



UNIVERSITAT  
POLITÈCNICA  
DE VALÈNCIA

# **Estimación de efectos genéticos aditivos y no aditivos en líneas maternales de conejos**

**Tesis doctoral**

**Eduardo Néstor Fernández**

Directores

**Prof. Dr. Manuel Baselga Izquierdo**

**Dr. Andrés Legarra Albizu**

**Dr. Juan Pablo Sánchez Serrano**

Valencia, enero de 2016

# **Estimación de efectos genéticos aditivos y no aditivos en líneas maternas de conejos**

Esta tesis ha sido escrita y presentada como uno de los requisitos para optar al grado de Doctor por la Universitat Politècnica de València.

**Eduardo Néstor Fernández**

Valencia, enero de 2016

***Esta tesis está dedicada a Carlos y Caty, mis padres***

## **AGRADECIMIENTOS**

A mis padres, que han intentado siempre que sus hijos sean personas de bien. Los tengo siempre presente. Gracias por todo.

A mi hermano por estar presente.

A Manolo, por ser una persona íntegra y brindarme su amistad. Gracias por tu comprensión, tus enseñanzas y tu ayuda.

A Agustín por brindarse al máximo, tanto en lo técnico como en lo humano. Gracias por tu calidez y amistad.

A mis amigos Zulma, Andrés y Juan Pablo...acá estoy...lo han logrado !!!.

A Fito Cantet, por formar a tantos estudiantes y brindarme su amistad.

A mi amiga Ana Birchmeier, por estar en las buenas y en las malas.

A Luis Varona, por sus valiosos aportes a la temática de este trabajo de tesis, desde hace ya varios años.

A la gente que conocí en el Departamento de Ciencia Animal de la UPV, no los nombro, por miedo a omitir a alguno de ellos.

A mis compañeros de trabajo, Rubén, Fernando, Nora, Ana María y Quique.

Agradezco a la plataforma de cálculo Genotoul (INRA Toulouse) y a Ignacy Misztal y colaboradores por el uso de sus servidores de cálculo; a Karin Meyer e Ignacy Misztal por poner a disposición pública los programas Wombat, remlf90, gibbs2f90; a Luis Alberto García Cortés, Luis Varona, Miguel Ángel Toro, Hervé Garreau y Claude Chevalet por numerosos intercambios; a los proyectos X-Gen y EpiSel del metaprograma SelGen del INRA por el financiamiento y a la Facultad de Ciencias Agrarias de la UNLZ, por permitirme trabajar en este proyecto.

# Estimación de efectos genéticos aditivos y no aditivos en líneas maternas de conejo

## INDICE

ÍNDICE DE TABLAS .....	I
ÍNDICE DE GRÁFICAS.....	IV
RESUMEN.....	VI
RESUM .....	XI
ABSTRACT.....	XV
<b>I. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
<b>I.1. Producción de carne de conejo .....</b>	<b>1</b>
<b>I.1.1. Características de la producción de carne de conejo en Argentina.....</b>	<b>5</b>
<b>I.2. Organización de la mejora genética .....</b>	<b>6</b>
<b>I.2.1. Desarrollo de líneas maternas de interés productivo .....</b>	<b>8</b>
<b>I.2.2. Criterios y métodos de selección del tamaño de camada .....</b>	<b>10</b>
<b>I.2.3. Parámetros genéticos del tamaño de camada .....</b>	<b>11</b>
<b>I.2.3.1. Heredabilidad y repetibilidad .....</b>	<b>12</b>
<b>I.2.3.2. El efecto de la consanguinidad .....</b>	<b>17</b>
<b>I.2.3.3. Respuesta directa y correlacionada .....</b>	<b>20</b>
<b>I.2.4. Grupos de contemporáneos: fijo o aleatorio .....</b>	<b>22</b>
<b>I.3. Evaluaciones genéticas con dominancia y consanguinidad.....</b>	<b>23</b>
<b>I.3.1. Dominancia y Consanguinidad.....</b>	<b>24</b>
<b>I.3.1.1. Cambios en el valor medio .....</b>	<b>24</b>
<b>I.3.1.2. Cambios en la varianza y covarianza .....</b>	<b>26</b>
<b>I.3.2. Estimación de la componente dominante .....</b>	<b>29</b>
<b>II. OBJETIVOS .....</b>	<b>32</b>
<b>II.1. Objetivo general.....</b>	<b>32</b>
<b>II.2. Objetivos específicos .....</b>	<b>32</b>
<b>III. MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>	<b>33</b>
<b>III.1. Material Animal .....</b>	<b>33</b>
<b>III.1.1. Manejo.....</b>	<b>33</b>
<b>III.1.2. Descripción de las líneas .....</b>	<b>34</b>
<b>III.2. Descripción de las bases de datos empleadas .....</b>	<b>35</b>
<b>III.3. Análisis de datos .....</b>	<b>37</b>

III.3.1. Análisis descriptivo .....	37
III.3.2. Análisis genético.....	37
III.3.2.1. Análisis genético de NT, NV, ND y NS en las líneas A, V, H y LP con modelos sin dominancia o con dominancia en estructura aleatoria. ...	38
III.3.2.2. Análisis genético de ND, en las líneas A, V y H, con modelos sin dominancia, dominancia en estructura aleatoria y dominancia completa.	39
IV. RESULTADOS y DISCUSIÓN.....	42
IV.1. Análisis descriptivo.....	42
IV.2. Modelos que no consideran la dominancia en estructura de consanguinidad completa.....	53
IV.2.1. Estimación de componentes de varianzas y parámetros genéticos ...	53
IV.2.2. Depresión Consanguínea .....	68
IV.2.3 Tendencias genéticas, ambientales y fenotípicas.....	70
IV.3. Análisis genético de ND, en las líneas A, V y H, con modelos sin dominancia, dominancia en estructura aleatoria y dominancia completa. ....	74
IV.3.1. Estimación de componentes de varianzas y parámetros genéticos ...	75
IV.3.2. Estimación de la varianza genética poblacional y de su composición .....	83
V. DISCUSIÓN GENERAL .....	87
VI. CONCLUSIONES.....	89
VII. BIBLIOGRAFÍA.....	91
VIII. APÉNDICE .....	101
VIII.1. Cálculo de las relaciones aditivas y de dominancia en una población con consanguinidad.....	101
VIII.2. Estimación de parámetros genéticos: modelo equivalente .....	104
VIII.3. Estimación de varianzas genéticas poblacionales.....	107
VIII.4. Bibliografía del apéndice .....	110

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla I.1.1:</b> Producción de carne de conejo mundial en toneladas, según continente.	3
<b>Tabla I.1.2:</b> Calidad nutricional comparativa entre las carnes más consumidas en el mundo. ....	4
<b>Tabla I.2.3.1.1:</b> Revisión de estimaciones de heredabilidad ( $h^2$ ) y repetibilidad (r) en caracteres de tamaño de camada en conejos. ....	13
<b>Tabla III.2.1:</b> Período para los datos considerados según línea y modelo. ....	36
<b>Tabla III.2.2:</b> Composición del conjunto de datos. ....	36
<b>Tabla IV.1.1:</b> Frecuencia de la cantidad de pariciones. ....	43
<b>Tabla IV.1.2:</b> Frecuencia del estado fisiológico de las hembras al momento de la monta. ....	43
<b>Tabla IV.1.3:</b> Medidas resumen según agrupamiento secuencial de las generaciones en la línea A. ....	48
<b>Tabla IV.1.4:</b> Medidas resumen según agrupamiento secuencial de las generaciones en la línea V. ....	49
<b>Tabla IV.1.5:</b> Medidas resumen según agrupamiento secuencial de las generaciones en la línea H. ....	49
<b>Tabla IV.1.6:</b> Medidas resumen según agrupamiento secuencial de las generaciones en la línea LP. ....	50
<b>Tabla IV.1.7:</b> Promedio (Pro) y Coeficiente de variación (CV) en las líneas A, V, H y LP para el carácter número de destetados, según las estaciones del año. ....	50
<b>Tabla IV.2.1.1:</b> Estimación de $\sigma_{AR}^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (1) o con ella (2). ....	54
<b>Tabla IV.2.1.2:</b> Estimación de $h^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (1) o con ella (2). ....	55
<b>Tabla IV.2.1.3:</b> Estimación de $\sigma_p^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (1) o con ella (2). ....	55
<b>Tabla IV.2.1.4:</b> Estimación de $p^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (1) o con ella (2). ....	55
<b>Tabla IV.2.1.5:</b> Estimación de $\sigma_e^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (1) o con ella (2). ....	56
<b>Tabla IV.2.1.6:</b> Estimación de $\sigma_{AR}^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (3) o con ella (4). ..	57
<b>Tabla IV.2.1.7:</b> Estimación de $h^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (3) o con ella (4). ..	57
<b>Tabla IV.2.1.8:</b> Estimación de $\sigma_{DR}^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (3) o con ella (4). ..	57
<b>Tabla IV.2.1.9:</b> Estimación de $d_R^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (3) o con ella (4). ..	58
<b>Tabla IV.2.1.10:</b> Estimación de $\sigma_p^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (3) o con ella (4). ..	58
<b>Tabla IV.2.1.11:</b> Estimación de $p^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (3) o con ella (4). ..	58
<b>Tabla IV.2.1.12:</b> Estimación de $\sigma_e^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (3) o con ella (4). ..	59

<b>Tabla IV.2.1.13:</b> Estimación de $\sigma_{AR}^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (5) o con ella (6).....	60
<b>Tabla IV.2.1.14:</b> Estimación de $h^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (5) o con ella (6).....	60
<b>Tabla IV.2.1.15:</b> Estimación de $\sigma_p^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (5) o con ella (6).....	61
<b>Tabla IV.2.1.16:</b> Estimación de $p^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (5) o con ella (6).....	61
<b>Tabla IV.2.1.17:</b> Estimación de $\sigma_{ae}^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (5) o con ella (6).....	61
<b>Tabla IV.2.1.18:</b> Estimación de $ae^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (5) o con ella (6).....	62
<b>Tabla IV.2.1.19:</b> Estimación de $\sigma_e^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (5) o con ella (6).....	62
<b>Tabla IV.2.1.20:</b> Estimación de $\sigma_{AR}^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).....	63
<b>Tabla IV.2.1.21:</b> Estimación de $h^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).....	63
<b>Tabla IV.2.1.22:</b> Estimación de $\sigma_{DR}^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).....	64
<b>Tabla IV.2.1.23:</b> Estimación de $d_R^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).....	64
<b>Tabla IV.2.1.24:</b> Estimación de $\sigma_p^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).....	64
<b>Tabla IV.2.1.25:</b> Estimación de $p^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).....	65
<b>Tabla IV.2.1.26:</b> Estimación de $\sigma_{ae}^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).....	65
<b>Tabla IV.2.1.27:</b> Estimación de $ae^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).....	65

<b>Tabla IV.2.1.28:</b> Estimación de $\sigma_e^2$ en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).....	66
<b>Tabla IV.2.1.29:</b> Estimación de $r$ en las líneas A, V, H y LP, según modelos 1 y 8. ..	66
<b>Tabla IV.2.2.1:</b> Depresión consanguínea (gazapos/camada) para las líneas A, V, H y LP en los modelos con año-estación fijo sin dominancia en estructura aleatoria (2) o con ella (4).....	68
<b>Tabla IV.2.2.2:</b> Depresión consanguínea (gazapos/camada) estimada para las líneas A, V, H y LP en los modelos con año-estación aleatorio sin dominancia en estructura aleatoria (6) o con ella (8). .....	69
<b>Tabla IV.3.1.1:</b> Estimación de parámetros en la línea A. Modelo 6: año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria, con consanguinidad. ....	76
<b>Tabla IV.3.1.2:</b> Estimación de parámetros en la línea V. Modelo 6: año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria, con consanguinidad. ....	76
<b>Tabla IV.3.1.3:</b> Estimación de parámetros en la línea H. Modelo 6: año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria, con consanguinidad. ....	76
<b>Tabla IV.3.1.4:</b> Estimación de parámetros en la línea A. Modelo 8: año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria, con consanguinidad.....	77
<b>Tabla IV.3.1.5:</b> Estimación de parámetros en la línea V. Modelo 8: año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria, con consanguinidad.....	77
<b>Tabla IV.3.1.6:</b> Estimación de parámetros en la línea H. Modelo 8: año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria, con consanguinidad.....	78
<b>Tabla IV.3.1.7:</b> Estimación de parámetros en la línea A. Modelo completo: año-estación aleatorio, con dominancia completa y consanguinidad.....	79
<b>Tabla IV.3.1.8:</b> Estimación de parámetros en la línea V. Modelo completo: año-estación aleatorio, con dominancia completa y consanguinidad.....	80
<b>Tabla IV.3.1.9:</b> Estimación de parámetros en la línea H. Modelo completo: año-estación aleatorio, con dominancia completa y consanguinidad.....	80
<b>Tabla IV.3.2.1:</b> Estadísticos necesarios para la estima de las varianzas en las poblaciones A, V y H.....	84
<b>Tabla IV.3.2.2:</b> Comparación de las estimaciones –media posterior (desviación típica posterior) - de parámetros en la línea A entre la poblaciones base (generación 0) y A (generaciones 40 a 43) en los modelos sin dominancia en estructura aleatoria (6), con dominancia en estructura aleatoria (8) y completo.....	85
<b>Tabla IV.3.2.3:</b> Comparación de las estimaciones –media posterior (desviación típica posterior) - de parámetros en la línea V entre la poblaciones base (generación 0) y V (generaciones 37 a 39) en los modelos sin dominancia en estructura aleatoria (6), con dominancia en estructura aleatoria (8) y completo.....	86
<b>Tabla IV.3.2.4:</b> Comparación de las estimaciones –media posterior (desviación típica posterior) - de parámetros en la línea H entre la poblaciones base (generación 0) y H (generaciones 11 a 14) en los modelos sin dominancia en estructura aleatoria (6), con dominancia en estructura aleatoria (8) y completo.....	87

## ÍNDICE DE GRÁFICAS

<b>Gráfica I.1.1:</b> Evolución de la producción de carne de conejo en el mundo. (Elaboración propia con datos de FAO STAT 2015).....	1
<b>Gráfica I.1.2:</b> Evolución relativa de la producción de carne de conejo respecto de la producción de carne de las especies ovina y caprina. (Elaboración propia con datos de FAO STAT 2015).....	2
<b>Gráfica I.1.4:</b> Producción mundial de carne de conejo a nivel continental.....	3
<b>Gráfica I.1.5:</b> Producción anual (Promedio 1993-2013) de los cinco principales países productores de carne de conejo. Fuente FAO STAT 2015. ....	4
<b>Gráfica I.2.1:</b> Esquema de la producción cunícola intensiva.....	7
<b>Gráfica IV.1.1:</b> Distribución de las variables nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV), número de destetados (ND) y número de sacrificados (NS) en la línea A.....	44
<b>Gráfica IV.1.2:</b> Distribución de las variables nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV), número de destetados (ND) y número de sacrificados (NS) en la línea V. ....	44
<b>Gráfica IV.1.3:</b> Distribución de las variables nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV), número de destetados (ND) y número de sacrificados (NS) en la línea H. ....	45
<b>Gráfica IV.1.4:</b> Distribución de las variables nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV) y número de destetados (ND) en la línea LP.....	45
<b>Gráfica IV.1.5:</b> Evolución de las medias fenotípicas por generación de las variables nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV), número de destetados (ND) y número de sacrificados (NS) en la línea A. ....	46
<b>Gráfica IV.1.6:</b> Evolución de las medias fenotípicas por generación de las variables nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV), número de destetados (ND) y número de sacrificados (NS) en la línea V. ....	46
<b>Gráfica IV.1.7:</b> Evolución de las medias fenotípicas por generación de las variables nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV), número de destetados (ND) y número de sacrificados (NS) en la línea H.....	47
<b>Gráfica IV.1.8:</b> Evolución de las medias fenotípicas por generación de las variables nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV) y número de destetados (ND) en la línea LP..	47
<b>Gráfica IV.1.9:</b> Evolución del coeficiente de consanguinidad promedio por generación en la línea A.....	51
<b>Gráfica IV.1.10:</b> Evolución del coeficiente de consanguinidad promedio por generación en la línea V. ....	51
<b>Gráfica IV.1.11:</b> Evolución del coeficiente de consanguinidad promedio por generación en la línea H. ....	52
<b>Gráfica IV.1.12:</b> Evolución del coeficiente de consanguinidad promedio por generación en la línea LP. ....	52
<b>Gráfica IV.2.3.1:</b> Evolución de las medias generacionales para el carácter número de destetados de la línea H. Modelo 2: año-estación fijo, sin dominancia en estructura aleatoria y con consanguinidad.....	71
<b>Gráfica IV.2.3.2:</b> Evolución de medias generacionales en el carácter número de destetados de la línea H. Modelo 4: año-estación fijo, con dominancia en estructura aleatoria y con consanguinidad.....	71
<b>Gráfica IV.2.3.3:</b> Evolución de medias generacionales en el carácter número de destetados de la línea H. Modelo 6: año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria y con consanguinidad.....	72

<b>Gráfica IV.2.3.4:</b> Evolución de medias generacionales en el carácter número de destetados de la línea H. Modelo 8: año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria y con consanguinidad.....	72
<b>Gráfica IV.2.3.5:</b> Evolución de las medias generacionales para el carácter número de destetados de la línea A. Modelo 2: año-estación fijo, sin dominancia en estructura aleatoria (DR), con consanguinidad.....	73
<b>Gráfica IV.2.3.6:</b> Evolución de las medias generacionales para el carácter número de destetados de la línea A. Modelo 6: año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria, con consanguinidad.....	74
<b>Gráfica VIII.1.1:</b> Modos de identidad entre dos individuos, V (fila superior) y W (fila inferior). Los cuadrados denotan al gen de origen materno y los círculos a los de origen paterno. ....	102

## RESUMEN

El objetivo principal de esta tesis fue evaluar la aplicación de distintos modelos para analizar los caracteres reproductivos (tamaño de camada) en cuatro líneas de conejos para carne. Esto a los efectos de cuantificar las componentes genéticas más relevantes, incluyendo la dominancia y proporcionar información de base para el desarrollo de planes de mejora. Las líneas involucradas fueron la A, V, H y LP, originadas bajo diferentes criterios, pero todas seleccionadas por el tamaño de camada al destete. El número de registros analizados fue respectivamente de 18000, 23000, 8500 y 6700. Los caracteres estudiados fueron el tamaño de camada al nacimiento (NT), el número de nacidos vivos (NV), el número de gazapos destetados (ND) y el número de gazapos sacrificados (NS). Este último carácter no se incluyó en la línea LP.

Los objetivos específicos de este trabajo fueron la descripción fenotípica de los caracteres en las distintas líneas, la estimación de las varianzas y parámetros genéticos y el estudio de tendencias genéticas en el carácter ND. También se incluyó la estimación del efecto de la consanguinidad en distintos modelos y caracteres, en el contexto de una estrecha asociación de la consanguinidad, los efectos año-estación y el progreso genético. Conforme se produce el progreso se va incrementando la consanguinidad.

Dependiendo de la línea y el modelo propuesto, se han considerado diferentes conjuntos de datos, diferenciados por la cantidad de generaciones que incluyeron. Al modelo que considera el efecto de la consanguinidad sobre la media y las matrices de covarianzas dominantes, le hemos denominado "completo". En algunas líneas, este modelo fue evaluado con archivos que contaron con registros de más generaciones. El modelo completo fue aplicado solo al carácter ND, en las líneas A, V y H.

En la sección **IV.1.** se presentan los resultados del análisis descriptivo de las líneas empleando la información de las generaciones 0 a 37 para la línea A, 0 a 34 para la V, 0 a 14 para la H y 0 a 7 para la LP. Las distribuciones de los caracteres manifiestan una leve asimetría a izquierda. En la evolución de las medias fenotípicas por generación se observa que los caracteres NV, ND y NS, acompañan la evolución de NT. En las líneas A y V se aprecian tendencias claramente ascendentes en tanto que en las líneas H y LP, que llevan menos generaciones de selección y han comenzado de valores medios más altos, la evolución de las medias es más estable. El agrupamiento de las generaciones en cada línea, permite ver de manera más adecuada el resultado del proceso selectivo sobre los caracteres. Los grupos iniciales y finales incluyeron las siguientes generaciones: 0 a 9 y 30 a 37 en la A, 0 a 9 y 30 a 34 en la V, 0 a 4 y 10 a 15 en la H y 0 a 2 y 6 a 7 en la LP.

Para ND, la diferencia entre los promedios de los grupos generacionales finales e iniciales fue de 2.4, 0.61, 1.68 y 0.14 gazapos en las líneas A, V, H y LP. Todas las líneas mostraron un aumento en los coeficientes de consanguinidad promedio por generación. En las últimas generaciones de las líneas A y V estos coeficientes alcanzaron los valores de 0.30 y 0.25, respectivamente. A igual generación, las líneas H y LP, presentan valores semejantes a los de la A y V.

En la sección **IV.2.** se muestran los resultados de los modelos que no consideran la dominancia en estructura de consanguinidad completa. Todos los

modelos incluyen como efectos fijos el estado fisiológico de la hembra al momento de la monta (EF) y en ocasiones el año estación (AE) y el efecto de la consanguinidad como covariable (F). En los efectos aleatorios siempre se incluyó el valor de cría ( $a$ ), el efecto permanente de la hembra ( $p$ ), el error ( $e$ ) y en ocasiones el año-estación ( $ae$ ) y el efecto de dominancia ( $d_R$ ) en estructura aleatoria. Los modelos evaluados fueron:

Modelo 1: Efectos Fijos: EF y AE	Efectos Aleatorios: $a, p$ y $e$
Modelo 2: Efectos Fijos: EF, AE y F	Efectos Aleatorios: $a, p$ y $e$
Modelo 3: Efectos Fijos: EF y AE	Efectos Aleatorios: $a, p, d_R$ y $e$
Modelo 4: Efectos Fijos: EF, AE y F	Efectos Aleatorios: $a, p, d_R$ y $e$ .
Modelo 5: Efectos Fijos: EF	Efectos Aleatorios: $a, p, ae$ y $e$
Modelo 6: Efectos Fijos: EF y F	Efectos Aleatorios: $a, p, ae$ y $e$
Modelo 7: Efectos Fijos: EF	Efectos Aleatorios: $a, p, ae, d_R$ y $e$
Modelo 8: Efectos Fijos: EF y F	Efectos Aleatorios: $a, p, ae, d_R$ y $e$

Existe una fuerte asociación entre la consanguinidad de los animales y el año-estación, reflejado por altos coeficientes de correlación intraclase en relación al AE. Al comparar los modelos 1 y 2, cuando el efecto del año-estación es fijo y no se incluye el efecto de la dominancia  $d_R$ , no se observaron diferencias en las estimaciones de las varianzas aditivas ( $\sigma_{AR}^2$ ), permanentes ( $\sigma_p^2$ ), del error ( $\sigma_e^2$ ) y las heredabilidades ( $h^2$ ). Los valores más altos de  $h^2$  correspondieron a NT (0.16 en líneas V y LP y 0.09 en H). Con excepción a la línea H, cuyas estimas son algo menores, en NV los valores oscilaron entre 0.09 y 0.12 y en ND y NS entre 0.08 y 0.10. La varianza de los efectos permanentes fue mayor para NT y luego decrece en los sucesivos caracteres, oscilando entre 0.15 y 0.06.

En los modelos 3 y 4, y al igual que los modelos 1 y 2, la inclusión de F no modificó substancialmente las estimas de las varianzas ni de  $p^2 = \sigma_p^2 / \sigma_T^2$ , aunque en la línea H se observó una ligera disminución de la  $\sigma_p^2$  y un aumento de  $\sigma_{DR}^2$ . La estima de  $\sigma_{DR}^2$  resultó de mayor magnitud en las líneas H y LP para NT, NV y ND. Inclusive, en los últimos dos caracteres el cociente  $d_R^2 = \sigma_{DR}^2 / \sigma_T^2$  resultó mayor que  $h^2$ . La inclusión de  $d_{DR}$  indujo a una disminución de las estimas  $\sigma_{AR}^2$  y  $\sigma_p^2$  en las líneas H y LP (excepto de NS en la línea H que en los modelos 1, 2 y 3 no se modificó). También disminuyeron las  $h^2$  de NT, NV y ND en la línea H, de NV y ND en la línea LP y de NT en la línea A. En estos casos la disminución de  $p^2$  fue más notoria.

En los modelos 5 y 6 que incluyeron el año-estación ( $ae$ ) como efecto aleatorio, sin la presencia de  $d_R$ , se observaron cambios en las estimaciones de  $\sigma_{AR}^2$  y  $\sigma_p^2$  al incluir la consanguinidad (modelo 6), en particular se aprecia una tendencia al aumento de la magnitud de las estimas de  $\sigma_{AR}^2$  y a una disminución en las de  $\sigma_p^2$ , no alterándose la  $\sigma_e^2$ . También se observó un incremento en las estimas de las heredabilidades, mientras que las de  $p^2$  no se modificaron sustancialmente. La inclusión del año-estación como efecto aleatorio, atenúa la asociación con F, al considerar de manera implícita una distribución normal para su efecto como información *a priori*. En general, en la comparación con los modelos 1 y 2 (con efecto año-estación fijo), se observó una disminución de las heredabilidades en todas las líneas y caracteres.

Cuando el año-estación fue aleatorio (*ae*) y se incluyó  $d_R^2$  (modelos 7 y 8), el ajuste de depresión consanguínea provocó una tendencia a aumentar la  $\sigma_{AR}^2$ , y disminuir la  $\sigma_{DR}^2$ . Las heredabilidades manifestaron leves cambios tendiendo a aumentar. Los valores de  $d_R^2$  en las líneas H y LP, fueron superiores a los obtenidos en los modelos 3 y 4 (año-estación fijo) con valores de 0.10, 0.12 y 0.09 en H y 0.06, 0.09 y 0.11 en LP, en los caracteres NT, NV y ND. Al comparar los modelos 4 y 8 se detectó que la  $\sigma_F^2$  aumentó ligeramente con el modelo 8, aunque la  $\sigma_{AR}^2$  disminuyó para el último, la única excepción a esto se dio para NV en la línea LP que tuvo valores estimados semejantes en ambos modelos. De manera contraria,  $\sigma_{DR}^2$  tendió a ser mayor para el modelo 8 que para el 4, en todas las líneas salvo en la V, ya que en ésta línea la componente  $\sigma_{DR}^2$  es casi nula. Para algunos caracteres (NV) de la línea LP la  $\sigma_{DR}^2$  disminuyó ligeramente al tratar el año-estación como aleatorio.

Los coeficientes de repetibilidad (*r*) fueron similares en todas las líneas cuando éstos son estimados con los modelos 1 y 8, claramente hubo una tendencia decreciente en la dirección NT, NV, ND y NS.

La depresión consanguínea se expresó como número de gazapos por camada para un coeficiente de consanguinidad igual a 1. Cuando las depresiones consanguíneas se estimaron en los modelos 2 y 4, ciertas estimas fueron contrarias a lo esperado (efecto positivo de la consanguinidad sobre el tamaño de camada) y en general no confiables. En cambio, cuando las depresiones consanguíneas fueron estimadas en los modelos 6 y 8 donde el año-estación es aleatorio, se observó un relajamiento en la asociación entre los coeficientes de consanguinidad y el año-estación, permitiendo una mejor interpretación de los resultados. En estos dos últimos modelos, las estimas fueron siempre negativas, aunque con errores típicos elevados, especialmente en la línea LP. También hay que señalar que estos errores son más bajos que los correspondientes para las estimadas con los modelos 2 y 4 donde el año-estación es fijo. La línea que manifestó menor efecto de depresión consanguínea fue la A, siendo el carácter más afectado NV, con -2.7 gazapos/camada. En el resto de las líneas, la depresión para NT fue similar, -7.38 a -7.56 gazapos/camada. Para NV el mayor efecto de depresión lo mostró la línea V (-9.06 gazapos/camada). Para los caracteres ND y NS los valores fueron semejantes, fluctuando entre -5.21 y -6.7 gazapos por camada.

En relación a las tendencias genéticas, ambientales y fenotípicas se tomaron como referencia dos líneas: una en la cual la  $\sigma_{DR}^2$  se mostró importante (línea H) y otra en la que no (línea A). En la línea H, la tendencia fenotípica se mostró sin pendiente significativa. Al analizar los distintos componentes de ésta, cuando se predijeron con los modelos 2 y 4 (efecto de año-estación fijo), se evidenció una tendencia negativa de las soluciones para año-estación y una tendencia genética aditiva de 0.11 y 0.06 gazapos por generación, respectivamente. Con las estimaciones realizadas con los modelos 6 y 8 (efecto de año-estación aleatorio), las tendencias del año-estación fluctuaron, como era de esperar, en torno al cero. La tendencia genética fue de 0.07 y 0.03 gazapos por generación, respectivamente. En términos de tendencia genética, la inclusión de  $d_R$  en un modelo con año-estación fijo, tuvo un efecto similar al de incluir el año-estación como aleatorio en un modelo sin  $d_R$ .

Cuando ambos, año-estación aleatorio y  $d_R$  están presentes en el modelo, la tendencia genética se aproxima más a la fenotípica, lo que es un indicio de la falta de sesgo en la estimación de la primera. En el caso de la línea A, en donde la tendencia fenotípica fue de 0.088 gazapos por generación, el modelo 2 estimó una respuesta genética aditiva de 0.15 gazapos por generación y una tendencia negativa para el efecto año-estación. La incorporación del año-estación como aleatorio estimó una tendencia de 0.10 gazapos por generación, resultando más acorde a los resultados fenotípicos y la respuesta estimada previamente empleando una población control.

La sección **IV.3.1.** presenta el análisis genético del carácter ND, en las líneas A, V y H, con modelos sin dominancia, dominancia en estructura aleatoria y dominancia completa (modelos 6, 8 y completo), con el objeto de estimar parámetros genéticos con metodología bayesiana que usa muestreo de Gibbs. Tanto con el modelo 6, como con el 8 las heredabilidades estimadas para ND fueron muy similares a las previamente estimadas usando REML y una base de datos ligeramente más pequeña (en las líneas A y V). Algo parecido ocurrió para la componente  $\sigma_{DR}^2$ . Sin embargo, respecto a las estimas de las  $\sigma_{ae}^2$  en las líneas A y V con la consideración de un mayor número de registros, se observó un aumento de ellas.

Con respecto al modelo completo, que además del efecto del año-estación aleatorio y de la dominancia en estructura aleatoria, consideró el efecto de la dominancia en estructura de consanguinidad completa y la covarianza entre los valores aditivos y dominantes en la población completamente consanguínea, las estimas de  $\sigma_{DR}^2$  y  $\sigma_{DI}^2$  fueron de 0.09 y 2.15 en la línea A, 0.13 y 1.99 en la V y de 0.3 y 4.99 en la H. La covarianza entre los efectos aditivos y dominantes en la población completamente consanguínea fue de -0.65, -0.69 y -0.06 para las líneas A, V y H, respectivamente. Los resultados con el modelo completo mantuvieron una concordancia razonable con los correspondientes a los modelos aproximados. El criterio DIC, seleccionó el modelo 8 para la línea V y el completo para las líneas A y H.

En la sección **IV.3.2.** se desarrolló la estimación de la varianza genética poblacional, varianza genética para un cierto subconjunto de animales de cada una de las líneas, y de su composición. En los casos estudiados estos subconjuntos los definen animales de las últimas generaciones de las líneas A, V y H. En tal sentido las poblaciones A, V y H se conformaron con las generaciones 40 a 43, 37 a 39 y 11 a 14, respectivamente. Los modelos considerados fueron el 6, el 8 y el completo.

El interés de estimar los componentes de la varianza genética poblacional en las últimas generaciones de las líneas estudiadas permite disponer de estimaciones actuales de los parámetros genéticos. Esto puede ser de valor para predecir el progreso genético que en el momento actual se podría esperar. Por comparación de estos valores con los estimados en la población base se apreciará el efecto de la selección sobre el cambio de las varianzas genéticas.

En la línea A se observó una disminución de la varianza genética aditiva en todos los modelos. La varianza dominante, en estructura aleatoria disminuyó en los modelos 8 y completo, mientras que la varianza genética total, disminuyó en los modelos 6 y 8. Las heredabilidades en sentido estricto disminuyeron en la

población de las generaciones recientes. En la línea V a nivel de la población se observó una reducción de la estima de la heredabilidad y de las varianzas aditiva, dominante y total. En la línea H, pese a la disminución en las varianzas aditiva y dominante en estructura aleatoria, se observó un aumento de la varianza total impulsada por la estima de la varianza dominante en estructura de consanguinidad total. De igual manera, en esta línea es en la única en la que la covarianza aditiva-dominante en consanguinidad no es claramente negativa.

Del conjunto de resultados presentados en este trabajo, a modo de implicación práctica, resultaría aconsejable considerar el efecto año estación como aleatorio e incluir la dominancia tanto en estructura aleatoria como consanguínea, aunque dada la dificultad de implementación que el modelo completo supone, una solución alternativa pudiera ser considerarla sólo en estructura aleatoria en los modelos de evaluación de caracteres de tamaño de camada en conejos para carne

## RESUM

L'objectiu principal d'esta tesi va ser avaluar l'aplicació de distints models per a analitzar els caràcters reproductius (tamany de ventrada) en quatre línies de conills de carn per a quantificar les components genètiques més rellevants, incloent la dominància i proporcionar informació de base per al desenrotllament de plans de millora. Les línies involucrades van ser la A, V, H i LP, originades amb diferents criteris, però totes seleccionades per tamany de ventrada al deslletament. El nombre de registres analitzats va ser respectivament de 18000, 23000, 8500 i 6700. Els caràcters estudiats van ser tamany de ventrada al naixement (NT), número de nascuts vius (NV), número de deslletats (ND) i el número de sacrificats (NS). Este últim caràcter no es va incloure en la línia LP. Els objectius específics d'este treball van ser la descripció fenotípica dels caràcters en les distintes línies, l'estimació de les variàncies i paràmetres genètics i l'estudi de tendències genètiques en el caràcter ND. També es va incloure l'estimació de l'efecte de la consanguinitat en distints models i caràcters, en el context d'una estreta associació de la consanguinitat, els efectes any-estació i el progrés genètic. Conforme es produïx el progrés es va incrementant la consanguinitat. Depenent de la línia i el model proposat, s'han considerat diferents conjunts de dades, diferenciats per la quantitat de generacions que van incloure. Al model que considera l'efecte de la consanguinitat sobre la mitjana i les matrius de covariàncies dominants, li hem denominat "complet". En algunes línies, este model va ser avaluat amb arxius que van comptar amb registres de més generacions. El model complet va ser aplicat només al caràcter ND, en les línies A, V i H.

En la secció **IV.1.** es presenten els resultats de l'anàlisi descriptiu de les línies utilitzant la informació de les generacions 0 a 37 per a la línia A, 0 a 34 per a la V, 0 a 14 per a la H i 0 a 7 per a la LP. Les distribucions dels caràcters manifesten una lleu asimetria cap a l'esquerra. En l'evolució de les mitges fenotípiques per generació s'observa que els caràcters NV, ND i NS, acompanyen l'evolució de NT. En les línies A i V s'aprecien tendències clarament ascendents en tant que en les línies H i LP, que porten menys generacions de selecció i han començat amb valors mitjans més alts, l'evolució de les mitges és més estable. L'agrupament de les generacions en cada línia, permet veure de manera més adequada el resultat del procés selectiu sobre els caràcters. Els grups inicials i finals van incloure les generacions següents: 0 a 9 i 30 a 37 en la A, 0 a 9 i 30 a 34 en la V, 0 a 4 i 10 a 15 en la H i 0 a 2 i 6 a 7 en la LP. Per a ND, la diferència entre les mitjanes dels grups generacionals finals i inicials va ser de 2.4, 0.61, 1.68 i 0.14 gazapos deslletats en les línies A, V, H i LP. Totes les línies van mostrar un augment en els coeficients de consanguinitat mitjans per generació. En les últimes generacions de les línies A i V estos coeficients van aconseguir els valors de 0.30 i 0.25, respectivament. A la mateixa generació, les línies H i LP, presenten valors semblants als de la A i V.

En la secció **IV.2.** es mostren els resultats dels models que no consideren la dominància en estructura de consanguinitat completa. Tots els models inclouen com a efectes fixos l'estat fisiològic de la femella al moment de la muntada (EF) i de vegades l'any estació (AE) i l'efecte de la consanguinitat com covariable (F). En els efectes aleatoris sempre es va incloure el valor de cria ( $a$ ), l'efecte

permanent de la femella ( $p$ ), l'error ( $e$ ) i de vegades l'any-estació ( $ae$ ) i l'efecte de dominància ( $d_R$ ) en estructura aleatòria. Els models avaluats van ser:

Model 1: Efectes Fixos: EF i AE	Efectes Aleatoris: $a, p$ i $e$
Model 2: Efectes Fixos: EF, AE i F	Efectes Aleatoris: $a, p$ i $e$
Model 3: Efectes Fixos: EF i AE	Efectes Aleatoris: $a, p, d_R$ i $e$
Model 4: Efectes Fixos: EF, AE i F	Efectes Aleatoris: $a, p, d_R$ i $e$ .
Model 5: Efectes Fixos: EF	Efectes Aleatoris: $a, p, ae$ i $e$
Model 6: Efectes Fixos: EF i F	Efectes Aleatoris: $a, p, ae$ i $e$
Model 7: Efectes Fixos: EF	Efectes Aleatoris: $a, p, ae, d_R$ i $e$
Model 8: Efectes Fixos: EF i F	Efectes Aleatoris: $a, p, ae, d_R$ i $e$

Hi ha una forta associació entre la consanguinitat dels animals i l'any-estació, reflectit per alts coeficients de correlació intraclasse en relació a l'AE. Al comparar els models 1 i 2, quan l'efecte de l'any-estació és fix i no s'inclou l'efecte de la dominància  $d_R$ , no es van observar diferències en les estimacions de les variàncies aditives ( $\sigma_{AR}^2$ ), permanents ( $\sigma_p^2$ ), de l'error ( $\sigma_e^2$ ) i en les heretabilitats ( $h^2$ ). Els valors més alts de  $h^2$  van correspondre a NT (0.16 en les línies V i LP i 0.09 en H). Amb excepció de la línia H, les estimes de la qual són quelcom menors, en NV els valors van oscil·lar entre 0.09 i 0.12 i en ND i NS entre 0.08 i 0.10. La variància dels efectes permanents va ser major per a NT i després decreix en els successius caràcters, oscil·lant entre 0.15 i 0.06.

En els models 3 i 4, i igual que els models 1 i 2, la inclusió de F no va modificar substancialment les estimes de les variàncies ni de  $p^2 = \sigma_p^2 / \sigma_T^2$ , encara que en la línia H es va observar una lleugera disminució de la  $\sigma_p^2$  i un augment de  $\sigma_{DR}^2$ . L'estima de  $\sigma_{DR}^2$  va resultar de major magnitud en les línies H i LP per a NT, NV i ND. Inclusivament, en els últims dos caràcters el quocient  $d_R^2 = \sigma_{DR}^2 / \sigma_T^2$  va resultar major que  $h^2$ . La inclusió de  $d_{DR}$  va induir a una disminució de les estimes  $\sigma_{AR}^2$  i  $\sigma_p^2$  en les línies H i LP (excepte de NS en la línia H que en els models 1, 2 i 3 no es va modificar). També van disminuir les  $h^2$  de NT, NV i ND en la línia H, de NV i ND en la línia LP i de NT en la línia A. En estos casos la disminució de  $p^2$  va ser més notòria.

En els models 5 i 6 que van incloure l'any-estació ( $ae$ ) com a efecte aleatori, sense la presència de  $d_R$ , es van observar canvis en les estimacions de  $\sigma_{AR}^2$  i  $\sigma_p^2$  a l'incloure la consanguinitat (model 6), en particular s'aprecia una tendència a l'augment de la magnitud de les estimes de  $\sigma_{AR}^2$  i a una disminució en les de  $\sigma_p^2$ , no alterant-se la  $\sigma_e^2$ . També es va observar un increment en les estimes de les heretabilitats, mentres que les de  $p^2$  no es van modificar substancialment. La inclusió de l'any-estació com a efecte aleatori, atenua l'associació amb F, al considerar de manera implícita una distribució normal per al seu efecte com a informació *a priori*. En general, en la comparació amb els models 1 i 2 (amb efecte any-estació fix), es va observar una disminució de les heretabilitats en totes les línies i caràcters.

Quan l'any-estació va ser aleatori ( $ae$ ) i es va incloure  $d_R^2$  (models 7 i 8), l'ajust de depressió consanguínia va provocar una tendència a augmentar la  $\sigma_{AR}^2$ , i disminuir la  $\sigma_{DR}^2$ . Les heretabilitats van manifestar lleus canvis tendint a augmentar. Els valors de  $d_R^2$  en les línies H i LP, van ser superiors als obtinguts en els models 3 i 4 (any-estació fix) amb valors de 0.10, 0.12 i 0.09 en H i 0.06, 0.09 i 0.11 en LP, en els caràcters NT, NV i ND. Al comparar els models 4 i 8

es va detectar que la  $\sigma_T^2$  va augmentar lleugerament amb el model 8, encara que la  $\sigma_{AR}^2$  va disminuir per a l'últim, l'única excepció a açò es va donar per a NV en la línia LP que va tindre valors estimats semblants en ambdós models. De manera contrària,  $\sigma_{DR}^2$  va tendir a ser major per al model 8 que per al 4, en totes les línies excepte en la V, ja que en esta línia la component  $\sigma_{DR}^2$  és quasi nul·la. Per a alguns caràcters (NV) de la línia LP la  $\sigma_{DR}^2$  va disminuir lleugerament al tractar l'any-estació com aleatori.

Els coeficients de repetibilitat ( $r$ ) van ser semblants en totes les línies quan estos eren estimats amb els models 1 i 8. Clarament va haver-hi una tendència decreixent en la direcció NT, NV, ND i NS.

Quan les depressions consanguínies es van estimar en els models 2 i 4, certes estimes van ser contràries al que s'espera (efecte positiu de la consanguinitat sobre el tamany de ventrada) i en general no confiabls. En canvi, quan les depressions consanguínies van ser estimades en els models 6 i 8 on l'any-estació és aleatori, es va observar un relaxament en l'associació entre els coeficients de consanguinitat i l'any-estació, permetent una millor interpretació dels resultats. En estos dos últims models, les estimes van ser sempre negatives, encara que amb errors típics elevats, especialment en la línia LP. També cal assenyalar que estos errors són més baixos que els corresponents per a les estimades amb els models 2 i 4 on l'any-estació és fix. La línia que va manifestar menor efecte de depressió consanguínia va ser la A, sent el caràcter més afectat NV, amb -2.7 gazapos/ventrada. En la resta de les línies, la depressió per a NT va ser semblant, -7.38 a -7.56 gazapos/ventrada. Per a NV el major efecte de depressió ho va mostrar la línia V (-9.06 gazapos/ventrada). Per als caràcters ND i NS els valors van ser semblants, fluctuant entre -5.21 i -6.7 gazapos per ventrada.

En relació a les tendències genètiques, ambientals i fenotípiques es van prendre com a referència dos línies: una en la qual la  $\sigma_{DR}^2$  es va mostrar important (línia H) i una altra en què no (línia A). En la línia H, la tendència fenotípica es va mostrar sense pendent significatiu. A l'analitzar els distints components d'esta, quan es van predir amb els models 2 i 4 (efecte d'any-estació fix), es va evidenciar una tendència negativa de les solucions per a any-estació i una tendència genètica aditiva de 0.11 i 0.06 gazapos per generació, respectivament. Amb les estimacions realitzades amb els models 6 i 8 (efecte d'any-estació aleatori), les tendències de l'any-estació van fluctuar, com era d'esperar, entorn del zero. La tendència genètica va ser de 0.07 i 0.03 gazapos per generació, respectivament. En termes de tendència genètica, la inclusió de  $d_R$  en un model amb any-estació fix, va tindre un efecte semblant al d'incloure l'any-estació com aleatori en un model sense  $d_R$ . Quan ambdós, any-estació aleatori i  $d_R$  estan presents en el model, la tendència genètica s'aproxima més a la fenotípica, la qual cosa és un indicatiu de la falta de sesgo en l'estimació de la primera. En el cas de la línia A, on la tendència fenotípica va ser de 0.088 gazapos per generació, el model 2 va estimar una resposta genètica aditiva de 0.15 gazapos per generació i una tendència negativa per a l'efecte any-estació. La incorporació de l'any-estació com aleatori va estimar una tendència de 0.10 gazapos per generació, resultant més coincident als resultats fenotípics i la resposta estimada prèviament emprant una població control.

La secció **IV.3.1.** presenta l'anàlisi genètic del caràcter ND, en les línies A, V i H, amb models sense dominància, dominància en estructura aleatòria i

dominància completa (models 6, 8 i complet) , amb l'objecte d'estimar paràmetres genètics amb metodologia bayesiana que usa mostratge de Gibbs. Tant amb el model 6, com amb el 8 les heretabilitats estimades per a ND van ser molt semblants a les prèviament estimades usant REML i una base de dades lleugerament més xicoteta (en les línies A i V) . Quelcom paregut va ocórrer per a la component  $\sigma_{DR}^2$ . No obstant això, respecte a les estimes de les  $\sigma_{ae}^2$  en les línies A i V amb la consideració d'un nombre més gran de registres, es va observar un augment d'elles.

Respecte al model complet, que a més de l'efecte de l'any-estació aleatori i de la dominància en estructura aleatòria, va considerar l'efecte de la dominància en estructura de consanguinitat completa i la covariància entre els valors aditius i dominants en la població completament consanguínia, les estimes de  $\sigma_{DR}^2$  i  $\sigma_{DI}^2$  van ser de 0.09 i 2.15 en la línia A, 0.13 i 1.99 en la V i de 0.3 i 4.93 en la H. La covariància entre els efectes aditius i dominants en la població completament consanguínia va ser de -0.65, -0.69 i -0.06 per a les línies A, V i H, respectivament. Els resultats amb el model complet van mantindre una concordança raonable amb els corresponents als models aproximats. El criteri DIC va seleccionar el model 8 per a la línia V i el complet per a les línies A i H.

En la secció **IV.3.2.** es va desenrotllar l'estimació de la variància genètica poblacional, variància genètica per a un cert subconjunt d'animals de cada una de les línies, i de la seua composició. En els casos estudiats estos subconjunts els definixen animals de les últimes generacions de les línies A, V i H. En este sentit les poblacions A, V i H es van conformar amb les generacions 40 a 43, 37 a 39 i 11 a 14, respectivament. Els models considerats van ser el 6, el 8 i el complet.

L'interés d'estimar els components de la variància genètica poblacional en les últimes generacions de les línies estudiades permet disposar d'estimacions actuals dels paràmetres genètics. Açò pot ser de valor per a predir el progrés genètic que en el moment actual es podria esperar. Per comparació d'estos valors amb els estimats en la població base s'apreciarà l'efecte de la selecció sobre el canvi de les variàncies genètiques. En la línia A es va observar una disminució de la variància genètica aditiva en tots els models. La variància dominant, en estructura aleatòria va disminuir en els models 8 i complet, mentres que la variància genètica total, va disminuir en els models 6 i 8. De manera corresponent les heretabilitats en sentit estricte van disminuir des de la població base a les generacions recents. En la línia V a nivell de la població es va observar una reducció de l'estima de l'heretabilitat i de les variàncies aditiva, dominant i total. En la línia H, a pesar de la disminució en les variàncies aditiva i dominant en estructura aleatòria, es va observar un augment de la variància total impulsada per l'estima de la variància dominant en estructura de consanguinitat total.

## ABSTRACT

The main objective of this dissertation was to use different models to analyze reproductive traits (litter size) in four different lines of meat production rabbit, with the aim of quantifying the relevance of the different genetic components, in particular dominance variation, and in order to provide basic information for the management of breeding programs. The studied lines were A, V, H and LP, all created and reared at the Universidad Politécnica de Valencia under different criteria, but all of them selected for litter size at weaning. The number of records analyzed was 18000, 23000, 8500 and 6700, respectively. Traits studied were litter size (number) at birth (NB), number of rabbits born alive (NA), litter size at weaning (NW) and number of rabbits slaughtered (NS). The latter was not analyzed in line LP.

The specific objectives of this work were, first, the phenotypic description of the different traits across the different lines, the estimation of variance components and genetic parameters, and the study of genetic trend for NW. In addition, the effect of inbreeding depression was estimated using different models and across different traits, in the particular context of a strong association between levels of inbreeding, environmental year-season effects, and genetic trend. In particular, genetic trend is associated with increases in inbreeding.

Depending on the line and model, we considered slightly different data sets including, or not, a few more (last) generations. A particular model includes covariances across individuals due to dominance action considering inbred relationships (so called “complete” model). In some lines, this model was evaluated with more generations and, in all cases, it was only used for one trait, NW.

