

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

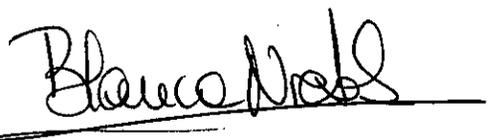
**OPTIMIZACIÓN DE LA RESPUESTA A
LA SELECCIÓN EN *Mus musculus*
CON CONSANGUINIDAD RESTRINGIDA**

MEMORIA QUE PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTORA
EN CIENCIAS BIOLÓGICAS PRESENTA

ALMUDENA MORENO SAUGAR

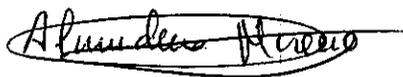
Vº Bº

Las directoras

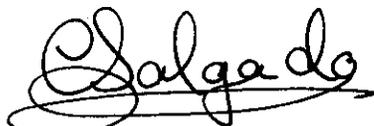


BLANCA NIETO LOPEZ

La doctoranda



ALMUDENA MORENO SAUGAR



CONCEPCION SALGADO MORALES

MADRID 1997

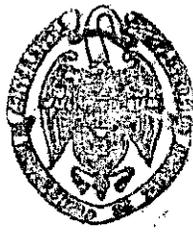
22.287



* 5 3 0 9 8 3 9 1 4 0 *

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE

A mi madre,
por su infinita paciencia.



ARCHIVO

AGRADECIMIENTOS

- A las doctoras Blanca Nieto, Concepción Salgado y M^a Josefa Piqueras por haber hecho posible la realización de esta tesis.
- A los doctores Carlos López-Fanjul y Miguel Angel Toro por sus valiosos comentarios y correcciones.
- Al Dr. Juan Pablo Gutiérrez por su ayuda ante mis torpezas "informáticas".
- A todos mis compañeros "ratoniles" por su ayuda en el manejo de los animales.
- Al Departamento de Producción Animal de la Facultad de Veterinaria de la U.C.M. por haberme permitido el uso de sus instalaciones.
- A la D.G.I.C.Y.T por la financiación de este proyecto (PS-0047).
- A mi familia por haberme "sufrido" durante todo este tiempo.

INDICE

- INTRODUCCION	1
1. Efecto del censo efectivo sobre la respuesta a la selección a corto plazo	1
1.1. Efectos del censo sobre la media	2
1.1.1. Reducción de la intensidad de selección	2
1.1.2. Reducción de la varianza aditiva	3
1.1.3. Depresión consanguínea	4
1.2. Efectos del censo sobre la varianza de la respuesta	5
2. Efecto del censo efectivo sobre la respuesta a la selección a largo plazo	6
2.1. Respuesta a largo plazo desde la variación inicial existente	6
2.2. Respuesta en el límite debido a nueva mutación	8
3. Reducción del censo efectivo por selección	10
4. Comparación de diferentes estrategias de selección para optimizar la respuesta teniendo en cuenta el censo	12
4.1. Selección y mantenimiento de la variabilidad genética	13
4.1.1. Estrategias que afectan al número de individuos seleccionados y a su contribución a la descendencia	16
4.1.2. Estrategias que afectan al criterio de selección	17
4.1.3. Estrategias que afectan al tipo de apareamiento impuesto	18
4.2. Selección ponderada	19
5. Objetivo del trabajo	22
- MATERIAL Y METODOS	23
1. Material biológico	23
2. Condiciones de laboratorio	23
3. Formación de la población base	24
3.1. Apareamientos de la generación parental	26
3.2. Apareamientos F1 x F1	26
3.3. Apareamientos F2 x F2	26
3.4. Apareamientos F3 x F3	27
4. Carácter seleccionado	27
5. Diseño experimental	29
5.1. Métodos de selección	30
5.1.1. Método A	30
5.1.2. Método B	31
5.1.2.1. Soluciones de las contribuciones óptimas para el método B	31
5.1.3. Método C	32

5.1.3.1. Soluciones de los apareamientos de mínimo parentesco	33
6. Estima de la heredabilidad del carácter	34
6.1. Por regresión	34
6.2. Por DFREML	35
7. Respuesta a la selección	38
8. Censo efectivo	41
9. Estima de valores mejorantes	44
10. Tendencia genética	46
11. Parámetros de eficacia biológica	46
- RESULTADOS	48
1. Parámetros de la población base para el carácter incremento de peso	48
2. Respuesta a la selección	49
2.1. Método A	49
2.2. Método B	52
2.3. Método C	54
2.4. Comparación de los tres métodos respecto a la respuesta a la selección	56
2.5. Diferenciales de selección	64
2.6. Heredabilidad realizada	66
3. Justificación de la respuesta	70
4. Tendencia genética	72
5. Tendencia ambiental	74
6. Censo efectivo	74
7. Componentes de eficacia biológica	85
7.1. Parámetros de la población base para componentes de eficacia biológica	85
7.2. Evolución de la eficacia biológica a lo largo del proceso de selección	86
- DISCUSION	89
1. Parámetros de la población base	89
2. Respuesta a la selección	90
2.1. Comparación de los tres métodos de selección	90
2.2. Estimaciones de valores mejorantes	94

2.3. Variabilidad de la respuesta	95
3. Censo efectivo y evolución del coeficiente de consanguinidad	96
4. Evolución de los parámetros de eficacia biológica	98
- CONCLUSIONES	103
- BIBLIOGRAFIA	104
- APENDICE	112

INTRODUCCION

De todos los factores que están bajo el control del mejorador en los programas de mejora genética, o del experimentador en los experimentos de genética cuantitativa, el censo efectivo es el que tiene un rango más amplio de consecuencias tanto a corto como a medio y largo plazo. El problema del censo efectivo es crucial en determinadas situaciones donde se dispone de poblaciones pequeñas tales como:

- Núcleos de selección experimental.
- Núcleos de selección para líneas especializadas.
- Programas de conservación - selección.
- Animales de laboratorio.
- Programas de selección con nuevas tecnologías (esquemas MOET).

Además, la inseminación artificial en pruebas de evaluación de machos en el ganado bovino ha permitido aplicar altas intensidades de selección pero con la contrapartida de una alta reducción de los censos efectivos.

1. Efecto del censo efectivo sobre la respuesta a la selección a corto plazo

A corto plazo hay que distinguir entre los efectos sobre la media y sobre la varianza.

Los efectos sobre la media se deben a:

- Reducción de la intensidad de selección.
- Reducción de la varianza genética debido a deriva.
- Depresión consanguínea.

1.1. Efectos del censo sobre la media

1.1.1. Reducción de la intensidad de selección

En una población infinita, con distribución normal del carácter seleccionado, al seleccionar una proporción 'p' la intensidad de selección será:

$$i = z / p$$

Siendo:

p = proporción seleccionada.

z = ordenada de la curva normal tipificada en el punto de truncamiento

i = intensidad de selección.

Por el hecho de tener una población finita la intensidad de selección se reduce respecto a una población infinita; esta reducción puede ser calculada promediando los estadísticos de orden normal (Becker,1986).

La intensidad de selección en una población finita es, aproximadamente:

$$i_{N/M} = i_0 - [(1 - p) / 2 i_0 p M] \quad (\text{Burrows,1972}).$$

Siendo:

N = número de individuos seleccionados.

M = número de individuos evaluados.

p = N / M = proporción seleccionada.

i₀ = intensidad de selección en una población infinita.

i_{N/M} = intensidad de selección en una población finita con proporción seleccionada p.

Como consecuencia de la estructura de la población surge una reducción adicional de la intensidad de selección. Si los M individuos evaluados proceden de k familias de tamaño n, la intensidad de selección será aproximadamente:

$$i_p^* = i_0 - [(1 - N / kn) / 2 i_0 N (1 - \rho_1 + \rho_1 / n)] \quad (\text{Hill,1976}).$$

Siendo:

i^* = intensidad de selección correspondiente a una proporción seleccionada p ($p=N/kn$).

N = número de individuos seleccionados ($N = p M$).

k = número de familias.

n = tamaño de familia.

i_0 = intensidad de selección correspondiente a una población infinita.

ρ = correlación intraclase para valores del índice. Con selección individual $\rho = rh^2$.

r = correlación aditiva entre los miembros de una familia.

1.1.2. Reducción de la varianza aditiva.

La varianza aditiva se reduce como consecuencia de la selección y como consecuencia de la deriva. Al seleccionar se reduce la varianza fenotípica, ya que el grupo de progenitores seleccionados representa una cola de la distribución fenotípica y por tanto su varianza será menor. Siendo V_p la varianza fenotípica de la población y V'_p la varianza de los progenitores seleccionados.

$$V'_p = V_p (1 - k)$$

Donde:

$$k = i (i - x)$$

i = intensidad de selección

x = abcisa del punto de truncamiento

La varianza aditiva de los progenitores seleccionados V'_A , también se reduce respecto a la de la población (V_A) y el factor de reducción depende de la heredabilidad del carácter y de la intensidad de selección:

$$V'_A = V_A (1 - K h^2)$$

La selección de los progenitores afecta a la varianza genética de la progenie al generar un desequilibrio de fase gamética, el cual causa una covarianza negativa y por tanto reduce la varianza genética. Con loci no ligados la varianza reducida en los progenitores se manifiesta en la progenie como:

$$V''_A = (1 - (1/2) h^2 k) V_A$$

Este efecto se conoce como efecto Bulmer y se produce tanto en poblaciones finitas como en poblaciones infinitas (Bulmer,1971,1976). Pero dicho efecto sólo es importante en las primeras generaciones de selección.

Asumiendo un modelo aditivo, la reducción en varianza genética por deriva es aproximadamente proporcional a t/N y la reducción en respuesta acumulada es proporcional a t^2/N (Hill,1985).

$$E(V_{Ad}) = (1-F_t) V_A = (1 - t/2N) V_A$$

Donde:

$E(V_{Ad})$ = Valor esperado de la varianza aditiva en la generación t

F_t = Coeficiente de consanguinidad en la generación t

1.1.3. Depresión consanguínea

Si existe un componente dominante en el carácter bajo selección la respuesta en la generación t viene dada por:

$$R_t = t [i \rho_{AI} \sigma_A - D F_t / 2N]$$

Siendo D la depresión consanguínea para $F=1$, y ρ_{AI} la correlación entre el criterio de selección y el valor aditivo.

Los efectos de la depresión consanguínea, asumiendo dominancia y no epistasia, son linealmente proporcionales al coeficiente de consanguinidad.

1.2. Efectos del censo sobre la varianza de la respuesta

Bajo un modelo de acción génica aditiva y distribución normal bivariada para los valores fenotípicos y genotípicos del carácter, asumiendo que las varianzas y la heredabilidad permanecen constantes, la varianza de la respuesta viene dada por:

$$V(x_t) = t \sigma_a^2 + \sigma_e^2 + h^2 \sigma_p^2 / M \quad (\text{Hill, 1974}).$$

Donde:

σ_a^2 : varianza de la deriva

σ_e^2 : varianza del error

σ_p^2 : varianza fenotípica

M : número de individuos evaluados

La varianza de la deriva viene dada por:

$$\sigma_a^2 = h^2 \sigma_p^2 [1 - (1 - K_p) h^2] / N$$

N : número de individuos seleccionados

y la varianza del error por:

$$\sigma_e^2 = (1 - h^2) \sigma_p^2 / M$$

El término $h^2 \sigma_p^2 / M$ es debido a que el valor mejorante de los padres se estima a partir del valor fenotípico medio de la progenie. Esta fórmula probablemente subestima la varianza puesto que la varianza de la varianza es ignorada (Hill, 1977). De los tres términos que forman parte de la varianza de la respuesta el único acumulativo es el de la deriva. La varianza de la deriva se acumula proporcionalmente al número de generaciones. La selección reduce la varianza debido a la reducción en varianza entre individuos seleccionados, pero se incrementa debido a la variación en varianza genética entre réplicas, por tanto, la varianza de la respuesta será aproximadamente $t V_A / N$ (Robertson, 1977; Hill, 1977).

López-Fanjul y Domínguez (1982) realizaron selección, durante cinco generaciones,

en dos poblaciones de *Drosophila melanogaster* para disminuir el número de quetas esternopleurales con proporciones seleccionadas del 10% y 35%. Estos autores encontraron que la predicción del coeficiente de variación de la respuesta CV(R) sin selección proporcionó un buen ajuste a los CV(R) observados, mientras que la predicción con selección sobreestima el CV(R) observado en las líneas con proporción seleccionada de 35% y lo subestima cuando la proporción seleccionada es del 10%.

2. Efecto del censo efectivo sobre la respuesta a la selección a largo plazo

A largo plazo el censo efectivo condiciona el límite alcanzado por la selección y la forma de aprovechar la nueva mutación.

2.1. Respuesta a largo plazo desde la variación inicial existente

La respuesta en el límite depende del número de genes que influyen en el carácter seleccionado, de sus efectos y de sus frecuencias iniciales. Si la mayor parte de la variación está determinada por pocos genes de efecto grande y frecuencia intermedia el tamaño de la población tiene poca importancia y, en la mayoría de las líneas, se fijarán los alelos favorables.

Para un modelo aditivo las frecuencias génicas en el límite vienen dadas por la probabilidad de fijación del alelo favorable:

$$u(q,s) = (1 - e^{-2Ns q}) / (1 - e^{-2Ns}) \text{ Kimura (1957)}$$

Siendo :

N : censo efectivo

q : frecuencia inicial del alelo favorable

s : ventaja selectiva

$$s = i a / \sigma_p$$

i : intensidad de selección

a : diferencia en efecto entre homocigotos

σ_p : desviación fenotípica

La probabilidad de fijación del alelo favorable $u(q,s)$ es función de $Ns = Nia / \sigma_p$

La contribución de los alelos favorables a la respuesta para un carácter cuantitativo en cada generación es el producto del cambio en efecto y frecuencia.

La respuesta en el límite es :

$$R = (n/2) \int_0^1 \int_0^\infty a [u(q, ia/\sigma_p) - q] f(a,q) d_q d_a \quad \text{Robertson (1960).}$$

Siendo :

n : número de genes con efecto sobre el carácter

q : frecuencia inicial del alelo favorable

$f(a,q)$: función de distribución conjunta de efectos y frecuencias

d_q : diferencial de q

d_a : diferencial de a

Considerando la variabilidad genética existente en la población base y sin tener en cuenta la variabilidad generada por mutación, la probabilidad de fijación de alelos favorables y, por tanto, el límite alcanzado a la selección se incrementa al aumentar N , pero no linealmente, sólo para genes inicialmente raros o de efecto pequeño el valor de N_e influye notablemente en el límite alcanzado a la selección.

Asumiendo acción génica aditiva, distribución de frecuencias génicas uniforme e independencia de efectos y frecuencias génicas, para distribución de efectos génicos exponencial, normal o gamma el censo efectivo de la población tiene escasa importancia en el límite alcanzado por la selección a menos que haya muchos genes de efectos y ventaja

selectiva pequeños en el carácter bajo selección. En este caso, si los genes favorables tienen frecuencias iniciales bajas la probabilidad de fijación se ve claramente afectada (Hill,1985).

Bajo un modelo infinitesimal aditivo la $R_{\max} = 2 N_e i h^2 \sigma_p$ (Robertson,1960). Este máximo teórico establece un límite superior a lo que podría esperarse. La respuesta máxima tiene una vida media de $1,4 N_e$ si todos los genes son aditivos o $2 N_e$ si todos los genes son recesivos.

Jones y col. (1968) en un experimento de selección para aumentar el número de quetas abdominales en *Drosophila melanogaster* con diferentes censos y distintas intensidades de selección encontraron que, en general, la respuesta total aumenta cuando aumenta el producto Ni (tamaño de la población por intensidad de selección). Algunas líneas mostraron un comportamiento irregular debido a genes con efecto grande sobre el carácter ligados a recesivos a frecuencias iniciales bajas que pueden retrasar su fijación.

Ruano y col. (1975) realizaron selección fenotípica individual para puesta de hembras vírgenes en *Tribolium castaneum* durante 32 generaciones, mantuvieron constante el número de individuos evaluados por generación y aplicaron cinco proporciones de selección diferentes (5%, 10%, 20%, 33% y 50%). A corto plazo obtuvieron mayor respuesta a la selección en las líneas seleccionadas con proporciones de 5% y 10%, mientras que a largo plazo obtuvieron mayor respuesta en las líneas con proporciones del 20% y 33%. La menor respuesta, durante las 32 generaciones consideradas, correspondió a las líneas donde la proporción seleccionada fue del 50%

2.2. Respuesta en el límite debido a nueva mutación

Bajo un modelo de acción génica aditiva y función de densidad de efectos génicos exponencial la varianza genética surgida por mutación viene dada por:

$$\sigma_M^2 = 2 N \lambda E [(a^2 / 2) (1 / 2N) (1 - 1 / 2 N)] = \lambda E (a^2) / 2 \quad (\text{Hill,1985})$$

Siendo λ el número de genes mutados con efecto sobre el carácter por cromosoma haploide por generación. El número de nuevos mutantes en la población es $2 N \lambda$ y la frecuencia de una mutación recién aparecida es $1 / 2 N$.

La varianza mutacional es independiente del censo de la población, puesto que cuando éste aumenta hay más mutaciones pero a frecuencia más baja.

La probabilidad de fijación de la mutación viene dada por :

$$u(1/2N, ia/\sigma_p) = i a / \sigma_p \quad \text{para } a > 0$$

$$u(1/2N, ia/\sigma_p) = 0 \quad \text{para } a < 0$$

La respuesta viene dada por:

$$R = 2 N \lambda \int_0^\infty a (i a / \sigma_p) f(a) d(a) = (2 N i / \sigma_p) E^+(a^2)$$

Donde $E^+(a^2)$ es el valor esperado de a^2 , condicionado a ' $a > 0$ '. Si el efecto de la mutación se distribuye simétricamente alrededor de cero, $E^+(a^2) = E(a^2 / 2)$ y la respuesta será:

$$R = 2 N i \sigma_M^2 / \sigma_p \quad (\text{Hill,1985})$$

Clayton y Robertson (1955) mantienen que si el efecto de los genes es lo suficientemente pequeño para que la pérdida de varianza se deba principalmente a la deriva, una proporción de $1 / 2 N$ de la varianza existente se pierde por deriva cada generación, pero si hay un aporte constante de la varianza de mutación (σ_M^2), la varianza se estabiliza a $2N\sigma_M^2$ y la respuesta, cuando se alcanza el equilibrio, viene dada por:

$$R = 2 N i \sigma_M^2 / \sigma_p$$

Esta respuesta se refiere a la fijación de la mutación ocurrida en una generación. Si la mutación fuera recurrente tendríamos esta tasa asintótica de respuesta por generación.

La respuesta a largo plazo debido a la nueva variación generada por mutación es claramente dependiente de N . La probabilidad de fijación de genes aditivos o dominantes es

independiente de N, pero el número de mutaciones y, por tanto, la respuesta es proporcional a N.

López y López-Fanjul (1993) realizaron selección divergente para número de quetas esternopleurales en líneas de diferente tamaño de *Drosophila melanogaster* durante 47 generaciones, procedentes de una población base completamente homocigota. Obtuvieron respuesta en 25 de las 40 líneas debido a una mutación de efecto grande, en las líneas de mayor tamaño obtuvieron mayor respuesta a la selección.

3. Reducción del censo efectivo por selección

El hecho de practicar selección artificial hace que el censo efectivo disminuya respecto a una situación sin selección porque la probabilidad de encontrar parientes entre los individuos seleccionados para el carácter es mayor que entre los individuos tomados al azar.

Este efecto se conoce como efecto Robertson:

$$N / N_e = 1 + \rho_I i^2 Q^2 \quad (\text{Robertson, 1961})$$

Siendo :

N / N_e : reducción del censo respecto a una situación sin selección

ρ_I : correlación intraclase para valores del índice (con selección individual $\rho_I = r h^2$)

i : intensidad de selección

Q : factor de acumulación de ventaja selectiva en sucesivas generaciones de selección.

Q es uno para una generación de selección y aumenta en las sucesivas generaciones como la suma de una serie geométrica de razón 1/2, cuyo valor límite es 2 cuando el número de generaciones es muy grande.

La solución dada por Robertson subestima el tamaño efectivo de las poblaciones seleccionadas especialmente para heredabilidades e intensidades de selección altas (Wray y

Thompson,1990). Los citados autores, asumiendo el modelo infinitesimal de Bulmer y generaciones discretas, desarrollaron un método de recurrencia para estimar el censo efectivo (N_e) en función de la media y la varianza de las contribuciones de los ancestros a la descendencia a largo plazo. Posteriormente Santiago y Caballero (1995) desarrollaron una fórmula para predecir el tamaño efectivo, bajo selección continua, que tiene en cuenta los efectos de la selección y el apareamiento no aleatorio sobre el censo. La ecuación general para igual número de reproductores de ambos sexos es la siguiente:

$$N_e = 4N / [2(1-\alpha_1) + (S_k^2 + 4 Q^2 C^2) (1 + \alpha_1 + 2\alpha_0)]$$

Donde:

N_e = censo efectivo

N = número de reproductores

S_k^2 = varianza del tamaño de familia debido al muestreo

Q^2 = término que tiene en cuenta el efecto acumulativo de la selección sobre el carácter.

$$Q = 2 / [2-G(1-r)]$$

G : proporción de varianza genética remanente después de seleccionar

r : correlación entre las ventajas selectivas esperadas de los miembros de las parejas reproductoras

C^2 = varianza de las ventajas selectivas entre familias

α_1 = desviación del equilibrio de Hardy- Weinberg

α_0 = correlación entre genes de los miembros de las parejas de reproductores

Con apareamiento al azar : $\alpha_1 = - 1 / (N - 1)$

$$\alpha_0 = 0$$

Con una proporción δ de apareamientos entre hermanos:

$$\alpha_0 = \alpha_1 = 6 / (4 - 3 \cdot 6)$$

Gallego y García-Dorado (1986) en un experimento para disminuir el número de quetas esternopleurales en *Drosophila melanogaster*, por selección fenotípica individual, encontraron una reducción del censo efectivo, respecto a una situación sin selección, del 56% en las generaciones cero y uno. Esta drástica reducción del censo correspondió al período donde la respuesta a la selección fue grande y la heredabilidad, las varianzas genético aditivas y las varianzas fenotípicas también se redujeron drásticamente. A partir de la segunda generación se produjo la fijación de los loci que controlan el carácter. Los autores concluyen que éste está controlado por un número pequeño de loci con efectos grandes y a frecuencias intermedias.

