos (mb_nv) y del número de nacidos totales (ntot) sobre el peso al nacimiento, se constató que había una relación inversa entre mortalidad y peso. Esto quiere decir que los animales nacidos en camadas con el mismo número de vivos (mb_nv) tienen un peso superior si la mortalidad (ntot – mb_nv) es inferior. Por ejemplo:

Nombre de nés vivants	Nombre de nés totaux	Mortalidad (Ntot-mb_nv)	Poids naissance (g)
9	9	0	63.38
9	11	2	59.78
9	13	4	53.07

En efecto, ya se sabe que en los ovinos con un mismo modo de nacimiento, el peso medio de los corderos es significativamente más elevado si no hay mortalidad embrionaria, por ejemplo si hay 3 ovulaciones a la vez con fecundación (e implantación) y después uno de estos tres embriones muere, nos quedará una camada con dos individuos, pero estos dos fetos ya no son capaces de aprovechar el “sitio” que ha dejado el embrión muerto, por lo que sólo van a aprovechar dos tercios del espacio (por lo tanto de nutrientes) del útero. Sin embargo, si sólo hay dos embriones desde el principio, van a aprovechar la mitad del útero cada uno, y se van a desarrollar más. Esto fue probado en la tesis de Lajous D. (1987) con la raza de oveja Romanov.

Para verificar esto se observaron los valores estimados entre cada uno de los mb_nv y ntot existentes (mb_nv*ntot). Estos valores tenían un mínimo de -3.20, un máximo de -

1.89 y una media de -2.41, lo que confirma la relación inversa entre mortinatalidad y peso al nacimiento.

También se comprobó esto mismo para el peso al destete (sv_pd) y el número de animales destetados (sv_nbr) en lugar de nacidos vivos. Aquí la mortalidad es igual a los nacidos totales menos los destetados. Se encontró la misma relación inversa, por lo que el efecto de la mortinatalidad se mantiene hasta el destete. Como valores estimados, el mínimo era -26.14, el máximo -10.40 y la media -21.21.

Para la comparación de los datos obtenidos durante las 13 generaciones se diferenciaron las dos líneas con las tres variables dependientes que son: el peso al nacimiento (poids), el peso al destete (sv_pd) y la mortalidad entre el nacimiento y el destete (mortsv).

Primero se seleccionaron los efectos medioambientales que tenían un efecto significativo, con la ayuda del programa estadístico SAS, y el procedimiento “proc glm” como está indicado en las figuras 29, 30 y 31. Para cada variable se construyó un modelo con todos los factores y sus interacciones posibles. A partir de este modelo, se observó si las estimaciones eran coherentes, y se eliminaron los factores e interacciones con las más altas diferencias significativas (pvalue >0.005), mirando la variación de MSe (Cuadrado medio del error), R^2 , CV (Coeficiente de Variación), y Root MSE (Cuadrado medio de la variable dependiente), buscando siempre un R^2 elevado, un bajo CV y la mínima variación para MSe y Root MSE.

```
proc glm data=perf01;
class mb_nv type ntot gestation no_port sexe;
model poids= type gestation+no_port mb_nv+ntot sexe /solution ss3;
title 'GLM poids ';
```

Figura 29. Comando para la realización del proc glm para poids (SAS).

```
proc glm data=perf03;
class gener sv_nbr gestation no_port mb_nv mb_sv type sexe;
model sv_pd= gener+type gestation+no_port mb_nv+mb_sv sv_nbr+mb_nv sexe/solution ss3;
title 'GLM sv_pd ';
```

Figura 30. Comando para la realización del proc glm para sv_pd (SAS).

```
proc glm data=perf01;
class batchr mb_nv ntot gestation no_port sexe type;
model mortsv= batchr type mb_nv+ntot /solution ss3;
title 'GLM mortsv ';
```

Figura 31. Comando para la realización del proc glm para mortsv (SAS).

Estudiando la relación entre los nacidos vivos y totales, el número de nacidos totales (ntot) es un factor limitante en la camada para el peso al nacimiento, y por consiguiente para el peso al destete. Pero este factor no puede ser incluido como factor de variación en los modelos anteriores ya que él mismo está sumiso a influencias genéticas. Se podrían haber hecho análisis para cada tamaño de camada nacida total, pero no hubo el tiempo necesario.

7. RESULTADOS

Se realizó el análisis GLM de las tres variables con los datos de las 13 generaciones.

Para la variable del peso al nacimiento, se probaron todos los factores posibles con todas las interacciones. Para este modelo completo se obtuvieron los valores siguientes:

Poids medio=55.1083 g

MSe=99.386

Root MSE=9.9692

R²=0.4391

CV=18.0903

Pero este modelo es demasiado completo y ciertos valores no son significativos. De modo que se redujeron el número de factores e interacciones del modelo. Para esto, se suprimieron uno por uno los factores con altas Pvalues, sin diferencias significativas, así como las interacciones poco significativas y con efectos incoherentes desde el punto de vista biológico. Tras estas eliminaciones, los cuatro valores que servían de punto de referencia (MSe, Root MSE, R², CV) no cambiaron mucho, lo que quiere decir que el modelo obtenido al final (Figura 29) explica la variación de peso entre gazapos con la misma precisión que el modelo completo. Los resultados de este modelo reducido de la figura 29 son:

Poids medio=55.1083 g

MSe=107.553

Root MSE=10.371

R²=0.3872

CV=18.8189

Source	DF	F Value	Pr > F
Type	1	12.67	0.0004
gestation*NO_PORT	11	373.88	<.0001
MB_NV*ntot	108	42.71	<.0001
SEX	2	729.25	<.0001

Tabla 3. Resultado general del proc glm para poids (SAS).

Parameter			Estimate	Error	t Value	Pr> t
type	1		-0.57501167	0.16157470	-3.56	0.0004
type	2		0.00000000	.	.	.
gestation*NO_PORT	1 1	-15.68559082	0.71154447	-22.04	<.0001	
gestation*NO_PORT	1 2	-10.71873672	0.99669827	-10.75	<.0001	
gestation*NO_PORT	1 3	-2.15951432	2.10733415	-1.02	0.3055	
gestation*NO_PORT	3 1	-9.76421522	0.60662513	-16.10	<.0001	
gestation*NO_PORT	3 2	-1.17732383	0.60606831	-1.94	0.0521	
gestation*NO_PORT	3 3	1.05820260	0.62510893	1.69	0.0905	
MB_NV*ntot	7 7	13.64701366	2.63040442	5.19	<.0001	
MB_NV*ntot	7 8	11.68849401	2.67782806	4.36	<.0001	
MB_NV*ntot	7 9	8.04417841	2.72352402	2.95	0.0031	
MB_NV*ntot	7 10	4.22139850	2.76249843	1.53	0.1265	
MB_NV*ntot	7 11	3.36171952	3.00251530	1.12	0.2629	
MB_NV*ntot	7 12	2.50544149	3.12561949	0.80	0.4228	
MB_NV*ntot	7 13	0.63370437	3.96403057	0.16	0.8730	
MB_NV*ntot	9 9	8.27591582	2.61844957	3.16	0.0016	
MB_NV*ntot	9 10	7.05995299	2.62680155	2.69	0.0072	
MB_NV*ntot	9 11	4.67644009	2.67150158	1.75	0.0801	
MB_NV*ntot	9 12	-1.75045485	2.79288825	-0.63	0.5308	
MB_NV*ntot	9 13	-2.03456700	2.95005384	-0.69	0.4904	
MB_NV*ntot	9 14	-3.11916695	3.07968018	-1.01	0.3112	
MB_NV*ntot	9 16	-2.35428787	4.50125921	-0.52	0.6010	
SEXЕ	1	7.91360886	0.21347950	37.07	<.0001	
SEXЕ	2	6.76232983	0.21404884	31.59	<.0001	
SEXЕ	3	0.00000000

Tabla 4. Extracto de la tabla de salida del proc glm para poids (SAS).

En la tabla 4 se puede ver un extracto de la tabla completa dada por el proc glm.

- Para la variable type, se observa que los conejos son menos pesados al nacimiento para type 1, línea heterogénea (Estimación = -0.5750).
- El peso aumenta con el número de camada sea cual sea la duración de la gestación (gestation*no_port).
- Con la interacción nacidos vivos – nacidos totales (mb_nv*ntot), se observa lo que se ha explicado anteriormente, una menor mortalidad está ligada a pesos superiores.
- Para el sexo, como se esperaba, los machos (sex=1) son más pesados que las hembras.

Se procedió de la misma manera para el peso al destete (sv_pd) que para el peso al nacimiento. Primero la estimación con el modelo completo y después eliminación de los factores e interacciones no significativos.

Con el modelo completo se obtuvo:

Sv_pd medio= 649.8788
 MSE= 10927.4
 Root MSE= 110.3560
 R²= 0.5469
 CV= 16.0791

Retirando las variables e interacciones no significativas, se verificó que el modelo final explica las variaciones de peso al destete con un poco menos de precisión, pero con muchas menos variables e interacciones. Los resultados son más generales, y se pueden aplicar las conclusiones a cualquier población de conejos.

El modelo reducido (Figura 30) dio:

Sv_pd medio= 649.8788
 MSE= 12347.0
 Root MSE= 111.1170
 R²= 0.4775
 CV= 17.0981

Source	DF	F Value	Pr > F
gener*type	25	47.45	<.0001
gestation*NO_PORT	11	99.44	<.0001
MB_NV*mb_sv	45	7.39	<.0001
SV_NBR*MB_NV	93	7.77	<.0001
SEX	2	13.77	<.0001

Tabla 5. Resultado general del proc glm para sv_pd (SAS).

Parameter			Estimate	Standard Error	t Value	Pr> t
gener*type	2	1	111.1611313	8.3889234	13.25	<.0001
gener*type	2	2	104.5824657	8.1694591	12.80	<.0001
gener*type	5	1	48.7992854	8.1702027	5.97	<.0001
gener*type	5	2	68.3259422	7.7569788	8.81	<.0001
gener*type	8	1	-0.4977500	7.6465911	-0.07	0.9481
gener*type	8	2	26.5851219	7.0705196	3.76	0.0002
gener*type	12	1	23.8382720	7.1427602	3.34	0.0008
gener*type	12	2	0.0000000	.	.	.
gestation*NO_PORT	2	1	-108.1495082	9.3013460	-11.63	<.0001
gestation*NO_PORT	2	2	-45.6569967	9.2119410	-4.96	<.0001
gestation*NO_PORT	2	3	-36.0928528	9.9289351	-3.64	0.0003
gestation*NO_PORT	3	1	-94.2908084	8.5194266	-11.07	<.0001
gestation*NO_PORT	3	2	-24.7004123	8.3730011	-2.95	0.0032
gestation*NO_PORT	3	3	-9.9919554	8.6197475	-1.16	0.2464
MB_NV*mb_sv	4	1	242.4365856	40.4323053	6.00	<.0001
MB_NV*mb_sv	4	2	320.8225750	39.9529268	8.03	<.0001
MB_NV*mb_sv	4	3	368.7819978	42.0511836	8.77	<.0001
MB_NV*mb_sv	4	4	398.4093660	50.4259788	7.90	<.0001
MB_NV*mb_sv	7	1	110.0847870	38.7048053	2.84	0.0045
MB_NV*mb_sv	7	2	142.8642870	38.0156162	3.76	0.0002
MB_NV*mb_sv	7	3	183.6925860	38.0837471	4.82	<.0001
MB_NV*mb_sv	7	4	219.7253785	38.6226841	5.69	<.0001
MB_NV*mb_sv	10	1	4.9113220	38.4031619	0.13	0.8982
MB_NV*mb_sv	10	2	22.9367660	37.7808386	0.61	0.5438
MB_NV*mb_sv	10	3	55.7418208	37.8954617	1.47	0.1413
MB_NV*mb_sv	10	4	86.0008855	38.3430904	2.24	0.0249
SV_NBR*MB_NV	4	4	0.0000000	.	.	.
SV_NBR*MB_NV	4	5	0.2437587	17.1662797	0.01	0.9887
SV_NBR*MB_NV	4	6	51.1345994	15.5274896	3.29	0.0010
SV_NBR*MB_NV	4	7	59.1596213	20.2051508	2.93	0.0034
SV_NBR*MB_NV	4	8	27.6498190	20.2309675	1.37	0.1717
SV_NBR*MB_NV	4	9	85.3707890	25.3662169	3.37	0.0008
SV_NBR*MB_NV	4	10	54.4577471	19.0822461	2.85	0.0043
SV_NBR*MB_NV	4	11	54.6928249	28.3260246	1.93	0.0535
SV_NBR*MB_NV	4	12	-38.0474142	40.4364094	-0.94	0.3468
SV_NBR*MB_NV	4	13	79.8558807	37.6527364	2.12	0.0340
SV_NBR*MB_NV	4	14	173.0977433	57.2262518	3.02	0.0025
SV_NBR*MB_NV	7	7	0.0000000	.	.	.
SV_NBR*MB_NV	7	8	38.2339628	7.3017746	5.24	<.0001
SV_NBR*MB_NV	7	9	27.3910581	8.5934055	3.19	0.0014
SV_NBR*MB_NV	7	10	28.8874362	9.9183705	2.91	0.0036
SV_NBR*MB_NV	7	11	66.0146807	11.6351252	5.67	<.0001
SV_NBR*MB_NV	7	12	71.4583990	16.6457405	4.29	<.0001
SV_NBR*MB_NV	7	13	77.7697776	28.8174077	2.70	0.0070
SV_NBR*MB_NV	7	14	78.2997515	24.3806803	3.21	0.0013
SV_NBR*MB_NV	11	11	0.0000000	.	.	.
SV_NBR*MB_NV	11	12	7.4711548	9.8832480	0.76	0.4497
SV_NBR*MB_NV	11	13	72.1409983	21.0562242	3.43	0.0006
SV_NBR*MB_NV	11	14	21.9880497	19.9812184	1.10	0.2712
SV_NBR*MB_NV	11	15	-45.9617137	27.8382585	-1.65	0.0988
SV_NBR*MB_NV	11	16	156.3455913	39.3068231	3.98	<.0001
SEX	1		9.1499281	7.7803306	1.18	0.2396
SEX	2		-1.0060490	7.7863796	-0.13	0.8972
SEX	3		0.0000000	.	.	.