Description of the lines is given in section **IV.1**. This includes records from generation 0 up to 37, 34, 14 and 7 generations for lines A, V, H and LP respectively. Traits are left skewed. A phenotypic trend per generation can be observed, with increasing trends as traits go from NA to NW, NS and NB.

Lines A and V show steeper positive phenotypic trends than H and LP, the latter two having less generations of selection and higher averages for the traits at generation 0. Visualization of these trends is simplified by using averages including a few initial and final generations. These were: 0-9 vs. 30-37 (line A), 0-9 vs. 30-34 (line V), 0-4 vs. 10-15 (line H) and 0-2 vs. 6-7 (line LP). The respective increases in NW were 2.4, 0.61, 1.68 and 0.14.

All lines showed an increase of average inbreeding per generation. In the last generation (37 and 34) of lines A and V average inbreeding was 0.30 and 0.25, respectively. At comparable generation numbers, lines H and LP showed similar average inbreeding than lines A and V.

Section **IV.2** presents results of models that ignore the covariance of dominant deviations due to the presence of inbred relationships and only considers non inbred relationships. All models included as fixed effects the physiological state

of the female at mating (PS). Depending of the model, other fixed effects included year-season (YS) and individual level of inbreeding (F) fit as covariable. Random effects included breeding values ( $a$ ), permanent environmental effect of the female ( $p$ ), a residual term ( $e$ ) and, depending on the model, year-season ( $ys$ ) and “random” dominance deviations which include covariances due to non-inbred relationships ( $d_R$ ). The models under study were:

Model 1: Fixed effects: PS and YS	Random effects: $a$ , $p$ and $e$
Model 2: Fixed effects: PS, YS and F	Random effects: $a$ , $p$ and $e$
Model 3: Fixed effects: PS and YS	Random effects: $a$ , $p$ , $d_R$ and $e$
Model 4: Fixed effects: PS, YS and F	Random effects: $a$ , $p$ , $d_R$ and $e$
Model 5: Fixed effects: PS	Random effects: $a$ , $p$ , $ys$ and $e$
Model 6: Fixed effects: PS and F	Random effects: $a$ , $p$ , $ys$ and $e$
Model 7: Fixed effects: PS	Random effects: $a$ , $p$ , $ys$ , $d_R$ and $e$
Model 8: Fixed effects: PS and F	Random effects: $a$ , $p$ , $ys$ , $d_R$ and $e$

In all data sets, there is a very strong colinearity between individual inbreeding coefficients and YS, which shows up in high intra-class correlations of inbreeding coefficients within YS groups. Models 1 and 2 fit YS as fixed effect and did not include dominance deviations. Estimates of additive ( $\sigma_{AR}^2$ ), permanent ( $\sigma_p^2$ ) and residual ( $\sigma_e^2$ ) variances, as well as heritabilities ( $h^2$ ), were very similar in both models. The most heritable trait is NB (0.16 in lines V and LP; 0.09 in line H). Excepting line H for which lower estimates were found, heritabilities for NA were estimated as 0.09 – 0.12 (NW) and 0.08-0.10 (NS). Permanent environmental variation was highest for NB decreasing with the successive traits, with values between 0.15 and 0.06.

In models 3 and 4, as in models 1 and 2, inclusion of F did not modify neither estimates of variance components, nor of  $p^2 = \sigma_p^2/\sigma_T^2$ , excepting line H for which  $\sigma_p^2$  lowered with an increase of  $\sigma_{DR}^2$ . Estimate of  $\sigma_{DR}^2$  was higher in the H and LP lines for NB, NA and NW. For NA and NW  $d_R^2 = \sigma_{DR}^2/\sigma_T^2$  was higher than  $h^2$ . Including  $d_R$  lowered the estimates of  $\sigma_{AR}^2$  y  $\sigma_p^2$  in lines H and LP (excepting for NS in line H). Estimates of  $h^2$  lowered in NB, NA and NW in line H, NA and NW in line LP, and NB in line A. In all these cases the decrease in  $p^2$  was more marked.

Models 5 and 6 included year-season ( $ys$ ) as random effect but did not include  $d_R$ . Inclusion of inbreeding in Model 6 resulted in an increase of the estimated  $\sigma_{AR}^2$  and a decrease in  $\sigma_p^2$ . Heritabilities increased, but  $p^2$  did not change. Including year-season as random effect alleviates colinearity with individual inbreeding. Comparing these two models with models 1 and 2 with year-season fit as fixed effect, there was a general decrease of heritabilities.

Models 7 and 8 included, in addition to  $ys$  as random, the dominant deviations in random (not inbred) structure,  $d_R$ . When inbreeding depression was included in the model,  $\sigma_{AR}^2$  increased and  $\sigma_{DR}^2$  decreased. Heritabilities slightly increased. Estimates of  $d_R^2 = \sigma_{DR}^2/\sigma_T^2$  in H and LP increased from estimates in models 3 and

4 with fixed  $ys$ , with values with values of 0.10, 0.12 y 0.09 (H) and 0.06, 0.09 y 0.11 (LP) for NB, NA and NW. Total variance increased from model 4 to model 8 even if  $\sigma_{AR}^2$  lowered, except for NA in line LP where estimates were comparable. In the opposite direction,  $\sigma_{DR}^2$  was higher in model 8 than 4, except in V for which the estimate is close to 0, and for NA in line LP.

Repeatabilities ( $r$ ) estimates were similar across all models 1 to 8 but decreased across traits (NB, NA, NW and NS).

When inbreeding depression was estimated in models 2 and 4, certain estimates were unexpected (a seemingly positive effect of inbreeding on litter size) and not reliable. However, estimates from model 6 and 8 with random year-season gave more logical results, due to the breakdown of colinearity between inbreeding coefficients and year-season. These estimates were consistently negative although with high standard errors, in particular for LP. Errors were nevertheless smaller than in models 2 and 4 with fixed year-season.

Phenotypic, environmental and genetic trends were studied in two lines: H, in which  $\sigma_{DR}^2$  was estimated with high value, and A, in which the estimate had a small value.

Line H did not show a significant phenotypic trend. However, models 2 and 4 showed a negative trend for year-season and a positive genetic trend of 0.11 y 0.06 rabbits, respectively, per generation. In models 6 and 8 there was no trend for year-season, as expected, and the estimated genetic trend was 0.07 and 0.03 rabbits per generation. Results were similar including dominant deviations  $d_R$  with fixed year-season. When both year-season (as random) and dominant deviations  $d_R$  were included, the genetic and phenotypic trends are similar, which suggest an unbiased estimate of the genetic trend.

In line A, the phenotypic trend in model 2 was 0.088 rabbits per generation, composed of a negative trend of year-season and a positive trend of 0.15 rabbits per generation. Fitting year-season as random resulted in an estimated genetic trend of 0.10, more according to phenotypic trend and also to result from a control population.

Section **IV.3.1** contains a genetic analysis of NW in lines A, V and H for three increasingly complex models: models with no dominance (model 6), with “random” dominance deviations in covariance structure considering non-inbred relationships ( $d_R$ , model 8), and dominance deviations in covariance structure including also inbred relationships ( $d_I$ ), the latter being the so called “complete” model. Genetic parameters were estimated by Bayesian methods via the Gibbs sampler.

Using this complete model, estimates of  $\sigma_{DR}^2$  and  $\sigma_{DI}^2$  were 0.09 and 2.15 in line A, 0.13 and 1.99 in line V and 0.13 and 1.99 3 in line H. The Covariance between additive and dominant effects was -0.65, -0.69 and -0.06 for lines A, V and H, respectively. The results with the full model are in reasonable agreement

with those of the approximate models. The DIC criteria selected the model 8 for the line V and the full line for lines A and H.

Section **IV.3.2** contains estimates, for all models, of populational genetic variance, that is, the genetic variance of a certain set of individuals from each line. These individuals were generations 40 to 43, 37 to 39 and 11 to 14 in lines A, V and H.

The interest of these estimates is to provide variance components in the current populations, as opposite to the base populations, for instance to estimate the genetic trend or the opposition between additive values and dominant deviations. Comparison of these results with base population variances shows the effect of selection on the genetic variances.

In line A, the decrease in the additive genetic variance in all models was observed. The dominant variance in random structure decreased in models 8 and complete, while the total genetic variance decreased in models 6 and 8. Narrow sense heritabilities decreased in the last generations population. In population V heritabilities additive, dominant and total variances decreased. In line H, despite the decline in additive and dominant variances in random structure, total genetic variance increased from the base to the last generations, due to a buildup of inbred relationships across individuals. And in addition to the fact that in this line the genetic covariance between additive and dominance in inbreeding is not negative.

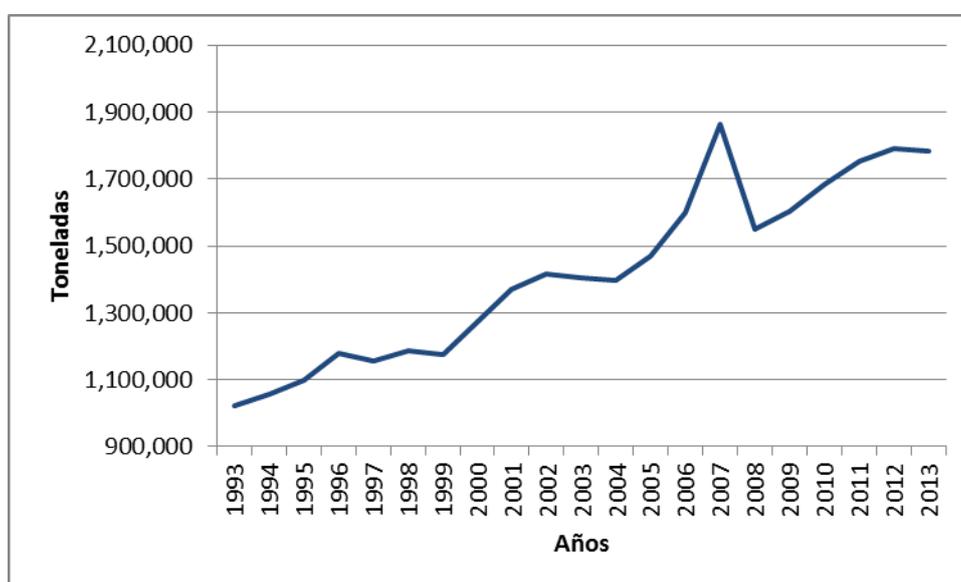
Recommendations from this work concerning genetic evaluations are to fit the year-season effect as random and also to include dominance deviations, if not considering both covariance structure due to non inbred relationships and random mating, because the first ones are computationally difficult to account for, at least those related with the covariance structure due to non inbred relationships.

## I. INTRODUCCIÓN

La producción de conejos para carne genera un producto saludable y de alto valor nutritivo, que al mismo tiempo promueve la actividad económica y la creación de trabajo genuino de forma directa e indirecta. Es necesario reactivar la producción de carne de conejo. Es una especie con alta eficiencia biológica, que provee un producto de alta calidad en momentos en que crece la demanda de alimentos a nivel mundial. Los planes de mejora genética organizados y con evaluaciones objetivas son los pilares de la producción cunícola industrial moderna. Las evaluaciones genéticas requieren de la aplicación de metodologías y modelos que permitan cuantificar adecuadamente los principales factores que explican la expresión fenotípica de un carácter y su variación. Seguidamente hacemos una revisión de la producción de carne de conejo y de los aspectos principales de la selección genética, en lo que concierne a los caracteres reproductivos de las hembras, señalando aspectos insuficientemente considerados, que sería razonable investigar.

### I.1. Producción de carne de conejo

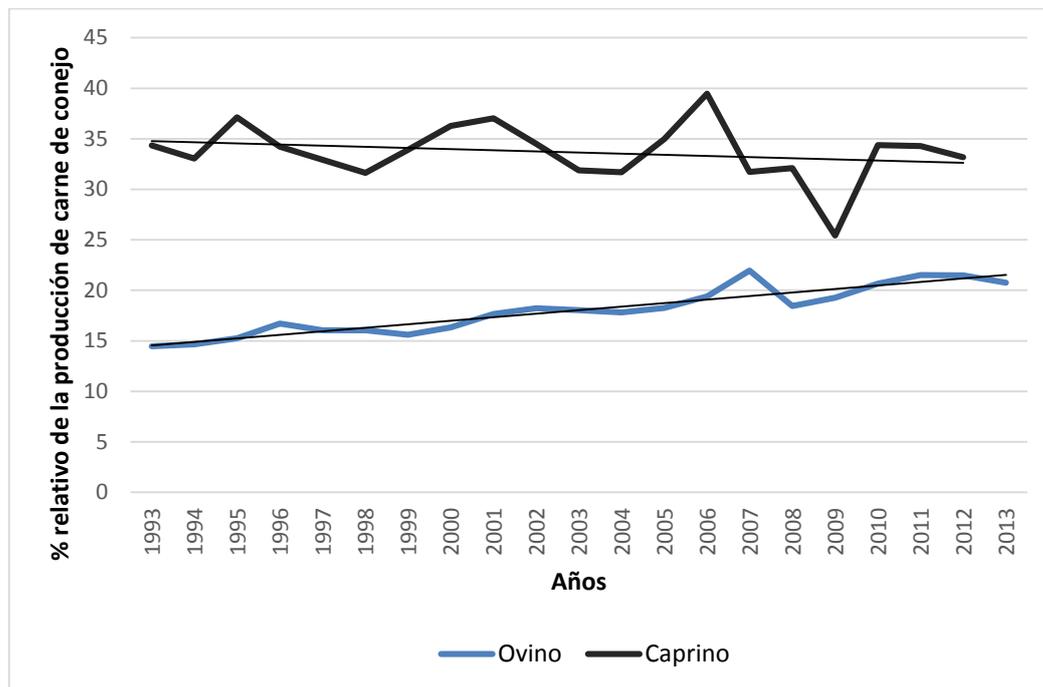
La producción mundial de carne de conejo ha crecido sostenidamente desde la década de 1990 hasta la actualidad. Se observa un pico en el año 2007 que supera las 1,850,000 toneladas, siendo en el 2013 de 1,781,617.5 toneladas. En veinte años, desde 1993 a 2013 se produjo un crecimiento de la producción de un 74 % (Gráfica I.1.1)



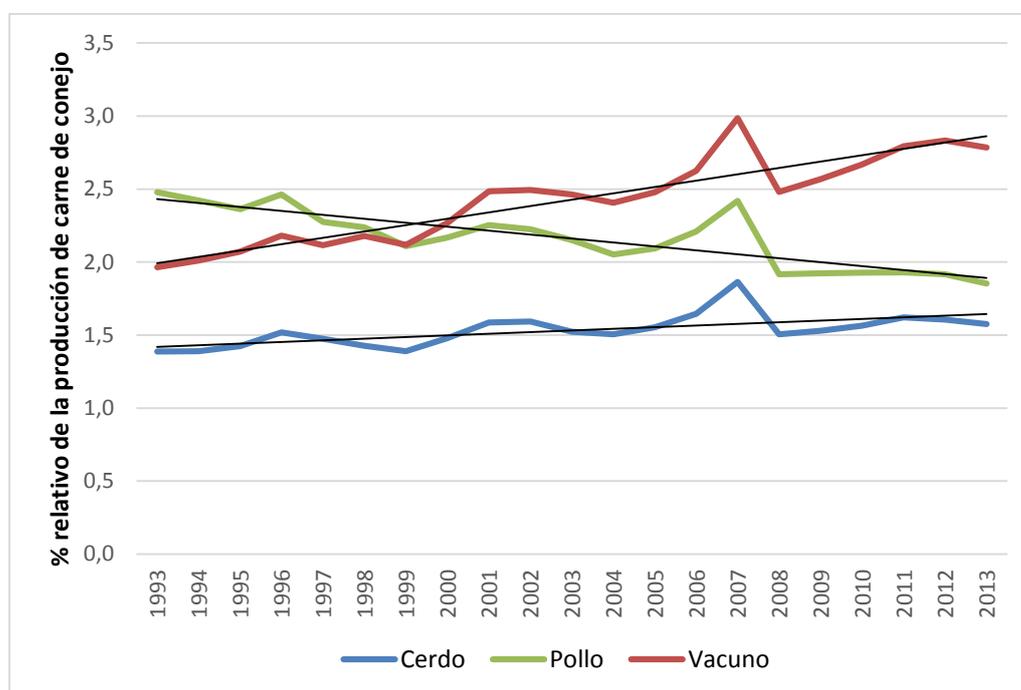
**Gráfica I.1.1:** Evolución de la producción de carne de conejo en el mundo. (Elaboración propia con datos de FAO STAT 2015)

También es interesante observar la evolución de la producción de carne de conejo en relación con las carnes de las especies de mayor demanda mundial, para lo cual se estimó su porcentaje en relación a la producción de carne de ovino, caprino, vacuno, cerdo y pollo. En las gráficas I.1.2 y I.1.3 se observa como su incremento ha sido mayor que la carne de ovino, vacuno y cerdo y levemente inferior al caprino. La única carne que la supera ampliamente es la

de pollo, que es la especie que mayor incremento de su producción ha registrado en el citado período.



**Gráfica I.1.2:** Evolución relativa de la producción de carne de conejo respecto de la producción de carne de las especies ovina y caprina. (Elaboración propia con datos de FAO STAT 2015)



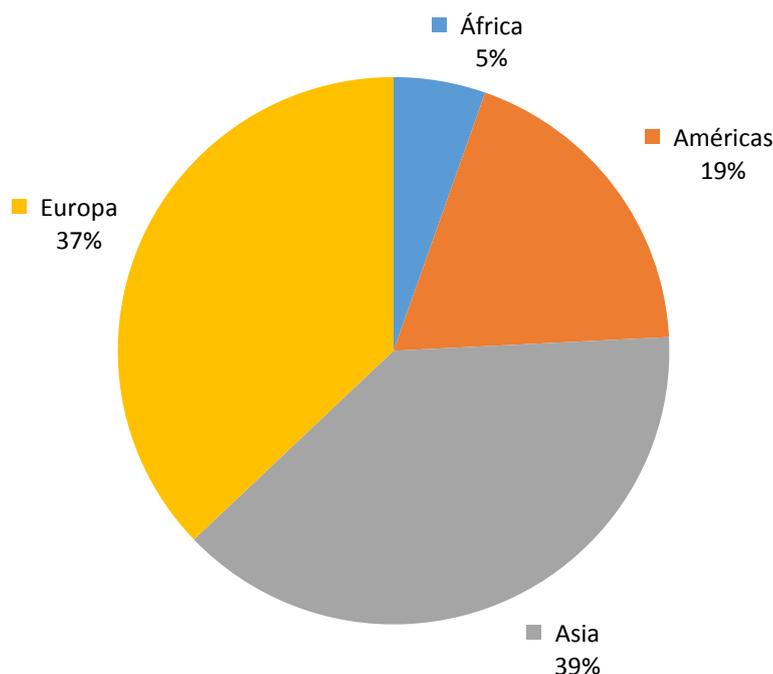
**Gráfica I.1.3:** Evolución relativa de la producción de carne de conejo respecto de la producción de carne de cerdo, vacuno y pollo. (Elaboración propia con datos de FAO STAT 2015)

Asia y Europa, lideran el ranking de los continentes con mayor producción de carne de conejo con el 76 % de la producción mundial entre ambos, considerando los valores de producción promedio de veinte años (1993 – 2013) (Tabla I.1.1 y Gráfica I.1.4).

**Tabla I.1.1:** Producción de carne de conejo mundial en toneladas, según continente.

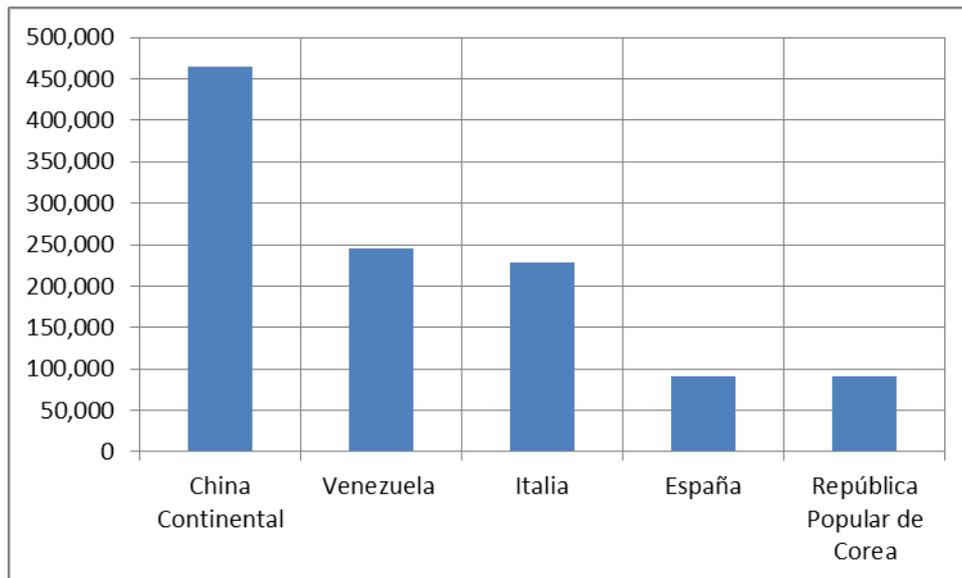
Área Geográfica	Producción Promedio (1993-2013)
África	76,586.62
Américas	267,216.75
Asia	549,460.43
Europa	527,174.43
Total Mundial	1,420,438.24

Fuente: FAO STAT (2015)



**Gráfica I.1.4:** Producción mundial de carne de conejo a nivel continental.  
Fuente: FAO STAT (2015)

Tomando los valores promedio de veinte años (1993-2013), los tres países con mayor producción de carne de conejo se encuentran uno en cada continente: China Continental (464,971.43 ton), Venezuela (245,921.05 t) e Italia (227,758.05 ton), siguiéndoles en la escala pero bastante alejados España 90,702.1 ton) y la República Popular de Corea (90,642.5 t) (Gráfica I.1.5).



**Gráfica I.1.5:** Producción anual (Promedio 1993-2013) de los cinco principales países productores de carne de conejo. Fuente FAO STAT 2015.

Parece ser que la tendencia mundial a consumir alimentos más saludables, ha generado un impulso a la producción de carne de conejo (Murcia, 2014). La calidad nutricional de la carne de conejo, es óptima para el consumo humano, principalmente de niños y ancianos ya que es rica en proteínas, contiene bajos porcentajes de grasas, bajo colesterol y reducida en calorías, respecto de la carne de otras especies (Tabla I.1.2). Además es de fácil digestión, muy rica en vitamina B y en minerales.

**Tabla I.1.2:** Calidad nutricional comparativa entre las carnes más consumidas en el mundo.

Tipos de Carne	% Proteína	% Grasa	Calorías/libra
Conejo	21.5	4.5	795
Res	16.3	28	1,440
Ternera	19.1	12	840
Cordero	15.7	27.7	1,420
Pollo	20	17.9	810
Cerdo	11.9	45	2,050
Pato	16	28.6	1,015
Pavo	20.1	20	1,190

Fuente USDA (1985)

Además de los atributos de la carne de conejo, se deben destacar también las características productivas propias de la especie cunícola, que la convierten en una de las especies de interés zootécnico más eficientes y versátiles, debido a:

- Requiere espacios reducidos, sólo se necesitan 2 metros cuadrados por cada hembra y su producción.
- Tiene un ciclo reproductivo rápido que le permite procrear de 30 a 42 gazapos por año (unos 75 a 105 kg de peso vivo.)

- Presenta buena conversión de alimentos (3 a 3,5 kg de ración para producir 1 kg de conejo vivo). Tomando en cuenta la eficiencia total del criadero (machos, reposición y hembras en reposo) es de 4,2 a 4,5 kg de ración para producir 1 kg de conejo vivo.
- Ciclo de gestación corto (entre 29 y 34 días).
- Excelente velocidad de crecimiento, a los 75-80 días de nacido el gazapo, llega a pesar 2,4 a 2,5 kg de peso vivo.
- Buena precocidad sexual: a los 4,5 meses la hembra está apta para la reproducción y los machos a los 5 meses.
- Buena fertilidad, la hembra puede quedar preñada casi inmediatamente después del parto.
- Óptima fecundidad: 6-8 gazapos de promedio por cada parto y unos 6-7 partos anuales.
- Rendimiento de la canal promedio entre 55% al 60% del peso vivo. Es decir un conejo de 2,5 kg peso vivo, luego de faenado va a pesar 1,3 kg a 1,5 kg.
- Requiere menores inversiones que otras actividades agropecuarias.

### **1.1.1. Características de la producción de carne de conejo en Argentina**

La producción de carne de conejo es una actividad de elevado potencial dadas las características geográficas y disponibilidad de recursos que presenta la Argentina. La actividad todavía presenta un bajo desarrollo relativo, siendo este un país muy eficiente productor de forrajes y granos que pueden ser transformados en carne de conejo, de alto valor biológico, agregándole valor económico a la producción primaria y generando fuentes de trabajo genuino ante el incremento mundial de la demanda de alimentos saludables. En particular, el conejo se alimenta de cebada, maíz, sorgo, avena y trigo, que complementado con alfalfa oreada conforman una ración adecuada y de alta disponibilidad en el país. La producción cunícola moderna es una actividad intensiva que se realiza en un ambiente controlado con baja incidencia de la disponibilidad de tierra. Las características que distinguen esta actividad económica le permite adecuarse con cierta rapidez a las oscilaciones del mercado (Viera y de Obschatko, 2003). Aunque el conejo es una especie altamente productiva, no necesariamente es una alternativa de menor costo, ya que ello depende de los precios relativos de los factores que componen el costo de producción de otras especies. Por ejemplo, Argentina produce carne vacuna a bajo costo lo que hace que para la carne de conejo sea difícil competir (Moules, 2005). La actividad cunícola se adapta a ámbitos espaciales suburbanos e incluso urbanos y permite la utilización de mano de obra de tipo familiar (1 persona cada 300/400 madres) e incluso puede realizarse como segunda actividad. Su principal insumo es el alimento balanceado siguiéndole en importancia los reproductores, la sanidad y la mano de obra. Aunque su nivel actual de producción está lejos de las dos especies de mamíferos más comunes (bovinos y cerdos) y de la principal de aves (pollo), el conejo es la quinta especie ganadera más explotada del mundo y la tecnología para su producción está disponible en todos los países y ha logrado un desarrollo considerable.

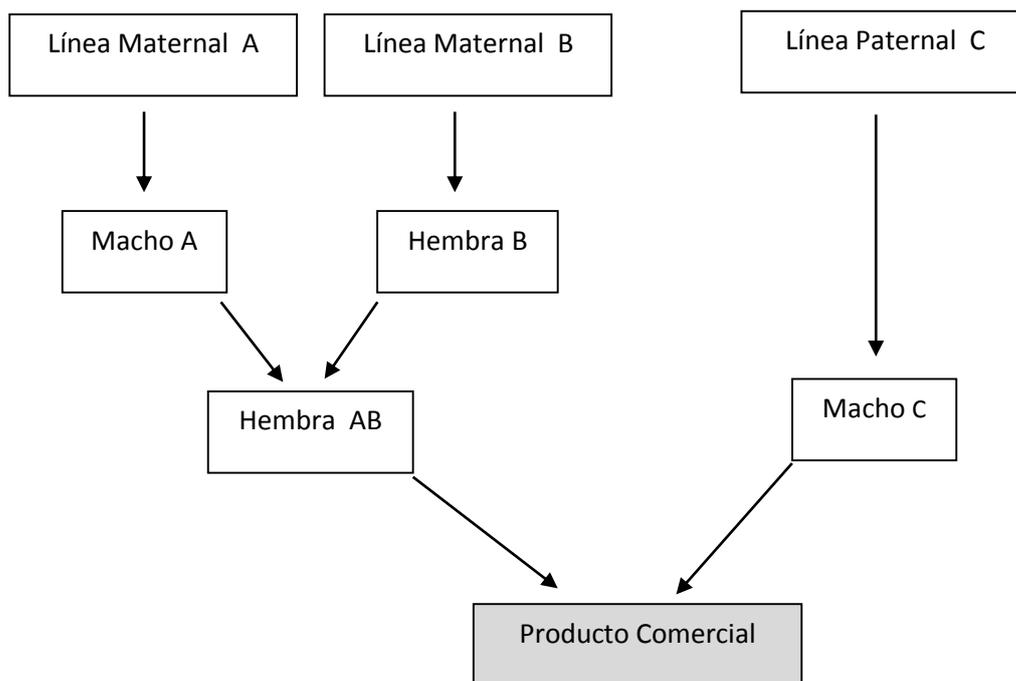
Argentina cuenta con 14 establecimientos habilitados para la faena de conejos con tránsito federal que se localizan en 7 provincias: Buenos Aires,

Córdoba, Santa Fe, Mendoza, San Luis, La Rioja y La Pampa. La distribución de la faena total por provincias en los meses de Julio-Agosto-Septiembre 2014 fue de: Buenos Aires 62 %, La Rioja 21 %, Salta 8 %, Mendoza 4 %, Santa Fe 4 % y Córdoba 1 % (Oliva, 2014), lo cual muestra una amplia distribución territorial de su producción. Históricamente la carne de conejo se comercializó como canal entera con cabeza, pero actualmente se ha avanzado en su presentación comercial, ofreciéndose también troceada y envasada al vacío y otros productos elaborados como chorizos, albóndigas, hamburguesas y milanesas. El consumo interno es muy bajo en comparación con otros países; la informalidad de buena parte de la producción impide llegar a un dato de consumo aparente confiable. De acuerdo a datos para 2014 se consumen 2.27 gr por habitante y año, pero la información cualitativa indica que ese valor sería superior (Oliva, 2014).

Uno de los pilares actuales de la producción cunícola moderna y que ha contribuido de manera decisiva al incremento de la producción de carne de conejo a nivel mundial, es la organización de la mejora genética y la implementación de programas de mejora adecuados a cada necesidad.

## **I.2. Organización de la mejora genética**

Los programas de mejora genética formales en el conejo productor de carne, se iniciaron a nivel internacional hace alrededor de cuarenta años. El primer programa de mejora genética se inicia en la década de los años 70 en Francia y es desarrollado por el INRA (Institut National de la Recherche Agronomique) a petición del Ministerio de Agricultura (Legault y col., 1996). Luego, a principios de la década del 80, se inician en España los programas de selección de la Universidad Politécnica de Valencia (UPV) y del IRTA (Institut de Recerca i Tecnologia Agroalimentàries) en Cataluña (Blasco, 2002). Los programas de mejora genética tienen por objeto producir el material genético que luego es difundido a los productores (Rochambeau, 1988). Como es difícil conjugar en una misma línea los rasgos deseables en hembras reproductoras con los pretendidos en los gazapos destinados al cebo, en el caso del conejo y al igual que en otras especies, los planes de mejora combinan selección dentro de líneas y cruzamientos entre líneas. La organización es de tipo piramidal, en el vértice se encuentran los núcleos de selección, encargados de seleccionar líneas maternas y paternas especializadas y el esquema clásico de la mejora de conejos implica un cruzamiento de tres vías: en una primera etapa se cruzan dos líneas maternas que producen hembras cruza, que luego en una segunda etapa, son apareadas en criaderos comerciales con machos provenientes de una línea paterna (Matheron y Rouvier, 1977; Blasco, 1996; Rochambeau, 1988; Baselga, 2004; Antonini y col., 2010 y Lavara y col., 2011). Este proceso puede resumirse esquemáticamente de la siguiente manera (Gráfica I.2.1):



**Gráfica I.2.1:** Esquema de la producción cunícola intensiva.

La utilización de hembras cruza en este proceso se sustenta en que se espera que estas tengan un mejor desempeño reproductivo respecto a hembras puras, debido a la manifestación de heterosis, la complementariedad entre líneas y una disipación de la consanguinidad acumulada dentro de líneas (Baselga y col., 2003; Piles y col., 2006). Los objetivos y criterios de selección difieren entre las líneas paternas y maternas. En las líneas paternas, se pretende mejorar la tasa de conversión alimenticia, rasgo que es difícil y costoso de medir. Por tal motivo el criterio de selección empleado es la tasa de crecimiento o el peso a una determinada edad, que además de ser fáciles de medir, presentan una correlación negativa y favorable con la tasa de conversión del alimento (Baselga y col., 1992; Moura y col., 1997; Piles y col., 2004) lo que es importante para una producción eficiente. No obstante hay programas que actualmente consideran la eficiencia en el uso del alimento directamente como un criterio de selección (Garreau y col., 2013). En la línea paterna Pannon White, iniciada en 2004, se incluye el volumen de músculo de la pierna, medido por tomografía computarizada, junto con la ganancia diaria como objetivos de selección (Nagy y col., 2013a). El rendimiento a la canal y la resistencia a problemas digestivos se han incluido en la selección de las líneas paternas AGP39 y AGP59 de Hypharm (Garreau y col., 2008b). En el caso de las líneas maternas, el rasgo a mejorar se relaciona con el tamaño de camada (al nacimiento o destete) ya sea por selección directa o indirecta (Estany y col., 1989; Garreau y col., 2004) y la consecución de este objetivo constituye un punto crucial para el desarrollo de programas de mejora de conejos para carne (Ragab y Baselga, 2011). En un caso el criterio de selección por tamaño de camada al nacimiento, se amplió con el peso a las nueve semanas a efectos de

evitar respuestas negativas en el peso adulto (Bolet y Saleil, 2002a). Por otra parte existen propuestas y programas que incluyen caracteres relacionados con la capacidad de la hembra para satisfacer las exigencias de lactación de su camada, como son el peso individual al destete (Garreau y Rochambeau, 2003; Garreau y col., 2005), el peso de la camada al destete o la producción total de leche. En Italia, dos líneas maternas, basadas en las razas Neozelandés Blanco y California, respectivamente se seleccionan por pesos a los 60 días y peso de la camada a los 19 días. En el programa italiano se da importancia al número de pezones. Algunas compañías en Francia aplican métodos que tratan de incrementar la uniformidad del peso de los gazapos al nacimiento (Garreau y col. 2008a). La longevidad funcional está, actualmente, incluida en los objetivos de selección de la línea AGP77 de Hypharm. El número de animales que constituyen las poblaciones de selección suele ser de unas 100-140 hembras, algo menor en las líneas de crecimiento, y unos 20-25 machos alojados en las mismas condiciones en una granja. Lo que diferencia a los núcleos de selección respecto a las granjas de producción, en cuestión de manejo, es que se extreman las medidas de higiene.

### **I.2.1. Desarrollo de líneas maternas de interés productivo**

Se han llevado a cabo muchos experimentos y programas de selección para desarrollar líneas maternas de interés productivo. El comienzo fue en Francia, seguido por España, y luego en muchos países de todo el mundo. El INRA en Francia ha desarrollado varias líneas maternas: INRA2066, cuyas razas originarias fueron California e Himalaya gigante, seleccionada por tamaño de camada al nacimiento por el método BLUP (siglas en inglés de Predicción Lineal Insesgada de Mínima Varianza), ya lleva más de 34 generaciones de selección; INRA2666, originada con animales de la línea anterior y de la línea V de la UPV seleccionada por tamaño de camada al nacimiento por el método BLUP; INRA1777, originada de animales de la línea INRA 1077, seleccionada por tamaño de camada al nacimiento y longevidad por el método BLUP con más de 5 generaciones de selección (Mora y Grifa, 2009). El IRTA, en Barcelona creó la línea Prat, seleccionada por tamaño de camada al destete, utilizando el método BLUP empleando toda la información familiar desde la fundación de la línea (Gómez y col., 1996).

En el departamento de Ciencia Animal de la Universidad Politécnica de Valencia (UPV) existen cuatro líneas maternas (A, V, H y LP). Estas líneas son el material de estudio del presente trabajo y en material y métodos se brinda una descripción más sucinta de sus características. A continuación se detallan sus procesos de fundación y posterior selección.

Los trabajos de fundación de la línea A se iniciaron en 1976 muestreando conejos de la raza Neozelandesa Blanca (NZW), criados por cunicultores en las proximidades de Valencia (España). El criterio usado para la creación de la línea A fue que los fundadores estuvieran aparentemente sanos y que se les considerase como pertenecientes a dicha raza. Después de tres generaciones sin selección, la línea es seleccionada, desde 1980 por un índice familiar para aumentar el tamaño de la camada al destete. En la actualidad se ha alcanzado la generación 45 y la línea se mantiene cerrada desde su fundación (Estany y col., 1989; Mínguez, 2011).

La línea V es una línea maternal fundada en el año 1981 mediante el cruce de cuatro líneas sintéticas de aptitud maternal. Después de tres generaciones sin selección, la línea es seleccionada para aumentar el tamaño de la camada al destete utilizando como método de evaluación de los animales el BLUP con un modelo animal de repetibilidad. En la actualidad ha alcanzado la generación 41 de selección manteniéndose cerrada desde su fundación (Estany y col., 1989; Mínguez, 2011).

La línea H fue fundada aplicando una gran intensidad de selección para caracteres de prolificidad muestreando animales de una gran población comercial, repartida por diferentes granjas españolas y empleando técnicas de criopreservación. Los animales fundadores de la línea H, debían satisfacer uno o ambos de los siguientes criterios: tener 17 o más nacidos vivos en una camada o tener un número de nacidos vivos en todos los partos registrados iguales o superiores al umbral correspondiente al 1% mejor de una población con una media de 9 conejos nacidos vivos por camada, una desviación estándar de 2,65 conejos/camada y una repetibilidad de 0,2. La primera etapa se realizó en 1993 para obtener descendencia masculina por histerectomía de 20 hembras hiperprolíficas, apareadas con los nueve machos de la línea V mejor evaluados para prolificidad de entre los diferentes núcleos de la red UPV. En un segundo paso, un nuevo lote más numeroso de hembras hiperprolíficas (87 conejas) fueron apareadas con los machos provenientes de la primera etapa (47 machos) obteniéndose 464 animales de 63 días que constituyeron la generación 0 de la línea H. En la actualidad se está llegando a la generación 22, siendo su criterio de selección el tamaño de la camada al destete y el método de evaluar los animales el mismo que el indicado para la línea V (Cifre y col., 1998a; Mínguez, 2011). Por cuestiones de espacio limitado en la UPV, esta línea fue trasladada a una granja asociada, ubicada en Sant Carles de la Rápita (Tarragona) a partir de la generación 10.

La línea LP fue fundada seleccionando hembras en granjas comerciales caracterizadas por su alta longevidad y que estuvieran por encima de la prolificidad media de la población. La fundación de la línea LP tuvo lugar en tres etapas y comenzó en abril de 2002. En un primer paso se detectaron 15 hembras hiperlongevas en ocho granjas comerciales. Fueron inseminadas con semen de machos de la generación 27 de la línea V. El segundo paso fue tener descendencia de un nuevo lote de hembras LP después de aparearlas con los machos obtenidos de la primera etapa. Otro conjunto de 15 hembras hiperlongevas fue seleccionado y alojado en el mismo lazareto que el lote anterior. Finalmente, la generación base de la línea LP quedó constituida a partir de la progenie de 32 hembras hiperlongevas detectadas en 25 granjas de España y Portugal e inseminadas con 17 machos obtenidos en la etapa anterior. Una vez fundada la línea, ésta se selecciona por tamaño de camada al destete utilizando el mismo método de evaluación que el indicado para las líneas V y H. Actualmente, la línea LP se encuentra en la generación 11 de selección (Sánchez y col., 2008; Mínguez, 2011).

En Arabia Saudita, se creó la línea Saudi-2, originada a partir de la línea V de la UPV y de la raza Gabali Saudi, seleccionada por peso de camada al destete

y peso a los 84 días de vida, utilizando el método BLUP. En Italia, dos líneas maternas, basadas en las razas Neozelandés Blanco y California, respectivamente se seleccionan por pesos a los 60 días y peso de la camada a los 19 días (Baselga, 2015). En Hungría se selecciona una línea maternal, la Pannon Ka, por tamaño de camada (Nagy y col., 2011).

### **I.2.2. Criterios y métodos de selección del tamaño de camada**

Un objetivo común en el desarrollo de líneas maternas es el relacionado con el tamaño de camada, al nacimiento o al destete (Baselga y col., 2003; Argente y col., 1997). Si bien estos rasgos tienen baja heredabilidad y los machos no los expresan de manera directa, lo que hace más compleja la selección en líneas maternas (Baselga y col., 2003), son fáciles de medir a un costo bajo (Santacreu, 2002; Sorhue, 2013). En 1977, Matheron y Rouvier desarrollaron por primera vez, un índice que utilizaba como criterios de selección, la información de la hembra a evaluar, de su madre, y de un número fijo de hermanas y medio hermanas de la hembra. Posteriormente (Baselga y col., 1984) ampliaron el índice anterior de tal manera que se podía disponer de una cantidad variable de información y que además permitía valorar los machos. En 1983, comenzó a utilizarse para la evaluación de reproductores cunícolas el método BLUP, con un modelo animal con repetibilidad que valoraba tanto hembras como machos, considerando todos los datos y los efectos fijos del año-estación y del estado fisiológico de las hembras (Estany y col., 1989).

Alternativas a la selección directa del tamaño de camada han sido las que han utilizado sus componentes, como la tasa de ovulación, la supervivencia fetal y la capacidad uterina. Bolet y col. (1994), realizaron un experimento de selección divergente con conejas ovariectomizadas seleccionadas por el número de fetos muertos entre la implantación y el parto de la segunda gestación y luego de tres generaciones de selección no obtuvieron respuesta ni para el carácter objeto de selección ni para el tamaño de camada al nacimiento. Blasco y col. (1994), sugirieron que la selección por capacidad uterina, empleando hembras unilateralmente ovariectomizadas, podría ser una manera más eficiente de mejorar el tamaño de camada respecto a la selección directa sobre estos rasgos. Argente y col. (1997), encontraron una alta correlación genética y fenotípica entre la cantidad de embriones implantados y el tamaño de camada (0,71 y 0,6 respectivamente) y postularon la factibilidad de seleccionar tamaño de camada a través de la capacidad uterina, aunque expresan que la ventaja sobre la selección directa requería ser investigada. En tal sentido, Blasco y col. (2005) concluyeron, sobre la base de un experimento con conejas ovariectomizadas, que la respuesta lograda es similar a la obtenida con selección directa. Similar resultado fue obtenido cuando se seleccionó por tasa de ovulación (Laborda, 2008).

Los experimentos de selección directa por tamaño de camada siempre se han realizado con líneas o poblaciones de animales cerradas reproductivamente a lo largo de las generaciones manteniendo el tamaño de la población o línea. La consecuencia de ello es que las presiones selectivas aplicables no han podido ser muy intensas y suelen oscilar entre 0.2 y 0.5. La alternativa de incrementar

fuertemente la presión selectiva, exige la necesidad de contar con líneas o poblaciones de mayor censo.

Cuando la selección se aplica sobre el tamaño de camada y las hembras se seleccionan con presiones selectivas del orden del 0.05 o inferiores, se está seleccionando por hiperprolificidad, constituyéndose en otro criterio para seleccionar tamaño de camada (Cifre y col., 1998a). Este criterio se aplica con éxito en cerdos, donde por ejemplo en Francia las camadas procedentes de hembras hiperprolíficas Large White tienen 1.27 lechones nacidos totales y 1,23 lechones nacidos vivos más que sus contemporáneas no hiperprolíficas (Estany y col., 1997). En conejos, una hembra se considera hiperprolífica (HH) cuando cumple con uno o los dos criterios siguientes: a) Tiene 17 o más gazapos nacidos vivos (criterio puntual), o cuando tiene un número de nacidos vivos acumulado para el conjunto de partos conocidos igual o superior a los siguientes umbrales: 16; 28; 41; 53; 66; 78; 90; 102; 115; 127; 139 (Cifre, 1997). La línea H fue fundada aplicando un esquema de selección por hiperprolificidad y mostró superioridad en la comparación con las hembras AxV y con el promedio de la línea V con las hembras AxV, no mostrando penalización en la fertilidad de las hembras (Cifre y col., 1998a). También se observó un mayor peso de la camada a los 21 días y mayor peso individual de los gazapos al destete, no penalizándose la viabilidad de los gazapos hasta destete, lo que sugiere las buenas cualidades maternas de la línea hiperprolífica H (Cifre y col., 1998b).

Dada la alta tasa de reemplazo anual de hembras en la producción de conejos (Ramón y col., 2004), otro rasgo que ha merecido atención es el de la longevidad productiva de las conejas. Rosell (2003) reportó que alrededor de un 50 % de las hembras descartadas lo son dentro de las primeras tres pariciones, por lo tanto, la estructura de la población se compone de hembras jóvenes que son menos productivas y manejables. Por otro lado, la selección por longevidad productiva no afectó al tamaño de camada y ambos criterios pueden emplearse en programas de mejora (Sánchez y col., 2006). En un experimento de selección divergente por longitud de vida productiva (Larzul y col., 2014), demostraron que es factible obtener respuesta a la selección por longitud de vida productiva, si bien el problema de la asimetría de la respuesta no fue dilucidado. Por otra parte, la mejor productividad de las conejas longevas puede atribuirse a su mayor tamaño y condición corporal, lo cual les permite hacer frente con mayor éxito a condiciones ambientales adversas (Theilgaard y col., 2009). Además la selección por longevidad productiva puede contribuir a mejorar la fertilidad y la condición de salud de los animales (Saviato, 2013).

### **1.2.3. Parámetros genéticos del tamaño de camada**

La selección intralínea y el análisis de sus resultados requiere establecer de manera razonable los objetivos y los métodos a emplear. Para esto, es necesario estimar la variabilidad de los caracteres implicados, sus heredabilidades y las relaciones genéticas entre ellos (Baselga y Torres, 1993; Ayyat y col., 1995; Egena y col., 2012). En este apartado, y en relación al tamaño de camada y sus componentes, se presentan estimaciones para

distintos aspectos vinculados al desarrollo y monitoreo de líneas, tales como: componentes de varianza, heredabilidades, repetibilidades, correlaciones genéticas, depresión consanguínea y respuesta a la selección. Se emplean las abreviaturas NT para nacidos totales, NV para nacidos vivos, ND para número de destetados y NS para número de sacrificados.

### ***1.2.3.1. Heredabilidad y repetibilidad***

En general, las estimaciones de la heredabilidad para tamaño de camada son bajas (Blasco y col., 1993). También es cierto que las mismas son variadas en la literatura, inclusive debido a la evolución de los métodos estadísticos (Rochambeau, 1997). La mayor parte de las estimaciones encontradas se basan en modelos aditivos con repetibilidad, aunque recientemente se han propuesto modelos que consideran la componente genética dominante, lo cual constituye una potencial fuente de variación adicional en las estimas. A continuación se presenta una revisión de estimaciones de heredabilidad y repetibilidad reportadas por diferentes autores en relación al tamaño de camada y que se resumen en la Tabla 1.2.3.1.1.

En una investigación comparativa que incluyó las primeras 11 generaciones de la línea A y las primeras 8 de la línea V (ambas de origen español), se estimaron las heredabilidades y repetibilidades para las variables NT, NV, y ND (Baselga y col., 1992). Las heredabilidades fueron respectivamente 0.07, 0.08 y 0.07 en la línea A y 0.03, 0.02 y 0.01 para la línea V. Las repetibilidades estimadas mostraron valores decrecientes para dicho orden de variables en ambas líneas: 0.19, 0.13 y 0.12 en A y 0.17, 0.10 y 0.08 en V.

Ferraz y col. (1992) realizaron estimaciones empleando por primera vez un modelo animal en las razas Neozelandesa Blanca (NZW) y Californiana (CAL), obteniendo estimas de 0.05, 0.06 y 0.14 para NT, NV y ND respectivamente.

Ferraz y Eler (2000), investigaron el impacto de emplear diferentes modelos mixtos (con diferentes componentes aleatorias), en la estimación de parámetros genéticos en las razas NZW y CAL. Los autores concluyeron que la mayoría de los caracteres reproductivos, no estuvieron afectados por efectos maternos y que un modelo que considere el valor genético directo del animal y el efecto permanente podría ser el más adecuado. Para este modelo las heredabilidades para NT, NV y ND estimadas fueron 0.077, 0.11 y 0.00 en CAL y 0.08, 0.10 y 0.10 en NZW.

**Tabla I.2.3.1.1:** Revisión de estimaciones de heredabilidad ( $h^2$ ) y repetibilidad ( $r$ ) en caracteres de tamaño de camada en conejos.

