



UNIVERSIDAD
POLITECNICA
DE VALENCIA



MÁSTER INTERUNIVERSITARIO EN MEJORA GENÉTICA
ANIMAL Y BIOTECNOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN

**Estudio del determinismo genético de los
caracteres de comportamiento en
comedero de cerdos Duroc criados en
grupo con sistemas de control
individualizados de ingesta**

Tesis de Máster
Valencia, Julio 2016

William Andrés Herrera Cáceres

Directores:
Juan Pablo Sánchez Serrano
Mohamed Ragab Ghanem

Tutor:
Manuel Baselga Izquierdo



AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quisiera expresar mi más sincero agradecimiento a mi director de tesis **Juan Pablo Sánchez** por haber depositado su confianza en mí y permitirme realizar este trabajo en su grupo de investigación. Además, por su apoyo constante en todo momento, sus opiniones e interesantes conversaciones relacionadas con aspectos de este trabajo. A mi segundo director y buen amigo **Mohamed Ragab Ghanem**, por su dedicación, su acompañamiento constante y sus buenos consejos para abordar algunos temas relacionados con este proyecto. A ambos, por permitirme compartir esta gran experiencia de vida en el campo de la ciencia y la investigación. Ha sido un gran honor y un privilegio haber trabajado bajo su dirección.

A **María Velasco** mi fiel compañera de vida, a quien agradezco por todo su amor brindado, su apoyo incondicional, su confianza y su acompañamiento constante en los aspectos laborales y personales durante el periodo de elaboración de este trabajo. Ha sido muy importante para mí y me siento muy afortunado por formar parte de su vida.

A mi familia, por su apoyo en todo momento a lo largo de estos dos años de preparación. A pesar de la distancia siempre me hicieron sentir que estaban muy cerca y me dieron la motivación necesaria para desarrollar este proyecto. Especialmente a mi madre, **Edith Cáceres**, por su apoyo incondicional y su preocupación constante en procurar que todo me saliese bien. A mis hermanos, en especial a **Omar Herrera**; buen consejero y un ejemplo a seguir, quien me apoyó desde el principio y me ayudó a llevar a cabo este gran proyecto. Gracias por su confianza y constante apoyo.

ÍNDICE DE CONTENIDO

Tema	Pág.
RESUMEN	VII
ABSTRACT	VIII
1. INTRODUCCIÓN	1
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	3
2.1. Programa de mejora genética en porcinos.....	3
2.1.1. Selección.....	3
2.1.2. Cruzamiento	5
2.2. Alimentación y eficiencia alimentaria en porcinos	7
2.2.1. Comportamiento alimentario en porcinos	8
2.3. Selección considerando las interacciones sociales.....	10
3. OBJETIVOS	13
4. MATERIALES Y MÉTODOS	14
4.1. Diseño experimental y recolección de datos.....	14
4.2. Caracteres de comportamiento alimentario.....	14
4.3. Caracteres de producción	15
4.4. Análisis estadístico.....	15
4.4.1. Modelo animal (MA).....	15
4.4.2. Modelo animal con el efecto de interacción social (MAS).....	16
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	18
5.1. Estimaciones de los efectos sistemáticos	18
5.2. Heredabilidades, ratios y correlaciones de los efectos genéticos directos y los efectos genéticos sociales con los modelos univariados MA y MAS	20
5.3. Correlaciones entre los efectos aditivos con el modelo MA.....	23
5.4. Correlaciones entre los efectos genéticos directos y entre los efectos genéticos sociales, para caracteres de producción, de comportamiento y entre ambos grupos.....	25
5.5. Correlaciones entre los efectos genéticos directos y sociales entre caracteres de producción de comportamiento alimentario y entre ambos grupos.	28
6. CONCLUSIONES	32
7. REFERENCIAS	33

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla	Pág.
Tabla 1. Valor de la heredabilidad (h^2) para algunos caracteres relacionados con el crecimiento en porcinos.....	5
Tabla2. Heredabilidades (h^2) de los caracteres de comportamiento	9
Tabla3. Descripción de la edad inicial, edad final y número de animales por corral	14
Tabla4. Descripción de los caracteres de comportamiento.....	15
Tabla5. Descripción de los caracteres de producción.....	15
Tabla6. Coeficientes de correlación fenotípica entre los caracteres de comportamiento alimentario	18
Tabla7. Estimaciones de los efectos sistemáticos del modelo MA.....	19
Tabla8. Descripción de las heredabilidades de los caracteres de producción utilizando los modelos MA y MAS	21
Tabla9. Descripción de las heredabilidades de los caracteres de comportamiento alimentario utilizando los modelos MA y MAS.....	22
Tabla10. Correlaciones entre los efectos aditivos de los caracteres de producción.....	24
Tabla11. Correlaciones entre los efectos aditivos de los caracteres de comportamiento alimentario	25
Tabla12. Correlaciones entre los efectos aditivos de los caracteres de producción y los de comportamiento alimentario.....	25
Tabla13. Correlaciones genéticas directas (sobre la diagonal) y correlaciones genéticas sociales (bajo la diagonal) entre los caracteres de producción	26
Tabla14. Correlaciones genéticas directas (sobre la diagonal) y correlaciones genéticas sociales (bajo la diagonal) entre los caracteres de comportamiento alimentario	27
Tabla15. Correlaciones genéticas directas entre los caracteres de producción y los de comportamiento alimentario.....	27
Tabla16. Correlaciones genéticas sociales entre los caracteres de producción y los de comportamiento alimentario.....	28
Tabla17. Correlaciones entre los efectos genéticos directos (columnas) y sociales (filas) de los caracteres de producción.....	29
Tabla18. Correlaciones entre los efectos genéticos directos (columnas) y sociales (filas) de los caracteres de comportamiento alimentario.....	30

Tabla19. Correlaciones entre los efectos genéticos directos (filas) y los efectos genéticos sociales (columnas) entre los caracteres de comportamiento alimentario y los de producción..... **30**

Tabla20. Correlaciones entre los efectos genéticos directos (columnas) y los efectos genéticos sociales (filas) entre los caracteres de comportamiento alimentario y los de producción..... **30**

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Pág.
Figura 1. Esquema de cruzamiento a tres vías en porcinos	6

RESUMEN

El objetivo principal de este trabajo ha sido profundizar en el conocimiento del determinismo genético de los caracteres de comportamiento alimentario en cerdos durante la fase de crecimiento, en particular su relación con los caracteres productivos en la línea Duroc. Los animales de esta línea fueron seleccionados usando como índices el peso vivo al final del engorde, grasa dorsal, grasa intramuscular, número de nacidos vivos y número de pezones funcionales. Para ello, se utilizaron datos diarios de 663 cerdos con un pedigrí de 5013 animales. Los caracteres estudiados fueron los caracteres de comportamiento alimentario (la velocidad de alimentación (TA), tiempo de ocupación en el comedero (TO), número de visitas al comedero a lo largo del día (VC) y el intervalo entre cada visita (IC)) y los caracteres de interés productivo (ganancia media diaria (GMD), consumo medio diario (CMD), índice de conversión alimenticia (ICA), peso a los 180 días de edad (P180) y espesor de grasa dorsal (GD)). Los datos recolectados de estos animales fueron analizados utilizando dos tipos de modelos lineales animales siempre con los mismos efectos fijos (efecto del lote y como covariables se ajustaron la edad al inicio del control, la edad al final del control y el número de cerdos por corral) y el efecto corral como efecto aleatorio. Los dos modelos utilizados fueron: un modelo animal clásico (MA) y un modelo animal con efectos de interacción social (MAS). Estos modelos se resolvieron utilizando procedimientos bayesianos en los que, mediante técnicas MCMC, se caracterizaron las distribuciones marginales posteriores de los parámetros de interés (la media y la desviación estándar). Las distribuciones marginales estadísticas de los valores desconocidos se obtuvieron mediante el uso del algoritmo Gibbs Sampling. Las estimas de las heredabilidades directas para todos los caracteres estudiados fueron altas y similares en los dos modelos (0.4-0.6); excepto para el carácter ICA cuya estima fue inferior a 0.30. En cuanto a las estimas del modelo MAS para el cociente de la varianza heredable total sobre la varianza fenotípica (T^2) fueron muy diferentes y más altas que las de la heredabilidad directa debido a la varianza social y la covarianza directo-social, excepto para TO fue más baja que la heredabilidad directa (0.39 vs 0.27) debido al valor negativo de la covarianza directo-social. Las estimas de T^2 fueron superiores a 1 para los caracteres ICA, P180 y VC (1.12, 1.001 y 1.17, respectivamente). Las correlaciones genéticas entre los efectos directos de los caracteres productivos fueron similares en signo y magnitud (de medias a altas) en los modelos MA y MAS. Entre los caracteres productivos, las correlaciones entre los efectos genéticos sociales fueron positivamente altas. En general, solo el efecto genético directo de TO tenía una correlación importante con los caracteres productivos. Respecto a las correlaciones entre efectos genéticos directos y sociales fueron de baja magnitud y tienen asociados unos errores tan importantes que es difícil asegurar algo de manera precisa, excepto entre los efectos directos de ICA y GD y los sociales de GMD (0.84 y -0.80, respectivamente). También entre los directos de P180 y los sociales de CMD (-0.77) y los directos de ICA y los sociales de P180 (0.65). El modelo MAS tiene una mejor calidad de ajuste que el modelo MA, debido a que el mejor DIC lo tiene el modelo MAS para todos los caracteres.

ABSTRACT

The main objective of this work was to deepen the understanding of genetic determinism of the characters of feeding behavior in pigs during the growth phase, particularly its relationship with productive characters in the Duroc line. The animals of this line were selected using as index body weight at the end of fattening, backfat thickness, intramuscular fat, number born alive and number of functional teats. To do this, daily data of 663 pigs were used with a pedigree of 5013 animals. The studied traits were feeding behavior traits (feed intake rate (FR), total time spent eating per daily (TPD), number of visits to feeder per day (NVD) and average daily time between each visit to feeder (ADV)) and productive traits (average daily gain (ADG), average daily feed consumption (ADC), feed conversion ratio (FCR), body weight at 180 days of age (BW180) and backfat thickness (BF)). The records data of these animals were analyzed using two types of linear animal model with the same fixed effects (batch and as covariates initial age, the age at the end of the control period and pen size) and pen effect as a random effect. The used models were: classical animal model (AM) and an animal model with social interaction effects (AMS). These models were solved by Bayesian procedures, by MCMC techniques, in which the marginal posterior distributions of the parameters of interest (the average and standard deviation) were characterized. Marginal distributions of the unknown values were obtained using the Gibbs Sampling algorithm. The estimates of direct heritability for all studied traits were high and similar in both models (0.4-0.6) except for the FCR trait was below than 0.30. Regarding the estimates obtained by AMS model for the ratio of the total heritable variance and phenotypic variance (T^2) were different and higher than direct heritability due to social variance and direct-social covariance, except for TPD was lower than direct heritability (0.39 vs. 0.27) due to negative direct-social covariance. The estimates of T^2 were higher than 1 for the FCR, BW180 and NVD (1.12, 1.001 and 1.17, respectively). Genetic correlations between direct effects of production traits were similar with the same sign and magnitude (medium to high) in the AM and AMS models. Among the productive traits, correlations between social genetic effects were positively high. In general, only the direct genetic effect of TPD had important correlations with direct genetic effects of production traits. Respect the correlations between social and genetic effects were of low magnitude and are associated with high errors which make it is difficult to ensure something accurately, between the direct genetic effects of FCR and BF and social effects of ADG (0.84 and -0.80, respectively). Also between the direct genetic effect of BW180 and social ADC (-0.77), and direct genetic effect between FCR and social of BW180 (0.65). AMS model had a better goodness of fit than AM model due to the best DIC obtained in the MAS model for all traits.

1. INTRODUCCIÓN

Los programas de mejora genética en porcino tienen como objetivo directo aumentar la rentabilidad de la producción. Se utilizan como herramientas para alcanzar su objetivo la selección de líneas especializadas para los caracteres de interés y el cruzamiento entre ellas. Los caracteres considerados en los esquemas de selección van a ser o bien los que directamente tienen un mayor peso económico en los beneficios de las explotaciones, o caracteres relacionados favorablemente con ellos (Falconer y Mackay, 2001). En este sentido, un grupo de caracteres económicamente relevantes van a ser los relacionados con la capacidad de crecimiento magro de los animales y la eficiencia en el uso de pienso para producir carne. También son económicamente muy importantes otros caracteres relacionados con la capacidad prolija de las cerdas. Los caracteres de comportamiento alimentario pudieran ser importantes pues aunque no tengan una importancia económica directa pudieran ser relevante considerarlos en los modelos de evaluación genética, por aportar información al respecto de las capacidades y eficiencia de crecimiento de los animales y así mejorar la precisión de las evaluaciones genéticas de los caracteres productivos (Ramón et al., 2005).

La relación entre los caracteres de comportamiento y los productivos es particularmente relevante cuando los animales se crían compartiendo un corral común, que es lo habitual en porcicultura (Chen et al., 2007). En esta situación de cría pudiera ser difícil disponer de medidas de consumo individualizadas, aunque este problema quedó resuelto hace años al disponerse en el mercado de dispositivos electrónicos de control de consumo (Eissen et al., 1998), que a la vez permiten registrar las características de comportamiento alimentario (Young, 2012) que, como previamente se ha indicado, pudieran ayudar a mejorar las predicciones de valor genético para caracteres productivos y de eficiencia.

Más allá de las medidas directas de comportamiento alimentario que se puedan registrar en animales alojados en grupo, es pertinente conocer tanto para los caracteres productivos, como para los de comportamiento alimentario, qué efectos dependen de manera directa de los propios individuos y cuáles lo hacen de manera indirecta de sus compañeros de corral. En este sentido se han propuesto metodologías que se conocen como modelos de interacción social (Muir, 2005) que usados en evaluaciones genéticas van a permitir poder separar el efecto de los genes que están en el propio individuo del efecto de los genes que están en sus compañeros de corral. De tal manera que se puedan por ejemplo identificar a los animales que crecen mucho porque tienen buenos genes para crecer de los que crecen mucho porque son agresivos y no dejan crecer a los otros.