Tabla 6. Extracto de la tabla de salida del proc glm para sv_pd (SAS).

Esta tabla 6 es un resumen de la tabla completa obtenida gracias al proc glm.

- En la interacción entre type y generation, se ve que no hay la misma tendencia entre generaciones, pero si que hay una diferencia entre los dos tipos en cada generación.
- Para la interacción entre la duración de la gestación y el numero de camada, se observa que para todas las gestaciones, el peso al destete es más elevado en los numero de camada superiores (no_port=3 > no_port=2 > no_port=1).
- La interacción nacidos vivos – intervalo parto-destete, mostró que a igual número de nacidos vivos, el peso al destete es mayor cuando se aumenta el intervalo parto-destete, lo que es lógico ya que a mayor periodo de tetado, mayor peso al destete.
- En general, cuando una hembra paré 10 gazapos vivos, y algunos mueren, los restantes deberían ser más pesados ya que la leche de la madre es dividida entre un numero más pequeño de gazapos. Sin embargo, según el análisis glm, para la interacción sv_nbr*mb_nv no se encuentra esta tendencia. Esto puede ser debido al bajo nivel de efectivos en cada célula sv_nbr*mb_nv.
- Y finalmente, como en el peso al nacimiento, los machos (sex=1) son más pesados que las hembras.

La variable mortsv es una variable binaria (0, 1), por lo que se debería hacer un análisis específico para este tipo de datos, mediante un proc genmod. Pero no hubo tiempo, y las condiciones experimentales que permiten hacer un análisis clásico considerando esta variable como continua fueron verificadas. Estas condiciones suponen que la variable (en este caso la mortalidad) es relativamente equilibrada entre todos los niveles de los diferentes factores de variación y que el porcentaje no sea extremo y próximo del intervalo 30 – 70%. Además usar una técnica “clásica” permite comparar fácilmente los resultados con los obtenidos sobre otros caracteres. También permite interpretar fácilmente los resultados ya que el modelo es lineal, mientras la interpretación con proc genmod es mucho menos simple. Es de hecho por esto que muchos autores actualmente utilizan métodos que consideran que el carácter es continuo, siendo en realidad binario.

Debido a estas razones, se analizó mortsv con proc glm. Los efectos e interacciones del modelo fueron seleccionados de la misma manera que para las otras dos variables dependientes.

Al principio con el modelo completo se obtuvo:

Morts v media= 0.7544

MSe= 0.1236

Root MSE= 0.3516

R²= 0.3413

CV= 46.6109

Tras seleccionar los efectos relevantes, obtuvimos el modelo de la figura 31, con los siguientes resultados.

Mortsv media= 0.7544

MSe= 0.1261

Root MSE= 0.3551

R²= 0.3253

CV= 47.0722

Source	DF	F Value	Pr > F
batchr	51	146.89	<.0001
type	1	34.21	<.0001
MB_NV*ntot	108	9.55	<.0001

Tabla 7. Resultado general del proc glm para mortsv (SAS).

Parameter			Standard Error	t Value	Pr> t
batchr	6	-0.140042955	0.09173775	-1.53	0.1269
batchr	7	-0.150660385	0.09349724	-1.61	0.1071
batchr	8	-0.111327044	0.09068260	-1.23	0.2196
batchr	25	-0.938234524	0.09094516	-10.32	<.0001
batchr	26	-0.928028502	0.09106985	-10.19	<.0001
batchr	27	-0.917677018	0.09149647	-10.03	<.0001
batchr	32	-0.048040034	0.09203629	-0.52	0.6017
batchr	33	-0.187119637	0.09120078	-2.05	0.0402
batchr	47	-0.047355124	0.09120882	-0.52	0.6036
batchr	48	-0.064665033	0.09142202	-0.71	0.4794
type	1	-0.032811598	0.00560953	-5.85	<.0001
type	2	0.0000000000	.	.	.
MB_NV*ntot	7 7	0.367758545	0.09143062	4.02	<.0001
MB_NV*ntot	7 8	0.371116485	0.09301354	3.99	<.0001
MB_NV*ntot	7 9	0.239206006	0.09445427	2.53	0.0113
MB_NV*ntot	7 10	0.191332780	0.09565064	2.00	0.0455
MB_NV*ntot	7 11	0.204764952	0.10416698	1.97	0.0493
MB_NV*ntot	7 12	0.401916836	0.10855251	3.70	0.0002
MB_NV*ntot	7 13	0.139042269	0.13736264	1.01	0.3114
MB_NV*ntot	9 9	0.372933590	0.09095037	4.10	<.0001
MB_NV*ntot	9 10	0.353026012	0.09127620	3.87	0.0001
MB_NV*ntot	9 11	0.328190155	0.09279578	3.54	0.0004
MB_NV*ntot	9 12	0.110139317	0.09682596	1.14	0.2553
MB_NV*ntot	9 13	0.374503510	0.10253710	3.65	0.0003
MB_NV*ntot	9 14	0.250119198	0.10680843	2.34	0.0192
MB_NV*ntot	9 16	-0.360973225	0.15558494	-2.32	0.0203
MB_NV*ntot	10 10	0.368766731	0.09086594	4.06	<.0001
MB_NV*ntot	10 11	0.329264253	0.09147762	3.60	0.0003
MB_NV*ntot	10 12	0.310260791	0.09248191	3.35	0.0008
MB_NV*ntot	10 13	0.272252846	0.09599273	2.84	0.0046
MB_NV*ntot	10 14	0.237991257	0.09851730	2.42	0.0157
MB_NV*ntot	10 15	-0.315616482	0.14965432	-2.11	0.0350
MB_NV*ntot	10 20	0.444688775	0.15007604	2.96	0.0030

Tabla 8. Extracto de la tabla de salida del proc glm para mortsv (SAS).

Según esta tabla 8 extraída del proc glm para mortsv:

- Batchr. Hay varios batch pero cada batch no pertenece solo a una generación, como se puede ver en la figura 32. Los resultados indican que la mortalidad

varía enormemente de un batch a otro, pero no se observa una tendencia clara.

- Para type, se ve que hay un poco más mortalidad en el type 1 (heterogéneo).
- En la interacción mb_nv*ntot, hay una tendencia general marcada con más mortalidad cuando la diferencia entre el número de nacidos totales y el número de nacidos vivos aumenta.

The FREQ Procedure																	
Table of batch by gener																	
batch	gener	Frequency	Percent	Row Pct	Col Pct	0	1	2	3	4	5	6	Total				
16016		314	1.74			0	0	314	0	0	0	0	314				
		0.00	0.00	1.74		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.74				
		0.00	0.00	100.00		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
		0.00	0.00	26.14		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
16058		428	2.37			0	0	0	0	0	0	0	428				
		0.00	0.00	2.37		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.37				
		0.00	0.00	100.00		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
		0.00	0.00	35.64		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
16226		670	3.71			0	0	0	0	0	0	0	670				
		0.00	0.00	0.00		3.71	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.71				
		0.00	0.00	0.00		100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
		0.00	0.00	48.73		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
16268		294	1.63			0	0	0	0	0	0	0	294				
		0.00	0.00	0.00		1.63	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.63				
		0.00	0.00	0.00		100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
		0.00	0.00	21.38		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
16310		411	2.28			0	0	0	0	0	0	0	411				
		0.00	0.00	0.00		2.28	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.28				
		0.00	0.00	0.00		100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
		0.00	0.00	29.89		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
16443		416	2.30			0	0	0	0	0	0	0	416				
		0.00	0.00	0.00		0.00	2.30	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.30				
		0.00	0.00	0.00		0.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
		0.00	0.00	0.00		0.00	27.23	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
16485		306	1.70			0	0	0	0	0	0	0	306				
		0.00	0.00	0.00		0.00	1.70	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.70				
		0.00	0.00	0.00		0.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
		0.00	0.00	0.00		0.00	20.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
16527		655	3.63			0	0	0	0	0	0	0	655				
		0.00	0.00	0.00		0.00	3.63	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.63				
		0.00	0.00	0.00		0.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
		0.00	0.00	0.00		0.00	42.87	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00					
Total		332	1.84	2059	11.41	1201	6.65	1375	7.62	1528	8.47	1616	8.95	1527	8.46	18049	100.00

Figura 32. Extracto de proc freq entre batch y gener.

Tras hacer estos primeros análisis que permitieron seleccionar los factores de variación no genéticos, se añadió el fichero con la genealogía de los individuos. Esto permitió estimar las componentes de la varianza y comparar el modelo utilizado en la experiencia de selección que sólo considera el efecto materno con diferentes modelos más completos que comprenden el efecto materno y el efecto directo genético así como el efecto permanente hembra que aquí es llamado efecto “utero”. Se realizaron análisis ASREML sobre las mismas tres variables dependientes con varios modelos genéticos.

Para las tres variables se han tenido en cuenta los efectos seleccionados en el proc glm para los modelos genéticos. Para el peso al nacimiento y la mortalidad son: type, gener, type*gener, batchr, no_port y gestation, y para el peso al destete: type, gener, type*gener, batchr, no_port, gestation y mb_sv.

Se realizaron varias modelizaciones de la varianza con diferentes modelos genéticos para las tres variables dependientes.

- El primero se hizo sólo con el factor animal, para ver el efecto genético directo del animal.
- Después sólo el padre para ver el efecto genético directo del padre, y así poder compararlo al modelo animal. Si la estructura genética es equilibrada, si el número de padres es suficiente y si las madres no están muy aparentadas, la heredabilidad debería ser parecida en estos dos modelos.
- Luego un modelo sólo con la madre, como si la madre sólo tuviera efecto genético materno.
- Se hizo un modelo madre+utero para ver la parte de la varianza debida al efecto permanente de la madre (útero) y poderlo comparar con el modelo madre sin efecto permanente. Es éste modelo el que ha sido utilizado durante toda esta experiencia de selección.
- También se realizó el modelo con un efecto permanente de la madre (útero) así como los dos efectos genéticos directos y maternos.
- Se compararon los modelos padre+útero, madre+útero y animal+útero que tienen en cuenta el efecto permanente de la madre.
- Así mismo también se hizo un modelo (padre+madre)+útero que permitió estimar la covarianza entre los factores de dentro del paréntesis. Para cada factor la esperanza, la varianza y la covarianza están representadas en la siguiente tabla 9.

	Père	Mère
E	$\frac{1}{2}g$	$\frac{1}{2}g + m$
V	$\frac{1}{4}\sigma^2g$	$\frac{1}{4}\sigma^2g + \sigma^2m + cov(g,m)$
Cov(p,m)	$\frac{1}{4}\sigma^2g + \frac{1}{2}cov(g,m)$	

Tabla 9. Esperanza, Varianza y Covarianza de padre y madre para el modelo (padre+madre)+útero.

- Del mismo modo se hizo un modelo (animal+madre)+útero, en esta tabla 10 vemos sus esperanzas, varianzas y covarianza representadas.

	Animal	Mère
E	g	m
V	σ^2g	σ^2m
Cov(a,m)	$\frac{1}{2}\sigma^2g + cov(g,m)$	

Tabla 10. Esperanza, Varianza y Covarianza de padre y madre para el modelo (animal+madre)+útero.

Aquí la madre sólo nos proporciona la componente materna (m y σ^2m) ya que la totalidad del efecto directo (g y σ^2g) es estimada por el efecto animal. Por lo que se va a poder comparar los resultados entre estos dos últimos modelos.

- Y para finalizar, se analizó el modelo animal+madre+útero, sin covariable, para poder comparar los resultados con los dos modelos con covariable.

A continuación se pueden ver las formulas utilizadas en lenguaje asreml para obtener cada valor que se encuentra en las tablas 11, 12 y 13. El primer número de cada línea es el numero de la línea; son estos números los que intervienen en las sumas y divisiones, mientras que para las multiplicaciones, el factor a la derecha del signo de multiplicación, es un coeficiente, y el número a la izquierda es un número de línea. Por ejemplo, en el modelo animal 3 σ^2 total (σ^2t) = 1+2 significa que la línea 3 es la varianza total que es la suma de la línea 2 (varianza del error) y de la línea 1 (varianza genética directa).