Carácter	Raza o línea	$h^2$	$r$	Autores
NT	A	0.07	0.19	Baselga y col. 1992
	V	0.03	0.17	Baselga y col. 1992
	A	0.15	0.24	García y Baselga 2002b
	NZW y CAL	0.05	-----	Ferraz y col. 1992
	CAL	0.08	-----	Ferraz y Eler 2000
	NZW	0.08	-----	Ferraz y Eler 2000
	NZW	0.2	0.25	Ayyat y col. 1995
	Compuesta	0.19	0.18	Sorensen y col. 2001
	NZW,CAL y sus cruzas	0.13	0.21	Lukefahr y Hamilton 1997
	A, V, H y sus cruzas	0.06	-----	Baselga y col. 2003
	OR-LS	0.07	-----	Ziadi y col. 2013
	No definida	0.08	-----	Sorhue y col. 2011
	APRI	0.09	0.34	Abou Khadiga y col. 2012
	NZW	0.09	0.3	Rastogi y col. 2000
	Caldes	0.1	-----	Gómez y col. 2000
	Saudi 2 y 3	0.04	-----	Al-Saef y col 2008
	UC	0.11	-----	Blasco y col. 2005
	OR	0.07	-----	Laborda, 2008
	CPC-Italy	0.08	-----	Mantovani y col. 2008
	A, V, H y LP	0.14	-----	Ragab y Baselga 2011
Pannon White	0.07	-----	Nagy y col. 2011	
Pannon Ka	0.06	-----	Nagy y col. 2011	
Pannon White	0.06	-----	Nagy y col. 2013b	
Pannon White	0.06	-----	Nagy y col. 2013b	
Pannon Ka	0.12	-----	Nagy y col. 2014	
Pannon Ka	0.12	-----	Nagy y col. 2014	
Promedio NT		0.09	0.24	
NV	A	0.08	0.13	Baselga y col. 1992
	A	0.13	0.21	García y Baselga 2002b
	V	0.02	0.1	Baselga y col. 1992
	NZW y CAL	0.06	-----	Ferraz y col. 1992
	CAL	0.11	-----	Ferraz y Eler 2000
	NZW	0.1	-----	Ferraz y Eler 2000
	NZW	0.27	-----	Krogmeier y col. 1994
	HL	0.12	-----	Krogmeier y col. 1994
	A, V, H y sus cruzas	0.07	-----	Baselga y col. 2003
	Botucatu	0.05	-----	Moura y col 2001
	INRA1077	0.07	-----	Bolet y Saleil 2002a
	INRA 2066	0.06	-----	Bolet y Saleil 2002b
	INRA9077	0.07	-----	Bolet y Saleil 2002c
	No definida	0.02	-----	Sorhue y col. 2011
	APRI	0.12	0.3	Abou Khadiga y col. 2012
	NZW	0.12	0.32	Rastogi y col. 2000
	Caldes	0.07	-----	Gómez y col. 2000
	CPC-Italy	0.05	-----	Mantovani y col. 2008
	A, V, H y LP	0.1	-----	Ragab y Baselga 2011
	Pannon White	0.06	-----	Nagy y col. 2011
Pannon Ka	0.04	-----	Nagy y col. 2011	
Pannon White	0.06	-----	Nagy y col. 2013b	
Pannon White	0.06	-----	Nagy y col. 2013b	
Pannon Ka	0.09	-----	Nagy y col. 2014	
Pannon Ka	0.09	-----	Nagy y col. 2014	
Promedio NV		0.08	0.21	
NM	A, V, H y sus cruzas	0.07	-----	Baselga y col. 2003
	No definida	0.01	-----	Sorhue y col. 2011
Promedio NM		0.04	-----	
N21d	NZW,CAL y sus cruzas	0.04	0.08	Lukefahr y Hamilton 1997
	NZW	0.06	0.26	Rastogi y col. 2000
Promedio N21d		0.05	0.17	

**Tabla I.2.3.1.1: Continuación.**

Carácter	Raza o línea	h <sup>2</sup>	r	Autores
ND	A	0.07	0.12	Baselga y col. 1992
	A	0.11	0.17	García y Baselga 2002b
	V	0.01	0.08	Baselga y col. 1992
	NZW y CAL	0.14	-----	Ferraz y col. 1992
	CAL	0	-----	Ferraz y Eler 2000
	NZW	0.1	-----	Ferraz y Eler 2000
	NZW	0.23	-----	Krogmeier y col. 1994
	HL	0.05	-----	Krogmeier y col. 1994
	NZW	0.08	0.12	Ayyat y col. 1995
	Danesas y Húngaras	0.08	0.18	Sorensen y col. 2001
	NZW,CAL y sus cruzas	0.06	0.07	Lukefahr y Hamilton 1997
	Botucatu	0.03	-----	Moura y col 2001
	INRA1077	0.04	-----	Bolet y Saleil 2002a
	INRA 2066	0.04	-----	Bolet y Saleil 2002b
	INRA9077	0.04	-----	Bolet y Saleil 2002c
	APRI	0.1	0.27	Abou Khadiga y col. 2012
	NZW	0.09	0.25	Rastogi y col. 2000
	Caldes	0.03	-----	Gómez y col. 2000
	Saudi 2 y 3	0.05	-----	Al-Saef y col 2008
A, V, H y LP	0.08	-----	Ragab y Baselga 2011	
A	0.12	-----	Fernández y col. 2010	
A	0.11	-----	Fernández y col. 2010	
Promedio ND		0.08	0.16	
NS	A, V, H y LP	0.08	-----	Ragab y Baselga 2011
	A	0.12	0.17	García y Baselga 2002b
Promedio NS		0.10	0.17	
OR	UC	0.32	-----	Blasco y col. 2005
	UC	0.36	-----	Argente y col 1997
	OR-LS	0.21	-----	Ziadi y col. 2013
Promedio OR		0.30	-----	
IE	UC	0.22	-----	Blasco y col. 2005
	UC	0.19	-----	Argente y col 1997
	OR-LS	0.1	-----	Ziadi y col. 2013
Promedio IE		0.17	-----	
PS	UC	0.09	-----	Blasco y col. 2005
	UC	0.18	-----	Argente y col 1997
	OR-LS	0.16	-----	Ziadi y col. 2013
Promedio PS		0.14	-----	
ES	UC	0.04	-----	Blasco y col. 2005
	UC	0.08	-----	Argente y col 1997
	OR-LS	0.07	-----	Ziadi y col. 2013
Promedio ES		0.06	-----	
FS	UC	0.14	-----	Blasco y col. 2005
	UC	0.05	-----	Argente y col 1997
	OR-LS	0.12	-----	Ziadi y col. 2013
Promedio FS		0.10	-----	

NT: Nacidos totales, NV: Nacidos vivos; NM: Nacidos muertos, N21d: Vivos a los 21 días, ND: Número de destetados, NS: Número de Sacrificados, IE: Número de embriones implantados, PS: Supervivencia prenatal, ES: Supervivencia embrionaria, FS: Supervivencia fetal, NZW: Neozelandesa Blanca, CAL: Californiana, HL: Helle Gosilbe.

Krogmeier y col. (1994), realizaron un experimento con cruzamientos recíprocos entre animales NZW y Helle Grosilber (HL). Los autores concluyen que la contribución de los efectos aditivos a la variabilidad son más importantes al nacimiento y durante el período post-destete. Las heredabilidades estimadas para NV y ND fueron 0.27 - 0.23 en NZW y 0.12 - 0.05 en HL.

Ayyat y col. (1995) condujeron una experiencia con el objeto de cuantificar los factores genéticos y no genéticos que afectan a la producción de leche y a los

caracteres de camada pre-destete en conejas NZW, determinando estimaciones de heredabilidad para NT y ND de 0.20 y 0.08, con repetibilidades de 0.25 y 0.12 en dichos rasgos. Resultados similares para heredabilidad fueron reportados por Sorensen y col. (2001), en una población compuesta de dos líneas blancas danesas y una húngara, aunque la repetibilidad para ambos rasgos fue de 0.18. Lukefahr y Hamilton (1997) estimaron parámetros genéticos en conejas NZW y CAL y sus cruza. Las estimaciones en ambos grupos (puros vs cruza) fueron similares. En lo que refiere a caracteres reproductivos se evaluaron el tamaño de camada total al nacimiento (NT), a los 21 días (N21d) y ND. Las heredabilidades en el total de los datos para NT, N21d y ND fueron 0.13, 0.04, y 0.06 respectivamente. En tanto las repetibilidades para dichos rasgos fueron de 0.21, 0.08 y 0.07. Baselga y col. (2003) en un experimento que involucró las líneas maternas puras de origen español A, V, H y sus cruza, estimaron heredabilidades de 0.06, 0.06 y 0.07 para NT, NV y nacidos muertos (NM). García y Baselga (2002b) estimaron en la línea A heredabilidades de 0.15, 0.13, 0.11 y 0.12 y repetibilidades de 0.24, 0.21, 0.17 y 0.17 para los caracteres NT, NV y NS respectivamente.

Blasco y col. (2005) en la línea UC, derivada de la línea V, empleando técnicas estadísticas bayesianas obtuvieron estimaciones para la heredabilidad de la capacidad uterina, medida como el número total de conejos nacidos (NT) en hembras unilateralmente ovariectomizadas, y los componentes del tamaño de camada: tasa de ovulación (OR), número de embriones implantados (IE), supervivencia prenatal (PS), supervivencia embrionaria (ES) y supervivencia fetal (FS). La heredabilidad estimada para NT fue de 0.11, mientras que para OR, IE, ES, FS y PS estimaron valores de 0.32, 0.22, 0.04, 0.14 y 0.09 respectivamente. En La línea UC, Argente y col. (1997) obtuvieron estimaciones similares a las anteriores en OR = 0.36 y IE = 0.19, superiores en ES = 0.08 y PS = 0.18 e inferiores para FS = 0.05. Ziadi y col. (2013) en un experimento de selección por tasa de ovulación y tamaño de camada (línea OR-LS, derivada de la línea UC) estimaron heredabilidades de 0.07, 0.21, 0.10, 0.07, 0.12 y 0.16 para NT, OR, IE, ES, FS y PS respectivamente.

En un estudio llevado a cabo sobre la línea multipropósito Botucatu (seleccionada por caracteres reproductivos y de crecimiento simultáneamente, mediante un Índice de selección), Moura y col. (2001), estimaron la heredabilidad para NV y ND en valores de 0.05 y 0.03. En las líneas francesas INRA1077, INRA 2066 e INRA9077, se estimaron heredabilidades para NV y ND de 0.07 y 0.04 (Bolet y Saleil, 2002a); 0.06 y 0.04 (Bolet y Saleil, 2002b) y 0.07 y 0.04 (Bolet y Saleil, 2002c), respectivamente.

Empleando un modelo que contempló el efecto de padres y madres anidadas dentro padres, utilizando animales provenientes de granjas locales sin raza definida, Sorhue y col. (2011) estimaron la heredabilidad de caracteres reproductivos según componentes paternas o maternas. Los valores resultantes fueron superiores cuando se derivaron desde las componentes de madres dentro de padre; al considerar las componentes paternas las estimaciones de la heredabilidad arrojaron los valores 0.08, 0.02 y 0.01 para NT, NV y NM respectivamente.

Abou Khadiga y col. (2012) estimaron parámetros genéticos en la línea sintética APRI de Egipto. Al momento dicha línea se encontraba en un estado inicial del programa de selección y considerando las primeras seis generaciones se obtuvieron las siguientes estimas de heredabilidad: 0.09 (NT), 0.12 (NV) y 0.10 (ND). Las repetibilidades para dichos rasgos fueron 0.34, 0.30 y 0.27 respectivamente. Estos valores de heredabilidad y repetibilidad son concordantes con los reportados en la raza NZW por Rastogi y col. (2000).

Gómez y col. (2000), estimaron en la línea Caldes heredabilidades de 0.10, 0.07 y 0.03 para NT, NV y ND respectivamente, siendo las repetibilidades inferiores a 0.23. Los autores Al-Saef y col. (2008), estimaron valores de heredabilidad de similar magnitud para NT y ND (0.04 y 0.05 respectivamente) con datos pertenecientes a dos esquemas de cruzamientos empleados en el desarrollo de las líneas Saudi 2 y Saudi 3, adaptadas a climas cálidos en Arabia Saudita. Un valor de heredabilidad de 0.07 fue estimado para NT en un experimento de selección por tasa de ovulación (Laborda y col., 2008).

Un aspecto a considerar como fuente de variación en las estimaciones, es si se considera un carácter o varios en el modelo. Los modelos multicarácter tienen como ventaja el empleo de la correlación genética entre caracteres, lo cual incrementa la cantidad de información. En tal sentido, Mantovani y col. (2008), compararon las estimaciones de la heredabilidad para NT y NV en la línea sintética CPC-Italy empleando ambos tipos de modelos de análisis. Las estimaciones fueron similares en los modelos unicarácter y multicarácter con valores de 0.08 y 0.05 respectivamente. Ragab y Baselga (2011), en un estudio comparativo de las líneas A, V, H y LP, de origen español, informaron que la heredabilidad mostró una tendencia decreciente desde el nacimiento al sacrificio, con valores de 0.14 para NT; 0.10 para NV; 0.08 para ND y 0.08 en NS. En las líneas sintéticas Pannon White y Pannon Ka de Hungría, Nagy y col. (2011) estimaron heredabilidades de 0.07 y 0.06 para NT y NV en la primera línea y respectivamente 0.06 y 0.04, en la segunda. Las repetibilidades para dichos caracteres, oscilaron entre 0.14 y 0.19.

Pocos trabajos han estimado componentes de varianza para la desviación dominante. Fernández y col. (2010) estimaron heredabilidades de 0.12 para ND en la línea A empleando un modelo aditivo –permanente y de 0.113, cuando al modelo se le incluyó la dominancia y la consanguinidad como covariable. Posteriormente, Nagy y col. (2013b) compararon las estimas de la heredabilidad empleando modelos sin y con dominancia (APe vs. ADPe) para NT y NV en la línea Pannon White. No se evidenciaron diferencias en las estimas entre modelos, obteniéndose un valor de heredabilidad de 0.06 en ambos caracteres. Nagy y col. (2014) compararon los modelos APe y ADPe en la línea materna Pannon Ka. Las estimas de heredabilidad para NT y NV fueron de 0.12 y 0.09 en los modelos APe y de 0.116 y 0.087 en los ADPe. Hay que resaltar que las estimas con modelos de dominancia son escasas, comparativamente a las estimas con modelos sin ella y que se han realizado con modelos aproximados. Un tratamiento más preciso de los modelos que incluyen la dominancia, en la estimación de la heredabilidad y de las componentes de varianza asociadas a la dominancia y a su relación con la aditividad sería conveniente, analizando sus repercusiones en la evaluación

genética de los objetivos de selección, en las respuestas esperables y en las alternativas de apareamiento de los individuos seleccionados (Mäki-Tanila, 2007).

En general se puede afirmar que las heredabilidades son bajas o muy bajas y por tanto la consideración de la prolificidad, a pesar de ser un carácter fácil de medir, puede ser compleja. Otro aspecto a señalar sería que el modelo de análisis empleado puede condicionar los resultados obtenidos lo que es un indicio claro de que quizás modelos que asuman acciones génicas no estrictamente aditivas sean adecuados y permitan obtener una mayor concordancia entre las respuestas esperadas y las obtenidas.

### ***1.2.3.2. El efecto de la consanguinidad***

La endogamia se produce en cualquier población de tamaño finito, pudiendo disminuir su incremento si se toman medidas específicas para evitar el apareamiento entre individuos emparentados (Miglior y col., 1992). El aumento de la consanguinidad es generalmente considerado indeseable porque conduce a una disminución de la variación genética dentro de una población, y a una reducción en el rendimiento en rasgos asociados con la aptitud: la salud, la fertilidad, la supervivencia (Toit y col., 2012). Este fenómeno de disminución del valor medio de los caracteres cuantitativos debido a la consanguinidad, se conoce como depresión consanguínea y su magnitud depende de las propiedades genéticas de la población y del carácter medido. Estudios recientes muestran que el fenómeno de depresión consanguínea no se limita únicamente a caracteres relacionados a la aptitud reproductiva. Leroy (2014), llevó a cabo un meta-análisis que incluyó 57 estudios realizados sobre 7 especies productivas. Al agrupar a los caracteres en 5 categorías encontró que los caracteres de tipo productivo manifestaban mayor depresión que los reproductivos. En particular, se observa este efecto en caracteres que están sujetos a un control genético no estrictamente aditivo, por lo tanto apreciar depresión consanguínea es una consecuencia indirecta de un determinismo genético dominante o epistático no aditivo en el carácter objeto de estudio. Por lo tanto la consideración rigurosa de estos efectos genéticos en modelos de evaluación genética implica, en poblaciones consanguíneas, la consideración de ésta, tanto por su efecto sobre la media como sobre la varianza, más adelante se revisa este punto con detalle.

Desde una perspectiva aplicada, en los procesos de selección es necesario que la tasa de incremento de la consanguinidad sea de moderada a baja para mantener la diversidad en un nivel aceptable de modo que la variación genética asegure a los animales poder responder a los cambios ambientales del futuro (Van Wyk y col., 2009). En este sentido en los programas de selección en especies prolíficas, conejos y cerdos, las tres medidas que se suelen emplear para ralentizar el incremento progresivo de consanguinidad son:

- 1.- Impedir el apareamiento entre parientes cercanos, como por ejemplo animales con algún abuelo en común.
- 2.- Mantener un número de machos activos mayor del estrictamente necesario para garantizar las cubriciones de las hembras.

3.- Tratar de igualar las contribuciones de los reproductores a la generación siguiente, en este sentido lo que se hace es que cada macho se reemplaza por alguno de sus hijos y que las hembras de las que se deja reposición contribuyen de igual manera a la siguiente generación.

La consideración de estas medidas permite explicar cómo niveles muy elevados de consanguinidad no parecen ejercer unos efectos excesivamente negativos en la eficacia productiva y reproductiva de las poblaciones (Ragab y col., 2015). Es importante mencionar que la consanguinidad aumenta la homocigosidad, exponiendo a los alelos recesivos detrimentales a la selección natural y artificial. Este proceso es conocido como “purga genética”, y tiene como consecuencia la reducción de la frecuencia de alelos cuyos homocigotos son menos favorables en la población a causa de la selección, reduciendo la depresión consanguínea futura (Leberg y Firmin, 2008).

En prácticamente todas las especies de interés zootécnico se han reportado efectos negativos del incremento de la consanguinidad. Por ejemplo en cuatro líneas White Leghorn seleccionadas por producción de huevos, la tasa de aumento de la consanguinidad promedio por generación estuvo comprendida entre 0.18 y 1.50 %. En todas las líneas se observó que la consanguinidad condujo a reducir el número de huevos y a retrasar la madurez sexual, aunque con diferencias entre líneas (Sewalem y col., 1999). Un aumento del 1% de la consanguinidad basada en el pedigrí o en datos genómicos se asoció con una disminución de la producción de leche, del contenido de grasa y de proteína de alrededor de 0.4 a 0.6% de la media fenotípica y con un aumento en el intervalo entre partos de 0.02 a 0.05% de la media fenotípica en las razas bovinas Holstein y Jersey (Pryce y col., 2014). En cerdos con un incremento del 10 % de la consanguinidad de las madres se redujo la media en 0.23 animales nacidos vivos y en 0.52 kg el peso de la camada a los 21 días de vida (Culberstone y col., 1998) y por otro lado Rodrigáñez y col. (1998) estimaron que con el mismo incremento de la consanguinidad de la camada, se redujo la media de NT y NV en 0.27 y 0.39 lechones respectivamente.

En conejos, Ferraz y col. (1991) estudiaron el efecto de la consanguinidad de las madres y de la camada en las razas de conejo para carne NZW y CAL sobre las variables: duración de la gestación, porcentaje de muerte fetal, porcentaje de mortalidad predestete, tamaños de camada y pesos al nacimiento, 21 días de vida y al destete (28 días). Los autores concluyeron que la consanguinidad de las conejas madres afectó negativamente el peso de la camada al destete, el tamaño de la camada a los 21 y 28 días y el peso de la camada a los 21 días; por el contrario la consanguinidad de la camada no afectó significativamente a ningún carácter. En conejos de la raza Botucatu se observó una asociación lineal negativa del coeficiente de consanguinidad de las madres, con NV, ND y el peso de la camada al destete (PCD) estimándose, para un 10 % de incremento de la consanguinidad en las madres, una reducción de 0.805 gazapos nacidos, 0.589 gazapos destetados, 211 gr. en PCD, mientras que la consanguinidad de la camada no afectó a ninguno de los caracteres estudiados (Moura y col., 2000). En la misma raza se estimó que un incremento del coeficiente de consanguinidad de las conejas madres de 0 a 1 reduciría la media de NV (-4.20 gazapos), de ND (-3.21 gazapos) y de PCD (-1.565 Kg.) (Moura y col. 2001). Sánchez y col. (2005), empleando técnicas

bayesianas, estudiaron el efecto de la dominancia sobre el carácter número de días desde la primera palpación positiva hasta la muerte o eliminación por alguna causa patológica de la hembra. Para el modelo que incluyó la componente dominante y la consanguinidad, la depresión consanguínea se estimó mediante el intervalo más pequeño para el 95 % de la probabilidad. Los límites del intervalo fueron 0.024 y 0.151.

Fernández y col. (2010), en la línea materna A, empleando un modelo que contempló los efectos aleatorios aditivos, dominantes y permanentes y considerando a la consanguinidad como covariable, estimaron la depresión consanguínea para ND en 1.84 gazapos. Es decir, la consanguinidad tiene un efecto aparente de aumento del tamaño de camada. Si bien el error estándar fue alto, los autores argumentan que el resultado podría obedecer a un determinismo puramente aditivo del carácter o bien a problemas intrínsecos de la estructura de los datos.

Ragab y Baselga (2010, 2011) en un estudio que contempló cuatro líneas (incluyendo la A), estimaron el efecto de la consanguinidad como un efecto fijo agrupado en clases según nivel de consanguinidad para soslayar la colinealidad entre los niveles de consanguinidad y el efecto rodeo-año-estación. Los resultados evidenciaron la presencia de depresión en los caracteres reproductivos estudiados NT, NV, ND, NS e intervalo entre camadas (IP). La depresión fue creciendo en la dirección a las clases de mayor consanguinidad; para niveles de consanguinidad de entre 30 a 35 % las estimaciones de la depresión consanguínea fueron: -0.66 (NT), -0.69 (NV), -0.67 (ND), -0.51 (NS) y -2.19 (IP). Los autores opinan que estos efectos no son importantes y no han enmascarado el resultado exitoso del proceso selectivo.

En conejos de la raza CAL, un estudio realizado en Zaira, Nigeria, se concluyó que la consanguinidad no tuvo efecto de depresión sobre los caracteres NT, ND, PCN, PCD, PGN y PGD (Kabir y col., 2012). Cabe señalar que en el trabajo no se informan los niveles de consanguinidad de los animales y además que las estimas fueron obtenidas con un número reducido de registros. Nagy y col. (2013b) estudiaron el efecto de la consanguinidad en la línea terminal de conejos Pannon White sobre la ganancia media diaria entre 5 y 10 semanas de edad (GMD) y para el volumen muscular del muslo (VMM). Los resultados indicaron que la depresión consanguínea, solo se presentó en GMD a razón de 0.57 g/d por cada 10% de incremento de consanguinidad. En una investigación que tuvo por objeto analizar la contribución de la dominancia y la consanguinidad de la madre y la camada en la línea Pannon White (con origen en las razas NWZ y CAL) para los caracteres NT, NV y NM (Nagy y col., 2012), las estimas de la depresión endogámica se vieron poco afectadas por la inclusión de la dominancia en el modelo (a diferencia de las componentes aditivas y permanentes que sí se vieron reducidas en tal situación). Incluir la consanguinidad como covariable, tampoco afectó las estimas de las componentes de varianza. Un 10 % de aumento en la consanguinidad de las madres aumentó NM (0.18) y en el caso de la consanguinidad de la camada disminuyó NV (-0.41) y NT (-0.34).

Ragab y col. (2015) focalizaron su investigación en el efecto de la consanguinidad vieja ( $F_{old}$ ), intermedia ( $F_{int}$ ) y nueva ( $F_{new}$ ) sobre caracteres reproductivos (NT, NV y ND) en las líneas maternas A, V, H y LP de origen español. Los autores encontraron para todas las características, que los coeficientes de regresión decrecen en dirección  $F_{old} - F_{new}$ , pasando de valores positivos en  $F_{old}$  a negativos para  $F_{new}$ . En los casos de  $F_{old}$  y  $F_{int}$  los coeficientes de regresión positivos fueron significativos para NT y NV. La significancia de los coeficientes de regresión negativos para  $F_{new}$  no pudo ser mensurada por los altos errores estándar de las estimaciones. Los autores atribuyen estos resultados a un efecto de purga genética, en la cual los alelos desfavorables se van perdiendo, efecto potenciado por la selección, y por lo tanto el efecto de la consanguinidad vieja deja de ser negativo. Por otro lado, Fernández y col. (2015), observaron que en la línea materna A, las soluciones para el efecto fijo año-estación evidenciaban una tendencia atípica, decreciente en el tiempo, atribuyendo este comportamiento a una posible co-linealidad entre el efecto año-estación con la consanguinidad de los animales. Esto abre la posibilidad de investigar los efectos de reducir esta asociación en la estimación de componentes de varianza y la depresión consanguínea.

### ***1.2.3.3. Respuesta directa y correlacionada***

La estimación de la respuesta a la selección (directa o indirecta) para tamaño de camada ha sido realizada por muchos autores. Estany y col. (1989), estimaron para la línea A (seleccionada por tamaño de camada al destete, ND) una tendencia genética de 0.05 gazapos destetados por generación, tras siete generaciones de selección. En el mismo trabajo, se destaca que la selección por ND conduce también a encontrar respuestas genéticas correlacionadas: 0.04 para nacidos totales (NT), 0.05 para nacidos vivos (NV) y 0.06 para número de sacrificados (NS). García y Baselga (2002b), condujeron un experimento para evaluar la respuesta a la selección en el número de gazapos destetados, comparando un grupo selecto y otro control (crioconservado 9 generaciones antes) en la línea materna A. Adicionalmente, estimaron la correlación entre tamaño de camada y sus componentes. La respuesta a la selección directa por tamaño de camada fue de 0.085 gazapos destetados por generación cuando se estimó por diferencias con el grupo control y de 0.175 cuando se estimó como tendencia genética usando las predicciones de los modelos mixtos. Si bien respuestas altas para ND habían sido encontradas previamente en otras líneas como la A1077 (0.162 gazapos por generación) (Rochambeau y col., 1994), la respuesta de 0.175 gazapos por generación, condujo a los autores a cuestionar el modelo aditivo con repetibilidad y especular que la inclusión de la dominancia y un tratamiento adecuado de la consanguinidad podrían hacer concordar las estimas de la respuesta por ambos métodos.

En este mismo estudio (García y Baselga, 2002b) no se encontraron correlaciones genéticas significativas entre el tamaño de camada y sus componentes, aunque los autores atribuyen este hecho al reducido tamaño muestral. Sin embargo, existió una respuesta correlacionada positiva y significativa entre el número de gazapos destetados con el de nacidos totales ( $0.855 \pm 0.025$ ) y nacidos vivos ( $0.934 \pm 0.014$ ). Esta situación, hace presumir

una relación con las componentes prenatales, en particular con supervivencia fetal y la supervivencia prenatal.

García y Baselga (2002a) encontraron para la línea V una correlación significativa (0.18) entre el tamaño de camada y la tasa de ovulación, atribuyendo a esto el éxito en la respuesta a la selección por tamaño de camada. Mínguez y col. (2012), encontraron correlaciones genéticas positivas (aunque bajas) entre el número de gazapos destetados y el peso al destete (0.29), el peso al sacrificio (0.13), y la ganancia media diaria (0.15). La magnitud de la respuesta esperada a la selección puede depender del método empleado para la estimación de los valores genéticos. Armero y col. (1995) compararon tres métodos de predicción de la respuesta y diferentes tipos de apareamientos (dirigidos y aleatorio) en relación a la respuesta esperada para el carácter tamaño de camada al destete; los autores concluyeron que el empleo de BLUP completo (incluyendo los datos de todas las generaciones) aventaja en un 8 % en el valor de la respuesta esperada, al empleo de un Índice Familiar o el BLUP reducido (considerando datos de la generación actual y la anterior). En estudios realizados en líneas seleccionadas por tamaño de camada y ganancia de peso en simultáneo, Moura y col. (2001) estimaron una respuesta anual a la selección de 0.034 gazapos para NV y 0.039 para ND (ambas tendencias menos pronunciadas que las obtenidas para caracteres de crecimiento).

En la línea Caldes, seleccionada hoy en día por la ganancia de peso diaria individual, no se encontró respuesta correlacionada con NT y NV, aunque sí se detectó una correlación genética de 0.65 entre el peso de la camada al destete y ND (Gómez y col., 2000). Bolet y Saleil, (2002a y 2002b) informaron que las respuestas estimadas (gazapos por camada y generación) para NT y ND en la línea francesa INRA1077 fueron 0.11 y 0.08, en tanto que para la línea INRA2066 las estimaciones fueron 0.12 y 0.07, respectivamente. En un ensayo realizado sobre animales provenientes de granjas comerciales Sorhue y col. (2013) encontraron una correlación genética positiva de 0.93 entre NT y NV. Valores similares se encontraron en las líneas sintéticas CPC-Italy (Mantovani y col., 2008) y Pannon White y Pannon Ka (Nagy y col., 2011). Fernández y col. (2010) incluyeron la componente dominante en el modelo, con el objeto de verificar si su consideración en la línea A podría justificar la sobreestimación de la respuesta estimada con modelos mixtos respecto a una línea control, reportada por García y Baselga (2002b). Los autores obtuvieron una respuesta para ND de 0.1738 y concluyen que incluir la dominancia no resolvió el problema planteado.

Santacreu y col. (2005), en un estudio de selección divergente por capacidad uterina, concluyen que la respuesta no fue mas eficiente que la selección directa por tamaño de camada y que la respuesta correlacionada con esta última depende tanto de la supervivencia fetal y embrinaria.

Laborda y col. (2012) condujeron una investigación para evaluar la respuesta a la selección por tasa de ovulación durante 10 generaciones, contrastando la población seleccionada con una población control crio – conservada. Si bien la tasa de ovulación aumentó respecto a la población control, no se observó

respuesta correlacionada con el tamaño de camada, debido a que en la población seleccionada disminuyó la supervivencia fetal.

Ziadi y col. (2013) estimaron la respuesta directa y correlacionada sobre la tasa de ovulación y tamaño de camada en conejos. Hasta la generación 6, (primer período de selección) la selección se llevó a cabo por tasa de ovulación en la segunda gestación. Desde la generación 7 a la 13, se llevó a cabo una selección en dos estados. En el primer estado se seleccionaron las hembras con mayor tasa de ovulación en la segunda gestación y en el siguiente, a las hembras seleccionadas en el primer estado que mostraron mayor promedio de nacidos totales en los dos primeros partos. En el primer período se obtuvo una respuesta de 0.22 óvulos por generación, sin modificarse el número de gazapos nacidos, debido a una disminución de la supervivencia fetal. Los resultados del segundo período indicaron una mejora en la tasa de ovulación (0.19 óvulos por generación) y una respuesta correlacionada con el tamaño de camada (0.13 gazapos por generación), básicamente atribuible a una disminución de la mortalidad pre y pos implantación.

#### **I.2.4. Grupos de contemporáneos: fijo o aleatorio**

En las evaluaciones genéticas es necesario considerar en el modelo estadístico aquellos factores ambientales que puedan explicar parte de la variación del carácter en estudio. Entre las fuentes de variación ambiental que deben ser consideradas se encuentra la relacionada con el efecto al que son sometidos un grupo de animales que han nacido en una misma época y lugar y que han sido sometidos a un mismo manejo y situaciones ambientales. A este efecto se lo conoce como Grupos de Contemporáneos (GC). Un animal es asignado a un determinado GC acorde al lugar y época en donde se obtuvo su dato fenotípico (por ejemplo: rodeo – año – estación). Henderson (1973), propuso considerar al efecto rodeo-año estación como fijo, para evitar el sesgo producido por la asociación direccional entre padres y rodeos. En cualquier caso, no incluir los GC en el modelo produce un sesgo en las predicciones de los valores de cría (Henderson, 1975 a) y se subestima la varianza del error de predicción (PEV) (Henderson 1975 b).

En la mayoría de las evaluaciones el efecto de GC se introduce como fijo, siguiendo la recomendación de Henderson. Sin embargo, conceptualmente, el efecto de un GC es un efecto aleatorio, ya que no es posible predecir cuál será su efecto antes de que este suceda (Schaeffer, 2009). Además, considerar a los GC como aleatorios permite recuperar información adicional para la predicción de los valores de cría. Estudios de simulación sugieren que tratar al GC como aleatorio conduce a predicciones genéticas más precisas, aun cuando exista alguna correlación positiva entre los GC y los valores genéticos de los animales. También, en el contexto de análisis de datos de naturaleza categórica, alivia el problema de la presencia de categorías extremas, en donde algunas subclases de GC tienen la misma respuesta extrema, por ejemplo en un determinado nivel de GC todos los animales tuvieron asistencia al momento de parto (Tempelman, 1988). Una ventaja de considerar los GC aleatorios es aumentar la correlación entre los valores de cría verdaderos y

predichos (Ugarte y col., 1992; Visscher y Goddard, 1993). Sin embargo, la especificación de la matriz de varianzas y covarianzas asociada al efecto aleatorio de los GC, puede demandar la estimación de muchos parámetros para proveer un ajuste adecuado. Wade y Quaas (1993), sugirieron emplear una estructura autorregresiva de primer orden (AR(1)), que requiere de la estimación de un único parámetro adicional ( $\rho$ ), que presupone que la correlación entre efectos de GC disminuye con el tiempo. Vitezica (1999), empleando modelos de simulación, concluyó que la varianza de predicción de los valores aditivos aumenta cuando los GC fueron fijos y que el modelo con GC aleatorio con una estructura AR(1) fue superior en términos de respuesta a las selección, exactitud y error cuadrático medio. Dicha estructura debe emplearse con precaución cuando el número de GC por rodeo es escaso, y en especial cuando el tamaño de los GC es reducido.

Un aspecto de interés, que en la bibliografía revisada no se ha encontrado, es el de las consecuencias de considerar los GC como fijos o aleatorios sobre la precisión en la estimación de los efectos de otro factor fijo. En la revisión de los efectos de la consanguinidad, que se ha realizado en el apartado anterior, se han señalado dificultades en la estimación de dichos efectos que se han atribuido a la asociación de los valores de F con los GC (Ragab y Baselga, 2010, 2011; Ragab y col., 2015). Resulta obvio apreciar dicha asociación si una población se mantiene cerrada reproductivamente, las generaciones son independientes y el manejo reproductivo es constante de generación en generación, de esta manera en un momento dado del proceso de selección – en un determinado GC - la variabilidad que mostrarán los coeficientes de consanguinidad individuales es de esperar que sea escasa. Sin embargo, en esta situación, la consideración de los GC como aleatorios es posible que mejore la precisión de la estimación del efecto de la consanguinidad, dado que la información sobre la distribución de los efectos GC podría disminuir la colinealidad entre ambos.

### **I.3. Evaluaciones genéticas con dominancia y consanguinidad**

La mayoría de los estudios relacionados con la evaluación genética o mejora genética animal, consideran solo la variación debida a los efectos aditivos. Sin embargo, cuando los efectos de dominancia están presentes, su exclusión del modelo puede potencialmente provocar un sesgo en la estimación de la varianza aditiva y provocar una sobrevaloración de la estimación de la respuesta a la selección (Mizstal y col., 1996). Históricamente, y más allá de la importancia adjudicada a la componente aditiva, la problemática de incluir los efectos de dominancia en el modelo obedece por un lado a razones operacionales relacionadas al cómputo de la inversa de la matriz de relaciones de dominancia ( $D^{-1}$ ) y por otro, a una expresión más compleja de la estructura de varianzas y covarianzas cuando existe dominancia en presencia de consanguinidad. En el siguiente apartado se expone la relación existente entre la componente dominante y la consanguinidad.

### I.3.1. Dominancia y Consanguinidad

#### I.3.1.1. Cambios en el valor medio

Considerando un modelo simplificado, a la expresión fenotípica de un carácter (P) la podemos expresar como la suma de una componente genética (G), más otra ambiental (E). En el caso de considerar un locus en una población en equilibrio Hardy-Weinberg y siguiendo la nomenclatura de Falconer y Mackay (1996), podemos expresar a la media de la población como una función de valores genéticos y de las frecuencias de los alelos. Para esto, es necesario definir valores genéticos arbitrarios:  $a$  para el genotipo  $A_1A_1$ ,  $-a$  para el  $A_2A_2$  y  $d$  (promedio de los homocigotos recíprocos) para el heterocigota  $A_1A_2$ . Cabe destacar que un valor de  $d=0$ , indica acción aditiva o codominante entre los alelos  $A_1$  y  $A_2$  (ausencia de dominancia). Si las frecuencias de los alelos  $A_1$  y  $A_2$  son  $p$  y  $q$  respectivamente, podemos expresar a la media poblacional ( $\mu_P$ ) como:

$$\mu_P = a(p-q) + 2pqd$$

Asumiendo que las desviaciones ambientales tienen media cero, la media fenotípica, es igual a la media genotípica ( $\mu_G$ ).

El valor genotípico de un individuo puede subdividirse en dos componentes, una asociada a los valores aditivos de los genes que porta (valor de cría o valor genético aditivo) y otra vinculada a la interacción entre los alelos de un mismo locus (desviación dominante). La primera de ellas se define como la suma de los efectos medios de los genes que porta un individuo. El efecto medio de un gen mide el valor promedio de los genotipos producidos por él, respecto a la media de la población, bajo apareamiento aleatorio. Los efectos medios de los alelos  $A_1$  ( $\alpha_1$ ) y  $A_2$  ( $\alpha_2$ ) son:

$$\alpha_1 = q[a + d(q-p)]$$

$$\alpha_2 = -p[a + d(q-p)]$$

De dichas expresiones se desprende que los efectos medios son función de los valores genotípicos ( $a$  y  $d$ ) y de las frecuencias de los alelos ( $p$  y  $q$ ). Ya que el valor aditivo de un genotipo o valor de cría, es la suma de efectos medios, podemos expresar al valor de cría de la siguiente manera:

Genotipo	Valor de cría
$A_1A_1$	$\alpha_1 + \alpha_1 = 2\alpha_1 = 2q\alpha$
$A_1A_2$	$\alpha_1 + \alpha_2 = (q-p)\alpha$
$A_2A_2$	$\alpha_2 + \alpha_2 = 2\alpha_2 = -2p\alpha$

Donde  $\alpha = [a + d(q-p)]$  es el efecto medio de la sustitución de un gen y representa la diferencia entre efectos medios.

Como se mencionó anteriormente, el valor genotípico de cada genotipo es la suma de su valor de cría y su correspondiente desvío dominante. Cuando la acción génica es aditiva ( $d=0$ ), no existe desvío dominante. La tabla que figura a continuación presenta los desvíos dominantes de los tres genotipos:

Genotipo	Desvío dominante
$A_1A_1$	$-2q^2 d$
$A_1A_2$	$2pqd$
$A_2A_2$	$-2p^2 d$

Es importante destacar que bajo condiciones de equilibrio Hardy-Weinberg, el valor medio de los valores de cría y de los desvíos dominantes es igual a cero ( $E(A) = E(D) = 0$ ).

En genética cuantitativa, la manera clásica de partir la varianza fenotípica es expresar la misma en función de las componentes del modelo simplificado:

$$\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2$$

, donde  $\sigma_P^2$  es la varianza fenotípica,  $\sigma_G^2$  es la varianza genética y  $\sigma_E^2$  es la varianza ambiental.

La varianza genética puede explicarse como la suma de las varianzas aditiva ( $\sigma_A^2$ ) y dominante ( $\sigma_D^2$ ):

$$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2$$

Esta expresión surge de considerar condiciones de equilibrio Hardy Weinberg, en cuyo caso, las componentes aditivas y dominantes no covarían. Las varianzas son función de las frecuencias génicas y además de los valores genotípicos:

$$\sigma_A^2 = 2pq[a + d(q-p)]^2 = 2pq\alpha^2$$

$$\sigma_D^2 = (2pqd)^2$$

Existen muchas circunstancias en las cuales el apareamiento entre individuos emparentados es más frecuente que lo esperado en condiciones de equilibrio Hardy-Weinberg, como suele suceder en poblaciones pequeñas o en líneas. La consecuencia de este apareamiento entre parientes es la presencia de consanguinidad en la descendencia. Dos individuos emparentados pueden portar en un locus, alelos que sean réplicas de un ancestro en común (alelos idénticos por descendencia). Luego, si estos se aparean pueden transmitir, con cierta probabilidad dichas copias a un hijo. Una manera de cuantificar dicha probabilidad es a través del coeficiente consanguinidad,  $F$  (Falconer y Mackay, 1996), que determina la probabilidad de que un individuo porte en un locus alelos idénticos por descendencia.

Para deducir el cambio en la media de la población, es necesario deducir las frecuencias de los genotipos  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  y  $A_2A_2$  en función de la consanguinidad de la población ( $F$ ). Dichas frecuencias se indican a continuación:

Genotipo	Frecuencia
$A_1A_1$	$p^2 + pqF$
$A_1A_2$	$2pq - 2pqF$
$A_2A_2$	$q^2 + pqF$

Por lo tanto la nueva media, en presencia de consanguinidad ( $\mu_{PF}$ ) es:

$$\mu_{PF} = a(p^2 - q^2) + 2pqd - 2pqdF = \mu_P - 2pqdF$$

De esta manera, se concluye que un locus, contribuye al cambio de media solo si existe acción génica no aditiva ( $d$  diferente de cero). En ausencia de epistasis, puede generalizarse este resultado, siempre que exista dominancia direccional, es decir, que los valores de dominancia en los diferentes loci tiendan a ir en una misma dirección.

### **1.3.1.2. Cambios en la varianza y covarianza**

Como se mencionó, asumiendo condiciones de equilibrio Hardy – Weinberg y considerando un solo locus, la variación total puede expresarse como la suma de la varianza aditiva, la varianza dominante (varianza genética no aditiva) y la varianza ambiental (Falconer y Mackay, 1996). La covarianza genética entre parientes explica en gran parte el parecido fenotípico entre individuos relacionados, y su desarrollo teórico comenzó a principios de siglo XX. Fisher (1918) desarrolló fórmulas para la covarianza entre algunos tipos de parientes en una población bajo apareamiento aleatorio. Wright (1921) consideró el caso en una población consanguínea para un modelo aditivo, en donde define el concepto de coeficiente de consanguinidad ( $F$ ) en términos de la correlación entre gametos que se unen para formar un individuo. Malécot (1948) define el concepto de identidad por descendencia con lo cual generalizó el desarrollo de Fisher (1918) y otorgó una interpretación probabilística al coeficiente de consanguinidad de Wright. Luego, Kempthorne (1954) y Cockerham (1954) extienden los resultados al considerar la epistasis en una población con apareamientos aleatorios. Kempthorne (1955) desarrolló fórmulas para la covarianza entre algunos tipos de parientes bajo sistemas regulares de endocria.

Estos resultados fueron generalizados por Harris (1964) quien para una población consanguínea derivada de otra con apareamientos aleatorios, formalizó una expresión para un nivel arbitrario de consanguinidad, cualquier tipo de parentesco, asumiendo efectos aditivos y dominantes en  $n$  loci no ligados, en equilibrio de ligamiento. Cockerham y Weir (1984) y luego de Boer y Hoeschele (1993) incorporaron a dicha expresión un término vinculado a la correlación entre los coeficientes de consanguinidad entre distintos loci. Así, y dependiendo de la estructura de la población de la que se parta, la covarianza

entre dos individuos para un modelo aditivo-dominante con consanguinidad, depende de 6 parámetros: 1- varianza aditiva en la población base, 2- varianza dominante en la población base, 3- varianza dominante en la población consanguínea, 4- covarianza entre efectos aditivos y dominantes en la población consanguínea, 5- suma a través de los loci de los efectos cuadráticos de la depresión consanguínea y 6- la covarianza entre los indicadores de identidad por descendencia realizada entre distintos loci. Cada uno de estos componentes es multiplicado por su correspondiente coeficiente de relaciones, que son función de la probabilidad de que los alelos que portan ambos en un locus determinado, sean idénticos por descendencia. A continuación desarrollamos estos conceptos.

Si consideramos un individuo, derivado de una población base de tamaño infinito (Gillois, 1964; Falconer y Mackay, 1996), podemos expresar la varianza de su valor genotípico para el locus  $l$  ( $G_b^l$ ) como de Boer y Hoeschele (1993):

$$\text{Var}(G_b^l) = (1 + F)\sigma_{ar}^2(l) + (1 - F)\sigma_{dr}^2(l) + F\sigma_{di}^2(l) + F(1-F)(\Delta_i^l)^2 + 2F\sigma_{adi}(l)$$

, donde  $F$  es el coeficiente de consanguinidad del individuo,  $\sigma_{ar}^2(l)$  y  $\sigma_{dr}^2(l)$  son las varianzas aditiva y dominantes en la base para el locus  $l$ ,  $\sigma_{di}^2(l)$  y  $\sigma_{adi}(l)$  son la varianza dominante y la covarianza aditivo-dominante entre homocigotos en la población completamente consanguínea y finalmente  $\Delta_i^l$  es la depresión consanguínea para el locus  $l$ . Es importante destacar que el valor esperado de la componente aditiva es cero, exista o no consanguinidad. Sin embargo, en el caso de la componente dominante, su valor es cero cuando la población no es consanguínea. Cuando este no es el caso, el valor esperado de la componente dominante es función del coeficiente de consanguinidad ( $F$ ) y de la depresión consanguínea ( $\Delta_i^l$ ).

La fórmula anterior puede generalizarse a  $L$  loci bialélicos de la siguiente manera:

$$\begin{aligned} \text{Var}(G_b) &= (1 + F)\sigma_{AR}^2 + (1 - F)\sigma_{DR}^2 + F\sigma_{DI}^2 + 2F\sigma_{ADI} + F(1-F)\left(\sum_{l=1}^L (\Delta_i^l)^2\right) \\ &= (1 + F)\sigma_{AR}^2 + (1 - F)\sigma_{DR}^2 + F\sigma_{DI}^2 + 2F\sigma_{ADI} + F(1-F)\Delta_i^2 \end{aligned}$$

, donde  $\sigma_{AR}^2$  es la varianza aditiva,  $\sigma_{DR}^2$  la varianza dominante en estructura aleatoria,  $\sigma_{DI}^2$  la varianza dominante en estructura de consanguinidad total y  $\sigma_{ADI}$  la covarianza entre la varianza del valor aditivo y el dominante en estructura de consanguinidad total. La expresión anterior es un caso particular de la expresión de la covarianza entre dos individuos. Una expresión general para la covarianza entre los individuos  $V$  y  $W$  está dada por:

$$\text{Cov}(G_V, G_W) = a_{VW}\sigma_{AR}^2 + d_{rVW}\sigma_{DR}^2 + d_{iVW}\sigma_{DI}^2 + c_{VW}\sigma_{ADI} + u_{VW}\Delta_i^2$$

, en donde  $a_{VW}$  es la relación genética aditiva entre  $V$  y  $W$ ,  $d_{rVW}$  es la relación de dominancia entre  $V$  y  $W$  en la población base,  $d_{iVW}$  es la relación de dominancia entre  $V$  y  $W$  en la población consanguínea,  $c_{VW}$  es la relación entre

el efecto aditivo de V con el efecto dominante de W y  $u_{VW}$  es la relación entre V y W debido a la suma de cuadrados de la depresión consanguínea.

De esta manera la matriz de varianzas y covarianzas ( $G$ ) entre los efectos aditivos ( $a$ ) y los dominantes ( $d$ ) es:

$$Var \begin{pmatrix} a \\ d \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} A\sigma_{AR}^2 & C\sigma_{ADI} \\ C'\sigma_{ADI} & (D_R\sigma_{DR}^2 + D_I\sigma_{DI}^2 + U\Delta_I^2) \end{pmatrix}$$

, donde  $A$  es la matriz de relaciones aditivas de Wright,  $C$  es la matriz de relaciones entre efectos aditivos y dominantes,  $D_R$  es la matriz de relaciones debida a la varianza dominante en la población base,  $D_I$  es la matriz de relaciones debida a la varianza dominante en la población completamente consanguínea y  $U$  es la matriz de relaciones debida a la suma de cuadrados de la depresión consanguínea. Esta última se suele ignorar en el análisis de una repetición única de una población, en cuyo caso se considera el término  $\Delta_I^2$  como fijo e incluido en la depresión consanguínea al haber una sola repetición de la población. Así se procederá en el presente trabajo.