En el presente trabajo se estudiarán en un grupo de cerdos Duroc caracteres relacionados con el comportamiento alimentario y caracteres de crecimiento, consumo y eficiencia, para ello se emplearán modelos animales tradicionales y modelos de interacción social, con el objetivo de conocer el determinismo

genético de los distintos factores (directos y/o sociales) implicados en estos modelos y la relación genética de estos factores dentro y entre caracteres. Para así evaluar distintas alternativas de índices de selección multivariados para mejorar la eficiencia de la producción de la línea bajo estudio.

En la siguiente parte del trabajo se presenta una revisión bibliográfica de los conceptos y caracteres más relevantes que se consideran en el resto del trabajo.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. Programa de mejora genética en porcinos

La mejora genética tiene como objetivo conseguir un mayor rendimiento de producción en los animales y rentabilizar la explotación porcina. Las principales bases para la elaboración de un programa de mejora son la selección y el cruzamiento (Gasa y López-Vergé, 2015).

2.1.1. Selección

La selección consiste en elegir a los mejores animales de una determinada población respecto a uno o varios caracteres. Es necesario definir los caracteres de mayor importancia económica en los que se enfocara la selección (objetivos de selección) y los caracteres que serán medidos para lograr mejorar dichos objetivos (criterios de selección). Los esquemas de selección pueden diferir de acuerdo a la línea utilizada o el propósito de producción. Por ejemplo la raza Duroc se conoce como un animal de carácter mixto porque aporta rendimiento reproductivo y sirve como línea paterna o finalizadora (Tibau, 2005), pero la selección se realiza sobre líneas de cerdos, que son agrupaciones poblacionales de menor tamaño que las razas y que son las que se someten a esquemas de selección específicos para mejorar en ellas uno o varios caracteres.

Las decisiones de selección se van a basar en predicciones del valor genético de los animales que se obtendrá integrando los datos proporcionados por los mismos individuos que se desea seleccionar (selección individual), los datos proporcionados por sus padres o abuelos (selección por ascendientes), los datos proporcionados por sus hermanos o medio hermanos (selección por colaterales) y los datos proporcionados por los hijos del individuo a seleccionar (selección por descendientes), cuanto más cantidad de información haya a disposición, más fiable serán los resultados de las predicciones del valor genético y mayor la respuesta esperada a la selección (Falconer y Mackay, 2001).

Los métodos de evaluación genética generalmente empleados en los núcleos de selección permiten combinar de manera óptima todas las fuentes de información disponibles anteriormente señaladas, incluso generadas en distintas explotaciones, para obtener predicciones BLUP (Henderson, 1973) de los valores genéticos de los candidatos a la selección en base a las que tomar las preceptivas decisiones de selección para reemplazar a los reproductores de las líneas.

La respuesta esperada en los procesos de selección dependerá de una serie de parámetros propios de la línea y el carácter o los caracteres empleados: variabilidades fenotípicas, heredabilidades y correlaciones entre los caracteres. Estos parámetros junto con la cantidad de información disponible, es decir el número de datos por animal o el número total de animales con datos, en última instancia definirán la precisión con que se evalúan genéticamente a los candidatos a la selección. Por una parte, la precisión de la evaluación genética y

por otra, la mayor o menor presión de selección que se pueda aplicar, dada la estructura de la población y la función reproductiva de la especie con la que se trabaje, van a determinar la respuesta total esperada. Acumular un mayor número de datos hasta el momento de la toma de decisiones de selección supondría un incremento del intervalo generacional, por lo tanto el criterio más relevante para representar la respuesta a la selección sería la respuesta por unidad de tiempo, que se obtiene dividiendo la respuesta total esperada por el intervalo generacional del esquema de selección particular que se esté aplicando.

Como ya se ha indicado, en general, en los núcleos de selección porcina los criterios de selección suelen ser multivariados, por esta razón es preciso conocer los pesos económicos de los distintos caracteres incluidos en estos índices multivariados, así como las correlaciones genéticas entre los caracteres implicados.

El peso económico de un carácter se define como el diferencial de la ganancia económica global por unidad de dicho carácter. Para calcularlos se debe definir lo que se conoce como función de beneficios en la que se reflejarán los costes de producción y los ingresos asociados a todos los caracteres que determinan el rendimiento económico de las explotaciones, y a partir de esta función económica se obtienen los diferenciales por unidad de los distintos caracteres, que serían los pesos económicos. Una vez obtenidos estos pesos económicos se sabrá cuales son los caracteres económicamente más relevantes y por tanto los primeros candidatos a incluirse en el índice global de selección (Falconer y Mackay, 2001).

El otro criterio a considerar a la hora de incluir caracteres en el índice global de selección va a ser la relación genética entre los mismos, por ejemplo cuando dos caracteres están muy fuertemente correlacionados de manera negativa no sería de esperar que se obtuviese respuesta en ninguno de ellos si se consideran de manera conjunta. Una vez definidos los caracteres a considerar en el índice sus factores de ponderación serán los propios pesos económicos (Ramón et al., 2005).

Como la cantidad de caracteres que pueden influir en la producción porcina es muy grande y entre algunos de ellos se observan correlaciones genéticas negativas, una estrategia para considerarlos todos de manera eficiente dentro de un programa de mejora, es el definir líneas especializadas en las que en cada una de ellas se actúa sobre grupos de caracteres favorablemente relacionados. Posteriormente los animales de estas líneas se cruzan entre sí para dar lugar a los productos comerciales empleados en porcinocultura. En este sentido es común hablar de líneas maternas y líneas paternas, las primeras están por lo general especializadas en características reproductivas y con ellas se constituyen las madres de los animales que irán al matadero; las segundas están especializadas en caracteres de crecimiento, los verracos, padres de los animales que se sacrificarán suelen proceder de estas líneas (Mujica, 1987).

En las líneas paternas o finalizadoras los caracteres más importantes en los índices de selección son los que tienen que ver con la eficiencia del crecimiento magro y por lo tanto entre ellos están:

- Velocidad de crecimiento durante el cebo
- Índice de conversión alimenticia durante el cebo
- Espesor de la grasa dorsal

En la tabla 2 se presentan valores de heredabilidad para algunos de estos caracteres.

Los animales de estas líneas se emplean mediante centros de inseminación que comercializan dosis seminales de los verracos, por eso ciertas características vinculadas con la función reproductiva de los verracos también pudieran ser objeto de selección. Otros grupos de caracteres que se suele considerar en algunas líneas finalizadoras tienen relación con la calidad de los productos cárnicos (ANPS, 2011).

Tabla 1. Valor de la heredabilidad (h^2) y sus errores típicos (EE) para algunos caracteres relacionados con el crecimiento en porcinos

carácter	h^2	EE	Referencia
GMD	0.42	0.08	Cai et al., 2008
CMD	0.37	0.07	Young, 2012
P180	0.53	0.02	Rohrer et al., 2013
ICA	0.32	0.05	Do et al., 2013
GD	0.56	0.02	Rohrer et al., 2013

GMD: ganancia media diaria de peso corporal, CMD: Consumo medio diario de pienso, P180: Peso a los 180 días de edad, ICA: Conversión alimenticia, GD: Grasa dorsal.

En las líneas maternas los caracteres más relevantes son los relacionados con la aptitud reproductiva y maternal de la hembra:

- Tamaño de camada al nacimiento y al destete
- Peso de la camada al nacimiento y al destete
- Numero de pezones funcionales
- Velocidad de crecimiento durante la lactación

Además de estos caracteres, la madre es responsable de la mitad del genoma de los cerdos que van a matadero, por esta razón es importante que estas líneas maternas también presenten buenas características de crecimiento magro, y por lo tanto en los índices de selección de estas líneas también se da cierto peso para el crecimiento durante el cebo y el espesor de tocino dorsal.

En el siguiente apartado se describe el procedimiento habitual de cruce de las líneas hasta ahora descritas.

2.1.2. Cruzamiento

Se entiende por cruzamiento al apareamiento entre animales de dos razas o líneas (Mujica, 1987). Mediante el cruzamiento se puede explotar en los animales cruzados por una parte la posible heterosis (vigor híbrido) que podría presentarse para determinados caracteres, por ejemplo la prolificidad, pero

también es posible aprovechar la complementariedad entre líneas para los caracteres que componen los índices generales de producción. Además, si los esquemas de cruzamiento se ordenan mediante centros de multiplicación se va a conseguir con estos esquemas una mayor difusión del progreso genético que se haya alcanzado en los núcleos de selección.

Entre las ventajas de los cruzamientos se sabe que proporcionan una mayor fertilidad en marranas y sementales, mejora las habilidades maternas de la marrana, provee un mejor desarrollo del lechón disminuyendo la mortalidad y aumentando la resistencia contra enfermedades (Mujica, 1987).

En general, los cerdos comerciales provienen de un cruce a tres vías como se ilustra en la figura 1. El esquema representa un método para obtener cerdos de buen desarrollo muscular y producción de carne para el consumo humano. El objetivo principal de este método consiste en obtener hembras cruzadas con excelentes capacidades prolíficas que luego serán apareadas con machos procedentes de líneas seleccionadas para caracteres de crecimiento y conformación (Gasa y López-Vergé, 2015).

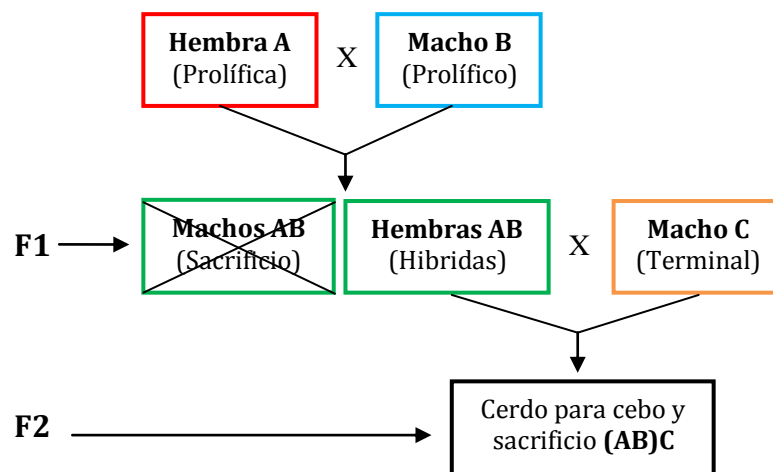


Figura 1. Esquema de cruzamiento a tres vías en porcinos (Gasa y López-Vergé, 2015)

Como ya se ha indicado los núcleos de selección son los encargados de mejorar los caracteres económicamente importantes de las diferentes líneas y razas productivas, mediante la selección. Una vez conseguido individuos con mejores características productivas, estos son enviados a granjas de multiplicación donde se encargaran de realizar los cruces comerciales que serán distribuidos a las granjas comerciales de producción (ANPS, 2011). En algunos esquemas de mejora las granjas de multiplicación pueden remitir información fenotípica a los núcleos para que la tengan en consideración en las evaluaciones genéticas de los candidatos a la selección.

Una vez revisados los aspectos generales de los programas de mejora genética porcina se procederá a una revisión algo más detallada de los caracteres que son objeto de interés en la presente tesis.

2.2. Alimentación y eficiencia alimentaria en porcinos

El alimento es el componente más importante en la rentabilidad de las explotaciones porque representa entre el 70-85% del costo total de la producción (Observatori del Porcí, 2013). Por lo tanto, el nivel de ingesta de alimento es un factor muy relevante para los programas de mejora en el sentido de que mejorar un poco la eficiencia de la ingesta de pienso implicaría una reducción grande del costo del alimento y aumentaría la rentabilidad en la producción (Hoque and Suzuki, 2009, Hermesch et al., 2014). Desde un punto de vista global, una mejora de la eficiencia en la alimentación en el cerdo permitiría aumentar la producción con el objetivo de alimentar a una población mundial en crecimiento y a la vez mejorar la sostenibilidad del medio ambiente (Colpoys et al., 2014).

Por lo previamente expuesto, los caracteres que tiene un mayor peso económico en la mayoría de los programas de selección porcina, particularmente en las líneas finalizadoras, son los relativos a la eficiencia del crecimiento magro.

La ganancia media diaria de peso corporal, el consumo medio diario de pienso, el espesor de tocino dorsal y el porcentaje de magro en la canal, suelen ser los caracteres más comunes. A partir de estos caracteres pueden definirse índices de eficiencia como el índice de conversión alimenticia o el consumo de pienso residual, que ambos pueden emplearse como criterios directos de selección para mejorar la eficiencia alimentaria (Young, 2012).

El índice de conversión alimenticia (ICA) mide la eficiencia de crecimiento en función del pienso consumido, este se define como el cociente entre el consumo de pienso diario y la ganancia de peso vivo diario (Losinger, 1998). El consumo residual de alimento (CRA), se define como la diferencia entre la ingesta de alimento observada y la predicha en función de los requerimientos nutricionales del animal para llevar a cabo todas sus funciones biológicas. En el contexto de cerdos durante la fase de crecimiento las funciones biológicas consideradas suelen ser las necesidades de mantenimiento, crecimiento y deposición de grasa (Gilbert et al., 2006; Cai et al., 2008; Young et al., 2011; Young, 2012; Do et al., 2013).

La consideración de manera univariada del CRA en esquemas de selección se ha demostrado como una herramienta útil en programas experimentales de selección (Gilbert et al., 2006; Cai et al., 2008). Sin embargo, en programas comerciales de mejora porcina, actuar exclusivamente sobre CRA no se considera una buena estrategia para mejorar el rendimiento general de los animales ya que, aunque la eficiencia en el uso de nutrientes de los animales mejorará si se actúa sobre el CRA, no es posible actuar de manera simultánea sobre otros caracteres que influyen en la eficiencia global, como son la ganancia media diaria el espesor de tocino dorsal. En estos casos la estrategia a seguir sería la consideración de índices multivariados en los que con sus respectivos pesos económicos se consideran los caracteres individuales que definen la eficiencia del uso de los alimentos: Consumo de pienso, Ganancia de Peso, Espesor de tocino, Porcentaje de Magro de la canal, etc. En este sentido, Kennedy et al. (1993) muestra la relación que existe entre las definiciones de

CRA e índices multivariados de selección en el que se incluyen los componente de CRA.