4. Comparación de diferentes estrategias de selección para optimizar la respuesta teniendo en cuenta el censo

La metodología del modelo mixto, basada en el modelo animal BLUP (AM - BLUP) (Van Raden,1990), se utiliza actualmente para predecir valores mejorantes y estimar tendencias genéticas en poblaciones ganaderas . Se ha demostrado que la metodología AM - BLUP tiene propiedades óptimas respecto a la ganancia genética esperada después de una generación de selección (Henderson,1975; Fernando y Gianola,1986; Kennedy y Sorensen, 1988). El mayor progreso genético se obtiene mediante evaluación BLUP, puesto que las estimas son más precisas, ya que utiliza la información de todos los parientes conocidos a través de la matriz de parentesco. La reducción del tamaño efectivo en poblaciones seleccionadas puede ser muy importante cuando se incluye información de parientes en la evaluación de los candidatos a seleccionar mediante índices familiares y, especialmente, en evaluación BLUP si la heredabilidad del carácter seleccionado es baja. La reducción del

tamaño efectivo se traduce en un mayor incremento en el coeficiente de consanguinidad y una mayor variación de la respuesta. Por otro lado el diferencial de selección en poblaciones finitas, al incluir la matriz de parentesco en evaluaciones BLUP, se reduce respecto al esperado porque todas las observaciones están correlacionadas y la varianza sobre la que actúa la selección es una pseudovarianza (menor varianza que en observaciones independientes).

El hecho de que el incremento de la tasa de consanguinidad es mayor cuando la selección está basada en valores mejorantes AM - BLUP que con índices de selección o selección fenotípica (Toro y col.,1988a; Belonsky y Kennedy,1988) puede ser especialmente importante en algunas situaciones tales como:

- Pequeños rebaños núcleo
- Selección en un sexo para caracteres con heredabilidad baja.
- Selección para caracteres con dominancia.

Quinton y colaboradores (1992) sugieren que la selección fenotípica debería compararse con selección basada en estimas BLUP al mismo nivel de consanguinidad. Las diferencias entre métodos de selección son menores al mismo nivel de consanguinidad que cuando no hay restricciones en consanguinidad. La mayor intensidad de selección obtenida con selección fenotípica podría compensar la mayor precisión de la evaluación BLUP. Si el objetivo de la selección es mantener los niveles de consanguinidad bajos o moderados, como en líneas cerradas o de tamaño limitado, la selección fenotípica podría producir mayor respuesta genética que la selección basada en estimas BLUP.

4.1. Selección y mantenimiento de la variabilidad genética

A corto plazo los métodos de selección más eficientes son aquellos que utilizan la información familiar a través de la evaluación BLUP. Sin embargo, a medio y largo plazo la

alta tasa de consanguinidad que proporciona este método de selección podría tener consecuencias económicas negativas como resultado de la depresión consanguínea, la cual afecta principalmente a caracteres reproductivos.

El uso de la información familiar en la evaluación de los candidatos a seleccionar proporciona mayor precisión de selección (q_{AI}) y, por tanto, mayor respuesta a la selección a corto plazo. Diferentes trabajos ponen de manifiesto que la mayor precisión de selección conlleva un mayor coeficiente de consanguinidad, mayor variabilidad de la respuesta, mayores pérdidas de la variabilidad genética y una reducción del diferencial de selección.

Verrier y colaboradores (1993) indican que para un modelo poligénico aditivo la selección basada en AM-BLUP maximiza la respuesta, pero procedimientos con menor énfasis en la información familiar pueden ser alternativas interesantes a considerar, especialmente en poblaciones pequeñas para objetivos de selección a largo plazo.

Avalos y Smith (1987) comparan los resultados esperados con los obtenidos por simulación cuando seleccionan para prolificidad media de los dos primeros partos en porcino. Los individuos fueron evaluados por la prolificidad de la madre y se propusieron varios índices familiares como criterio de evaluación. Con índices más complejos se esperan mayores respuestas a la selección, si bien los resultados de la simulación muestran que las respuestas observadas fueron menores que las esperadas, y las discrepancias entre respuestas observadas y esperadas aumentan conforme aumenta la complejidad del índice.

Toro y colaboradores (1988 b) utilizan diferentes índices de selección para aumentar la prolificidad de las cerdas en poblaciones finitas. Los resultados de la simulación muestran que los índices más complejos proporcionan mayores respuestas a la selección. Sin embargo, las diferencias entre respuestas observadas y esperadas, así como las diferencias entre diferenciales de selección observados y esperados y el coeficiente de consanguinidad,

aumentan conforme aumenta la complejidad del índice.

En un experimento de selección para número de pupas en *Drosophila melanogaster*, Pérez-Enciso y Toro (1992) utilizan tres índices de selección familiar y obtienen mayor ganancia genética con el índice más sencillo.

Wei y Lindgren (1991) comparan cuatro métodos de selección por truncamiento: fenotípica, familiar, intrafamiliar y un índice de selección combinada. El índice maximiza la ganancia genética para una intensidad de selección dada. La pérdida de diversidad fue fuertemente dependiente del método de selección y de la intensidad de selección. La selección fenotípica no reduce mucho la diversidad a menos que la heredabilidad y la intensidad de selección sean altas. El índice disminuye la diversidad especialmente con heredabilidad baja y alta presión de selección. Para el mismo nivel de diversidad genética obtuvieron mayor ganancia genética con selección fenotípica que con el índice.

En los últimos años se ha realizado un considerable trabajo en el diseño de estrategias para mantener la diversidad genética en poblaciones seleccionadas. Dichas estrategias optimizan simultáneamente ganancia genética y consanguinidad, bien reduciendo la tasa de consanguinidad mientras mantienen el mismo nivel de ganancia genética, o bien aumentando la respuesta a la selección bajo restricción en la consanguinidad. Toro y Pérez-Enciso (1990) clasifican estas estrategias en tres grupos dependiendo del tipo de acción que se realice:

- 1- Número de individuos seleccionados y su contribución a la descendencia.
- 2- Criterio de selección utilizado
- 3- Sistema de apareamiento impuesto

Los citados autores proponen como objetivo de selección, en poblaciones pequeñas, maximizar la respuesta pero con restricción en la tasa de consanguinidad. Para conseguir este objetivo proponen diferentes estrategias, tales como:

- Reducir la intensidad de selección
- Reducir el peso dado a la información familiar en un índice por debajo del óptimo
- Apareamientos de mínimo parentesco
- Selección de los apareamientos

Los resultados obtenidos por los mencionados autores en un estudio de simulación para cinco generaciones de selección mostraron que la selección de los apareamientos maximiza el progreso genético con restricción en la tasa de consanguinidad. Cuando se reduce el peso dado a la información familiar obtienen una considerable reducción en la tasa de consanguinidad con poca pérdida en respuesta. Con selección basada en estimas BLUP de los valores mejorantes, se podría utilizar una heredabilidad sobreestimada para evaluar los candidatos, lo cual reduce el peso dado a la información familiar; en este caso, primero habrá que corregir los datos para los efectos fijos utilizando los parámetros apropiados.

4.1.1. Estrategias que afectan al número de individuos seleccionados y a su contribución a la descendencia

Lindgren y colaboradores (1993) proponen un método de selección por truncamiento dentro de familias cuyo objetivo es maximizar la ganancia genética manteniendo constante el número efectivo de familias y la proporción seleccionada. La probabilidad de contribución a la descendencia de una familia se encuentra en el intervalo abierto] 0,1 [. Las contribuciones óptimas de las familias se resuelven por interpolación cuadrática.

Wray y Goddard (1994) proponen la selección de los progenitores basada en las estimas de valores mejorantes ponderada frente a su contribución negativa a la futura respuesta genética (determinada por su contribución a la consanguinidad). Propusieron tres estrategias de selección para machos:

- 1- Número fijo de padres por generación
- 2- Número variable de machos asignados con igual número de apareamientos
- 3- Número variable de machos con una proporción óptima de apareamientos

Compararon las tres estrategias de selección, mediante simulación estocástica, con selección basada únicamente en estimas de valores mejorantes. Con estas estrategias consiguieron, al cabo de 30 generaciones de selección, mayor respuesta a la selección y menor coeficiente de consanguinidad que con selección basada únicamente en estimas de valores mejorantes.

Dentro de este grupo de estrategias se encuentra el método de selección ponderada propuesto por Toro y Nieto (1984) que se explicará posteriormente.

4.1.2. Estrategias que afectan al criterio de selección

Villanueva y colaboradores (1994) modelaron por simulación estocástica una población cerrada con esquema núcleo MOET y solapamiento generacional para vacuno de carne. Se seleccionó un carácter en ambos sexos con heredabilidad de 0,35 durante 25 años. Se investigaron diferentes estrategias para controlar la consanguinidad. El diseño factorial de los apareamientos disminuyó la tasa de consanguinidad un 19% en comparación con los diseños anidados, mientras que la tasa de respuesta fue igual en ambos sistemas. Con selección basada en estimas BLUP de valores mejorantes utilizando una heredabilidad deliberadamente aumentada, la consanguinidad se redujo un 30% manteniendo constante el progreso genético.

Brisbane y Gibson (1995 a,b,c) proponen una estrategia de selección que reduce la consanguinidad al incluir las relaciones de parentesco en el criterio de selección. El objetivo de la selección es maximizar la función

$$M = G_n - D F_n$$

Donde:

G_n = valor genético medio en la generación t

F_n = coeficiente de consanguinidad medio en la generación t

D = depresión consanguínea para F igual a 1.

El criterio de selección que maximiza este objetivo viene dado por:

$$M = 0,5 EBV_s + 0,5 EBV_d - 0,5 K a.$$

Donde:

EBV_s y EBV_d = valores mejorantes medios de los machos (s) y hembras (d) seleccionados

a = parentesco promedio entre animales seleccionados

K = constante que dependerá de la restricción en consanguinidad impuesta.

4.1.3. Estrategias que afectan al tipo de apareamiento impuesto

Toro y colaboradores (1991) proponen seleccionar los apareamientos en esquemas MOET. La selección de los apareamientos posibilita utilizar en cada generación un número variable de machos y una razón variable de apareamientos. Si la contribución a la descendencia se hace intencionadamente desigual, de acuerdo con sus valores mejorantes estimados, puede ser útil para mejorar la respuesta o disminuir la deriva. Es un método flexible que permite optimizar un esquema de selección factorial o jerárquico con un número variable de machos, hembras o descendientes por apareamiento y se pueden usar diferentes restricciones en diferentes generaciones.

Toro y Silió (1992) en un estudio de simulación para cinco generaciones de selección obtienen, por selección de los apareamientos, niveles de consanguinidad similares a los obtenidos con selección fenotípica y un progreso genético similar al obtenido con BLUP y

apareamientos aleatorios con restricción en la tasa de consanguinidad de 0,02. Cuando la restricción en consanguinidad para BLUP es de 0,03 la selección de los apareamientos lleva a mayor progreso genético que el BLUP con consanguinidad similar.

En nuestro experimento, los apareamientos de mínimo parentesco se realizan de modo que entre las parejas de reproductores el parentesco sea mínimo. Las soluciones de los apareamientos se obtienen por técnicas de programación lineal como se explicará en Material y Métodos.

4.2. Selección ponderada

Toro y Nieto (1984) propusieron un método de selección llamado selección ponderada en que los individuos seleccionados tienen una contribución desigual a la descendencia con lo cual se maximiza el censo efectivo (N_e) manteniendo un diferencial de selección dado y por tanto se espera mayor respuesta a largo plazo sin una disminución de la respuesta a corto plazo. El modelo incluye acción génica aditiva, generaciones discretas, M individuos evaluados y N individuos seleccionados cada generación.

La media y la varianza de las frecuencias génicas en el nuevo 'pool', ignorando los términos cuadráticos, viene dada por:

$$E(q') = E(\sum^N f_i q_i) = \sum^N f_i E(q_i) = q + (1-q) u \sum^N f_i x_i$$

$$V(q') = [q(1-q) / 2] \sum^N f_i^2$$

Siendo:

f_i : probabilidad de contribución a la descendencia del individuo 'i'

q_i : frecuencia del alelo favorable

x_i : abcisa del valor esperado de la normal tipificada

$2u$: diferencia entre los dos homocigotos en el locus considerado medida en unidades de desviación estandar

El tamaño efectivo de la población para genes que afectan al carácter métrico considerado viene dado por:

$$N_e = 1 / \sum^N f_i^2$$

Si los N individuos seleccionados contribuyen por igual a la descendencia, la distribución del tamaño de familia es una Poisson, pero para N' individuos seleccionados con contribución desigual a la descendencia y directamente proporcional a su valor fenotípico para el carácter seleccionado, dicha distribución es multinomial.

El valor óptimo de N' y f_i se obtiene minimizando la función $\sum_N f_i^2$, lo cual maximiza el censo efectivo sometido a dos restricciones:

$$\sum^N f_i x_i = i$$

$$\sum f_i = 1$$

Al maximizar el censo se espera mayor respuesta en el límite.

Por simulación Monte Carlo se observa que la respuesta a largo plazo mejora del 5% al 20% respecto al esquema clásico de selección con igual contribución a la descendencia. Aquí no se tuvo en cuenta que en una población finita bajo selección artificial, el tamaño efectivo para genes neutros puede ser menor que el número de reproductores (Robertson, 1961). El efecto Robertson para genes neutros será mayor con contribuciones desiguales a la descendencia, pero este efecto es difícil de cuantificar. Los resultados de simulación muestran que, en general, la mayor reducción del censo efectivo debido al efecto Robertson, con contribuciones desiguales a la descendencia, será compensada por las diferencias entre N'_e y N_e . En el método de selección ponderada se espera un incremento de la respuesta a largo plazo y un menor deterioro de la eficacia biológica.

Nieto y colaboradores (1986) compararon por simulación Monte Carlo el método de selección ponderada con el método clásico (igual contribución a la descendencia). Asumiendo loci aditivos e independientes simularon diferentes casos donde sólo se modificó un parámetro. Con selección ponderada obtuvieron mayores respuestas a la selección que con el método clásico, esta superioridad fue mayor para heredabilidades bajas, frecuencias génicas intermedias, tamaño de población pequeño, intensidad de selección alta y número grande de loci. En un experimento de selección para disminuir el número de quetas esternopleurales en la placa izquierda de *Drosophila melanogaster* compararon el método de selección clásico A (igual contribución a la descendencia) con el método B (selección ponderada) durante 13 generaciones de selección. El número de réplicas por cada método de selección fue de 12. El diferencial de selección acumulado fue similar en las dos líneas. Al final del experimento ambas líneas mostraron muy poca diferencia en la respuesta y alcanzaron el mismo límite. El porcentaje de parejas sin descendencia fue mayor en la línea A que en la línea B con diferencias significativas al 10%. En la línea A se perdieron cuatro réplicas, mientras que en la línea B no se perdió ninguna. La diferencia en eficacia biológica puede ser debida a las diferencias en censos efectivos ($N_e = 7,64$ en la línea A y $9,09$ en la línea B).

Toro y colaboradores (1988,a) analizaron por simulación cuatro métodos de selección: método clásico (RM), mínima consanguinidad (MC), selección ponderada (WS) y una combinación de los dos últimos (MW). Asumiendo un carácter controlado por 100 loci, dos alelos por locus, acción génica aditiva y frecuencia inicial del alelo favorable 0,5, simularon 10, 20 y 30 generaciones de selección para dos intensidades de selección y dos heredabilidades diferentes. La presión de selección impuesta fue igual en los cuatro métodos. En todos los casos con el método RM se obtuvo menor respuesta a la selección, el método MW fue superior o igual a los otros dos. La relación entre MC y WS no está clara, aunque

el método WS fue superior para heredabilidades bajas. El coeficiente de consanguinidad medio fue evaluado todas las generaciones y, en todos los casos, el menor F medio correspondió al método MW. Los métodos MC y WS alcanzaron menor coeficiente de consanguinidad que el método RM, aunque las ventajas de MC se manifiestan en las primeras generaciones de selección mientras que el método WS es efectivo a medio y largo plazo. El N_e fue mayor en WS y MW. Los autores concluyen que los métodos MC y WS pueden contribuir a reducir sustancialmente la consanguinidad en experimentos de N_e pequeño.

5. Objetivo del trabajo

El objetivo del presente trabajo es comparar, en mamíferos, el método de selección ponderada, propuesto por Toro y Nieto en 1984, y probado experimentalmente en *Drosophila melanogaster* por Nieto y colaboradores (1986), con el método de selección clásico y un tercer método de selección basado en apareamientos de mínimo parentesco. El carácter seleccionado fue incremento de peso corporal desde los 21 días hasta los 42 días en *Mus musculus*. Se practicó selección fenotípica individual para machos.

MATERIAL Y METODOS

1. Material biológico

Hemos elegido como material experimental el ratón de laboratorio, *Mus musculus*, por ser un mamífero que puede servir como animal modelo adecuado para el estudio de caracteres de interés productivo en especies domésticas polítopas ya que, concretamente caracteres como aumento de peso y prolificidad de especies domésticas como el cerdo y el conejo, pueden tener en el ratón el animal modelo adecuado para su estudio (Eisen, 1974).

Taxonomía

Clase: Mamífera.

Orden: Rodentia.

Familia: Muridae.

Género: Mus.

Especie: *Mus musculus*.

2. Condiciones de laboratorio

Las condiciones de alojamiento y manejo de los animales se ajustan a las normas establecidas en el Real Decreto 233/88 referentes al uso y cuidado de los animales de experimentación, así como a las directrices del Consejo de Europa en ese sentido (B.O.E. 25-10-90, ratificación del convenio europeo sobre protección de los animales utilizados con fines experimentales y otros fines científicos).

La temperatura y la humedad se mantienen dentro de los márgenes adecuados para esta especie. La temperatura se mantiene a $22^{\circ} \text{C} \pm 2^{\circ} \text{C}$ mediante unas placas eléctricas provistas de termostatos, y la humedad entre el 50 % y el 70 %. La renovación del aire se lleva a cabo

mediante ventiladores. Las salas de ubicación de los animales se mantienen con ciclos continuos de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad.

Los animales se alojan en cubetas de macrolón de 500 cc, provistas de una rejilla de cierre de acero inoxidable donde se depositan el pienso y el biberón del agua. Los animales viven en lechos de viruta en condiciones de comida y bebida *ad libitum*.

3. Formación de la población base

La población base se formó a partir de tres cepas consanguíneas de *Mus musculus* procedentes del CIEMAT y obtenidas por cruzamientos hermano x hermana durante al menos 20 generaciones. El coeficiente de endogamia de las cepas se obtiene por la ecuación de recurrencia dada por Wright (1933):

$$F_t = 1/4 (1 + 2 F_{t-1} + F_{t-2})$$

Según esta ecuación, el coeficiente de consanguinidad de la generación 20, suponiendo que no haya actuado la selección natural será igual a 0,986, es decir, los individuos serán prácticamente homocigotos en todos sus loci. Estas cepas fueron: BALB/c, CBA y C₅₇BL. Se eligieron estas tres cepas por ser de origen diferente idóneas para conseguir una alta variabilidad en la población base. Las características generales de las cepas se dan en la Tabla 1.

De cada una de las tres cepas consanguíneas reseñadas anteriormente adquirimos cuatro machos y ocho hembras, constituyendo la generación parental. En la generación parental se realizaron todos los cruzamientos posibles para generar la máxima variabilidad genética.

Denominando:

Línea BALB/c = X

TABLA 1

CARACTERISTICAS GENERALES DE LAS CEPAS

- BALB/c** Pelaje blanco. Ojos rojos. Fácil aprendizaje. Agresivos. Poco activos. Fuerte desarrollo del comportamiento maternal. Baja incidencia de tumores mamarios. En ocasiones presentan espontáneamente tumores ováricos y otros de localización en la pituitaria. La incidencia de tumores pulmonares es del 26% en machos y 29% en hembras.
- CBA** Pelaje agoutí. Homocigotos para el alelo Trf (Transferrina). Portador del gen de degeneración retiniana (rd). Moderada resistencia a la inducción de cáncer en la piel por agentes carcinogénicos. Alta longevidad. Necesitan dietas suplementarias para mantener su capacidad reproductiva. Poco agresivos. Muy sociables.
- C₅₇BL** Pelaje negro. Cola pigmentada. Extremidades finas y talla pequeña. Gran actividad locomotriz. Alopecias espontáneas y reversibles. Nerviosos y agresivos.