De la misma manera, la matriz de varianzas y covarianzas del valor genético total es:

$$Var(g) = Var(a + d) = (A\sigma_{AR}^2 + C\sigma_{ADI} + C'\sigma_{ADI} + D_R\sigma_{DR}^2 + D_I\sigma_{DI}^2 + U\Delta_I^2)$$

Las matrices de relaciones que acompañan a los parámetros, se relacionan con los posibles modos de identidad (Jacquard, 1974) entre los genes paternos y maternos de los individuos V y W y sus respectivas probabilidades:

$$a_{VW} = 2 \left( \delta_1 + \frac{1}{2}(\delta_2 + \delta_3 + \delta_4 + \delta_5 + \delta_9 + \delta_{12}) + \frac{1}{4}(\delta_{10} + \delta_{11} + \delta_{13} + \delta_{14}) \right)$$

$$\begin{aligned} dr_{VW} &= \delta_9 + \delta_{12} \\ di_{VW} &= \delta_1 \\ c_{VW} &= \delta_1 + \frac{1}{2}(\delta_4 + \delta_5) \\ c_{WV} &= \delta_1 + \frac{1}{2}(\delta_2 + \delta_3) \end{aligned}$$

Se pueden definir nueve estados de identidad condensados, cuyas probabilidades se relacionan con las probabilidades de los 15 estados detallados, de la siguiente manera:

$$\begin{aligned} \Delta_1 &= \delta_1 \\ \Delta_2 &= \delta_6 \\ \Delta_3 &= \delta_2 + \delta_3 \\ \Delta_4 &= \delta_7 \\ \Delta_5 &= \delta_4 + \delta_5 \\ \Delta_6 &= \delta_8 \\ \Delta_7 &= \delta_9 + \delta_{12} \end{aligned}$$

$$\Delta_8 = \delta_{10} + \delta_{11} + \delta_{13} + \delta_{14}$$

$$\Delta_9 = \delta_{15}$$

Usando estas equivalencias, los coeficientes de parentesco entre dos individuos V y W se calculan como:

$$a_{VW} = 2\Delta_1 + \Delta_3 + \Delta_5 + \Delta_7 + \frac{1}{2}\Delta_8$$

$$dr_{VW} = \Delta_7$$

$$di_{VW} = \Delta_1$$

$$c_{VW} = \Delta_1 + \frac{1}{2}\Delta_5$$

$$c_{WV} = \Delta_1 + \frac{1}{2}\Delta_3$$

Estas expresiones tienen la ventaja que los  $\Delta_i$  pueden calcularse empleando el algoritmo de Karigl (1981).

### I.3.2. Estimación de la componente dominante

La metodología de modelos mixtos – BLUP, (Henderson 1975 abc, 1984), es ampliamente empleada en la predicción de valores genéticos. En la mayoría de las aplicaciones solo la componente aditiva es considerada, sin embargo, incluir efectos genéticos no aditivos podría incrementar la exactitud de las evaluaciones genéticas (Mizstal y col., 1996), y maximizar el mérito genético total de la progenie (Uimari y Mäki Tanila, 1992; DeStefano y Hoeschele, 1992). Henderson (1985) demostró como predecir las componentes aditivas y no aditivas mediante BLUP en poblaciones no consanguíneas. Este procedimiento requiere el cálculo de la matriz de relaciones dominantes ( $D$ ) a partir de los elementos de la matriz de relaciones aditivas ( $A$ ) y la inversión directa de  $D$ . Como se mencionó anteriormente la consanguinidad afecta tanto la media fenotípica como a la estructura de (co)varianzas genéticas en la población. Kennedy y col. (1988) propusieron incluir la consanguinidad en el modelo como covariable para explicar su efecto sobre la media y posteriormente Smith y Mäki Tanila (1990) desarrollaron el método de la matriz genómica extendida ( $E$ ) para contemplar los cambios en la media y en la estructura de (co)varianzas genéticas. Hoeschele y VanRaden (1991) presentaron un método para invertir directamente la matriz  $D$ , en ausencia de consanguinidad. Estudios de simulación evidencian que la inclusión de la consanguinidad como covariable en el modelo e ignorar los efectos de la consanguinidad en la estructura de (co)varianzas, produce estimadores empíricamente insesgados de las componentes aditivas y dominantes (de Boer y van Arendonk, 1992).

Muchos autores han estimado componentes genéticas dominantes en distintas especies y con diversos modelos: Tempelman y Burnside (1990a) estimaron valores de varianzas dominantes, como proporción de la varianza total ( $d^2$ ), de 0.16, 0.15 y 0.13 para capacidad, calificación final y sistema mamario respectivamente, en Holstein Canadiense; Tempelman y Burnside (1990b) obtuvieron valores para  $d^2$  de 0.25 y 0.06 para producción de leche y grasa en ganado Holstein Canadiense; Hoeschele (1991) estimó para caracteres de

fertilidad en ganado Holstein estadounidense valores de  $d^2$  que oscilaron entre de 0.014 y 0.034; VanRaden y col. (1992) informaron valores de  $d^2$  de 0.035 y 0.033 para producción de leche y grasa en ganado Holstein estadounidense; Misztal (1997) obtuvo estimaciones promedio de  $d^2$  de 0.0919 para la estatura de animales evaluados por la Holstein Association of America; Misztal y col. (1997) encontraron para la raza Holstein estimaciones de 0.098, 0.08, 0.069 para profundidad del cuerpo, resistencia y estatura respectivamente; Druet y col. (2001) estimaron entre 0.003 y 0.014 los valores de  $d^2$  para caracteres de fertilidad en ganado vacuno de las razas Pardo Suizo y Simental australiano. Rodriguez Almeida y col. (1995) estimaron un promedio  $d^2$  de 0.18 y 0.28 para peso al nacimiento y peso a los 205 días respectivamente, en tres líneas sintéticas de bovinos para carne; Gengler y col. (1998) estimaron valores de  $d^2$  que variaron de 0.10 a 0.18, dependiendo del modelo, para la ganancia post destete en animales de la raza Limousin del Reino Unido. Culberston y col. (1998) trabajaron con cerdos de la raza Yorkshire y estimaron en 0.002, 0.063, 0.103 y 0.048 las magnitudes de  $d^2$  para número de nacidos vivos, días a 104.5 Kgrs y grasa a los 104.5 Kgrs respectivamente. Shaw y Woolliams (1999) estimaron la varianza dominante en tres razas de ovejas y sus cruzas obteniendo valores significativos solo en algunas cruzas para el peso a 24 semanas y el cociente entre el número de folículos primarios – secundarios y en la raza Welsh Mountain para la última característica. Wei y van der Werf (1993) registraron para características del huevo en tres líneas de gallinas ponedoras valores de  $d^2$  que variaron entre 0.01 y 0.15; Misztal y Besbes (2000) trabajaron con líneas de ponedoras de la raza Rhode Island Red y registraron valores de  $d^2$  entre 0.10 y 0.14 para el número de huevos entre las semanas 26-38 y entre 0.13 y 0.14 para resistencia de la cáscara, según distintos modelos. Pante y col (2002) evaluaron entre 0 y 0.22 las estimaciones de  $d^2$  para el peso posterior al sacrificio de la Trucha Arcoiris, dependiendo del modelo empleado.

En conejos, Rollins y col. (1963), desarrollaron un experimento para estimar los componentes de varianza para los caracteres NV, ND y peso total de la camada al destete (PCD) en la raza NZW; los autores obtuvieron estimaciones para  $d^2$  de 0.45 (NV), 0.60 (ND) y 0.52 (PCD), concluyendo que las mismas podrían estar sobreestimadas por efectos del diseño empleado. Sánchez y col. (2005), indagaron la importancia de la dominancia en relación a la longevidad (días entre palpación positiva y muerte o descarte por causas patológicas) ajustando el riesgo de eliminación o muerte; concluyen que la dominancia tiene un efecto pequeño sobre este carácter (0 a 0.22). Los autores postulan que los datos empleados podrían no contar con información suficiente para estimar la componente dominante. Por otro lado, estas estimaciones surgen de considerar una matriz de varianzas y covarianzas para el efecto dominante correspondiente a la situación de equilibrio aleatorio no apropiada, basada en la metodología propuesta por Rico (1999). Esta matriz sin embargo no es correcta ya que utiliza reglas de construcción que son correctas solamente en ausencia de consanguinidad.

Fernández y col. (2010) estimaron para la línea materna A, de origen español, un  $d^2$  de 0.0022 para ND en modelos con o sin consanguinidad como covariable. Al igual que el trabajo anterior, la matriz de varianzas y covarianzas

asociada al efecto dominante fue la propuesta por Rico (1999). Nagy y col. (2013b) con datos provenientes de la línea Pannon White (con origen en la raza NZW), llevaron adelante una investigación con el objeto de indagar sobre la contribución de la dominancia y la consanguinidad sobre caracteres relacionados al tamaño de camada. Los autores encontraron valores bajos de  $d^2$ : 0.081, 0.048 y 0.053 para NT, NV y NM respectivamente. Sin embargo, el cociente entre la varianza dominante y la varianza aditiva arrojó valores de 1.80, 0.87 y 2.60, para dicho orden de variables, concluyendo que la componente dominante en esta línea no es despreciable y que podría ser útil para la selección de apareamientos. Con datos provenientes de la línea materna Pannon Ka, Nagy y col. (2014), estimaron los siguientes valores de  $d^2$  para NT, NV y NM: 0.005, 0.048 y 0.068. Si bien para NV y NM los resultados son semejantes a los encontrados en la línea materna Pannon White, la variación dominante en el caso de NT fue notoriamente diferente. Los autores consideraron que en esta línea se justifica la inclusión de la dominancia en el modelo y que además mejora la estimación de las varianzas aditivas y permanentes.

Todos estos resultados previos indican que es necesario investigar en las distintas líneas de conejos y para los rasgos de interés económico, cuales son los modelos más apropiados, haciendo énfasis en el análisis de la importancia de la dominancia.

## **II. OBJETIVOS**

### **II.1. Objetivo general**

Estudiar distintos modelos aplicables a los caracteres reproductivos (tamaño de camada) en cuatro líneas de conejos para carne a los efectos de cuantificar las componentes genéticas más relevantes, incluyendo la dominancia y proporcionar información de base para el desarrollo de planes de mejora.

### **II.2. Objetivos específicos**

-Descripción fenotípica de caracteres reproductivos.

-Estimar los componentes de varianza de los efectos aleatorios incluidos en los distintos modelos y los parámetros relacionados con ellos, con inclusión específica de los efectos de dominancia.

-Predecir tendencias genéticas de caracteres relacionados al tamaño de camada.

-Estimar el efecto de la consanguinidad sobre la media de caracteres relacionados al tamaño de camada para los distintos modelos, en el contexto de una asociación estrecha de la consanguinidad y los efectos año-estación.

### **III. MATERIALES Y MÉTODOS**

#### **III.1. Material Animal**

El material animal está constituido por cuatro líneas maternas de conejos: A, V, H y LP originadas en el departamento de Ciencia Animal de la Universidad Politécnica de Valencia (UPV) España, cuyo manejo y descripción del proceso selectivo se detalla en el apartado siguiente.

##### **III.1.1. Manejo**

Los animales de las líneas A, V y LP se han mantenido desde su fundación hasta la actualidad en la misma granja del Departamento de Producción Animal de la Universidad Politécnica de Valencia. La línea H se alojó en esta granja hasta la 10ª generación de selección (mayo 2004), época en que fue trasladada a otra granja situada a 180 Km al norte de Valencia (Sant Carles de la Rápita, Tarragona). Estas líneas se han mantenido como poblaciones cerradas desde el momento de su fundación hasta la actualidad. En las cuatro líneas, la selección por tamaño de camada al destete (ND) se realizó sin solapar reproductivamente las generaciones. Las hembras de la siguiente generación eran seleccionadas de los mejores apareamientos evaluados. Cada macho contribuía con un hijo a la siguiente generación, que se seleccionaba del mejor apareamiento de cada macho como medida de reducir el incremento de la consanguinidad. Las hembras fueron cubiertas por primera vez alrededor de las 17 semanas de edad y posteriormente a los 10-12 días post parto, realizándose el diagnóstico de gestación mediante palpación abdominal el día 12 post-cubrición. Hubo una excepción en este manejo, en las líneas V y LP, desde diciembre 2003 hasta noviembre de 2005, periodo en que las hembras fueron cubiertas el día 25 post-parto. Las hembras que no aceptaban el macho eran de nuevo presentadas al macho una semana después y las conejas que no resultaban gestantes eran vueltas a cubrir. Siempre se evitaron apareamientos entre animales que tuvieran abuelos comunes como una medida para controlar el incremento de la consanguinidad. A los mismos efectos del control de la consanguinidad el número de machos utilizados por generación fue muy superior al necesario para la producción (25 machos para 120-150 hembras, en lugar de los 10-12 necesarios en monta natural).

El equipamiento utilizado en la granja fue común a todas las líneas, exceptuando los comederos utilizados desde septiembre de 1998 hasta noviembre de 2003, que fueron diferentes para la línea H. Las camadas fueron siempre criadas durante 28 días por sus propias madres, registrándose en el día del parto, el número de nacidos totales (NT) y vivos (NV) sin realizarse adopciones. En el destete, los gazapos eran identificados individualmente mediante un número tatuado en su oreja y alojados en jaulas colectivas de nueve individuos hasta la edad de sacrificio (63 días), registrándose en ese momento el número de conejos vivos por camada (NS). Durante este periodo de crecimiento, los animales se alimentaron mediante un pienso comercial administrado "ad libitum". Durante el periodo de engorde, los lotes eran de aproximadamente 8-9 individuos y en general las camadas se mantenían juntas o en jaulas próximas durante todo el cebo.

### III.1.2. Descripción de las líneas

**Línea A:** Los trabajos de fundación de la línea A se iniciaron en 1976 muestreando conejos de la raza Neozelandesa Blanca (NZW), criados por cunicultores en las proximidades de Valencia (España). El criterio usado para la creación de la línea A fue que los fundadores estuvieran sanos y que se les considerase como pertenecientes a dicha raza. Después de tres generaciones sin selección, en 1980 comenzó el desarrollo del proceso selectivo de la línea, que tuvo como objetivo el incremento del tamaño de camada al destete. Este se llevó a cabo utilizando para elegir a los reproductores un índice familiar con información variable (Baselga y col., 1984; Estany y col., 1989). La línea se mantiene cerrada desde su fundación.

**Línea V:** Los trabajos de fundación comenzaron en el año 1981 mediante el cruce de cuatro líneas sintéticas de aptitud maternal. Después de tres generaciones de apareamientos sin selección, la línea comenzó a ser seleccionada para aumentar el tamaño de la camada al destete utilizando como método de evaluación de los animales el BLUP con un modelo animal de repetibilidad. La línea se mantiene cerrada desde su fundación.

**Línea H:** Fue fundada a partir de animales provenientes de granjas comerciales españolas aplicando una gran intensidad de selección para caracteres de prolificidad. Se eligieron hembras hiperprolíficas, es decir conejas que hubiesen tenido un parto con 17 o más gazapos nacidos vivos, o si el número acumulado de nacidos vivos en el conjunto de todos sus partos permitía clasificar a esa hembra dentro del 1 % mejor. El primer paso del procedimiento realizado en 1993, fue el obtener descendencia masculina de un primer grupo de hembras hiperprolíficas (20) montadas con machos normales (9 machos pertenecientes a la línea V). En el segundo paso, los machos obtenidos en el primero (47), montaron a un segundo grupo, más numeroso de hembras hiperprolíficas (87), con el fin de ir acumulando en su descendencia alelos favorables para prolificidad. La descendencia de este segundo grupo se consideró la población fundadora (Generación cero). Para evitar problemas sanitarios se realizaron histerectomías en el primer paso y congelación de los embriones producidos en el segundo. Tras descongelar y transferir estos embriones se obtuvieron 474 conejos de la generación cero. Luego de tres generaciones sin selección se inició el programa selectivo por NV, criterio que luego cambió a ND a partir de la séptima generación de selección (Baselga, 2015). Se utilizó como método de evaluación el BLUP con un modelo animal de repetibilidad.

**Línea LP:** Fue fundada a partir de hembras hiperlongevas de prolificidad superior a la media ubicadas en granjas comerciales. La fundación de la línea LP tuvo lugar en tres etapas y comenzó en abril de 2002. En un primer paso se detectaron 15 hembras hiperlongevas en ocho granjas comerciales. Fueron inseminadas con semen de machos de la generación 27 de la línea V. El segundo paso fue tener descendencia de un nuevo lote de hembras LP después de aparearlas con los machos obtenidos de la primera etapa. Otro conjunto de 15 hembras hiperlongevas fue seleccionado y alojado en el mismo lazareto que el lote anterior. Finalmente, la generación base de la línea LP quedó constituida a partir de la progenie de 32 hembras hiperlongevas detectadas en 25 granjas de España y Portugal e inseminadas con 17 machos obtenidos en la etapa anterior. Una vez fundada la línea, esta se selecciona por

tamaño de camada al destete (Ragab y Baselga, 2011), siendo el método de evaluación el BLUP con un modelo animal de repetibilidad.

### **III.2. Descripción de las bases de datos empleadas**

Dependiendo de la línea y el modelo propuesto, se ha dispuesto de diferentes conjuntos de datos, básicamente diferenciados por la cantidad de generaciones que incluyeron. A los modelos que consideraron el efecto de la consanguinidad sobre la media y las matrices de covarianzas dominantes, los hemos denominado “completos”. En algunas líneas, estos modelos fueron evaluados con archivos que contaron con registros de más generaciones. En la Tabla III.2.1 se presenta el período en años, de los datos considerados en este trabajo, dependiendo de la línea y tipo de modelo.

El modelo completo sólo fue considerado para el carácter ND, en las líneas A, V y H. El resto de los modelos fueron aplicados a los caracteres NT, NV, ND y NS en todas las líneas, a excepción de NS en la línea LP donde no se dispuso de dichos datos. La Tabla III.2.2 presenta información referida a la cantidad de registros, el número de animales en el pedigrí, de conejas y generaciones para las líneas, variables y modelos trabajados.

**Tabla III.2.1:** Período para los datos considerados según línea y modelo.

Línea / Modelo	Período (años)	
	No Completo	Completo
A	1980 -2009	1980 -2014
V	1982-2009	1982-2014
H	1996 -2008	
LP	2004 - 2013	

**Tabla III.2.2:** Composición del conjunto de datos.

Línea	Variable	Número de Registros	Animales en el Pedigrí	Número de Conejas con datos	Número de Generaciones
A	NT	15878			
	NV	15878	5668	4853	38
	ND	15861			
	NS	15755			
	ND*	18457	6443	5452	43
V	NT	19280			
	NV	19280	5799	5022	35
	ND	19262			
	NS	19244			
	ND*	23296	6689	5781	39
H	NT	8570			
	NV	8570	2391	2082	15
	ND-ND*	8570			
	NS	4230			
LP	NT	6776			
	NV	6776	1410	1232	8
	ND	6776			
	NS	-			

ND\* indica número de destetados analizado con el modelo completo, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados

### **III.3. Análisis de datos**

#### **III.3.1. Análisis descriptivo**

Para las líneas A, V, H y LP se indican las frecuencias de la cantidad de pariciones por coneja y las frecuencias de los cinco estados fisiológicos de las conejas al momento de la monta (nulípara, primípara lactante, múltipara lactante, primípara no lactante y múltipara no lactante). En las cuatro líneas se registraron los caracteres NT, NV y ND. El carácter NS también se registró en todas ellas, salvo en la línea LP. Así, para cada línea y carácter registrado se dan los valores medios y otros estadísticos descriptivos, para todos los registros y para los registros agrupados por estación del año. Con el fin de mostrar cómo las líneas han ido cambiando a lo largo de las generaciones se muestran gráficas con las medias de los caracteres por generación y tablas con dichas medias agrupadas por conjuntos de generaciones sucesivas. Estas tablas, al agrupar generaciones, muestran de modo más estable el cambio de los valores fenotípicos a lo largo de las generaciones de selección. La parte descriptiva termina con la indicación, para cada una de las líneas de la consanguinidad media por generación.

#### **III.3.2. Análisis genético**

De Boer y Hoeschele (1993) muestran la descomposición del valor genético total de un individuo en depresión consanguínea, valor aditivo y desviación dominante. Tradicionalmente en las evaluaciones genéticas se considera sólo el efecto aditivo de los genes. En el presente trabajo, consideraremos además, el efecto dominante mediante dos enfoques: i) un modelo “aproximado” que considera el efecto de la consanguinidad sobre la media y solamente una parte de la desviación de dominancia, la que corresponde a la estructura de genotipos en equilibrio, es decir bajo apareamiento aleatorio; ii) y otro modelo “completo”, que especifica la desviación dominante anterior y la que corresponde a estructura de consanguinidad total. Se llevaron a cabo dos grupos de análisis: i) en el primero de ellos se analizaron cuatro caracteres de tamaño de camada (NT, NV, ND, NS) en cuatro líneas con modelos que no incluían la dominancia en estructura de consanguinidad, estimando componentes de varianza, depresión consanguínea y las tendencias genéticas; ii) en el segundo se analizó el carácter ND en tres líneas en modelos sin dominancia, con dominancia en estructura aleatoria, y con dominancia tanto en estructura aleatoria como en consanguinidad total (modelo completo), el propósito de estos análisis fue el de evaluar de manera más rigurosa la importancia de las desviaciones dominantes.

### III.3.2.1. Análisis genético de NT, NV, ND y NS en las líneas A, V, H y LP con modelos sin dominancia o con dominancia en estructura aleatoria.

Se analizaron los caracteres NT, NV, ND y NS en las líneas A, V y H. En la línea LP, se consideraron únicamente los primeros tres caracteres. Por carácter y línea se utilizaron ocho modelos distintos, que se distinguían por considerar o no la consanguinidad (F) como covariable, por incluir o no la dominancia en estructura aleatoria ( $d_R$ ) y por considerar el efecto año-estación como factor fijo (AE) o aleatorio (ae).

Todos los modelos tenían en común el estado fisiológico (EF) como efecto fijo, el efecto aditivo del animal (a), el efecto permanente de la hembra (p) y el error (e), estos tres últimos como efectos aleatorios.

Los niveles de los efectos año-estación se definían por trimestres sucesivos. En el estado fisiológico se consideraron cinco niveles, en función del estado de la coneja en el momento de la monta efectiva: nulípara, primípara lactante, múltipara lactante, primípara no lactante y múltipara no lactante.

Los distintos modelos quedaron definidos del modo siguiente:

- Modelo 1:
  - Efectos Fijos: EF y AE                      Efectos Aleatorios:  $a, p$  y  $e$
- Modelo 2:
  - Efectos Fijos: EF, AE y F                      Efectos Aleatorios:  $a, p$  y  $e$
- Modelo 3:
  - Efectos Fijos: EF y AE                      Efectos Aleatorios:  $a, p, d_R$  y  $e$
- Modelo 4:
  - Efectos Fijos: EF, AE y F                      Efectos Aleatorios:  $a, p, d_R$  y  $e$ .
- Modelo 5:
  - Efectos Fijos: EF                              Efectos Aleatorios:  $a, p, ae$  y  $e$
- Modelo 6:
  - Efectos Fijos: EF y F                              Efectos Aleatorios:  $a, p, ae$  y  $e$
- Modelo 7:
  - Efectos Fijos: EF                              Efectos Aleatorios:  $a, p, ae, d_R$  y  $e$
- Modelo 8:
  - Efectos Fijos: EF y F                              Efectos Aleatorios:  $a, p, ae, d_R$  y  $e$

La matriz de varianzas-covarianzas de los factores aleatorios considerados fue la siguiente:

$$\text{Var} \begin{pmatrix} a \\ d_R \\ p \\ ae \\ e \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} A\sigma_{AR}^2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & D_R\sigma_{DR}^2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I_p\sigma_p^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I_{ae}\sigma_{ae}^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & I_e\sigma_e^2 \end{pmatrix}$$

En la expresión anterior  $A$  es la matriz de relaciones aditivas entre individuos y  $D_R$  la matriz de relaciones dominantes entre individuos en estructura aleatoria (ver apéndice VII.1),  $\sigma_{AR}^2$  es la varianza aditiva del carácter,  $\sigma_{DR}^2$  la varianza de los efectos dominantes en estructura aleatoria,  $\sigma_p^2$  la varianza de los efectos

permanentes de hembra,  $\sigma_{ae}^2$  la varianza de los efectos año-estación y  $\sigma_e^2$  la varianza del error.

Los modelos anteriores se resolvieron con metodología REML, utilizando el paquete WOMBAT (Meyer, 2007), obteniéndose las estimas de las componentes de varianza y de los efectos fijos, y las predicciones de los aleatorios, mostrándose las tendencias genéticas.

### **III.3.2.2. Análisis genético de ND, en las líneas A, V y H, con modelos sin dominancia, dominancia en estructura aleatoria y dominancia completa.**

Se analizó en las líneas A, V y H el carácter ND, utilizando tres modelos de complejidad creciente, en cuanto a la consideración de los efectos dominantes. Estos modelos fueron el modelo 6 y 8, especificados en el apartado anterior y el modelo que llamamos “completo”. En este, el efecto  $d_R$  es substituido por el efecto dominante ( $d$ ) que considera las desviaciones de dominancia en estructura aleatoria ( $d_R$ ) y en estructura de consanguinidad total ( $d_I$ ).

Es decir los modelos utilizados fueron:

- Modelo 6:
  - Efectos Fijos: EF y F                      Efectos Aleatorios:  $a, p, ae$  y  $e$
- Modelo 8:
  - Efectos Fijos: EF y F                      Efectos Aleatorios:  $a, p, ae, d_R$  y  $e$
- Modelo completo :
  - Efectos Fijos: EF y F                      Efectos Aleatorios:  $a, p, ae, d$  y  $e$

La matriz de varianzas-covarianzas de los factores aleatorios considerados en el modelo completo fue la siguiente:

$$\text{Var} \begin{pmatrix} a \\ d \\ p \\ ae \\ e \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} A\sigma_{AR}^2 & C\sigma_{ADI} & 0 & 0 & 0 \\ C'\sigma_{ADI} & D_I\sigma_{DI}^2 + D_R\sigma_{DR}^2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I_p\sigma_p^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I_{ae}\sigma_{ae}^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & I_e\sigma_e^2 \end{pmatrix}$$

En la expresión anterior, los elementos no definidos anteriormente son:  $D_I$  que es la matriz de relaciones dominantes entre individuos en estructura consanguínea total (ver apéndice VIII.1),  $C$  es la matriz de relaciones entre efectos aditivos y dominantes en estructura consanguínea total,  $\sigma_{DI}^2$  es la varianza de los efectos dominantes en estructura consanguínea total y  $\sigma_{ADI}$  la covarianza entre efectos aditivos y dominantes en estructura consanguínea total.

Los modelos anteriores se resolvieron bayesianamente mediante muestreo de Gibbs (gibbs2f90, Misztal y col., 2002). Para el caso de los modelos 6 y 8 los muestreos consistieron en una cadena simple de 100,000 iteraciones para cada línea, considerando como período de burn-in 10,000 iteraciones y reteniendo 1 de cada 10 muestras. Para el caso del modelo completo en todas las líneas se generaron varias cadenas (3 para la línea A y H y 2 para la línea V) partiendo de diferentes semillas aleatorias y cada cadena comprendió un

total de 100,000 iteraciones, descartándose las primeras 10,000 como período de burn-in y reteniendo 1 de cada 50 muestras.

Se emplearon distintos procedimientos para evaluar la convergencia de las cadenas: 1) Inspección visual de las gráficas de traza de los componentes de varianza más difíciles de estimar, para el caso del modelo completo la covarianza aditiva-dominante en estructura de consanguinidad completa. 2) Para el caso de los modelos completos como se lanzaron varias cadenas se pudo explorar la convergencia utilizando el método de las cadenas apareadas (García-Cortés y col., 1998). 3) Así mismo se utilizaron diferentes funciones del paquete de R CODA (Plummer y col., 2006). Una de estas funciones fue la que permitió el cálculo del número efectivo de muestras de las cadenas, que implementa este cálculo basado en teoría de series de tiempo (Geyer, 1992). El cálculo de los intervalos de máxima densidad posterior al 95% se llevó a cabo utilizando la función emp.hpd del paquete de R TeachingDemos, esta función define el intervalo en base a las propias realizaciones siguiendo la propuesta de Chen y Shao (1999)

Como subproducto del muestreo de Gibbs se calculó el Deviance Information Criteria (DIC) (Spiegelhalter y col., 2002), que es un criterio de comparación de modelos similar al criterio de Akaike (Akaike, 1981). Un valor pequeño de DIC indica un mejor modelo, tomando en cuenta tanto ajuste como parsimonia del mismo.

$$DIC = \bar{D} + p_D$$

, donde  $\bar{D}$  es una medida de probabilidad de los datos ( $p(\mathbf{y}|\boldsymbol{\theta})$ ), promediado por todas las muestras de  $\boldsymbol{\theta}$ , el vector de incógnitas del modelo, y  $p_D$  es el número efectivo de parámetros:

$$p_D = \bar{D} - D(\hat{\boldsymbol{\theta}})$$

, donde  $\hat{\boldsymbol{\theta}}$  es la media posterior de los parámetros del modelo.

Los análisis se hicieron en los servidores de cálculo dodo128 y dodo256 de la Universidad de Georgia (cuyo uso agradecemos a Ignacy Misztal y colaboradores) y en la plataforma bioinformática Genotoul de Toulouse.

La estructura de covarianza que supone el modelo completo no es adecuada para la utilización directa del programa gibbs2f90 (Misztal et al., 2002). En particular para los efectos aditivos y dominantes esta estructura es

$$Var \begin{pmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{d} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{A}\sigma_A^2 & \mathbf{C}\sigma_{ADI} \\ \mathbf{C}'\sigma_{ADI} & \mathbf{D}_I\sigma_{DI}^2 + \mathbf{D}_R\sigma_{DR}^2 \end{pmatrix}$$

, y no puede expresarse de la forma,  $Var(\boldsymbol{\theta}) = \mathbf{G}_0 \otimes \mathbf{K}$ , que es la que el programa gibbs2f90 y otros similares permite considerar de manera directa. En esta situación la inversa se puede expresar de la forma  $Var(\boldsymbol{\theta})^{-1} = \mathbf{G}_0^{-1} \otimes \mathbf{K}^{-1}$ . Consecuentemente, la resolución del modelo completo con el programa gibbs2f90 requirió el uso de un modelo equivalente al completo, que tuviese la estructura de varianzas-covarianzas adecuada (ver apéndice VIII.2). En las

expresiones anteriores  $K$  es una matriz de relaciones y  $G_0$  una matriz de componentes de varianza y covarianza.

Las distribuciones *a priori* para los parámetros a estimar, tanto los de posición como los de dispersión, el programa gibbs2f90 los asume por defecto como uniformes dentro de su espacio paramétrico. Fue esta configuración por defecto la que se empleó en los análisis.

Finalmente se estudiaron las varianzas genéticas poblacionales, en la generación base de las líneas y en la población definida por las últimas generaciones de selección. También se indicó la contribución a la varianza genética poblacional total, la contribución de las componentes aditivas y dominantes de ambos tipos de estructura (ver apéndice VIII.3). En resumen, la estima de la varianza genética total poblacional ( $\hat{V}_{G_p}$ ) del conjunto de animales componentes de la población es:

$$\hat{V}_{G_p} = (\overline{\text{diag}A} - \bar{A})\hat{\sigma}_{AR}^2 + (\overline{\text{diag}D_R} - \bar{D}_R)\hat{\sigma}_{DR}^2 + (\overline{\text{diag}D_I} - \bar{D}_I)\hat{\sigma}_{DI}^2 + 2(\overline{\text{diag}C} - \bar{C})\hat{\sigma}_{ADI}$$

, donde la primera parte es la varianza aditiva, la segunda la de dominancia en estructura aleatoria, la tercera la de dominancia en estructura de consanguinidad total y la cuarta es debida a la covarianza aditivo-dominante en estructura de consanguinidad total. Las cantidades  $(\overline{\text{diag}A} - \bar{A})$ ,  $(\overline{\text{diag}D_R} - \bar{D}_R)$ ,  $(\overline{\text{diag}D_I} - \bar{D}_I)$  y  $(\overline{\text{diag}C} - \bar{C})$  se refieren a las matrices de relaciones dentro de la población considerada, no al conjunto de animales en toda la genealogía. En cada expresión dentro de un paréntesis, el primer término representa la media de los términos de la diagonal de la matriz y el segundo la media de todos sus términos.

## **IV. RESULTADOS y DISCUSIÓN**

### **IV.1. Análisis descriptivo**

En lo que sigue, se presenta información descriptiva de las variables bajo estudio en todas las líneas consideradas. Se describe el número de partos, la frecuencia de estados fisiológicos de las hembras al momento del parto, la frecuencia del número de gazapos en cada variable y los estadísticos descriptivos según generaciones.

Para la línea A se dispuso de un archivo de datos con 15878 registros para las variables nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV), número de destetados (ND) y número de sacrificados (NS), correspondientes a 4853 conejas. El archivo de genealogía contó, desde la generación 0 a la 37, con un total de 5668 animales. En la línea V el archivo de datos para las mismas variables que la línea A, incluyó 19280 registros de 5022 conejas, mientras que el archivo de genealogía, estuvo representado por 5799 animales para las generaciones 0 a 34. Para la línea H el archivo de datos estuvo constituido por 8570 registros para dichas variables, provenientes de 2082 conejas. La genealogía abarcó desde la generación 0 a la 15, con un total de 2391 animales. El carácter NS solo pudo ser registrado hasta la generación 9, ya que en la granja donde se trasladó la línea desde el núcleo de la Universidad Politécnica de Valencia, el manejo no permitía el control de NS por camada. Para la línea LP, no se dispuso del carácter NS. Se contó con un total de 6776 registros provenientes de 1232 conejas. El archivo de genealogía estuvo representado por 1410 animales abarcando desde la generación 0 a la 7.

La Tabla IV.1.1 presenta la distribución de frecuencias para la cantidad de pariciones por coneja en las cuatro líneas. Se observa que solo las líneas V y LP tuvieron conejas con más de 10 pariciones. El % de conejas con más de 6 pariciones fue en aumento en el orden de líneas A, V, H y LP con valores de 11.02, 20.4, 24.88 y 54.22 % respectivamente. La cantidad de conejas con un solo parto, siguió el orden inverso. La cantidad más frecuente de número de pariciones por coneja fue de 1 en la línea A, 4 en la V y H y 7 en la LP, lo que marca la longevidad en esta última.

La Tabla IV.1.2 muestra la frecuencia del estado fisiológico de las hembras en el momento de la monta en todas las líneas. Se desprende de aquí que los estados más frecuentes en las líneas A, V y H son los de múltiparas lactantes, nulíparas y primíparas lactantes, a diferencia de lo que sucede en la línea LP en la cual el orden es nulíparas, múltiparas lactantes y primípara no lactante.

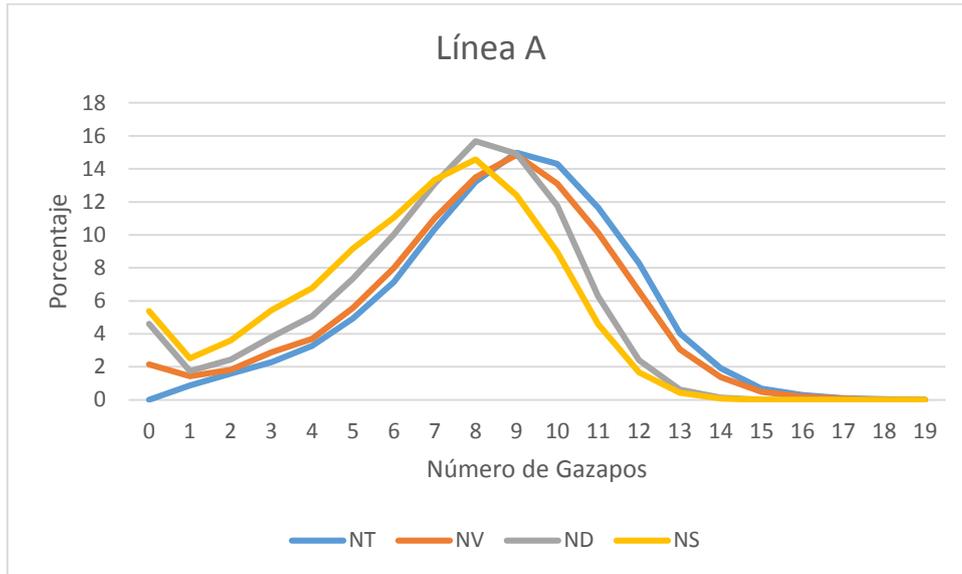
Las distribuciones de las variables en las diferentes líneas evidencian una leve asimetría a izquierda y ponen de manifiesto los mayores valores modales en NT y NV respecto a ND y NS (esta última variable, no ha sido estudiada en la línea LP). Estas distribuciones se presentan en la Gráficas IV.1.1 a IV.1.4.

**Tabla IV.1.1:** Frecuencia de la cantidad de pariciones.

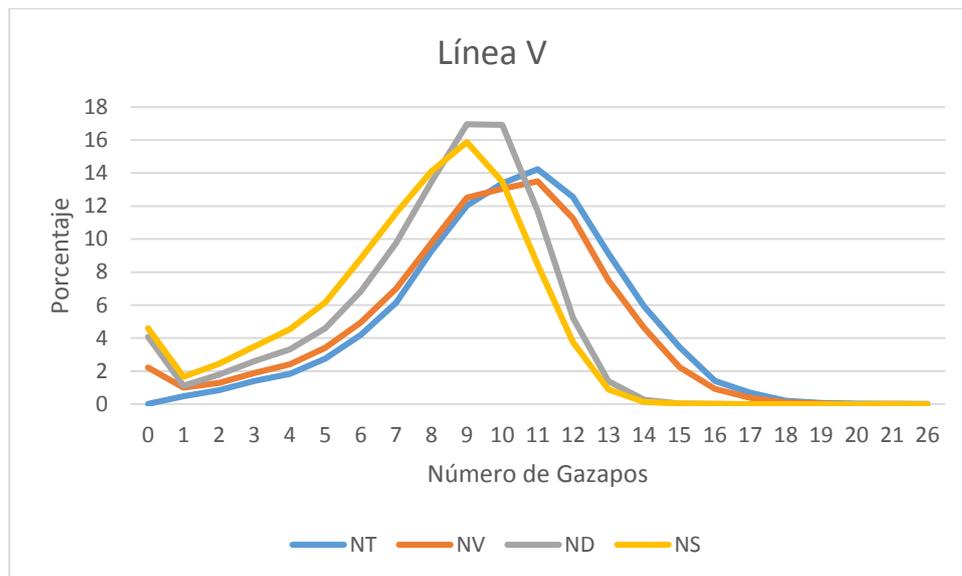
Cantidad de Pariciones	Línea A		Línea V		Línea H		Línea LP	
	Número de Conejas	%						
1	1,022	21.1	810	16.1	279	13.4	118	9.58
2	920	19	816	16.3	226	10.9	115	9.33
3	774	16	794	15.8	262	12.6	75	6.09
4	889	18.3	883	17.6	451	21.7	109	8.85
5	713	14.7	695	13.8	346	16.6	147	11.9
6	315	6.49	458	9.12	237	11.4	211	17.1
7	133	2.74	249	4.96	164	7.88	256	20.8
8	47	0.97	127	2.53	106	5.09	72	5.84
9	28	0.58	85	1.69	9	0.43	43	3.49
10	8	0.16	46	0.92	2	0.1	27	2.19
11	4	0.08	23	0.46	0	0	11	0.89
12	0	0	16	0.32	0	0	15	1.22
13	0	0	10	0.2	0	0	22	1.79
14	0	0	8	0.16	0	0	11	0.89
15	0	0	2	0.04	0	0	0	0
Total	4,853	100	5,022	100	2,082	100	1,232	100

**Tabla IV.1.2:** Frecuencia del estado fisiológico de las hembras al momento de la monta.

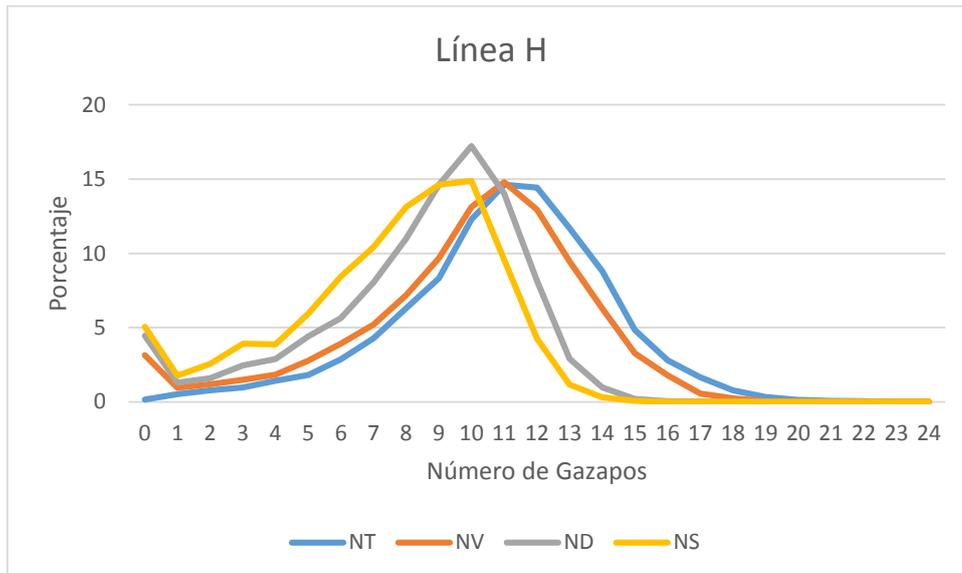
Estado Fisiológico	Línea A		Línea V		Línea H		Línea LP	
	Número de registros	%						
Nulípara	4,810	30.3	4,819	25	2,070	24.2	3,749	55.3
Primípara lactante	2,902	18.3	3,396	17.6	1551	18.1	681	10.1
Múltipara lactante	5,796	36.5	8,825	45.8	4,365	50.9	1,232	18.2
Primípara no lactante	924	5.82	778	4.04	249	2.91	913	13.5
Múltipara no lactante	1,446	9.11	1,462	7.58	335	3.91	201	2.97
Total	15,878	100	19,280	100	8,570	100	6,776	100



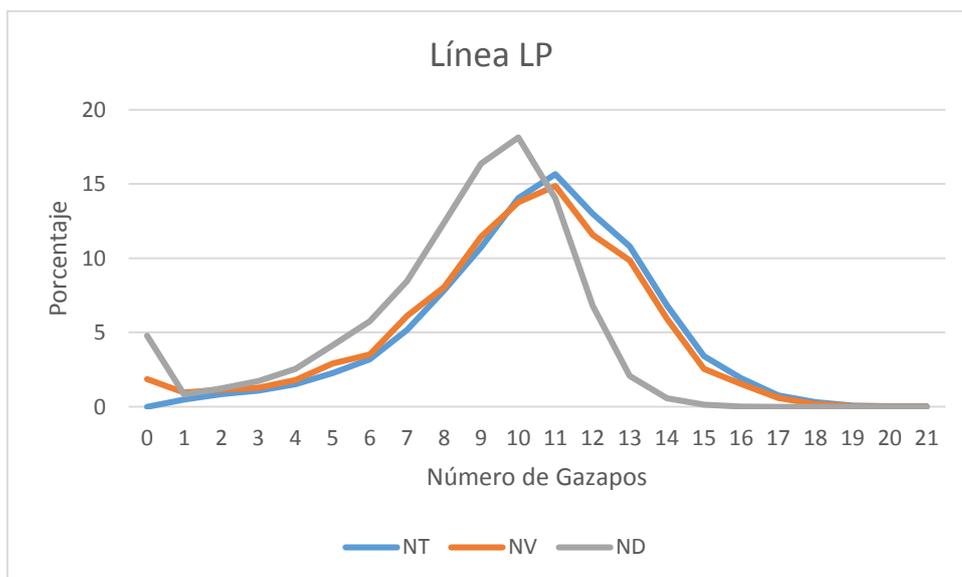
**Gráfica IV.1.1:** Distribución de las variables nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV), número de destetados (ND) y número de sacrificados (NS) en la línea A



**Gráfica IV.1.2:** Distribución de las variables nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV), número de destetados (ND) y número de sacrificados (NS) en la línea V.



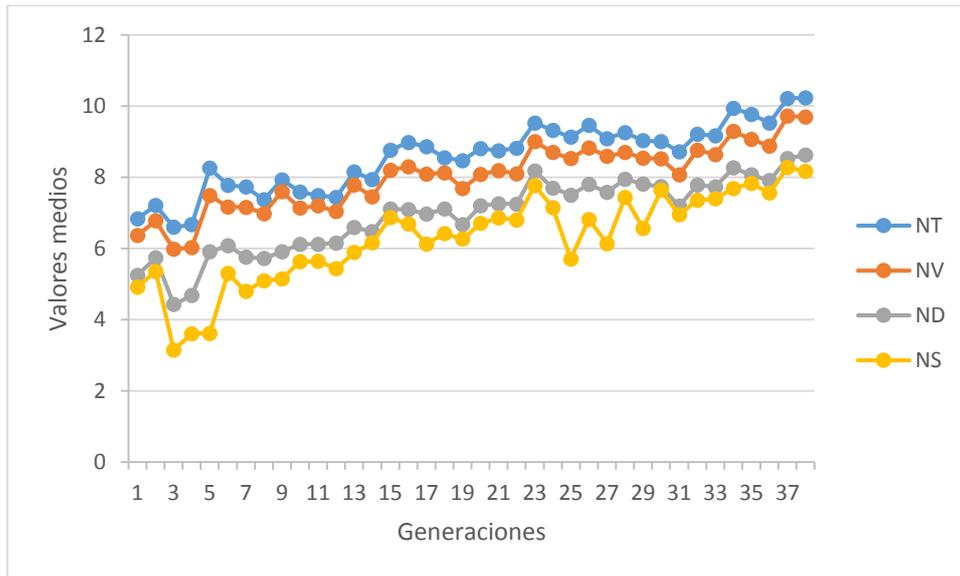
**Gráfica IV.1.3:** Distribución de las variables nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV), número de destetados (ND) y número de sacrificados (NS) en la línea H.



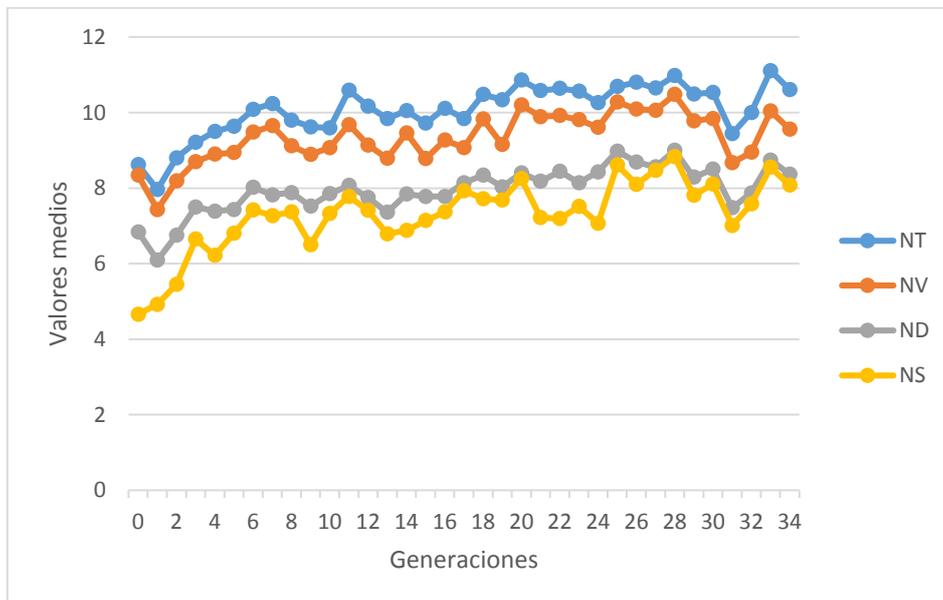
**Gráfica IV.1.4:** Distribución de las variables nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV) y número de destetados (ND) en la línea LP

Las Gráficas IV.1.5 a IV.1.8 presentan la evolución de las medias fenotípicas por generación para todas las variables en cada línea. En todas las líneas en general se observa que los caracteres NV, ND y NS, acompañan la evolución de NT a través de las generaciones. En las líneas A y V se aprecian tendencias claramente ascendentes (Gráficas IV.1.5 y IV.1.6), en tanto que en las líneas H y LP el cambio de las medias es menor (Gráficos IV.1.7 y IV.1.8). Hay que tener presente que estas líneas son más recientes y llevan pocas generaciones

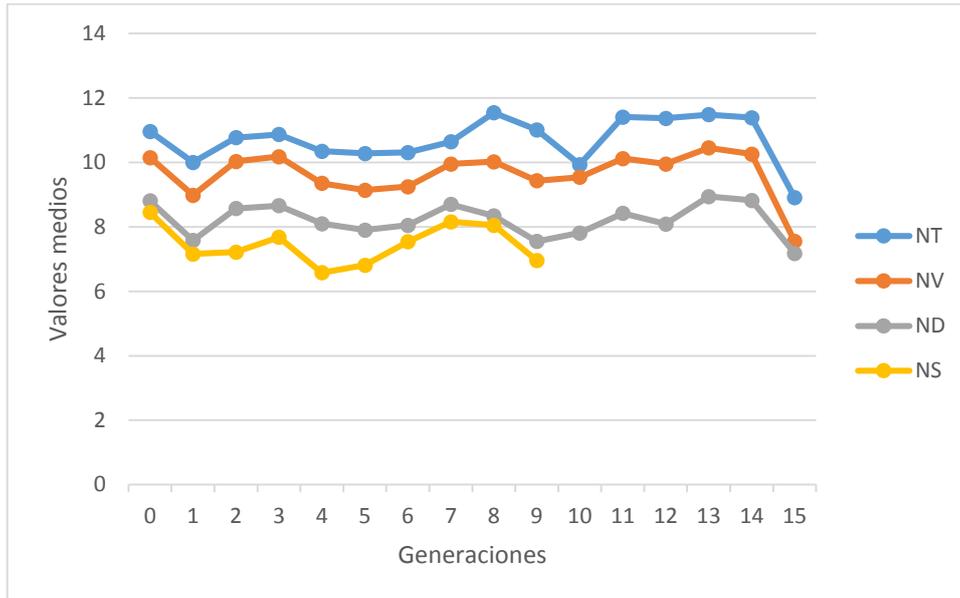
de selección. Además, han partido de valores medios más elevados que las líneas A y V.