2.2.1. Comportamiento alimentario en porcinos

En relación a lo comentado en la última sección del apartado anterior, otro grupo de caracteres que podrían considerarse como componentes de la eficiencia alimentaria y por tanto ser susceptibles de incorporarse en los índices multivariados previamente indicados serían los relativos al comportamiento alimentario. Aunque otra razón para considerar este tipo de caracteres en las evaluaciones genéticas de los caracteres productivos y de eficiencia pudiera simplemente relacionarse con la información adicional que éstos van a aportar y que mejorarán las predicciones de valor genético de los caracteres de mayor interés económico. Es decir que pudiera tener sentido incluir en las evaluaciones genéticas los caracteres de comportamiento alimentario, por la información adicional que van a aportar, aunque en los índices de selección no se incluyesen las predicciones de valor genético para ellos. En este apartado se lleva a cabo una revisión de lo hasta ahora publicado en relación a ellos.

Cabe señalar que mas allá de su implicación directa como componentes de la eficiencia alimentaria, los patrones de comportamiento individual de los animales durante el periodo de alimentación ofrecen información que podría ser utilizada para mejorar la gestión de la producción en porcinos y de la ganadería en general, un ejemplo claro de esto pudiera la identificación de animales enfermos (Brown-Brandl et al., 2013).

Un grupo de caracteres que puede utilizarse para evaluar el comportamiento de los cerdos durante la alimentación en la fase de engorde son los recogidos por las estaciones electrónicas de control de consumo (Eissen et al., 1998). Con estos dispositivos, además de registrar la ración diaria consumida se pueden tomar medidas relativas a la duración de las visitas al comedero, la frecuencia, la velocidad de ingesta y los tiempos entre visitas, que son típicamente los conocidos como caracteres de comportamiento alimentario.

Los factores que pueden influir sobre estas variables son muy numerosos, ejemplos de ellos son, el genotipo de los animales, la densidad y el tamaño del grupo de animales que comparten un alimentador, la hora del día, la ingestión realizada en comidas previas, etc. (Hoy et al., 2012, Morgan et al., 2000a, b). Muchos de estos factores tienen su origen en el propio individuo, otros son claramente de origen ambiental (Muns et al., 2015; White et al., 2015), y otros se derivan de la interacción entre el individuo y sus compañeros de corral. En este último sentido, parecería obvio que el acceso de los animales al alimentador esté determinado por el rango social del animal dentro del grupo, pero a pesar de ello no existen muchas evidencias experimentales de la relación entre los caracteres de comportamiento en el comedero y la estructura social (Jiao et al., 2016; Greenwood et al., 2016).

La dificultad para tener este tipo de relaciones radica en que el dispositivo experimental para llevar a cabo el estudio es complejo pues además de disponer

de medidas de los caracteres de comportamiento habría que llevar a cabo experimentos que permitan definir la estructura social del grupo.

Un estudio en el que se asoció la estructura social con algunos caracteres comportamiento alimentario en cerdos (Morgan et al., 2000b) se concluyó que los animales de un mismo rango social tienden a comer juntos y que el tiempo entre sus visitas al comedero es más corto que el tiempo entre visitas al comedero de animales de distinto rango social. Por otra parte también observaron que los animales que entran y salen constantemente del alimentador suelen tener enfrentamientos y peleas con sus compañeros de grupo.

Como ya se ha indicado, los caracteres de comportamiento alimentario pueden interpretarse como componentes de la eficiencia alimentaria: de manera directa, podrían reflejar la actividad física del animal, por lo tanto, reflejar parte de la energía que el animal no puede utilizar para su crecimiento. Se trata de caracteres que tienen en general una heredabilidad media-alta, como queda constatado en la Tabla 2 que resume las estimas de heredabilidad halladas en la bibliografía.

Tabla 2. Heredabilidades (h^2) de los caracteres de comportamiento

Carácter	h^2	Referencia
Tasa de Alimentación (g/min)	0.46	Hall, 1997
	0.29	Hall, 1997
	0.49	Hall, 1997
	0.50	Young, 2012
	0.59	Young, 2012
	0.56	Do et al., 2013
	0.59	Do et al., 2013
Tiempo de ocupación en el comedero (min/día)	0.45	Hall, 1997
	0.24	Hall, 1997
	0.71	Young, 2012
	0.37	Rohrer et al., 2013
	0.56	Do et al., 2013
	0.48	Do et al., 2013
Número de visitas al comedero (Visitas/día)	0.38	Hall, 1997
	0.44	Young, 2012
	0.38	Young, 2012
	0.43	Young, 2012
	0.31	Rohrer et al., 2013
	0.44	Do et al., 2013
	0.47	Do et al., 2013

Como se ha señalado sería importante conocer las correlaciones entre estos caracteres y los caracteres productivos, en este sentido hay estudios que indican la existencia de una correlación positiva entre caracteres de comportamiento y otros directamente implicados en la eficiencia alimentaria, como el crecimiento y la condición corporal (Young et al., 2012). De manera similar (De Haer et al., 1993; Rauw et al., 2014a, b) se han reportado correlaciones fenotípicas positivas entre la ingesta de alimento con caracteres de comportamiento alimentario como el tiempo de ocupación (0.65) y las visitas al comedero (0.38).

En un estudio (Young et al., 2012) se observó que el tiempo de ocupación en el comedero tiene una correlación genética positiva con el consumo de alimento diario (0.67), esto supone que los cerdos que consumen mayores cantidades de pienso tienden a ser los animales con mayor peso corporal, pero aquellos que presentan un comportamiento más agresivo, tienden a visitar en menor número de veces el comedero y permanecen allí largos intervalos de tiempo. En vista de las observaciones relacionadas con el comportamiento, es posible plantearse la posibilidad de emplear una selección para obtener cerdos menos agresivos sin generar grandes repercusiones negativas sobre la eficiencia del crecimiento (Rohrer et al., 2013).

2.3. Selección considerando las interacciones sociales

Otra alternativa para considerar el comportamiento entre los animales en programas de mejora genética, esta vez no mediante una medida directa del mismo, como es el caso de los caracteres de comportamiento alimentario, sino mediante un efecto genético indirecto (el efecto genético social) de un individuo sobre el resto de individuos que forman un grupo es mediante los conocidos como modelos de interacción social. Estos modelos (Muir et al., 2005) asumen que el fenotipo de un individuo registrado en un grupo va a depender de manera directa del individuo que genera el fenotipo, pero también, de manera indirecta, de los compañeros con los que comparte el corral.

Bajo el planteamiento de estos modelos se pretende mejorar la media del grupo y no el carácter individual de los animales que forman el grupo. Para ello se tienen en cuenta tanto los factores directos individuales de cada animal que forma el grupo, como los factores indirectos de todos los compañeros sobre cada uno de los integrantes del grupo. Es precisamente en este conjunto de efectos indirectos donde los caracteres de comportamiento entre individuos podrían ejercer su efecto.

Los modelos de interacción social podrían abordarse como una selección de grupo. De manera que se extiende el concepto de modelo agregando además de los efectos genéticos de los propios individuos del grupo, aquellos efectos genéticos sociales producidos por los compañeros del grupo. Cuando se estudian registros de animales criados en grupo, la selección individual pudiera ser poco eficiente, pudiéndose observar respuestas nulas o incluso negativas, pero con la selección por grupos si es posible obtener una respuesta positiva. Una respuesta negativa a la selección individual se podría observar en el caso de que los efectos genéticos directos se correlacionen negativamente con los efectos genéticos sociales (Griffing, 1967).

La selección de grupo implica que individuos con valores fenotípicos indeseados podrían verse favorecidos en el proceso de selección, porque la unidad de selección en este caso es el grupo (que es seleccionado en base a su rendimiento general) y no el individuo. La selección de estos animales es un ejemplo de cómo algunos individuos indeseados pueden verse beneficiados a través de otros. Este hecho supone una acumulación negativa de individuos con un valor fenotípico desfavorable, lo que implicaría una reducción del progreso genético. En este sentido, Muir (2005) y Bijma (2010a) proponen alternativas para elaborar

modelos de interacciones sociales que se enfocan en explicar los efectos directos y los efectos sociales indirectos, para separar la fracción del fenotipo atribuible al propio individuo de la debida a la acción de sus compañeros de corral o grupo.

La ecuación general que podría representar el modelo de interacción social sería:

$$Y_i = \mu + D_i + \sum_{j \neq i}^n \left(\frac{1}{d_{ij}^2} \right) S_j + E_i \quad (\text{Muir, 2005})$$

Donde el fenotipo del individuo i (Y_i), que está en un corral formado por n animales, se explicaría por una media general (μ), D_i representaría el efecto genético directo del animal i ; S_j , sería el efecto genético social del animal j y E_i sería un residuo específico para cada medida. d_{ij} sería una medida de distancia entre los animales i y j . Este tipo de modelo, en el que se define una medida de distancia, que refleja un grado de interacción variable entre cada pareja de individuos es propio de silvicultura, y en estos casos la medida de distancia es directamente la distancia física entre cada par de árboles en la plantación. Como los cerdos durante la fase de cría se alojan en un único corral la distancia es siempre constante y se define como $d_{ij} = 1$, cuando se trata de dos animales del mismo corral y $d_{ij} = 0$ cuando se trata de cerdos en corrales distintos.

Bajo estos modelos el criterio de selección que se ha propuesto, sería lo que se conoce como valor genético total (VGT), que incluiría el efecto genético directo del animal i (D_i), y su efecto genético social (S_i), este último como se ejerce sobre todos sus compañeros tendrá un peso mayor ($n-1$).

$$VGT_i = D_i + (n - 1)S_i \quad (\text{Bijma et al., 2006})$$

La varianza del valor genético total será

$$\sigma_{VGT}^2 = \sigma_{A_D}^2 + 2(n - 1)\sigma_{A_D,S} + (n - 1)^2\sigma_{A_S}^2 \quad (\text{Bergsma et al., 2008})$$

Donde $\sigma_{A_D}^2$ y $\sigma_{A_S}^2$ representan la varianza genética directa y la varianza genética social, respectivamente y $\sigma_{A_D,S}$ es la covarianza entre efectos genéticos directos y sociales.

En este modelo la varianza fenotípica vendrá dada por la ecuación:

$$\sigma_P^2 = \sigma_{A_D}^2 + (n - 1)\sigma_{A_S}^2 + r * (n - 1) * \left[2 \sigma_{A_D,S} + (n - 2)\sigma_{A_S}^2 \right] + \sigma_e^2 \quad (\text{Duijvesteijn et al., 2012})$$

Donde r representa el grado de relación de parentesco promedio de los animales de un corral, este término aparece ya que en el fenotipo de un individuo influirán factores genéticos que están en sus compañeros de corral. Para el VGT este no es el caso porque todos los componentes de VGT son propios de cada animal.

Los resultados de aplicar este tipo de modelos sobre caracteres de crecimiento en porcino señalan de manera general que las interacciones sociales explican una parte importante de la variación observada en caracteres como el

crecimiento (Arango et al., 2005; Bergsma et al., 2008; Canario et al., 2012). A pesar de esto, los resultados experimentales de selección considerando este tipo de modelos en porcino no muestran resultados claros (Bijma, 2010a, b) al respecto de su superioridad con respecto a los modelos animales tradicionales.

3. OBJETIVOS

El objetivo general del trabajo es profundizar en el conocimiento del determinismo genético de los caracteres de comportamiento alimentario en cerdos durante la fase de crecimiento y en particular su relación con los caracteres productivos.

Para ello se plantean como objetivos específicos los siguientes:

1. Caracterizar los registros productivos y de comportamiento alimentario recogidos durante el cebo.
2. Estimar las heredabilidades de los caracteres de comportamiento alimentario, utilizando modelos animales y modelos de interacción social.
3. Estimar las correlaciones genéticas para los efectos directos y para los efectos indirectos entre los caracteres de comportamiento alimentario y los caracteres productivos de mayor relevancia durante la fase de cebo.

La consecución de estos objetivos específicos permitirá valorar la importancia de este tipo de caracteres y modelos en un esquema de selección para mejorar la eficiencia de la producción de carne de cerdo.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

Todos los protocolos experimentales llevados a cabo en este estudio fueron aprobados por el Instituto de Investigación agroalimentaria de Cataluña (IRTA).

Los animales utilizados para este estudio fueron de una línea Duroc procedente de la empresa Batallé. La población se mantiene en un sistema de reproducción cerrada desde 1991 (Tibau et al., 1999). Desde su fundación hasta el año 2007 la línea ha sido seleccionada incluyendo en el índice el peso al final del engorde (peso a los 180 días de edad), grasa dorsal, grasa intramuscular, número de nacidos vivos y número de pezones funcionales. Desde el 2007 hasta la actualidad los caracteres que más peso han recibido han sido los de prolificidad, el peso vivo al final del cebo y el espesor de tocino dorsal al final del cebo, ya que la línea se ha ido especializando como línea maternal.

4.1. Diseño experimental y recolección de datos

Para recoger la información de este estudio se utilizaron alimentadores electrónicos automatizados IVOG® que recolectaron datos de 663 cerdos pertenecientes a seis lotes diferentes agrupados en 57 corrales de diferentes tamaños. Se dispuso también de un pedigrí con 5013 animales registrados. La tabla 3 muestra un resumen de las variables de edad y número de animales controlados.

Tabla 3. Descripción de la edad inicial, edad final y número de animales por corral

	media	DT	Min	Max
Edad Inicial (días)	71.48	7.09	53	85
Edad Final (días)	175.3	11.95	103	197
Animales/corral	11.9	1.65	7	14

DT: desviación típica; Min: Mínimo; Max: Máximo.