Modèle animal :

$$1 = \sigma^2\text{animal} = \sigma^2gd$$

$$2 = \sigma^2\text{erreur} (\sigma^2e)$$

$$3 \sigma^2_{\text{total}} (\sigma^2_t) = 1+2$$

$$4 \sigma^2_{\text{gd}} (\text{directe}) = 1$$

$$5 h^2 d (\text{directe}) = 1/3$$

Modèle père :

$$1 = \sigma^2_{\text{pere}} = 1/4 \sigma^2_{\text{gd}}$$

$$2 = \sigma^2_e$$

$$3 \sigma^2_t = 1+2$$

$$4 \sigma^2_{\text{gd}} = 1*4$$

$$5 h^2 d = 4/3$$

Modèle mère :

$$1 = \sigma^2_{\text{mere}} = 1/4 \sigma^2_g$$

$$2 = \sigma^2_e$$

$$3 \sigma^2_t = 1+2$$

$$4 \sigma^2_g (\text{directe ou maternel}) = 1*4$$

$$5 h^2 (\text{directe ou maternel}) = 4/3$$

Modèle mère+utérus :

$$1 = \sigma^2_{\text{uterus}}$$

$$2 = \sigma^2_{\text{mere}} = 1/4 \sigma^2_g$$

$$3 = \sigma^2_e$$

$$4 \sigma^2_t = 1+2+3$$

$$5 \sigma^2_{\text{phenotypique}} (\sigma^2_p) = 1+2$$

$$6 \sigma^2_g = 2*4$$

$$7 \text{ répétabilité (r)} = 5/4$$

$$8 h^2 = 6/4$$

Modèle père+utérus :

$$1 = \sigma^2_{\text{uterus}}$$

$$2 = \sigma^2_{\text{pere}} = 1/4 \sigma^2_{\text{gd}}$$

$$3 = \sigma^2_e$$

$$4 \sigma^2_t = 1+2+3$$

$$5 \sigma^2_p = 1+2$$

$$6 \sigma^2_{\text{gd}} = 2*4$$

$$7 r = 5/4$$

$$8 h^2 d = 6/4$$

Modèle animal+utérus :

$$1 = \sigma^2_{\text{uterus}}$$

$$2 = \sigma^2_{\text{animal}} = \sigma^2_{\text{gd}}$$

$$3 = \sigma^2_e$$

$$4 \sigma^2_t = 1+2+3$$

$$5 \sigma^2_p = 1+2$$

$$6 \sigma^2_{\text{gd}} = 2$$

$$7 r = 5/4$$

$$8 h^2 d = 6/4$$

Modèle (père+mère)+utérus :

$$1 = \sigma^2_{\text{uterus}}$$

$$2 = \sigma^2_e$$

$$3 = \sigma^2_{\text{mere}} = \frac{1}{4} \sigma^2_{\text{gd}} + \sigma^2_{\text{gm}} + \text{cov}(g,m)$$

$$4 = \text{cov}(p,m) = \frac{1}{4} \sigma^2_{\text{gd}} + \frac{1}{2} \text{cov}(g,m)$$

$$5 = \sigma^2_{\text{pere}} = \frac{1}{4} \sigma^2_{\text{gd}}$$

$$6 = \sigma^2_t = 1+2+3+4+5$$

$$7 = \sigma^2_p = 1+3+4+5$$

$$8 = \text{Cov} = (4-5)*2$$

$$9 = \sigma^2_{\text{gm}} = 3-5-8$$

$$10 = \sigma^2_{\text{gd}} = 5*4$$

$$11 = r = 7/6$$

$$12 = h^2 d = 10/6$$

$$13 = h^2 m = 9/6$$

$$14 = \text{Corr (correlation génétique)} = (9, 8, 10)$$

Modèle (animal+mère)+utérus :

$$1 = \sigma^2_{\text{uterus}}$$

$$2 = \sigma^2_e$$

$$3 = \sigma^2_{\text{animal}} = \sigma^2_{\text{gd}}$$

$$4 = \text{cov}(a,m) = \text{cov}(g,m)$$

$$5 = \sigma^2_{\text{mere}} = \sigma^2_{\text{gm}}$$

$$6 = \sigma^2_t = 1+2+3+4+5$$

$$7 = \sigma^2_p = 1+3+4+5$$

$$8 = \text{Cov} = 4$$

$$9 = \sigma^2_{\text{gm}} = 5$$

$$10 = \sigma^2_{\text{gd}} = 3$$

$$11 = r = 7/6$$

$$12 = h^2 d = 3/6$$

$$13 = h^2m = 9/6$$

$$14 = \text{Corr (correlation génétique)} = (9, 8, 3)$$

Modèle animal+mère+utérus :

$$1 = \sigma^2_{\text{uterus}}$$

$$2 = \sigma^2_{\text{animal}} = \sigma^2_{\text{gd}}$$

$$3 = \sigma^2_{\text{mere}} = \sigma^2_{\text{gm}}$$

$$4 = \sigma^2_e$$

$$5 = \sigma^2_t = 1+2+3+4$$

$$6 = \sigma^2_p = 1+2+3$$

$$7 = \sigma^2_{\text{gm}} = 3$$

$$8 = \sigma^2_{\text{gd}} = 2$$

$$9 = r = 6/5$$

$$10 = h^2m = 7/5$$

$$11 = h^2d = 8/5$$

Tras haber pasado estos 9 modelos genéticos en ASREML, para las tres variables dependientes, con los resultados obtenidos en los ficheros .asr y .pvc, se construyó una tabla para cada variable, que se pueden ver a continuación (Tabla 11, 12 y 13).

POIDS	CM						σ^2e	σ^2T
	animal	pere	mere	uterus	cov,	corr,		
Animal	85,16						69,07	154,2 (2,299)
Père		32,17					127,47	159,6 (4,068)
Mere			98,55				93,04	191,6 (4,904)
Mere+Uterus			18,56	39,70			92,80	151,1 (3,284)
Animal+Uterus	40,44			50,22			70,20	160,9 (3,477)
Pere+Uterus		28,05		56,35			87,94	172,3 (4,678)
(Père+Mere)+Uterus		28,59	20,87	40,54	12,07	0,49	87,90	190,0 (8,405)
(Animal+Mere)+Uterus	52,99		33,53	40,29	-27,32	-0,65	63,96	163,4 (3,916)
Animal+Mere+Uterus	39,3281		14,3782	40,30			70,68	164,7 (4,005)

Tabla 11. Resumen de las salidas .asr y .pvc para poids (ASREML) (1).

POIDS	HERITABILITE						h^2d	h^2m
	σ^2gd	σ^2gm	σ^2p	Cov	Corr	r		
Animal	85,16 (3,406)						0,5522 (0,0155)	
Père	128,7 (15,54)						0,8060 (0,0783)	
Mere		394,2 (19,41)						2,0575 (0,0510)
Mere+Uterus		74,25 (18,19)	58,26 (3,161)				0,3857 (0,0132)	0,4915 (0,1143)
Animal+Uterus	40,44 (4,462)		90,67 (4,951)				0,5636 (0,0204)	0,2514 (0,0249)
Pere+Uterus	112,2 (14,84)		84,40 (4,639)				0,4897 (0,0142)	0,6511 (0,0730)
(Père+Mere)+Uterus	114,4 (15,10)	25,33 (8,713)	102,1 (8,390)	-33,05 (10,01)	-0,6141 (0,1018)	0,5373 (0,0207)	0,6021 (0,0657)	0,1333 (0,0480)
(Animal+Mere)+Uterus	52,98 (6,369)	33,53 (6,778)	99,48 (5,886)	-27,32 (5,229)	-0,6483 (0,0750)	0,6086 (0,0245)	0,3242 (0,0360)	0,2052 (0,0390)
Animal+Mere+Uterus	39,33 (4,459)	14,38 (4,804)	94,01 (5,312)				0,5708 (0,0204)	0,2388 (0,0247)
								0,0873 (0,0281)

Tabla 11. Resumen de las salidas .asr y .pvc para poids (ASREML) (2).

SV_PD	CM						σ^2e	σ^2T
	animal	pere	mere	uterus	cov,	corr,		
Animal	13291,40						7920,70	21210 (360,7)
Père		4417,69					16835,40	21250 (583,2)
Mere			18410,30				11309,30	29720 (941,7)
Mere+Uterus			2202,20	7866,21			11280,50	21350 (553,1)
Animal+Uterus	9515,36			9376,51			6025,33	24920 (687,6)
Pere+Uterus		6126,44		10418,90			10329,40	26870 (964,6)
(Père+Mere)+Uterus		6099,96	2157,56	8792,73	1576,16	0,43	10323,50	28950 (1495,0)
(Animal+Mere)+Uterus	12299,00		4283,26	8539,91	-5410,42	-0,75	4679,45	24390 (667,0)
Animal+Mere+Uterus	9466,12		1508,66	8337,60			6042,71	25360 (753,6)

Tabla 12. Resumen de las salidas .asr y .pvc para sv_pd (ASREML) (1).

SV_PD	σ^2g		σ^2p	Cov	Corr	r	HERITABILITE	
	σ^2gd	σ^2gm					σ^2d	σ^2m
Animal	13290 (529,7)						0,6266 (0,0163)	
Père	17670 (2214,0)						0,8314 (0,0832)	
Mere	73640 (3757,0)						2,4779 (0,0503)	
Mere+Uterus	8809,0 (2719,0)	10070 (540,8)					0,4716 (0,0139)	0,4126 (0,1224)
Animal+Uterus	9515,0 (875,0)	18890 (998,0)					0,7582 (0,0217)	0,3819 (0,0294)
Pere+Uterus	24510 (3182,0)	16550 (964,7)					0,6156 (0,0143)	0,9119 (0,0931)
(Père+Mere)+Uterus	24400 (3169,0)	5105,0	18630 (1496,0)	-9048,0 (2013,0)	-0,8107 (0,0718)	0,6434 (0,0188)	0,8428 (0,0868)	0,1763 (0,0589)
(Animal+Mere)+Uterus	12300 (1154,0)	4283,0 (1007,0)	19710 (1038,0)	-5410,0 (878,6)	-0,7454 (0,0780)	0,8082 (0,0254)	0,5042 (0,0426)	0,1756 (0,0399)
Animal+Mere+Uterus	9466,0 (882,9)	1509,0 (793,2)	19310 (1047,0)				0,7617 (0,0216)	0,3733 (0,0297)
								0,0595 (0,0306)

Tabla 12. Resumen de las salidas .asr y .pvc para sv_pd (ASREML) (2).

MORTSV	CM						σ^2e	σ^2T
	animal	pere	mere	uterus	cov,	corr,		
Animal	0,12						0,05	0,1702 (0,002885)
Père		0,02					0,12	0,1426 (0,002595)
Mere			0,08				0,10	0,1767 (0,004156)
Mere+Uterus			0,02	0,03			0,10	0,1452 (0,002887)
Animal+Uterus	0,05			0,04			0,07	0,1576 (0,003545)
Pere+Uterus		0,01		0,05			0,09	0,1527 (0,003175)
(Père+Mere)+Uterus		0,01	0,01	0,03	0,00	-0,02	0,09	0,1561 (0,004977)
(Animal+Mere)+Uterus	0,05		0,02	0,03	-0,02	-0,57	0,07	0,1568 (0,003681)
Animal+Mere+Uterus	0,05		0,02	0,03			0,07	0,1645 (0,004317)

Tabla 13. Resumen de las salidas .asr y .pvc para mortsv (ASREML) (1).

MORTSV	σ^2g		σ^2p	Cov	Corr	r	HERITABILITE	
	σ^2gd	σ^2gm					σ^2d	σ^2m
Animal	0,1209 (0,0045)						0,7103 (0,0164)	
Père	0,07087 (0,0091)						0,4972 (0,0564)	
Mere		0,3187 (0,0163)						1,8038 (0,0526)
Mere+Uterus		0,06033 (0,0160)	0,04833 (0,0027)				0,3330 (0,0129)	0,4156 (0,1061)
Animal+Uterus	0,04774 (0,0060)		0,08587 (0,0059)				0,5448 (0,0269)	0,3029 (0,0339)
Pere+Uterus	0,05462 (0,0082)		0,05865 (0,0030)				0,3842 (0,0129)	0,3578 (0,0497)
(Père+Mere)+Uterus	0,05634 (0,0084)	0,02951 (0,0075)	0,06211 (0,0049)	-0,02864 (0,0075)	-0,7024 (0,1011)	0,3979 (0,0193)	0,3609 (0,0505)	0,1890 (0,0499)
(Animal+Mere)+Uterus	0,04985 (0,0072)	0,02403 (0,0056)	0,08622 (0,0062)	-0,01963 (0,0054)	-0,5673 (0,1073)	0,5499 (0,0294)	0,3179 (0,0428)	0,1533 (0,0349)
Animal+Mere+Uterus	0,04886 (0,0063)	0,01930 (0,0050)	0,09343 (0,0065)				0,5679 (0,0270)	0,2970 (0,0342)
								0,1173 (0,0290)

Tabla 13. Resumen de las salidas .asr y .pvc para mortsv (ASREML) (2).

CM es el cuadrado medio de los factores fijos del modelo (animal, padre, madre, útero, cov, corr)
 cov es la covariable

corr es la correlación entre las dos variables que componen la covariable.