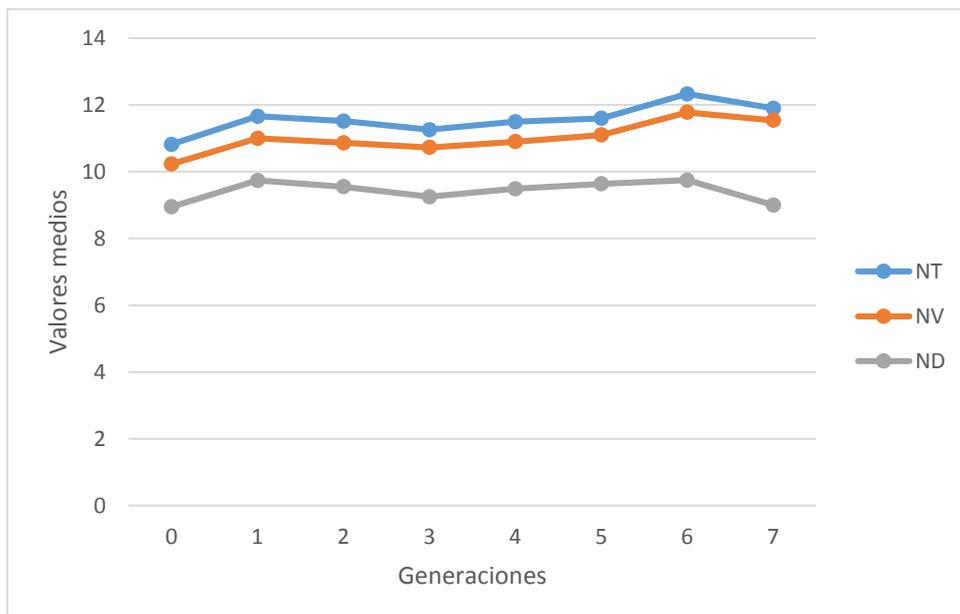
**Gráfica IV.1.5:** Evolución de las medias fenotípicas por generación de las variables nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV), número de destetados (ND) y número de sacrificados (NS) en la línea A.



**Gráfica IV.1.6:** Evolución de las medias fenotípicas por generación de las variables nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV), número de destetados (ND) y número de sacrificados (NS) en la línea V.



**Gráfica IV.1.7:** Evolución de las medias fenotípicas por generación de las variables nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV), número de destetados (ND) y número de sacrificados (NS) en la línea H.



**Gráfica IV.1.8:** Evolución de las medias fenotípicas por generación de las variables nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV) y número de destetados (ND) en la línea LP.

Las Tablas IV.1.3 a IV.1.6, presentan los estadísticos descriptivos para agrupamientos secuenciales de generaciones. El primer grupo de generaciones (1) estuvo representado por las generaciones 0-9 en la línea A y V, 0-4 en H y 0-2 en LP. El segundo grupo (2) se correspondió con las generaciones 10-19 en A y V, 5-9 en H y 3-5 en LP. El tercer grupo abarcó las generaciones 20-29

en A y V, 10-15 en H y 6-7 en LP. En el cuarto grupo se incluyen las generaciones restantes de las líneas A y V. En todas las líneas puede observarse que los coeficientes de variación (CV) de los caracteres se incrementan desde el nacimiento hasta el sacrificio (o destete en caso de la línea LP). El promedio global de los CV fue de 35.4, 35.6, 35.6 y 32.7 para las líneas A, V, H y LP respectivamente. La diferencia entre los valores medios de los grupos de generaciones finales e iniciales en cada línea para los caracteres NT, NV, ND y NS fue la siguiente: 2.2, 2.12, 2.4, y 2.8 en la línea A; 0.63, 0.38, 0.61 y 1.13 en la línea V; 0.6, 0.31, 0.06 y 0.1 en la línea H y 0.9, 1.17, y 0.14 en la línea LP (aquí no se registró el carácter NS). Estos valores no son comparables entre las líneas debido a que los valores medios iniciales fueron diferentes, al igual que la cantidad de generaciones que separan a los grupos de generaciones final e inicial. Sin embargo y en especial en las líneas más antiguas (A y V) pueden ser indicadores del buen resultado de los procesos selectivos. Para los caracteres NT, NV y ND parece que los valores modales, en los grupos generacionales final e inicial, no se han modificado en las líneas H y LP, en cambio sí lo hicieron en la línea A (aumento de 2 gazapos) y la V (aumento de 1 gazapo en NT y ND y de 2 en NV). Las Tablas también evidencian la asimetría a izquierda antes mencionada.

**Tabla IV.1.3:** Medidas resumen según agrupamiento secuencial de las generaciones en la línea A.

G	Carácter	n	Pro	Med	Mod	Min	Max	CV
0 a 9	NT	2,775	7.4	8	8	1	16	36.3
	NV	2,775	6.9	7	7	0	16	41.1
	ND	2,767	5.6	6	7	0	12	48.7
	NS	2,684	4.8	5	5	0	12	56.2
10 a 19	NT	4,582	8.4	9	9	1	18	33.2
	NV	4,582	7.8	8	8	0	17	38.2
	ND	4,582	6.8	7	8	0	14	41.1
	NS	4,582	6.3	7	8	0	14	44.5
20 a 29	NT	4,261	9.1	9	10	1	18	28.9
	NV	4,261	8.6	9	10	0	17	33.6
	ND	4,252	7.7	8	8	0	14	36.2
	NS	4,229	6.9	7	8	0	14	42.2
30 a 37	NT	4,260	9.6	10	10	1	19	28.1
	NV	4,260	9	9	9	0	18	34.5
	ND	4,260	8	9	9	0	15	37
	NS	4,260	7.6	8	9	0	15	38.8

G: generaciones, n: número de registros, Pro: promedio, Med: mediana, Mod: moda, Min: mínimo, Max: máximo, CV: coeficiente de variación. NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados

**Tabla IV.1.4:** Medidas resumen según agrupamiento secuencial de las generaciones en la línea V.

G	Carácter	n	Pro	Med	Mod	Min	Max	CV
0 a 9	NT	4,613	9.57	10	10	1	20	30.2
	NV	4,613	8.94	9	9	0	18	35.4
	ND	4,613	7.49	8	9	0	15	38.9
	NS	4,613	6.62	7	8	0	14	45.2
10 a 19	NT	5,502	10	10	10	0	21	29.5
	NV	5,502	9.23	10	10	0	21	36.4
	ND	5,502	7.91	9	9	0	14	37.1
	NS	5,502	7.42	8	9	0	14	39.7
20 a 29	NT	5,166	10.7	11	11	1	26	27.6
	NV	5,166	10	10	11	0	19	32.7
	ND	5,148	8.52	9	10	0	16	34.3
	NS	5,130	7.9	8	9	0	16	38
30 a 34	NT	3,999	10.2	11	11	1	20	30.8
	NV	3,999	9.32	10	11	0	19	37.6
	ND	3,999	8.1	9	10	0	15	38.7
	NS	3,999	7.75	8	10	0	15	40.1

G: generaciones, n: número de registros, Pro: promedio, Med: mediana, Mod: moda, Min: mínimo, Max: máximo, CV: coeficiente de variación. NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados

**Tabla IV.1.5:** Medidas resumen según agrupamiento secuencial de las generaciones en la línea H.

G	Carácter	n	Pro	Med	Mod	Min	Max	CV
0 a 4	NT	1,790	10.6	11	11	0	20	27.8
	NV	1,790	9.79	10	11	0	19	35.1
	ND	1,790	8.42	9	10	0	15	36.8
	NS	1,790	7.44	8	10	0	15	41.9
5 a 9	NT	2,555	10.8	11	11	0	22	28.9
	NV	2,555	9.57	10	11	0	22	38.7
	ND	2,555	8.12	9	10	0	16	40
	NS	2,440	7.54	8	10	0	15	42.6
10 a 15	NT	4,225	11.2	11	12	0	24	29.3
	NV	4,225	10.1	11	11	0	20	35
	ND	4,225	8.48	9	10	0	18	38.3
	NS	-	-	-	-	-	-	-

G: generaciones, n: número de registros, Pro: promedio, Med: mediana, Mod: moda, Min: mínimo, Max: máximo, CV: coeficiente de variación. NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados

**Tabla IV.1.6:** Medidas resumen según agrupamiento secuencial de las generaciones en la línea LP.

G	Carácter	n	Pro	Med	Mod	Min	Max	CV
0 a 2	NT	3,243	10.2	10	11	1	18	28.5
	NV	3,243	9.53	10	11	0	18	34.7
	ND	3,243	8.25	9	10	0	15	36
3 a 5	NT	2,086	10.5	11	11	1	19	28.6
	NV	2,086	9.91	10	11	0	19	33.7
	ND	2,086	8.45	9	10	0	16	35
6 a 7	NT	1,447	11.1	11	11	1	20	26.4
	NV	1,447	10.7	11	11	0	20	29.9
	ND	1,447	8.39	9	10	0	15	40.3

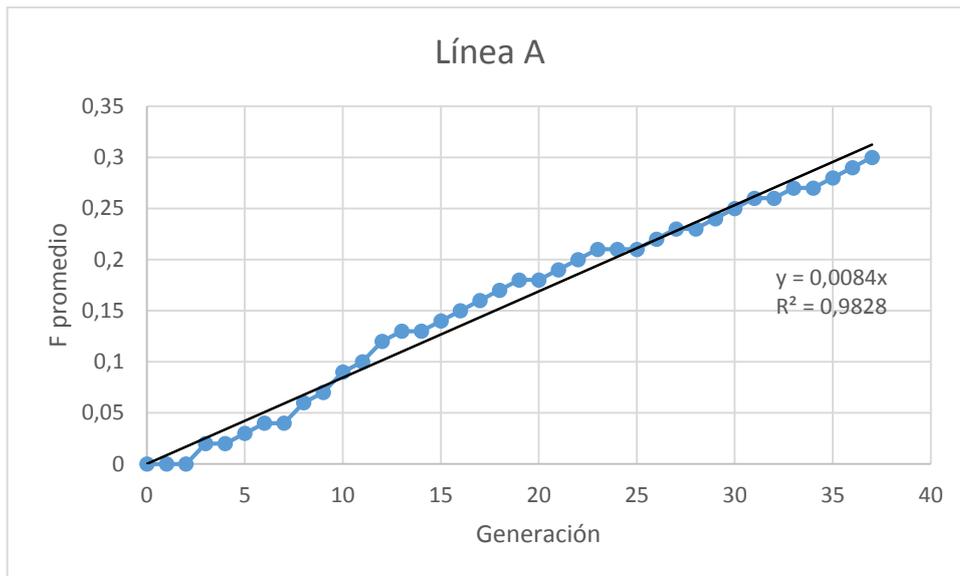
G: generaciones, n: número de registros, Pro: promedio, Med: mediana, Mod: moda, Min: mínimo, Max: máximo, CV: coeficiente de variación. NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados

Respecto a las estaciones del año, en la Tabla IV.1.7, se presentan los promedios y los coeficientes de variación (CV) en cada línea para el carácter ND. Se observa que las medias aumentan en la dirección verano – otoño – invierno y primavera. Los CV, disminuyen en la misma dirección. Una excepción se produce en LP, en donde se invierte el orden de los dos estadísticos en invierno y primavera.

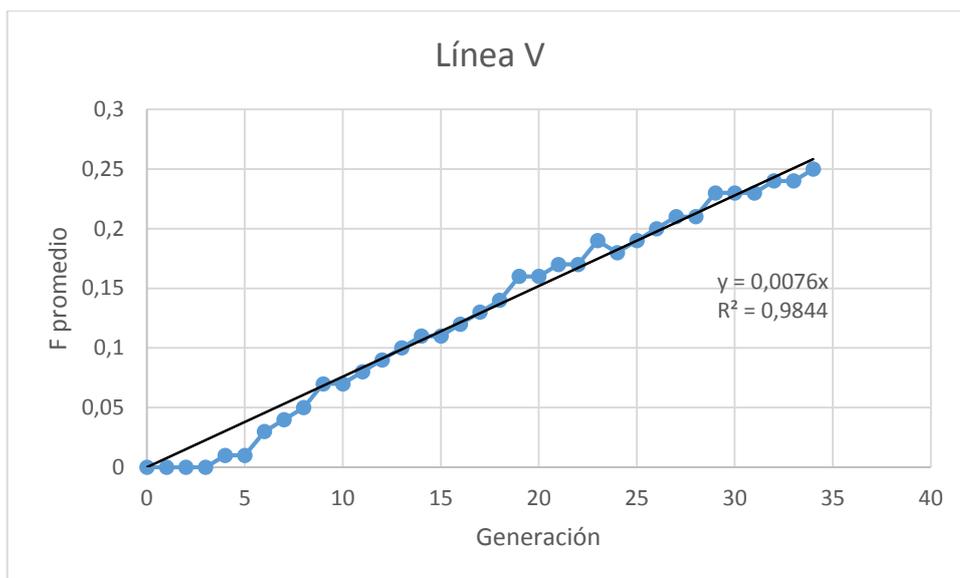
**Tabla IV.1.7:** Promedio (Pro) y Coeficiente de variación (CV) en las líneas A, V, H y LP para el carácter número de destetados, según las estaciones del año.

Estación	A		V		H		LP	
	Pro	CV	Pro	CV	Pro	CV	Pro	CV
Verano	6.9	42.9	7.5	40.6	8.04	38.13	8.82	32.5
Otoño	7.1	41.3	7.9	36.8	8.31	38.72	9.51	31.5
Invierno	7.2	41.0	8.2	36.0	8.33	41.2	9.78	30.3
Primavera	7.4	39.7	8.4	35.1	8.66	35.64	9.21	35.9

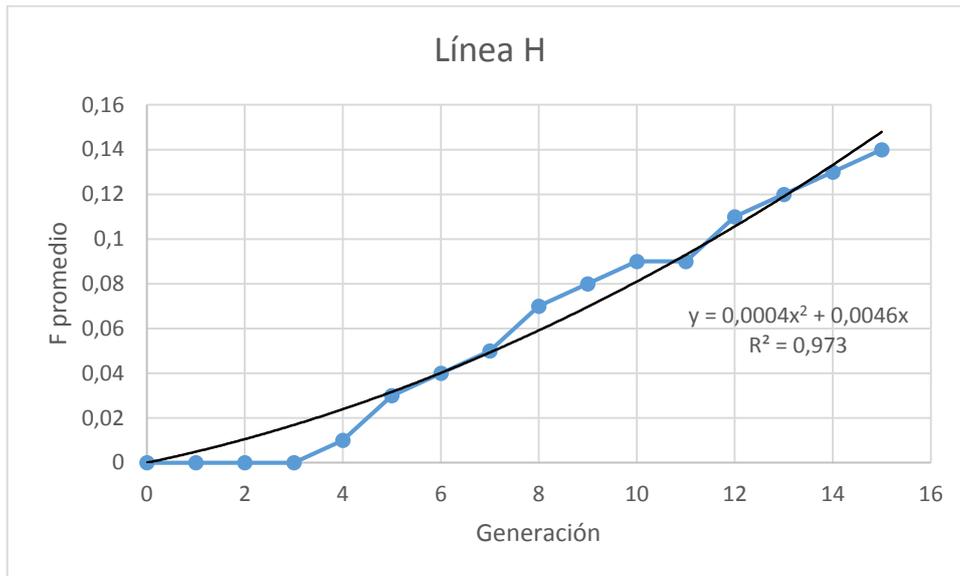
Los coeficientes de consanguinidad promedio ( $\bar{F}$ ) en cada generación, se muestran para cada línea en las Gráficas IV.1.9 a IV.1.12. En todas las líneas se aprecia que, luego de unas tres o cuatro generaciones, los valores de  $\bar{F}$  aumentan. La línea A tuvo un incremento desde la generación 0 a la 37 de 0.3. La línea V incrementó a un valor de 0.25 hasta la generación 34. Comparando a mismas generaciones con la línea A, la V mostró coeficientes  $\bar{F}$  algo menores. Si bien las líneas H y LP son más recientes y se dispone de menos generaciones, los  $\bar{F}$  de ambas líneas en sus estados iniciales se corresponden con los de las líneas A y V. Por ejemplo para la generación 7, los  $\bar{F}$  fueron de 0.04 en las líneas A, H y LP y 0.05 en la V.



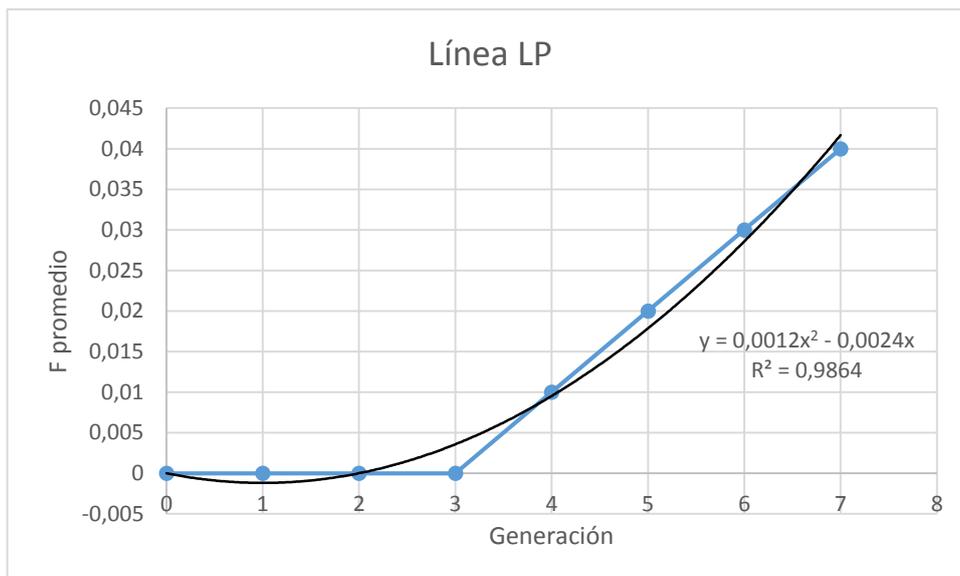
**Gráfica IV.1.9:** Evolución del coeficiente de consanguinidad promedio por generación en la línea A



**Gráfica IV.1.10:** Evolución del coeficiente de consanguinidad promedio por generación en la línea V.



**Gráfica IV.1.11:** Evolución del coeficiente de consanguinidad promedio por generación en la línea H.



**Gráfica IV.1.12:** Evolución del coeficiente de consanguinidad promedio por generación en la línea LP.

El aumento de la consanguinidad es inevitable en poblaciones cerradas con el curso de las generaciones. En general los valores de incremento observados en las líneas están en acuerdo con valores reportados por otros autores (Ferraz y col., 1993; Ragab y Baselga, 2011), aunque son mayores a los informados por Nagy y col. (2013b).

## IV.2. Modelos que no consideran la dominancia en estructura de consanguinidad completa

En esta sección se presenta la estructura de los modelos que no consideran la varianza de dominancia en estructura de consanguinidad total. Todos los modelos incluyen como efectos fijos el estado fisiológico de la hembra al momento de la monta (EF) y en ocasiones el año estación (AE) y el efecto de la consanguinidad como covariable (F). Como efectos aleatorios siempre se consideró al valor genético aditivo de los animales ( $a$ ), el efecto permanente de la hembra ( $p$ ), el error ( $e$ ) y en ocasiones el año-estación ( $ae$ ) y el efecto de dominancia ( $d_R$ ) en estructura aleatoria (DR). La identificación de los modelos y sus componentes han sido ya descritos en material y métodos, aunque para facilitar la lectura, volvemos a indicarlos:

- Modelo 1:
  - Efectos Fijos: EF y AE                      Efectos Aleatorios:  $a, p$  y  $e$
- Modelo 2:
  - Efectos Fijos: EF, AE y F                      Efectos Aleatorios:  $a, p$  y  $e$
- Modelo 3:
  - Efectos Fijos: EF y AE                      Efectos Aleatorios:  $a, p, d_R$  y  $e$
- Modelo 4:
  - Efectos Fijos: EF, AE y F                      Efectos Aleatorios:  $a, p, d_R$  y  $e$ .
- Modelo 5:
  - Efectos Fijos: EF                              Efectos Aleatorios:  $a, p, ae$  y  $e$
- Modelo 6:
  - Efectos Fijos: EF y F                              Efectos Aleatorios:  $a, p, ae$  y  $e$
- Modelo 7:
  - Efectos Fijos: EF                              Efectos Aleatorios:  $a, p, ae, d_R$  y  $e$
- Modelo 8:
  - Efectos Fijos: EF y F                              Efectos Aleatorios:  $a, p, ae, d_R$  y  $e$

Los modelos fueron empleados para el análisis de los caracteres nacidos totales (NT), nacidos vivos (NV), número de destetados (ND) y número de sacrificados (NS), en las líneas A, V, H y LP. Cabe aclarar que en la línea LP no fue analizada la variable NS.

Para facilitar la lectura, en las tablas del siguiente apartado se exponen primero los resultados de los modelos con año-estación fijo y luego cuando es aleatorio. Dentro de cada uno de dichos grupos, primero se muestran los modelos que no incluyen  $d_R$ .

### IV.2.1. Estimación de componentes de varianzas y parámetros genéticos

Cuando el efecto del año-estación es fijo y no se incluye el efecto de la dominancia  $d_R$ , no se observan diferencias en las estimaciones de las varianzas aditivas ( $\sigma_{AR}^2$ ), permanentes ( $\sigma_p^2$ ) y del error ( $\sigma_e^2$ ) entre los modelos sin y con consanguinidad (modelos 1 y 2) (Tablas IV.2.1.1, IV.2.1.3 y IV.2.1.5).

Esto se debe a la asociación presente entre la consanguinidad de las conejas y el AE, hecho que se refleja en el coeficiente de correlación intraclase respecto al AE, dentro de las líneas. Estos valores son: 0.98 para las líneas A y V, 0.91 para la línea H y 0.81 para la línea LP. Esta asociación, puede visualizarse también a través del coeficiente de regresión lineal de la consanguinidad respecto al año-estación. Este modelo tiene la ventaja de indicar cómo la consanguinidad se incrementa con el curso de los años-estación y consecuentemente con el posible progreso genético. Los valores estimados para los coeficientes de regresión lineal mencionados fueron: 0.003 ( $R^2=0.96$ ) en la línea A; 0.003 ( $R^2=0.96$ ) en la línea V; 0.003 ( $R^2=0.89$ ) en la H y 0.0009 ( $R^2=0.46$ ) en la LP. La desventaja de expresar la asociación entre consanguinidad y año-estación de este modo, es que solo se recoge la parte lineal. Cuando la asociación se expresa a través de la correlación intraclase, no se asume ninguna forma de relación.

Las estimaciones de  $\sigma_{AR}^2$  resultaron mayores en los caracteres NT y NV. Los valores más bajos corresponden a la línea H y en general, sin discriminar entre líneas, los rangos para NT, NV, ND y NS oscilaron en los valores: 0.84-1.37, 0.83-1.31, 0.44-0.74 y 0.36-0.78, respectivamente.

**Tabla IV.2.1.1:** Estimación de  $\sigma_{AR}^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (1) o con ella (2).

M	C	A	V	H	LP
1	NT	0.92±0.13	1.37±0.15	0.84±0.20	1.30±0.26
1	NV	0.95±0.15	1.31±0.16	0.83±0.23	0.99±0.27
1	ND	0.74±0.12	0.73±0.11	0.44±0.15	0.67±0.20
1	NS	0.78±0.12	0.69±0.11	0.36±0.17	-
2	NT	0.92±0.13	1.37±0.15	0.89±0.20	1.30±0.26
2	NV	0.95±0.15	1.31±0.16	0.86±0.23	1.00±0.27
2	ND	0.74±0.12	0.74±0.11	0.44±0.15	0.68±0.20
2	NS	0.78±0.12	0.70±0.11	0.35±0.16	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $\sigma_{AR}^2$ : varianza aditiva.

Las heredabilidades estimadas ( $h^2$ ) se muestran en la Tabla IV.2.1.2. No se encontraron diferencias con la inclusión o no de F. Los valores más altos corresponden a NT. En este carácter, las estimas mayores se observaron en las líneas V y LP (0.16) y las más bajas en la línea H (0.09). En NV los valores oscilaron entre 0.09 y 0.12 y en ND y NS entre 0.08 y 0.10, con la excepción de la línea H cuyo valor estimado es de 0.04. La fracción de la varianza explicada por los efectos permanentes, respecto a la total  $p^2$  ( $\sigma_p^2/\sigma_T^2$ ) (Tabla IV.2.1.4) es mayor para NT y luego decrece en los sucesivos caracteres, oscilando entre 0.15 y 0.06.

**Tabla IV.2.1.2:** Estimación de  $h^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (1) o con ella (2).

M	C	A	V	H	LP
1	NT	0.13±0.02	0.16±0.02	0.09±0.02	0.16±0.03
1	NV	0.11±0.02	0.12±0.01	0.07±0.02	0.09±0.03
1	ND	0.09±0.02	0.09±0.01	0.04±0.02	0.08±0.02
1	NS	0.10±0.02	0.08±0.01	0.04±0.02	-
2	NT	0.13±0.02	0.16±0.02	0.09±0.02	0.16±0.03
2	NV	0.11±0.02	0.12±0.01	0.07±0.02	0.09±0.03
2	ND	0.10±0.02	0.09±0.01	0.05±0.02	0.08±0.02
2	NS	0.10±0.02	0.08±0.01	0.04±0.02	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $h^2$ : heredabilidad.

**Tabla IV.2.1.3:** Estimación de  $\sigma_p^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (1) o con ella (2).

M	C	A	V	H	LP
1	NT	0.69±0.09	0.82±0.10	1.41±0.17	0.80±0.20
1	NV	0.84±0.11	0.92±0.11	1.59±0.21	1.13±0.23
1	ND	0.56±0.09	0.71±0.09	1.07±0.15	0.72±0.18
1	NS	0.47±0.09	0.62±0.08	0.72±0.19	-
2	NT	0.69±0.09	0.82±0.10	1.38±0.17	0.80±0.20
2	NV	0.83±0.11	0.93±0.11	1.57±0.21	1.13±0.23
2	ND	0.56±0.09	0.71±0.09	1.07±0.15	0.72±0.18
2	NS	0.47±0.09	0.61±0.08	0.73±0.19	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $\sigma_p^2$ : varianza de los efectos permanentes.

**Tabla IV.2.1.4:** Estimación de  $p^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (1) o con ella (2).

M	C	A	V	H	LP
1	NT	0.10±0.01	0.10±0.01	0.15±0.02	0.10±0.02
1	NV	0.09±0.01	0.09±0.01	0.13±0.02	0.12±0.02
1	ND	0.07±0.01	0.08±0.01	0.11±0.02	0.08±0.02
1	NS	0.06±0.01	0.07±0.01	0.08±0.02	-
2	NT	0.10±0.01	0.10±0.01	0.14±0.02	0.10±0.02
2	NV	0.10±0.01	0.09±0.01	0.13±0.02	0.11±0.02
2	ND	0.07±0.01	0.08±0.01	0.11±0.02	0.08±0.02
2	NS	0.06±0.01	0.07±0.01	0.08±0.02	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $p^2$ : fracción de la varianza explicada por los efectos permanentes respecto a la total.

Al comparar los modelos 3 y 4, que tienen el efecto de AE como fijo e incluyen el efecto de la dominancia  $d_R$ , en general la inclusión de F, no modificó las estimas de las varianzas. Como excepción se observó en la línea H para NS una disminución en la estima de  $\sigma_p^2$  (0.72 a 0.65) y un aumento en la

estimación de  $\sigma_{DR}^2$  (0.004 a 0.15) (Tablas IV.2.1.6, IV.2.1.8, IV.2.1.10 y IV.2.1.12).

**Tabla IV.2.1.5:** Estimación de  $\sigma_e^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (1) o con ella (2).

M	C	A	V	H	LP
1	NT	5.57±0.07	6.35±0.07	7.29±0.13	6.25±0.12
1	NV	6.94±0.09	8.58±0.10	9.98±0.17	8.42±0.16
1	ND	6.57±0.09	7.20±0.08	8.42±0.15	7.47±0.14
1	NS	6.58±0.09	7.35±0.09	8.41±0.21	-
2	NT	5.57±0.07	6.35±0.07	7.29±0.13	6.25±0.12
2	NV	6.94±0.09	8.58±0.10	9.96±0.17	8.42±0.16
2	ND	6.57±0.09	7.20±0.08	8.42±0.15	7.47±0.14
2	NS	6.58±0.09	7.35±0.09	8.41±0.21	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $\sigma_e^2$ : varianza del error.

En función a las estimaciones,  $\sigma_{DR}^2$  toma importancia en NT, NV y ND de las líneas H y LP y en menor grado en NT de la línea A. Los valores para NV y ND fueron de 0.78 y 0.56 en la línea H y de 0.99 y 0.73 en la línea LP, superiores a las obtenidas para la varianza aditiva en dichas líneas. En estas situaciones el cociente entre la varianza estimada  $\sigma_{DR}^2$  y la total ( $d_R^2 = \sigma_{DR}^2 / \sigma_T^2$ ), es superior a la heredabilidad (Tablas IV.2.1.7 y IV.2.1.9). Las estimaciones de este parámetro, fueron más elevadas para los caracteres NT, NV y ND de las líneas H y LP (oscilando entre 0.03 y 0.10) y para NT de la línea A (0.03). Para NT, Nagy y col. (2013b y 2014) reportaron estimas superiores a las de este trabajo en la línea Pannon White, y semejantes a las obtenidas en las líneas A, H y LP en la línea Pannon Ka. En cuanto a NV, estos autores informaron estimaciones en ambas líneas similares a las obtenidas aquí para la línea H e inferiores a las de la LP. Fernández y col. (2010) obtuvieron una estima menor de  $d_R^2$  para ND en la línea A. Estimaciones muy superiores fueron reportadas por Rollins y col. (1963) para los caracteres NV y ND en la raza NZW (0.60 y 0.52 respectivamente), aunque los mismos autores alertan de un efecto del diseño empleado que podría afectar las estimaciones.

**Tabla IV.2.1.6:** Estimación de  $\sigma_{AR}^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (3) o con ella (4).

M	C	A	V	H	LP
3	NT	0.82±0.14	1.34±0.17	0.70±0.23	1.23±0.28
3	NV	0.90±0.16	1.31±0.19	0.53±0.27	0.73±0.30
3	ND	0.74±0.14	0.73±0.14	0.24±0.18	0.43±0.22
3	NS	0.77±0.14	0.69±0.13	0.36±0.20	-
4	NT	0.82±0.14	1.34±0.17	0.76±0.24	1.22±0.28
4	NV	0.90±0.16	1.31±0.19	0.55±0.28	0.72±0.30
4	ND	0.74±0.14	0.74±0.14	0.23±0.18	0.43±0.22
4	NS	0.77±0.14	0.70±0.13	0.31±0.20	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $\sigma_{AR}^2$ : varianza aditiva.

Las estimaciones  $p^2$  (Tabla IV.2.1.11) no se modificaron entre los modelos 3 y 4. Fluctuaron mayoritariamente entre valores de 0.06 y 0.09 siendo los casos extremos 0.12 en NT de la línea H y 0.03-0.02 para NV y ND de la línea LP, respectivamente.

**Tabla IV.2.1.7:** Estimación de  $h^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (3) o con ella (4).

M	C	A	V	H	LP
3	NT	0.11±0.02	0.16±0.02	0.07±0.02	0.15±0.03
3	NV	0.10±0.02	0.12±0.02	0.04±0.02	0.07±0.03
3	ND	0.09±0.02	0.09±0.02	0.02±0.01	0.05±0.03
3	NS	0.10±0.02	0.08±0.02	0.04±0.02	-
4	NT	0.11±0.02	0.16±0.02	0.08±0.03	0.15±0.03
4	NV	0.10±0.02	0.12±0.02	0.05±0.02	0.07±0.03
4	ND	0.09±0.02	0.09±0.02	0.02±0.02	0.05±0.03
4	NS	0.10±0.02	0.08±0.02	0.03±0.02	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $h^2$ : heredabilidad.

**Tabla IV.2.1.8:** Estimación de  $\sigma_{DR}^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (3) o con ella (4).

M	C	A	V	H	LP
3	NT	0.22±0.16	0.09±0.25	0.39±0.45	0.28±0.46
3	NV	0.10±0.19	0.000±0.31	0.78±0.58	0.99±0.61
3	ND	0.01±0.16	0.000±0.24	0.56±0.42	0.73±0.46
3	NS	0.01±0.16	0.06±0.23	0.004±0.45	-
4	NT	0.22±0.16	0.10±0.25	0.37±0.44	0.31±0.47
4	NV	0.10±0.19	0.001±0.31	0.81±0.58	1.03±0.62
4	ND	0.01±0.16	0.000±0.24	0.61±0.42	0.74±0.46
4	NS	0.01±0.16	0.001±0.23	0.15±0.47	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $\sigma_{DR}^2$ : varianza dominante en estructura aleatoria.

**Tabla IV.2.1.9:** Estimación de  $d_R^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (3) o con ella (4).

M	C	A	V	H	LP
3	NT	0.03±0.02	0.01±0.03	0.04±0.05	0.03±0.06
3	NV	0.01±0.02	0.000±0.03	0.06±0.05	0.09±0.06
3	ND	0.001±0.02	0.000±0.03	0.06±0.04	0.08±0.05
3	NS	0.001±0.02	0.01±0.03	0.000±0.05	-
4	NT	0.03±0.02	0.01±0.03	0.04±0.05	0.04±0.06
4	NV	0.01±0.02	0.000±0.03	0.07±0.05	0.10±0.06
4	ND	0.001±0.02	0.000±0.03	0.06±0.04	0.08±0.05
4	NS	0.001±0.02	0.001±0.03	0.02±0.05	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $d_R^2$ : fracción de la varianza explicada por los efectos dominantes en estructura aleatoria respecto a la total.

**Tabla IV.2.1.10:** Estimación de  $\sigma_p^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (3) o con ella (4).

M	C	A	V	H	LP
3	NT	0.59±0.12	0.77±0.17	1.17±0.33	0.58±0.41
3	NV	0.79±0.14	0.92±0.20	1.12±0.42	0.40±0.51
3	ND	0.55±0.12	0.71±0.16	0.73±0.31	0.21±0.37
3	NS	0.46±0.11	0.62±0.15	0.72±0.39	-
4	NT	0.59±0.12	0.77±0.17	1.15±0.33	0.56±0.41
4	NV	0.79±0.14	0.92±0.20	1.08±0.42	0.35±0.51
4	ND	0.55±0.12	0.71±0.16	0.69±0.31	0.20±0.38
4	NS	0.46±0.11	0.61±0.15	0.63±0.39	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $\sigma_p^2$ : varianza de los efectos permanentes.

**Tabla IV.2.1.11:** Estimación de  $p^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (3) o con ella (4).

M	C	A	V	H	LP
3	NT	0.08±0.02	0.09±0.02	0.12±0.04	0.07±0.05
3	NV	0.09±0.02	0.09±0.02	0.09±0.03	0.04±0.05
3	ND	0.07±0.02	0.08±0.02	0.07±0.03	0.02±0.04
3	NS	0.06±0.02	0.07±0.02	0.08±0.04	-
4	NT	0.08±0.02	0.09±0.02	0.12±0.04	0.07±0.05
4	NV	0.09±0.02	0.09±0.02	0.09±0.03	0.03±0.05
4	ND	0.07±0.02	0.08±0.02	0.07±0.03	0.02±0.04
4	NS	0.06±0.02	0.07±0.02	0.07±0.04	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $p^2$ : fracción de la varianza explicada por los efectos permanentes respecto a la total.

**Tabla IV.2.1.12:** Estimación de  $\sigma_e^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación fijo, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (3) o con ella (4).

M	C	A	V	H	LP
3	NT	5.57±0.07	6.35±0.07	7.30±0.13	6.25±0.12
3	NV	6.94±0.09	8.58±0.10	9.98±0.17	8.43±0.16
3	ND	6.57±0.09	7.20±0.08	8.42±0.15	7.47±0.14
3	NS	6.58±0.09	7.35±0.09	8.41±0.21	-
4	NT	5.57±0.07	6.35±0.07	7.29±0.13	6.26±0.12
4	NV	6.94±0.09	8.58±0.10	9.98±0.17	8.43±0.16
4	ND	6.57±0.09	7.20±0.08	8.42±0.15	7.47±0.14
4	NS	6.58±0.09	7.35±0.09	8.41±0.21	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $\sigma_e^2$ : varianza del error.

En la comparación de los modelos 1 y 2 con los 3 y 4, en las líneas y caracteres donde la estimación de  $\sigma_{DR}^2$  fue importante (líneas H y LP), se observó una disminución en las estimas de  $\sigma_{AR}^2$  y  $\sigma_p^2$  (excepto en NS de la línea H que en los modelos 1, 2 y 3 no se modificó), mientras la del error no sufrió modificaciones. Al comparar las  $h^2$  se observó que disminuyen las de los caracteres NT, NV y ND de las líneas H, las de NV y las de ND para la línea LP y las de NT para la línea A. En estos casos la disminución de  $p^2$  fue más notoria. Una sobreestimación de los efectos ambientales permanentes, fue observada por Nagy y col. (2014) en la línea Pannon Ka, cuando fue ignorada la dominancia. Este resultado es de esperar cuando existe efecto dominante y no es considerado en el modelo, tal como lo describen Misztal y col. (1996).

Cuando se incluyó el año-estación ( $ae$ ) como efecto aleatorio sin  $d_R$  (modelos 5 y 6), se observaron diferencias en las estimaciones de  $\sigma_{AR}^2$  y  $\sigma_p^2$  en todas las líneas y caracteres, cuando los modelos incluían o no la consanguinidad como covariable. Al incluir la consanguinidad, la tendencia es a un aumento de las estimas de  $\sigma_{AR}^2$  y a una disminución de las estimas de  $\sigma_p^2$ , mientras  $\sigma_e^2$  no se altera (Tablas IV.2.1.13, IV.2.1.15, IV.2.1.17 y IV.2.1.19). La consideración del año-estación como aleatorio, relaja en parte la asociación con F, pues se añade a la información del año-estación, su información "a priori" de distribuirse como  $N(0, \sigma_{ae}^2)$ . En general las estimaciones de  $\sigma_{ae}^2$  fueron más altas en la línea V (0.32 a 0.53) y más bajas en la A (0.08 a 0.40). El carácter que mostró mayores valores fue NS. El cociente  $\sigma_{ae}^2/\sigma_T^2$  ( $ae^2$ ) fluctuó entre 0.01 y 0.07 (Tabla IV.2.1.18). Las heredabilidades de los caracteres aumentaron cuando se incluyó la consanguinidad (Tabla IV.2.1.14). Por ejemplo en la línea V para NT el valor estimado cambió de 0.11 a 0.13 y en el mismo carácter para la línea H el cambio fue de 0.06 a 0.08. El aumento más significativo lo experimentó la línea H en los caracteres NV y ND en donde la heredabilidad se duplica, aunque permanece baja. Las estimas de  $p^2$  (Tabla IV.2.1.16) prácticamente no cambiaron al incluir la consanguinidad.

**Tabla IV.2.1.13:** Estimación de  $\sigma_{AR}^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (5) o con ella (6).

M	C	A	V	H	LP
5	NT	0.74±0.11	0.98±0.13	0.54±0.16	1.13±0.24
5	NV	0.63±0.11	0.75±0.12	0.28±0.14	0.90±0.23
5	ND	0.46±0.08	0.32±0.07	0.25±0.11	0.41±0.16
5	NS	0.52±0.08	0.46±0.08	0.27±0.14	-
6	NT	0.80±0.11	1.09±0.13	0.76±0.18	1.19±0.24
6	NV	0.73±0.12	0.94±0.14	0.57±0.19	0.94±0.24
6	ND	0.52±0.09	0.51±0.09	0.37±0.13	0.45±0.17
6	NS	0.57±0.10	0.60±0.09	0.32±0.15	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $\sigma_{AR}^2$ : varianza aditiva.

Si se comparan las estimaciones respecto a los modelos 1 y 2, donde el efecto año estación era fijo, se observa una disminución en las estimaciones de  $\sigma_{AR}^2$  y un aumento en las  $\sigma_p^2$ , no mostrando modificaciones las referidas a las varianzas del error y la total ( $\sigma_T^2$ ). Como consecuencia han disminuido, en general, las estimaciones de las heredabilidades en todas las líneas y caracteres. La disminución varió entre 0.01 a 0.03 cuando se incluyó la consanguinidad en el modelo con año-estación aleatorio. Una excepción fue el carácter ND en la línea LP, que no modificó su heredabilidad (Tablas IV.2.1.2 y IV.2.1.14).

**Tabla IV.2.1.14:** Estimación de  $h^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (5) o con ella (6).

M	C	A	V	H	LP
5	NT	0.10±0.01	0.11±0.01	0.06±0.02	0.13±0.03
5	NV	0.07±0.01	0.07±0.01	0.02±0.01	0.08±0.02
5	ND	0.06±0.01	0.04±0.01	0.02±0.01	0.04±0.02
5	NS	0.06±0.01	0.05±0.01	0.03±0.01	-
6	NT	0.11±0.02	0.13±0.01	0.08±0.02	0.14±0.03
6	NV	0.08±0.01	0.09±0.01	0.05±0.02	0.09±0.02
6	ND	0.07±0.01	0.06±0.01	0.04±0.01	0.05±0.02
6	NS	0.07±0.01	0.07±0.01	0.03±0.02	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $h^2$ : heredabilidad.

**Tabla IV.2.1.15:** Estimación de  $\sigma_p^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (5) o con ella (6).

M	C	A	V	H	LP
5	NT	0.81±0.08	1.04±0.09	1.65±0.16	0.91±0.19
5	NV	1.04±0.09	1.28±0.11	2.01±0.19	1.19±0.21
5	ND	0.73±0.08	0.97±0.08	1.22±0.14	0.92±0.16
5	NS	0.63±0.08	0.77±0.08	0.80±0.18	-
6	NT	0.77±0.08	0.97±0.09	1.48±0.17	0.87±0.19
6	NV	0.98±0.10	1.15±0.11	1.79±0.20	1.16±0.22
6	ND	0.70±0.08	0.84±0.08	1.12±0.14	0.88±0.17
6	NS	0.59±0.08	0.68±0.08	0.76±0.18	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $\sigma_p^2$ : varianza de los efectos permanentes.

**Tabla IV.2.1.16:** Estimación de  $p^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (5) o con ella (6).

M	C	A	V	H	LP
5	NT	0.11±0.01	0.12±0.01	0.17±0.02	0.11±0.02
5	NV	0.12±0.01	0.12±0.01	0.16±0.01	0.11±0.02
5	ND	0.09±0.01	0.11±0.01	0.12±0.01	0.10±0.02
5	NS	0.08±0.01	0.08±0.01	0.08±0.02	-
6	NT	0.11±0.01	0.11±0.01	0.15±0.02	0.10±0.02
6	NV	0.11±0.01	0.10±0.01	0.14±0.02	0.11±0.02
6	ND	0.09±0.01	0.10±0.01	0.11±0.01	0.09±0.02
6	NS	0.07±0.01	0.07±0.01	0.08±0.02	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $p^2$ : fracción de la varianza explicada por los efectos permanentes respecto a la total.

**Tabla IV.2.1.17:** Estimación de  $\sigma_{ae}^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (5) o con ella (6).

M	C	A	V	H	LP
5	NT	0.08±0.02	0.32±0.06	0.21±0.06	0.26±0.07
5	NV	0.07±0.02	0.43±0.07	0.19±0.06	0.29±0.08
5	ND	0.12±0.03	0.35±0.06	0.29±0.08	0.65±0.17
5	NS	0.40±0.06	0.53±0.08	0.58±0.18	-
6	NT	0.08±0.02	0.30±0.05	0.21±0.06	0.26±0.07
6	NV	0.07±0.02	0.39±0.07	0.18±0.06	0.30±0.08
6	ND	0.12±0.03	0.33±0.06	0.28±0.07	0.64±0.17
6	NS	0.40±0.06	0.50±0.08	0.58±0.18	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $\sigma_{ae}^2$ : varianza del efecto año-estación

**Tabla IV.2.1.18:** Estimación de  $ae^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (5) o con ella (6).

M	C	A	V	H	LP
5	NT	0.01±0.003	0.04±0.01	0.02±0.01	0.03±0.01
5	NV	0.01±0.002	0.04±0.01	0.02±0.01	0.03±0.01
5	ND	0.02±0.003	0.04±0.01	0.03±0.01	0.07±0.02
5	NS	0.05±0.01	0.06±0.01	0.06±0.02	-
6	NT	0.01±0.003	0.04±0.01	0.02±0.01	0.03±0.01
6	NV	0.01±0.002	0.04±0.01	0.01±0.004	0.03±0.01
6	ND	0.02±0.003	0.04±0.01	0.03±0.01	0.07±0.02
6	NS	0.05±0.01	0.06±0.01	0.06±0.02	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $ae^2$ : proporción de la varianza del año-estación aleatorio respecto de la total.

**Tabla IV.2.1.19:** Estimación de  $\sigma_e^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (5) o con ella (6).

M	C	A	V	H	LP
5	NT	5.57±0.07	6.37±0.07	7.29±0.13	6.26±0.12
5	NV	6.94±0.09	8.60±0.10	9.99±0.17	8.43±0.16
5	ND	6.57±0.09	7.21±0.08	8.43±0.15	7.48±0.14
5	NS	6.59±0.09	7.36±0.09	8.41±0.21	-
6	NT	5.57±0.07	6.37±0.07	7.29±0.13	6.26±0.12
6	NV	6.94±0.09	8.60±0.10	9.98±0.17	8.43±0.16
6	ND	6.57±0.09	7.21±0.08	8.42±0.15	7.48±0.14
6	NS	6.59±0.09	7.36±0.09	8.40±0.21	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $\sigma_e^2$ : varianza del error.

Cuando el año-estación es aleatorio ( $ae$ ) y se incluye  $d_R^2$  (modelos 7 y 8) las estimas de los componentes de varianza cuando se incluye la consanguinidad tienden a aumentar para  $\sigma_{AR}^2$ , y a disminuir para  $\sigma_{DR}^2$ , mientras que para el resto de los componentes son similares (Tablas IV.2.1.20, IV.2.1.22, IV.2.1.24, IV.2.1.26 y IV.2.1.28). Las heredabilidades manifestaron leves cambios en general con una tendencia a aumentar en el modelo con consanguinidad, destacando un aumento en NT de la línea H que cambió de 0.03 a 0.06 (Tabla IV.2.1.21). Los valores de  $d_R^2$  en las líneas H y LP, fueron superiores a los obtenidos en los modelos 3 y 4 (año-estación fijo) con valores de 0.10, 0.12 y 0.09 en H y 0.06, 0.09 y 0.11 en LP respectivamente en los caracteres NT, NV y ND (Tablas IV.2.1.23 y IV.2.1.9). En el resto de líneas y caracteres,  $d_R^2$  no superó el 0.04.