4.2. Caracteres de comportamiento alimentario

Los caracteres de comportamiento se calcularon a partir de las bases de datos generadas por el sistema de control de consumo. Este sistema genera unas tablas diarias en las que se recoge para cada hora y animal el número de visitas al comedero, el tiempo de ocupación, el consumo y la velocidad de ingesta. Con la tabla de ocupación se pudo determinar para cada animal y día, el número de horas entre dos horas del día en las que se visita al comedero, esto será lo que definirá la posterior variable, tiempo inter-pandrial (IC). A partir de estas tablas se calcularon promedios por animal y hora a lo largo de todo el periodo de engorde y finalmente los valores a lo largo de las 24 horas del día se promediaron o sumaron en función de la variable considerada. Para la velocidad de alimentación (TA) y para el intervalo de tiempo entre cada hora en la que se producen visitas al comedero (IC) los valores de la tabla 4 hacen referencia a promedios a lo largo de las 24 horas del día. Para el número de visitas al comedero (VC) y el tiempo de ocupación en el comedero (TO) se sumaron a lo largo de las 24 horas del día los valores promedio obtenidos para cada animal y

hora a lo largo de su vida. Esto significa que los valores de los caracteres IC y TA en la tabla 4 se refieren a promedios a lo largo del día, pero para TO y VC los valores hacen referencia a los totales del día.

Tabla 4. Descripción de los caracteres de comportamiento

Carácter	Media	DT	Min	Max
TA (g/min)	54.45	14.69	21.3	126.3
TO (min)	63.33	10.49	36.56	104.6
VC (visitas)	10.71	3.05	4.54	25.88
IC (h)	3.49	0.98	1.56	8.73

DT: desviación típica; Min: Mínimo; Max: Máximo.

4.3. Caracteres de producción

Estos caracteres (tabla 5) se calcularon a partir de los datos diarios provenientes del centro de control que recolectó los datos durante la fase de engorde. La ganancia en kilogramos de peso vivo media diaria (GMD) de los animales se calculó mediante una regresión lineal del peso vivo sobre la edad, en donde se dispuso de entre 4 a 10 medidas de peso por cada animal durante la fase de cebo. Con los resultados de estas regresiones (la pendiente de GMD y ordenadas en el origen) se calcularon los pesos a 180 días (P180). El consumo medio diario (CMD) se calculó dividiendo el consumo de pienso total en kilogramos durante el periodo de engorde sobre el intervalo de días que comprende dicho periodo. El índice de conversión alimenticia (ICA) se calculó como el cociente entre kilogramos de CMD y kilogramos de GMD. El espesor de grasa dorsal (GD) en milímetros, se obtuvo utilizando un procedimiento de ultrasonidos (PIGLOG 105 SFK-Technology) al final del engorde.

Tabla 5. Descripción de los caracteres de producción

Carácter	Media	DT	Min	Max
GMD (hg)	8.39	0.96	4.94	10.7
CMD (hg)	22.89	3.46	11.2	31.3
P180 (kg)	114.76	12.66	74.25	146.7
ICA (CMD /GMD)*	27.22	2.3	21.59	36.29
GD (mm)	18.15	5.39	7	34

DT: desviación típica; Min: Mínimo; Max: Máximo. * Valor real de la variable multiplicada por 10

4.4. Análisis estadístico

En este estudio se emplearon varios modelos lineales animales. En todos los modelos que a continuación se presentarán los factores fijos considerados fueron siempre los mismos, he incluyeron el efecto del lote (6 niveles) y como covariables se ajustaron la edad al inicio del control, la edad al final del control y el número de cerdos por corral.

4.4.1. Modelo animal (MA)

$$y = Xb + Z_c c + Z_a a + e$$

Donde y representa el vector de las observaciones que contiene los valores de cada individuo correspondiente al carácter de estudio. X , Z_c , y Z_a , son matrices de incidencia que relacionan las observaciones con los efectos fijos y efectos

aleatorios del modelo; \mathbf{b} es el vector que contiene los efectos fijos y las covariables definidas; \mathbf{c} es un vector de efectos aleatorios que contiene el efecto de los corrales y para el que se asumió la siguiente distribución normal: $\mathbf{c} \sim N(0, \mathbf{I}\sigma_c^2)$; \mathbf{a} es un vector también aleatorio que contiene los valores de mejora (efectos aditivos) de los animales y sigue la siguiente distribución normal: $\mathbf{a} \sim N(0, \mathbf{A}\sigma_a^2)$ donde \mathbf{A} es la matriz de relaciones aditivas; y \mathbf{e} es un vector que contiene los valores residuales y que igualmente sigue una distribución normal: $\mathbf{e} \sim N(0, \mathbf{I}\sigma_e^2)$.

Bajo este modelo la estructura de varianza-covarianza entre los datos se puede representar por la matriz \mathbf{V} .

$$\mathbf{V} = \mathbf{Z}_c * \mathbf{I}\sigma_c^2 * \mathbf{Z}'_c + \mathbf{Z}_a * \mathbf{A}\sigma_a^2 * \mathbf{Z}'_a + \mathbf{I}\sigma_e^2$$

La matriz de varianza-covarianza entre los efectos aleatorios del modelo, será una matriz bloque diagonal.

$$\text{Var} \begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{c} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{A}\sigma_a^2 & 0 & 0 \\ 0 & \mathbf{I}\sigma_c^2 & 0 \\ 0 & 0 & \mathbf{I}\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

4.4.2. Modelo animal con el efecto de interacción social (MAS)

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{Z}_c\mathbf{c} + \mathbf{Z}_d\mathbf{a}_D + \mathbf{Z}_s\mathbf{a}_S + \mathbf{e}$$

Donde \mathbf{y} , \mathbf{X} , \mathbf{b} , \mathbf{Z}_c , \mathbf{c} , y \mathbf{e} se han definido previamente en el modelo MA; \mathbf{a}_D es un vector de efectos genéticos directos que se relaciona con las observaciones mediante la matriz de incidencia \mathbf{Z}_d ; \mathbf{a}_S es un vector que contiene los valores del efecto genético social, \mathbf{Z}_s su matriz de incidencia, que indica la correspondencia de los animales en los diferentes corrales.

Con este modelo se asume que la interacción entre los animales de diferente corral será nula y que es constante entre todas las parejas de animales de un mismo corral (Muir, 2005, Cantet and Cappa, 2008 y Chen et al., 2008).

La estructura de varianza-covarianza que se asumió entre los factores aleatorios del modelo fue la siguiente:

$$\text{Var} \begin{bmatrix} \mathbf{c} \\ \mathbf{a}_D \\ \mathbf{a}_S \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{I}\sigma_c^2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{A}\sigma_{a_D}^2 & \mathbf{A}\sigma_{a_D, a_S} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{A}\sigma_{a_D, a_S} & \mathbf{A}\sigma_{a_S}^2 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{I}\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

Los términos genéticos pueden representarse como:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{s} \end{bmatrix} = \mathbf{G} \otimes \mathbf{A}, \text{ siendo } \mathbf{G} = \begin{bmatrix} \sigma_{a_D}^2 & \sigma_{a_D, a_S} \\ \sigma_{a_D, a_S} & \sigma_{a_S}^2 \end{bmatrix}$$

donde, $\sigma_{a_D}^2$; Varianza genética directa, $\sigma_{a_S}^2$; Varianza genética social, σ_{a_S} ; Covarianza entre el efecto genético directo y social.

Bajo el modelo MAS cada individuo interactúa con n-1 miembros del grupo; siendo el número de miembros del grupo como ya se ha indicado en el apartado

teórico al hablar de este tipo de modelos, el valor total de mejora de un individuo i (VGT_i) será:

$$VGT_i = a_{D_i} + (n - 1)a_{S_i}$$

El VGT contiene el valor genético directo del individuo y el valor genético social, siendo este el efecto que el individuo ejerce sobre sus compañeros del grupo, se multiplica por $n-1$.

Considerando que los valores genéticos directos y sociales están correlacionados, la varianza de VGT será:

$$\sigma_{VGT}^2 = \sigma_{a_D}^2 + 2(n - 1)\sigma_{a_D, a_S} + (n - 1)^2\sigma_{a_S}^2 \quad (\text{Bergsma et al., 2008})$$

En este modelo la definición de la varianza fenotípica (σ_P^2) incluirá términos de covarianza que aparecen como consecuencia de que en el fenotipo de un animal influirán factores asociados a otros animales (los efectos genéticos sociales). Por lo tanto si entre los animales hay una cierta relación de parentesco estas covarianzas no serán nulas.

$$\sigma_P^2 = \sigma_{a_D}^2 + (n - 1)\sigma_{a_S}^2 + 2 * r * (n - 1)\sigma_{a_D, a_S} + r * (n - 1) (n - 2)\sigma_{a_S}^2 + \sigma_c^2 + \sigma_e^2$$

(Duijvesteijn et al., 2012)

En los datos del estudio, el coeficiente de parentesco promedio de los animales que comparten un corral fue de 0.13, siendo este el valor utilizado para calcular la varianza fenotípica.

Estos dos modelos se implementaron por un lado de manera univariada para los 9 caracteres previamente señalados y también de manera bivariada para estudiar las correlaciones entre todas las combinaciones dos a dos de caracteres.

Estos modelos se resolvieron utilizando procedimientos bayesianos, en los que mediante técnicas MCMC se caracterizaron las distribuciones marginales posteriores de los parámetros de interés (la media y la desviación estándar). Las distribuciones marginales estadísticas de los valores desconocidos se obtuvieron mediante el uso del algoritmo de Gibbs Sampling utilizando el software gibbsf90 (Misztal et al., 2002). Para los análisis se ejecutaron cadenas de 3.000.000 de muestras descartando las primeras 300.000 iteraciones y guardando una muestra por cada 10 iteraciones con el propósito de evitar altas correlaciones entre muestras consecutivas.

Como criterio de comparación entre los modelos se empleó el DIC (Spiegelhalter et al., 2002), este criterio considera la calidad del ajuste de los datos a los distintos modelos, pero penaliza el grado de complejidad de los modelos. Es decir, si un modelo se ajusta muy bien a los datos pero este es muy complejo (cuando está compuesto por una gran cantidad de parámetros), puede ocurrir que este no sea elegido como el mejor de los modelos frente a otro que se presenta con menor complejidad donde los datos no se ajustan muy bien como sucede para el primer modelo.

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1. Estimaciones de los efectos sistemáticos

Para interpretar los valores correspondientes a los coeficientes de regresión en la tabla 7 de los caracteres de comportamiento alimentario, es conveniente analizar los coeficientes de correlación fenotípica entre dichos caracteres, se ofrecen en la tabla 6.

Tabla 6. Coeficientes de correlación fenotípica entre los caracteres de comportamiento alimentario

	TA	TO	VC	IC
TA		-0.16	0.56	-0.6
TO			0.21	-0.35
VC				-0.64
IC				

TA: promedio diario de la tasa de alimentación, TO: tiempo total diario de ocupación en el comedero, VC: número total de visitas diarias al comedero, IC: promedio diario del intervalo entre comidas.

Con respecto a las correlaciones fenotípicas entre los caracteres de comportamiento se puede indicar que un patrón general observado es que un animal que come rápidamente tiene un mayor número de visitas (correlación positiva entre TA y VC) y el intervalo de tiempo entre visitas será más corto (correlaciones negativas entre TA e IC y entre VC e IC). La correlación entre TA y TO es negativa, este mismo signo se observa en otros estudios en los que se involucran animales de la misma línea Duroc (Rauw et al., 2006b) y también animales de otras razas (Fernández et al., 2011). Nuestra correlación entre TA y VC parece positiva y relativamente alta, en otros estudios esta correlación ciertamente varía bastante entre poblaciones (Fernández et al., 2011) y en general su magnitud es menor que la obtenida en nuestros resultados. Algo similar ocurre para la correlación entre TO y VC, aunque ahora en nuestro caso la correlación es menor aunque también positiva. Lo que sugiere que un aumento del tiempo de ocupación en el comedero se consigue no aumentando la duración de cada una de las visitas sino aumentándose el número de visitas. En otros trabajos (Rauw et al., 2006b; Fernández et al., 2011; Do et al., 2013) esta correlación es en general de magnitud baja y variable entre distintas razas. En general en los trabajos citados la definición de las variables se hizo de manera diferente, en base a visitas reales al comedero y no como se ha hecho en nuestro estudio que es a partir de datos resúmenes por hora del día, lo que sin duda puede provocar diferencias en los resultados que se discuten.

Las estimaciones de los efectos fijos obtenidos con el modelo animal (MA) en su análisis univariado se muestran en la tabla 7. Las estimaciones de los efectos de los distintos lotes muestran que aunque las diferencias entre los mismos parecen importantes para todos los caracteres estudiados, los grandes errores observados impiden finalmente declarar como estadísticamente diferentes los distintos lotes estudiados.