Línea CBA = Y

Línea C₅₇BL = Z

La formación de la población base fue como sigue:

3.1. Apareamientos de la generación parental

	♀Y		♀X		♀X
♂X x		♂Y x		♂Z x	
	♀Z		♀Z		♀Y

Se realizaron tres cruzamientos de cada tipo. Toda la F1 fue de capa agoutí.

3.2. Apareamientos F1 x F1

	♀YZ		♀ZX		♀ZY
♂XY x		♂YZ x		♂XZ x	
	♀ZX		♀XY		♀YX
	♀XZ		♀XY		♀YX
♂YX x		♂ZX x		♂ZY x	
	♀ZY		♀YZ		♀XZ

De estos apareamientos se obtuvo una descendencia de 162 machos y 198 hembras.

La media de tamaño de camada en estos apareamientos fue de 8,5 crías.

3.3. Apareamientos F2 x F2

Estos apareamientos se hicieron al azar restringido, es decir, evitando el apareamiento de hermano x hermana, tomando de cada tipo de la F2 dos machos y cuatro hembras y apareando cada macho con dos hembras.

3.4. Apareamientos F3 x F3

Los apareamientos se realizaron también al azar restringido como en el caso anterior. Se realizaron 98 cruzamientos de un macho con dos hembras.

La descendencia del cruzamiento F3 x F3 se mantuvo en panmixia durante dos generaciones; la descendencia de la segunda generación de panmixia constituyó la generación 00 de la población base. En la citada generación se realizaron apareamientos al azar restringido, cada macho se apareó con dos hembras, una de las cuales se destinó a cesáreas con objeto de estimar algún parámetro relacionado con eficacia biológica. La descendencia constituyó la generación 0 de la población base que se distribuyó aleatoriamente entre las réplicas de los métodos de selección y constituyó la generación 0 de selección.

4. Carácter seleccionado

El carácter objeto de selección fue incremento de peso corporal desde los 21 días (destete) hasta los 42 días y se evaluó sólo en machos. Los pesos corporales de los animales fueron obtenidos utilizando una balanza digital con una precisión de 0,1 g.. Esta balanza promedia cuatro pesadas del animal en movimiento.

El peso corporal en ratones es un carácter métrico cuyo fenotipo varía de forma continua durante el crecimiento y cuya determinación genética es de tipo cuantitativo (Kidwell y Howard,1969). La mayor parte de la varianza genética para este carácter es de origen aditivo (Roberts,1965; Eisen,1974; McCarthy,1982) sobre todo para edades posteriores al destete (Roberts,1965). El carácter está controlado por un elevado número de *loci* de aproximadamente igual efecto. Roberts (1966) estimó este número en alrededor de 20.

Los factores ambientales que influyen principalmente en este carácter son: edad, sexo y efecto materno.

- Sexo: el peso corporal varía con el sexo del individuo, mayor para machos que para hembras. Las diferencias entre sexos aumentan con la edad. La relación de pesos entre machos y hembras es muy similar en diferentes líneas de ratones. Falconer (1973) encontró una relación de 1,20.

- Efecto materno: en los mamíferos la madre ejerce una gran influencia sobre el crecimiento de las crías, tanto durante la etapa de gestación (efecto materno prenatal) como después del nacimiento (efecto materno postnatal). Uno de los sistemas más interesantes para reducir este último, según la mayoría de autores, es la estandarización del tamaño de camada en los días inmediatamente posteriores al parto.

El peso corporal no se encuentra estrechamente relacionado con los caracteres reproductivos, por lo que es de esperar que el incremento en la tasa de endogamia no tenga efecto importante sobre este carácter. Eisen y Hanrajan (1974) encuentran un cierto grado de depresión endogámica que origina una disminución en el peso corporal a diversas edades. El efecto de la depresión endogámica sobre el peso parece ser menor cuando ésta se realiza de forma lenta, en este caso la selección parece ser más eficiente en contrarrestar el efecto de la depresión (Falconer, 1989).

Las estimas de la heredabilidad para el carácter peso corporal en ratón varían considerablemente según la edad a la que se mida el peso, tienden a ser relativamente bajas desde el nacimiento hasta las cuatro semanas de edad y aumentan posteriormente hasta valores comprendidos entre 0,25 y 0,40 (Eisen, 1974). Resultados similares se obtienen en otras especies de mamíferos (cerdos, ovejas y conejos) según diferentes autores.

En ratones, el destete se realiza a los 21 días, y la variación en el peso corporal en relación con la edad sigue una curva sigmoidea. La fase anterior al destete se caracteriza por un crecimiento uniforme, mientras que en la fase posterior al destete el crecimiento aumenta

hasta alcanzar el punto de inflexión de la curva. Este punto coincide con la madurez sexual que se alcanza aproximadamente a los 42 días de edad. La mayor tasa de crecimiento se alcanza aproximadamente hacia la mitad del peso del adulto (Eisen,1974) coincidiendo con la apertura vaginal de las hembras (Monteiro y Falconer,1966)

5. Diseño experimental

Los animales fueron apareados a las ocho semanas de edad. Cada macho se apareó con dos hembras en todas las generaciones excepto en las generaciones 4, 8, 13 y 16 en que fueron apareados con tres hembras una de las cuales se destinó a cesáreas con el fin de medir parámetros de eficacia biológica. Los machos se mantuvieron 13 días en la jaula de apareamiento, con lo cual aseguramos la cubrición de, al menos, dos períodos de celo de las hembras. A partir de esta fecha las hembras fueron individualizadas y los machos desechados. Transcurridos 19 días desde la fecha en que se realizó el apareamiento, comenzaron los partos, registrándose el máximo de los mismos entre los 21 y 23 días.

Todas las camadas fueron estandarizadas a ocho crías el primer día del nacimiento, identificando las crías que no pertenecían a la camada estandarizada (Falconer,1955; Eisen, 1970; Schüler,1987).

En los mamíferos, la madre ejerce gran influencia en el peso de las crías, tanto durante la etapa de gestación (efecto materno prenatal), como después del nacimiento (efecto materno postnatal). En especies polítoacas la estandarización de la camada, en los días inmediatamente posteriores al parto, es uno de sistemas más apropiados para reducir los efectos maternos postnatales.

A los 21 días del nacimiento se procedió al destete de las camadas y a la separación de los machos de las hembras.

De la población base se tomaron 144 camadas y se distribuyeron al azar en nueve réplicas (tres para cada uno de los métodos de selección). De cada camada se evaluaron dos machos constituyendo la generación 0 de selección.

5.1. Métodos de selección

En el presente trabajo se comparan tres métodos de selección que llamaremos respectivamente:

Método A ---> Selección clásica

Método B ----> Selección ponderada

Método C ----> Mínima consanguinidad

Se hicieron tres réplicas por cada método de selección, en cada una de ellas se evaluaron 32 machos por generación y se practicó selección fenotípica individual. Las generaciones fueron discretas. La duración del experimento fue de 17 generaciones.

5.1.1. Método A

Los 32 machos evaluados por réplica y generación se ordenaron por su valor fenotípico decreciente y se seleccionaron los ocho machos con mayor valor fenotípico para el carácter, lo que corresponde a una intensidad de selección $i_m = 1,235$ (Becker, 1986). Todos los individuos seleccionados contribuyeron con el mismo número de descendientes a la generación siguiente. Las hembras no fueron evaluadas ni seleccionadas. La intensidad de selección aplicada en este método fue, por tanto, $i = i_m / 2$.

Cada macho seleccionado se apareó con dos hembras y de la descendencia se evaluaron cuatro hijos machos por macho seleccionado, constituyendo los 32 individuos evaluados de la generación siguiente. De cada camada se tomó una hembra (16 hembras en

total). Los apareamientos se realizaron al azar restringido, evitando el cruzamiento hermano x hermana, entre los ocho machos seleccionados y las 16 hembras procedentes de cada una de las camadas.

El proceso se repitió durante las 17 generaciones de selección.

Por cada réplica y generación los tres machos siguientes en valor fenotípico a los machos seleccionados también se aparearon al azar restringido con seis hembras (cada macho con dos hembras) procedentes de las camadas donde fueron evaluados los machos. Estos machos constituyeron las reservas y, solamente fueron utilizados cuando alguno de los machos seleccionados no tuvo descendencia.

5.1.2. Método B

El diseño de este método denominado selección ponderada (Toro y Nieto, 1984) es básicamente igual al descrito para el método A, excepto que en cada réplica se seleccionaron los doce machos con valor más alto para el carácter y, la contribución de los machos seleccionados a la siguiente generación fue diferencial y directamente proporcional a su valor fenotípico para el carácter. De modo que el individuo con mayor valor fenotípico contribuyó con seis descendientes a la siguiente generación, los dos siguientes en valor fenotípico contribuyeron con cuatro, los tres siguientes con tres, los tres siguientes con dos y los tres últimos con uno.

5.1.2.1. Soluciones de las contribuciones óptimas para el método B

La distribución del tamaño de familia con contribución diferencial a la descendencia sigue una distribución multinomial y la intensidad de selección viene dada por la siguiente ecuación:

$$i = \sum_{i=1}^{i=N} f_i x_i$$

Siendo:

i = intensidad de selección

N = número de individuos seleccionados

f_i = probabilidad de contribución a la descendencia del individuo i -ésimo

x_i = valor de la abscisa correspondiente al individuo i -ésimo de la distribución normal tipificada.

El censo efectivo de la población (N_e) se obtiene como la inversa del sumatorio de la probabilidad de contribución al cuadrado:

$$N_e = 1 / \sum_{i=1}^{i=N} f_i^2$$

Los valores óptimos de N y f_i fueron obtenidos minimizando la siguiente función:

$$\sum_{i=1}^{i=N} f_i^2 \quad (\text{Maximiza el censo})$$

Sometida a dos restricciones:

$$\sum_{i=1}^{i=N} f_i = 1 \quad (\text{La suma de las probabilidades de contribución es igual a uno}).$$

$$\sum_{i=1}^{i=N} f_i x_i = i \quad (\text{Mantiene la intensidad de selección})$$

La intensidad de selección que se quiere mantener es la correspondiente a los métodos A y C de selección, puesto que se quiere comparar con ellos.

Las soluciones óptimas para N y f_i indicadas al comienzo del apartado 5.1.2 fueron obtenidas por técnicas de programación cuadrática.

5.1.3. Método C

Este método sigue el mismo diseño que el método A con la única diferencia de que los machos seleccionados no fueron apareados al azar sino teniendo en cuenta que entre la pareja existiese el mínimo parentesco posible.

5.1.3.1. Soluciones de los apareamientos de mínimo parentesco

La matriz de parentesco, para cada réplica y generación donde se llevan a cabo los apareamientos de mínimo parentesco, se obtiene utilizando dos programas de fortran:

El primero de ellos construye la matriz de parentesco, entre todos los individuos de la generación, a partir de un archivo de genealogía, utilizando las ecuaciones de Wright (1922):

$$f_{AB} = 1 / 4 [f_{CE} + f_{CF} + f_{DE} + f_{DF}]$$

Siendo:

f = parentesco entre los individuos indicados en el subíndice

C,D padres de A

E,F padres de B

$$f_{AA} = 1 / 2 [1 + F_A]$$

f_{AA} : parentesco de un individuo consigo mismo

F_A : coeficiente de consanguinidad del individuo A.

$$F_A = f_{CD}$$

El segundo programa se utiliza para eliminar información innecesaria. A partir de la matriz de parentesco entre todos los individuos de la generación obtiene la submatriz de parentesco correspondiente a los ocho machos seleccionados y las 16 hembras disponibles para el apareamiento.

Por cada réplica y generación se seleccionan ocho machos y cada uno de ellos se apareará con dos hembras, por tanto hay que decidir los 16 apareamientos, de los 128 posibles, que minimizan la función de parentesco.

Las dimensiones de la matriz de parentesco son (8,16) donde las filas son entradas para machos y las columnas son entradas para hembras. La citada matriz constituye la función a minimizar sujeta a dos restricciones:

- La suma de los elementos de cada una de las filas es igual a dos (cada macho se aparea con dos hembras).

- La suma de los elementos de cada una de las columnas es igual a uno (cada hembra sólo se aparea una vez).

La expresión matemática de este diseño es la siguiente:

Función a minimizar: $z = \sum_{i=1}^{i=N} x_i f_i$

Siendo:

N = número de elementos de la matriz de parentesco ($N = 128$; 8 ♂ x 16 ♀)

x = vector de unos y ceros que indican una decisión de apareamiento. Uno si el apareamiento se lleva a cabo, cero en caso contrario.

f_i = parentesco entre el macho i y la hembra j .

Restricciones:

Restricciones impuestas para filas : $2 = \sum_{i=1}^{i=N} x_i$

x_i : vector de unos y ceros. Uno para los elementos pertenecientes a la fila del macho i , cero para el resto. Ocho restricciones de este tipo, una por cada macho.

Restricciones impuestas para columnas: $1 = \sum_{i=1}^{i=N} x_i$

x_i : vector de unos y ceros. Uno para los elementos correspondientes a la columna de la hembra j , cero para el resto. Dieciséis restricciones de este tipo, una por cada hembra.

Las soluciones a este sistema se obtienen utilizando el método simplex de programación lineal (Press y col.,1986).

6. Estima de la heredabilidad del carácter

6.1. Por regresión

La heredabilidad del carácter incremento de peso corporal desde los 21 hasta los 42

días fue estimada en la población base por regresión de progenie de machos sobre progenitor macho. El error típico del coeficiente de regresión fue estimado como:

$$ET(b) = (MCE / S_x^2)^{1/2}$$

$$h^2 \pm e.t = 2 [b \pm E.T(b)]$$

6.2. Por DFREML

La heredabilidad fue estimada por máxima verosimilitud restringida usando un algoritmo libre de derivadas propuesto por Grasser y colaboradores (1987) y posteriormente desarrollado por (Meyer,1989).

El modelo utilizado para el análisis fue un modelo animal con efecto materno:

$$y_{ijklm} = g_i + a_j + m_k + e_{ijklm}$$

Siendo:

y_{ijklm} = observación del carácter

g_i = efecto debido a la generación (fijo)

a_j = efecto debido al valor genético aditivo del animal (aleatorio)

m_k = efecto debido al valor genético materno (aleatorio)

e_{ijklm} = factor aleatorio residual

La expresión matricial del modelo anterior es la siguiente :

$$Y = Xb + Z_1d + Z_2m + e$$

Siendo:

Y = vector de observaciones del carácter incremento de peso corporal

X = matriz de incidencia de los efectos fijos

Z_1 = matriz de incidencia de los efectos genético aditivos

Z_2 = matriz de incidencia de los efectos genético maternos

\mathbf{b} = vector de efectos fijos

\mathbf{d} = vector de efectos genético aditivos

\mathbf{m} = vector de efectos genético maternos

\mathbf{e} = vector de efectos residuales

$$E(\mathbf{y}) = \mathbf{Xb} \quad E(\mathbf{d}) = \mathbf{0} \quad E(\mathbf{m}) = \mathbf{0} \quad E(\mathbf{e}) = \mathbf{0}$$

Asumiendo la estructura siguiente para la matriz de varianzas y covarianzas:

$$V \begin{pmatrix} \mathbf{d} \\ \mathbf{m} \\ \mathbf{e} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{A} \sigma_d^2 & \mathbf{A} \sigma_{dm} & \mathbf{0} \\ \mathbf{A} \sigma_{md} & \mathbf{A} \sigma_m^2 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{I} \sigma_e^2 \end{pmatrix}$$

\mathbf{A} = numerador de la matriz de relaciones aditivas

\mathbf{I} = matriz identidad

σ_d^2 = varianza de los efectos genético aditivos

σ_m^2 = varianza de los efectos genético maternos

σ_e^2 = varianza del error

$\sigma_{md} = \sigma_{dm}$ = covarianza de los efectos genéticos aditivo-maternos

El método **REML** (máxima verosimilitud restringida) maximiza el logaritmo de una función lineal del vector de observaciones $\mathbf{K}'\mathbf{y}$ siendo $\mathbf{K}'\mathbf{x} = \mathbf{0}$.

Asumiendo que el vector de observaciones tiene una distribución normal multivariada, la función de verosimilitud asociada será:

$$L(\mathbf{K}'\mathbf{y}) = (2\pi)^{-0.5(N-r(\mathbf{X}))} |\mathbf{K}' \mathbf{V} \mathbf{K}|^{-0.5} \exp(-0.5(\mathbf{K}'\mathbf{y})' (\mathbf{K}' \mathbf{V} \mathbf{K})^{-1} (\mathbf{K}' \mathbf{y})).$$

Tomando logaritmos naturales de la función de verosimilitud:

$$L_2 = -0.5 (N - r(\mathbf{X})) \log(2\pi) - 0.5 \log |\mathbf{K}' \mathbf{V} \mathbf{K}| - 0.5 \mathbf{y}' \mathbf{K} (\mathbf{K}' \mathbf{V} \mathbf{K})^{-1} \mathbf{K}' \mathbf{y}.$$

$$\log |\mathbf{K}' \mathbf{V} \mathbf{K}| = \log |\mathbf{V}| + \log |\mathbf{X}' \mathbf{V}^{-1} \mathbf{X}| \quad (\text{Searle, 1979})$$

$$\mathbf{y}' \mathbf{K} (\mathbf{K}' \mathbf{V} \mathbf{K})^{-1} \mathbf{K}' \mathbf{y} = \mathbf{y}' \mathbf{P} \mathbf{y} = (\mathbf{y} - \mathbf{X} \hat{\mathbf{b}})' \mathbf{V}^{-1} (\mathbf{y} - \mathbf{X} \hat{\mathbf{b}}).$$

Sustituyendo en L_2 :

$$L_2 = (N - r(X) - q) \log \sigma_0^2 - 0.5 \sum_{i=1}^s q_i \log \sigma_i^2 - 0.5 \log |C^*| - 0.5 y'Py .$$

Donde:

$$y' P y = N - r(X) = \text{cte.}$$

q_i = número de niveles del factor aleatorio i

s = número de factores aleatorios

σ_0^2 = varianza del error

σ_i^2 = varianza del factor aleatorio i

σ_{ij} = covarianza entre los factores aleatorios i y j

Para la evaluación de la función de verosimilitud se requieren las **MME** (ecuaciones del modelo mixto) aumentadas con el vector del lado derecho y su transpuesto, y el total de la suma de cuadrados de los datos, para después absorber todas las filas y columnas (una cada vez) dentro del último escalar.

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z_d & X'Z_m & X'y \\ Z'_d X & Z'_d Z_d + A^{-1}k_{11} & Z'_d Z_m + A^{-1}k_{12} & Z'_d y \\ Z'_m X & Z'_m Z_d + A^{-1}k_{21} & Z'_m Z_m + A^{-1}k_{22} & Z'_m y \\ y'X & y'Z_d & y'Z_m & y'y \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} C^* & W'y \\ y'W & y'y \end{bmatrix}$$

Siendo:

$$W'y = [y'X \quad y'Z_d \quad y'Z_m]'$$

$$k_{11} = \sigma_0^2 / \sigma_d^2$$

$$k_{22} = \sigma_0^2 / \sigma_m^2$$

$$k_{12} = k_{21} = \sigma_0^2 / \sigma_{md}$$

Por eliminación Gaussiana de una fila cada vez, la suma de los elementos diagonales no nulos es el $\log |C^*|$ y $(y' P y) \sigma_0^2$.

La función de verosimilitud es evaluada sin calcular las soluciones del MME, sin invertir la matriz de coeficientes y sin computar ninguna de las σ_i^2 .

La búsqueda del vector de verosimilitud para los valores de α_i (σ_i^2/σ_0^2) se realiza por el método simplex de Nelder y Mead (1965). En cada paso en la búsqueda del máximo de la función de verosimilitud se cuenta con un conjunto de valores del vector de parámetros que definen una figura geométrica en el espacio de $c+1$ (número de parámetros más uno) dimensiones. La forma de esta figura va cambiando sucesivamente, expandiéndose o encogiéndose según que los nuevos valores se alejen o se aproximen, respectivamente, al máximo.

7. Respuesta a la selección

La media y la varianza fenotípica del carácter incremento de peso corporal desde los 21 días hasta los 42 días, fueron calculadas en la población base y en todas las generaciones de selección para cada una de las réplicas y para el conjunto de las réplicas por método de selección.

Las medias de las réplicas de la generación 0 de selección fueron comparadas con una t de Student dentro de métodos.

En la generación cero de selección las medias del conjunto de las réplicas, por método de selección, fueron comparadas entre sí y con la media de la población base. Las comparaciones fueron realizadas con una t de Student.

La respuesta media a la selección por generación fue estimada, para las réplicas de selección y para el conjunto de las réplicas, por método de selección, como el coeficiente de

regresión de la media del carácter sobre la generación, siendo la variable dependiente la media del carácter y la variable independiente la generación. El error típico de la respuesta se estimó como el error del coeficiente de regresión aunque éste puede subestimar el verdadero error típico al no tener en cuenta la correlación entre las medias de las distintas generaciones.

Los métodos de selección fueron comparados mediante análisis de varianza de las respuestas acumuladas por generación, método y réplica. El modelo utilizado fue un modelo factorial de efectos fijos.

El modelo de análisis fue el siguiente:

$$X_{ijk} = \mu + G_i + M_j + M \cdot G_{ij} + e_{ijk}$$

Siendo:

X_{ijk} = respuesta acumulada correspondiente a la generación i , método j y réplica k .