**Tabla IV.2.1.20:** Estimación de  $\sigma_{AR}^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).

M	C	A	V	H	LP
7	NT	0.64±0.12	0.88±0.15	0.25±0.18	1.03±0.26
7	NV	0.55±0.12	0.70±0.16	0.000±0.18	0.76±0.25
7	ND	0.43±0.09	0.32±0.10	0.000±0.14	0.19±0.17
7	NS	0.48±0.09	0.41±0.11	0.21±0.17	-
8	NT	0.70±0.12	1.03±0.15	0.53±0.22	1.10±0.26
8	NV	0.66±0.14	0.94±0.17	0.14±0.22	0.78±0.27
8	ND	0.48±0.11	0.51±0.12	0.14±0.16	0.24±0.18
8	NS	0.54±0.11	0.60±0.12	0.26±0.18	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $\sigma_{AR}^2$ : varianza aditiva.

**Tabla IV.2.1.21:** Estimación de  $h^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).

M	C	A	V	H	LP
7	NT	0.09±0.02	0.10±0.02	0.03±0.02	0.12±0.03
7	NV	0.06±0.01	0.06±0.01	0.000±0.02	0.07±0.02
7	ND	0.05±0.01	0.04±0.01	0.000±0.01	0.02±0.02
7	NS	0.06±0.01	0.05±0.01	0.02±0.02	-
8	NT	0.10±0.02	0.12±0.02	0.06±0.02	0.13±0.03
8	NV	0.08±0.02	0.09±0.02	0.01±0.02	0.07±0.02
8	ND	0.06±0.01	0.06±0.01	0.01±0.02	0.03±0.02
8	NS	0.07±0.01	0.07±0.01	0.03±0.02	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $h^2$ : heredabilidad.

Al comparar los modelos 4 y 8 (ambos con  $d_R$  y F, pero el 8 con año-estación aleatorio), se detecta que la  $\sigma_T^2$  aumenta ligeramente en el modelo 8. La  $\sigma_e^2$  no se vio modificada. En el modelo 8,  $\sigma_{AR}^2$  tiene una tendencia a disminuir, con excepción de NV en la línea LP que tuvo valores estimados semejantes. De manera contraria,  $\sigma_{DR}^2$  tiende a aumentar, excepto para NV, ND y NS en la línea V en donde esta componente es casi nula y para NV en la línea LP que desciende.

**Tabla IV.2.1.22** Estimación de  $\sigma_{DR}^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).

M	C	A	V	H	LP
7	NT	0.29±0.16	0.30±0.26	0.96±0.47	0.50±0.48
7	NV	0.25±0.19	0.12±0.31	1.44±0.58	0.94±0.58
7	ND	0.13±0.16	0.01±0.23	0.94±0.42	1.02±0.46
7	NS	0.12±0.16	0.17±0.23	0.28±0.47	-
8	NT	0.28±0.16	0.18±0.26	0.69±0.46	0.46±0.47
8	NV	0.21±0.19	0.000±0.30	1.49±0.59	0.93±0.58
8	ND	0.11±0.16	0.000±0.23	0.83±0.42	0.99±0.46
8	NS	0.10±0.16	0.01±0.23	0.25±0.47	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $\sigma_{DR}^2$ : varianza dominante en estructura aleatoria.

**Tabla IV.2.1.23:** Estimación de  $d_R^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).

M	C	A	V	H	LP
7	NT	0.04±0.02	0.04±0.03	0.10±0.05	0.06±0.06
7	NV	0.03±0.02	0.01±0.03	0.12±0.05	0.09±0.05
7	ND	0.02±0.02	0.001±0.03	0.09±0.04	0.11±0.05
7	NS	0.02±0.02	0.02±0.03	0.03±0.05	-
8	NT	0.04±0.02	0.02±0.03	0.07±0.05	0.05±0.06
8	NV	0.02±0.02	0.000±0.03	0.12±0.05	0.09±0.05
8	ND	0.01±0.02	0.000±0.03	0.08±0.04	0.11±0.05
8	NS	0.01±0.02	0.001±0.03	0.03±0.05	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $d_R^2$ : fracción de la varianza explicada por los efectos dominantes en estructura aleatoria respecto a la total.

**Tabla IV.2.1.24:** Estimación de  $\sigma_p^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).

M	C	A	V	H	LP
7	NT	0.65±0.11	0.88±0.17	1.01±0.34	0.51±0.41
7	NV	0.91±0.13	1.22±0.21	0.95±0.42	0.40±0.50
7	ND	0.66±0.11	0.97±0.16	0.58±0.31	0.12±0.38
7	NS	0.56±0.11	0.67±0.15	0.59±0.40	-
8	NT	0.64±0.11	0.87±0.17	1.04±0.34	0.50±0.41
8	NV	0.88±0.13	1.15±0.20	0.81±0.42	0.39±0.50
8	ND	0.64±0.11	0.84±0.16	0.57±0.31	0.10±0.38
8	NS	0.54±0.11	0.67±0.15	0.57±0.39	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $\sigma_p^2$ : varianza de los efectos permanentes.

**Tabla IV.2.1.25:** Estimación de  $p^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).

M	C	A	V	H	LP
7	NT	0.09±0.02	0.10±0.02	0.10±0.04	0.06±0.05
7	NV	0.10±0.02	0.11±0.02	0.08±0.03	0.04±0.05
7	ND	0.08±0.01	0.11±0.02	0.06±0.03	0.01±0.04
7	NS	0.07±0.01	0.07±0.02	0.06±0.04	-
8	NT	0.09±0.02	0.10±0.02	0.11±0.04	0.06±0.05
8	NV	0.10±0.02	0.10±0.02	0.06±0.03	0.04±0.05
8	ND	0.08±0.02	0.10±0.02	0.06±0.03	0.01±0.04
8	NS	0.07±0.01	0.07±0.02	0.06±0.04	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $p^2$ : fracción de la varianza explicada por los efectos permanentes respecto a la total.

**Tabla IV.2.1.26:** Estimación de  $\sigma_{ae}^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).

M	C	A	V	H	LP
7	NT	0.08±0.02	0.32±0.06	0.20±0.06	0.25±0.07
7	NV	0.07±0.02	0.43±0.07	0.17±0.05	0.29±0.08
7	ND	0.12±0.03	0.35±0.06	0.28±0.07	0.62±0.16
7	NS	0.40±0.06	0.53±0.08	0.56±0.17	-
8	NT	0.08±0.02	0.30±0.05	0.20±0.06	0.25±0.07
8	NV	0.07±0.02	0.39±0.07	0.17±0.05	0.30±0.08
8	ND	0.12±0.03	0.33±0.06	0.27±0.07	0.62±0.16
8	NS	0.40±0.06	0.50±0.08	0.57±0.18	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $\sigma_{ae}^2$ : varianza del error.

**Tabla IV.2.1.27:** Estimación de  $ae^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).

M	C	A	V	H	LP
7	NT	0.01±0.003	0.04±0.01	0.02±0.01	0.03±0.01
7	NV	0.01±0.002	0.04±0.01	0.01±0.004	0.03±0.01
7	ND	0.02±0.003	0.04±0.01	0.03±0.01	0.07±0.02
7	NS	0.05±0.01	0.06±0.01	0.06±0.02	-
8	NT	0.01±0.003	0.04±0.01	0.02±0.01	0.03±0.01
8	NV	0.01±0.002	0.04±0.01	0.01±0.004	0.03±0.01
8	ND	0.02±0.003	0.04±0.01	0.03±0.01	0.07±0.02
8	NS	0.05±0.01	0.06±0.01	0.06±0.02	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $ae^2$ : proporción de la varianza del año-estación aleatorio respecto de la total.

**Tabla IV.2.1.28:** Estimación de  $\sigma_e^2$  en las líneas A, V, H y LP. Modelos año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria. Sin consanguinidad (7) o con ella (8).

M	C	A	V	H	LP
7	NT	5.57±0.07	6.37±0.07	7.29±0.13	6.26±0.12
7	NV	6.94±0.09	8.60±0.10	9.98±0.17	8.43±0.16
7	ND	6.57±0.09	7.21±0.08	8.42±0.15	7.48±0.14
7	NS	6.59±0.09	7.36±0.09	8.41±0.21	-
8	NT	5.57±0.07	6.37±0.07	7.29±0.13	6.26±0.12
8	NV	6.94±0.09	8.60±0.10	9.98±0.17	8.43±0.16
8	ND	6.57±0.09	7.21±0.08	8.42±0.15	7.48±0.14
8	NS	6.59±0.09	7.36±0.09	8.40±0.21	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados,  $\sigma_e^2$ : varianza del error.

En cuanto al coeficiente de repetibilidad ( $r$ ) de los caracteres en las líneas A, V, H y LP podemos decir que en cada línea, los valores son semejantes en todos los modelos. La mayor diferencia encontrada fue de 0.05 para el carácter ND en la línea LP, al comparar los modelos 1 y 2 vs. 3 y 4. Las estimaciones de la repetibilidad son decrecientes en la dirección NT, NV, ND y NS. La Tabla IV.2.1.29 presenta las estimaciones según los modelos 1 y 8, en todas las líneas y caracteres.

**Tabla IV.2.1.29:** Estimación de  $r$  en las líneas A, V, H y LP, según modelos 1 y 8.

M	C	A	V	H	LP
1	NT	0.22	0.26	0.24	0.25
1	NV	0.20	0.21	0.20	0.20
1	ND	0.17	0.17	0.15	0.16
1	NS	0.16	0.15	0.11	-
8	NT	0.21	0.24	0.23	0.24
8	NV	0.19	0.18	0.19	0.19
8	ND	0.15	0.15	0.15	0.14
8	NS	0.14	0.14	0.11	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados, 1: modelo con año-estación fijo y sin consanguinidad, 8: modelo con año-estación aleatorio, con consanguinidad y dominancia en estructura aleatoria,  $r$ : coeficiente de repetibilidad.

La no consideración de la consanguinidad en los modelos sin dominancia, cuando existe dominancia completa, provoca una subestimación de los valores genéticos aditivos, al no contemplar el efecto de la depresión (Uimari y Kennedy, 1990). Los mismos autores concluyen que emplear, en dicho caso, un modelo aditivo con consanguinidad provoca sesgos en las estimaciones en presencia de selección, mientras que un modelo aproximado, que contiene la componente dominante y su efecto sobre la media, produce estimadores insesgados de los efectos aditivos y dominantes y de la depresión consanguínea bajo selección. de Boer y van Arendonk (1992) llegan a la conclusión de que un modelo aditivo – dominante, que considere los cambios sobre la media, ignorando los cambios sobre la matriz de varianza dominante en poblaciones sujetas a selección, brinda estimaciones insesgadas de los

efectos genéticos aditivos y dominantes. Los autores informan que el modelo aditivo-dominante que no consideró el efecto de la depresión consanguínea produjo predicciones sesgadas. Por otro lado, el empleo del modelo aditivo-dominante, que considera el efecto de la depresión consanguínea, solo mostró diferencias en las exactitudes de las predicciones a baja heredabilidad y frecuencias del gen dominante altas (Uimari y Mäki-Tanila, 1992). Los resultados fueron confirmados por de Boer (1994) quien estipula que el empleo de un modelo aproximado, que considere la depresión consanguínea e ignore los cambios sobre la estructura de covarianza debida a la consanguinidad, resulta en estimadores insesgados de las componentes genéticas aditivas y dominantes, con solo un leve sesgo en las precisiones de las predicciones.

Las estimaciones de la heredabilidad para los caracteres de prolificidad en conejo son muy variadas en la bibliografía, y dado que en general se informan estimas para modelos aditivos y con el año-estación como efecto fijo, en lo que sigue se confrontan valores bibliográficos de heredabilidad con los obtenidos en los modelos 1 y 2 del presente trabajo, salvo aclaración expresa.

Baselga y col. (1992) estimaron heredabilidades en las líneas A y V. Reportaron heredabilidades inferiores para los caracteres NT, NV y ND en la línea A y notoriamente menores en la línea V (inclusive a las reportadas aquí en los modelos 7 y 8). Posteriormente Baselga y col. (2003) en un estudio sobre las líneas A, V, H y sus cruzas y Ragab y Baselga (2011) en una investigación que incluyó las líneas A, V, H y LP reportaron estimas que se encuentran dentro del rango de las informadas en el presente estudio (con la excepción de las aquí obtenidas para la línea H, que resultaron más bajas en los caracteres ND y NS). Blasco y col. (2005) obtuvieron estimas para NT, comparables con las obtenidas aquí para las líneas A y V con los modelos donde el efecto año- estación fue aleatorio.

Ferraz y col. (1992) en un estudio que incluyó las razas Californiana (CAL) y Neozelandesa Blanca (NZW) obtuvieron valores menores en NT, similares en NV de la línea H y superiores para ND. Ferraz y Eler (1996) en las razas NZW y CAL informaron valores de heredabilidades coincidentes con las nuestras en NV (a excepción de la línea H, que aquí es menor), pero inferiores en NT. En dicho estudio, las heredabilidades para ND resultaron superiores a las de NT en ambas razas, resultado también obtenido por otros autores (Abou Khadiga y col., 2012; Al-Saef y col., 2008; Rastogi y col., 2000); este patrón no lo hemos obtenido en ninguna de las líneas consideradas. Lukefahr y Hamilton (1997) en animales NZW, CAL y sus cruzas encontraron valores coincidentes con la línea A en NT y algo menores para ND. En la raza NZW, Krogmeier y col. (1994) estimaron valores superiores para NV y ND, mientras que para la raza Helle Grosilber sus resultados fueron compatibles con los de las líneas A y V. Valores superiores para NT y coincidentes para ND, fueron reportados por otros autores (Ayyat y col., 1995; Sorensen y col., 2001). Estimaciones menores para NV y ND fueron reportadas por Moura y col. (2001) en la raza Botucatu. Estimaciones bajas, comparables con la línea H de este trabajo, fueron obtenidas para NT y NV por Nagy y col. (2011) en las líneas Pannon y por Mantovani y col. (2008), en la línea sintética CPC-Italy. Bolet y Saleil (2002a, 2002b y 2002c) determinaron estimaciones inferiores en las líneas francesas INRA1077,

INRA2066 e INRA9077, para los caracteres NT y ND. Gómez y col. (2000), estimaron en la línea Caldes valores coincidentes con los de la línea H en NT, NV y ND.

Fernández y col. (2010) trabajaron con un modelo que incluyó la consanguinidad y  $d_R$  para el carácter ND de la línea A, un modelo equivalente al 4 de este trabajo. La estima reportada fue ligeramente superior a la aquí informada. Nagy y col. (2013b), evaluaron la inclusión o no de  $d_R$  en modelos para las variables NT y NV en animales de la línea Pannon White. No hallaron diferencias en las estimas de la heredabilidad y solo fueron comparables a las aquí estimadas en la línea H, en los modelos 3-4. En un trabajo similar (evaluando modelos con o sin dominancia) llevado a cabo en la raza Pannon Ka, se obtuvieron estimas para NT y NV comparables a las aquí informadas en la línea H para NT y en la línea A para NV, en los modelos 1-2 y 3-4 (Nagy y col., 2014).

En cuanto a las repetibilidades, algunos autores han reportado estimas similares a las del presente trabajo para NT (Ayyat y col., 1995; Lukefahr y Hamilton, 1997; Baselga y col., 2003; Gómez y col., 2000) y ND (Sorensen y col., 2001). Estimaciones más bajas fueron informadas para NT (Baselga y col., 1992; Sorensen y col., 2001), NV (Baselga y col., 1992) y ND (Baselga y col., 1992; Lukefahr y Hamilton, 1997; Baselga y col., 2003; Ayyat y col., 1995). Valores más altos para NT, NV y ND fueron reportados por Abou Khadiga y col. (2012).

#### IV.2.2. Depresión Consanguínea

La Tabla IV.2.2.1 presenta los valores estimados de la depresión consanguínea para los modelos 2 y 4. Más allá de los valores encontrados, la asociación del AE con la consanguinidad de los animales hace que los mismos no sean interpretables, y no se debe encontrar en ellos significado alguno respecto a la depresión consanguínea en las diferentes líneas y caracteres. Otra indicación de la falta de fiabilidad de estos resultados son los altos errores típicos de las estimas.

**Tabla IV.2.2.1:** Depresión consanguínea (gazapos/camada) para las líneas A, V, H y LP en los modelos con año-estación fijo sin dominancia en estructura aleatoria (2) o con ella (4).

M	C	A	V	H	LP
2	NT	-0.02±2.55	0.41±2.73	-4.84±3.37	-3.28±9.09
2	NV	-0.30±2.78	0.86±2.96	-3.27±3.70	-2.35±9.96
2	ND	0.20±2.57	-0.78±2.56	-2.88±3.15	3.30±8.50
2	NS	0.34±2.57	-2.04±2.52	-6.23±3.69	-
4	NT	-0.11±2.58	0.48±2.74	-4.81±3.45	-3.55±9.32
4	NV	-0.98±4.51	0.86±2.96	-3.60±3.83	-3.99±10.32
4	ND	0.20±2.57	-0.78±2.56	-3.49±3.26	1.91±8.91
4	NS	0.34±2.57	-2.04±2.52	-6.44±3.73	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados.

La Tabla IV.2.2.2 muestra los valores estimados de la depresión consanguínea para los modelos 6 y 8. En estos modelos la consideración del efecto año-estación como aleatorio permite atenuar la asociación entre este efecto y la consanguinidad, posibilitando una mejor interpretación del significado de dichas estimas.

**Tabla IV.2.2.2:** Depresión consanguínea (gazapos/camada) estimada para las líneas A, V, H y LP en los modelos con año-estación aleatorio sin dominancia en estructura aleatoria (6) o con ella (8).

M	C	A	V	H	LP
6	NT	-1.93±1.61	-7.38±1.91	-7.50±2.49	-7.56±6.95
6	NV	-2.70±1.64	-9.06±1.95	-7.20±2.49	-2.95±7.25
6	ND	-1.70±1.45	-6.70±1.58	-5.68±2.21	-5.21±6.84
6	NS	-1.73±1.54	-5.70±1.66	-5.63±3.20	-
8	NT	-1.54±1.59	-7.20±1.90	-6.64±2.45	-7.03±7.08
8	NV	-2.34±1.62	-9.06±1.95	-5.26±2.28	-1.69±7.44
8	ND	-1.48±1.44	-6.70±1.58	-5.05±2.12	-4.16±7.02
8	NS	-1.52±1.53	-5.69±1.66	-5.63±3.22	-

M: Modelo, C: Carácter, NT: nacidos totales, NV: nacidos vivos, ND: número de destetados, NS: número de sacrificados.

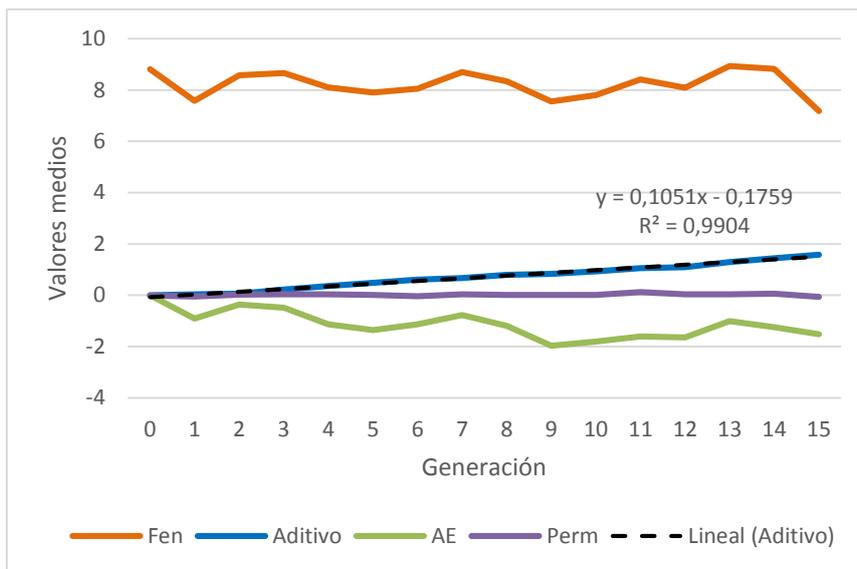
Un hecho que fortalece la fiabilidad de las estimaciones para los modelos 6 y 8 es la ausencia de estimas positivas, que no tendrían sentido. Dichas estimas se observan en algunos de los modelos (por ejemplo el 2 y el 4 para ciertos caracteres y líneas). Los errores típicos son elevados, en especial en la línea LP, aunque siempre más bajos que en los modelos 2 y 4. Al comparar entre los modelos 6 y 8, las depresiones consanguíneas son más altas en el modelo 6 (sin dominancia en estructura aleatoria), en todos los caracteres de la línea A, y en NT, NV y ND de las líneas H y LP; en la línea V los valores son semejantes con ambos modelos. Es importante señalar la menor importancia de la depresión consanguínea en la línea A respecto a las otras líneas. En las líneas V (modelos 6 y 8) y H (modelo 6), los caracteres NT y NV manifestaron mayor depresión que ND y NS. En la línea LP, la mayor depresión consanguínea la manifestó NT, luego ND y por último NV (patrón encontrado también en la línea A).

Los resultados aquí presentados para todas las líneas están en acuerdo con los reportados por Ragab y Baselga (2010, 2011) para un conjunto de animales de las líneas A, V, H y LP. En particular lo observado para la línea A es compatible con un mayor efecto de purga en esta población (Ragab y col., 2015). Estos resultados también concuerdan con los presentados para ND por Ferraz y col. (1991). Moura y col. (2000) con animales de la raza Botucatu informó valores coincidentes con los presentados aquí en la línea V para NV y con los de las líneas V y H para ND. Al igual que en este trabajo, Fernández y col. (2010) empleando un modelo equivalente al 4, reportaron valores positivos para ND en la línea A.

### IV.2.3 Tendencias genéticas, ambientales y fenotípicas.

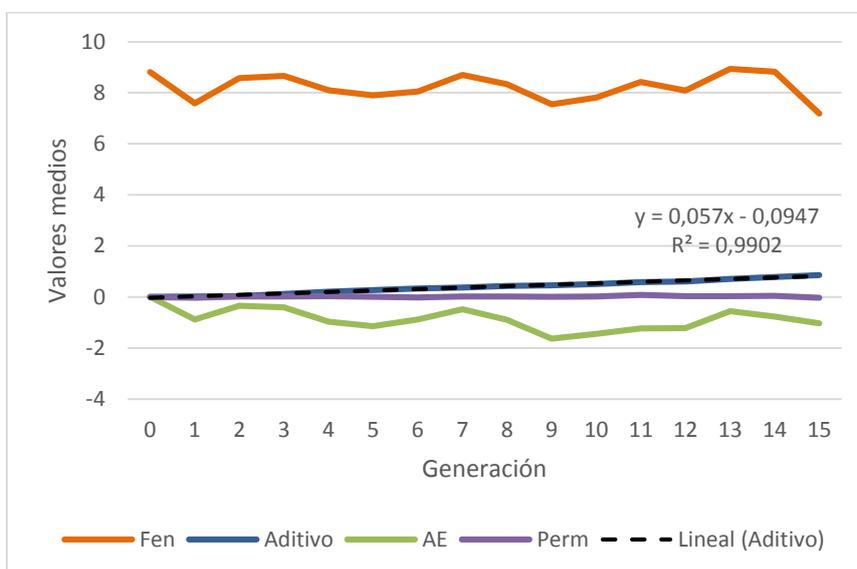
En esta sección se presentan las tendencias genéticas, ambientales y fenotípicas para dos líneas en el carácter ND. Se escogió una línea en la cual la estimación de la varianza dominante ( $\sigma_{DR}^2$ ) haya resultado importante y otra en la que no. Se escogió la línea H en el primer caso (con mayor número de generaciones que la LP) y la línea A en el segundo. Además en el caso de la línea A, estimaciones previas de la tendencia fueron controversiales, al compararlas con una estimación experimental de la respuesta (García y Baselga, 2002b), por lo tanto el estudio detallado de esta línea tiene un interés adicional. En la línea H se compararon los resultados de los modelos 2, 4, 6 y 8. En los dos primeros casos el efecto año-estación es fijo y se incluye la consanguinidad como covariable, incorporando en 4 la componente dominante bajo estructura aleatoria ( $d_R$ ); por lo tanto la comparación de las tendencias con los modelos 2 y 4 permitirá explorar el papel de la componente dominante bajo estructura aleatoria sobre las tendencias. El modelo 6 incluye la consanguinidad y además el año-estación es aleatorio, por lo tanto su consideración permitirá analizar el efecto del año-estación como aleatorio en las tendencias. En el modelo 8 además se agrega  $d_R$ . En el caso de la línea A, se compararon los resultados de los modelos 2 y 6. En estos modelos se incluye la consanguinidad como covariable, pero no el efecto de la componente dominante en estructura aleatoria, pero el efecto año-estación es fijo en el 2 (AE) y aleatorio en el 6 (ae).

En la línea H las tendencias para el año-estación como efectos fijos fueron semejantes en los modelos 2 y 4, con una tendencia decreciente en el tiempo (Gráficas IV.2.3.1 y IV.2.3.2). Cuando este efecto fue aleatorio (modelos 6 y 8), no existe tendencia y los valores medios fluctúan en torno al cero (Gráficas IV.2.3.3 y IV.2.3.4). Considerando que la diferencia media para ND entre los grupos de generaciones final e inicial para la línea H (Tabla IV.1.IV) es de 0.06 y que entre los centros de dichos grupos hay 8.5 generaciones, la respuesta fenotípica es muy baja, estimándose en 0.007 gazapos por generación. La tendencia genética estimada en el modelo 2 es de 0.105 gazapos por generación (Gráfica IV.2.3.1). La incorporación de la dominancia en el modelo 4, redujo la tendencia genética a la mitad respecto al modelo anterior, aunque supera también a la respuesta fenotípica (Gráfica IV.2.3.2). La exclusión de la dominancia en el modelo con año-estación aleatorio (modelo 6) posiciona a la tendencia genética en un punto intermedio entre los modelos 2 y 4 (Gráfico IV.2.3.3). Finalmente, la tendencia genética para el modelo 8, es la menor de todas y si bien sigue siendo superior a la fenotípica, podría ser el modelo más adecuado para establecer tendencias genéticas en esta línea y carácter (Gráfica IV.2.3.4)



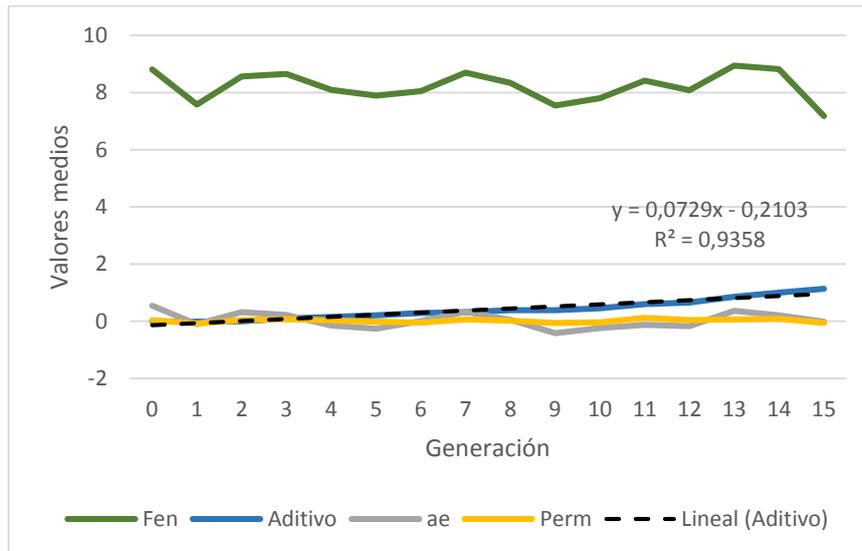
**Gráfica IV.2.3.1:** Evolución de las medias generacionales para el carácter número de destetados de la línea H. Modelo 2: año-estación fijo, sin dominancia en estructura aleatoria y con consanguinidad.

Fen: tendencia fenotípica, Aditivo: tendencia del valor genético aditivo, AE: tendencia del efecto año-estación (AE), Perm: tendencia de los efectos permanentes, Lineal (Aditivo): recta de ajuste para la tendencia genética aditiva.



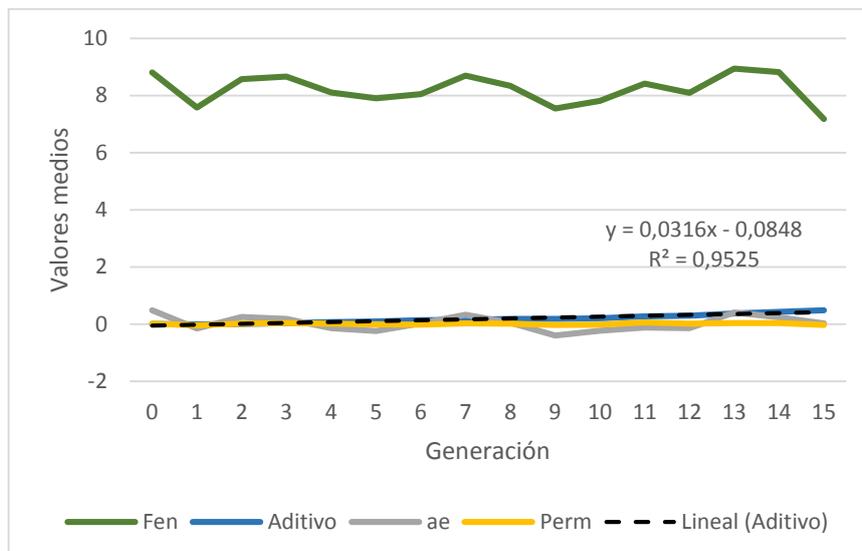
**Gráfica IV.2.3.2:** Evolución de medias generacionales en el carácter número de destetados de la línea H. Modelo 4: año-estación fijo, con dominancia en estructura aleatoria y con consanguinidad.

Fen: tendencia fenotípica, Aditivo: tendencia del valor genético aditivo, AE: tendencia del efecto año-estación (AE), Perm: tendencia de los efectos permanentes, Lineal (Aditivo): recta de ajuste para la tendencia genética aditiva.



**Gráfica IV.2.3.3:** Evolución de medias generacionales en el carácter número de destetados de la línea H. Modelo 6: año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria y con consanguinidad.

Fen: tendencia fenotípica, Aditivo: tendencia del valor genético aditivo, AE: tendencia del efecto año-estación (AE), Perm: tendencia de los efectos permanentes, Lineal (Aditivo): recta de ajuste para la tendencia genética aditiva.

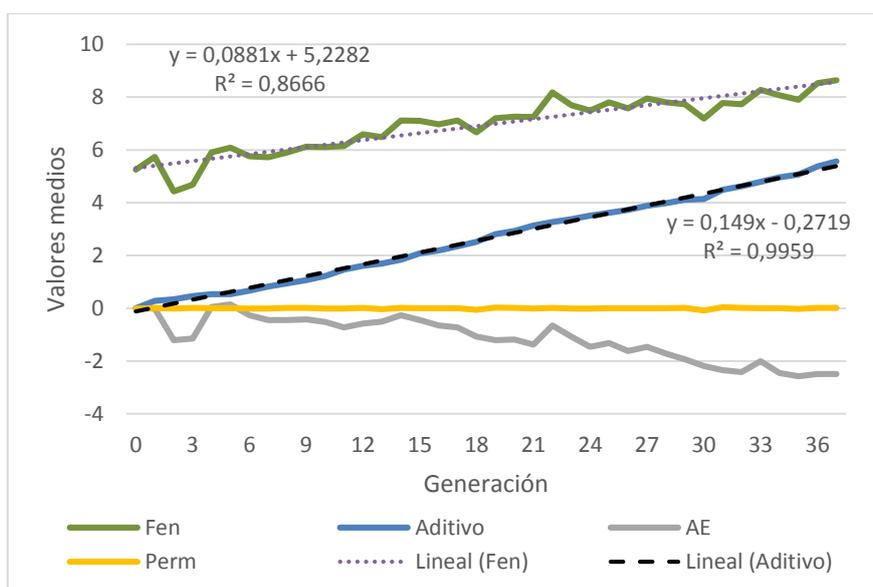


**Gráfica IV.2.3.4:** Evolución de medias generacionales en el carácter número de destetados de la línea H. Modelo 8: año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria y con consanguinidad.

Fen: tendencia fenotípica, Aditivo: tendencia del valor genético aditivo, AE: tendencia del efecto año-estación (AE), Perm: tendencia de los efectos permanentes, Lineal (Aditivo): recta de ajuste para la tendencia genética aditiva.

En cuanto a la línea A, García y Baselga (2002b) encontraron diferencias en la estimación de la respuesta a la selección en la línea A para ND al comparar dos metodologías: población control (0.085 gazapos por generación) y modelos mixtos con efectos aleatorios aditivos y permanentes (0.175 gazapos por generación). Los resultados obtenidos con la población control fueron

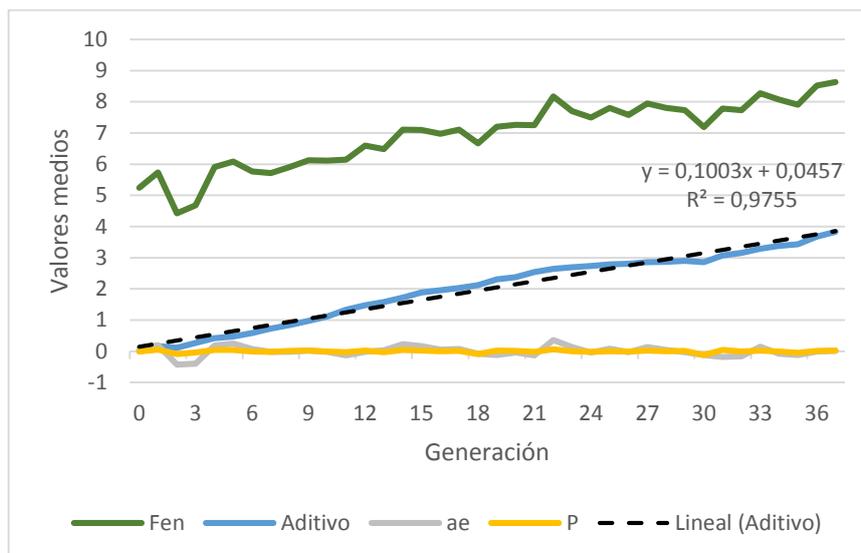
coherentes con la tendencia fenotípica del carácter, sin embargo el empleo de modelos mixtos sobreestimó la respuesta. La Gráfica IV.2.3.5 presenta las tendencias para el modelo 2 y evidencia resultados similares a los obtenidos por dichos autores. Es decir, para una tendencia fenotípica de 0.09 gazapos por generación (en concordancia con la obtenida mediante una población control), la tendencia genética aditiva es de 0.15 gazapos por generación, lo que pone de manifiesto nuevamente la sobre estimación. La inclusión del año-estación como efecto aleatorio (modelo 6, Grafica IV.2.3.6), mejoró sustancialmente esta situación, el modelo 8, que contempla el efecto de la dominancia en estructura aleatoria presentó resultados muy similares pero no se muestran. Se observa que la tendencia genética acompaña con más paralelismo a la tendencia fenotípica de los que lo hace el modelo 2 y predice una tendencia de 0.10 gazapos por generación.



**Gráfica IV.2.3.5:** Evolución de las medias generacionales para el carácter número de destetados de la línea A. Modelo 2: año-estación fijo, sin dominancia en estructura aleatoria (DR), con consanguinidad.

Fen: tendencia fenotípica, Aditivo: tendencia del valor genético aditivo, AE: tendencia del efecto año-estación fijo, Perm: tendencia de los efectos permanentes, Lineal (Fen): recta de ajuste para la tendencia fenotípica Lineal (Aditivo): recta de ajuste para la tendencia genética aditiva.

Las estimaciones de la respuesta directa por tamaño de camada son variadas en la literatura, aunque suelen estar entre 0.05 y 0.13 gazapos por camada y por generación, para nacidos vivos o número de destetados (Ragab, 2009). Estany y col. (1989), estimaron para la línea A una tendencia genética de 0.05 gazapos destetados por generación, en las primeras etapas de selección de esta línea, resultado inferior al aquí reportado según el modelo 6. En la misma línea García y Baselga (2002b), como ya se mencionó estimaron una respuesta a la selección directa por tamaño de camada de 0.085 gazapos destetados por generación cuando se estimó por diferencias con un grupo control y de 0.175 cuando se estimó por modelos mixtos. La estimación mediante modelos mixtos, empleando el modelo 6, disminuyó la sobreestimación encontrada por dichos autores, conciliando los resultados con los obtenidos mediante una población control.



**Gráfica IV.2.3.6:** Evolución de las medias generacionales para el carácter número de destetados de la línea A. Modelo 6: año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria, con consanguinidad.

Fen: tendencia fenotípica, Aditivo: tendencia del valor genético aditivo, ae: tendencia del efecto año-estación, Perm: tendencia de los efectos permanentes, Lineal (Aditivo): recta de ajuste para la tendencia genética aditiva

Bolet y Saleil, (2002a y 2002b) informaron que las respuestas estimadas (gazapos por camada y generación) para ND en las líneas francesas INRA1077 e INRA2066 fueron de 0.08 y 0.07; estas estimas son ligeramente inferiores a las aquí obtenidas en la línea A. Una estima de 0.039 gazapos por generación en ND en la raza Botucatu, similar al obtenido en este trabajo para la línea H (modelo 8), fue reportada por Moura y col. (2001).

### IV.3. Análisis genético de ND, en las líneas A, V y H, con modelos sin dominancia, dominancia en estructura aleatoria y dominancia completa.

En los apartados siguientes se presentan los resultados de las estimaciones para ND en las líneas A, V y H en el modelo completo, que considera la dominancia tanto en estructura aleatoria, como de consanguinidad total. Adicionalmente, en estas líneas se produjeron las estimaciones para los modelos que no incluyeron a la dominancia en estructura de consanguinidad total (modelos 6 y 8), a los efectos de estimar varianzas poblacionales y parámetros genéticos en las últimas generaciones. Cabe señalar que a diferencia de los modelos analizados en IV.2 que se analizaron por REML, aquí las estimaciones se obtuvieron mediante inferencia bayesiana por muestreo de Gibbs (tanto para modelos de dominancia completa como para los modelos simplificados 6 y 8). El programa utilizado fue gibbs2f90 (Misztal y col., 2002). Como se señaló en la Tabla III.2.2, en las líneas A y V, se utilizaron las últimas bases disponibles, que incluyeron algunas generaciones adicionales.

La línea LP no fue considerada debido a que los resultados no parecieron confiables, probablemente debido al menor número de generaciones de esta línea, con niveles de consanguinidad insuficientes para estimar las componentes de varianza-covarianza dominantes asociadas a la estructura de consanguinidad total. En este apartado se utiliza la siguiente notación:

Notación	Significado
$\sigma_{ae}^2$	Varianza del efecto año-estación
$\sigma_{AR}^2$	Varianza aditiva en la población base (estructura aleatoria)
$\sigma_{ADI}$	Covarianza aditivo-dominante en estructura de consanguinidad total
$\sigma_{DI}^2$	Varianza dominante en estructura de consanguinidad total
$\sigma_{DR}^2$	Varianza dominante en estructura aleatoria
$\sigma_p^2$	Varianza del efecto permanente
$\sigma_e^2$	Varianza del error
$h^2$	Varianza aditiva respecto a la varianza total
$H^2$	Varianza genética respecto a la varianza total
$V_{ARp}$	Varianza aditiva poblacional
$V_{DRp}$	Varianza dominante poblacional en estructura aleatoria
$V_{DIp}$	Varianza dominante poblacional en estructura de consanguinidad total
$COV_{ADIp}$	Covarianza aditivo –dominante poblacional en estructura de consanguinidad total
$V_{Gp}$	Varianza genética total en la población
$r_{ADp}$	Correlación aditivo –dominante poblacional
$b$	Depresión consanguínea
DIC	Deviance information criterion
NEP	Número efectivo de parámetros
NME	Número de muestras efectivas

El DIC (Spiegelhalter y col., 2002) es un criterio bayesiano de comparación de modelos que aúna bondad de ajuste y penalización por complejidad del modelo (NEP). El NME (Geyer, 1992) mide la calidad del muestreo de Gibbs efectuado.

#### IV.3.1. Estimación de componentes de varianzas y parámetros genéticos

Las Tablas IV.3.1.1 a IV.3.1.3 presentan las estimaciones de parámetros para las líneas A, V y H en el carácter ND, para un modelo igual al 6 de la sección IV.2, que también denominaremos modelo 6 en esta sección. En la línea H las  $\sigma_{AR}^2$  y  $\sigma_{ae}^2$  son menores y la  $\sigma_p^2$  mayor. Las heredabilidades para A, V y H resultaron de 0.06, 0.06 y 0.04 respectivamente. La depresión resultó más importante en las líneas V y H, tal como se mostró en la Tabla IV.2.2.2. En la comparación con las estimaciones obtenidas mediante REML (Máxima verosimilitud restringida) en la sección IV.2, se aprecia que son las mismas en la línea H, mientras que en A y V las estimaciones mediante muestreo de Gibbs de  $\sigma_{ae}^2$  resultaron mayores, aunque no afectaron de manera sensible a la estimación de la heredabilidad (Tabla IV.2.1.14). Cabe señalar que en estas dos líneas se emplearon más generaciones para efectuar los cálculos, por lo que las diferencias no se deben imputar solamente a las metodologías de estimación, sino también a las diferencias en los archivos de datos.

**Tabla IV.3.1.1:** Estimación de parámetros en la línea A. Modelo 6: año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria, con consanguinidad.

Parámetro	Media	Desvío estándar	Intervalo HPD del 95%	NME
$\sigma_{ae}^2$	0.43	0.07	0.30,0.57	3,866
$\sigma_{AR}^2$	0.53	0.09	0.37,0.69	222
$\sigma_p^2$	0.76	0.08	0.62,0.92	564
$\sigma_e^2$	7.00	0.09	6.83,7.16	6,938
$b$	-2.87	2.35	-	-
DIC	90,153.51	-	-	-
NEP	1861.99	-	-	-

$\sigma_{ae}^2$ : varianza del efecto año-estación,  $\sigma_{AR}^2$ : varianza aditiva,  $\sigma_p^2$ : varianza de los efectos permanentes,  $\sigma_e^2$ : varianza del error,  $b$ : depresión consanguínea, DIC: deviance information criterion, NME: número de muestras efectivas, NEP: número efectivo de parámetros, HPD: región del 95% con las máximas densidades de probabilidad.

**Tabla IV.3.1.2:** Estimación de parámetros en la línea V. Modelo 6: año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria, con consanguinidad.

Parámetro	Media	Desvío estándar	Intervalo HPD del 95%	NME
$\sigma_{ae}^2$	0.56	0.09	0.40-0.74	3,410
$\sigma_{AR}^2$	0.58	0.09	0.41-0.75	174
$\sigma_p^2$	0.93	0.08	0.78-1.09	362
$\sigma_e^2$	7.64	0.08	7.48-7.80	7,150
$b$	-8.13	2.26	-	-
DIC	115,726.76	-	-	-
NEP	2,254.75	-	-	-

$\sigma_{ae}^2$ : varianza del efecto año-estación,  $\sigma_{AR}^2$ : varianza aditiva,  $\sigma_p^2$ : varianza de los efectos permanentes,  $\sigma_e^2$ : varianza del error,  $b$ : depresión consanguínea, DIC: deviance information criterion, NME: número de muestras efectivas, NEP: número efectivo de parámetros, HPD: región del 95% con las máximas densidades de probabilidad.

**Tabla IV.3.1.3:** Estimación de parámetros en la línea H. Modelo 6: año-estación aleatorio, sin dominancia en estructura aleatoria, con consanguinidad.

Parámetro	Media	Desvío estándar	Intervalo HPD del 95%	NME
$\sigma_{ae}^2$	0.31	0.09	0.16-0.49	5,734
$\sigma_{AR}^2$	0.40	0.14	0.15-0.68	193
$\sigma_p^2$	1.10	0.15	0.81-1.40	288
$\sigma_e^2$	8.43	0.15	8.14-8.73	7,531
$b$	-5.98	2.40	-	-
DIC	43,422.45	-	-	-
NEP	835.52	-	-	-

$\sigma_{ae}^2$ : varianza del efecto año-estación,  $\sigma_{AR}^2$ : varianza aditiva,  $\sigma_p^2$ : varianza de los efectos permanentes,  $\sigma_e^2$ : varianza del error,  $b$ : depresión consanguínea, DIC: deviance information criterion, NME: número de muestras efectivas, NEP: número efectivo de parámetros, HPD: región del 95% con las máximas densidades de probabilidad.

En las Tablas IV.3.1.4 a IV.3.1.6 se presentan las estimaciones para el modelo con año-estación aleatorio, dominancia en estructura aleatoria y con consanguinidad, igual al modelo 8 del apartado IV.2. La varianza dominante en estructura aleatoria fue más importante en la línea H (0.71) y similar en las A y V (0.20 y 0.23). De la tabla se desprenden valores de heredabilidad para ND de 0.05, 0.05 y 0.02 para las líneas A, V y H respectivamente. Las depresiones consanguíneas resultaron más relevantes en las líneas V y H, de igual manera que en los modelos sin  $\sigma_{DR}^2$ . La inclusión de  $d_R$  produjo una disminución en las estimas de  $\sigma_{AR}^2$  especialmente en la línea H. Al comparar con las estimaciones de la sección IV.2, en la línea H las estimaciones fueron concordantes, mientras que en las líneas A y V, con más generaciones se observó estimas mayores para las varianzas año-estación y dominante en estructura aleatoria. Las heredabilidades fueron similares en ambos casos.

**Tabla IV.3.1.4:** Estimación de parámetros en la línea A. Modelo 8: año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria, con consanguinidad.

Parámetro	Media	Desvío estándar	Intervalo HPD del 95%	NME
$\sigma_{ae}^2$	0.43	0.07	0.30-0.57	4,091
$\sigma_{AR}^2$	0.45	0.14	0.13-0.69	18
$\sigma_{DR}^2$	0.20	0.20	0.00-0.63	14
$\sigma_p^2$	0.67	0.12	0.45-0.91	50
$\sigma_e^2$	7.00	0.09	6.83-7.16	5,604
$b$	-2.17	2.87	-	-
DIC	90,158.42	-	-	-
NEP	1,869.65	-	-	-

$\sigma_{ae}^2$ : varianza del efecto año-estación,  $\sigma_{AR}^2$ : varianza aditiva,  $\sigma_{DR}^2$ : Varianza dominante en estructura aleatoria,  $\sigma_p^2$ : varianza de los efectos permanentes,  $\sigma_e^2$ : varianza del error,  $b$ : depresión consanguínea, DIC: deviance information criterion, NME: número de muestras efectivas, NEP: número efectivo de parámetros, HPD: región del 95% con las máximas densidades de probabilidad.

**Tabla IV.3.1.5:** Estimación de parámetros en la línea V. Modelo 8: año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria, con consanguinidad.

Parámetro	Media	Desvío estándar	Intervalo HPD del 95%	NME
$\sigma_{ae}^2$	0.57	0.09	0.40-0.75	3,147
$\sigma_{AR}^2$	0.52	0.09	0.34-0.70	110
$\sigma_{DR}^2$	0.23	0.18	0.00-0.57	22
$\sigma_p^2$	0.80	0.14	0.54-1.05	49
$\sigma_e^2$	7.64	0.08	7.47-7.79	7,544
$b$	-7.84	2.04	-	-
DIC	115,732.11	-	-	-
NEP	2,257.87	-	-	-

$\sigma_{ae}^2$ : varianza del efecto año-estación,  $\sigma_{AR}^2$ : varianza aditiva,  $\sigma_{DR}^2$ : Varianza dominante en estructura aleatoria,  $\sigma_p^2$ : varianza de los efectos permanentes,  $\sigma_e^2$ : varianza del error,  $b$ : depresión consanguínea, DIC: deviance information criterion, NME: número de muestras efectivas, NEP: número efectivo de parámetros, HPD: región del 95% con las máximas densidades de probabilidad.

**Tabla IV.3.1.6:** Estimación de parámetros en la línea H. Modelo 8: año-estación aleatorio, con dominancia en estructura aleatoria, con consanguinidad.

Parámetro	Media	Desvío estándar	Intervalo HPD del 95%	NME
$\sigma_{ae}^2$	0.30	0.09	0.16-0.47	8,125
$\sigma_{AR}^2$	0.18	0.14	0.00-0.45	31
$\sigma_{DR}^2$	0.71	0.37	0.00-1.28	37
$\sigma_p^2$	0.66	0.27	0.19-1.17	66
$\sigma_e^2$	8.43	0.15	8.13-8.70	6,894
$b$	-5.06	2.44	-	-
DIC	43,422.22	-	-	-
NEP	839.69	-	-	-

$\sigma_{ae}^2$ : varianza del efecto año-estación,  $\sigma_{AR}^2$ : varianza aditiva,  $\sigma_{DR}^2$ : Varianza dominante en estructura aleatoria,  $\sigma_p^2$ : varianza de los efectos permanentes,  $\sigma_e^2$ : varianza del error,  $b$ : depresión consanguínea, DIC: deviance information criterion, NME: número de muestras efectivas, NEP: número efectivo de parámetros, HPD: región del 95% con las máximas densidades de probabilidad.