Tabla 7. Estimaciones de los efectos sistemáticos del modelo MA

	Lote 1	Lote 2	Lote 3	Lote 4	Lote 5	Lote 6	EI	EF	NA/C
TA (g/min)	60.51 (30.93)	55.13 (25.54)	50.82 (28.12)	65.1 (29.46)	51.7 (27.36)	55.38 (28.11)	-0.39 (0.31)	0.21* (0.105)	-1.01* (0.79)
TO (min)	57.25 (20.61)	69.25 (16.99)	52.84 (18.68)	61.46 (19.55)	55.6 (18.23)	59.47 (18.71)	0.21 (0.214)	-0.03 (0.073)	-0.43 (0.51)
VC (visitas)	18.57 (6.33)	20.88 (5.41)	19.99 (5.95)	22.28 (6.23)	17.52 (5.6)	18.28 (5.95)	-0.03 (0.06)	0.006 (0.019)	-0.67* (0.22)
IC (h)	-2.752 (2.04)	-2.3 (1.7)	-1.74 (1.86)	-2.61 (1.95)	-1.73 (1.81)	-2.15 (1.87)	0.02 (0.021)	0.017* (0.007)	0.072 (0.055)
GMD (hg)	0.09 (1.83)	1.61 (1.51)	-0.02 (1.66)	0.89 (1.74)	0.99 (1.62)	1.27 (1.66)	0.02 (0.019)	0.033* (0.006)	-0.009 (0.045)
CMD (hg)	-3.2 (5.66)	-0.78 (4.72)	-6.25 (5.2)	-3.39 (5.45)	-3.3 (5.02)	-1.61 (5.21)	0.04 (0.057)	0.12* (0.019)	0.11 (0.16)
ICA ((CMD/GMD) x10)	23.56 (3.95)	21.2 (3.35)	20.05 (3.68)	20.8 (3.8)	20.57 (3.49)	21.31 (3.68)	-0.05 (0.04)	0.047* (0.013)	0.14 (0.13)
P180 (kg)	70.41 (23.94)	79.47 (20.16)	62.19 (22.25)	72.13 (23.3)	75.04 (21.2)	79.59 (22.23)	-0.21 (0.23)	0.32* (0.072)	0.015 (0.77)
GD (mm)	-1.766 (7.46)	1.54 (6.16)	-5.19 (6.81)	-4.11 (7.12)	-6.6 (6.62)	2.44 (6.8)	0.008 (0.075)	0.12* (0.024)	-0.07 (0.19)

TA: promedio diario de la tasa de alimentación, TO: tiempo total diario de ocupación en el comedero, VC: número total de visitas diarias al comedero, IC: promedio diario del intervalo entre comidas, GMD: ganancia media diaria, CMD: consumo medio diario, ICA: índice de conversión alimenticia, P180: peso a los 180 días de edad, GD: grasa dorsal. EI: edad inicial de la evaluación de los animales, EF: edad final de la evaluación de los animales, NA/C: número de animales por corral. *Probabilidad superior a 0.95 de que el valor de la regresión sea mayor que cero.

Si se calculan intervalos de confianza al 95% (IC95) centrados en la media posterior asumiendo que la distribución marginal posterior sigue una normal, se observa que dentro de carácter los IC95 para los distintos niveles de lote se solapan entre sí. No se aprecia un efecto de la edad al inicio para ningún carácter, pero sí para la edad al final del período del cebo para todos los caracteres excepto TO y VC. Con respecto a los caracteres de comportamiento alimentario un alargamiento de un día del período de cebo supondrá un incremento tanto de la tasa de alimentación, como del intervalo de tiempo entre cada visita al alimentador. Este resultado es incoherente con la relación fenotípica que se ha observado entre TA e IC, ya que dada la correlación fenotípica negativa entre ambas variables sería de esperar coeficientes de regresión de signo diferente, en cualquier caso se ha de señalar que la magnitud del coeficiente de regresión de IC sobre la edad al final del cebo es ciertamente bajo, y se declara como diferente de cero como consecuencia de la baja magnitud de su error. En relación a los caracteres productivos, incrementos de la edad al final del cebo suponen aumentos en todos los caracteres bajo estudio. La ganancia media diaria aumenta a razón de 3.3 gr/d por día que se retrasa el fin del cebo, el consumo medio diario aumenta a razón de 12 gr/d por día de incremento de la duración del cebo. Debido a que el incremento de consumo diario es mayor que el de la ganancia de peso diario el índice de conversión diario se deteriora por día de retraso del fin de cebo, aumenta 0.0047 puntos por día. Con respecto a P180 y al espesor de tocino, prolongar un día la duración del cebo supondrá aumentarlos en 320 gr y 0.12 mm, respectivamente. La

media de edad al final del cebo fue de 175.3 días, como se ha indicado incrementos de la edad al final del cebo parecen suponer un detrimento de la eficiencia de la producción, por lo tanto se podría indicar que en los lotes considerados se ha superado por poco la edad óptima de sacrificio, que probablemente se hubiese alcanzado cuando los animales tenía en promedio unos 100-105 Kg de peso vivo. El tamaño del corral únicamente parece asociarse con la tasa de alimentación (TA) y el número de visitas al comedero (VC), en el sentido de que el incremento de un animal en el corral supondrá una disminución de la tasa de alimentación (los animales comen más lentamente) y una disminución del número de visitas al comedero. Esto último pudiera ser esperable por el hecho de que el tiempo disponible del comedero por animal se va a ver disminuido al haber más individuos por corral, lo que va a hacer que el animal tenga menos probabilidad de encontrar el comedero libre y lo ocupe. Sin embargo, el hecho de que haya una menor tasa de ingesta no es algo esperable pues bajo mayor presión social sería de esperar que los animales comiesen más rápidamente. En cualquier caso, se ha de señalar que la relación entre ambos coeficientes de regresión responde a la relación observada entre las variables (tabla 6). También se debe señalar que para los caracteres de comportamiento, los errores asociados con la regresión sobre el tamaño del corral mostraron valores importantes y esto podría explicar la cierta falta de coherencia entre algunos de los coeficientes obtenidos.

5.2. Heredabilidades, ratios y correlaciones de los efectos genéticos directos y los efectos genéticos sociales con los modelos univariados MA y MAS

En la tabla 8 se presentan las estimas de heredabilidad para los caracteres productivos utilizando modelos univariados. Analizando los resultados del modelo MA se puede apreciar que en general las estimas de heredabilidad son bastante altas, solamente para ICA el valor de heredabilidad está por debajo de 0.3. En estudios previos de esta línea (Tibau et al., 1999) se obtuvieron valores similares para las características de peso final, espesor de tocino dorsal y también para crecimiento. El efecto de corral para GMD y GD supuso en torno al 5% de la varianza fenotípica, mientras que para CDM, P180 e ICA llegó al 10, 15 y 17% respectivamente.

La consideración del modelo de interacción social supone tener en cuenta una componente genética extra, el efecto genético social, correlacionado con el efecto genético directo. Si se analizan los cocientes de varianza genética aditiva directa sobre la varianza fenotípica no se aprecian cambios importantes, simplemente un ligero aumento con respecto a la heredabilidad del modelo animal sin efectos sociales. Sin embargo el cociente de la varianza genética total sobre la varianza fenotípica (T^2) sí que muestra valores muy diferentes de la heredabilidad con el modelo animal, esto es debido por un lado a la variación del efecto genético social y por otro a la correlación entre efectos genéticos directos y sociales. En la tabla 8 se puede ver como los cocientes sobre la varianza fenotípica que implican a estos términos en el numerador se caracterizan por tener unos errores muy importantes y por tanto no se puede

afirmar con seguridad la magnitud real de estos parámetros, pues por ejemplo las probabilidades de que las correlaciones entre efectos genéticos directos y sociales fuesen positivas o negativas son ambas no despreciables (valores no computados explícitamente). El signo y la magnitud de las correlaciones entre los efectos genéticos directos y los sociales en otros estudios (Bergsma et al., 2008; Chen et al., 2009; Bouwman et al., 2010; Hsu et al., 2010) es muy variable y al igual que ocurre en nuestro caso, siempre los errores son muy importantes. A pesar de la gran incertidumbre de nuestros parámetros, en otros trabajos se obtuvieron valores similares del ratio de la varianza genética total sobre la varianza fenotípica para CMD y GMD (Bergsma et al., 2008). En el trabajo realizado por Chen et al. (2009), para el carácter GMD se obtuvieron valores de T^2 superiores a 1, como ocurre en nuestro caso para ICA y P180, esto indica que en la población de Chen et al (2009) los efectos sociales juegan sobre GMD un papel más importante que en la nuestra y en la de Bergsma et al. (2008). Algo similar a lo que en nuestro caso ocurre para los caracteres P180 e ICA.

Tabla 8. Descripción de las heredabilidades de los caracteres de producción utilizando los modelos MA y MAS

		GMD (hg)	CMD (hg)	ICA (CMD/GMD)x10	P180 (kg)	GD (mm)
MA	σ_P^2	0.72(0.055)	0.07(0.01)	0.04(0.003)	118.35(9.65)	11.94(0.88)
	h^2	0.46(0.15)	0.47(0.12)	0.25(0.09)	0.57(0.13)	0.59(0.12)
	c^2	0.04(0.025)	0.10(0.04)	0.17(0.04)	0.15(0.04)	0.061(0.02)
	DIC	-134647.19	-122877.56	-250936.63	-269446.27	-54491.57
MAS	σ_P^2	0.74(0.06)	7.28(0.74)	3.99(0.46)	128.22(15.50)	12.62(1.13)
	$\sigma_{V_{GT}}^2$	0.40(0.23)	5.84(3.59)	4.68(2.62)	134.93(85.80)	10.03(4.91)
	$T^2 = \sigma_{V_{GT}}^2 / \sigma_P^2$	0.52(0.27)	0.77(0.42)	1.12(0.54)	1.001(0.55)	0.77(0.33)
	$\text{cor}(a_D, a_S)$	-0.54(0.41)	-0.19(0.60)	0.37(0.55)	-0.29(0.55)	-0.13(0.61)
	$\sigma_{a_D}^2 / \sigma_P^2$	0.49(0.16)	0.50(0.13)	0.29(0.09)	0.54(0.13)	0.62(0.12)
	Cov / σ_P^2	-0.49(0.43)	-0.21(0.47)	0.28(0.34)	-0.47(0.65)	-0.11(0.38)
	Soc / σ_P^2	0.52(0.47)	0.48(0.46)	0.54(0.43)	0.93(0.69)	0.26(0.27)
	$(\text{Cov} + \text{Soc}) / \sigma_P^2$	0.03(0.32)	0.26(0.44)	0.82(0.55)	0.45(0.59)	0.15(0.35)
	c^2	0.04(0.029)	0.08(0.04)	0.09(0.06)	0.10(0.06)	0.05(0.03)
	DIC	-156321.84	-141111.40	-264843.36	-323096.001	-63855.48

GMD: ganancia media diaria, CMD: consumo medio diario, ICA: índice de conversión alimenticia, P180: peso a los 180 días de edad, GD: grasa dorsal, σ_P^2 : varianza fenotípica, $\sigma_{a_D}^2$: varianza genética directa, h^2 : heredabilidad, c^2 : varianza del corral / σ_P^2 , $\sigma_{V_{GT}}^2$: varianza genética total, $\sigma_{a_S}^2$: varianza genética social, σ_{a_D, a_S} : covarianza entre los efectos genético directo y social, Cov : $2(n-1)\sigma_{a_D, a_S}$, Soc : $(n-1)^2\sigma_{a_S}^2$, $\text{cor}(a_D, a_S)$: Correlación genética entre efectos genéticos directos y sociales. DIC: criterio de comparación entre modelos.

Para la mayor parte de los caracteres en los modelos de interacción social (Tabla 8), un indicio importante del papel que pueden estar jugando los efectos genéticos sociales, independientemente de las imprecisas estimas que se obtienen, es que se observa una reducción del ratio de la varianza del corral con respecto al modelo animal sin efectos sociales, en algunos casos el efecto de corral se reduce a la mitad, como sucede para ICA. Esta reducción de la varianza

explicada por el efecto de corral al incluir los efectos genéticos sociales en los modelos fue previamente reportada por Bergsma et al. (2008) para el carácter GMD. Otra indicación clara de la relevancia de los efectos de interacción social nos la ofrece la importante reducción del DIC entre el modelo animal y el modelo animal con efectos de interacción social.

De manera equivalente a lo ofrecido para los caracteres productivos, la tabla 9 presenta estimas de heredabilidad para los caracteres de comportamiento, se puede decir que se tratan todos ellos de caracteres con heredabilidades medias-altas (0.40-0.46), otros estudios (Hall, 1997; Young, 2012) corroboran los resultados obtenidos en nuestra población para los caracteres TA, TO y VC. Para el carácter VC la varianza entre corrales supone hasta un 20% de la varianza fenotípica, para los otros tres caracteres este cociente está en torno al 5%. En otros estudios (Do et al., 2013) estos cocientes para los caracteres TA, TO y VC están en torno a 5-9%.

Tabla 9. Descripción de las heredabilidades de los caracteres de comportamiento alimentario utilizando los modelos MA y MAS

		TA (g/min)	TO (min)	VC (visitas)	IC (h)
MA	σ_p^2	202.08(13.07)	94.28(6.18)	8.36(0.67)	0.93(0.06)
	h^2	0.43(0.09)	0.39(0.10)	0.46(0.1)	0.41(0.09)
	c^2	0.06(0.03)	0.04(0.02)	0.20(0.04)	0.06(0.02)
	DIC	-14925.02	-47121.82	-26298.24	-16164.88
MAS	σ_p^2	214.01(16.65)	93.38(6.78)	9.41(1.17)	0.94(0.07)
	$\sigma_{V_{GT}}^2$	150.93(77.15)	25.99(23.12)	11.54(7.12)	0.39(0.33)
	$T^2 = \sigma_{V_{GT}}^2 / \sigma_p^2$	0.69(0.32)	0.27(0.22)	1.17(0.62)	0.40(0.31)
	$\text{cor}(a_D, a_S)$	-0.007(0.64)	-0.83(0.25)	-0.03(0.55)	-0.64(0.34)
	$\sigma_{a_D}^2 / \sigma_p^2$	0.46(0.10)	0.40(0.01)	0.45(0.10)	0.44(0.09)
	Cov / σ_p^2	-0.02(0.32)	-0.75(0.40)	-0.05(0.46)	-0.46(0.32)
	Soc / σ_p^2	0.25(0.23)	0.61(0.47)	0.76(0.54)	0.43(0.37)
	$(\text{Cov} + \text{Soc}) / \sigma_p^2$	0.23(0.34)	-0.14(0.24)	0.71(0.66)	-0.03(0.31)
	c^2	0.04(0.03)	0.05(0.03)	0.11(0.08)	0.06(0.034)
	DIC	-16351.68	-52658.39	-29918.40	-18199.10

TA: promedio diario de la tasa de alimentación, TO: tiempo total diario de ocupación en el comedero, VC: número total de visitas diarias al comedero, IC: promedio diario del intervalo entre comidas, σ_p^2 : varianza fenotípica, $\sigma_{a_D}^2$: varianza genética directa, h^2 : heredabilidad, c^2 : varianza del corral / σ_p^2 , $\sigma_{V_{GT}}^2$: varianza genética total, $\sigma_{a_S}^2$: varianza genética social, σ_{a_D, a_S} : covarianza entre los efectos genético directo y social, Cov : $2(n-1)\sigma_{a_D, a_S}$, Soc : $(n-1)^2\sigma_{a_S}^2$, $\text{cor}(a_D, a_S)$: Correlación genética entre efectos genéticos directos y sociales. DIC: criterio de comparación entre modelos.