μ = media general del experimento.

G_i = efecto fijo debido a la generación i ($i = 1 \dots 17$)

M_j = efecto fijo debido al método j ($j = 1 \dots 3$)

$M \cdot G_{ji}$ = efecto debido a la interacción entre el método de selección j y la generación i .

e_{ijk} = efecto debido al error

El cuadro correspondiente al análisis se da en la Tabla 2.

Las pruebas F fueron realizadas con el término del error.

El coeficiente de variación de la respuesta fue estimado como la razón de la desviación típica de la respuesta acumulada entre réplicas, por método de selección, a la media de la respuesta acumulada del conjunto de las réplicas. El modelo de análisis se muestra a continuación:

$$X_{ij} = \mu + G_i + R_j + e_{ij}$$

TABLA 2.

ANALISIS DE VARIANZA DE LOS DATOS CORRESPONDIENTES A UN MODELO FACTORIAL, DE LOS FACTORES METODO Y GENERACION.

F.V.	G.L.	SC	E (CM)
METODO	2	$\Sigma x_{i..}^2 / 51 - (x^2_{...} / 153)$	$\sigma^2 + 51 \sigma^2_M$
GENERACION	16	$\Sigma x^2_{.j} / 9 - (x^2_{...} / 153)$	$\sigma^2 + 9 \sigma^2_G$
M*G	32	$\Sigma x^2_{ij} / 3 - (\Sigma x^2_{i..} / 51) - (\Sigma x^2_{.j} / 9) + (x^2_{...} / 153)$	$\sigma^2 + 3 \sigma^2_{M*G}$
ERROR	102	$\Sigma x^2_{ijk} - (\Sigma x^2_{ij} / 3)$	σ^2
TOTAL	152	$\Sigma x^2_{ijk} - x^2_{...} / 153$	

TABLA 3.

ANALISIS DE VARIANZA DE LA RESPUESTA ACUMULADA POR METODO DE SELECCION, DE LOS FACTORES REPLICA Y GENERACION

F.V	G.L.	SC	E (CM)
GENERACION	16	$\Sigma x^2_{i.} / 3 - x^2_{..} / 51$	$\sigma^2_e + 3 \sigma^2_G$
REPLICA	2	$\Sigma x^2_{.j} / 17 - x^2_{..} / 51$	$\sigma^2_e + 17 \sigma^2_R$
ERROR	32	$\Sigma x^2_{ij} - \Sigma x^2_{i.} / 3 - \Sigma x^2_{.j} / 17$	σ^2_e
TOTAL	50	$\Sigma x^2_{ij} - x^2_{..} / 51$	

Donde:

X_{ij} = respuesta acumulada correspondiente al método i, generación j.

μ = media general del método de selección.

G_i = efecto debido a la generación i (i = 1...17)

R_j = efecto debido a la réplica j (j=1...3)

e_{ij} = efecto debido al error

El cuadro correspondiente al análisis se presenta en la Tabla 3.

El diferencial de selección fue estimado como diferencial de selección ponderado por su contribución a la descendencia:

$$S_p = [\sum_i x_i w_i / M] - \mu$$

Siendo:

S_p = diferencial de selección ponderado

x_i = valor fenotípico del individuo seleccionado i-ésimo

w_i = n° de hijos con los que contribuye a la descendencia el individuo seleccionado i-ésimo

M = n° total de descendientes que se evalúan en la generación siguiente

μ = media del carácter en la población donde se realiza la selección

La heredabilidad realizada fue estimada como el doble del coeficiente de regresión de la respuesta acumulada sobre el diferencial de selección acumulado. El error típico de la citada heredabilidad fue estimado según la fórmula de Hill (1972). La variable independiente fue el diferencial de selección acumulado y la variable dependiente la respuesta acumulada.

8. Censo efectivo

A partir de la información genealógica se calcularon los coeficientes F_{IT} , F_{IS} y F_{ST} por

método de selección y generación (Wright,1969) que permiten distinguir los efectos del apareamiento no aleatorio y del tamaño finito sobre la consanguinidad.

F_{IT} representa la consanguinidad absoluta de los individuos. Se calculó, a partir de la genealogía (Wright,1922), como el coeficiente de consanguinidad medio por método de selección y generación.

F_{ST} cuantifica el efecto del tamaño finito. Se calculó como el coeficiente de parentesco medio de todas las posibles parejas de padres por método de selección y generación.

F_{IS} equivale a la desviación de las proporciones de Hardy-Weinberg, expresa el efecto del apareamiento no aleatorio. Se calculó a partir de la ecuación de Wright (1969)

$$(1 - F_{IT}) = (1 - F_{ST}) (1 - F_{IS})$$

El incremento medio de F_{ST} por generación, se estimó mediante el coeficiente de regresión de $\ln(1 - F_{ST})$ sobre t .

El censo efectivo (N_e) se calculó para cada uno de los métodos de selección como:

$$N_e = (1 / 2 \Delta F_{ST}) \cdot 2 \quad (\text{Falconer, 1989})$$

Por otro lado el N_e se predijo a partir de la ecuación desarrollada por Santiago y Caballero (1995). Cuando el número de reproductores de cada sexo es diferente el N_e se predice para cada uno de los sexos por separado.

$$N_{es} = 4N_s / [1/\mu_{sm} + 1/\mu_{sf}] (1 - \alpha_{1s}) + [S_{sm}^2/\mu_{sm}^2 + 2S_{sm, sf}/\mu_{sm}\mu_{sf} + S_{sf}^2/\mu_{sf}^2 + 4Q^2C^2]$$

$$(1 + \alpha_{1s} + 2\alpha_0)$$

Siendo:

N_s = número de progenitores del sexo s

$\mu_{sm} = N_m/N_s$ = número medio de machos progenitores con los que contribuye el progenitor del sexo s

S_{sm}^2 = varianza de la contribución a la descendencia

La contribución a la descendencia se distribuye como una hipergeométrica cuya varianza es:

$$\sigma_{sm}^2 = \sum_{i=1}^{N_s} (n_m/T_m) [1 - n_m/T_m] (T_m - N_m/T_m - 1)$$

Donde:

n_m = número de machos con los que contribuye el progenitor i del sexo s

N_m = número total de machos seleccionados

T_m = número total de machos evaluados

$S_{sm}^2 = \sigma_{sm}^2 N_s/N_s - 1$ (corrección Gaussiana)

$S_{sm, sf}$ = covarianza entre número de machos y número de hembras con los que contribuye el progenitor del sexo s . Este término es cero en ausencia de cualquier otra causa de variación del número de descendientes que no sea el error del muestreo.

α_0 = correlación entre los miembros de las parejas de reproductores.

$\alpha_{1,s}$ = desviaciones de las proporciones de H-W, equivale al F_{IS}

Con apareamiento al azar :

$$\alpha_0 = 0$$

$$\alpha_{1,s} = -1 / 2N_s - 1$$

Q^2 : término que tiene en cuenta el efecto acumulativo de la selección sobre el censo

$$Q = 2 / [2 - G(1+r)]$$

r = correlación entre las ventajas selectivas esperadas de los miembros de las parejas

$$r = -1 / [(N_m + N_f)/2] - 1$$

G : proporción de varianza genética remanente después de la selección

$$G = (G_m + G_f) / 2$$

$$G_m = 1 - k_m h^2 \text{ (Bulmer, 1971)}$$

$$k_m = i_m (i_m - x_m)$$

$$k = (k_m + k_f) / 2$$

x = punto de truncamiento de la normal estandarizada

i = intensidad de selección

C_s^2 = varianza de las ventajas selectivas del progenitor del sexo s

$$C_s^2 = [(C_{sm} + C_{sf}) / 2]^2$$

$$C_{sm}^2 = i_m^2 \rho_s^*$$

ρ_s^* = correlación intraclase de familias del progenitor de sexo s

$$\rho_s^* = V_{bs}^* / (V_A^* + V_E)$$

$$V_{bs}^* = 1/4 V_A^* (1 - k_m h^{*2}) + 1/4 V_A^* (1 - k_f h^{*2}) N_s/N_f$$

$$h^{*2} = V_A^* / (V_A^* + V_E)$$

h^{*2} : valor asintótico de la heredabilidad

$$(1+k) V_A^{*2} + (V_E - V_A) V_A^* - V_A V_E = 0$$

El censo efectivo viene dado por:

$$1/N_e = 1/4 N_{em} + 1/4 N_{ef} \text{ (Málecot, 1948).}$$

9. Estima de valores mejorantes

Las estimas de los valores mejorantes para el carácter, se obtuvieron iterando directamente sobre los datos (Misztal y Gianola, 1987). El método iterativo empleado fue el de Gauss-Seidel o el de Jacobi, indistintamente.

El modelo utilizado para el análisis fue un modelo animal unicarácter con efecto materno.

$$x = g + a + m + e$$

Siendo:

x = valor del carácter

g = efecto debido a la generación (fijo)

a = efecto debido al factor genético aditivo (aleatorio)

m = efecto debido al factor genético materno (aleatorio)

e = efecto debido al factor aleatorio del error.

El vector del lado derecho de las ecuaciones del **MME** es ajustado para todos los factores del modelo, restando las soluciones de los otros factores.

$$\mathbf{RSH}(\mathbf{g}) = \mathbf{RSH}(\mathbf{g}) - [\mathbf{BH}(\mathbf{a}) + \mathbf{BH}(\mathbf{m})]$$

A continuación se suma la razón de σ_1^2 / σ_0^2 a la diagonal correspondiente al factor *i* en las de las **MME** y se computan nuevas soluciones y el criterio de convergencia.

Criterio de convergencia:

$$\mathbf{CC} = \text{Suma } (\mathbf{BH}_t - \mathbf{BH}_{t-1})^2 / \text{Suma } (\mathbf{BH}_t)^2$$

BH_t = soluciones en la iteración *t*

RF = Factor de relajación

$$\mathbf{BH}_{\text{mejorado}} = \mathbf{BH}_t + \mathbf{RF} \times (\mathbf{BH}_t - \mathbf{BH}_{t-1})$$

Iteración de Jacobi:

$$b_{i(t)} = [\mathbf{RSH}_i - \sum_{j=1}^n c_{ij} b_{j(t-1)}] / c_{ii} + b_{i(t-1)}$$

Siendo:

n = número de ecuaciones

c_{ij} = coeficientes de la matriz de coeficientes de las **MME**

b_{i(t)} = solución del elemento *i* en la iteración *t*

RSH_i = elemento del vector del lado derecho de **MME**

Las soluciones de la iteración *t* son computadas usando las soluciones de la iteración *t-1*.

Iteración de Gauss-Seidel:

b_{i(0)} = valor inicial del parámetro

$$b_{i(t)} = [RSH_i - \sum_{j=1}^{t-1} c_{ij} b_{j(t)} - \sum_{j=t+1}^n c_{ij} b_{j(t-1)}] / c_{ii}$$

10. Tendencia genética

La tendencia genética definida como ganancia genética media por generación fue estimada por el coeficiente de regresión de los valores mejorantes sobre las generaciones para los métodos de selección. La variable dependiente fue el valor mejorante y la variable independiente la generación.

11. Parámetros de eficacia biológica

Cuando se selecciona artificialmente una población, se espera una reducción en la eficacia biológica como respuesta correlacionada.

La eficacia biológica es un carácter complejo con múltiples componentes, de los cuales fueron estimados:

- Mortalidad intrauterina = n° reabsorciones / (n° reabsorciones + n° fetos)
- Mortalidad al nacimiento = n° crías nacidas muertas / n° total de crías nacidas.

La mortalidad intrauterina fue estimada en la población base y en las generaciones 4, 8, 13 y 16 de todos los métodos de selección. En todos los métodos de selección y en todas las generaciones, cada macho se apareó con dos hembras, excepto en las generaciones 4, 8, 13, y 16 en las que los machos seleccionados fueron apareados con una tercera hembra (hermana de una de las dos anteriores) y a esta hembra le fue practicada una cesárea en estado de gestación avanzado con objeto de medir la mortalidad intrauterina, evaluando en el útero de cada hembra el número de fetos a término y el número de reabsorciones. Las comparaciones entre métodos de selección y población base con cada uno de los métodos de selección fueron realizadas con un χ^2 de contingencia, enfrentando el número de

reabsorciones al número de fetos.

La mortalidad al nacimiento fue estimada tanto en la población base como en todas las generaciones de cada uno de los métodos de selección. Las comparaciones entre métodos de selección y población base con método de selección fueron llevadas a cabo mediante un χ^2 de contingencia de número de crías nacidas vivas frente al número de crías nacidas muertas.

RESULTADOS

1. Parámetros de la población base para el carácter incremento de peso.

La heredabilidad del carácter seleccionado fue estimada en la población base por regresión de progenie sobre progenitor. Puesto que en nuestro experimento sólo los machos fueron evaluados y seleccionados, la heredabilidad del carácter junto con su error típico fueron estimados por regresión de progenie de machos sobre progenitor macho, como se explicó en Material y Métodos, utilizando 66 progenitores y una media de progenie de 3,45 hijos machos por progenitor.

En la Tabla 4 se presentan los parámetros de la población base.

TABLA 4

PARAMETROS DE LA POBLACION BASE PARA EL CARACTER INCREMENTO DE PESO

MEDIA FENOTIPICA	13,12 ± 0,13
VARIANZA FENOTIPICA	5,18
HEREDABILIDAD	0,45 ± 0,23

La media y la varianza fenotípica del carácter incremento de peso se estimaron sobre 328 machos de la generación 0 de la población base.

Por otro lado se estimaron los componentes de varianza utilizando toda la información disponible al final del experimento, desde la generación 0 hasta la generación 17. El método utilizado fue el de máxima verosimilitud restringida utilizando un algoritmo libre de derivadas DFREML (Meyer,1989). El modelo utilizado fue el descrito en Material y Métodos (modelo con efecto materno y covarianza aditivo-materna, y como único efecto fijo el debido a la

generación con 18 niveles).

En la Tabla 5 se presentan las estimas de componentes de varianza obtenidas con DFREML.

TABLA 5

ESTIMA DE COMPONENTES DE VARIANZA CON DFREML PARA EL CARACTER INCREMENTO DE PESO

VARIANZA GENETICO ADITIVA	2,20
VARIANZA GENETICO MATERNA	1,85
COV ADITIVO - MATERNA	- 1,09
VARIANZA DEL ERROR	1,84
VARIANZA FENOTIPICA	4,81
HEREDABILIDAD	0,46
VAR MATERNA / VAR FENOTIPICA	0,39

El número de animales evaluados fue 5187 con un archivo de pedigrí de 8931 animales. Este método proporciona una estima de los parámetros de la población base al corregir el sesgo producido por la selección.

Tanto la varianza fenotípica como la heredabilidad son muy similares a las obtenidas considerando únicamente los datos de la población base (Tabla 4).

2. Respuesta a la selección

2.1. Método A

La evolución de las medias fenotípicas del carácter en estudio por réplica y generación

se muestra en la figura 1 y en la Tabla I del apéndice.

No se encontraron diferencias significativas entre réplicas en la generación 0 de selección.

Las respuestas medias por generación y réplica fueron calculadas por regresión de media de respuesta sobre generación y se consideraron como errores de las respuestas medias los errores de los coeficientes de regresión. Las respuestas medias considerando las 17 generaciones de selección fueron $0,30 \pm 0,04$ para la réplica 1, $0,22 \pm 0,04$ para la réplica 2, y $0,41 \pm 0,03$ para la réplica 3.

Como se observa en la figura 1 el experimento presentó dos fases claramente diferenciadas: una primera fase, hasta la generación 8, con respuesta lineal en las tres réplicas y una segunda fase, desde la generación 8 hasta la generación 17, con mayor dispersión entre réplicas y en la cual prácticamente no se observó respuesta en las réplicas 1 y 2. Las respuestas medias por generación fueron calculadas para los dos periodos. En el periodo de respuesta lineal las respuestas medias por generación fueron $0,44 \pm 0,07$, $0,47 \pm 0,07$ y $0,52 \pm 0,06$ para las réplicas 1, 2 y 3 respectivamente. De las generaciones 8 a la 17 las respuestas medias por generación fueron $0,07 \pm 0,09$ y $-0,02 \pm 0,10$ para las réplicas 1 y 2 respectivamente. Sin embargo la réplica 3 presentó una respuesta media de $0,34 \pm 0,08$.

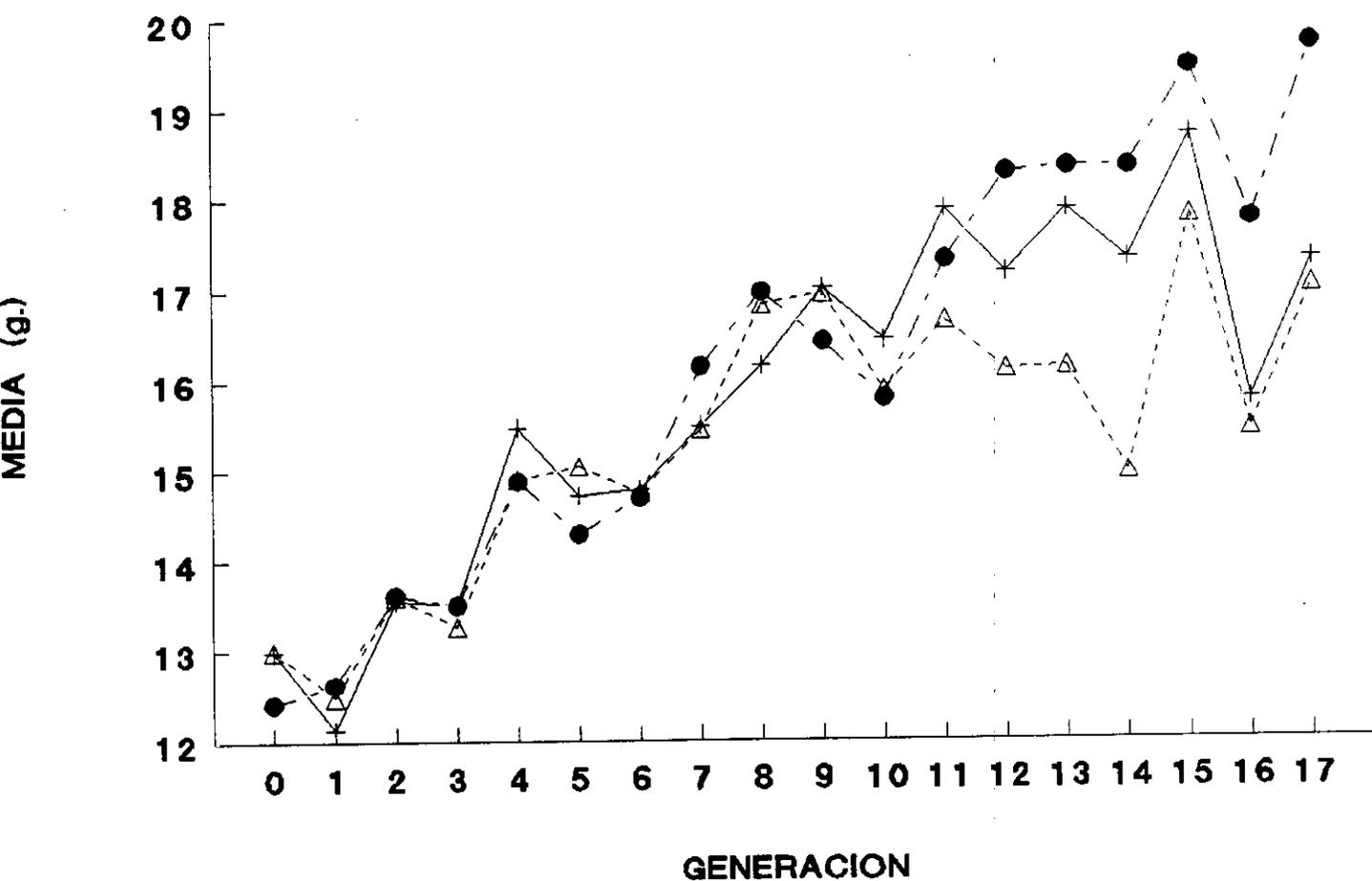
Las medias fenotípicas del carácter seleccionado para el conjunto de las réplicas se dan en la Tabla IV del apéndice y en la figura 4.

La evolución de la media para el conjunto de las réplicas mantiene el mismo patrón de comportamiento que las réplicas por separado. La media del carácter seleccionado aumentó linealmente hasta la generación 8 y a partir de dicha generación se mantuvo prácticamente constante.

La respuesta media por generación fue $0,31 \pm 0,03$ considerando las 17 generaciones

Fig.1 EVOLUCION INCREMENTO PESO CORPORAL
METODO A

—+— REPLICA 1 -△- REPLICA 2 -●- REPLICA 3



de selección. La respuesta total observada fue 4,89 g., lo cual supuso un incremento del carácter del 37,28% respecto de la población base.

Las respuestas medias por generación fueron calculadas para las dos fases del experimento. En el periodo de respuesta lineal la respuesta fue de $0,46 \pm 0,07$, mientras que de las generaciones 8 a la 17 la respuesta fue de $0,13 \pm 0,08$.

2.2. Método B

La evolución de las medias fenotípicas del carácter objeto de estudio por generación y réplica se muestra en la figura 2 y en la Tabla II del apéndice.

Las réplicas no difirieron significativamente entre sí en la generación 0 de selección.