A continuación se presentan las Tablas IV.3.1.7 a IV.3.1.9, que muestran las estimaciones del modelo completo. Este modelo no tiene correlato con ninguno de los presentados en el apartado IV.2, ya que incluye, además del efecto del año-estación aleatorio y de la dominancia en estructura aleatoria, el efecto de la dominancia en estructura de consanguinidad completa y la covarianza entre los valores aditivos y dominantes en la población completamente consanguínea.

Las estimas de  $\sigma_{DR}^2$  y  $\sigma_{DI}^2$  fueron de 0.09 y 2.15 en la línea A, 0.13 y 1.99 en la V y de 0.3 y 4.99 en la H. Las estimas de  $\sigma_{ae}^2$  siguen un orden descendente entre las líneas V, A y H, oscilando entre 0.56 y 0.30. La covarianza entre los efectos aditivos y dominantes en la población completamente consanguínea fue de -0.65, -0.69 y -0.06 para las líneas A, V y H. Las estimas de la  $\sigma_p^2$  fueron similares con valores de 0.60 en la línea A y de 0.77 en las líneas V y H (Tablas IV.3.1.7 a IV.3.1.9).

Al comparar los tres modelos, podemos decir que la  $\sigma_{ae}^2$  se mantuvo constante en los tres modelos en cada una de las líneas; la  $\sigma_{AR}^2$  disminuyó con el modelo 8 en todas las líneas, especialmente en la línea H en donde también disminuyó con el modelo completo; la  $\sigma_p^2$  tendió a decrecer en la dirección modelo 6, 8 y completo; la  $\sigma_e^2$  se mantuvo siempre constante en cada línea. Se observó que al pasar al modelo completo, la  $\sigma_{DR}^2$  disminuyó. La depresión consanguínea se mantuvo relativamente estable en todas las líneas y modelos (Tablas IV.3.1.1 a IV.3.1.6).

El número efectivo de muestras de las cadenas de los componentes de varianza del modelo 6 presentó valores relativamente altos en todas las líneas, pero por el contrario en las cadenas referidas al modelo 8, se observó una importante reducción de este número. Esto da idea de la baja eficiencia del algoritmo de muestreo de Gibbs para los modelos de dominancia, aunque en cualquier caso, debido a la larga longitud de las cadenas los números

finalmente obtenidos permiten una buena caracterización de las distribuciones marginales posteriores.

Los resultados relativos al modelo completo en relación al tamaño efectivo de las cadenas no son comparables a los obtenidos con los modelos 6 y 8, pues en todas las líneas se consideraron varias cadenas en paralelo, pero en cualquier caso siguieron mostrando tamaños efectivos relativamente bajos, aunque considerados como suficientes para caracterizar las marginales posteriores.

Comparando los valores DIC de los distintos modelos en cada línea (Tablas IV.3.1.1 a IV.3.1.9), vemos que en las líneas A y H el valor más bajo (mejor modelo) correspondió al modelo completo, y en la línea V al modelo sin dominancia (modelo 6). Entonces, el modelo completo resultó, sobre la base del criterio DIC, el mejor modelo para las líneas A y H, mientras que el modelo aditivo lo fue para la línea V.

**Tabla IV.3.1.7:** Estimación de parámetros en la línea A. Modelo completo: año-estación aleatorio, con dominancia completa y consanguinidad.

Parámetro	Media	Desvío estándar	Intervalo HPD del 95%	NME
$\sigma_{ae}^2$	0.42	0.07	0.30 - 0.57	4,788
$\sigma_{AR}^2$	0.50	0.11	0.25 - 0.82	112
$\sigma_{ADI}$	-0.65	0.33	-1.36 - 0.03	48
$\sigma_{DI}^2$	2.15	0.92	0.59 - 4.31	48
$\sigma_{DR}^2$	0.09	0.09	0.00- 0.29	42
$\sigma_p^2$	0.60	0.12	0.01 - 0.66	73
$\sigma_e^2$	7.00	0.08	6.83 - 7.16	4,891
$b$	-3.34	2.24	-	-
DIC	90,147.11	1.55	-	-
NEP	1859.48	2.89	-	-

$\sigma_{ae}^2$ : varianza del efecto año-estación,  $\sigma_{AR}^2$ : varianza aditiva,  $\sigma_{ADI}$ : covarianza aditivo dominante en consanguinidad completa,  $\sigma_{DI}^2$ : Varianza dominante en estructura de consanguinidad completa,  $\sigma_{DR}^2$ : varianza dominante en estructura aleatoria,  $\sigma_p^2$ : varianza de los efectos permanentes,  $\sigma_e^2$ : varianza del error,  $b$ : depresión consanguínea, DIC: deviance information criterion, NME: número de muestras efectivas (suma de los NME de las 3 cadenas), NEP: número efectivo de parámetros, HPD: región del 95% con las máximas densidades de probabilidad.

**Tabla IV.3.1.8:** Estimación de parámetros en la línea V. Modelo completo: año-estación aleatorio, con dominancia completa y consanguinidad.

Parámetro	Media	Desvío estándar	Intervalo HPD del 95%	NME
$\sigma_{ae}^2$	0.56	0.09	0.39 - 0.73	2,827
$\sigma_{AR}^2$	0.57	0.10	0.38 - 0.78	105
$\sigma_{ADI}$	-0.69	0.49	-1.41 - 0.01	54
$\sigma_{DI}^2$	1.99	0.99	0.19 - 3.49	33
$\sigma_{DR}^2$	0.13	0.11	0.00 - 0.35	26
$\sigma_p^2$	0.77	0.11	0.55 - 0.98	79
$\sigma_e^2$	7.64	0.08	7.48 - 7.79	2,430
$b$	-8.31	3.05	-	-
DIC	115,72631.31	-	-	-
NEP	2,259.90	-	-	-

$\sigma_{ae}^2$ : varianza del efecto año-estación,  $\sigma_{AR}^2$ : varianza aditiva,  $\sigma_{ADI}$ : covarianza aditivo dominante en consanguinidad completa,  $\sigma_{DI}^2$ : Varianza dominante en estructura de consanguinidad completa,  $\sigma_{DR}^2$ : varianza dominante en estructura aleatoria,  $\sigma_p^2$ : varianza de los efectos permanentes,  $\sigma_e^2$ : varianza del error,  $b$ : depresión consanguínea, DIC: deviance information criterion, NME: número de muestras efectivas (suma de los NME de las 2 cadenas), NEP: número efectivo de parámetros, HPD: región del 95% con las máximas densidades de probabilidad.

**Tabla IV.3.1.9:** Estimación de parámetros en la línea H. Modelo completo: año-estación aleatorio, con dominancia completa y consanguinidad.

Parámetro	Media	Desvío estándar	Intervalo HPD del 95%	NME
$\sigma_{ae}^2$	0.30	0.08	0.16 - 0.47	5,190
$\sigma_{AR}^2$	0.18	0.13	0.00 - 0.37	72
$\sigma_{ADI}$	-0.06	0.63	-1.36 - 1.02	55
$\sigma_{DI}^2$	4.99	1.52	2.04 - 7.97	120
$\sigma_{DR}^2$	0.30	0.24	0.00 - 0.76	110
$\sigma_p^2$	0.77	0.18	0.41 - 1.11	148
$\sigma_e^2$	8.41	0.15	8.12 - 8.70	5,400
$b$	-5.77	2.64	-	-
DIC	43,410.16	0.71	-	-
NEP	838.95	0.81	-	-

$\sigma_{ae}^2$ : varianza del efecto año-estación,  $\sigma_{AR}^2$ : varianza aditiva,  $\sigma_{ADI}$ : covarianza aditivo dominante en consanguinidad completa,  $\sigma_{DI}^2$ : Varianza dominante en estructura de consanguinidad completa,  $\sigma_{DR}^2$ : varianza dominante en estructura aleatoria,  $\sigma_p^2$ : varianza de los efectos permanentes,  $\sigma_e^2$ : varianza del error,  $b$ : depresión consanguínea, DIC: deviance information criterion, NME: número de muestras efectivas (suma de los NME de las 3 cadenas), NEP: número efectivo de parámetros, HPD: región del 95% con las máximas densidades de probabilidad.

Existen pocas evidencias bibliográficas de la estimación de componentes de varianzas que consideren la situación de la presencia de dominancia con consanguinidad, en poblaciones reales de conejos. La necesidad de estimar más componentes de varianza, hace que los procesos de estimación sean más complejos y que el tiempo de cómputo necesario para una adecuada

consideración de la dominancia en presencia de consanguinidad sea enorme (Mäki Tanila, 2007). Esto explica básicamente la escasa existencia de estimaciones.

Chevalet (1976) y Chevalet y Gillois (1977) estudiaron los componentes de la varianza fenotípica, en una línea endocriada neozelandesa blanca, para los caracteres peso al destete (28 días), peso al sacrificio (77 días) y ganancia media diaria entre los 28 y 77 días. Los datos procedían de un esquema de apareamientos jerárquico que incluía 11 machos, 50 hembras, 195 camadas y 1387 gazapos destetados. La inclusión de la dominancia en el modelo disminuyó las estimas de la heredabilidad. Para el peso al desdete estimaron un valor de  $d^2$  de 0.40, valor que alternativamente podía ser explicado por un efecto de camada común. Para los otros dos caracteres el valor de  $d^2$  estimado fue de 0.12 en ambos. En este trabajo la parte de la varianza fenotípica estimada para el error en el carácter peso al deste fue inferior a 0.1, valor anormamente bajo. Los autores señalan la necesidad de contar con otro esquema de apareamientos, que permita confirmar la existencia de la varianza dominante que, recordamos, aquí pudo estar encubierta por efectos de camada y que posibilite además estimar  $\sigma_{DI}^2$  y  $\sigma_{ADI}$ .

Hoeschele y Vollema (1993), realizaron estimaciones de las componentes aditivas y dominantes en presencia de consanguinidad en la raza Holstein. Los resultados para producción de grasa y de leche, indicaron que las estimas de  $\sigma_{DI}^2$  resultaron mayores que las de  $\sigma_{DR}^2$  y que la  $\sigma_{ADI}$  fue negativa.

En un experimento con la especie *Nemophila menziessi*, donde se evaluaron caracteres morfológicos (altura y número de nodos) y reproductivos (días hasta la floración, ancho y largo de pétalos), las estimas de  $\sigma_{DI}^2$  fueron significativas y superiores a la  $\sigma_{DR}^2$  en los caracteres reproductivos. En general la  $\sigma_{ADI}$  tendió a ser negativa aunque no significativa (Shaw y col., 1998).

Shaw y Woolliams (1999) analizaron el peso a las 24 y 28 semanas y la relación folículos secundarios/folículos primarios (Ns/Np) en ovejas con elevados niveles de consanguinidad, procedentes de un experimento que incluyó tres razas puras y sus cruza. Se conformaron 6 grupos de apareamientos, tres entre las razas puras y tres correspondientes a las cruza (que incluyeron los apareamientos recíprocos). Los análisis se analizaron por grupos separados y además agrupando los registros de los apareamientos entre líneas puras por un lado y en los correspondientes a las cruza por otro (grupos combinados). Los resultados para Ns/Np en los grupos por separado (donde se consideró, por problemas de estimación, sólo un modelo aditivo dominante en estructura aleatoria), evidenciaron la presencia significativa de  $\sigma_{DR}^2$  en una raza pura y en dos grupos de cruza. Para los grupos combinados, también se empleó un modelo que incluyó las componentes de varianza asociadas a la dominancia en consanguinidad. Sólo en los grupos combinados de cruza se obtuvieron estimas de  $\sigma_{DR}^2$  significativas. Las estimas para  $\sigma_{DI}^2$  y  $\sigma_{ADI}$  resultaron cero o bien no pudieron obtenerse (por razones de tamaño y estructura de la genealogía). En cuanto a los caracteres relacionados al peso, los resultados para los grupos por separado indicaron estimas significativas de  $\sigma_{DR}^2$  en sólo dos de las cruza para el peso a las 24 semanas. En el análisis

combinado, se obtuvieron estimas significativas de  $\sigma_{DR}^2$  en las cruzas (peso a las 24 y 28 semanas) y de  $\sigma_{ADI}$  en las puras. Los autores concluyeron que fue dificultoso estimar las componentes de varianza asociadas a la dominancia en consanguinidad y que las estimas, cuando pudieron ser obtenidas, fueron de baja magnitud.

Abney y col. (2000) compararon distintos modelos en el estudio de carácter HDL en una población humana de *Hutteritas (Hutterites)* de Estados Unidos, grupo religioso anabaptista que tiende a reproducirse entre ellos. La estimación de la covarianza aditivo-dominante en la población consanguínea y la suma de los cuadrados de la depresión consanguínea resultaron en valores cercanos a cero. La estimación de la varianza aditiva y de la heredabilidad, se vio poco afectada por la inclusión de la consanguinidad y otros efectos genéticos adicionales al aditivo. En los modelos que incluyeron las componentes dominantes en estructura aleatoria y en consanguinidad completa (incluyendo o no el efecto de la consanguinidad sobre la media), las estimas de  $\sigma_{DI}^2$  fueron superiores a las de  $\sigma_{DR}^2$ , aunque no resultaron significativas. Los autores realizaron un estudio de simulación, donde se observó que cuando los datos fueron producidos por un modelo que incluyó todas las componentes de varianzas asociadas a la dominancia en consanguinidad y fueron analizados por un modelo que no las consideró, la varianza aditiva se vio sobreestimada. Además mediante simulación demostraron la necesidad de incrementar el tamaño muestral y la consanguinidad media para obtener mejores estimas de las componentes de varianza dominante en consanguinidad.

Kelly y Arathi (2003), realizaron un experimento con poblaciones de plantas de *Mimulus guttatus*. En el estudio se emplearon 300 líneas consanguíneas y sus cruzas sobre las cuales se estudiaron los componentes de varianza asociados a caracteres reproductivos. Los autores encontraron estimas significantes para  $\sigma_{DI}^2$  en el largo del pistilo, en la separación de la antera con el estigma, en el ancho de la corola (raíz cuadrada del ancho) y en el largo de la flor. En el caso del ancho de corola la estima resultó mayor a la de  $\sigma_{AR}^2$ , y en el resto de los caracteres de magnitudes semejantes. Las estimaciones de  $\sigma_{ADI}$  fueron en general cercanas a cero y solo resultó significativa para el ancho de la corola (-0.09 mm).

Wolak y Keller (2014) realizaron una recopilación de estimaciones, tanto en plantas como animales. Los autores informan, que si bien la estimación de la  $\sigma_{DI}^2$  fueron muy variadas entre estudios y caracteres, en general fueron superiores a las estimas de la  $\sigma_{DR}^2$  y ocasionalmente más grande que la  $\sigma_{AR}^2$ . También encontraron que las estimas de  $\sigma_{ADI}$  fueron en general cercanas a cero y no significativas, aunque cuando lo fueron, resultaron negativas. En nuestro trabajo, las estimaciones de  $\sigma_{ADI}$  resultaron ligeramente negativas y las correspondientes a  $\sigma_{DI}^2$  fueron mayores a las estimas de las varianzas aditivas y dominantes en estructura aleatoria. Este componente ( $\sigma_{DI}^2$ ) se refiere a la varianza de una población teórica completamente consanguínea. En el siguiente apartado se aborda la estimación de todos los componentes de varianzas en casos de poblaciones reales, caracterizadas por un determinado nivel medio de consanguinidad.

### IV.3.2. Estimación de la varianza genética poblacional y de su composición

El objetivo de este apartado fue estimar las componentes de varianza en los momentos más actuales de las líneas A, V y H. Para ello se consideraron las generaciones 40 a 43 de la línea A, 37 a 39 de la V y 11 a 14 de la H, que constituyen lo que consideraremos en adelante como poblaciones de las líneas A, V y H, respectivamente, para las que vamos a estimar la varianza genética total y la de sus componentes. Tal como se expresó en el apartado VIII.3 de apéndices, para el cálculo de las estimas de las varianzas poblacionales, es necesario el siguiente cálculo en cada elemento aleatorio  $h$  del modelo:

$$\hat{V}_h = E(S_{h_p}^2) = \overline{\text{diag}(\mathbf{K})} - \bar{\mathbf{K}},$$

donde  $\mathbf{K}$  es la matriz de varianzas-covarianzas estimada asociada al efecto aleatorio  $h$ . Por lo tanto es necesario disponer de la media de la diagonal de  $\mathbf{K}$  y de la media de  $\mathbf{K}$ .

Por ejemplo,  $p$  podría indicar a la población A (línea A, generaciones 40 a 43),  $h$  los valores genéticos aditivos y  $\mathbf{K}$  la matriz de covarianzas aditivas de los individuos pertenecientes a las generaciones 40 a 43 (es decir,  $\mathbf{A}_{gen40-43}\sigma_{AR}^2$ ). Las estimaciones de los estadísticos asociados a los efectos genéticos del modelo completo en cada línea, se presentan en la Tabla IV.3.2.1.

Por definición, las diagonales de  $\mathbf{C}$  y  $\mathbf{D}_I$  son iguales a la consanguinidad y de ahí que los valores sean idénticos. En poblaciones grandes, como la consanguinidad es la mitad del parentesco aditivo de sus padres, se espera que  $\overline{\text{diag}\mathbf{A}} \approx 1 + \bar{\mathbf{A}}/2$ , lo cual es aproximadamente cierto en estos datos.

La estima de la varianza genética total en una población concreta, viene dada por la expresión (apartado VII.3):

$$\begin{aligned} \hat{V}_{G_p} = & (\overline{\text{diag}\mathbf{A}} - \bar{\mathbf{A}})\hat{\sigma}_{AR}^2 + (\overline{\text{diag}\mathbf{D}_R} - \bar{\mathbf{D}}_R)\hat{\sigma}_{DR}^2 + (\overline{\text{diag}\mathbf{D}_I} - \bar{\mathbf{D}}_I)\hat{\sigma}_{DI}^2 \\ & + 2(\overline{\text{diag}\mathbf{C}} - \bar{\mathbf{C}})\hat{\sigma}_{ADI}. \end{aligned}$$

La estima de la varianza aditiva en una población sería

$$\hat{V}_{AR_p} = (\overline{\text{diag}\mathbf{A}} - \bar{\mathbf{A}})\hat{\sigma}_{AR}^2$$

y así sucesivamente.

**Tabla IV.3.2.1:** Estadísticos necesarios para la estima de las varianzas en las poblaciones A, V y H.

Estadísticos / Población	Población A (generaciones 40-43)	Población V (generaciones 37-39)	Población H (generaciones 11-14)
$\bar{A}$	0.667	0.592	0.266
$\overline{diagA}$	1.317	1.278	1.114
$\bar{D}_I$	0.075	0.054	0.005
$\overline{diagD}_I$	0.317	0.278	0.114
$\bar{D}_R$	0.100	0.088	0.029
$\overline{diagD}_R$	0.680	0.722	0.886
$\bar{C}$	0.075	0.054	0.010
$\overline{diagC}$	0.317	0.278	0.114

$\bar{A}$ : media de los elementos de la matriz de relaciones aditivas,  $\overline{diagA}$ : media de la diagonal de  $A$ ,  $\bar{D}_I$ : media de los elementos de la matriz de relaciones dominantes en estructura de consanguinidad total,  $\overline{diagD}_I$ : media de la diagonal de  $D_I$ ,  $\bar{D}_R$ : media de los elementos de la matriz de relaciones dominantes en estructura aleatoria,  $\overline{diagD}_R$ : media de la diagonal de  $D_R$ ,  $\bar{C}$ : media de los elementos de la matriz de relaciones aditiva-dominante en estructura de consanguinidad total,  $\overline{diagC}$ : media de la diagonal de la matriz  $C$ .

Para el caso de la población A, basándose en las Tablas IV.3.1.7 y IV.3.2.1 la varianza total será:

$$\hat{V}_{G_A} = (1.317 - 0.667) \times 0.50 + (0.680 - 0.100) \times 0.09 + (0.317 - 0.075) \times 2.15 + 2 \times (0.317 - 0.075) \times (-0.65) = 0.5829$$

Estos cálculos se realizaron para todas las muestras de los distintos modelos lo que permitió obtener muestreos de los componentes de varianza poblaciones a partir de los que se calcularon las medias y desviaciones típicas de sus distribuciones marginales posteriores.

Las Tablas IV.3.2.2 a IV.3.2.4 presentan para los modelos evaluados en el apartado IV.3, las estimaciones en las poblaciones base (generación 0 de las líneas A, V y H) y las poblaciones A (línea A, generaciones 40 a 43), V (línea V, generaciones 37 a 39) y H (línea H, generaciones 11 a 14).

**Tabla IV.3.2.2:** Comparación de las estimaciones –media posterior (desviación típica posterior) - de parámetros en la línea A entre la poblaciones base (generación 0) y A (generaciones 40 a 43) en los modelos sin dominancia en estructura aleatoria (6), con dominancia en estructura aleatoria (8) y completo.

Parámetros	Modelo 6		Modelo 8		Modelo completo	
	Población Base	Población A	Población Base	Población A	Población Base	Población A
$V_{AR_p}$	0.53(0.09)	0.34(0.06)	0.45(0.14)	0.29(0.09)	0.50(0.11)	0.32(0.07)
$V_{DR_p}$	-	-	0.20(0.20)	0.12(0.11)	0.09(0.09)	0.05(0.05)
$V_{DI_p}$	-	-	-	-	0.00(0.00)	0.52(0.22)
$2COV_{ADI_p}$	-	-	-	-	0.00(0.00)	-0.32(0.16)
$V_{G_p}$	0.53(0.12)	0.34(0.06)	0.65(0.15)	0.41(0.09)	0.59(0.12)	0.58(0.17)
$r_{AD_p}$	-	-	-	-	0.00(0.00)	-0.37(0.15)
$h^2$	0.06(0.01)	0.04(0.01)	0.05(0.02)	0.03(0.01)	0.06(0.01)	0.04(0.01)
$H^2$	-	-	0.07(0.02)	0.05(0.01)	0.07(0.01)	0.07(0.02)
$d^2$	-	-	0.02(0.02)	0.01(0.01)	0.01(0.01)	0.07(0.03)

$V_{AR_p}$ : varianza aditiva poblacional,  $V_{DR_p}$ : Varianza dominante en estructura aleatoria en la población,  $V_{DI_p}$ : Varianza dominante en estructura de consanguinidad total en la población,  $V_{DR_p}$ : varianza dominante en estructura aleatoria en la población,  $COV_{ADI_p}$ : covarianza aditivo-dominante en estructura de consanguinidad total en la población,  $V_{G_p}$ : varianza genética total en la población,  $r_{AD_p}$ : correlación entre los valores genéticos aditivos y dominantes en estructura de consanguinidad total en la población,  $h_p^2$ : heredabilidad en sentido estricto (varianza aditiva sobre la total) en la población,  $H_p^2$ : heredabilidad en sentido amplio en la población (varianza genética sobre la total),  $d_p^2$ : varianza dominante sobre la total en la población.

En la línea A, al comparar con las estimaciones de la base, se observó una disminución de la varianza genética aditiva en todos los modelos. La varianza dominante en estructura aleatoria disminuyó en los modelos 8 y completo, mientras que la varianza genética total disminuyó en los modelos 6 y 8, manteniéndose en el completo. Las heredabilidades en sentido estricto disminuyeron en la población de las generaciones recientes (Tabla IV.3.2.2).

En la línea V (Tabla IV.3.2.3), la varianza aditiva se redujo a nivel de la población V en todos los modelos. La varianza dominante en estructura aleatoria, disminuyó en los modelos 6 y completo; la varianza genética total disminuyó respecto a la población base al igual que la heredabilidad.

En la línea H, en la población correspondiente a las últimas generaciones, se observó una disminución en la  $h^2$  y en las varianzas aditiva y dominante en estructura aleatoria. La varianza genética total manifestó un aumento en el modelo completo debido a una mayor estima de la varianza dominante en estructura de consanguinidad completa, menor reducción de la varianza aditiva y la muy reducida estima negativa en la covarianza aditivo-dominante en estructura de consanguinidad total (Tabla IV.3.2.4).

**Tabla IV.3.2.3:** Comparación de las estimaciones –media posterior (desviación típica posterior) - de parámetros en la línea V entre la poblaciones base (generación 0) y V (generaciones 37 a 39) en los modelos sin dominancia en estructura aleatoria (6), con dominancia en estructura aleatoria (8) y completo.

Parámetros	Modelo 6		Modelo 8		Modelo completo	
	Población Base	Población V	Población Base	Población V	Población Base	Población V
$V_{AR_p}$	0.58(0.09)	0.40(0.06)	0.52(0.09)	0.35(0.06)	0.57(0.10)	0.39(0.07)
$V_{DR_p}$	-	-	0.23(0.18)	0.14(0.12)	0.13(0.11)	0.08(0.07)
$V_{DI_p}$	-	-	-	-	0.00(0.00)	0.45(0.22)
$2COV_{ADI_p}$	-	-	-	-	0.00(0.00)	-0.31(0.22)
$V_{G_p}$	0.58(0.09)	0.40(0.06)	0.75(0.17)	0.50(0.11)	0.70(0.13)	0.61(0.11)
$r_{AD_p}$	-	-	-	-	0.00(0.00)	-0.31(0.19)
$h^2$	0.06(0.01)	0.04(0.01)	0.05(0.01)	0.04(0.01)	0.06(0.01)	0.04(0.01)
$H^2$	-	-	0.08(0.02)	0.05(0.01)	0.07(0.01)	0.07(0.01)
$d^2$	-	-	0.02(0.02)	0.02(0.01)	0.01(0.01)	0.06(0.02)

$V_{AR_p}$ : varianza aditiva poblacional,  $V_{DR_p}$ : Varianza dominante en estructura aleatoria en la población,  $V_{DI_p}$ : Varianza dominante en estructura de consanguinidad total en la población,  $V_{DR_p}$ : varianza dominante en estructura aleatoria en la población,  $COV_{ADI_p}$ : covarianza aditivo-dominante en estructura de consanguinidad total en la población,  $V_{G_p}$ : varianza genética total en la población,  $r_{AD_p}$ : correlación entre los valores genéticos aditivos y dominantes en estructura de consanguinidad total en la población,  $h_p^2$ : heredabilidad en sentido estricto (varianza aditiva sobre la total) en la población,  $H_p^2$ : heredabilidad en sentido amplio en la población (varianza genética sobre la total),  $d_p^2$ : varianza dominante sobre la total en la población.

La reducción de la varianza genética bajo selección es un fenómeno conocido. Bulmer (1971) estableció que en un carácter regulado por infinitos loci, la selección produce cambios temporarios, derivados de la asociación entre loci, inducida por el mismo proceso de selección. Esta reducción sería mayor si se considera la presencia de ligamiento entre loci. Sorensen y Kennedy (1984) mostraron mediante simulación que, en un modelo aditivo para un carácter regulado por muchos genes, la varianza aditiva en una población finita bajo selección se redujo debido al efecto de la consanguinidad y al desequilibrio de ligamiento. Un resultado similar fue obtenido por van der Werf y de Boer (1990). En nuestro análisis, al comparar las estimaciones en la base con las de las poblaciones recientes en el modelo completo, observamos que en la población A la varianza total se mantiene, compensando la pérdida de varianza aditiva y dominante en estructura aleatoria con el aumento de la varianza dominante en la población completamente consanguínea. En la población V, se observó una disminución de la varianza total, básicamente debida a una reducción de la varianzas aditiva y dominante en estructura aleatoria, y a la presencia de una estima negativa de la covarianza aditivo-dominante. En la línea H, pese a la disminución en las varianzas aditiva (menor a la de las líneas A y V) y dominante en estructura aleatoria, se observó un aumento de la varianza total impulsada por la estima de la varianza dominante en estructura de consanguinidad total.

**Tabla IV.3.2.4:** Comparación de las estimaciones –media posterior (desviación típica posterior) - de parámetros en la línea H entre la poblaciones base (generación 0) y H (generaciones 11 a 14) en los modelos sin dominancia en estructura aleatoria (6), con dominancia en estructura aleatoria (8) y completo.

Parámetros	Modelo 6		Modelo 8		Modelo completo	
	Población Base	Población H	Población Base	Población H	Población Base	Población H
$V_{AR_p}$	0.40(0.14)	0.34(0.12)	0.18(0.14)	0.16(0.12)	0.16(0.12)	0.14(0.10)
$V_{DR_p}$	-	-	0.71(0.37)	0.61(0.32)	0.30(0.24)	0.25(0.21)
$V_{DI_p}$	-	-	-	-	0.00(0.00)	0.54(0.17)
$2COV_{ADI_p}$	-	-	-	-	0.00(0.00)	-0.01(0.13)
$V_{G_p}$	0.40(0.14)	0.34(0.12)	0.89(0.30)	0.76(0.26)	0.46(0.25)	0.92(0.17)
$r_{AD_p}$	-	-	-	-	0.00(0.00)	0.00(0.20)
$h^2$	0.04(0.01)	0.03(0.01)	0.02(0.01)	0.02(0.01)	0.02(0.01)	0.01(0.01)
$H^2$	-	-	0.09(0.03)	0.08(0.03)	0.05(0.02)	0.09(0.02)
$d^2$	-	-	0.06(0.03)	0.06(0.03)	0.03(0.02)	0.08(0.02)

$V_{AR_p}$ : varianza aditiva poblacional,  $V_{DR_p}$ : Varianza dominante en estructura aleatoria en la población,  $V_{DI_p}$ : Varianza dominante en estructura de consanguinidad total en la población,  $V_{DR_p}$ : varianza dominante en estructura aleatoria en la población,  $COV_{ADI_p}$ : covarianza aditivo-dominante en estructura de consanguinidad total en la población,  $V_{G_p}$ : varianza genética total en la población,  $r_{AD_p}$ : correlación entre los valores genéticos aditivos y dominantes en estructura de consanguinidad total en la población,  $h_p^2$ : heredabilidad en sentido estricto (varianza aditiva sobre la total) en la población,  $H_p^2$ : heredabilidad en sentido amplio en la población (varianza genética sobre la total),  $d_p^2$ : varianza dominante sobre la total en la población.

## V. DISCUSIÓN GENERAL

En las evaluaciones genéticas y planes de mejora los efectos de la dominancia y la depresión consanguínea tienden a ignorarse o a simplificarse, en parte por falta de alternativas metodológicas y computacionales, en parte por falta de información, y en parte debido a que para numerosas especies el problema se plantea de manera mucho menos intensa debido a la coexistencia en las poblaciones seleccionadas de animales con niveles muy diferentes de consanguinidad (caso de rumiantes). Sin embargo, en líneas cerradas de talla pequeña, como las de conejo, el problema se plantea fuertemente debido al incremento continuo de la consanguinidad a partir de las poblaciones iniciales fundadoras.

En esta tesis, se han explorado varios aspectos relacionados a la consideración de la consanguinidad y la dominancia. Se ha mostrado que la magnitud de la varianza de dominancia para caracteres de tamaño de camada puede resultar sustancial y que en una población consanguínea es factible identificar una correlación negativa entre los valores aditivos y los valores dominantes. Potencialmente, esta correlación negativa puede conducir a errores en la selección de los individuos. Asimismo, se muestra una disminución de la varianza genética aditiva.

En cuanto a la inclusión de la depresión consanguínea como función de la consanguinidad en el modelo de valoración, se ha verificado que en las poblaciones de conejos analizadas existe una colinealidad entre los efectos año-estación y los niveles de consanguinidad, que, en el cuadro de un proceso de mejora con ganancias genéticas continuas, induce a una confusión entre las estimas de la ganancia genética, el efecto año-estación, y la depresión consanguínea. La introducción de la consanguinidad como covariable para considerar la depresión consanguínea, unido a la consideración del efecto año-estación como aleatorio en lugar de fijo, permite aliviar esta colinealidad resultando en estimas más razonables de la depresión consanguínea, del efecto año-estación, y del progreso genético, siendo la estima de este último coherente con los resultados de una población testigo.

En suma, en estas poblaciones cerradas de conejos sometidas a selección, se observa que una consideración correcta de la dominancia y la depresión consanguínea resultan en una mejor comprensión del proceso de selección y, potencialmente, puede evitar errores en la selección. Metodológicamente, las líneas de conejos analizadas permiten analizar problemas que en otras especies (rumiantes, cerdos) son difíciles de abordar debido a su complejidad o tamaño, y los resultados de este estudio contribuyen al conocimiento general sobre la genética cuantitativa y los métodos de valoración genética del tamaño de camada en conejos.

## VI. CONCLUSIONES

- 1- Si bien los caracteres analizados son de moderada a baja heredabilidad, la selección por tamaño de camada al destete en programas de selección a largo plazo ha sido efectiva, visualizado claramente en las líneas más antiguas, A y V.
- 2- Cuando el año-estación es considerado como efecto fijo, la inclusión o no de la consanguinidad en los modelos, no modificó las estimas de los parámetros. Ello se debe a que en nuestros datos existe una asociación fuerte entre los niveles del factor año-estación y el coeficiente de consanguinidad, evidenciado por altos valores en todas las líneas del coeficiente de correlación intraclase de la consanguinidad respecto al año estación.
- 3- Igualmente, cuando el año-estación se considera como factor fijo, las estimas de la depresión consanguínea carecían de sentido. La razón de ellos era la asociación mencionada en el punto anterior.
- 4- Cuando el año estación se considera como aleatorio, las depresiones consanguíneas son negativas, indicando que el incremento de la consanguinidad reduce la media de los caracteres reproductivos. La causa probable de este resultado es el debilitamiento de la asociación entre año-estación y consanguinidad a través de la información *a priori* del efecto año-estación.
- 5- Se observaron diferencias relevantes en la importancia de la depresión consanguínea entre las líneas.
- 6- La consideración del año-estación como aleatorio tendió a reducir la estima de la varianza aditiva y la de la heredabilidad. Consecuentemente, las tendencias genéticas disminuían y en las líneas que se compararon dichas tendencias con las fenotípicas, mejoró la concordancia entre ellas.
- 7- Se observó variabilidad entre líneas en relación a la importancia de la aditividad y la dominancia aleatoria en los modelos aproximados.
- 8- La implementación del modelo que considera la dominancia completa, presenta dificultades metodológicas y de cálculo importantes.
- 9- Los resultados con el modelo completo mantuvieron una concordancia razonable con los correspondientes a los modelos aproximados.
- 10- El criterio DIC eligió el modelo completo en las líneas A y H, mientras que en la V eligió un modelo sin dominancia.
- 11- Tras el estudio de la composición genética en las últimas generaciones en relación a la base, se observó una disminución en la varianza aditiva y dominante, y como consecuencia de la contribución de la varianza

dominante en estructura de consanguinidad, en unas de las líneas la varianza genética total aumentó.

- 12- A modo de implicación práctica, resultaría aconsejable considerar el efecto año estación como aleatorio e incluir la dominancia tanto en estructura aleatoria como consanguínea, aunque dada la dificultad de implementación que el modelo completo supone, una solución alternativa pudiera ser considerarla sólo en estructura aleatoria en los modelos de evaluación de caracteres de tamaño de camada en conejos para carne.

## VII. BIBLIOGRAFÍA

- Abney M., McPeck M. S., Ober C. 2000. Estimations of variance components traits in inbreed populations. *Am. J. Hum. Gent.* 66: 629-650.
- Abou Khadiga G., Youssef Y. M. K., Baselga M. 2012. Characterization of reproductive performance of the APRI line of rabbits. *En Proc. 10th World Rabbit Congr. Sharm El- Sheikh, Egypt, 743- 747.*
- Al-Saef A. M., Khalil M. H., Al-Homidan A. H., Al-Dobaib S. N., Al-Sobayil K. A., García M. L., Baselga M. 2008. Crossbreeding effects for litter and lactation traits in a Saudi project to develop new lines of rabbits suitable for hot climates. *Livest. Sci.* 118:238-246.
- Akaike, H. 1981. Likelihood of a model and information criteria. *Journal of Econometrics*, 16(1):3-14
- Antonini A. G., Cordiviola C. 2010. Mejoramiento genético en conejos para carne (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Basic and Applied Genetics.* 21(2):1-7
- Argente M. J., Santacreu M. A., Climent A., Bolet G., Blasco A. 1997. Divergent selection for uterine capacity in rabbits. *J. Anim. Sci.* 75:2350-2354.
- Armero E., Baselga M., Cifre J. 1995. Selecting litter size in rabbits. Analysis of different strategies. *World Rabbit Sci.* 3:179-186.
- Ayyat M. S., Marai I. F. M., El-Sayiad G. A. 1995. Genetic and non-genetic factors affecting milk production and preweaning litter traits of New Zealand White does under Egyptian conditions. *World Rabbit Sci.* 3:119-124.
- Baselga M., Blasco A., Estany J. 1984. Índice de selección de caracteres reproductivos con información variable. *En Proc. 3rd World Rabbit Congr., Rome, Italy I:62-65*
- Baselga M., Gómez E., Cifre P., Camacho J. 1992. Genetic diversity of litter size traits between parities in rabbits. *J. Appl. Rabbit Res.* 15:198-205
- Baselga, M., Torres C. 1993. Estrategia y organización de la mejora genética del conejo de carne. *En XVII Symposium de Cunicultura, Salamanca, España.* 159-176.
- Baselga M., García M. L., Sánchez J. P., Vicente J. S., Lavara R. 2003. Analysis of reproductive traits in crosses among maternal lines of rabbits. *Anim. Res.* 52:473-479.
- Baselga M. 2004. Genetic improvement of meat rabbits. Programmes and diffusion. *En Proc. 8th World Rabbit Congr., Puebla, Mexico.* 1-13.
- Baselga M. 2015. Mejora genética del conejo de carne. Fundación de nuevas líneas. *En 40 Symposium de Cunicultura, Santiago de Compostela, España.* 22-29
- Blasco A., Bidanel J. P., Bolet G., Haley C. S., Santacreu M. A. 1993. The genetics of prenatal survival of pigs and rabbits: a review. *Livest. Prod. Sci.* 37(1), 1-21.
- Blasco A., Argente M. J., Haley C. S., Santacreu M. A. 1994. Relationships between components of litter Size in unilaterally ovariectomized and intact rabbit does. *J. Anim. Sci.* 72:3066-3072
- Blasco A. 1996. Genetics of litter size and does fertility in the rabbit. *En Proc. 6th World Rabbit Congr., Toulouse, France.* 2:219-227.
- Blasco A. 2002. La mejora genética del conejo en España en los últimos 25 años. *En XXVII Symposium de Cunicultura, Reus, España.*

- Blasco A., Ortega J. A., Climent A., Santacreu M. A. 2005. Divergent selection for uterine capacity in rabbits. I. Genetic parameters and response to selection. *J. Anim. Sci.* 83:2297-2302.
- Bolet G., Santacreu M A, Argente M J, Climent A y Blasco A 1994. Divergent selection for uterine efficiency in unilaterally ovariectomized rabbits, I. Phenotypics and genetics parameters. *En Proc, 5th World Cong. Genetic. Appl. Livest. Prod. Guelph, ON Canada.* 19:261-264
- Bolet G., Saleil G. 2002a. Strain INRA1077. En: Khalil M. H., Baselga M. (Eds.). Rabbit genetic resources in Mediterranean countries. Options méditerranéennes, SERIE B: Etudes et recherches, Número 38, CIHEAM, Zaragoza, España. 109-116.
- Bolet G., Saleil G. 2002b. Strain INRA2066. En: Khalil M. H., Baselga M. (Eds.). Rabbit genetic resources in Mediterranean countries. Options méditerranéennes, SERIE B: Etudes et recherches, Número 38, CIHEAM, Zaragoza, España. 117-124.
- Bolet G., Saleil G. 2002c. Strain INRA9077. En: Khalil M. H., Baselga M. (Eds.). Rabbit genetic resources in Mediterranean countries. Options méditerranéennes, SERIE B: Etudes et recherches, Número 38, CIHEAM, Zaragoza, España. 125-132.
- Bulmer M. G. 1971. The effect of selection on genetic variability. *The American Naturalist.* Vol 105 Nro. 943:201-211.
- Chen M. H., Shao Q. M. 1999. Monte Carlo estimation of Bayesian credible and HPD intervals. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 8(1), 69-92.
- Chevalet C. 1976. Estimation des composants de la variance phénotypique dans une population consanguine. II – Application. *Ann- Génét. Sél. Anim.*, 8(2):207-232.
- Chevalet C., Gillois M. 1977. Estimation of genotypic covariance components with dominance in small consanguineous populations. *En: Proceedings of the International Conference on Quantitative Genetics. Edit. Pollak E., Kempthorne O. Bailey T.B.* 271-296
- Cifre J. 1997. Interés de la selección por hiperprolificidad y la crioconservación de embriones en la fundación de líneas maternas en el conejo de carne. *Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Valencia, España.*
- Cifre, J., Baselga, M., García-Ximénez, F. and Vicente, J. S. 1998a. Performance of a hyperprolific rabbit line I. Litter size traits. *J. Anim. Breed. Genet.*, 115: 131–138.
- Cifre J., Baselga M., García-Ximénez F., Vicente, J. S. 1998b. Performance of a hyperprolific rabbit line II. Maternal and growth performances. *J. Anim. Breed. Genet.*, 115: 139–147.
- Cockerham C. C. 1954. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariance among relatives when epistasis is present. *Genetics* 39: 859—882.
- Cockerham C.C., Weir, B.S. 1984. Covariances of relatives stemming from a population undergoing mixed self and random mating. *Biometrics* 40, 157-164.
- Culbertson M. S., Mabry J. W., Misztal I., Gengler N., Bertrand, J. K., Varona, L. 1998. Estimation of dominance variance in purebred Yorkshire swine. *J. Anim. Sci.* 76(2): 448-451.

- de Boer I. J. M., Arendonk, J. A. M. v. 1992. Prediction of additive and dominance effects in selected or unselected populations with inbreeding. *Theor. Appl. Genet.* 84: 451-459.
- de Boer I. J. M., Hoeschele I. 1993. Genetic evaluation methods for populations with dominance and inbreeding. *Theor. Appl. Genet.* 86: 245-258.
- de Boer I. J. M. 1994. Prediction of additive and dominance effects. *En: EAAP, Edimburgo, Escocia.*
- De Stefano A. L., Hoeschele I. 1992. Utilization of dominance variance through mate allocation strategies. *J. Dairy Sci.* 75(6): 1680-1690.
- Druet T., Solkner J., Groen A. F., Gengler, N. 2001. Additive and dominance genetic variance of fertility by methods R and preconditioned conjugate gradient. *J. Dairy Sci.* 84(4): 987.
- Egena S.S.A., Akpa G.N., Alemede I.C., Aremu A. 2012. Genetic and non-genetic factors affecting litter size and birth weight of rabbit in Minna, Niger State, Nigeria. *Anim. Prod.* 14(3):160-166
- Estany J., Baselga M., Blasco A., Camacho J. 1989. Mixed model methodology for the estimation of genetic response to selection in litter size of rabbits. *Livest. Prod. Sci.* 21:67-76.
- Estany J., Ramis R., Noguera J. L. 1997. Estrategias de mejora de la prolificidad en porcinos. *Mundo ganadero.* 92: 28-34.
- FAO STAT 2015. <http://faostat3.fao.org/>
- Falconer D. S., Mackay T. F. C. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. 4<sup>th</sup> ed. *Longman Scientific & Technical, Burnt Mill, Harlow, England.*
- Fernández E.N., Birchmeier A.M., Baselga M., García M.L. 2010 Estimation of genetic parameters for litter size at weaning, including dominance effects, in a maternal line of rabbits. *En 4to Congreso de Cunicultura de las Américas, Córdoba, Argentina.*
- Fernández E. N., Martínez R. D., Birchmeier A., Valverde C., Ragab M., Baselga M. 2015. Análisis descriptivo y estimación de parámetros genéticos para tamaño de camada en una línea maternal de conejos. *Revista de Divulgación Técnica Agropecuaria, Agroindustrial y Ambiental, Facultad de Ciencias Agrarias. UNLZ.* 2 (1) 2015:3-10
- Ferraz J. B. S., Johanson R. K., Eler J. P. 1991. Effect of inbreeding on reproduction traits of Californian and New Zealand White rabbits. *J. Appl. Rabbit Res.* 14:211-216
- Ferraz J. B. S., Johnson R. K., Van Vleck L. D. 1992. Estimation of genetic trends and genetic parameters for reproductive and growth traits of rabbits raised in subtropics with animal models. *J. Appl. Rabbit Res.* 15:131-142.
- Ferraz J. B. S., Eler J.P., Moretti A., Ghion E., Masotti N. 1993. Effects of inbreeding on growth and slaughter trait of rabbits. *Bras. J. vet. Res. Anim. Sci* 30(1):55-63.
- Ferraz J. B. S., Eler J.P. 2000. Choice of animal models for estimation of genetic parameters of reproductive, growth and slaughter traits of Californian and New Zealand rabbits raised under tropical conditions. *Livestock Research for Rural Development* 12 (2).
- Fisher, R.A. 1918. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh* 52: 399-433.

- García-Cortés L. A., Rico M., Groeneveld E. 1998. Using coupling with the Gibbs sampler to assess convergence in animal models. *J. Anim. Sci.* 76(2): 441-447.
- García M. L., Baselga M. 2002a. Estimation of genetic response to selection in litter size of rabbits using a cryopreserved control population. *Livest. Prod. Sci.* 74:45-53.
- García M. L., Baselga M. 2002b. Genetic response to selection for reproductive performance in a maternal line of rabbits. *World Rabbit Sci.* 10:71-76.
- Garreau H., Rochambeau H. de 2003. La sélection des qualités maternelles pour la croissance du lapereau. *En: 10èmes Jour. Rech. Cunicole. Paris, Francia, pp. 61-64*
- Garreau H., Piles M., Larzul C., Baselga M., Rochambeau H. de. 2004. Selection of maternal lines: last results and prospects. *En Proc. 8th World Rabbit Congr., Puebla, Mexico. 14-25.*
- Garreau H., Duzert R., Tudela F., Baillot C., Ruesche J. et al. 2005. Gestion et sélection de la souche INRA 1777 : Résultats de trois générations de sélection. *En: 11ème Journées de la recherche Cunicole. Paris, Francia, pp. 19-22.*
- Garreau H., Bolet G., Larzul C., Robert-Granié C., Saleil G. et al. 2008a. Results of four generations of a canalising selection for rabbit birth weight. *Livest. Sci., 119(1-3), 55-62.*
- Garreau H., Eady S.J., Hurtaud J., Legarra, A. 2008b. Genetic parameters of production traits and resistance to digestive disorders in a commercial rabbit population. *En: 9th World Rabbit Congress. Verona, Italia, pp. 103-107.*
- Garreau H., Hurtaud J., Drouilhet L. 2013. Estimation des paramètres génétiques de la croissance et de l'efficacité alimentaire dans deux lignées commerciales. *En: 15ème Journées de la Recherche Cunicole. Paris, France, pp. 15-18.*
- Gillois, M. 1964. Calcul de coefficients d'identité d'après les liens de parenté. *Communication aux Journées d'études de la Commission de Genetique de la Fédération européenne de Zootechnie.*
- Gengler N., Misztal I., Bertrand J. K. y Culbertson, M. S. 1998. Estimation of the dominance variance of postweaning gain in the U.S. Limousin population. *J. Anim. Sci.* 76(10): 2515-2520.
- Geyer C. J. 1992. Practical Markov chain Montecarlo. *Statistical Science*, 473-483.
- Gómez E A, Rafel O, Ramon J., Baselga M. 1996. A genetic study of a line selected on litter size at weaning. *En 6th World Rabbit Congr., Toulouse, France. 2: 289-292.*
- Gómez E. A., Rafel O., Ramón J. 2000. Preliminary genetic analysis of Caldes line: a selection experiment for a global objective. *En Proc. 7th World Rabbit Congress, Valencia, Spain. A:417-424.*
- Harris D.L. 1964. Genotypic covariance between inbred relatives. *Genetics* 50: 1319-1348.
- Henderson C. R. 1973. Sire evaluation and genetic trends. *En Proc. Animal Breeding and Genetics Symposium in Honor of Dr. Jay L. Lush. ASAS, ADSA, PSA, 10-41.*
- Henderson C.R. 1975 a. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics* 31: 423.