Con respecto a los resultados del modelo de interacción social se puede indicar que similarmente a lo que ocurría para los caracteres de producción, los cocientes que implican a los efectos genéticos directos son similares a las heredabilidades del modelo animal. Y por otra parte, tanto los cocientes que implican los términos que incluyen las varianzas genéticas sociales (Cov : $2(n-1)\sigma_{a_D, a_S}$ y Soc : $(n-1)^2\sigma_{a_S}^2$, en la Tabla 9) y las correlaciones entre efectos genéticos directos y sociales tienen asociados unos errores tan importantes que

es difícil asegurar algo de manera precisa respecto a ellos aunque para TO la correlación entre efectos genéticos directos y sociales es altamente negativa (-0.83 ± 0.25). Sin embargo, particularmente para VC, en el que la varianza de corral se reduce a casi la mitad, el papel que han de jugar los efectos genéticos sociales parece muy importante. No se tiene constancia de la aplicación en trabajos previos de los modelos de interacción social a los caracteres de comportamiento alimentario.

5.3. Correlaciones entre los efectos aditivos con el modelo MA

Consumo y ganancia diarios se asocian positivamente y con una magnitud importante (tabla 10). La correlación que existe entre ICA y GMD hace difícil plantear a esta última como un carácter a través del cual, de manera indirecta mejorar la eficiencia de la transformación de alimento. En otras líneas Duroc (Do et al., 2013) sin embargo, por tener la correlación un claro signo negativo, la mejora de la eficiencia de manera indirecta actuando sobre la GMD pudiera ser una alternativa. Do et al. (2013), también reporta correlaciones negativas entre ICA y GMD para una línea Landrace, aunque al igual que nosotros, ofrece también estimas positivas de la correlación para una población Yorkshire. A pesar de esto, con respecto a nuestra estima, hay que señalar que la correlación entre ICA y GMD tiene asociado un error muy grande, y aunque su media posterior es positiva no se puede descartar que fuese cero o incluso negativa, de hecho la probabilidad de que sea menor que cero es de 0.2, esta probabilidad para el resto de correlaciones de la tabla es nula.

Actualmente la línea con la que se trabaja se selecciona para reducir el espesor de tocino dorsal y aumentar el peso final (además de para incrementar su prolificidad), a la vista de nuestros resultados, con este criterio sería difícil esperar una mejora de la eficiencia alimentaria, pues aunque al actuar sobre el tocino mejoraría la eficiencia, la acción sobre el peso final la empeoraría. Pero en cualquier caso, la correlación positiva y relativamente alta (0.61) entre GD y P180 haría bastante ineficiente un índice que simultáneamente quiera disminuir el primero aumentando el segundo. En este escenario de parámetros genéticos la opción más sensata para mejorar la eficiencia de los animales, sin tener medidas de consumo, podría ser considerar exclusivamente como criterio de selección la reducción del espesor de tocino dorsal, aunque con este criterio no se mejoraría (o incluso pudiera disminuir) la capacidad de crecimiento de los animales. La correlación relativamente alta obtenida entre GD y P180 pudiera ser propia de poblaciones con alto contenido graso, en otras líneas más magras se observan correlaciones más bajas (Noguera et al., 2002; Bidanel et al., 1994).

En el caso de que se dispusiese de medidas de consumo, el índice para seleccionar debiera por un lado contemplar el ICA y por otro el espesor de tocino dorsal, pero al igual que antes, para actuar sobre las capacidades de crecimiento del animal habría que considerar bien el peso final o la GMD, que al estar desfavorablemente asociados con los otros caracteres reduciría la eficiencia del proceso de selección para mejorar la eficiencia alimentaria. Por lo tanto sería un problema difícil considerar de manera conjunta la reducción de la grasa, la reducción del consumo y el aumento del crecimiento magro, quizás una

alternativa fuese pensar en disociar temporalmente, es decir tomar medidas a distintas edades, del peso y del espesor de tocino.

Tabla 10. Correlaciones entre los efectos aditivos de los caracteres de producción

	GMD	CMD	ICA	P180	GD
GMD		0.93(0.05)*	0.42(0.42)	0.97(0.016)*	0.64(0.15)*
CMD			0.71(0.25)	0.94(0.03)*	0.87(0.07)*
ICA				0.46(0.34)*	0.86(0.14)*
P180					0.61(0.13)*
GD					

GMD: ganancia media diaria, CMD: consumo medio diario, ICA: índice de conversión alimenticia, P180: peso a los 180 días de edad, GD: grasa dorsal. *: Probabilidad superior a 0.95 o inferior a 0.05 de que el valor sea mayor que cero.

Las correlaciones genéticas entre caracteres de comportamiento alimentario se muestran en la tabla 11. Para el caso de las correlaciones en las que se implica el TO con TA e IC, no se puede declarar si las mismas son positivas o negativas, ya que la probabilidad de que sean mayores a cero está en torno a 0.17. En otras razas la correlación entre los caracteres TO y TA se presenta con valores altos y negativos con un rango entre -0.60 y -0.89 (Hall, 1997; Young, 2012), incluso para la raza Duroc esta correlación es de -0.87 (Do et al., 2013). La relación entre TO y VC, que en nuestro caso es baja aunque parece ser positiva, en otras poblaciones también ha mostrado una tendencia similar (0.44, Hall, 1997). Para el resto de las correlaciones genéticas de la tabla si hay soporte estadístico para declararlas positivas o negativas. Similarmente a lo que ocurre para las correlaciones fenotípicas brutas (tabla 6) las correlaciones de IC con TA y VC son negativas. Esto significa que los animales que tienen un menor tiempo entre visitas (IC) tienden a tener mayor tasa de ingestión de alimento y también mayor número de visitas al comedero. El IC es un carácter no muy estudiado en trabajos en los que se explora el componente genético de este tipo de caracteres de comportamiento y por lo tanto no se pueden comparar nuestras estimas con las de otros autores. La correlación genética entre TA y VC en nuestro caso, al igual que ocurría con la correlación fenotípica bruta, es claramente positiva, lo que no es el caso de otros trabajos, en los que se muestran correlaciones que parecen ser negativas (-0.42, Hall, 1997).

Con respecto a la comparación de nuestros resultados con los de otros trabajos al respecto de los caracteres de comportamiento, como ya se ha indicado, cabe señalar que en nuestro caso la definición de los caracteres se establece a partir de la información de cada hora que el sistema de control de consumo almacena; sin embargo en la mayor parte de trabajos aquí discutidos los caracteres se definen a partir de visitas reales al comedero, de ahí que parte de las discrepancias observadas se puedan deber a la diferente definición de los caracteres considerados.

Tabla 11. Correlaciones entre los efectos aditivos de los caracteres de comportamiento alimentario

	TA	TO	VC	IC
TA		-0.18(0.2)	0.64(0.11)*	-0.78(0.1)*
TO			0.29(0.2)	-0.20(0.2)
VC				-0.68(0.11)*
IC				

TA: promedio diario de la tasa de alimentación, TO: tiempo total diario de ocupación en el comedero, VC: número total de visitas diarias al comedero, IC: promedio diario del intervalo entre comidas. *: Probabilidad superior a 0.95 o inferior a 0.05 de que el valor sea mayor que cero.

Entre grupos de caracteres (tabla 12) las correlaciones genéticas presentan unos errores que no permiten claramente discernir el signo de la asociación, si es que la hay, aunque en cualquier caso parece que en general se trata de correlaciones de magnitudes bajas; por tanto, el papel que pueden jugar los caracteres de comportamiento alimentario para mejorar las predicciones de los valores genéticos de los caracteres de crecimiento y eficiencia al incluirse los primeros en las evaluaciones genéticas multivariadas parece bastante limitado. Otros estudios (Hall, 1997; Young, 2012) obtuvieron estimas de las correlaciones genéticas entre caracteres de comportamiento alimentario y de producción similares a las nuestras, aunque para ellas la magnitud de los errores fueron menores, por ejemplo, en el estudio realizado por Young (2012), las estimas de las correlaciones entre TA y GMD, TO y GMD, TO y CMD, y entre GD y TO fueron, respectivamente 0.29, 0.32, 0.32y 0.30.

Tabla 12. Correlaciones entre los efectos aditivos de los caracteres de producción y los de comportamiento alimentario

	GMD	CMD	ICA	P180	GD
TA	0.29(0.21)	0.14(0.20)	-0.22(0.23)	0.31(0.18)	0.14(0.19)
TO	0.40(0.25)	0.35(0.20)	0.11(0.26)	0.23(0.21)	0.39(0.18)*
VC	0.21(0.22)	-0.03(0.20)	-0.42(0.22)	0.05(0.20)	-0.21(0.18)
IC	-0.01(0.23)	0.10 (0.21)	0.22(0.26)	-0.01(0.20)	-0.1(0.19)

TA: promedio diario de la tasa de alimentación, TO: tiempo total diario de ocupación en el comedero, VC: número total de visitas diarias al comedero, IC: promedio diario del intervalo entre comidas, GMD: ganancia media diaria, CMD: consumo medio diario, ICA: índice de conversión alimenticia, P180: peso a los 180 días de edad, GD: grasa dorsal. *Probabilidad superior a 0.95 o inferior a 0.05 de que el valor sea mayor que cero.

5.4. Correlaciones entre los efectos genéticos directos y entre los efectos genéticos sociales, para caracteres de producción, de comportamiento y entre ambos grupos.

El signo y la magnitud de las correlaciones entre efectos genéticos directos de los caracteres de producción (triangular superior de la tabla 13) son similares a las ofrecidas para los efectos aditivos obtenidos con el modelo animal (MA). A modo general se pudiera señalar que para el caso de los efectos genéticos directos se aprecia una ligera disminución de la magnitud de las correlaciones con respecto a lo obtenido para el caso del modelo animal (MA). Para el caso concreto del ICA con la GMD, parece que la disminución de esta correlación es bastante importante aunque sigue sin poderse clarificar el signo de la correlación. A pesar de esta limitación estadística este resultado pudiera ser

relevante ya que gran parte de la correlación aditiva que parece ser desfavorable que se observa entre ICA y GMD (tabla 10), es de origen social y por lo tanto los efectos genéticos directos en estos dos caracteres sería independientes, lo que permitiría actuar de manera eficiente en ambos, cosa que sería más difícil si nos fijamos en los valores aditivos del modelo animal.

Las correlaciones entre efectos genéticos sociales (triangular inferior de la tabla 13) en general muestran un signo y magnitud similar a las correlaciones genéticas directas. Para las correlaciones entre ICA y GMD por un lado, e ICA y CMD por otro, se aprecian los cambios más importantes con respecto a la correlación entre efectos genéticos directos, ahora parecen claramente positivas y de magnitud superior a 0.5. Es decir, al parecer, los animales con efecto genético social favorable para crecimiento van a tener un efecto genético social desfavorable para ICA. Esto está mediado por la mayor magnitud, para el caso de los efectos genéticos sociales que para los efectos genéticos directos, de la correlación entre ICA y CMD.

Tabla 13. Correlaciones genéticas directas (sobre la diagonal) y correlaciones genéticas sociales (bajo la diagonal) entre los caracteres de producción

	GMD	CMD	ICA	P180	GD
GMD					
CMD	0.83(0.13)*				
ICA	0.51(0.20)*	0.81(0.27)*			
P180	0.88(0.07)*	0.96(0.02)*	0.65(0.23)*		
GD	0.64(0.24)*	0.75(0.17)*	0.63(0.32)*	0.83(0.19)*	

GMD: ganancia media diaria, CMD: consumo medio diario, ICA: índice de conversión alimenticia, P180: peso a los 180 días de edad, GD: grasa dorsal.*Probabilidad superior a 0.95 o inferior a 0.05 de que el valor sea mayor que cero.

El signo y la magnitud de las correlaciones entre efectos genéticos directos para los caracteres de comportamiento (triangular superior de la tabla 14) son similares a los ofrecidos para los efectos aditivos (tabla 11). Ahora la correlación entre efectos genéticos directos de IC y TO parece claro que es de signo negativo, lo que no ocurría entre los efectos aditivos (Tabla 11) Con respecto a las correlaciones entre los efectos genéticos sociales (triangular inferior de la tabla 14) en general los errores son muy grandes, y solamente se puede afirmar que sea claramente positiva la que existe entre TA y VC, en este caso los animales con efectos genéticos sociales que hacen aumentar el número de visitas al comedero de sus compañeros van a tener efectos genéticos sociales que también hacen a sus compañeros comer más rápidamente. Un ejemplo de estos animales pudieran ser los individuos agresivos que impiden a sus compañeros estar mucho tiempo en el comedero, aunque para este carácter no hay asociación clara, lo que hace que los no agresivos tengan que ir muy frecuentemente a comer, y una vez en el comedero han de comer rápido pues pueden ser expulsados de él. Esta interpretación de la correlación en términos de la estructura social del grupo se ha de interpretar con precaución ya que en nuestro estudio no se disponen de medidas directas del ranking social ni tampoco del grado de interacción social entre los animales. Lo que sí parece

claro es que esta la estructura de correlación de efectos sociales observada entre los caracteres pudiera responder a cierta estructura social desconocida.

Tabla 14. Correlaciones genéticas directas (sobre la diagonal) y correlaciones genéticas sociales (bajo la diagonal) entre los caracteres de comportamiento alimentario

	TA	TO	VC	IC
TA				
TO	0.06(0.36)			
VC	0.62(0.20)*	0.38(0.27)		
IC	0.16(0.42)	-0.25(0.32)	0.26(0.51)	

TA: promedio diario de la tasa de alimentación, TO: tiempo total diario de ocupación en el comedero, VC: número total de visitas diarias al comedero, IC: promedio diario del intervalo entre comidas*Probabilidad superior a 0.95 o inferior a 0.05 de que el valor sea mayor que cero.