La evolución de las medias muestra un comportamiento similar al del método A, aunque con menor dispersión a partir de la generación 11. Al final del proceso selectivo la medias alcanzaron el mismo valor en las tres réplicas.

La respuesta también fue lineal hasta la generación 8 de selección y a partir de esta generación fue prácticamente nula.

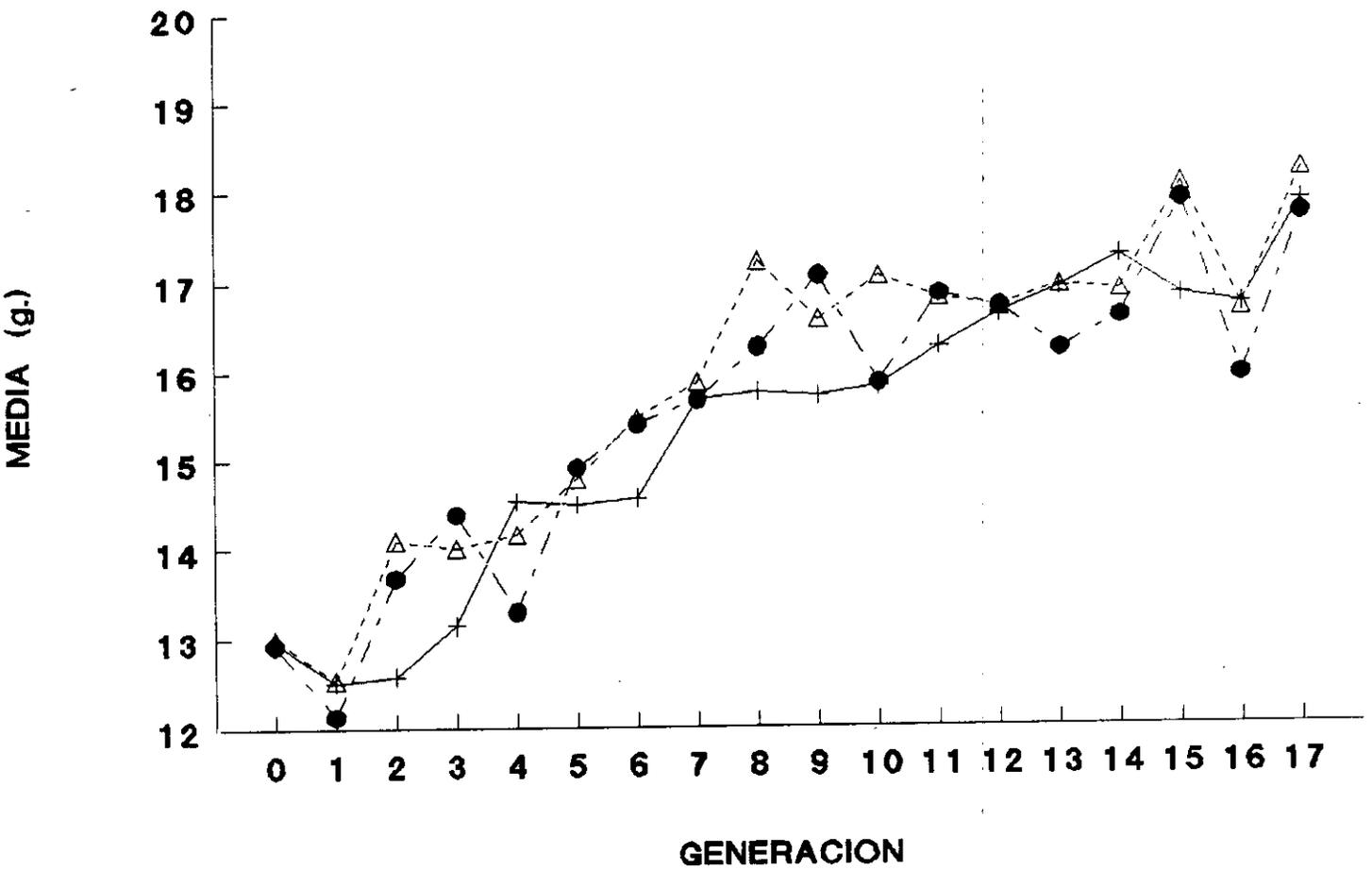
Considerando las 17 generaciones de selección las respuestas medias por generación fueron de $0,30 \pm 0,02$ para la réplica 1, $0,29 \pm 0,03$ para la réplica 2, y $0,27 \pm 0,04$ para la réplica 3.

Las respuestas medias por generación para el periodo de respuesta lineal, desde la generación 0 hasta la 8, fueron de $0,43 \pm 0,06$, $0,51 \pm 0,06$ y $0,47 \pm 0,07$ para las réplicas 1, 2 y 3 respectivamente. En el segundo tramo (desde la generación 8 hasta la 17) las respuestas medias fueron de $0,21 \pm 0,04$, $0,09 \pm 0,06$ y $0,08 \pm 0,07$ respectivamente para las réplicas 1, 2 y 3.

La evolución de las medias del carácter seleccionado para el conjunto de las réplicas

Fig.2 EVOLUCION INCREMENTO PESO CORPORAL
METODO B

—+— REPLICAS 1 -△- REPLICAS 2 —●— REPLICAS 3



se presenta en la figura 4 y en la Tabla IV del apéndice.

La media del carácter aumentó de forma lineal hasta la generación 8, a partir de la cual se mantuvo prácticamente constante, y en las tres últimas generaciones presentó picos de diferente signo aunque menos acusados que en el método A.

La respuesta media observada por generación fue de $0,29 \pm 0,03$. La respuesta total observada fue de 4,82 g., lo cual representa el 36,75% de la población base.

La respuesta media por generación para el periodo de respuesta lineal fue $0,46 \pm 0,05$, mientras que en la segunda fase del experimento, de las generaciones 8 a la 17, la respuesta media por generación fue de $0,13 \pm 0,04$.

2.3. Método C

La evolución de las medias fenotípicas del carácter seleccionado, por generación y réplica, se dan en la figura 3 y en la Tabla III del apéndice.

El comportamiento de las réplicas fue muy similar al de los otros métodos: respuesta lineal hasta la generación 8 seguido de una fase plana.

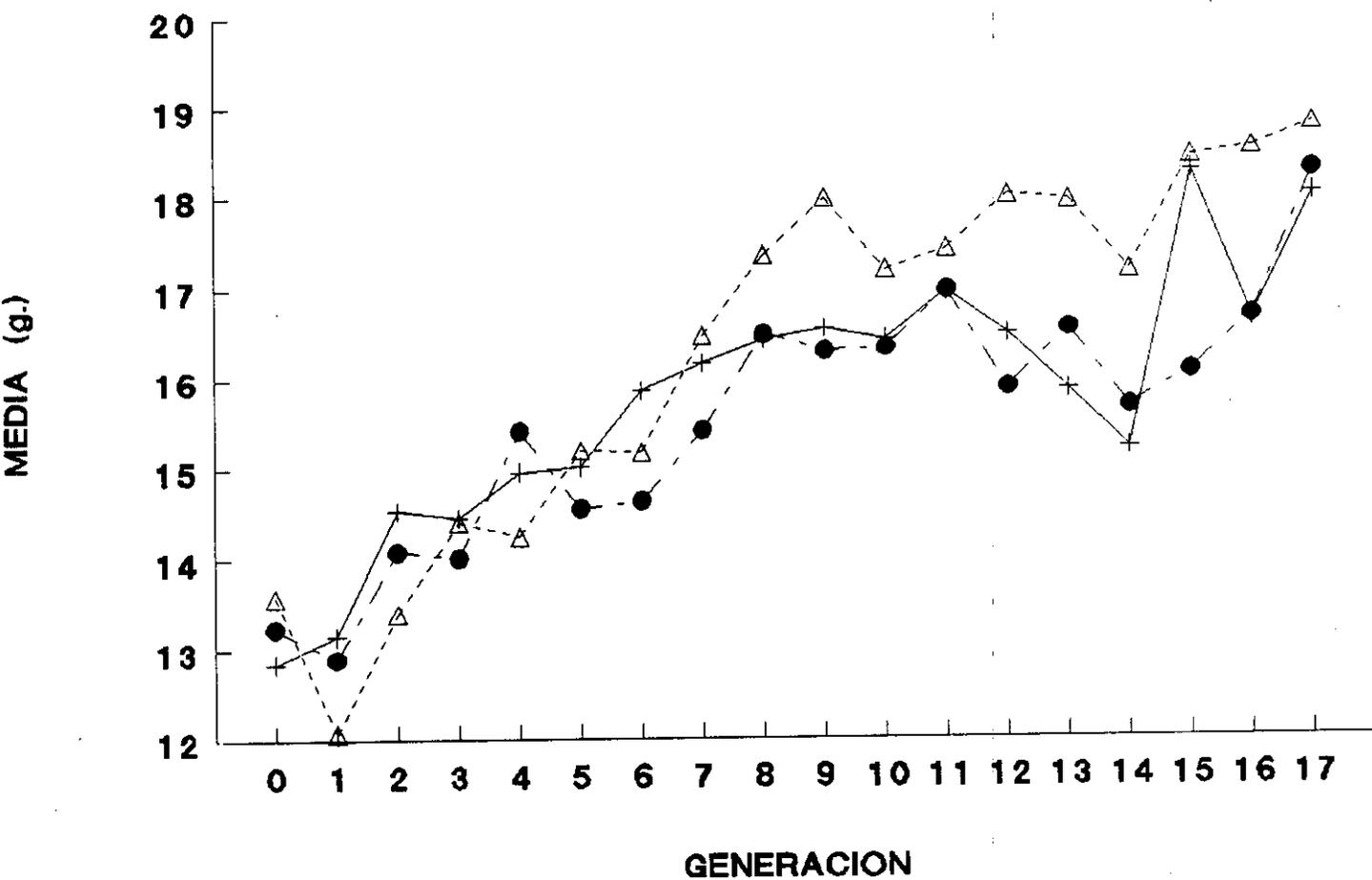
Las respuestas medias por generación fueron de $0,22 \pm 0,04$ para la réplica 1, $0,36 \pm 0,03$ para la réplica 2 y $0,23 \pm 0,03$ para la réplica 3 considerando las 17 generaciones de selección. Durante el periodo de respuesta lineal las respuestas medias fueron de $0,44 \pm 0,08$, $0,54 \pm 0,08$ y $0,37 \pm 0,07$ respectivamente para las réplicas 1, 2 y 3. En la segunda fase las respuestas medias por generación fueron de $0,11 \pm 0,10$, $0,13 \pm 0,04$ y $0,08 \pm 0,07$ para las réplicas 1, 2 y 3 respectivamente.

La evolución de las medias del carácter seleccionado para el conjunto de las réplicas se muestra en la figura 4 y en la Tabla IV del apéndice.

La respuesta media por generación fue de $0,27 \pm 0,03$ para las 17 generaciones de

Fig.3 EVOLUCION INCREMENTO PESO CORPORAL METODO C

—+— REPLICAS 1 -△- REPLICAS 2 -●- REPLICAS 3



selección. La respuesta total observada fue de 5,25 g., lo cual supuso un incremento del carácter del 40% respecto a la población base.

Durante la fase de respuesta lineal la respuesta media por generación fue de $0,46 \pm 0,04$ mientras que en el segundo tramo del experimento, desde la generación 8 hasta la generación 17, la respuesta media por generación fue $0,11 \pm 0,06$.

2.4. Comparación de los tres métodos respecto a la respuesta a la selección

La evolución de las medias fenotípicas para el carácter seleccionado se presenta en la figura 4 y en la Tabla IV del apéndice conjuntamente para los tres métodos de selección. En todos los casos se observó respuesta a la selección y ésta fue similar en los tres métodos.

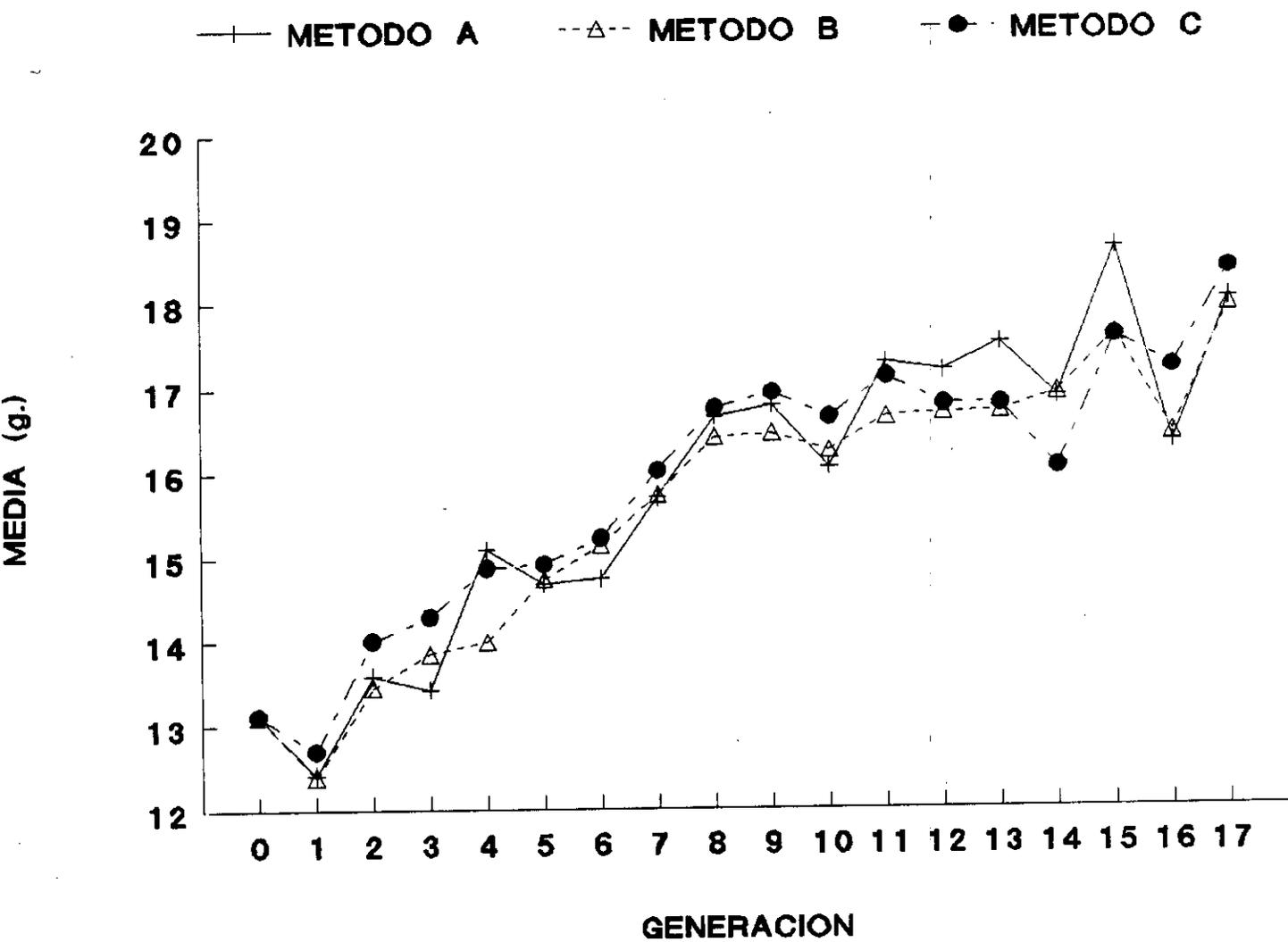
Los métodos de selección fueron comparados mediante un análisis de varianza de la respuesta acumulada por generación, método de selección y réplica. El modelo de análisis utilizado se presenta en la Tabla 2 y los resultados del mismo, para las 17 generaciones de selección, se muestran en la Tabla 6.

TABLA 6

ANALISIS DE VARIANZA DE LA RESPUESTA ACUMULADA A LA SELECCION PARA EL CARACTER INCREMENTO DE PESO CORPORAL

F.V.	G.L.	SC	CM	F	PR>F
GENERACION	16	350,73	21,92	36,99	0,0001
METODO	2	4,33	2,17	3,63	0,0301
G*M	32	10,77	0,34	0,56	0,9673
ERROR	102	60,94	0,60		

Fig.4 EVOLUCION INCREMENTO PESO CORPORAL



El efecto generación fue significativo al 1% puesto que la media de la respuesta acumulada (R_a) aumentó con el número de generaciones transcurridas como consecuencia de haber tenido respuesta a la selección. Encontramos diferencias significativas entre métodos de selección siendo las R_a medias $3,13 \pm 0,42$, $2,76 \pm 0,12$ y $2,78 \pm 0,19$ para los métodos A, B y C respectivamente. La interacción metodo-generación no resultó significativa lo cual nos indica que el comportamiento de los métodos de selección fue similar en las distintas generaciones de selección.

Análisis idénticos al anterior se realizaron tanto para la fase de respuesta lineal como para la segunda fase (de las generaciones 8 a la 17). Los resultados de los citados análisis se muestran en las Tablas 7 y 8 respectivamente.

TABLA 7

ANALISIS DE VARIANZA DE LA RESPUESTA ACUMULADA A LA SELECCION PARA EL CARACTER INCREMENTO DE PESO CORPORAL (1)

F.V.	G.L.	SC	CM	F	PR>F
GENERACION	7	103,48	14,78	43,83	0,0001
METODO	2	0,65	0,32	0,96	0,3905
G*M	14	2,66	0,19	0,56	0,8803
ERROR	48	16,19	0,34		

$R^2 = 0,87$

$\mu = 1,62$

(1) Desde la generación 1 hasta la generación 8

Durante el período de respuesta lineal no se encontraron diferencias significativas entre métodos de selección siendo las R_a medias $1,73 \pm 0,21$ (método A) $1,50 \pm 0,14$ (método B) y $1,62 \pm 0,29$ (método C).

TABLA 8

ANALISIS DE VARIANZA DE LA RESPUESTA ACUMULADA A LA SELECCION PARA EL CARACTER INCREMENTO DE PESO CORPORAL (1)

F.V.	G.L.	SC	CM	F	PR>F
GENERACION	9	28,18	3,13	4,01	0,0005
METODO	2	5,14	2,57	3,29	0,0441
G*M	18	6,92	0,38	0,49	0,9519
ERROR	60	46,88	0,78		

$$R^2 = 0,46$$

$$\mu = 3,98$$

(1) Desde la generación 8 hasta la generación 17

De las generaciones 8 a la 17 las diferencias entre métodos de selección fueron significativas al 5% siendo las R_a medias $1,43 \pm 0,58$ (método A), $1,07 \pm 0,12$ (método B) y $1,00 \pm 0,28$ (método C).

La diferencia entre réplicas y el efecto generación se analizaron para cada uno de los métodos de selección. El modelo de análisis se da en la Tabla 3. Los resultados del análisis de varianza para las 17 generaciones de selección se presentan en las Tablas 9, 10 y 11 para los métodos A, B y C respectivamente.

TABLA 9

ANALISIS DE VARIANZA DE LA RESPUESTA ACUMULADA A LA SELECCION

METODO A

F.V	G.L	SC	CM	F	PR>F
GENERACION	16	142,46	8,90	17,86	0,0001
REPLICA	2	18,64	9,32	18,69	0,0001
ERROR	32	15,96	0,50		

TABLA 10

ANALISIS DE VARIANZA DE LA RESPUESTA ACUMULADA A LA SELECCION

METODO B

F.V	G.L	SC	CM	F	PR>F
GENERACION	16	115,37	7,21	36,00	0,0001
REPLICA	2	1,96	0,98	4,90	0,0139
ERROR	32	6,41	0,20		

TABLA 11

ANALISIS DE VARIANZA DE LA RESPUESTA ACUMULADA A LA SELECCION

METODO C

F.V	G.L	SC	CM	F	PR>F
GENERACION	16	86,54	5,41	12,95	0,0001
REPLICA	2	4,69	2,34	5,61	0,0082
ERROR	32	13,37	0,42		

El efecto generación fue significativo para los tres métodos de selección al 1^o/₁₀₀. En los tres métodos hubo respuesta a la selección.

El efecto réplica fue significativo en los tres métodos. La mayor varianza entre réplicas correspondió al método A (diferencias significativas al 1^o/₁₀₀), seguido del método C (diferencias significativas al 1%) y, por último, el método B con diferencias significativas entre réplicas al 5%.

El mismo tipo de análisis fue realizado para cada uno de los métodos de selección. Los resultados para las ocho primeras generaciones de selección se muestran en las Tablas 12, 13 y 14, y de las generaciones 8 a la generación 17 los resultados se presentan en las Tablas 15, 16 y 17.

TABLA 12

ANALISIS DE VARIANZA DE LA RESPUESTA ACUMULADA A LA SELECCION (1)

METODO A

F.V	G.L	SC	CM	F	PR>F
GENERACION	7	38,35	5,48	17,86	0,0001
REPLICA	2	2,31	1,16	18,69	0,0008
ERROR	14	1,32	0,09		

R² = 0,97

(1) Desde la generación 1 hasta la 8

TABLA 13

ANALISIS DE VARIANZA DE LA RESPUESTA ACUMULADA A LA SELECCION (1)

METODO B

F.V	G.L	SC	CM	F	PR>F
GENERACION	7	35,58	5,08	22,54	0,0001
REPLICA	2	1,33	0,67	2,95	0,0851
ERROR	14	3,16	0,23		

$R^2 = 0,92$

(1) Desde la generación 1 hasta la 8

TABLA 14

ANALISIS DE VARIANZA DE LA RESPUESTA ACUMULADA A LA SELECCION (1)

METODO C

F.V	G.L	SC	CM	F	PR>F
GENERACION	7	32,20	4,60	17,96	0,0001
REPLICA	2	4,48	2,24	8,74	0,0034
ERROR	14	3,59	0,26		

$R^2 = 0,91$

(1) Desde la generación 1 hasta la 8

Durante las ocho primeras generaciones de selección el efecto generación fue significativo para los tres métodos de selección, y las diferencias entre réplicas fueron significativas en los métodos A y C pero no en el método B.