- Henderson C. R. 1975 b. Comparison of alternative sire evaluation methods. *J. Anim. Sci.* 41(3): 760-770
- Henderson C. R. 1975c. Inverse of a matrix of relationships due to sire and maternal grandsires. *J. Dairy Sci.* 58:1917.
- Henderson C. R. 1984. Linear Models in Animal Breeding. *University of Guelph Press, Guelph, ON Canada.*
- Henderson C. R. 1985. Best Linear Unbiased Prediction of nonadditive genetics merit in non inbred population. *J. Anim. Sci.* 60: 111.
- Hoeschele I., VanRaden P. M. 1991. Rapid inversion of dominance relationship matrices for noninbred populations by including sire by dam subclass effects. *J. Dairy Sci.* 74: 557-569.
- Hoeschele I. 1991. Additive and Nonadditive Genetic Variance in Female Fertility of Holsteins. *J. Dairy Sci.* 74:1743-1752.
- Hoeschele I., Vollema A.R. 1993. Estimation of components with dominance and inbreeding in dairy cattle. *J. Anim. Breed. Genet.* 110:93-104.
- Jacquard A. 1974. The genetic structure of populations. *Springer- Verlag Berlin. Heidelberg. New York, USA.*
- Kabir M., Akpa G.N., Nwagu B.I. Adeyinka I.A. 2012. Estimating Additive and Dominance Variance for Litter Traits in Purebred California White Kits Using Different Models. *Nigerian Veterinary Journal.* 33 (2): 448-454.
- Karigl G. 1981. A recursive algorithm for the calculation of identity coefficients. *Ann. Hum. Genet.* 45:299-305.
- Kelly J.K., Arathi H.S. 2003. Inbreeding and the genetic variance in floral traits of *Mimulus guttatus*. *Heredity,* 90:77-83.
- Kempthorne O. 1954. The correlation between relatives in a random mating population. *Proc Royal Soc. London B143:* 103-113.
- Kempthorne O. 1955. The correlation between relatives in inbred populations. *Genetics* 40: 681-691.
- Kennedy B.W., Sheaffer L.R., Sorensen D.A. 1988. Genetic properties of animal models. *J. Dairy Sci.* 71[*suppl* 2]: 17-26.
- Krogmeier D., Dzapo V., Mao I. L. 1994. Additive genetic and maternal effects on litter traits in rabbits. *J. Anim. Breed. Genet.* 111:420-431.
- Laborda P., Mocé M. L., Climent A., Blasco A., Santacreu M. A. 2008. Selection for ovulation rate in rabbits: correlated response on litter size and its components. *En Proc. 9th World Rabbit Congr., Verona, Italy.* 149-152.
- Laborda P., Santacreu M. A., Blasco A., Mocé M. L. 2012. Selection for ovulation rate in rabbits: Direct and correlated responses estimated with a cryopreserved control population. *J. Anim. Sci.* 90:3392–3397.
- Larzul C, Ducrocq V, Tudela F, Juin H, Garreau H 2014. The length of productive life can be modified through selection: an experimental demonstration in the rabbit. *Anim. Sci.* 92(6):2395-2401
- Lavara R., Vicente J.S., Baselga M. 2011. Genetic parameter estimates for semen productive traits and growth rate of a paternal rabbit line. *J. Anim. Breed. Genet.* 128: 44–51.
- Leberg, P. L., Firmin, B. D. 2008. Role of inbreeding depression and purging in captive breeding and restoration programmes. *Molecular Ecology,* 17(1), 334-343.
- Legault C., Menissier F., Merat P., Ricordeau G., Rouvier R. 1996. Les lignées originales de l'INRA: historique, développement et impact sur les productions animales. *INRA. Prod. Anim. Hors série,* 41-56.

- Leroy G. 2014. Inbreeding depression in livestock species: review and meta-analysis. *Animal Genetics*, 45: 618–628. doi: 10.1111/age.12178.
- Lukefahr S. D., Hamilton H. H. 1997. Heritability and repeatability estimates of maternal performance traits in purebred and crossbred does. *World Rabbit Sci.* 5:99-105.
- Mäki-Tanila A. 2007. An overview on quantitative and genomic tools for utilising dominance genetic variation in improving animal production. *Agr. Food Sci.*, 16:188-198.
- Malécot G. (1948). *Les Mathématiques de l'hérédité*. Masson et Cie, Paris.
- Matheron G., Rouvier R. 1977. Optimisation du progrès génétique sur la prolificité chez le lapin. *Ann. Génét. Sél. Anim.* 9:393-405.
- Mantovani R., Sartori A., Mezzadri M., Lenarduzzi M. 2008. Genetics of maternal traits in a new synthetic rabbit line under selection. *En Proc. 9th World Rabbit Congr., Verona, Italy*, 169-174.
- Meyer K. 2007. WOMBAT – A tool for mixed model analyses in quantitative genetics by restricted maximum likelihood (REML). *J Zhejiang Univ. Sci. B*, 8 (11):815-821.
- Miglior, F., Szkotnicki, B., Burnside, E.B. 1992. Analysis of levels of inbreeding and inbreeding depression in Jersey cattle. *J. Dairy Sci.* 75: 1112-1118.
- Mínguez C. 2011. Comparación de cuatro líneas maternas de conejo en caracteres de crecimiento. *Tesis de Maestría Universidad Politécnica de Valencia, España*. 56 pág.
- Mínguez C., Sánchez J.P., Ragab M., El Nagar A.G., Baselga M. 2012. Growth traits in four maternal rabbit lines *En Proc. 10 th World Rabbit Congr., Sharm El- Sheikh, Egypt*, 93- 96.
- Misztal I., Fernando R. L., Grossman M., Lawlor T. J., Lukaszewicz M. 1996. Nonadditive (nicking) effects in genetic evaluation. *Annual Report*. [www.ads.uga.edu/annrpt/1996/96\\_121.htm](http://www.ads.uga.edu/annrpt/1996/96_121.htm)
- Misztal I. 1997. Estimation of variance components with large scale dominance models. *J. Dairy Sci.* 80(5): 965-974.
- Misztal I., Lawlor T. J., Fernando R. L. 1997. Dominance models with method R for stature of Holsteins. *J. Dairy Sci.*, 80(5): 975-978.
- Misztal I., Besbes B. 2000. Estimates of parental-dominance and full-sib permanent environment variances in laying hens. *Anim. Sci.* 71:421-426.
- Misztal, I., S. Tsuruta, T. Strabel, B. Auvray, Tom Druet, and D. H. Lee. 2002. BLUPF90 and related programs (BGF90). In: *Proceedings of the 7th world congress on genetics applied to livestock production*, vol. 28, pp. 21-22. Montpellier, Communication No. 28–27, 2002.
- Moules, L. 2005. Explotación criadero de Conejos. *Tesis de Maestría en Finanzas. Universidad del CEMA. Buenos Aires, Argentina*. 157 pp
- Mora F. X., Grifa J. 2009. ¿Qué se habló de genética en 9th World Rabbit Congress ?. *Cunicultura Agosto* 21-23.
- Moura, A. S. A. M. T, Kaps, M., Vogt, D. W., Lamberson, W. R. 1997. Two-way selection for daily gain and feed conversion in a composite rabbit population. *J. Anim. Sci.*, 75(9), 2344-2349.
- Moura A. S. A. M. T., Polastre R., Wechsler F. S. 2000. Dam and litter inbreeding and environmental effects on litter performance in Botucatu rabbits. *World Rabbit Sci.* 8:151-157.

- Moura A. S. A. M. T., Costa A. R. C., Polastre R. 2001. Variance components and response to selection for reproductive litter and growth traits through a multipurpose index. *World Rabbit Sci.* 9:77-86.
- Murcia J. L. 2014 Tendencias en el consumo mundial de carnes. *Distribución y consumo 2*: 32-37.
- Nagy I, Radnai I, Nagyné-Kiszlinger H, Farkas J and Szendrő Zs. 2011. Genetic parameters and genetic trends of reproduction traits in synthetic Pannon rabbits using repeatability and multi-trait animal models. *Archiv für Tierzucht* 54: 297–307.
- Nagy I., Gyovai P., Farkas J., Radnai I., Éles V., Szendrő Zs. 2012. Effects of selection and inbreeding on growth and carcass trait of Pannon terminal line rabbits. *En Proc. 10 th World Rabbit Congr., Sharm El- Sheikh, Egypt*, 93- 96.
- Nagy I., Gyovai P., Radnai I., Nagyné-Kiszlinger H., Farkas J., Szendrő Zs. 2013a. Genetic parameters, genetic trends and inbreeding depression of growth and carcass traits in Pannon terminal line rabbits. *Archiv. Tierzucht.*, 56:191-199.
- Nagy I., Gorjanc G., Curik I., Farkas J., Kiszlinger H., Szendrő Zs. 2013b. The contribution of dominance and inbreeding depression in estimating variance components for litter size in Pannon White rabbits. *J. Anim. Breed. Genet.* 130: 303–311.
- Nagy I., Farkas J., Curik I., Gorjanc G., Gyovai P., Szendrő Zs. 2014. Estimation of additive and dominance variance for litter size components in rabbits. *Czech J. Anim. Sci.* 59 (4): 182–189.
- Oliva E. 2014. Área Cunicultura. *En Boletín Trimestral Nro 4. Ministerio de Agricultura Ganadería y Pesca. Presidencia de la Nación. Argentina. Mes de diciembre.*
- Pante M. J. R., Gjerde B., McMillan I., Misztal I. 2002. Estimation of additive and dominance genetic variances for body weight at harvest in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture*, 204(3/4), 383-392.
- Piles, M., Gomez, E. A., Rafel, O., Ramon, J., Blasco, A. 2004. Elliptical selection experiment for the estimation of genetic parameters of the growth rate and feed conversion ratio in rabbits. *J. Anim. Sci.*, 82(3), 654-660.
- Piles M., Sánchez J. P., Orengo J., Rafel O. Ramon J., Baselga M. 2006. Crossbreeding parameter estimation for functional longevity in rabbits using survival analysis methodology. *J. Anim. Sci.* 84: 58–62.
- Pryce J., Mekonnen H. M., Goddard M.E., Hayes B. J. 2014. Identification of genomic regions associated with inbreeding depression in Holstein and Jersey dairy cattle. *Genet. Sel. Evol.* 46: 71.
- Plummer M., Best N., Cowles K. and Vines K. 2006. CODA: Convergence Diagnosis and Output Analysis for MCMC, *R News*, vol 6, 7-11.
- Ragab M. 2009. Productive characteristics of four maternal lines of rabbits. *Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Valencia, España*
- Ragab M., Baselga M. 2010 Inbreeding effect on reproductive traits in four maternal lines of rabbits. *En Proc. 9th World Congr. on Genetics Applied to Livestock Production. Leipzig, Germany. CD Com. No. 0083.*
- Ragab M., Baselga M. 2011. A comparison of reproductive traits of four maternal lines of rabbits selected for litter size at weaning and founded on different criteria. *Livest. Sci.* 136: 201–206.

- Ragab M., Sánchez J.P., Baselga M. 2015. Effective population size and inbreeding depression on litter size in rabbits. A case study. *J. Anim. Breed. Genet.* 132:68–73.
- Ramon J., Rafel O., Piles M. 2004. Resultados de gestión en España. GTE 2002: Algo Falla. *Lagomorfa* 27.133: 24-28.
- Rastogi R. K., Lukefahr S. D., Lauckner F. B. 2000. Maternal heritability and repeatability for litter traits in rabbits in a humid tropical environment. *Livest. Prod. Sci.* 67:123-128.
- Rico M. 1999. Los modelos mixtos en la mejora genética animal. *Ediciones Peninsular, Madrid, España.*
- Rochambeau H. D. Bolet, G., Tudela F. 1994. Long term selection. Comparison of two rabbit strains. *En 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Guelph, Canada, Vol. 11: 257-260.*
- Rochambeau H. de. 1988. Genetic of rabbit for wool and meat production. *En Proc. 4th World Rabbit Congr., Budapest, Hungary. 1-68.*
- Rochambeau H. de. 1997. Genetic of the rabbit for meat production: what is new since the World Rabbit Congress held in Budapest in 1988: a review. *World Rabbit Sci.* 5:77-82.
- Rochambeau H. de., Duzert R., Tudela F. 1998. Long-term selection Experiment in rabbit. Estimation of genetic progress on litter size at weaning. *En Proc. 6th World Congr. On Genetics Applied to Livestock Production, Armidale, Australia. 26:112-115.*
- Rodríguez – Almeida A., Van Vleck L.D., Willham R.L., Northcutt S.L. 1995. Estimation of non-additive genetic variance in three synthetic lines of beef cattle using an animal model. *J. Anim. Sci.* 73 :1002-1011.
- Rodríguez J., Toro M. A., Rodríguez M. C., Silió L. 1998. Effect of founder allele survival and inbreeding depression on litter size in a closed line of Large White pigs. *Anim. Sci.* 67: 573-582.
- Rosell, J. M. 2003. Health status of commercial rabbits in the Iberian península. A practitioner's study. *World Rabbit Sci.*, 11:157-169.
- Rollins, W. C., Casady, R. B., Sittmann, K., Sittmann, D. B. 1963. Genetic variance component analysis of litter size and weaning weight of New Zealand White rabbits. *J. Anim. Sci.* 22(3), 654-657.
- Sánchez J.P., Baselga M., Korsgaard L.R. 2005. Estudio de los efectos de dominancia en la determinación de la longevidad del conejo de carne. *En XI Jornadas sobre Producción Animal de la Asociación Interprofesional para el Desarrollo Agrario. (AIDA). Zaragoza, Spain. (<http://acteon.webs.upv.es/CONGRESOS/AIDA%202005/Dominb.pdf>)*
- Sánchez J. P., Baselga M., Ducrocq V. 2006. Genetic and environmental correlations between longevity and litter size in rabbits. *J. Anim. Breed. Genet.* 123:180-185.
- Sánchez J.P., Theilgaard P., Mínguez C., Baselga M. 2008. Constitution and evaluation of a long-lived productive rabbit line. *J. Anim. Sci.*, 86:515-525
- Santacreu M. A. 2002. Estado y demandas actuales de los programas de mejora del conejo de carne. *I.T.E.A. A:89-97.*
- Santacreu M. A., Moce´ M. L., Climent A., Blasco A.. 2005. Divergent selection for uterine capacity in rabbits. II. Correlated response in litter size and its components estimated with a cryopreserved control population. *J. Anim. Sci.* 2005. 83:2303–2307.

- Savietto D., Cervera C., Blas E., Baselga M., Larsen T., Friggens N.C., Pascual J.J. 2013. Environmental sensitivity differs between rabbit lines selected for reproductive intensity and longevity. *Animal* 7:1969–1977
- Schaeffer L. R. 2009 .Contemporary groups are always random. [www.aps.uoguelph.ca/~lrs/LRSsite/ranfix.pdf](http://www.aps.uoguelph.ca/~lrs/LRSsite/ranfix.pdf)
- Sewalem A., Johansson K., Wilhelmson M., Lillpers K. 1999. Inbreeding and inbreeding depression on reproduction and production traits of White Leghorn lines selected for egg production traits. *British poultry science* 40(2):203-8.
- Shaw R. G., Byers D. L., Shaw F. H., 1998. Genetic components of variation in *Nemophila menziesii* undergoing inbreeding: morphology and flowering time. *Genetics* 150:1649-1661.
- Shaw F. H., Woolliams, J.A. 1999. Variance component analysis of skin and weight data for sheep subjected to rapid inbreeding. *Genet. Sel. Evol.* 31: 43-59.
- Smith S.P., Mäki –Tanila A. 1990. Genotypic covariance matrices and their inverses for models allowing dominance and inbreeding. *Genet. Sel. Evol.* 22: 65-91.
- Sorensen D. A., Kennedy B. W. 1984. Estimation of genetic variances from unselected and selected populations. *J. Anim. Sci.* 59(5):1213-1223.
- Sorensen P., Kjaer J. B., Brenoe U. T., Su, G. 2001. Estimates of genetic parameters in Danish White rabbits using an animal model: II. Litter traits. *World Rabbit Science*, Vol. 9 (1):33-38.
- Sorhue G. U., Akporhwarho P. O., Udeh I., Mmereole F. U. C., 2013. Estimates of genetic parameters of litter size traits at birth and weaning in domestic rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) raised in Anwai community, South Nigeria. *Rabbit Gen.* 3(1): 7-14.
- Spiegelhalter D. J., Best N. G., Carlin B. P., Van Der Linde A. 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)*, 64(4): 583-639.
- Tempelman R.J. 1988. Generalized linear mixed models in Dairy Cattle Breeding. *J. Dairy Sci.* 81:1428-1444.
- Tempelman R.J., Burnside E.B. 1990a. Additive and non-additive genetic variation for conformation traits in Canadian Holsteins. *J. Dairy Sci.* 73:2214-2220.
- Tempelman R.J., Burnside E.B. 1990b. Additive and non-additive genetic variation for production traits in Canadian Holsteins. *J. Dairy Sci.* 73:2206-2213.
- Theilgaard P, Baselga M, Blas E, Friggens N C, Cervera C y Pascual J J .2009. Differences in productive robustness in rabbits selected for reproductive longevity or litter size. *In Animal* 1- 10
- Toit J du, van Wyk J.B., Maiwashe A. 2012. Assessment of inbreeding depression for functional herd life in the South African Jersey breed based on level and rate of inbreeding. *South African Journal of Animal Science* 42: No. 1.
- Ugarte E., Alenda, R., Carabano, M. J. 1992. Fixed or random contemporary groups in genetic evaluations. *J. Dairy Sci.* 75(1): 269-278.

- Uimari P., Kennedy B. W. 1990. Mixed model methodology to estimate additive and dominance genetic values under complete dominance and inbreeding. *En: Proc. 4th World Cong. Appl. Livest. Prod.*, 13: 297-300.
- Uimari P., Mäki-Tanila A. 1992. Accuracy of genetic evaluations in dominance genetic models allowing for inbreeding. *J. Anim. Breed. Genet.* 109: 401-407.
- USDA 1985. *En Handbook Nro. 8 Circular Nro. 549. Leclercq FAO. Roma Italia.*
- Van der Werf J.H.J, de Boer I. J. M. 1990. Estimation of additive genetic variance when base populations are selected. *J. Anim. Sci.* 68: 3124–3132.
- Van Wyk J.B., Fair M.D., Cloete S.W.P. 2009. Case study: The effect of inbreeding on the production and reproduction traits in the Elsenburg Dormer sheep stud. *Livest. Sci.* 120: 218-224
- VanRaden P.M., Lawlor T. J., Short T. H. y Hoeschele I. 1992. Use of reproductive technology to estimate variances and predict effect of gene interactions. *J. Dairy Sci.* 75: 2892-2901.
- Viera D., de Obschatko, E.S. 2003. Carne de conejo (Doc.A-10); *En Estudio 1.EG.33.7, Componente A; Préstamo BID 925/OC-AR. Pre II. IICA. Ministerio de Economía de la Nación, Argentina.*
- Visscher P. M., Goddard, M. E. 1993. *Fixed and random contemporary groups. J. Dairy Sci.* 76(5): 1444-1454.
- Vitezica, Z. G. 1999. Especificación de la distribución de los efectos de grupos de contemporáneos en poblaciones bajo selección. *Tesis de Magister Scientiae. Área Biometría y Mejoramiento. Universidad de Buenos Aires, Argentina.*
- Wade, K. M., Quaas, R. L. 1993. Solutions to a system of equations involving a first-order autoregressive process. *J. Dairy Sci.* 76(10): 3026-3032.
- Wei M., Van der Werf, J. H. 1993. Animal model estimation of additive and dominance variances in egg production traits of poultry. *J. Anim. Sci.* 71(1): 57-65.
- Wolak M. E., Keller L.F. 2014. Dominance genetic variance and inbreeding in natural populations. Capítulo 7 en *Quantitative Genetics in the Wild*, Charmantier, A., Garant, D., & Kruuk, L. E. (Eds). OUP Oxford.
- Wright, S. 1921. Systems of mating II. The effects of inbreeding on genetic composition of a population. *Genetics* 6: 124-143.
- Ziadi C., Mocé M. L., Laborda P., Blasco A., Santacreu M. A. 2013. Genetic selection for ovulation rate and litter size in rabbits: Estimation of genetic parameters and direct and correlated responses. *J. Anim. Sci.* 2013.91:3113–3120

## VIII. APÉNDICE

### VIII.1. Cálculo de las relaciones aditivas y de dominancia en una población con consanguinidad.

De Boer y Hoeschele (1993) muestran la descomposición del valor genético total de un individuo en depresión consanguínea ( $b$ ), valor aditivo ( $a$ ) y desviación dominante ( $d$ ), de acuerdo con el modelo:

$$y = \dots + fb + Za + Zd + \dots + e \quad [1]$$

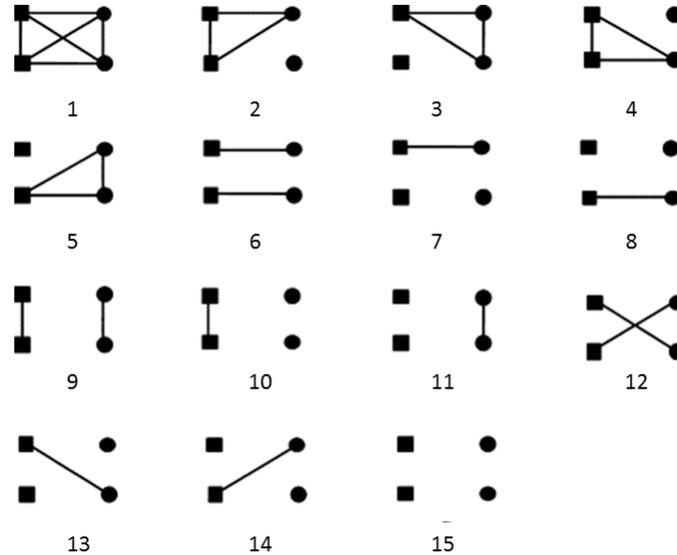
, en el que  $f$  es un vector de consanguinidades,  $Z$  es una matriz de incidencia asociada a los valores genéticos aditivos ( $a$ ) y a las desviaciones dominantes ( $d$ ) y  $e$  representa el error aleatorio del modelo. A su vez, la desviación dominante se descompone en una desviación relativa a una población con estructura de consanguinidad total y otra desviación relativa a una población en equilibrio aleatorio. Partiendo de un marco conceptual en el cual interesa una línea en particular (Chevalet, 1971), la matriz de varianzas - covarianzas de los efectos aleatorios  $a$  y  $d$  es:

$$Var \begin{pmatrix} a \\ d \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} A\sigma_{AR}^2 & C\sigma_{ADI} \\ C'\sigma_{ADI} & D_R\sigma_{DR}^2 + D_I\sigma_{DI}^2 \end{pmatrix} \quad [2]$$

, donde  $A$  es la matriz de relaciones aditivas de Wright,  $C$  es la matriz de relaciones entre efectos aditivos y dominantes,  $D_R$  es la matriz de relaciones debida a la varianza dominante en la población base,  $D_I$  es la matriz de relaciones debida a la varianza dominante en la población completamente consanguínea,  $\sigma_{AR}^2$  es la varianza aditiva,  $\sigma_{DR}^2$  la varianza dominante en estructura aleatoria,  $\sigma_{DI}^2$  la varianza dominante en estructura de consanguinidad total y  $\sigma_{ADI}$  la covarianza entre la varianza del valor aditivo y el dominante en estructura de consanguinidad total.

Los elementos de las matrices  $A$ ,  $D_R$ ,  $D_I$  y  $C$  se definen según las probabilidades de los 15 modos de identidad entre los genes de origen paterno y materno de dos individuos (Jacquard, 1974), que se indican en la Gráfica VII.1.1, tal como se mencionó en el capítulo de la Introducción.

**Gráfica VIII.1.1:** Modos de identidad entre dos individuos, V (fila superior) y W (fila inferior). Los cuadrados denotan al gen de origen materno y los círculos a los de origen paterno.



Los valores de  $D_R$  corresponden a la probabilidad de que dos individuos tengan genotipos idénticos por tener genes idénticos por descendencia (IBD) entre individuos pero no dentro de individuos, representada por los modos 9 y 12. Los valores de  $D_I$  corresponden a la probabilidad de que dos individuos tengan genotipos idénticos por tener a la vez genes IBD entre ellos y dentro de ellos (modo de identidad 1). La matriz  $C$  contiene relaciones que corresponden a las probabilidades de que un par de individuos tenga un alelo en común entre y dentro de individuos (estados 1, 2, 3, 4 y 5). A nuestros efectos los 15 coeficientes de identidad anteriores pueden agruparse en 9 coeficientes de identidad condensada, de acuerdo con las siguientes relaciones.

$$\Delta_1 = \delta_1$$

$$\Delta_2 = \delta_6$$

$$\Delta_3 = \delta_2 + \delta_3$$

$$\Delta_4 = \delta_7$$

$$\Delta_5 = \delta_4 + \delta_5$$

$$\Delta_6 = \delta_8$$

$$\Delta_7 = \delta_9 + \delta_{12}$$

$$\Delta_8 = \delta_{10} + \delta_{11} + \delta_{13} + \delta_{14}$$

$$\Delta_9 = \delta_{15}$$

Usando estas equivalencias, los términos de las anteriores matrices entre dos individuos  $V$  y  $W$  se calculan como:

$$\begin{aligned}
 a_{VV} &= 1 + \Delta_1 + \Delta_2 + \Delta_3 + \Delta_4 \\
 a_{VW} &= 2\Delta_1 + \Delta_3 + \Delta_5 + \Delta_7 + \frac{1}{2}\Delta_8 \\
 d_{RVV} &= 1 - (\Delta_1 + \Delta_2 + \Delta_3 + \Delta_4) \\
 d_{RVW} &= \Delta_7 \\
 d_{IVV} &= \Delta_1 + \Delta_2 + \Delta_3 + \Delta_4 \\
 d_{IVW} &= \Delta_1 \\
 c_{VV} &= 2x(\Delta_1 + \Delta_2 + \Delta_3 + \Delta_4) \\
 c_{VW} &= \Delta_1 + \frac{1}{2}\Delta_5 \\
 c_{WV} &= \Delta_1 + \frac{1}{2}\Delta_3
 \end{aligned}$$

Para el cálculo de estas probabilidades, en este trabajo se utilizaron dos métodos alternativos:

1- El goteo de genes (“gene dropping”; MacCluer et al., 1986) asigna diferentes números a los  $2N$  alelos fundadores en la genealogía (siendo  $N$  el número de individuos de la generación base), simula segregación en una genealogía, y calcula las probabilidades de estados de identidad ( $\delta_n$  para los individuos  $W$  y  $V$ ) por Montecarlo, como el cociente entre el número de veces que se observó el estado  $n$  dividido por el número total de simulaciones. Este método necesita muy poca memoria pero una gran cantidad de iteraciones ( $\sim 100.000$ ) para ser preciso, lo que lo hace impráctico. Este método se utilizó para los modelos que solo consideraron los efectos  $d$  en estructura aleatoria, pero no en estructura de consanguinidad total (modelos simplificados).

2- El método de Karigl (1981) estima las probabilidades de los estados de identidad condensadas por recursión, es decir, por un método tabular implícito. Este método consume una gran memoria ya que para calcular los  $9n^2$  coeficientes de identidad de  $n$  individuos requiere  $\sim n^4$  coeficientes. Por ejemplo, en el presente trabajo, se precisó de 100 Gb de memoria para el cálculo de los coeficientes de identidad de la línea A, con un tiempo de cálculo cercano a 1 día. Sin embargo el método es exacto, a diferencia del anterior. Este método se utilizó para el análisis con el modelo completo.

## VIII.2. Estimación de parámetros genéticos: modelo equivalente

En el modelo [1] presentado en VII.1, la matriz de varianzas-covarianzas de los efectos [2], no tiene la estructura adecuada para utilizar paquetes estándar que utilicen métodos REML o bayesianos (muestreo de Gibbs), para estimar las componentes de varianza. La estructura adecuada es la que permite ser expresada como un producto de Kronecker,

$$Var(\boldsymbol{\theta}) = \mathbf{G}_0 \otimes \mathbf{K} \quad [3]$$

,cuya inversa es

$$Var(\boldsymbol{\theta})^{-1} = \mathbf{G}_0^{-1} \otimes \mathbf{K}^{-1}$$

, en las que  $\mathbf{G}_0$  es una matriz de componentes de varianza-covarianza y  $\mathbf{K}$  es una matriz de relaciones.

En lo que sigue vamos a transformar [1] en otro modelo equivalente cuya matriz de varianzas-covarianzas tenga la forma de la ecuación [3]. En primer lugar se propone una descomposición de la desviación dominante  $d$  en dos términos,  $d_I$  (desviación relativa a una estructura poblacional en consanguinidad total) y  $d_R$  (desviación relativa a una estructura poblacional en equilibrio aleatorio).

De acuerdo a esta descomposición, el modelo lineal [1] para un carácter se puede escribir así:

$$\mathbf{y} = \dots + \mathbf{f}b + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{Z}\mathbf{d}_I + \mathbf{Z}\mathbf{d}_R + \dots + \mathbf{e}$$

, con matriz de varianzas y covarianzas:

$$Var \begin{pmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{d}_I \\ \mathbf{d}_R \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{A}\sigma_{AR}^2 & \mathbf{C}\sigma_{ADI} & \mathbf{0} \\ \mathbf{C}'\sigma_{ADI} & \mathbf{D}_I\sigma_{DI}^2 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{D}_R\sigma_{DR}^2 \end{pmatrix}$$

Sin embargo, la parte de esta matriz que no es bloque diagonal,  $\begin{pmatrix} \mathbf{A}\sigma_{AR}^2 & \mathbf{C}\sigma_{ADI} \\ \mathbf{C}'\sigma_{ADI} & \mathbf{D}_I\sigma_{DI}^2 \end{pmatrix}$  no tiene la forma que permite la factorización indicada en [3].

Un modelo equivalente funciona definiendo niveles adicionales ( $\mathbf{a}^+$  y  $\mathbf{d}_I^+$ ) de los efectos aleatorios  $\mathbf{a}$  y  $\mathbf{d}_I$ , de manera que [1], puede escribirse como,

$$\mathbf{y} = \dots + \mathbf{f}b + (\mathbf{Z} \ \mathbf{0}) \begin{pmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{a}^+ \end{pmatrix} + (\mathbf{0} \ \mathbf{Z}) \begin{pmatrix} \mathbf{d}_I^+ \\ \mathbf{d}_I \end{pmatrix} + \mathbf{Z}\mathbf{d}_R + \dots + \mathbf{e} \quad [4]$$

, para el que la parte de su matriz de varianzas-covarianzas que no es bloque diagonal sería:

$$Var \begin{pmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{a}^+ \\ \mathbf{d}_I^+ \\ \mathbf{d}_I \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{A}\sigma_{AR}^2 & \mathbf{C}\sigma_{AR}^2 & \mathbf{A}\sigma_{ADI} & \mathbf{C}\sigma_{ADI} \\ \mathbf{C}'\sigma_{AR}^2 & \mathbf{D}_I\sigma_{AR}^2 & \mathbf{C}'\sigma_{ADI} & \mathbf{D}_I\sigma_{ADI} \\ \mathbf{A}\sigma_{ADI} & \mathbf{C}\sigma_{ADI} & \mathbf{A}\sigma_{DI}^2 & \mathbf{C}\sigma_{DI}^2 \\ \mathbf{C}'\sigma_{ADI} & \mathbf{D}_I\sigma_{ADI} & \mathbf{C}'\sigma_{DI}^2 & \mathbf{D}_I\sigma_{DI}^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sigma_{AR}^2 & \sigma_{ADI} \\ \sigma_{ADI} & \sigma_{DI}^2 \end{pmatrix} \otimes \begin{pmatrix} \mathbf{A} & \mathbf{C} \\ \mathbf{C}' & \mathbf{D}_I \end{pmatrix} \quad [5]$$

Se puede comprobar que  $E(\mathbf{y})$  y  $Var(\mathbf{y})$  son idénticos usando [1] y [2] o [4] y [5], ampliada con el bloque diagonal,  $Var(\mathbf{d}_r) = \mathbf{D}_R \sigma_{DR}^2$ , lo que probaría que [1] y [4] son modelos equivalentes.

La validez de [5] depende de que  $\begin{pmatrix} \sigma_{AR}^2 & \sigma_{ADI} \\ \sigma_{ADI} & \sigma_{DI}^2 \end{pmatrix}$  sea definida positiva definida, y por tanto invertible. Para un locus, se puede demostrar que no lo es, pero para varios locus lo puede ser y lo más probable es que lo sea. Sin embargo, el problema que queda es la inversión de  $\begin{pmatrix} \mathbf{A} & \mathbf{C} \\ \mathbf{C}' & \mathbf{D}_I \end{pmatrix}$ , que no es posible, pues  $\mathbf{D}_I$  es singular cuando hay individuos no consanguíneos, y la inversión de  $\mathbf{D}_R$  que puede no ser invertible o estar mal condicionada para el cálculo de su inversa. Para resolver este problema se procedió al uso de inversas de la forma:

$$\begin{pmatrix} \mathbf{A}^* & \mathbf{C}^* \\ \mathbf{C}' & \mathbf{D}_I^* \end{pmatrix}^{-1} \approx \left[ (1 - \alpha_1) \begin{pmatrix} \mathbf{A} & \mathbf{C} \\ \mathbf{C}' & \mathbf{D}_I \end{pmatrix} + \alpha_1 \begin{pmatrix} \mathbf{I} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{I} \end{pmatrix} \right]^{-1} \quad [6]$$

$$\mathbf{D}_R^{*-1} \approx [(1 - \alpha_2)\mathbf{D}_R + \alpha_2\mathbf{I}]^{-1} \quad [7]$$

, donde  $\alpha_1$  y  $\alpha_2$  son valores pequeños ( $\alpha_1 = 0.10$  y  $\alpha_2 = 0.05$  por ejemplo). Al proceder así se está trabajando con un nuevo modelo equivalente, que en nuestro caso, en el que hay medidas repetidas, origina una confusión de algunas componentes de varianza con la componente del efecto permanente. En este análisis, los programas estiman unas componentes análogas a las de nuestro interés, que diferenciaremos con un \*. Estas son  $\sigma_{AR}^{2*}$ ,  $\sigma_{DR}^{2*}$ ,  $\sigma_{DI}^{2*}$ ,  $\sigma_{ADI}^*$ ,  $\sigma_p^{2*}$  y  $\sigma_e^{2*}$ , cuyas correspondencias, con las componentes de nuestro interés, correspondencias que demostraremos al final de este apéndice son:

$$\sigma_{AR}^2 = (1 - \alpha_1)\sigma_{AR}^{2*}$$

$$\sigma_{DI}^2 = (1 - \alpha_1)\sigma_{DI}^{2*}$$

$$\sigma_{ADI} = (1 - \alpha_1)\sigma_{ADI}^*$$

$$\sigma_p^2 = \alpha_1(\sigma_{AR}^{2*} + \sigma_{DI}^{2*}) + \alpha_2\sigma_{DR}^{2*} + \sigma_p^{2*}$$

$$\sigma_{DR}^2 = (1 - \alpha_2)\sigma_{DR}^{2*}$$

$$\sigma_{ae}^2 = \sigma_{ae}^{2*}$$

$$\sigma_e^2 = \sigma_e^{2*}$$

Seguidamente se demuestran las correspondencias anteriores:

Consideremos el modelo [1], con la desviación dominante  $d$ , descompuesta en  $d_I$  y  $d_R$ , especificando sus componentes aleatorias adicionales, año-estación ( $ae$ ) y efecto permanente de la hembra ( $p$ ),

$$\mathbf{y} = \dots + \mathbf{Za} + \mathbf{Zd}_I + \mathbf{Zd}_R + \mathbf{Zp} + \mathbf{Z}_{ae} \mathbf{ae} + \mathbf{e}$$

$\mathbf{Z}$  tiene tantas columnas como animales en el pedigree ( $n$ ) y tantas filas como datos ( $m$ ),  $\mathbf{Z}_{ae}$  tiene tantas filas como datos y tantas columnas como niveles del efecto año-estación. La varianza de  $\mathbf{y}$  en el modelo anterior es,

$$V = [Z, Z] \begin{pmatrix} A\sigma_{AR}^2 & C\sigma_{ADI} \\ C'\sigma_{ADI} & D_I\sigma_{DI}^2 \end{pmatrix} [Z, Z]' + ZD_{DR}\sigma_{DR}^2 Z' + Z_{ae}\sigma_{ae}^2 Z'_{ae} + Z\sigma_p^2 Z' + I_m\sigma_e^2 \quad [8]$$

, que en el modelo equivalente [4], teniendo en cuenta [5], se escribiría,

$$V = [Z, 0, 0, Z] \left[ \begin{pmatrix} \sigma_{AR}^2 & \sigma_{ADI} \\ \sigma_{ADI} & \sigma_{DI}^2 \end{pmatrix} \otimes \begin{pmatrix} A & C \\ C' & D_I \end{pmatrix} \right] [Z, 0, 0, Z]' + ZD_r\sigma_{dr}^2 Z' + Z_{ae}I_{ae}\sigma_{ae}^2 Z'_{ae} + ZI_n\sigma_p^2 Z' + I_m\sigma_e^2$$

, y con las matrices modificadas en [6] y [7],

$$V = [Z, 0, 0, Z] \left[ \begin{pmatrix} \sigma_{AR}^{2*} & \sigma_{ADI}^* \\ \sigma_{ADI}^* & \sigma_{DI}^{2*} \end{pmatrix} \otimes \left( (1 - \alpha_1) \begin{pmatrix} A & C \\ C' & D_I \end{pmatrix} + \alpha_1 \begin{pmatrix} I_n & 0 \\ 0 & I_n \end{pmatrix} \right) \right] [Z, 0, 0, Z]' + Z((1 - \alpha_2)D_R + \alpha_2 I)\sigma_{DR}^{2*} Z' + Z_{ae}I_{ae}\sigma_{ae}^{2*} Z'_{ae} + ZI_n\sigma_p^2 Z' + I_m\sigma_e^{2*}$$

, y operando,

$$V = [Z, Z] \begin{pmatrix} A(1 - \alpha_1)\sigma_{AR}^{2*} & C(1 - \alpha_1)\sigma_{ADI}^* \\ C'(1 - \alpha_1)\sigma_{ADI}^* & D_I(1 - \alpha_1)\sigma_{DI}^{2*} \end{pmatrix} [Z, Z]' + ZD_{DR}(1 - \alpha_2)\sigma_{DR}^{2*} Z' + Z_{ae}\sigma_{ae}^{2*} Z'_{ae} + Z(\alpha_1(\sigma_{AR}^{2*} + \sigma_{DI}^{2*}) + \alpha_2\sigma_{DR}^{2*} + \sigma_p^{2*}) Z' + I_m\sigma_e^{2*} \quad [9]$$

Comparando [8] con [9] se demuestran las correspondencias indicadas.

### VIII.3. Estimación de varianzas genéticas poblacionales

La fórmula para la varianza del valor genético total (de Boer y Hoeschele, 1993):

$$Var(G) = Var(a + d_R + d_I) = (1 + F)\sigma_{AR}^2 + F\sigma_{DI}^2 + (1 - F)\sigma_{DR}^2 + 2F\sigma_{ADI}$$

se refiere a la varianza en muestreos conceptuales repetidos del valor genético de un individuo de la población con una consanguinidad  $F$ , dada una cierta genealogía de la población que permanece constante durante las repeticiones. A esta varianza la llamaremos varianza total.

Sin embargo, al objeto de conocer la variación genética existente entre los individuos que una población, vamos a definir la varianza “poblacional” como la varianza del valor genético de un individuo muestreado al azar entre los pertenecientes a la población y la identificaremos con el subíndice “ $p$ ” de población. La falta de subíndice indica varianza total. La varianza poblacional del valor genético total se expresa entonces como  $Var_p(G) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n G_i^2 - \left(\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n G_i\right)^2$ .

Por ejemplo, cuando una población grande se divide en líneas, la varianza dentro de líneas se reduce mientras que la varianza total considerando el conjunto de las líneas es constante (Falconer, 1996). En el caso concreto de las líneas analizadas, el aumento de la relación de parentesco entre los individuos de las generaciones sucesivas obliga a una reducción de la varianza genética efectiva y disponible para la selección. Por tanto, es de interés el estimar los componentes de la varianza genética poblacional en las últimas generaciones de las líneas estudiadas a los efectos de disponer de estimaciones actuales de los parámetros genéticos, por ejemplo para calcular progreso genético.

Sorensen y col. (2001) sugieren simplemente estimar la varianza genética dentro de cada generación  $i$  en un procedimiento bayesiano por muestreo de Gibbs, como  $\tilde{\sigma}_{u(i)}^2 = \frac{1}{n_i} \sum \left( \tilde{u}_{ij} - \frac{1}{n_i} \sum \tilde{u}_{ij} \right)^2$  donde  $\tilde{u}_{ij}$  es el valor de cría muestreado para el individuo  $j$  en la generación  $i$ . Esto requiere de un trabajo de programación laborioso en el muestreo de Gibbs que no se abordó en el presente estudio.

Legarra (2015) propuso un procedimiento similar pero que considera solamente la información de las relaciones entre individuos y un estimador puntual de la varianza genética. El argumento es como sigue. Para un solo efecto aleatorio, digamos  $\mathbf{h}$ , con matriz de varianzas y covarianzas  $Var(\mathbf{h}) = \mathbf{K}$ , tenemos que la varianza poblacional de  $\mathbf{h}$  es  $Var_p(h) = E(h^2) - E(h)^2$ , en forma matricial es una forma cuadrática  $S_{h_p}^2 = \mathbf{h}'\mathbf{Q}\mathbf{h}$ , donde  $\mathbf{Q} = \left(\mathbf{I} - \frac{\mathbf{J}}{n}\right)\left(\frac{1}{n}\right)$  (Searle, 1982). Tomando esperanzas:

$$E\left(S_{h_p}^2\right) = tr(\mathbf{Q}\mathbf{K}) = \left(\frac{1}{n}\right) tr\left(\left(\mathbf{I} - \frac{\mathbf{J}}{n}\right)\mathbf{K}\right) = \left(\frac{1}{n}\right) tr(\mathbf{K}) - \left(\frac{1}{n}\right) tr\left(\frac{\mathbf{J}}{n}\mathbf{K}\right)$$

, donde  $\left(\frac{1}{n}\right) tr(\mathbf{K}) = \overline{diag(\mathbf{K})}$  y  $\mathbf{J}$  es una matriz de unos.

Por otra parte  $tr\left(\frac{1}{n}\mathbf{K}\right) = \frac{1}{n}tr(\mathbf{JK})$ , donde  $tr(\mathbf{JK})$  es igual a la suma de elementos de  $\mathbf{K}$ . Así que  $\left(\frac{1}{n}\right)tr\left(\frac{1}{n}\mathbf{K}\right) = \frac{1}{n^2}sum(\mathbf{K}) = \bar{\mathbf{K}}$  y,

$$E\left(S_{h_p}^2\right) = \overline{diag(\mathbf{K})} - \bar{\mathbf{K}}.$$

En este trabajo se llamará al estimador así obtenido de la varianza poblacional  $V_p$ , es decir en el caso del efecto aleatorio  $h$ ,  $V_{h_p} = E\left(S_{h_p}^2\right)$ . Una interpretación bayesiana de este estimador es como la media posterior de la varianza poblacional, condicionalmente a un valor dado de un componente de varianza. La operación de tomar esperanzas realiza una integración respecto a la distribución de  $h$ . En este sentido, es una aproximación al estimador propuesto por Sorensen y col. (2001).

Como ejemplo, con hermanos completos  $\overline{diag(\mathbf{K})} = \sigma_A^2$  y  $\bar{\mathbf{K}} = \left(0.5 + \frac{0.5}{n}\right)\sigma_A^2$ , lo que da para  $n$  "grande" el resultado esperado  $V_p = 0.5\sigma_A^2$ .

El estimador  $V_p$  se obtiene en la práctica de la siguiente manera. Se estima un componente de varianza (por ejemplo la varianza genética aditiva) ( $\hat{\sigma}_{AR}^2$ ). Supongamos una matriz de parentesco poblacional  $\mathbf{A}$ . La estimación de la varianza poblacional será  $\hat{V}_{AR_p} = (\overline{diag(\mathbf{A})} - \bar{\mathbf{A}})\hat{\sigma}_{AR}^2$ .

Sea  $\mathbf{g} = \mathbf{a} + \mathbf{d}$  un vector que contiene los valores genéticos totales G (aditivo + dominante) de los individuos, pero no la depresión atribuida a consanguinidad (que se supone constante de una réplica conceptual a otra). Sabemos que

$$Cov\begin{pmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{d} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{A}\sigma_{AR}^2 & \mathbf{C}\sigma_{ADI} \\ \mathbf{C}'\sigma_{ADI} & \mathbf{D}_I\sigma_{DI}^2 + \mathbf{D}_R\sigma_{DR}^2 \end{pmatrix}$$

, por tanto,

$$Var(\mathbf{g}) = \mathbf{A}\sigma_{AR}^2 + \mathbf{D}_I\sigma_{DI}^2 + \mathbf{D}_R\sigma_{DR}^2 + \mathbf{C}\sigma_{ADI} + \mathbf{C}'\sigma_{ADI}$$

, y tomando esperanzas como hemos indicado arriba, para el caso de  $\mathbf{K} = \mathbf{A}\sigma_A^2 + \mathbf{D}_I\sigma_{DI}^2 + \mathbf{D}_R\sigma_{DR}^2 + \mathbf{C}\sigma_{ADI} + \mathbf{C}'\sigma_{ADI}$ , y ya que los promedios de  $\mathbf{C}$  y  $\mathbf{C}'$  y de sus diagonales son idénticos, tenemos que la estima de la varianza genética total poblacional de un conjunto de animales es:

$$\hat{V}_{G_p} = (\overline{diag\mathbf{A}} - \bar{\mathbf{A}})\hat{\sigma}_{AR}^2 + (\overline{diag\mathbf{D}_R} - \bar{\mathbf{D}_R})\hat{\sigma}_{DR}^2 + (\overline{diag\mathbf{D}_I} - \bar{\mathbf{D}_I})\hat{\sigma}_{DI}^2 + 2(\overline{diag\mathbf{C}} - \bar{\mathbf{C}})\hat{\sigma}_{ADI}$$

Donde la primera parte es la varianza aditiva, la segunda la de dominancia en estructura aleatoria, la tercera la de dominancia en estructura de consanguinidad total y la cuarta es debida a la covarianza aditivo-dominante en estructura de consanguinidad total. Las cantidades  $(\overline{diag\mathbf{A}} - \bar{\mathbf{A}})$ , etc., se refieren a las matrices de relaciones dentro de la población considerada, no necesariamente al conjunto de animales en toda la genealogía.

De una manera análoga se puede estimar la covarianza de la población entre los efectos aditivos y dominantes,  $Cov_p(a, d)$ , como

$$\widehat{COV}_{AD_p} = (\overline{diag(\mathbf{C})} - \bar{\mathbf{C}}) \hat{\sigma}_{ADI}$$

, y la correlación

$$r_{AD_p} = \frac{Cov_p(a, d)}{\sqrt{Var_p(a)Var_p(d)}}$$

como,

$$\hat{r}_{AD_p} = \frac{(\overline{diag(\mathbf{C})} - \bar{\mathbf{C}}) \hat{\sigma}_{ADI}}{\sqrt{((\overline{diag\mathbf{A}} - \bar{\mathbf{A}}) \hat{\sigma}_{AR}^2) ((\overline{diag\mathbf{D}_R} - \bar{\mathbf{D}_R}) \hat{\sigma}_{DR}^2 + (\overline{diag\mathbf{D}_I} - \bar{\mathbf{D}_I}) \hat{\sigma}_{DI}^2)}}$$

#### VIII.4. Bibliografía del apéndice

- de Boer I. J. M., Hoeschele I. 1993. Genetic evaluation methods for populations with dominance and inbreeding. *Theor. Appl. Genet.* 86: 245-258.
- Chevalet C. 1971. Calcul a priori, intra – et inter-populations des variances et covariances génotypiques entre apparentés quelconques. *Ann Genet Sel Anim* 3:463-477.
- Falconer D. S., Mackay T. F. C. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. 4<sup>th</sup> ed. *Longman Scientific & Technical, Burnt Mill, Harlow, England.*
- Jacquard A. 1974. The genetic structure of populations. *Springer- Verlag Berlin. Heidelberg. New York, USA.*
- Karigl G. 1981. A recursive algorithm for the calculation of identity coefficients. *Ann. Hum. Genet.* 45:299-305.
- Legarra A. 2015. Comparing estimates of genetic variance across different relationship models. *Theoretical Population Biology* <http://dx.doi.org/10.1016/j.tpb.2015.08.005>.
- MacCluer J.W, Van de Berg J.L, Read B, Ryder O.A. 1986. Pedigree analysis by computer simulation. *Zoo Biol* 5, 147-160.
- Searle S.R. 1982. Matrix Algebra useful for Statistics. *John Willey & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.*
- Sorensen D., Fernando R., Gianola D. 2001. Inferring the trajectory of genetic variance in the course of artificial selection. *Genetical Research* 77(01): 83-94.