Entre los caracteres de producción y los de comportamiento alimentario las correlaciones entre efectos genéticos directos (tabla 15), al igual que ocurrió para los efectos genéticos aditivos (tabla 10), son generalmente bajas. El único carácter que parece mostrar correlaciones genéticas directas de cierta magnitud con las características productivas es el tiempo de ocupación, parece claro que los efectos genéticos directos de este carácter se asocian positivamente con efectos genéticos directos para ganancia, consumos, pesos finales y espesores de tocino. Por lo tanto incluir en la evaluación genética el TO, considerándolo mediante un modelo de interacción social, va a mejorar la precisión de las evaluaciones genéticas particularmente para CMD y P180. Hay que señalar que para el caso de los efectos aditivos (tabla 12) estas asociaciones no eran tan evidentes como lo son para el caso de los efectos genéticos directos.

Tabla 15. Correlaciones genéticas directas entre los caracteres de producción y los de comportamiento alimentario

	GMD	CMD	ICA	P180	GD
TA	0.17(0.19)	0.21(0.20)	-0.36(0.2)	0.17(0.15)	0.17(0.20)
TO	0.34(0.14)*	0.61(0.18)*	0.18(0.16)	0.51(0.17)*	0.38(0.09)*
VC	0.12(0.16)	-0.08(0.14)	-0.09(0.17)	0.03(0.14)	-0.1(0.19)
IC	-0.1(0.14)	-0.06(0.16)	-0.06(0.22)	0.004(0.12)	-0.16(0.11)

TA: promedio diario de la tasa de alimentación, TO: tiempo total diario de ocupación en el comedero, VC: número total de visitas diarias al comedero, IC: promedio diario del intervalo entre comidas, GMD: ganancia media diaria, CMD: consumo medio diario, ICA: índice de conversión alimenticia, P180: peso a los 180 días de edad, GD: grasa dorsal. *Probabilidad superior a 0.95 o inferior a 0.05 de que el valor sea mayor que cero.

Las correlaciones genéticas sociales entre los caracteres de comportamiento alimentario y los de producción (tabla 16) presentan unos errores muy grandes y en general es difícil percibir un patrón claro en las mismas. Quizás las asociaciones más evidentes por su magnitud se observan entre TA y GMD, entre VC e ICA y entre P180 e IC. Por un lado los animales con efectos genéticos sociales que harán a sus compañeros crecer más, tienen efectos genéticos sociales que hacen comer a sus compañeros más rápidamente. Por otro lado, los animales que tienen efectos genéticos sociales para mejorar el ICA de sus compañeros tienen efectos sociales que los hacen ir un mayor número de veces

al día al comedero. Resulta algo sorprendente la asociación que se aprecia en relación al P180 y el IC, los animales que tienen efectos sociales para hacer a sus compañeros pesar más al final del cebo también van a hacer que sus compañeros tengan intervalos entre visitas más largos, y por lo tanto sería de esperar que también tuviesen menores TO y VC, aunque estas últimas correlaciones negativas no se aprecian en la tabla 16.

Tabla 16. Correlaciones genéticas sociales entre los caracteres de producción y los de comportamiento alimentario

	GMD	CMD	ICA	P180	GD
TA	0.74(0.36)	0.27(0.49)	0.14(0.29)	0.40(0.43)	0.16(0.45)
TO	0.31(0.35)	0.13(0.25)	-0.12(0.48)	-0.29(0.29)	0.13(0.32)
VC	0.34(0.40)	-0.002(0.43)	-0.69(0.19)*	0.15(0.50)	0.01(0.39)
IC	0.11(0.36)	0.24(0.35)	0.30(0.28)	0.51(0.23)*	0.03(0.38)

TA: promedio diario de la tasa de alimentación, TO: tiempo total diario de ocupación en el comedero, VC: número total de visitas diarias al comedero, IC: promedio diario del intervalo entre comidas, GMD: ganancia media diaria, CMD: consumo medio diario, ICA: índice de conversión alimenticia, P180: peso a los 180 días de edad, GD: grasa dorsal. *Probabilidad superior a 0.95 o inferior a 0.05 de que el valor sea mayor que cero.

En ninguno de los trabajos encontrados en la literatura se han hallado estimas de correlaciones genéticas entre caracteres tanto de comportamiento como productivos obtenidas usando modelos de interacción social. Por lo tanto nuestros resultados no los podemos comparar con los de otros trabajos.

5.5. Correlaciones entre los efectos genéticos directos y sociales entre caracteres de producción de comportamiento alimentario y entre ambos grupos.

Las correlaciones entre los efectos genéticos directos y los efectos genéticos sociales entre los caracteres de producción (tabla 17) reflejan la asociación entre los efectos de los genes de un individuo para un determinado carácter que influyen sobre él mismos para un carácter y los efectos de sus genes en otros caracteres de sus compañeros de grupo. En general, en esta tabla se presentan estimas de correlaciones con errores importantes, lo que dificulta definir las magnitudes con precisión, sin embargo, se observan algunos casos claros como sucede con la correlación negativa entre el efecto genético directo de P180 y el efecto genético social de CMD (-0.77), esto indica que aquellos animales con genes favorables para incrementar el su P180 presentan genes que reducen el CMD de sus compañeros de grupo. De manera equivalente la correlación estimada entre el efecto genético directo para GD y el efecto genético social para GMD fue fuertemente negativa (-0.8). Lo que implica que los individuos con genes favorables para disminuir su propia deposición de grasa van a tener genes también favorables para hacer crecer a sus compañeros de corral. Estas dos relaciones negativas (P180 con CMD y GD con GMD) se podría decir que son favorables si el propósito fuese mejorar el crecimiento mientras se quiere hacer disminuir el espesor de tocino dorsal y el consumo. Sin embargo, el análisis de las otras correlaciones implicadas en la relación entre los caracteres (tabla 13 y tabla 8), seguiría apuntado a la dificultad de alcanzar el propósito de disminuir

consumo y grasa, a la vez que se incrementa el crecimiento. A pesar de esto, el mensaje a transmitir sería que con la consideración de los efectos sociales en los modelos pueden aparecer correlaciones favorables entre componentes de caracteres para los que inicialmente sería compleja su consideración conjunta en selección. En los índices de selección lo que habría que hacer es dar más peso a los componentes favorable correlacionados frente a los desfavorablemente correlacionados.

Tabla 17. Correlaciones entre los efectos genéticos directos (columnas) y sociales (filas) de los caracteres de producción

	GMD_Ad	CMD_Ad	ICA_Ad	P180_Ad	GD_Ad
GMD_As		-0.13(0.30)	0.84(0.05)*	-0.15(0.39)	-0.80(0.13)*
CMD_As	-0.41(0.41)		-0.23(0.51)	-0.77(0.14)*	-0.34(0.25)
ICA_As	-0.43(0.27)	-0.33(0.32)		-0.36(0.37)	-0.2(0.25)
P180_As	-0.27(0.47)	-0.50(0.23)*	0.65(0.20)*		-0.43(0.30)
GD_As	0.11(0.47)	-0.54(0.40)	0.17(0.37)	-0.25(0.46)	

GMD: ganancia media diaria, CMD: consumo medio diario, ICA: índice de conversión alimenticia, P180: peso a los 180 días de edad, GD: grasa dorsal. *Probabilidad superior a 0.95 o inferior a 0.05 de que el valor sea mayor que cero.

Las correlaciones entre los efectos genéticos directos y los genéticos sociales entre los caracteres de comportamiento alimentario (tabla 18) presentan unos errores grandes en la mayoría de los casos, en general, es difícil percibir un patrón claro en las mismas. De todas ellas las únicas que parecen mostrar probabilidades extremas (mayores de 0.95 o menores de 0.05) de ser positivas son las que implican a los efectos genéticos directos de VC y los efectos genéticos sociales de IC (0.48) y la que existe entre los efectos genéticos directos de VC y efectos genéticos sociales de TO. Es decir, que los animales que hacen que sus compañeros ocupen poco tiempo a lo largo del día el comedero van a tener efectos genéticos directos para ellos mismo visitarlo muchas veces a lo largo del día. Estos mismos animales van a hacer que los intervalos entre visitas al comedero de sus compañeros sean grandes. Los animales que tienen efectos genéticos directos para tener intervalos de visitas al comedero largos van a hacer que sus compañeros ocupen durante largo tiempo el comedero. Todas estas correlaciones claramente responden a los papeles que se puedan dar en el comedero de unos animales dominantes, que marcan la pauta de visitas al comedero, y otros sumisos a ellos, que van a comer cuando les dejan. Como ya se ha señalado en el apartado anterior hay que indicar que es difícil interpretar todas las correlaciones entre caracteres de comportamiento y entre éstos y los de producción en términos de la estructura social y grado de interacción entre los animales de los grupos. Esto es así porque se desconocen tanto la estructura del ranking social como el grado de interacción real que existe entre las parejas de los animales que forman el grupo. Obviamente para obtener estas características de los grupos sería preciso diseñar experimentos de comportamiento que permitiesen obtener este tipo de registros.

En general, al igual que para el caso de los caracteres productivos, no se tiene constancia de trabajos en los que se exploren las correlaciones genéticas entre

tipos de efectos (social y directo) entre caracteres de comportamiento alimentario.

Tabla 18. Correlaciones entre los efectos genéticos directos (columnas) y sociales (filas) de los caracteres de comportamiento alimentario

	TA_Ad	TO_Ad	VC_Ad	IC_Ad
TA_As		0.17(0.33)	-0.27(0.20)	-0.03(0.38)
TO_As	-0.09(0.18)		-0.42(0.19)*	0.34(0.18)
VC_As	-0.04(0.30)	-0.15(0.28)		-0.17(0.37)
IC_As	0.30(0.20)	0.22(0.31)	0.48(0.26)*	

TA: promedio diario de la tasa de alimentación, TO: tiempo total diario de ocupación en el comedero, VC: número total de visitas diarias al comedero, IC: promedio diario del intervalo entre comidas. *Probabilidad superior a 0.95 o inferior a 0.05 de que el valor sea mayor que cero.

Con respecto a las correlaciones entre efectos genéticos directos y sociales entre grupos de caracteres (tablas 19 y 20) solamente se alcanzan valores extremos de probabilidad (>0.95 o <0.05) de que sean mayores que cero en las correlaciones entre el efecto directo del número de visitas (VC) y el social de GMD (-0.58) (tabla 19), y entre el efecto social del intervalo entre visitas (IC) y el directo para el P180 (-0.34).

Tabla 19. Correlaciones entre los efectos genéticos directos (filas) y los efectos genéticos sociales (columnas) entre los caracteres de comportamiento alimentario y los de producción

	GMD_As	CMD_As	ICA_As	P180_As	GD_As
TA_Ad	-0.39(0.30)	-0.51(0.43)	0.27(0.33)	-0.6(0.37)	-0.67(0.38)
TO_Ad	-0.23(0.29)	-0.5(0.26)	-0.07(0.42)	-0.29(0.28)	-0.07(0.34)
VC_Ad	-0.58(0.23)*	-0.18(0.23)	0.31(0.28)	-0.32(0.29)	-0.52(0.39)
IC_Ad	0.2(0.35)	0.03(0.36)	-0.03(0.30)	-0.09(0.30)	0.35(0.42)

TA: promedio diario de la tasa de alimentación, TO: tiempo total diario de ocupación en el comedero, VC: número total de visitas diarias al comedero, IC: promedio diario del intervalo entre comidas, GMD: ganancia media diaria, CMD: consumo medio diario, ICA: índice de conversión alimenticia, P180: peso a los 180 días de edad, GD: grasa dorsal. *Probabilidad superior a 0.95 o inferior a 0.05 de que el valor sea mayor que cero

Tabla 20. Correlaciones entre los efectos genéticos directos (columnas) y los efectos genéticos sociales (filas) entre los caracteres de comportamiento alimentario y los de producción

	GMD_Ad	CMD_Ad	ICA_Ad	P180_Ad	GD_Ad
TA_As	-0.15(0.39)	-0.06(0.39)	0.53(0.29)	-0.25(0.39)	0.02(0.37)
TO_As	0.18(0.22)	0.07(0.21)	0.23(0.28)	0.25(0.19)	0.29(0.20)
VC_As	0.11(0.29)	0.19(0.31)	-0.187(0.33)	0.248(0.36)	0.17(0.27)
IC_As	0.23(0.26)	0.10(0.26)	0.18(0.25)	-0.34(0.17)*	0.02(0.24)

TA: promedio diario de la tasa de alimentación, TO: tiempo total diario de ocupación en el comedero, VC: número total de visitas diarias al comedero, IC: promedio diario del intervalo entre comidas, GMD: ganancia media diaria, CMD: consumo medio diario, ICA: índice de conversión alimenticia, P180: peso a los 180 días de edad, GD: grasa dorsal. *Probabilidad superior a 0.95 o inferior a 0.05 de que el valor sea mayor que cero

Al igual que ocurría para las correlaciones entre los efectos genéticos sociales entre caracteres no se ha encontrado en la literatura valores de las

correlaciones entre efectos genéticos directos y sociales entre caracteres, ya que como se ha indicado no hemos visto estudios que de manera multivariada implemente los modelos de interacción social. El único estudio en el que se utiliza una aproximación diferente para calcular las correlaciones entre efectos aditivos de caracteres de comportamiento y efectos sociales de caracteres productivos es el de Chen et al., (2010), en este trabajo se estima la correlación genética como la correlación de Pearson entre las predicciones de los distintos valores genéticos de los modelos. Como se indica no se trata de las mismas correlaciones que aquí se han presentado y además se calculan asumiendo distintos valores para la correlación entre efecto directo y social para el carácter productivo - GMD-; con el propósito de evaluar cuál sería la correlación entre predicciones genéticas en distintas circunstancias de relación entre efectos directos y sociales para la GMD. Por lo tanto este estudio tampoco se puede comparar con nuestros resultados.