Cov es la covarianza

Corr es la correlación genética de la covarianza

h^2d es la heredabilidad directa

h^2m es la heredabilidad materna

σ^2e es la varianza del error

σ^2T es la varianza total

σ^2p es la varianza fenotípica

σ^2g es la varianza genética

σ^2gd es la varianza genética directa

σ^2gm es la varianza genética materna

r es la repetitividad del fenotipo

Al observar en la tabla 11 (peso al nacimiento) los cuadrados medios (CM) de los factores fijos, si comparamos el valor estimado del animal entre el modelo animal, animal+útero, (animal+madre)+útero y animal+madre+útero, se ve que el valor para el primer modelo está muy sobreestimado respecto a los otros tres modelos. La estimación de la varianza del efecto materno está desviada. Estos valores son proporcionalmente equivalentes en las tablas de las variables mortalidad entre nacimiento y destete, y peso al destete.

Los modelos en los que interviene el factor padre solo, no son pertinentes ya que no tienen en cuenta el efecto materno. Sin embargo, el factor fijo madre tiene un valor estimado que cambia mucho entre los diferentes modelos.

Al mirar el efecto permanente (útero), en los modelos que incluyen el factor madre, la varianza del efecto permanente toma el valor de 40, en los modelos donde la madre no está incluida, el efecto permanente resulta desviado ya que toma efectos correspondientes a la madre. Según estos resultados, se puede decir que la varianza de la componente madre, en el modelo madre, tiene un valor muy fuerte debido a que esta componente contiene una parte del efecto directo animal, una parte del efecto permanente, y el propio efecto materno. Debido a esto, el modelo madre también da una varianza genética (σ^2_g) (directa o materna) sobreestimada así como una heredabilidad (h^2) (directa o materna) que alcanza los valores irreales mayores a la unidad. Estos resultados son similares para las dos otras variables dependientes.

En la heredabilidad de las tablas 11 y 12 observamos que h^2d tiene un valor más pequeño en el modelo que no estima la covarianza, añadiendo la covarianza animal-madre h^2d aumenta, y con el modelo (padre+madre)+útero, aumenta todavía más debido a la sobreestimación de la componente padre y de la covarianza.

Observamos en la tabla 13 un valor estimado (CM) de la componente animal para el modelo genético animal muy superior al de los otros modelos. Lo que conlleva a una heredabilidad del efecto directo sobreestimada. Esto se debe a que el modelo animal no tiene en cuenta el efecto materno y este se encuentra parcialmente dentro del efecto directo. El modelo padre sobreestima también la heredabilidad aunque en menor medida.

Se discutirán los resultados de estas tablas más extensamente en la parte Discusión.

A continuación, se realizó una comparación más en profundidad de los resultados obtenidos de los modelos madre+útero, animal+madre+útero y (animal+madre)+útero. Se tomaron estos tres modelos ya que así se puede comparar el modelo madre+útero, que es el modelo utilizado en la experiencia de selección, con el modelo (animal+madre)+útero, que es el modelo más completo. La comparación con el modelo animal+madre+útero, permite probar la influencia de la estimación de la covariable en el modelo respecto a la hipótesis en la cual es nula.

Se compararon las medias y las desviaciones entre los dos tipos (1 y 2) para el peso al nacimiento, el peso al destete y la mortalidad, para lo cual se obtuvieron los datos en el fichero de salida .sln de ASREML. Con estos datos se construyeron estos gráficos (Figuras 33 a 44). En estos gráficos la curva de la media se obtuvo tomando el peso medio de la G0 como un cero, y el valor del resto de generaciones es igual a la diferencia entre la media de la generación y la media de la G0. El eje que corresponde a esta media es el de la izquierda. La curva de la desviación indica la diferencia de peso medio entre el tipo 2 y el tipo 1 (tipo2 – tipo1) en cada generación. El eje de la desviación es el de la derecha. Se realizaron también las rectas de regresión lineal para las dos curvas.

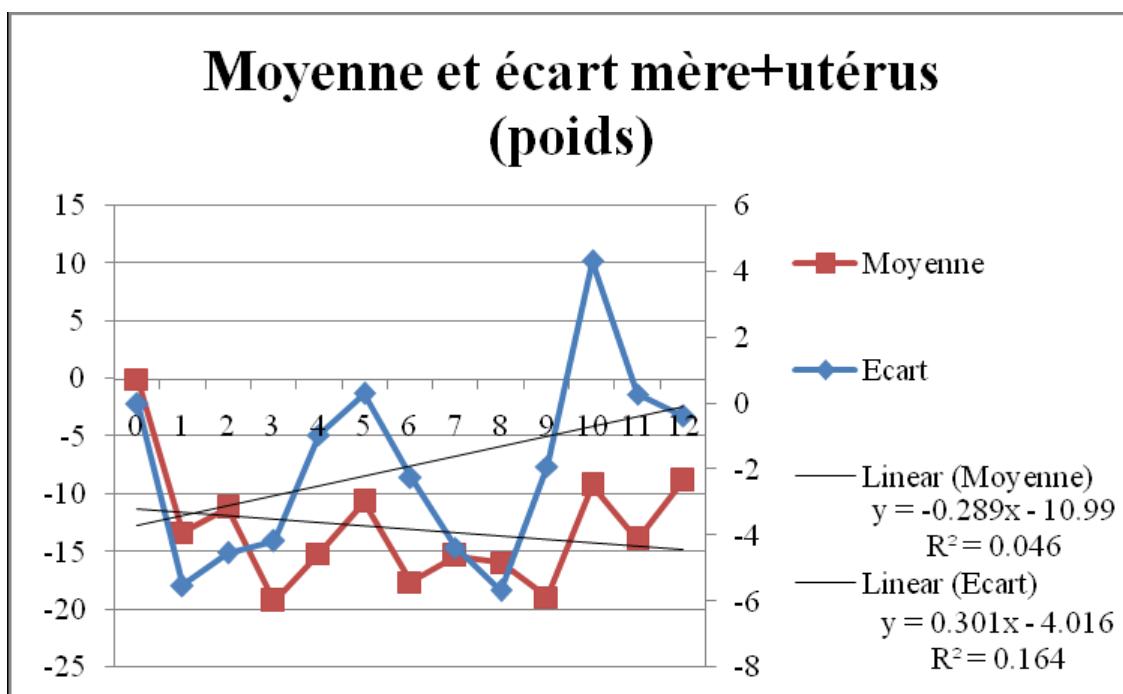


Figura 33. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con madre+útero (poids).

En este primer gráfico del modelo madre+útero para el peso al nacimiento (Figura 33), si no se tiene en cuenta la G0, ya que son gazapos descendientes de los individuos de la población de base, exterior a la experiencia, el peso medio queda más o menos constante a lo largo de las generaciones, sin embargo se ve que la desviación entre los pesos medios de cada tipo aumenta a cada generación según la línea de tendencia, pero hay que decir que la precisión (R^2) de esta recta no es buena, y en la curva de la desviación vemos que hay mucha fluctuación.

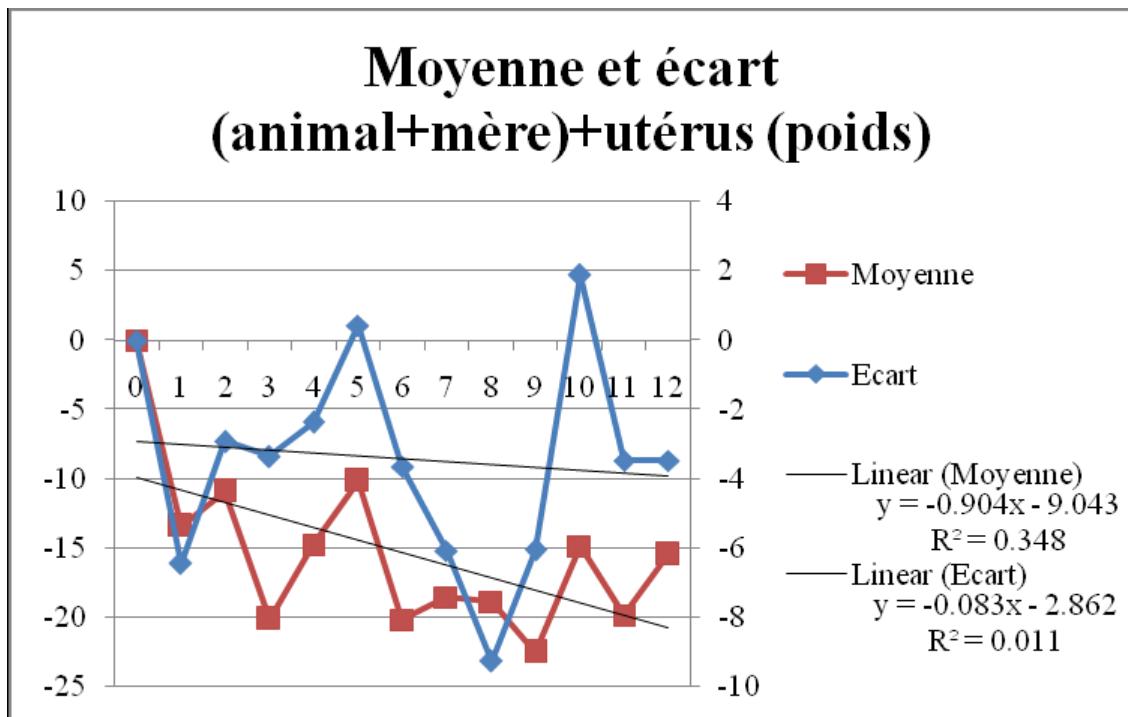


Figura 34. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con (animal+madre)+útero (poids).

Aquí, el gráfico del modelo (animal+madre)+útero para el peso al nacimiento (Figura 34) indica que el peso medio desciende un poco más que en el modelo precedente madre+útero, pero si no se tiene en cuenta el resultado de la G0, no hay muchas diferencias con la media del primer modelo. La tendencia de la desviación indica que hay una pequeña disminución de la desviación entre los dos tipos, aunque la pendiente de esta recta es casi cero (-0.0831) por lo que se puede decir que la desviación es constante. Al igual que en el gráfico anterior (Figura 33), la precisión de la tendencia de la desviación entre tipos es muy baja.

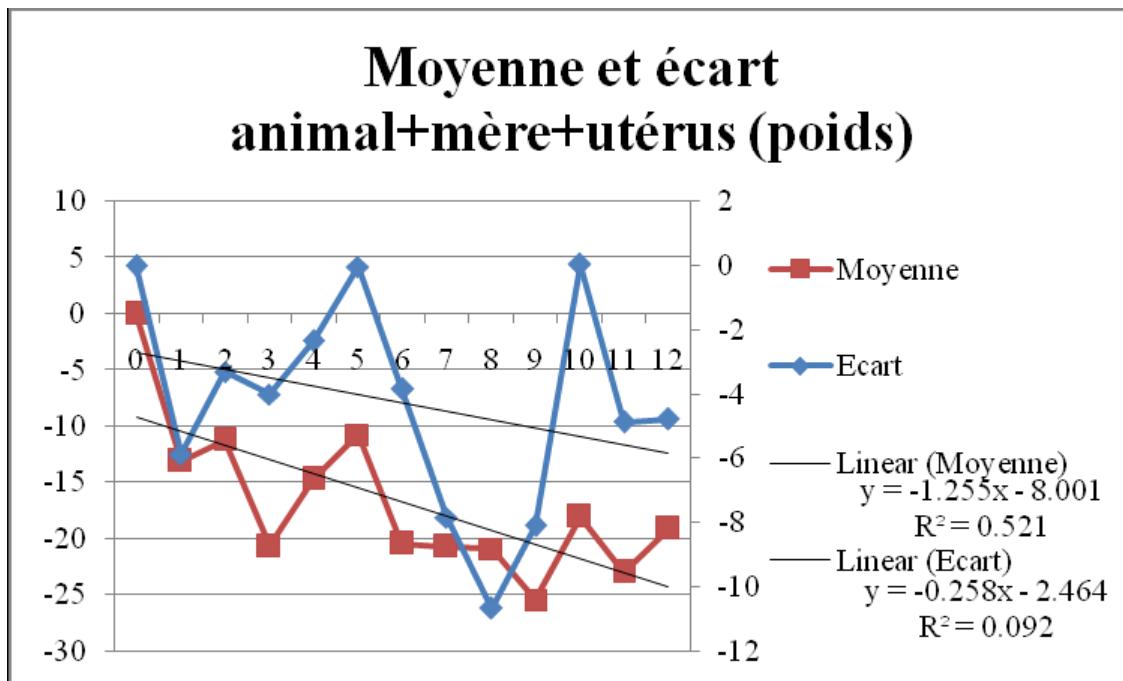


Figura 35. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con animal+madre+útero (poids).

En el gráfico del modelo animal+madre+útero (que supone una covarianza nula entre los efectos directo y materno) (Figura 35), la media muestra una tendencia un poco más en disminución que el primer modelo (sin tener en cuenta la G0), pero no tanto respecto al anterior (pendiente de -1.25 respecto a -0.90). Para la desviación se encuentran casi los mismos resultados que para el modelo con covariable, pero como la precisión de la tendencia es baja, no se puede sacar una conclusión.

Como ya se ha dicho al principio de los resultados, la variable ntot no ha sido considerada como factor de variación para los análisis genéticos, ya que ella misma depende de otros factores. Para mostrar como la variable ntot habría perturbado los resultados, se realizaron los mismos tres gráficos anteriores, pero con la variable ntot en el modelo (Figuras 36, 37 y 38).