TABLA 15

ANALISIS DE VARIANZA DE LA RESPUESTA ACUMULADA A LA SELECCION (1)

METODO A

F.V	G.L	SC	CM	F	PR>F
GENERACION	9	16,40	1,82	3,03	0,0218
REPLICA	2	21,07	10,53	17,50	0,0001
ERROR	18	10,84	0,60		

$R^2 = 0,77$

(1) Desde la generación 8 hasta la 17

TABLA 16

ANALISIS DE VARIANZA DE LA RESPUESTA ACUMULADA A LA SELECCION (1)

METODO B

F.V	G.L	SC	CM	F	PR>F
GENERACION	9	8,14	0,90	4,50	0,0033
REPLICA	2	1,30	0,65	3,24	0,0630
ERROR	18	3,62	0,20		

$R^2 = 0,72$

(1) Desde la generación 8 hasta la 17

TABLA 17

ANALISIS DE VARIANZA DE LA RESPUESTA ACUMULADA A LA SELECCION (1)

METODO C

F.V	G.L	SC	CM	F	PR>F
GENERACION	9	10,56	1,17	4,43	0,0035
REPLICA	2	5,28	2,64	9,96	0,0012
ERROR	18	4,77	0,26		

$R^2 = 0,77$

(1) Desde la generación 8 hasta la 17

Los resultados del análisis de varianza para la segunda fase del experimento indican que el efecto generación fue menos importante y las diferencias entre réplicas mayores que en el período de respuesta lineal, asimismo los ajustes de los datos experimentales al modelo propuesto fueron claramente inferiores en el segundo tramo.

Las varianzas de la respuesta en el período de respuesta lineal fueron pequeñas en los tres métodos de selección 0,044 (Método A), 0,018 (Método B) y 0,083 (Método C), y los coeficientes de variación de la respuesta 12,1% (Método A), 8,9% (Método B) y 17,8% (Método C). En la segunda fase del experimento la varianza de la respuesta en el método A (0,331) fue mayor que en los métodos B (0,015) y C (0,079) y los coeficientes de variación de la respuesta fueron 40,2% (Método A), 11,4% (Método B) y 28,1% (Método C).

2.5. Diferenciales de selección

Los diferenciales de selección acumulados por método de selección y generación se presentan en la Tabla 18. A lo largo del proceso de selección éstos fueron del mismo orden

para los tres métodos.

TABLA 18

DIFERENCIAL DE SELECCION PROMEDIO ACUMULADO POR METODO DE SELECCION Y GENERACION

GENERACION	METODO A	METODO B	METODO C
0	2,07 ± 0,30	2,00 ± 0,14	1,76 ± 0,20
1	3,83 ± 1,01	4,03 ± 0,32	4,07 ± 0,32
2	5,76 ± 0,90	6,23 ± 0,18	6,20 ± 0,27
3	7,69 ± 1,14	8,43 ± 0,59	7,77 ± 0,25
4	9,69 ± 1,04	10,73 ± 0,87	9,68 ± 0,37
5	11,80 ± 1,20	12,60 ± 0,65	11,56 ± 0,48
6	13,79 ± 1,11	14,22 ± 0,72	13,18 ± 0,49
7	15,71 ± 1,04	15,98 ± 0,67	15,07 ± 0,53
8	17,56 ± 1,07	18,25 ± 0,51	16,98 ± 0,59
9	19,48 ± 1,05	20,54 ± 0,73	18,72 ± 0,78
10	21,55 ± 1,44	22,45 ± 0,28	20,67 ± 0,69
11	24,15 ± 1,41	24,39 ± 0,03	22,59 ± 0,76
12	25,76 ± 1,52	26,18 ± 0,15	24,62 ± 0,85
13	27,71 ± 1,62	28,34 ± 0,13	27,04 ± 0,78
14	29,75 ± 1,40	30,29 ± 0,40	29,39 ± 1,22
15	31,16 ± 1,62	31,95 ± 0,47	30,85 ± 1,42
16	34,41 ± 1,51	33,97 ± 0,81	32,79 ± 1,48

Las intensidades de selección se calcularon por método y generación como el cociente entre el diferencial de selección aplicado y la desviación típica fenotípica del carácter. Los valores medios para las 17 generaciones de selección fueron $1,02 \pm 0,04$, $1,09 \pm 0,03$ y $1,03 \pm 0,04$ en los métodos A, B y C respectivamente. Estos valores resultaron ligeramente inferiores al valor esperado de 1,235 (Becker,1986).

2.6. Heredabilidad realizada

Las figuras 5, 6 y 7 muestran la evolución de la respuesta acumulada frente al diferencial de selección acumulado para los métodos de selección A, B y C respectivamente.

Hasta la octava generación de selección la respuesta acumulada (R_n) se puede considerar que aumentó linealmente frente al diferencial de selección acumulado (S_n). A partir de la citada generación en el método A presentó picos de distinto signo muy acusados en las tres últimas generaciones de selección. En los metodos B y C prácticamente se mantuvo constante excepto para las tres y cuatro últimas generaciones, respectivamente, donde también presentó saltos. Los picos de las tres últimas generaciones fueron del mismo signo en los tres métodos de selección.

Las heredabilidades realizadas (h^2_r), considerando las 17 generaciones de selección, fueron $0,31 \pm 0,08$, $0,29 \pm 0,06$ y $0,27 \pm 0,07$ para los métodos A, B y C respectivamente.

Puesto que la evolución de la R_n frente al S_n presentó al menos dos tramos claramente diferenciados, la h^2_r fue estimada en cada uno de ellos.

Las h^2_r para el período de respuesta lineal, hasta la generación 8, fueron altas y significativamente diferentes de cero en los tres métodos de selección, con valores próximos a la heredabilidad de la población base, $0,53 \pm 0,12$ (Método A), $0,52 \pm 0,10$ (Método B) y $0,53 \pm 0,11$ (Método C).

**Fig.5 EVOLUCION DE LA RESPUESTA
INCREMENTO PESO CORPORAL**

—+ METODO A

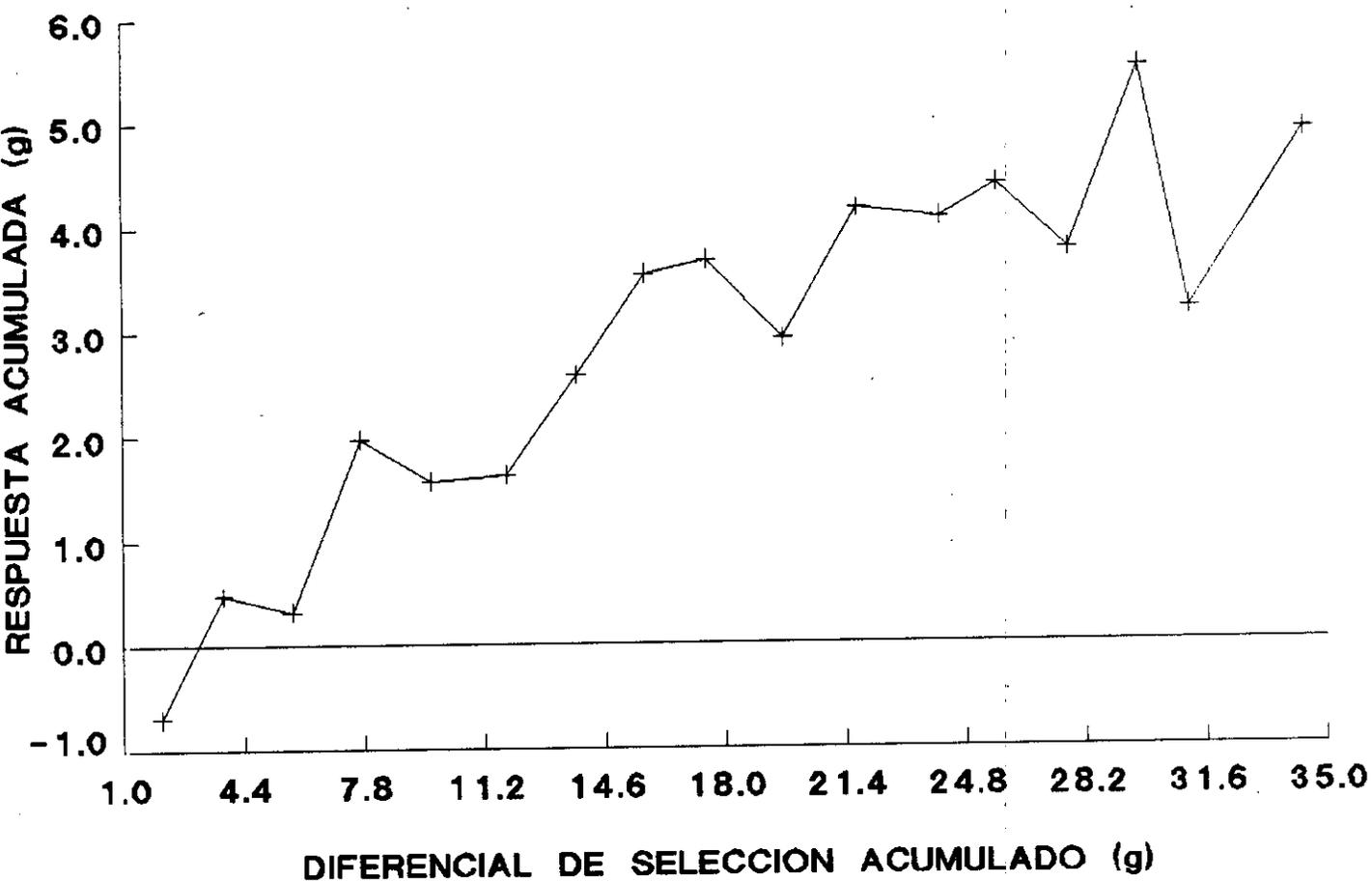


Fig.6 EVOLUCION DE LA RESPUESTA
INCREMENTO PESO CORPORAL

--△-- METODO B

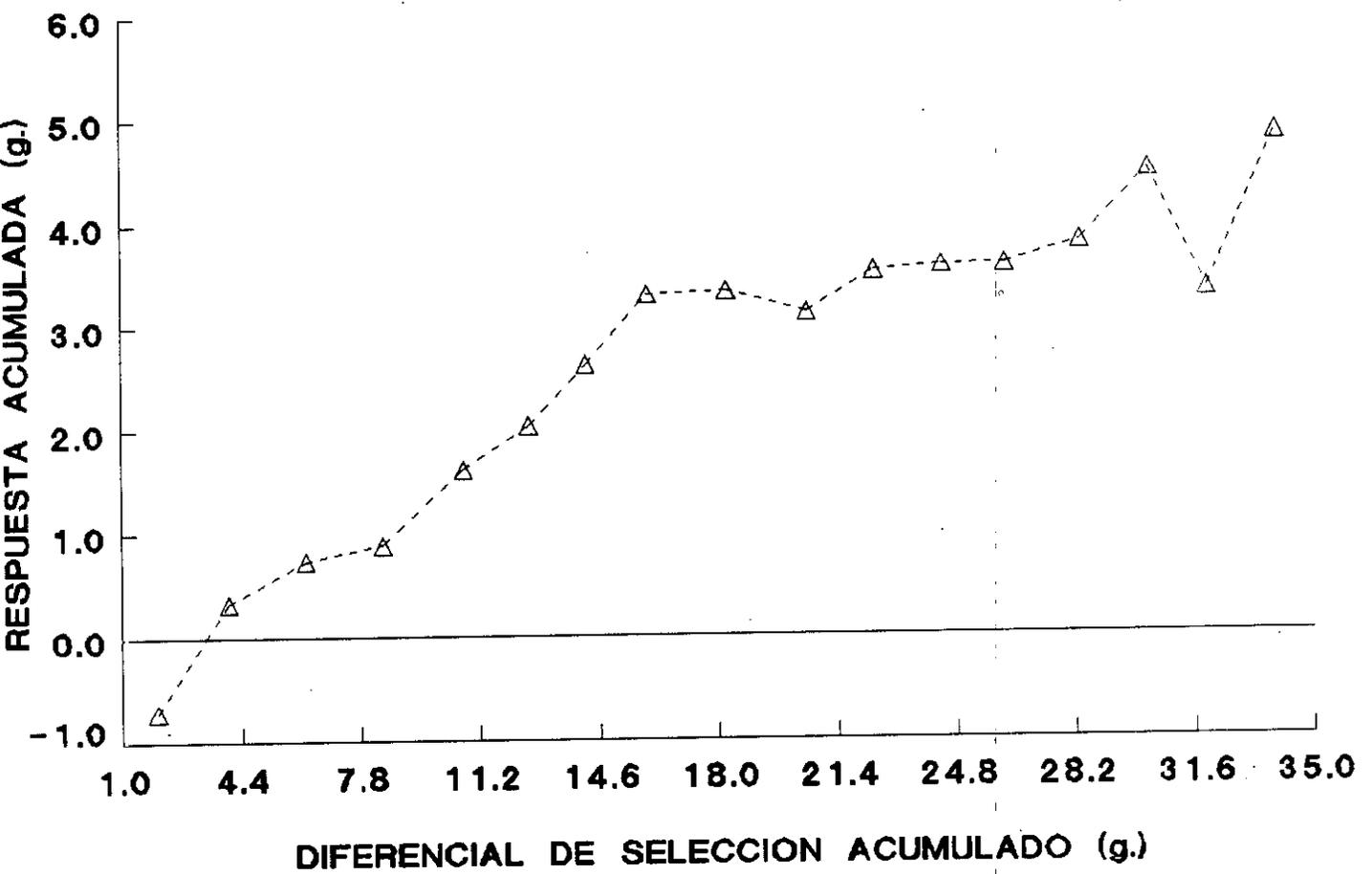
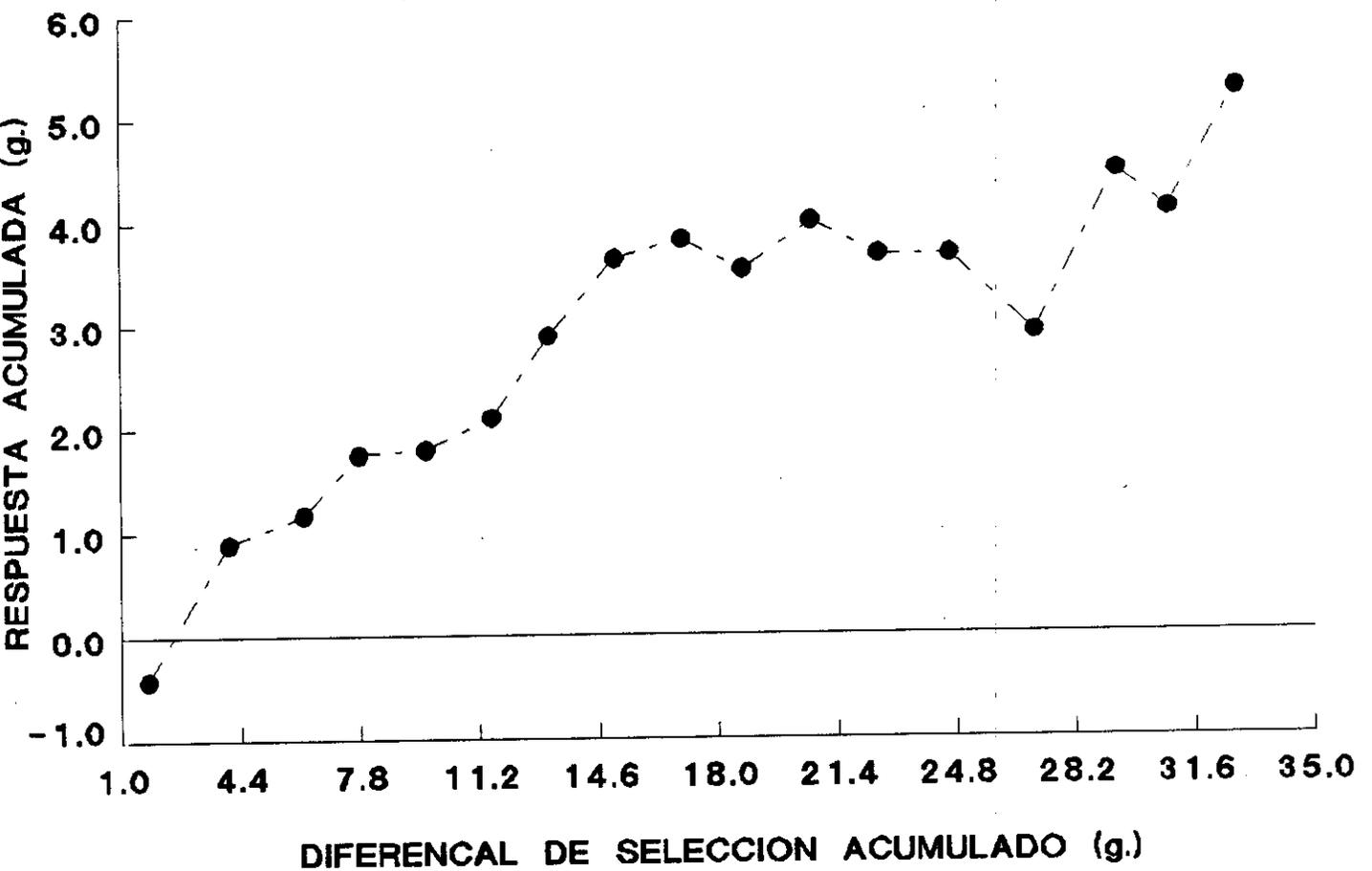


Fig.7 EVOLUCION DE LA RESPUESTA
INCREMENTO PESO CORPORAL

—●— METODO C



Las h_r^2 de las generaciones 8 a la 17 fueron de $0,13 \pm 0,10$, $0,13 \pm 0,08$ y $0,11 \pm 0,09$ en los métodos A, B y C respectivamente.

3. Justificación de la respuesta

Las respuestas acumuladas observadas por réplica y método de selección para las generaciones 8 y 17 se dan en la Tabla 19. Los valores fenotípicos individuales fueron desviados del valor medio de la población base.

Las respuestas observadas (R_o) por método de selección junto con sus valores esperados (R_e) se presentan en la Tabla 20.

TABLA 19

RESPUESTAS ACUMULADAS OBSERVADAS POR REPLICAS Y METODO DE SELECCION

GENERACION	REPLICA	METODO A	METODO B	METODO C
8	1	$3,13 \pm 0,21$	$2,64 \pm 0,25$	$3,30 \pm 0,27$
	2	$3,72 \pm 0,28$	$4,20 \pm 0,29$	$4,24 \pm 0,30$
	3	$3,85 \pm 0,27$	$3,15 \pm 0,36$	$3,45 \pm 0,27$
17	1	$4,60 \pm 0,25$	$4,88 \pm 0,26$	$4,89 \pm 0,29$
	2	$3,91 \pm 0,31$	$5,11 \pm 0,22$	$5,68 \pm 0,28$
	3	$6,54 \pm 0,28$	$4,97 \pm 0,28$	$5,15 \pm 0,32$

TABLA 20

RESPUESTAS OBSERVADAS Y ESPERADAS POR METODO DE SELECCION

G(1)		METODO A	METODO B	METODO C
	R.O(2)	3,56 ± 0,17	3,33 ± 0,42	3,66 ± 0,24
8	R.E(3)	4,46 ± 0,29	4,46 ± 0,23	4,46 ± 0,28
	R.O(2)	5,03 ± 0,78	4,99 ± 0,00	5,25 ± 0,15
17	R.E(3)	9,47 ± 0,43	9,47 ± 0,34	9,47 ± 0,41

(1) Generación

(2) Respuesta observada

(3) Respuesta esperada

Los errores de las respuestas observadas fueron estimados a partir de la varianza entre réplicas (raíz cuadrada de la varianza entre réplicas dividida por tres).

Los errores de las respuestas esperadas fueron estimados como la raíz cuadrada de la varianza de la respuesta esperada. Dicha varianza se estimó a partir de la ecuación $V_R = t V_A / N$ (Robertson, 1977), pero teniendo en cuenta que la varianza de la respuesta en una línea replicada de tamaño N es la misma que la varianza de la respuesta media en n líneas de tamaño N/n (Hill, 1971; Nicholas, 1980) se estimó como:

$$V_R = [t V_A / N \times 3] / 3$$

Donde V_A es la varianza aditiva, t el número de generaciones transcurridas y N el censo efectivo medio por réplica.

Las respuestas fueron comparadas dos a dos con una t de Student.

No se encontraron diferencias significativas en respuestas observadas entre métodos de selección en ninguna de las generaciones citadas.

Las R_e y sus varianzas fueron estimadas utilizando los valores asintóticos de la varianza y de la heredabilidad, el censo efectivo (N_e) predicho con selección (Santiago y Caballero,1995) y la intensidad de selección esperada (Becker,1986). Las R_e fueron mayores que la observadas en ambas generaciones en los tres métodos de selección. En la generación 8 se encontraron diferencias significativas entre R_e y R_o al 5% en los métodos B y C, y al 1% en el método A. Para la generación 17 la predicción resultó inadmisibile, los valores de las R_e fueron el doble de los valores de las R_o , y, las diferencias entre ambas, significativas al 1‰ en los tres métodos de selección.