6. CONCLUSIONES

1. Se ha detectado un efecto importante de la edad al final del cebo sobre la mayoría de los caracteres analizados, tanto productivos como de comportamiento.
2. Las heredabilidades obtenidas con el modelo animal para los caracteres de producción y los caracteres de comportamiento alimentario tienen valores altos, entre 0.4-0.6, el único carácter que se encuentra por debajo de este rango es el ICA.
3. Los cocientes entre la varianza del efecto genético directo sobre la varianza fenotípica obtenidos con el modelo animal con interacción son similares a las estimas de heredabilidad del modelo animal sin efectos sociales. Pero los cocientes de la varianza genética total sobre la varianza fenotípica sí son diferentes, en la mayor parte de los casos, de las estimas de heredabilidad obtenidas con el modelo animal. Lo que, a pesar de los errores de estimación, señala la importancia de los efectos genéticos sociales en nuestra población. Esto último también queda corroborado con los resultados del DIC al comparar los modelos animales con los modelos animales con efectos sociales.
4. Las correlaciones genéticas entre los caracteres productivos obtenidas el modelo animal hicieron difícil visualizar criterios de selección que de manera simultánea permitieran reducir la grasa dorsal, aumentar el crecimiento y mejorar la eficiencia.
5. La consideración de efectos genéticos sociales en modelos bivariados podría abrir la posibilidad de plantear índices de selección que combinen efectos genéticos directos y sociales de distintos caracteres, en los que dando distinto peso a estos componentes, se pueda actuar mejor sobre grupos de caracteres inicialmente incompatibles de acuerdo con el modelo animal, por ejemplo la grasa dorsal, el índice de conversión y el crecimiento. En estos índices se daría más peso a combinaciones de efectos que fuesen compatibles y menos a combinaciones que fuese incompatibles.
6. La consideración de los efectos sociales en el modelo de evaluación genética permite evidenciar situaciones en las que los efectos genéticos directos de los caracteres de comportamiento pudieran ser algo más informativos al respecto de los caracteres productivos que los efectos aditivos obtenidos con el modelo animal. Esto ocurre por ejemplo para TO sobre los caracteres de producción GMD, CMD, P180 y GD. En cualquier caso, en general, se trata de correlaciones bajas-medias y la información que aportarán los caracteres de comportamiento al evaluar genéticamente los caracteres productivos es baja.

7. REFERENCIAS

- Arango J., I. Miztal, S. Tsuruta, M. Culberston, and W. Herring. (2005). Estimation of variance components including competitive effects of Large White growing gilts. *J. Anim. Sci.* 83: 1241-1246.
- ANPS - Asociación Nacional de Criadores de Ganado Porcino Selecto (2011). Programa de mejora de las razas porcinas Duroc, Hampshire, Landrace, Large White y Pietrain. Real Decreto 2129/2008, por el que se establece el Programa Nacional de Conservación, Mejora y Fomento de las Razas Ganaderas. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, España. Disponible en: <http://anps.es/wp-content/uploads/2016/01/programa-mejora-porcinosselecto.pdf>.
- Bergsma R., E.kanis, E. F. Knol, and P. Bijma. (2008). The contribution of social effects to heritable variation in finishing traits of domestic pigs (*Sus scrofa*). *Genetics* 178: 1559-1570.
- Bidanel J.P., A. Ducos, F. Labroue, R. Gueblez, C. Gasiner. (1994). Genetic parameters of backfat thickness, age at 100 kg and meat quality traits in Pietran pigs. *Ann Zootech.* 43:141-149.
- Bijma Piter. (2010a). Multilevel selection 4: modeling the relationship of indirect genetic effects and group size. *Genetics* 186: 1029-1031 .
- Bouwman A. C., R. Bergsma, N. Duijvestejin, and P. Bijma. (2010). Maternal and social genetic effects on average daily gain of piglets from birth until weaning. *J. Anim. Sci.* 8:2883-2829.
- Brown-Brandl T. M., G. A. Rohrer, and R. A. Eigenberg. (2013). Analysis of feeding behavior of group housed growing-finishing pigs. *Computers and Electronics in Agriculture* 96:246-252.
- Cai W., D. S. Casey, and J. C. M. Dekkers. (2008). Selection response and genetic parameters for residual feed intake in Yorkshire swine. *J. Anim. Sci.* 86:287-298.
- Canario L., S. P. Turner, R. Roehe, N. Lundeheim, R. B. D'Eath, A. B. Lawrence, E. Knol, R. Bergsma, and L. Rydhmer. (2012). Genetic associations between behavioral traits and direct-social effects of growth rate in pigs. *American society of animal science J. Anim. Sci.* 90:4706-4715.
- Cantet R. J. C. and E. P. Cappa. (2008). On identifiability of (co)variance components in animal models with competition effects. *J. Anim. Breed. Genet.* 125:371-381
- Chen C.Y., I. Misztal, S. Tsuruta, W.O. Herring, J. Holl, and M. Culberston. (2010). Influence of heritable social status on daily gain and feeding pattern in pigs. *J. Anim. Sci.* 127: 107-112.

- Chen C. Y., R. K. Johnson, S. Newman, and L. D. Van Vleck. (2007). A general review of competition genetic effects with an emphasis on swine breeding. *Genetics and molecular research* 6 (3): 594-606.
- Chen C. Y., R. K. Johnson, S. Newman, S. D. Kachman, and L. D. Van Vleck. (2009). Effects of social interactions on empirical responses to selection for average daily gain of boars. *J. Anim. Sci.* 87:844-849.
- Chen C. Y., S. D. Kachman, R. K. Johnson, S. Newman and L. V. D. Van Vleck. (2008). Estimation of genetic parameters for average daily gain using models with competition effects. *J. Anim. Sci.* 86:2525-2530.
- Colpoys Jessica D., Caitlyn E. Abell, Jennifer M. Young, Aileen F. Keating, Nicholas K. Gabler, Suzanne T. Millman, Janice M. Siegford, Anna K. Johnson. (2014). Effects of genetic selection for residual feed intake on behavioral reactivity of castrated male pigs to novel stimuli tests. *Applied Animal Behavior Science* 159:34-40.
- De Haer, L. C. M., P. Luiting, and H. L. M. Aarts. (1993). Relations among individual (residual) feed intake, growth performance and feed intake pattern of growing pigs in group housing. *Livest. Prod. Sci.* 36:233-253.
- Do D. N., A. B. Strathe, J. Jensen, T. Mark, and H. Kadarmideen. (2013). Genetic parameters for different measures of feed efficiency and related traits in boars of three pigs breeds. *J. Anim. Sci.* 91: 4069-4079.
- Duijvesteijn N., E.F. Knol, and P. Bijma. (2012). Direct and associative for androstenone and genetic correlations with backfat and growth in entire male pigs. *J. Anim. Sci.* 90:2465-2475.
- Eissen JJ, Kanis E and Merks JWM 1998. Algorithms for identifying errors in individual feed intake data of growing pigs in group-housing. *Applied Engineering in Agriculture* 14, 667-673.
- Falconer D. S y T. F. C. Mackay. (2001). *Introducción a la genética cuantitativa*. Edit: Acribia S. A., ISBN:84-200-0949-0.
- Fernández, J., Fàbrega, E., Soler, J., Tibau, J., Ruiz, J. L., Puigvert, X., & Manteca, X. (2011). Feeding strategy in group-housed growing pigs of four different breeds. *Applied Animal Behaviour Science*, 134(3), 109-120.
- Gasa Josep y López-Vergé Sergi. (2015). *Iniciación a la producción y manejo del ganado porcino: Breve manual de inmersión para estudiantes de veterinaria*. Departamento de Ciencia Animal y de Alimentos. Unidad de Ciencia Animal. Facultad de Veterinaria. Universidad Autónoma de Barcelona. ISBN 978-84-490-5099-2.
- Gilbert H., J. P. Bidanel, J. Gruand, J. C. Caritez, Y. Billon, P. Guillouet, H. Lagant, J. Noblet, and P. Sellier. (2007). Genetic parameters for residual feed intake in growing pigs, with emphasis on genetic relationships with carcass and meat quality traits. *J. Anim. Sci.* 85:3182-3188.
- Greenwood E. C., K. J. Plush, W. H. E. J. van Wettere, and P. E. Hughes. (2016). Group and individual sow behavior is altered in early gestation by space

- allowance in the days immediately following grouping. *J. Anim. Sci.* 94:385-393.
- Griffing, B. (1967). Selection in reference to biological groups. I. individual and group selection applied to populations of unordered groups. *Aust. J. Biol. Sci.* 10:127-139.
- Hall, Anthony Douglas. (1997). Electronic feeders in the genetic improvement of pigs for the efficiency of lean growth. Thesis degree Doctor of Philosophy, University of Edinburgh.
- Henderson, C. R. (1973). Sire evaluation and genetic trends. In: *Proc. Anim. Breed. and Genet. Symp. in Honor of Dr. L. Lush.* Am. Soc. Anim. Sci., Champaign, IL. pp 10-41
- Hermesch S, Ludemann CI and Amer PR (2014). Economic weights for performance and survival traits of growing pigs. *Journal of Animal Science* 92, 5358-5366.
- Hoque M. A. and Suzuki K. (2009). Genetics of residual feed intake in cattle and pigs: A review. *Asian-Aust. J. Anim. Sci.* Vol. 22, No. 5: 747-755.
- Hoy Steffen, Sonja Schamun, and Carmen Weirich. (2012). Investigations on feed intake and social behavior of fattening pigs fed at an electronic feeding station. *Applied Animal Behavioral Science* 139:58-64.
- Hsu W. L., R. K. Johnson, and L. D. Van Vleck. (2010). Effect of pen mates on growth, backfat depth, and longissimus muscle area of swine. *J. Anim. Sci.* 88:895-902.
- Jiao S., F. Tiezzi, Y. Huang, K. A. Gray and C. Maltecca. (2016). The use of multiple imputation for the accurate measurements of individual feed intake by electronic feeders. *J. Anim. Sci.* 94(2): 824-832.
- Kennedy B. W., J. H. J. van der Werf, and T. H. E. Meuwissen. (1993). Genetic and statistical properties of residual feed intake. *J. Anim. Sci.* 71:3239-3250.
- Losinger C. Williard. (1998). Feed-conversion ratio of finisher pigs in the USA. *Preventive Veterinary Medicine* 36:287-305.
- Misztal, I., S. Tsuruta, T. Strabel, B. Auvray, T. Druet, and D. H. Lee. (2002). BLUPF90 and related programs (BGF90). In: *Proc 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Montpellier, France. P. 28-07.
- Morgan Colin A., Bert J. Tolcamp, Gerry C. Emmans, and Ilias Kyriazakis. (2000a). The way in which the data are combined affects the interpretation of short-term feeding behavior. *Physiology & Behavior* 70:395-403.
- Morgan Colin A., Gerry C. Emmans, Bert J., Tolcamp, Ilias Kyriazakis. (2000b). Analysis of the feeding behavior of pigs using different models. *Physiology & Behavior* 68:395-403.
- Muir William M. (2005). Incorporation of competitive effects in forest tree or animal breeding programs. *Genetics* 170: 1247-1259.

- Muns R., J. Malmkvist, M. L. V. Larsen, D. Sorensen and J. Pedersen. (2016). High environmental temperature around farrowing induced heat stress in crated sows. *J. Anim. Sci.* 94:377-384.
- Mujica Fernando. (1987). Mejoramiento y selección de cerdos. In 1. Seminario-Taller sobre Especies Menores (No. CATIE M953m). CATIE, Turrialba (Costa Rica).
- Noguera J.L., L. Varona, D. Babot, and J. Estany. (2002). Multivariate analysis of litter size for multiple parities with production traits in pigs I. Bayesian variance component estimation. 80:2540-2547.
- Observatori del Porcí.(2013).Informe anual del sector porcí. (2013). Retrieved on 15 June 2015 from http://agricultura.gencat.cat/web/.content/de_departament/de02_estadistiques_observatoris/08_observatoris_sectorials/04_observatori_porci/informes_anuals/fitxers_estatics/Informe-sector-porci-2013_GGP_UdL.pdf.
- Ramon M., A. Legarra, M. D. Pérez-Guzmán y E. Ugarte. (2005). Obtención de pesos económicos para obtención de rentabilidad. In: XI Jornadas sobre Produccion Animal, Zaragoza, Spain, May 11-12, 2005. ITEA, vol. extra 26 (p. 129-131). Presented at XI Jornadas sobre Produccion Animal, Zaragoza, INC.
- Rauw W. M. J. Soler, J. Tibau, J. Reixach, and L. Gomez Raya. (2006a). The relationship between residual feed intake and feed intake behavior in group-housed Duroc barrows. *J. Anim. Sci.* 84:956-962.
- Rauw W. M. J. Soler, J. Tibau, J. Reixach, and L. Gomez Raya. (2006b). Feeding time and feeding rate and its relationship with feed intake, feed efficiency, growth rate, and rate of fat deposition in growing Duroc barrows. *J. Anim. Sci.* 84:3404-3409.
- Rohrer G. A., T. Brown-Brandl, L. A. Rempel, J. F. Schneider, and J. Holl. (2013). Genetic analysis of behavior traits in swine production. *Livestock Science* 157:28-37.
- 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.
- Tibau, J., Reixach, J., & Batallé, M. T. (1999). Tendencias geneticas en lineas maternales de raza Duroc. ITEA.
- Tibau Joan i Font. (2005). Aplicación del método BLUP a la evaluación y selección de reproductores porcinos. *Avances en tecnología porcina*, ISSN 1697-2015, Vol 2, Nº. 9, págs. 35-56.
- White R. R., P. S. Miller, and M. D. Hanigan. (2015). Evaluating equations estimating change in swine feed intake during heat and cold stress. *J. Anim. Sci.* 93:5395-5410.
- Young, Jennifer Marie. (2012). The effect of selection for residual feed intake during the grow/finish phase of production on feeding behavior traits and

sow reproduction and lactation efficiency in Yorkshire pigs. Graduate Theses and Dissertations. Paper 12538.

Young J. M., W. Cai, and J. C. M. Dekkers. (2011). Effect of selection for residual feed intake on feeding behavior and daily feed intake patterns in Yorkshire swine. *J. Anim. Sci.* 89:639-647.