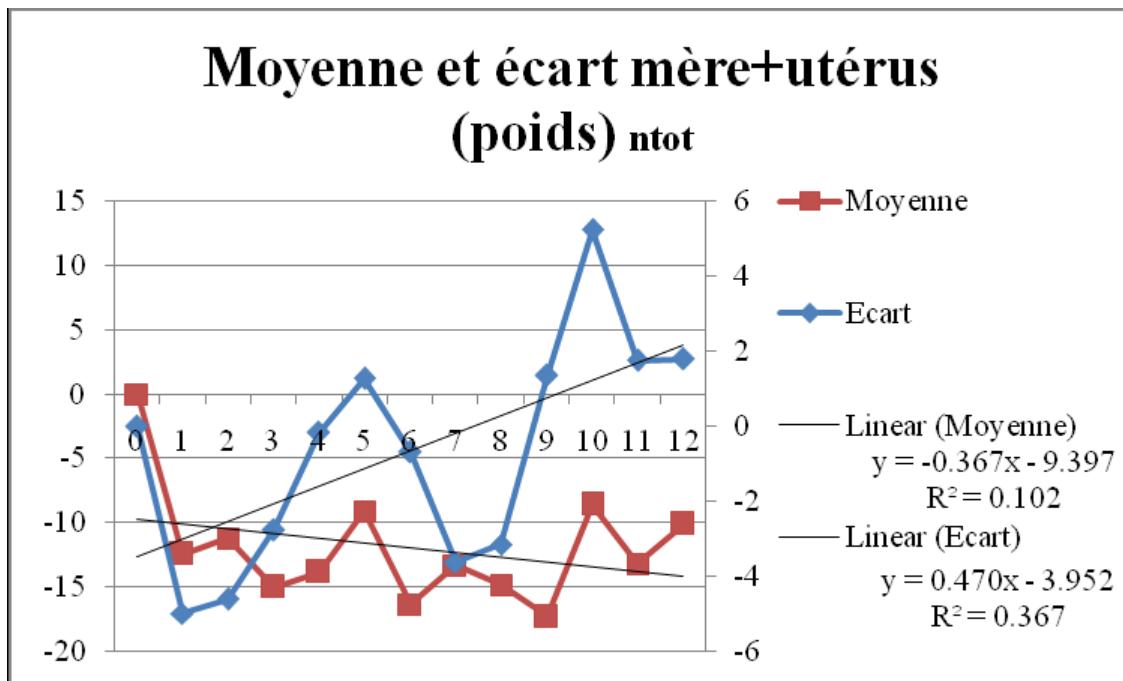


Figura 36. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con madre+útero (poids) con ntot.

Los resultados del modelo madre+útero con ntot (Figura 36) son muy cercanos a los obtenidos sin ntot y sobre el gráfico no se aprecia diferencia.

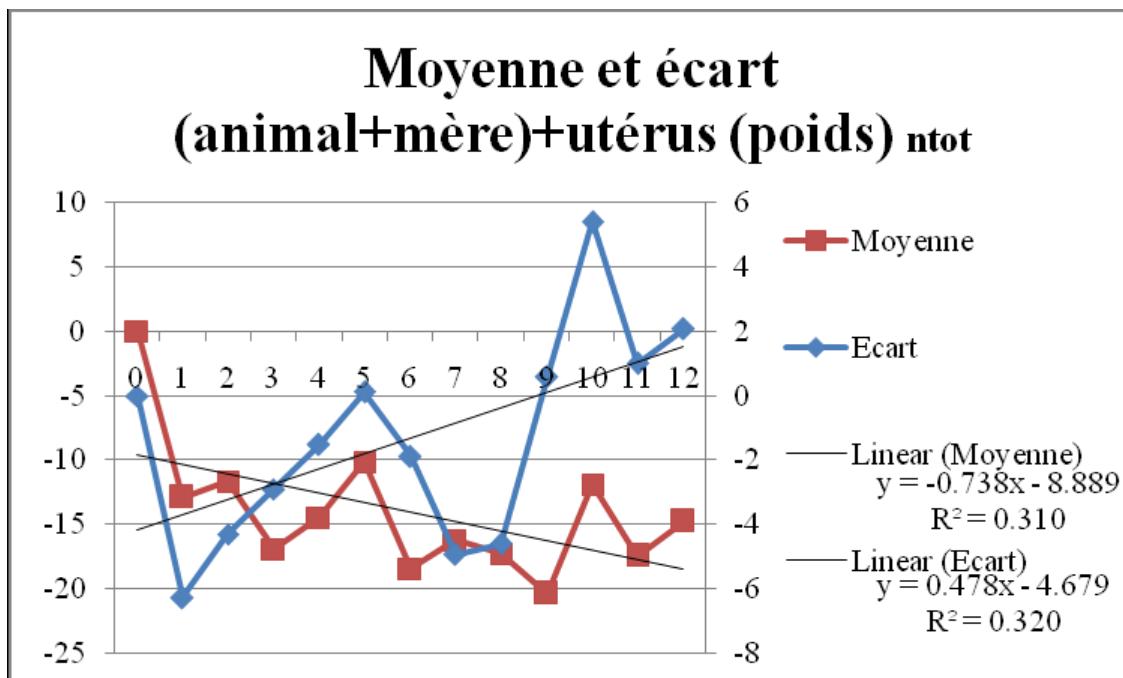


Figura 37. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con (animal+madre)+útero (poids) con ntot.

Sin embargo en el modelo (animal+madre)+útero (Figura 37) que separa los efectos directos y maternos y estima la covarianza se ve que aunque la media no cambie apenas, la desviación entre los dos tipos tiene una clara tendencia a aumentar en el modelo que tiene en cuenta el efecto de los nacidos totales, mientras que en el modelo sin ntot (Figura 34) la variación de la desviación a lo largo de las generaciones no fue diferente de cero.

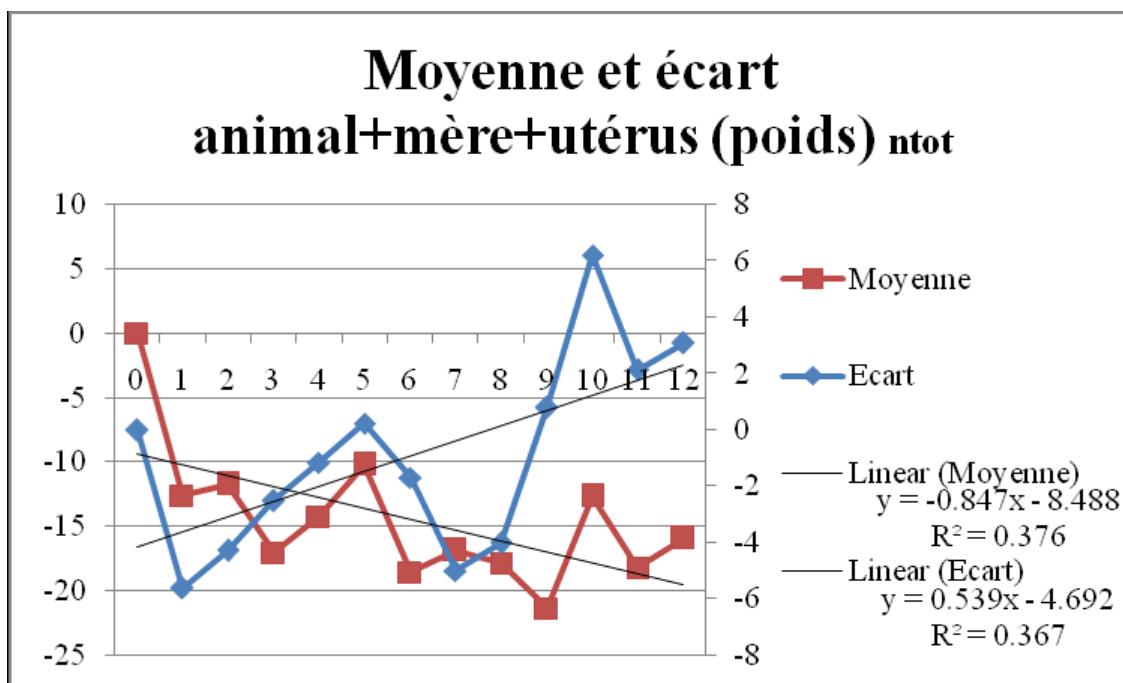


Figura 38. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con animal+madre+útero (poids) con ntot.

Se observa el mismo efecto cuando se supone la covariable como nula (Figura 38). Lo que quiere decir que los conejos del tipo 2 son más pesados a lo largo de las generaciones, y los conejos del tipo 1 son bastante menos pesados que al inicio de la experiencia.

Se realizaron estos mismos análisis para las variables dependientes mortsv y sv_pd (Figuras 39 a 44).

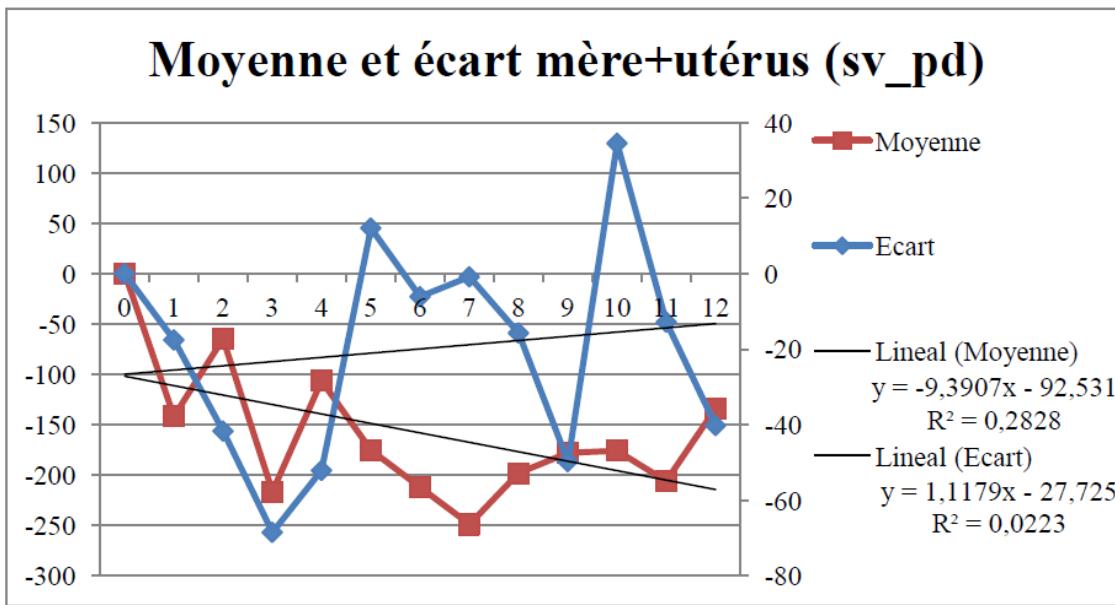


Figura 39. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con madre+útero (sv_pd).

Con el modelo simplificado madre+útero (Figura 39) se encontraron los mismos efectos para el peso al destete que para el peso al nacimiento (Figura 33), la desviación no cambia mucho, incluso si la precisión de la tendencia es baja, y la media sigue más o menos constante.

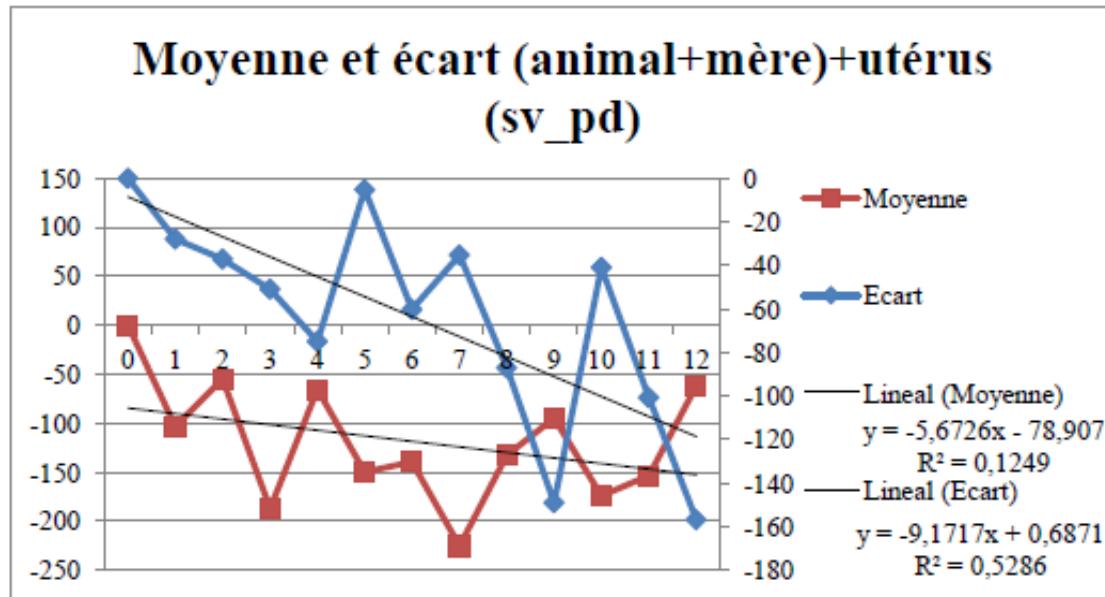


Figura 40. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con (animal+madre)+útero (sv_pd).