4. Tendencia genética

La evolución de los valores mejorantes medios por generación y método de selección se presenta en la figura 8 y en la Tabla V del apéndice.

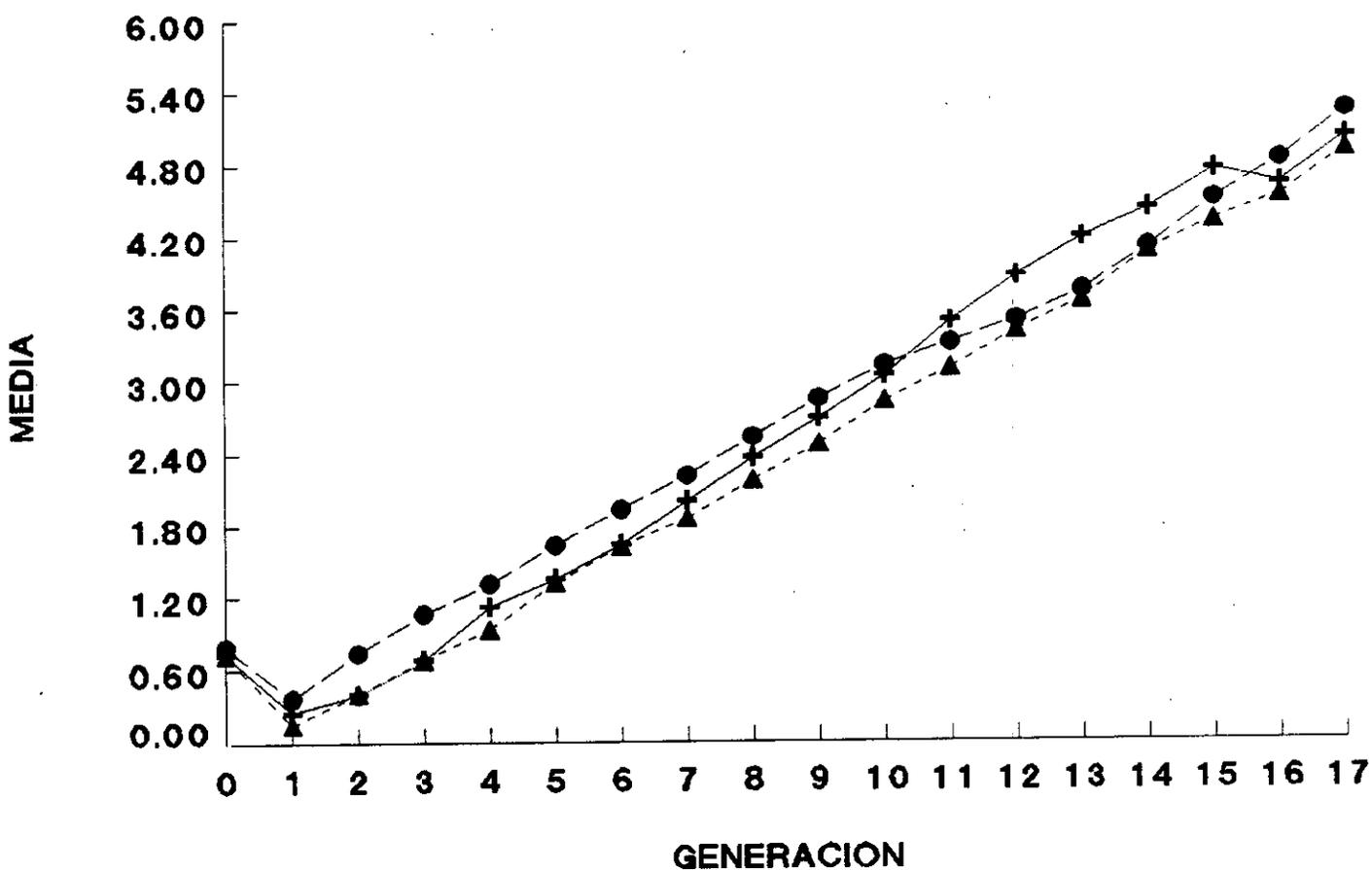
Los valores mejorantes fueron estimados, considerando las 18 generaciones, sobre 2742 animales en el método A, 3118 en el método B y 2776 en el método C. La media de los valores mejorantes aumentó de forma lineal y paralela en los tres métodos de selección, alcanzando prácticamente el mismo valor al final del proceso de selección. La ganancia genética media por generación, considerando las 17 generaciones de selección, fue de $0,31 \pm 0,011$ en el método A, $0,29 \pm 0,010$ en el método B y $0,28 \pm 0,007$ en el método C.

Estos valores coinciden tanto con los estimados por regresión de la respuesta acumulada sobre generación como con los de las heredabilidades realizadas en los tres métodos de selección cuando se consideró todo el proceso selectivo (17 generaciones).

Considerando únicamente de las generaciones 0 a la 8 de selección, las ganancias genéticas medias por generación fueron $0,25 \pm 0,035$ en el método A, $0,23 \pm 0,035$ en el método B y $0,26 \pm 0,026$ en el método C. De las generaciones 8 a la 17 las ganancias

Fig.8 VALORES MEJORANTES

—+— METODO A -▲- METODO B -●- METODO C



genéticas medias por generación fueron $0,30 \pm 0,019$ en el método A, $0,30 \pm 0,005$ en el método B y $0,29 \pm 0,013$ en el método C.

5. Tendencia ambiental

La evolución de la tendencia ambiental se presenta en la figura 9 y en la Tabla VI del apéndice.

Los efectos ambientales fueron estimados con el modelo y el programa utilizados para estimar los valores mejorantes. Se consideró como efecto ambiental el efecto fijo del modelo, es decir, la generación con 18 niveles. La tendencia ambiental fue estimada como el coeficiente de regresión de la estima del efecto fijo sobre el número de generaciones.

Cuando se consideró desde la generación 0 hasta la generación 17 la tendencia ambiental no fue significativamente diferente de cero ($-0,03 \pm 0,026$). De la generación 0 hasta la generación 8 la tendencia ambiental fue positiva ($0,15 \pm 0,04$), mientras que de la generación 8 a la generación 17 la tendencia ambiental fue negativa ($-0,15 \pm 0,05$), en ambos casos significativamente diferentes de cero ($p < 0,05$).

6. Censo efectivo

El coeficiente de parentesco promedio (F_{ST}) observado se calculó a partir de la genealogía como el parentesco promedio de todas las posibles parejas de reproductores en cada uno de los métodos de selección. Los resultados se muestran en la figura 10.

En todas las generaciones el menor F_{ST} observado correspondió al método B. El F_{ST} de los métodos A y C coincidió hasta la tercera generación de selección y en las sucesivas generaciones de selección el F_{ST} del método A fue mayor que el del método C. A partir de la octava generación la diferencia entre el F_{ST} observado en el método A y el observado en

**Fig.9 EVOLUCION FENOTIPICA Y AMBIENTAL
CARACTER INCREMENTO DE PESO**

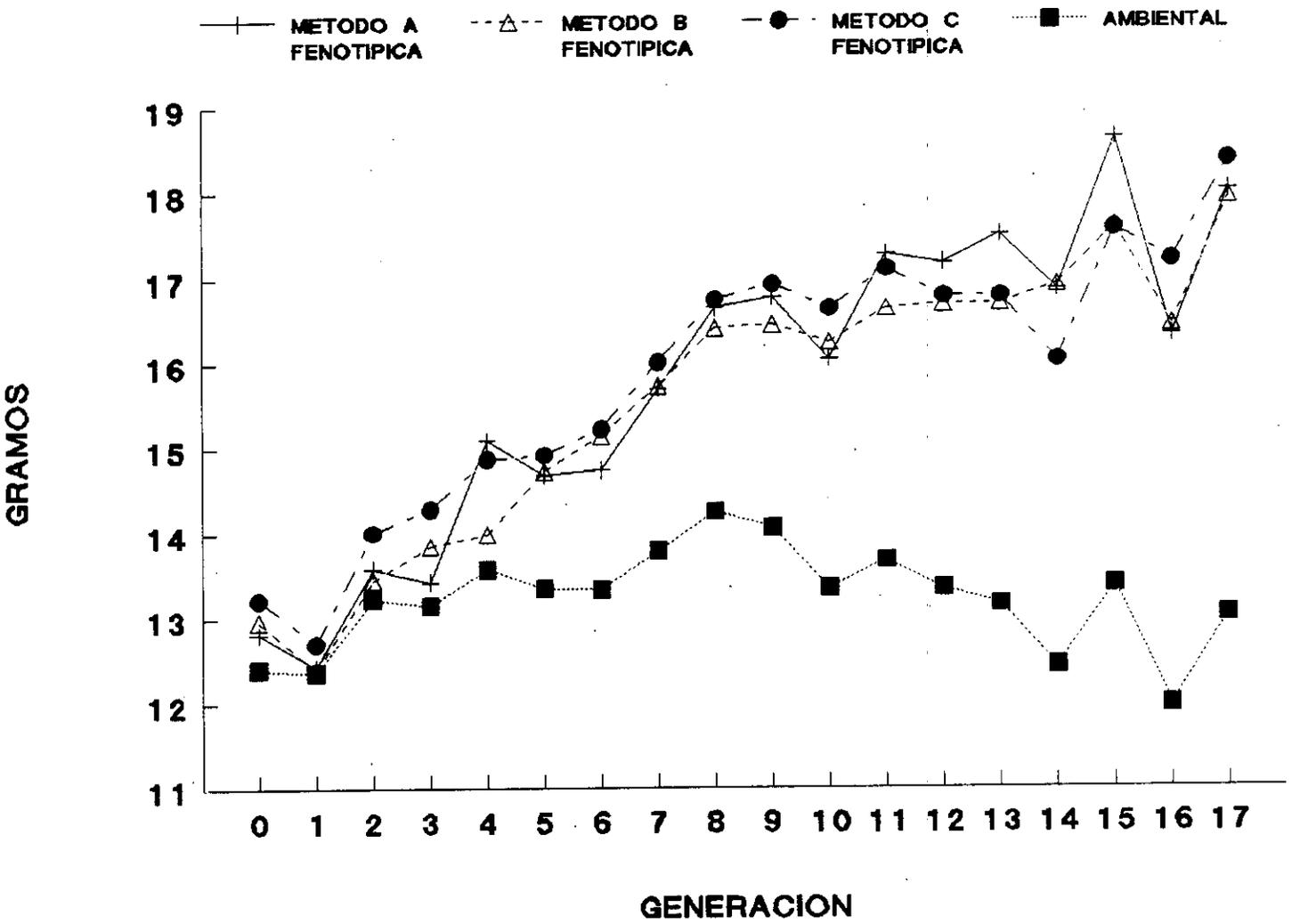


Fig.10 EVOLUCION DEL FST OBSERVADO

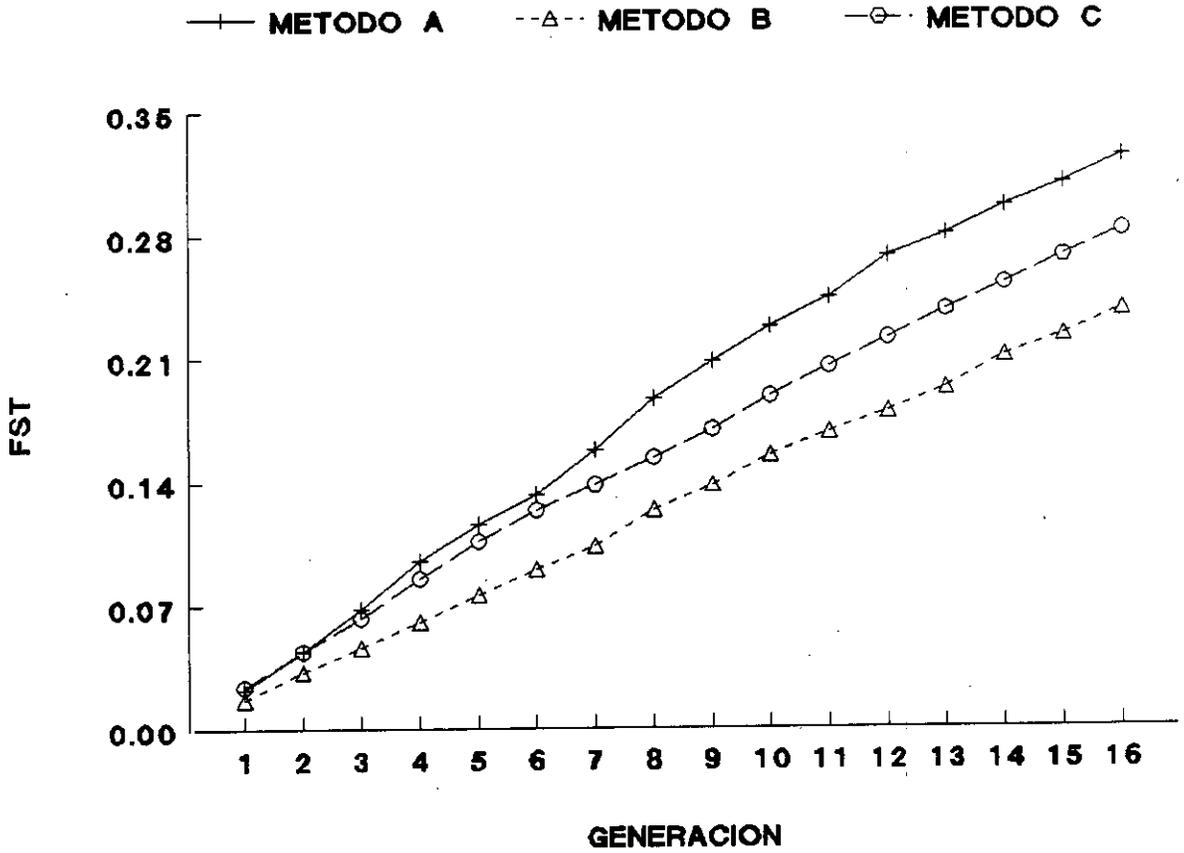
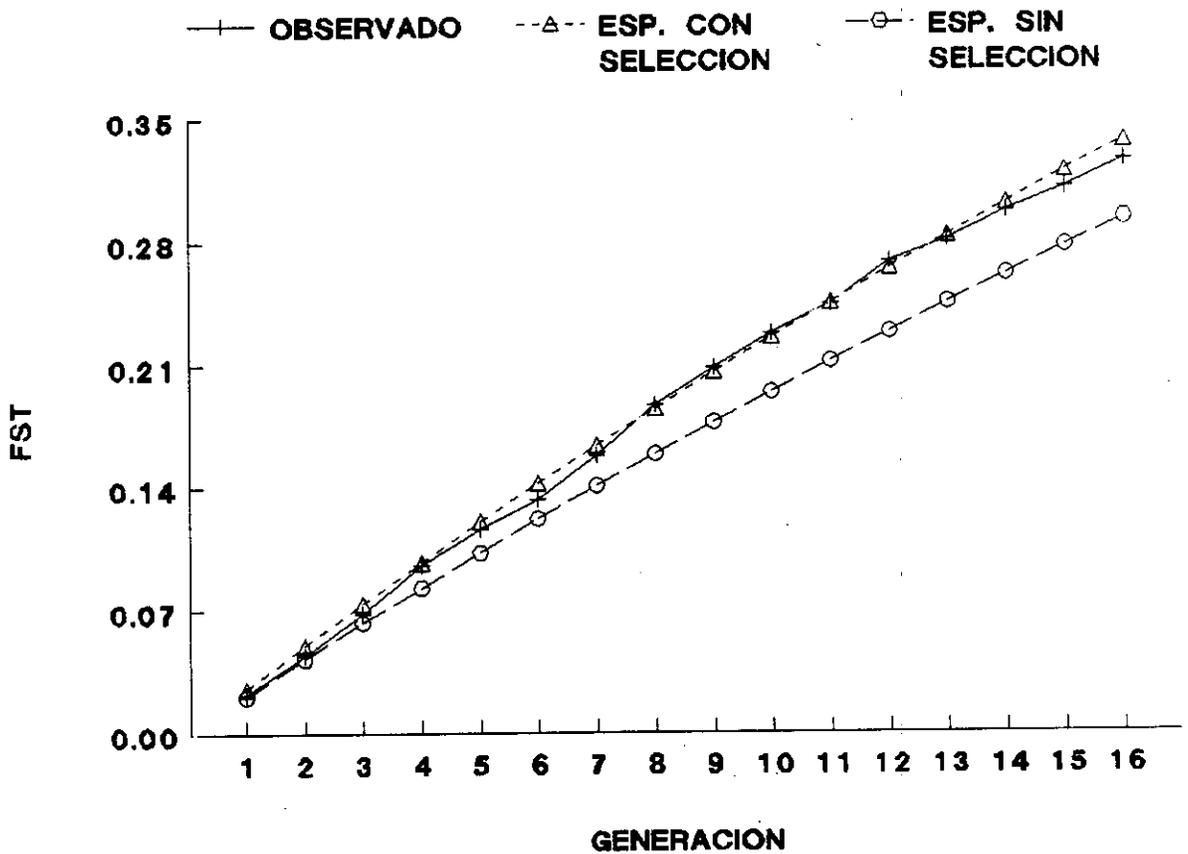
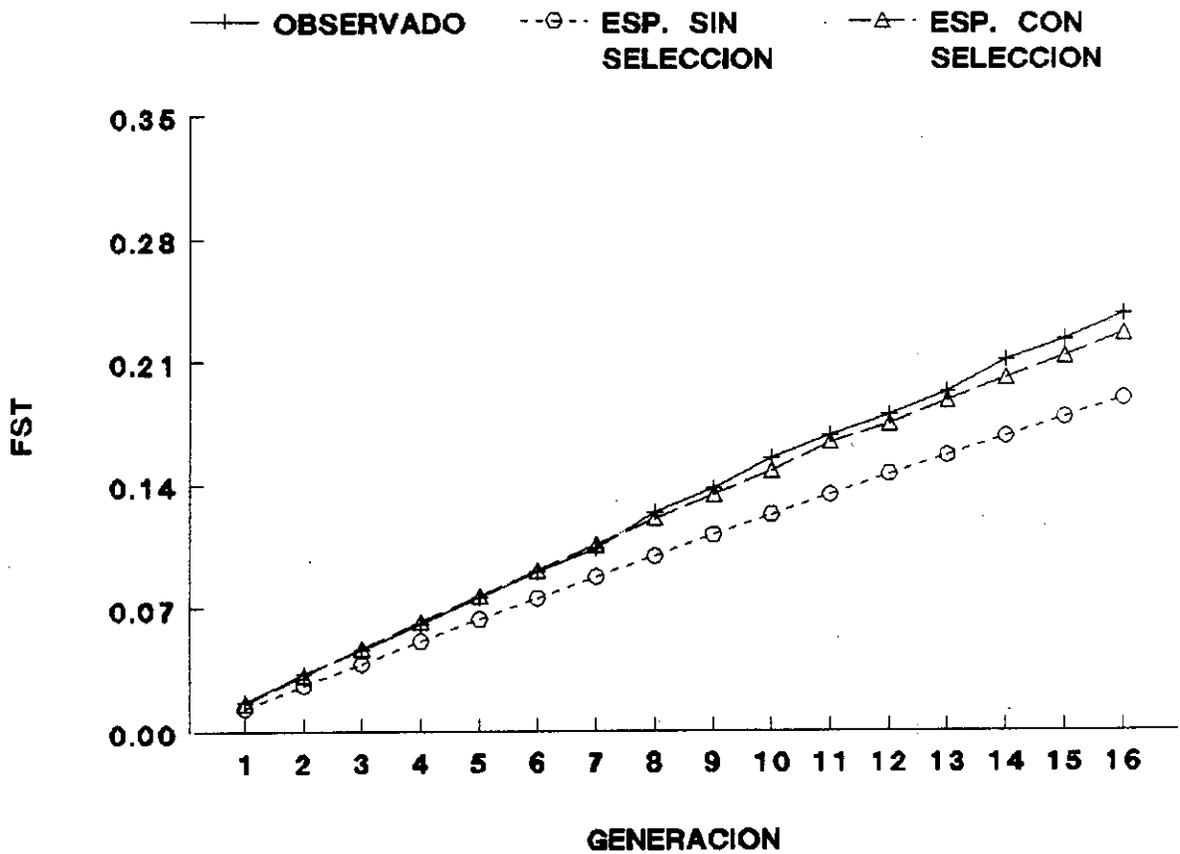


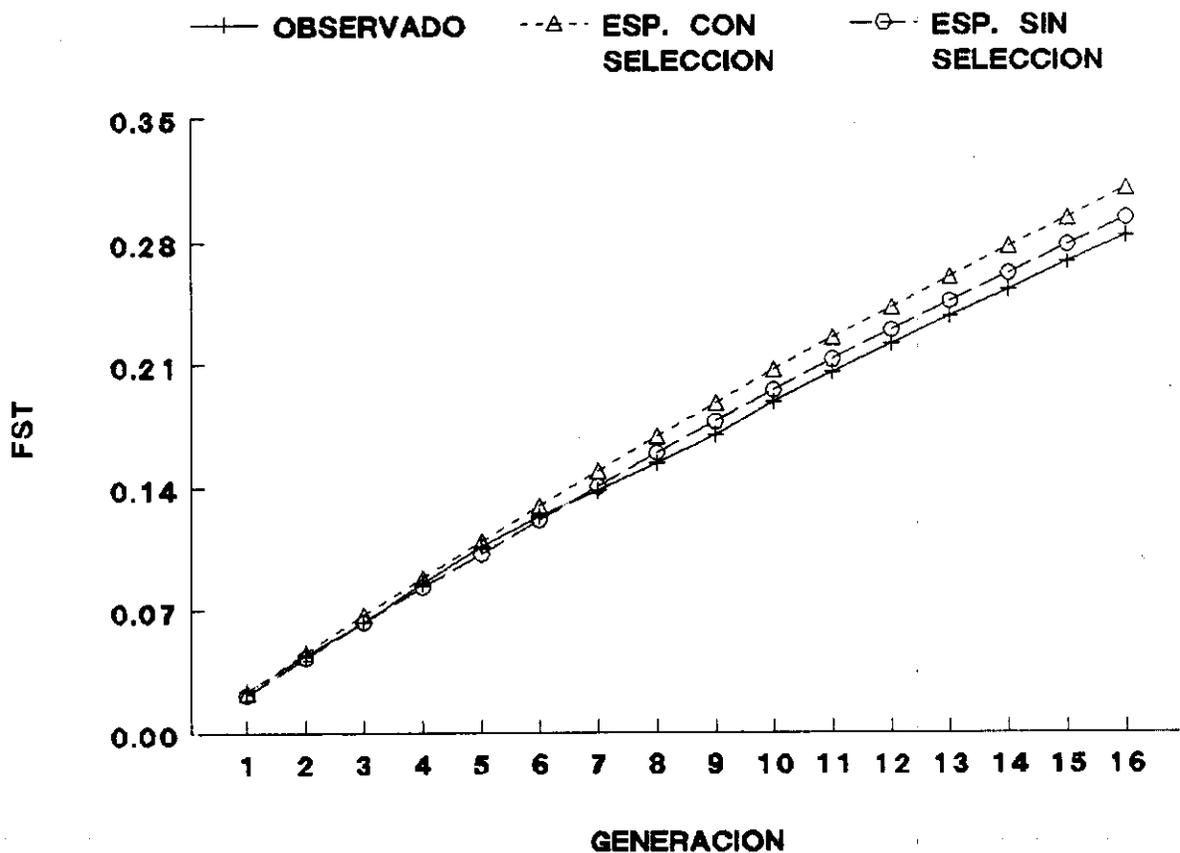
Fig.11 EVOLUCION DEL FST METODO A



**Fig.12 EVOLUCION DEL FST
METODO B**



**Fig.13 EVOLUCION DEL FST
METODO C**



el método C ($F_{ST} A > F_{ST} C$) fue de la misma magnitud que la diferencia entre el F_{ST} observado en los métodos C y B ($F_{ST} C > F_{ST} B$). Por tanto el mayor censo efectivo corresponderá al método B y el menor al método A, mientras que el método C presentará un N_e intermedio entre el de los métodos A y B, aproximadamente igual al promedio de los N_e de los dos métodos.