Sin embargo con el modelo más completo, (animal+madre)+útero (Figura 40), no ocurre lo mismo que en el peso al nacimiento (Figura 34). Con éste modelo la media permanece casi constante a lo largo de las generaciones, pero la desviación de las medias de peso al destete entre los tipos se ha vuelto negativa en el transcurso de las trece generaciones.

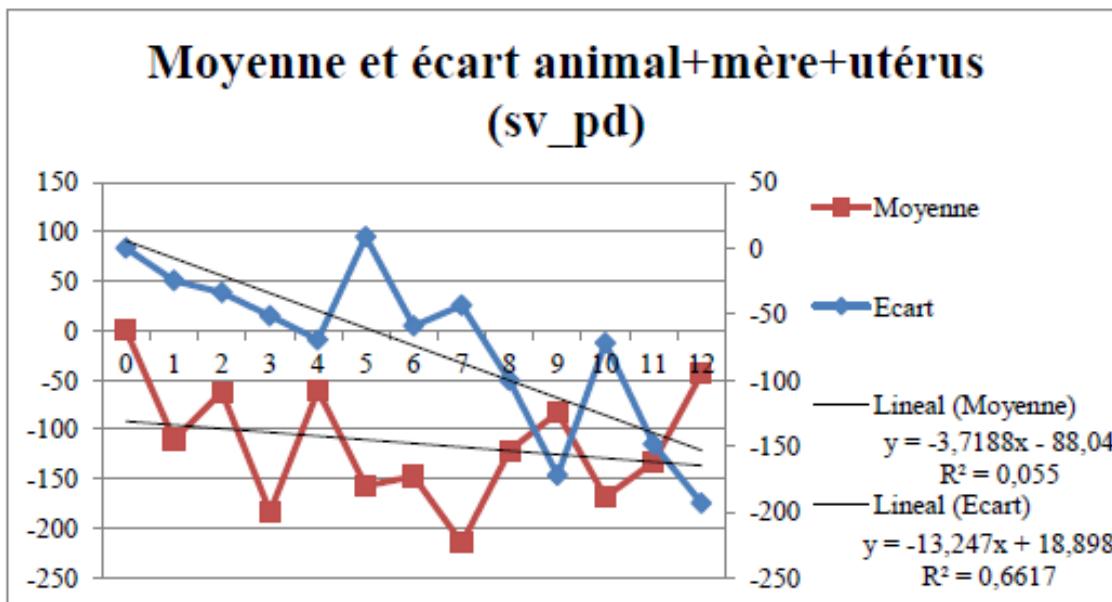


Figura 41. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con animal+madre+útero (sv_pd).

Igualmente en el caso en el que se supone nula la covarianza (Figura 41), se observa el mismo efecto. Lo que quiere decir que para estos modelos, los conejos del tipo 1 son más pesados a cada generación, y los del tipo 2 menos pesados.

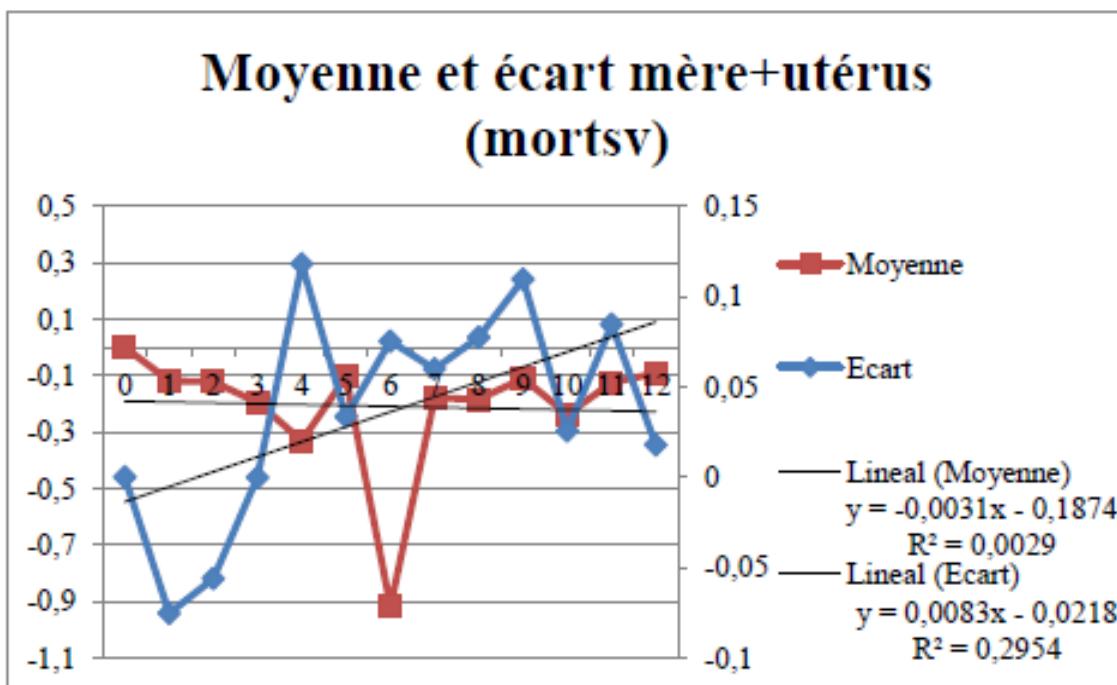


Figura 42. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con madre+útero (mortsv).

Finalmente, para la mortalidad entre el nacimiento y el destete, se constató que con el modelo madre+útero (Figura 42), la media de la mortalidad permaneció constante durante todas las generaciones, salvo para la G3, G4 y G6 debido a la aparición de infecciones de E.coli que provocaron una mortalidad de 13.50% y 19.50% en dos bandas diferentes de la G3, 27.08% en la G4, y 44% en el segundo destete de la G6. En la G10 se observa también un aumento de la mortalidad debido a fuertes calores que tuvieron lugar durante el primer y segundo parto. Aun así la desviación entre los dos tipos es creciente. Lo que quiere decir, sabiendo que la precisión de esta tendencia no es muy buena, que al final hay más mortalidad en los de tipo 1.

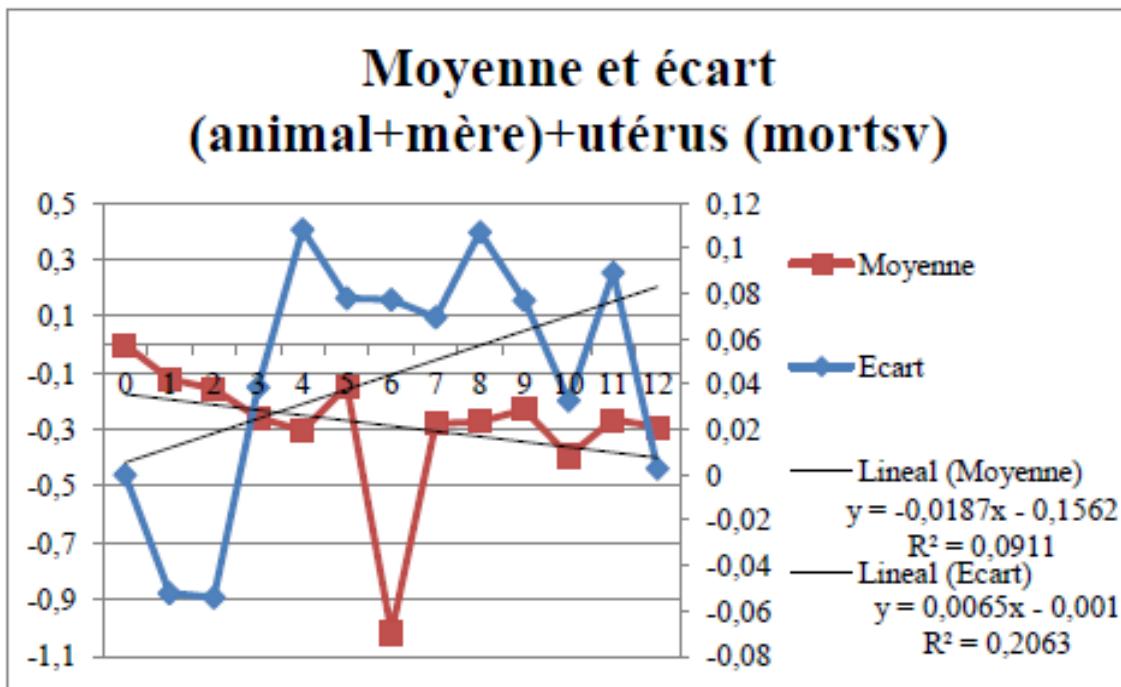


Figura 43. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con (animal+madre)+útero (mortsv).

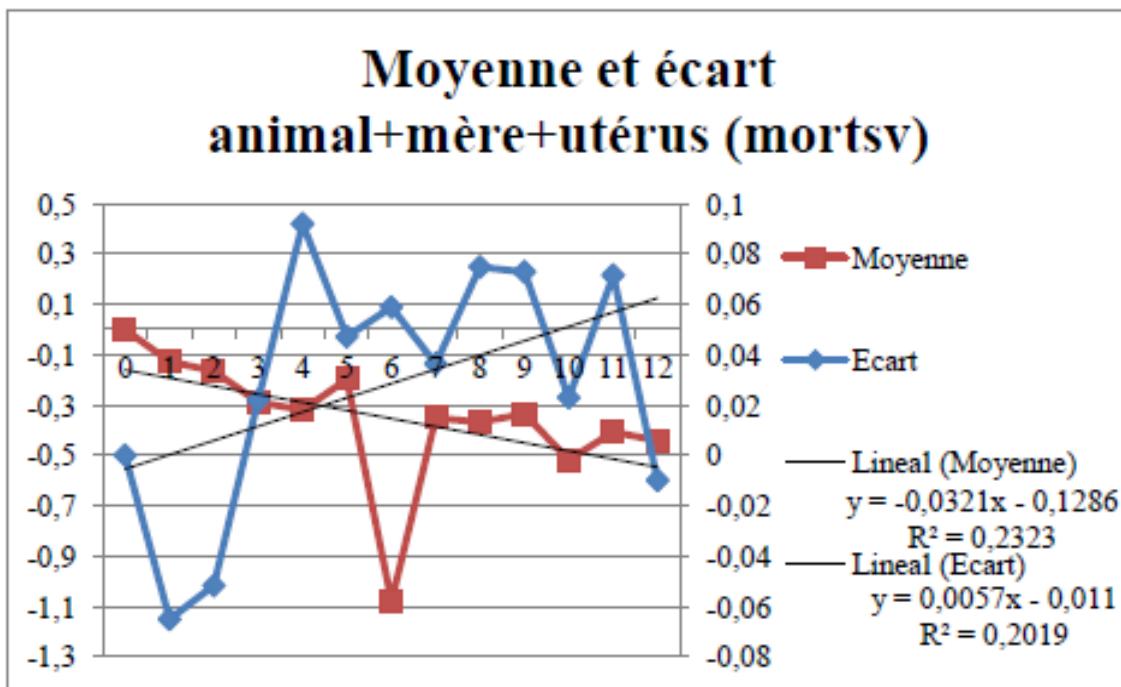


Figura 44. Gráfico de la media y la desviación entre tipos con animal+madre+útero (mortsv).

Estos resultados se observan también para los modelos más completos que permiten separar los efectos directos y maternos en la variable mortsv (Figuras 43 y 44).

8. DISCUSIÓN

A lo largo de estos últimos años, la selección sobre la prolíficidad ha conllevado un fuerte aumento del tamaño de la camada. A su vez, la capacidad de las crías a sobrevivir se ha visto reducida y la tasa de mortalidad al nacimiento y durante la lactación ha aumentado. En los conejos, la mortalidad antes del destete está fuertemente ligada a la heterogeneidad del peso al nacimiento intracamada (Bolet et al., 1996). Los animales más débiles de la camada no pueden rivalizar con los más fuertes y a menudo mueren de hambre (Poignier et al., 2000). Los más débiles son también más sensibles a enfermedades pudiendo contaminar al resto de la camada. Por razones económicas y por razones de bienestar animal, es importante disminuir la mortalidad peri- y postnatal.

Una solución para disminuir esta alta variabilidad de peso al nacimiento intracamada es la práctica de la adopción, formando camadas con gazapos de peso similar. El problema de esta práctica es el coste elevado en las grandes explotaciones, ya que hace falta mucha mano de obra. Otra solución es la de esta experiencia, selección genética para disminuir la variabilidad de peso intracamada.

Este estudio muestra durante 13 generaciones la influencia de diferentes factores sobre el peso al nacimiento, el peso al destete y la mortalidad entre el nacimiento y el destete. Se analizaron los datos de estas trece generaciones entre las dos líneas de conejos. Se encontraron varios factores que explican la variabilidad de estas tres variables.

Para el peso al nacimiento (poids), los conejos del tipo 1 (línea heterogénea) son menos pesados que los del tipo 2 (Estimación= -0.5750). Garreau et al. (2004) ya encontró en esta misma población de individuos una diferencia de peso para la G0 de 0.61 g (8%) y para la G4 de 1.2 g (16%), y como ya se dijo en este estudio sobre las primeras generaciones, hubo una respuesta a la alta presión de selección en la G0, y después el valor es mantenido en las generaciones siguientes. Sin embargo para el peso al destete no se encontró esta tendencia, no hay un tipo que llega a ser más pesado que el otro.

En cuanto al número de camada, los conejos nacidos en la tercera camada (no_port 3) son más pesados que los de la segunda camada y estos son más pesados que los de la primera. Este comportamiento del peso es el mismo sea cual sea la duración de la gestación, y se repite para el peso al destete. Este efecto puede ser debido a que con la edad la madre es más grande, por lo que las implantaciones discoidales de la placenta en el útero están más desarrolladas y son más grandes, por lo que los gazapos serán más pesados.

Se encontró una relación inversa entre el número de nacidos vivos y la mortalidad (nacidos totales – nacidos vivos) de manera que a igual número de nacidos vivos, los gazapos de camadas con menos nacidos totales son más pesados. Este resultado es

acorde a lo encontrado por Lajous D. (1987) para la mortalidad embrionaria y el peso al nacimiento en la raza de oveja Romanov.

Para el sexo, como en casi todas las especies de mamíferos, el macho es más pesado (Estimación + 1.15 g), este efecto del sexo se repite también en el destete.

Para el peso al destete, cuando la duración parto - destete (mb – sv) aumenta, lógicamente, los conejos son más pesados ya que han pasado más tiempo de lactación.

La mortalidad entre el nacimiento y el destete fue menor en los conejos tipo 2 (Estimación tipo 1 = -0.033), en coincidencia con los resultados de Garreau et al. (2008) y de Bolet et al. (2007). También en las conejas con mayor mortinatalidad, ha habido más mortalidad entre el nacimiento y el destete.

No hay muchas experiencias sobre la comparación de diferentes modelos genéticos en el caso de efectos directos y maternos. Hay algunas publicaciones en las que se han probado varios modelos para encontrar el más adecuado. Por ejemplo, Robinson (1996) y Pollak (1997) probaron la variación anual de la correlación genética entre el efecto directo y materno en los toros. Quintanilla Aguado (1998) estudió la importancia de los modelos para el análisis de los efectos maternos fijando una correlación ambiental entre la madre y su descendencia. Estas publicaciones muestran que hay desvíos en las estimaciones cuando el modelo es incorrecto.

Clément et al. (2001) hicieron una simulación de datos para comparar los valores estimados entre los 6 modelos genéticos más frecuentes para estudiar los efectos maternos. Estos modelos son el modelo animal (efecto directo), el modelo animal y madre sin correlación (efecto directo y materno), el modelo animal y madre con correlación (efecto directo, materno y correlacionado), el modelo animal y madre sin correlación y el ambiente materno (efecto directo, materno y ambiental) y el modelo animal y madre con correlación y el ambiente materno (efecto directo, materno, correlacionado y ambiental).

En este estudio, como ya se han nombrado en la parte Resultados, se analizaron 9 modelos genéticos mediante ASREML para las tres variables dependientes (Tablas 11, 12 y 13).

En la tabla 11 (peso al nacimiento), observando los cuadrados medios (CM) de los factores fijos, si comparamos el valor estimado del animal entre el modelo animal (85.16), animal+útero (40.44), (animal+madre)+útero (52.99) y animal+madre+útero (39.33), se ve que el valor para el primer modelo está muy sobreestimado respecto a los otros tres modelos, y entre estos tres otros modelos sólo el modelo con la correlación entre animal y madre tiene un valor un poco más alto que el resto. Sin embargo la varianza del error (σ^2_e) es muy baja. Se tiene en cuenta el máximo de varianza, pero no podemos tomar este modelo como válido ya que no hace diferencia entre efecto materno y efecto directo. Según el valor de la residual, esta no contiene la parte de varianza

debida al efecto directo. La estimación de la varianza del efecto materno está desviada. Los valores equivalentes pueden encontrarse en las tablas de las variables mortalidad entre nacimiento y destete, y peso al destete.

Respecto al padre, los modelos en los que interviene solo no son pertinentes ya que no tienen en cuenta el efecto materno.

Sin embargo, el factor fijo madre tiene un valor estimado que cambia mucho entre los diferentes modelos. En el modelo que sólo considera la madre, la varianza atribuida a este componente está muy sobreestimada (98.55) respecto a los otros modelos donde es del orden de 18, salvo para el modelo con correlación entre animal y madre donde esta componente es 33.53.

Para el efecto permanente (útero): en los modelos que incluyen el factor madre, la varianza del efecto permanente toma el valor de 40, en los modelos donde la madre no está incluida, el efecto permanente resulta desviado ya que toma efectos correspondientes a la madre. Esta varianza alcanza un valor de 50.22 para el modelo animal+útero y un poco mayo, 56.35, para el modelo padre+útero ya que toma también un poco del efecto directo del animal. En el modelo madre+útero se ve que la madre (efecto directo o materno) tiene un valor de 18.56, el útero de 39.70 y la varianza del error de 92.80, y en el modelo padre+útero, la varianza residual es prácticamente la misma (87.94), el valor del padre es de 28.05, y la varianza del efecto permanente se ve muy aumentada (56.35), sin duda coge una parte del valor de la madre (ya que la madre no aparece en este modelo). En el modelo animal+útero la varianza del efecto permanente también se ve aumentada (50.22). Según estos resultados, se puede decir que la varianza de la componente madre, en el modelo madre, tiene un valor muy fuerte debido a que esta componente contiene una parte del efecto directo animal, una parte del efecto permanente, y el propio efecto materno. Pero utilizando sólo la madre como factor no se pueden diferenciar las proporciones de estos efectos. Debido a esto, el modelo madre también da una varianza genética (σ^2_g) (directa o materna) sobreestimada (394.2) así como una heredabilidad (h^2) (directa o materna) que alcanza el valor irreal de 2.06. Si se comparan estos valores con el modelo madre+útero se obtiene $\sigma^2_g=74.25$ y $h^2=0.4915$. Por lo que se puede decir que no se puede utilizar el modelo madre debido a su alta desviación. Estos resultados son similares para las dos otras variables dependientes.

La varianza del efecto permanente tiene casi el mismo valor para los dos modelos que estiman la covarianza entre los efectos (padre+madre)+útero y (animal+madre)+útero así como el modelo animal+madre+útero, sin embargo la componente madre vale el doble en el modelo donde se estima la covarianza (33.53) que en el que no se tiene en cuenta la covarianza (14.38). De hecho las componentes madre y animal, tienen valores más elevados cuando el modelo estima la correlación entre los dos factores que en el modelo sin correlación. Los valores estimados de las covarianzas no son los mismos en el modelo (padre+madre)+útero: 12.07, y en el modelo (animal+madre)+útero: 27.32.

Para la heredabilidad, observando los tres últimos modelos ya que son los únicos que permiten diferenciar los dos efectos directos y maternos, en la tabla 11 se observa que h^2d tiene un valor más pequeño en el modelo que no estima la covarianza entre los efectos directos y maternos (0.2388); añadiendo la covarianza animal-madre h^2d alcanza el valor de 0.3242, y con el modelo (padre+madre)+útero, aumenta más hasta 0.6021 debido a la sobreestimación de la componente padre y de la covarianza.

En la tabla 13 se observa un valor estimado (CM) de la componente animal (0.12) para el modelo genético animal que es muy superior al de los otros modelos. Esto conlleva a una heredabilidad del efecto directo sobreestimada (0.7103). Esto se debe a que el modelo animal no tiene en cuenta el efecto materno y este se encuentra parcialmente dentro del efecto directo. En el modelo padre se encuentra un valor estimado del efecto directo más alto que el resto (0.02 respecto a 0.01), lo que conlleva también a un alto valor de la heredabilidad directa (0.4972) mientras que en los otros modelos que son más completos, este valor va de 0.2970 a 0.3609. Por lo que el modelo padre sobreestima también la heredabilidad aunque no tanto como el modelo animal. Respecto a los otros factores no se observan grandes diferencias entre los otros modelos, o bien las diferencias están en las mismas proporciones.

También se analizaron las curvas de evolución de la media y de la desviación entre los dos tipos en función de las generaciones para los tres caracteres y diferentes modelos. Se observó que para el modelo madre+útero sobre el peso al nacimiento (modelo utilizado para llevar a cabo esta experiencia de selección), no hay demasiadas variaciones de peso medio del conjunto de todos los animales en el transcurso de generaciones, pero la desviación (diferencia) entre los dos tipos (media tipo 2 – media tipo 1) tiene tendencia a aumentar ligeramente, aunque con una precisión muy baja $R^2=0.164$. Finalmente no se puede afirmar que el tipo 2 presente un aumento del peso medio y que el tipo 1 presente una disminución. Este mismo modelo utilizado para analizar el peso al destete proporciona las mismas tendencias para la media (si no se tiene en cuenta la generación 0) así como para la evolución de la diferencia entre los tipos. Para la mortalidad entre el nacimiento y el destete, la media es constante, salvo para las G3, G4, G6 y G10 debido a problemas externos que provocaron un aumento de la mortalidad. Sin embargo, la evolución creciente de la diferencia entre tipos permite decir que la mortalidad del tipo 1 aumenta, aunque esta tendencia sea muy irregular.

Con el modelo más completo (animal+madre)+útero, que tiene en cuenta la covarianza entre el efecto directo y materno, la evolución del peso al nacimiento medio, sin tener en cuenta la G0, no cambia casi respecto al modelo anterior. Igualmente la evolución de la diferencia entre los dos tipos no presenta una tendencia particular (la pendiente de la línea de tendencia es casi cero: -0.0831), además la precisión (R^2) de esta tendencia sigue siendo baja. Sin embargo, para el peso al destete, si la evolución de la media es casi estable a lo largo de las generaciones, la diferencia entre tipos aumenta bastante (pendiente = -9.1717), de manera que los conejos de tipo 1 presentan un aumento de su peso al destete. La precisión de esta tendencia sigue siendo baja.

El modelo animal+madre+útero, sin covarianza entre los efectos directos y maternos, para el peso al nacimiento muestra una media que tiende a disminuir un poco con el transcurso de las generaciones (pendiente incluyendo la G0 igual a -1.25) pero esta evolución no cambia mucho respecto al modelo anterior. Del mismo modo la diferencia entre tipos se comporta similar al modelo que tiene en cuenta la covarianza. Para el peso al destete se encuentran las mismas evoluciones que para el modelo anterior. Y para la mortalidad entre el nacimiento y el destete se observan resultados parecidos entre los diferentes modelos.

Finalmente se puede decir que las diferentes modelizaciones no cambian fuertemente la evolución de las estimaciones de estas tres variables a lo largo de las generaciones, mientras que se observa que tienen un impacto muy importante sobre las componentes de la varianza y los parámetros genéticos.

9. CONCLUSIONES

Tras los análisis de los datos de las 13 generaciones de selección canalizante se obtuvieron las siguientes conclusiones:

- Los conejos del tipo 2 (homogéneo) son más pesados en el nacimiento que los de tipo 1.
- Los conejos de la tercera camada son más pesados y los de la primera camada son menos pesados, ya sea al nacimiento o al destete.
- Para un número determinado de nacidos vivos, hay una relación inversa entre el peso al nacimiento y la mortinatalidad.
- Hay mayor mortalidad entre nacimiento y destete para los animales de tipo 1 (línea heterogénea); incluso, en las conejas con mayor mortinatalidad, se observó una mayor mortalidad de sus crías entre el nacimiento y el destete.
- Entre los modelos de análisis genético existen diferencias claras entre las estimaciones realizadas mediante diversos modelos genéticos para las variables, pero resulta difícil predecir qué proporción genética corresponde a cada parámetro.
- Las estimaciones de los parámetros genéticos calculados a lo largo de esta experiencia están desviadas.
- Las estimaciones de los valores medios de los caracteres de cada tipo en cada generación son menos sensibles a los diferentes modelos genéticos.

Queda saber si los valores genéticos de las hembras cambian según la modelización y si la respuesta a la selección habría sido diferente con otra modelización.

10. BIBLIOGRAFÍA

- Amer P.R., Bodin L., 2006. An evaluation of the scope for quantitative genetic selection for twinning rate in ewes. Proc. N. Z. Soc. Anim. Prod., 22-26 June, Napier, Nouvelle-Zélande, 66, 429-433.
- Amer, P.R. 2006. Approaches to formulating breeding objectives. Proceedings of the 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 13–18 aout 2006. Belo Horizonte, MG, Brésil.
- Bichard, M. 2002. Genetic improvement in dairy cattle – an outsider's perspective. Livestock Production Science, 75: 1–10.
- Bijma, P., Van Arendonk, J.A. et Woolliams, J.A. 2001. Predicting rates of inbreeding for livestock improvement schemes. Journal of Animal Science, 79: 840–853.
- Bodin L., Garcia M., Bolet G., Garreau H., 2010. Results of canalizing selection for rabbit birth weight. Proc. 9th WCGALP, Liepzig, Germany, 2-6 august 2010, à paraître.
- Bolet G., Garreau H., Joly T., Theau-Clement M., Falières J., Hurtaud J., Bodin L., 2007. Genetic homogenisation of birth weight in rabbits: indirect selection response for uterine horn characteristics. Livest. Sci., 111, 28-32.
- Bolet, G., Esparbié, J., Falières, J., 1996. Relations entre le nombre de foetus par corne utérine, la taille de portée à la naissance et la croissance pondérale des lapereaux. Ann. Zootech. 45, 185–200.
- Canario L., Lundgren H., Haandlykken M., Rydhmer L., 2010. Genetics of growth in piglets and the association with homogeneity of body weight within litters. J. Anim. Sci., 88, 1240-1247.
- Cardin S., Minvielle F., 1986. Selection on phenotypic variation of pupa weight in *Tribolium castaneum*. Can. J. Genet. Cytol., 28, 856-861.
- Clément, V., Bibé, B., Verrier, E., Elsen, JM., Manfredi, E., Bouix, J., Hanocq, E., 2001. Simulation analysis to test the influence of model adequacy and data structure on the estimation of genetic parameters for traits with direct and maternal effects. Genet. Sel. Evol. 33 (2001) 369-395. INRA, EDP Sciences, 2001.
- Damgaard L.H., Rydhmer L., Lovendahl P., Grandinson K., 2003. Genetic parameters for within-litter variation in piglet birth weight and change in within-litter variation during suckling. J. Anim. Sci., 81, 604-610.

- Diaz C., Carabano M.J., Hernandez D., Connectedness in genetic parameters estimation and BV prediction, in: 46th Annual Meeting of the European Association for Animal Production, 4-8 September 1995, Prague, EAAP.
- Dickerson, G.E. 1969. Experimental approaches in utilizing breed resources. *Animal Breeding Abstracts*, 37: 191–202.
- Dickerson, G.E. 1972. Inbreeding and heterosis in animals. Dans *Proceedings of Animal Breeding and Genetics Symposium in honor of Dr. J.L. Lush*, pp. 54–77. Blacksburg, Virginia. ASAS, ADSA.
- Ducrocq, V. et Quaas, R.L. 1988. Prediction of genetic response to truncation selection across generations. *Journal of Dairy Science*, 71: 2543–2553.
- Eccleston J.A., Variance components and disconnected data, *Biometrics* 34 (1978) 479-481.
- Falconer D.S., Mackay T.F.C., 1996. Introduction to quantitative genetics. Longmans Green, Harlow, Essex, UK, 4th Edition, 464p.
- Freeman G.H., 1973. Statistical methods for the analysis of genotype-environment interactions. *Heredity*, 31, 339-354.
- Garcia M., Ibañez-Escríche N., 2009. GSEVM v.3: MCMC software to analyze genetically structured environmental variance models. *Proc. 60th Ann. Meet. EAAP*, 24-27 August, Barcelona, Spain, 1p.
- Garreau H., Bolet G., Larzul C., Robert- Granié C., Saleil G., SanCristobal M., Bodin L., 2008. Results of four generations of a canalising selection for rabbit birth weight. *Livest. Sci.*, 119, 55-62.
- Gibson J.B., Bradley B.P., 1974. Stabilising selection in constant and fluctuating environments. *Heredity*, 33, 293-302.
- Gillespie J.H., Turelli M., 1989. Genotypeenvironment interaction and the maintenance of polygenic variation. *Genetics*, 121, 129-138.
- Gregory, K.E et Cundiff, L.V. 1980 Cross-breeding in beef cattle: evaluation of systems. *Journal of Animal Science*, 51: 1224–1242.
- Groen, A.F. 2000. Breeding goal definition. Dans S. Galal, J. Boyazoglu et K. Hammond, eds. *Developing breeding strategies for lower input animal production environments*. Rome. ICAR.
- Groeneveld, E., Kovac, M., 1990. A generalized computing procedure for setting up and solving mixed linear models. *J. Dairy Sci.* 73, 513–531.

- Grogan, A. 2005. Implementing a PDA based field recording system for beef cattle in Ireland. Dans M. Guellouz, A. Dimitriadou et C. Mosconi, eds. Performance recording of animals, state of the art, 2004. EAAP Publication No. 113, pp. 133–140. Wageningen, Pays-Bas. Wageningen Academic Publishers.
- Gutierrez J.P., Nieto B., Piqueras P., Ibañez N., Salgado C., 2006. Genetic parameters for canalisation analysis of litter size and litter weight traits at birth in mice. *Genet. Sel. Evol.*, 38, 445-462.
- Hill, W.G. 2000. Maintenance of quantitative genetic variation in animal breeding programmes. *Livestock Production Science*, 63: 99–109.
- Huby M., Gogué J., Maignel L., Bidanel J.P., 2003. Corrélations génétiques entre les caractéristiques numériques et pondérales de la portée, la variabilité du poids des porcelets et leur survie entre la naissance et le sevrage. *Journ. Rech. Porcine Fr.*, 35, 293-300.
- James, J.W. 1972. Optimum selection intensity in breeding programmes. *Animal Production*, 14: 1–9.
- Jiang, X, Groen, A.F. et Brascamp, E.W. 1999. Discounted expressions of traits in broiler breeding programs. *Poultry Science*, 78: 307–316.
- Kauffman P.K., Enfield F.D., Comstock R.E., 1977. Stabilizing selection for pupa weight in *Tribolium castaneum*. *Genetics*, 87, 327-341.
- Lajous D., 1987. Mesure du taux d'ovulation et de la mortalité embryonnaire chez la brebis Romanov. Utilisation et intérêt de la coelioscopie. Thèse pour l'obtention du diplôme de recherche universitaire. Institut National Polytechnique de Toulouse.
- Larzul C., Le Roy P., Tribout T., Gogue J., SanCristobal M., 2006. Canalyzing selection on ultimate PH in pigs: consequences on meat quality. Proc. 8th WCGALP, August 13-18, Belo Horizonte, Brasil, 4p.
- Layssol-lamour, C., Hurtaud, J., Saleil, G., Laperruque, F., Tircaze, A., Ruesche, J., Bolet, G., 2009. Suivi par échographie et sacrifice à J28, du développement embryonnaire et foetal dans deux lignées divergentes de lapins sélectionnées sur l'homogénéité du poids des lapereaux à la naissance. 13ème Journées de la Recherche Cunicole, INRAITAVI, Le Mans, 17-18 Novembre 2009, 145-148.
- Lee C., Pollak E.J., Relationship between sire _ year interactions and directmaternal genetic correlation for weaning weight of Simmental cattle, *J. Anim. Sci.* 75 (1997) 68_75.
- Lerner I.M., 1954. Genetic homeostasis. Oliver and Boyd, London, UK, 134p.
- Lynch M. Gabriel W., 1987. Environmental tolerance. *Am. Nat.*, 129, 283-303.

- Meuwissen, T.H.E. 1997. Maximizing response to selection with a predefined rate of inbreeding. *Journal of Animal Science*, 75: 934–940.
- Meyer K., Bias and sampling covariances of estimates of variance components due to maternal effects, *Genet. Sel. Evol.* 24 (1992) 487_509.
- Mulder H.A., Bijma P., Hill W.G., 2007. Prediction of breeding values and selection responses with genetic heterogeneity of environmental variance. *Genetics*, 175, 1895-1910.
- Mulder H.A., Hill W.G., Vereijken A., Veerkamp R.F., 2009. Estimation of genetic variation in residual variance in female and male broiler chickens. *Animal*, 3, 1673-1680.
- Neumaier, A., Groeneveld, E., 1998. Restricted maximum likelihood estimation of covariances in sparse linear models. *Genet. Sel. Evol.* 30, 3–26.
- Olori, V.E., Cromie, A.R., Grogan, A. et Wickham, B. 2005. Practical aspects in setting up a National cattle breeding program for Ireland. Invited paper presented at the 2005 EAAP meeting in Uppsala, Suède.
- Pharo, K. et Pharo, D. 2005. Direction vs. destination. Pharo Cattle Co. Spring 2005 Sale Catalog, pp. 72–73. Cheyenne Wells, Colorado, Etats-Unis d’Amérique. Pharo Cattle Co.
- Piniero R., 1992. Selection for canalization at two dorsocentral bristles in *Drosophila melanogaster*. *J. Heredity*, 83, 49-55.
- Poignier, J., Szendrő, Z.S., Levai, A., Radnai, I., Biro-Nemeth, E., 2000. Effect of birth weight and litter size on growth and mortality in rabbit. *World Rabbit Science* 8, 103–109.
- Prout T., 1962. The effects of stabilizing selection on the time of development in *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res.*, 3, 364-382.
- Quintanilla Aguado R., Efectos maternos en el peso al destete del ganado vacuno de carne: implicaciones en la estimación de parámetros y la evaluación genética. Ph. D. thesis, Université de Barcelone, 1998.
- Rendel J.M., 1979. Canalisation and selection. In: Quantitative genetic variation. Thompson J.N., Thoday J.M. (Eds), Academic Press, New York, 139-156.
- Rendel J.M., Sheldon B.L., 1960. Selection for canalization of the scute phenotype in *Drosophila melanogaster*. *Austr. J. Biol. Sci.*, 13, 36-47.
- Robinson D.L., Models which might explain negative correlations between direct and maternal genetic effects, *Livest. Prod. Sci.* 45 (1996) 111_122.

- Robinson D.L., Models which might explain negative correlations between direct and maternal genetic effects, *Livest. Prod. Sci.* 45 (1996) 111-122.
- Rowe S.J., White I.M.S., Avendano S., Hill W.G., 2006. Genetic heterogeneity of residual variance in broiler chickens. *Genet. Sel. Evol.*, 38, 617-635.
- San Cristobal-Gaudy M., Bodin L., Elsen J.M., Chevalet C., 2001. Genetic components of litter size variability in sheep. *Genet. Sel. Evol.*, 33, 249-271.
- San Cristobal-Gaudy M., Elsen J.M., Bodin L., Chevalet C., 1998a. Prediction of the response to a selection for canalisation of a continuous trait in animal breeding. *Genet. Sel. Evol.*, 30, 423-451.
- San Cristobal-Gaudy M., Elsen J.M., Bodin L., Chevalet C., Manfredi E., Le Roy P., 1998b. Prediction of the response to canalising selection of a continuous trait. *Proc. 6th WCGALP*, Armidale, Australia, 26, 85-88.
- Sanna S.R., Carta A., Casu S., 2002. Genotype by environment interaction for milk yield in Sarda dairy sheep. *J. Anim. Breed. Genet.*, 119, 190-199.
- Scheiner S.M., Lyman R.F., 1989. The Genetics of phenotypic plasticity. 1. Heritability. *J. Evol. Biol.*, 2, 95-107.
- Scheiner S.M., Lyman R.F., 1991. The genetics of phenotypic plasticity. 2. Response to selection. *J. Evol. Biol.*, 4, 23-50.
- Simianer, H. 1994. Current and future developments in applications of animal models. Dans Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Guelph. Canada. Vol. 18, pp. 435-442.
- Simm, G. 1998. Genetic improvement of cattle and sheep. Tonbridge, Royaume-Uni. Farming Press, Miller Freeman UK Limited.
- Sorensen D., Waagepetersen R., 2003. Normal linear models with genetically structured residual variance heterogeneity: a case study. *Genet. Res.*, 82, 207-222.
- Southwood O.I., Kennedy B.W., Meyer K., Gibson J.P., Estimation of additive maternal and cytoplasmic genetic variances in animal models, *J. Dairy Sci.* 72 (1972) 3006-3012.
- Su G., Madsen P., Lund M.S., Sorensen D., Korsgaard I.R., Jensen J., 2006. Bayesian analysis of the linear reaction norm model with unknown covariates. *J. Anim. Sci.*, 84, 1651- 1657.
- Van Arendonk, J.A.M. et Bijma, P. 2003. Factors affecting commercial application of embryo technologies in dairy cattle in Europe – a modeling approach. *Theriogenology*, 59: 635-649.

- Waddington C.H., 1940. The genetic control of wing development in *Drosophila* . *J. Genet.*, 41, 75-139.
- Waddington C.H., 1960. Experiments on canalizing selection. *Genet. Res.*, 1, 140-150.
- Wickham, B.W. 2005. Establishing a shared cattle breeding database: Recent experience from Ireland. Dans M. Guellouz, A. Dimitriadou et C. Mosconi, eds. *Performance recording of animals, State of the art*, 2004. EAAP Publication No. 113, pp. 339–342. Wageningen, Pays-Bas. Wageningen Academic Publishers.
- Willis, M.B. 1991. Dalton's introduction to practical animal breeding. 3rd ed. Oxford, Royaume-Uni. Blackwell Science Ltd.
- Wolc A., White I.M.S., Avendano S., Hill W.G., 2009. Genetic variability in residual variation of body weight and conformation scores in broiler chickens. *Poult. Sci.*, 88, 1156-1161.
- Woolliams, J.W. et Bijma, P. 2000. Predicting rates of inbreeding in populations undergoing selection. *Genetics*, 154: 1851–1864.
- Woolliams, J.W., Bijma, P. et Villanueva, B. 1999. Expected genetic contributions and their impact on gene flow and genetic gain. *Genetics*, 153:1009–1020.
- Yang Y., Christensen O.F., Sorensen D., 2009. Analysis of genetically structured variance heterogeneity and the Box-Cox transformation. 60th Annual Meeting of the EAAP, 24- 27. August, Barcelona, Spain, 1p.