Los censos efectivos (N_e) observados por réplica y método de selección junto con sus promedios y los valores esperados con y sin selección se muestran en la Tablas 21 y 22.

El N_e observado se calculó a partir de la genealogía según se explicó en Material y Métodos.

El N_e esperado con selección se predijo a partir de la fórmula de Santiago y Caballero (1995). La intensidad de selección utilizada fue 1,235 ($p = 8/32$ Becker, 1986).

TABLA 21

CENSO EFECTIVO OBSERVADO POR REPLICAS Y METODO DE SELECCION

REPLICA	METODO A	METODO B	METODO C
1	14,95	30,32	22,03
2	17,27	26,26	23,42
3	22,01	25,90	22,21
PROMEDIO	18,08 ± 2,08	27,49 ± 1,42	22,55 ± 0,44

En el método C (apareamientos de mínimo parentesco) se probaron diferentes valores de Q^2 y finalmente se utilizó el valor de $Q^2 = 1$ por ser el que proporcionó estimas más próximas respecto a los valores observados, y $\alpha_{ts} = -1 / (2 Ns - 4)$ que corresponde a familias de medio hermanos ($t = 1/4$) y se evitaron los apareamientos entre parientes

próximos; y $r = -1 / [(N_m + N_r) / 2] - 2$.

El N_e esperado sin selección también se predijo utilizando la fórmula de Santiago y Caballero (1995), pero haciendo $4Q^2C^2 = 0$.

El mayor N_e observado correspondió al método B, seguido del método C y por último del método A. Estos resultados se ajustan a lo esperado con selección ($N_e B > N_e C > N_e A$), mientras que cuando no hay selección se espera que el mayor N_e siga siendo el del método B, pero que los N_e de los métodos A y C sean aproximadamente iguales.

TABLA 22

CENSO EFECTIVO (N_e) OBSERVADO Y ESPERADO POR METODO DE SELECCION

METODO	N_e OBSERVADO	N_e ESPERADO (1)	N_e ESPERADO (2)
A	18,08	19,80	23,37
B	27,49	31,49	38,41
C	22,55	21,86	23,32

(1) N_e esperado con selección

(2) N_e esperado sin selección

Los censos efectivos observados no fueron diferentes de los esperados con selección en los métodos A y C, mientras que en el método B el N_e observado fue menor que el esperado quizá debido a que en el citado método no siempre fue posible mantener las contribuciones impuestas a la descendencia. Los N_e observados fueron el 91%, el 87% y el 103% de los esperados con selección en los métodos A, B y C respectivamente.

Comparando los N_e esperados con selección frente a los esperados sin selección se espera que la selección reduzca el N_e un 15,28% y 18,02% en los métodos A y B.

respectivamente, mientras que en el método C sólo se espera una reducción del 6,26%.

La predicción del N_e sin selección resultó inaceptable para los métodos A y B, donde los N_e observados fueron el 77% y el 72% respectivamente de los N_e esperados sin selección. En el método C el N_e observado fue el 97% del N_e esperado sin selección, lo cual parece indicar que el método C no experimenta a efectos prácticos reducción del N_e debido al proceso de selección.

Los valores del F_{ST} esperados $[1 - (1 / 2N_e)^t]$ utilizando las dos predicciones del N_e , con y sin selección, junto con los valores del F_{ST} observados se presentan en las figuras 11, 12 y 13 para los métodos A, B y C respectivamente.

La evolución de los F_{ST} observados y esperados fue muy regular en los tres métodos de selección.

En los métodos A y B el F_{ST} observado coincidió con el F_{ST} esperado con selección, mientras que el F_{ST} esperado sin selección fue menor que los dos anteriores. Por tanto la predicción del N_e con selección fue una buena predicción del N_e observado, mientras que la predicción del N_e sin selección resultó inadmisibles.

En el método C no parece apreciarse diferencias importantes entre los F_{ST} esperados, con y sin selección, y el F_{ST} observado, por tanto las dos predicciones del N_e fueron buenas aproximaciones del N_e observado.

El coeficiente de consanguinidad (F_{IT}) medio por generación se calculó a partir de la genealogía utilizando la ecuación de Wright (1922).

La evolución del F_{IT} por método de selección y generación se presenta en la Tabla VII del apéndice y en la figura 14.

La primera generación donde aparece un valor de F_{IT} claramente distinto de cero fue en la generación 2 en los métodos A y B, y en la generación 4 en el método C, debido a que

Fig.14 EVOLUCION DEL FIT OBSERVADO

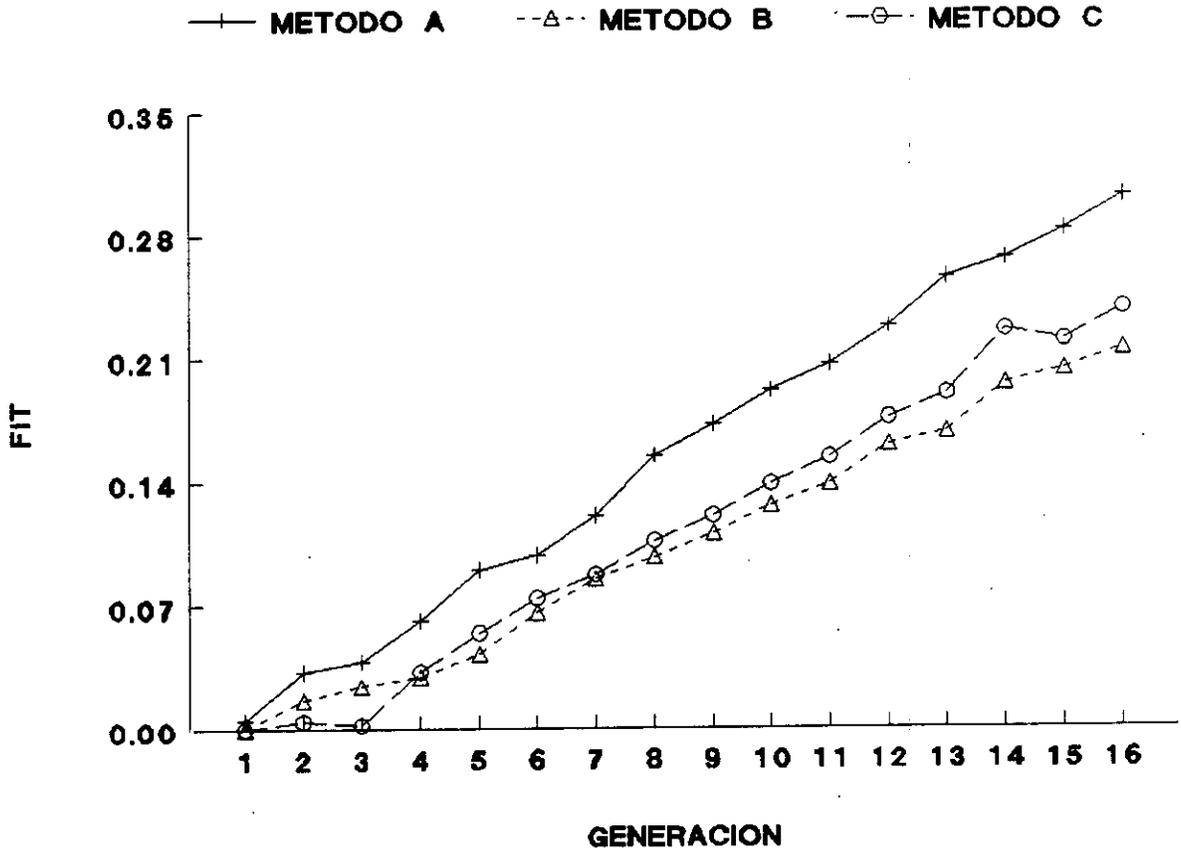
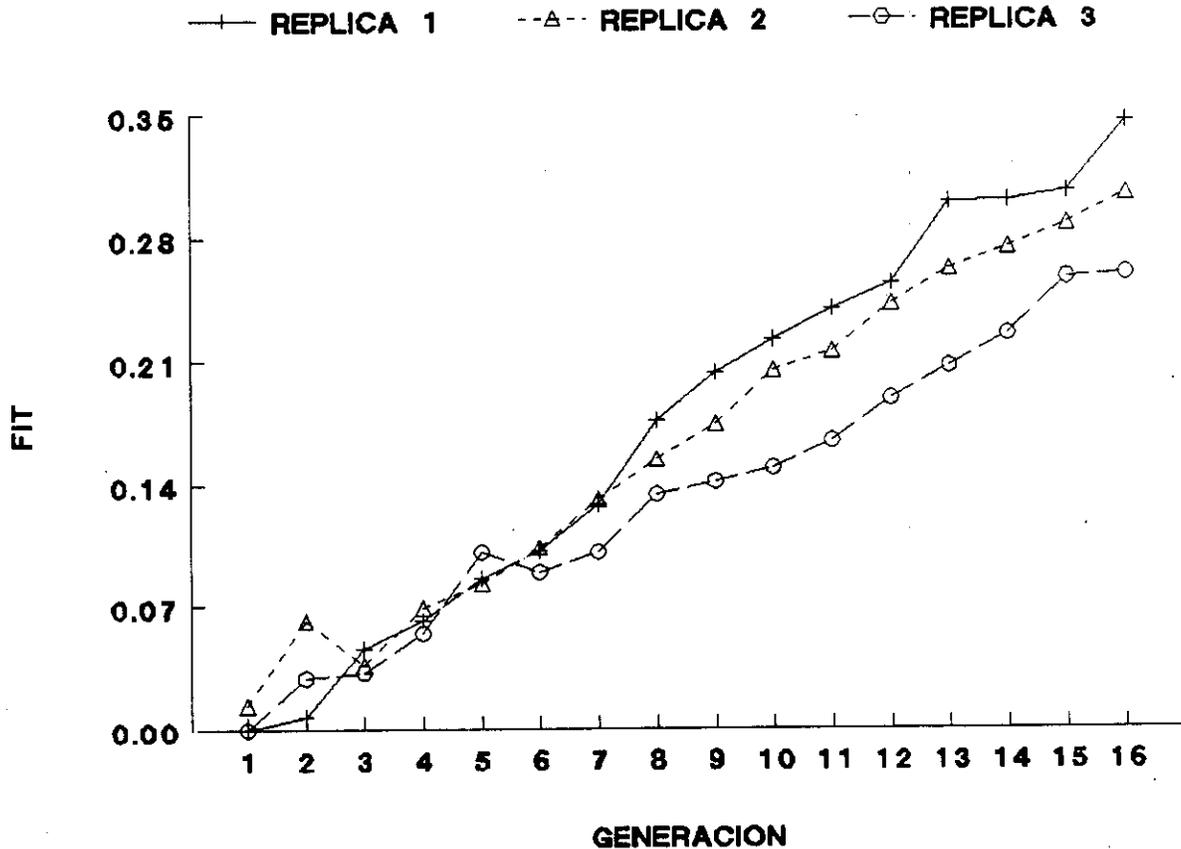
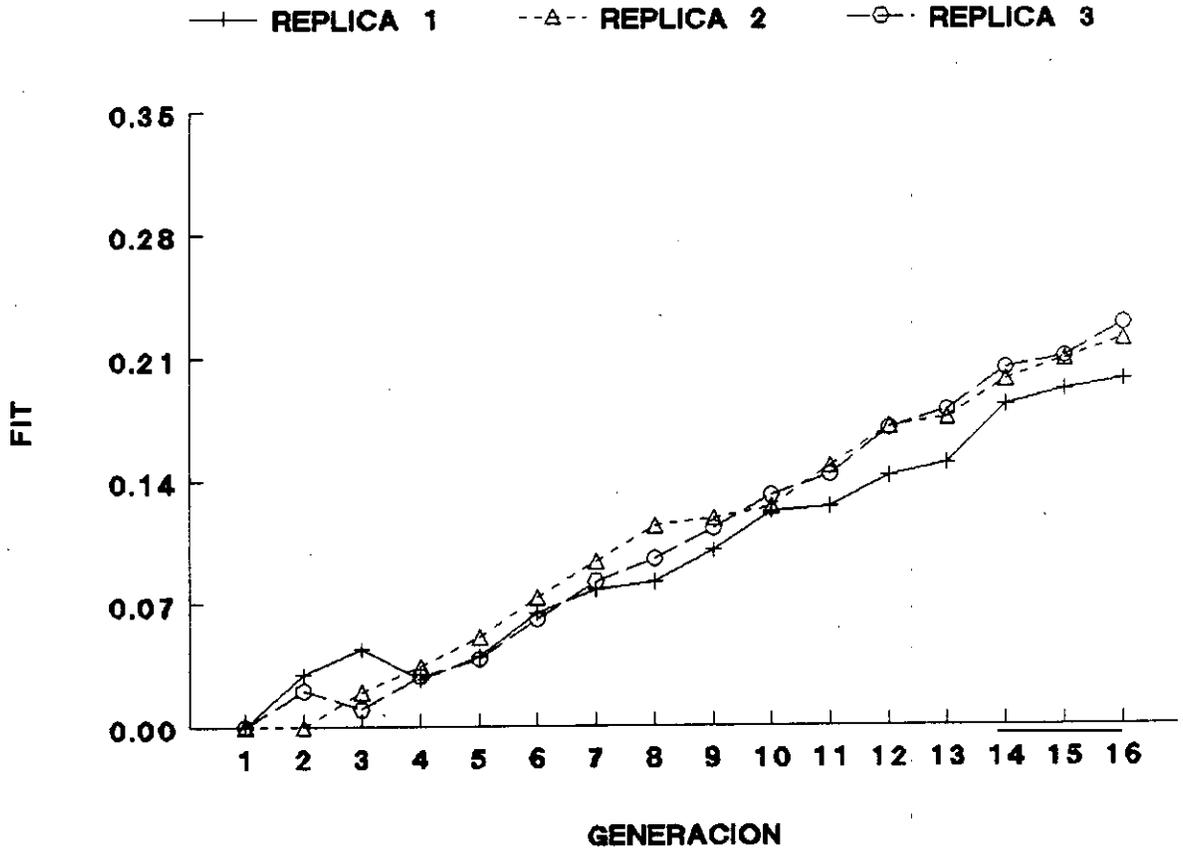


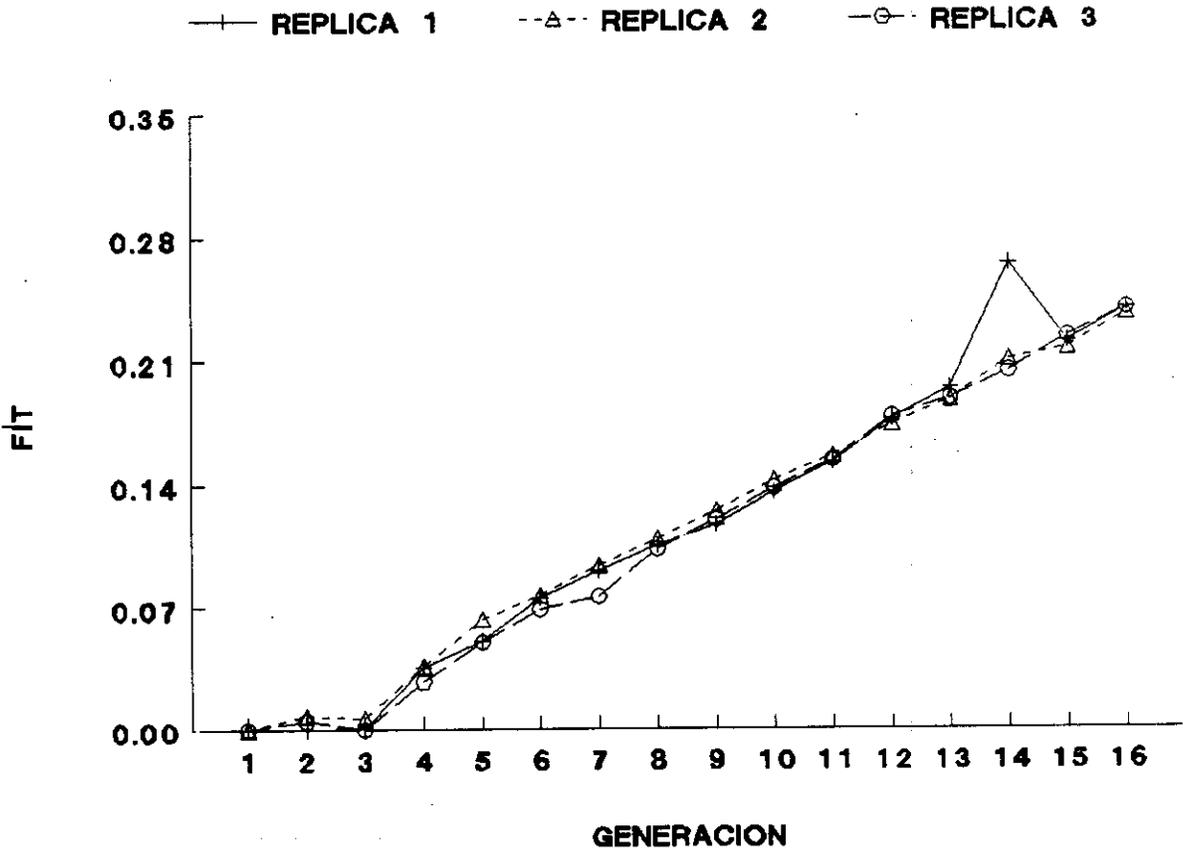
Fig.15 EVOLUCION DEL FIT OBSERVADO METODO A



**Fig.16 EVOLUCION DEL FIT OBSERVADO
METODO B**



**Fig.17 EVOLUCION DEL FIT OBSERVADO
METODO C**



en los métodos A y B se evitaron los apareamientos entre hermanos y en el método C se realizaron apareamientos de mínimo parentesco.

En todas las generaciones de selección el F_{IT} del método A fue mayor que el de los métodos B y C. Las diferencias entre los métodos B y C no fueron muy grandes ($F_A \gg F_B > F_C$). A partir de la cuarta generación el F_{IT} del método A fue significativamente mayor que el de los métodos B y C ($p < 0,005$). En cuanto a los métodos B y C, el F_{IT} del método C fue significativamente mayor que el del método B ($p < 0,005$) a partir de la cuarta generación de selección.

La evolución del F_{IT} por réplica se presenta en las figuras 15, 16 y 17, para los métodos de selección A, B y C respectivamente.

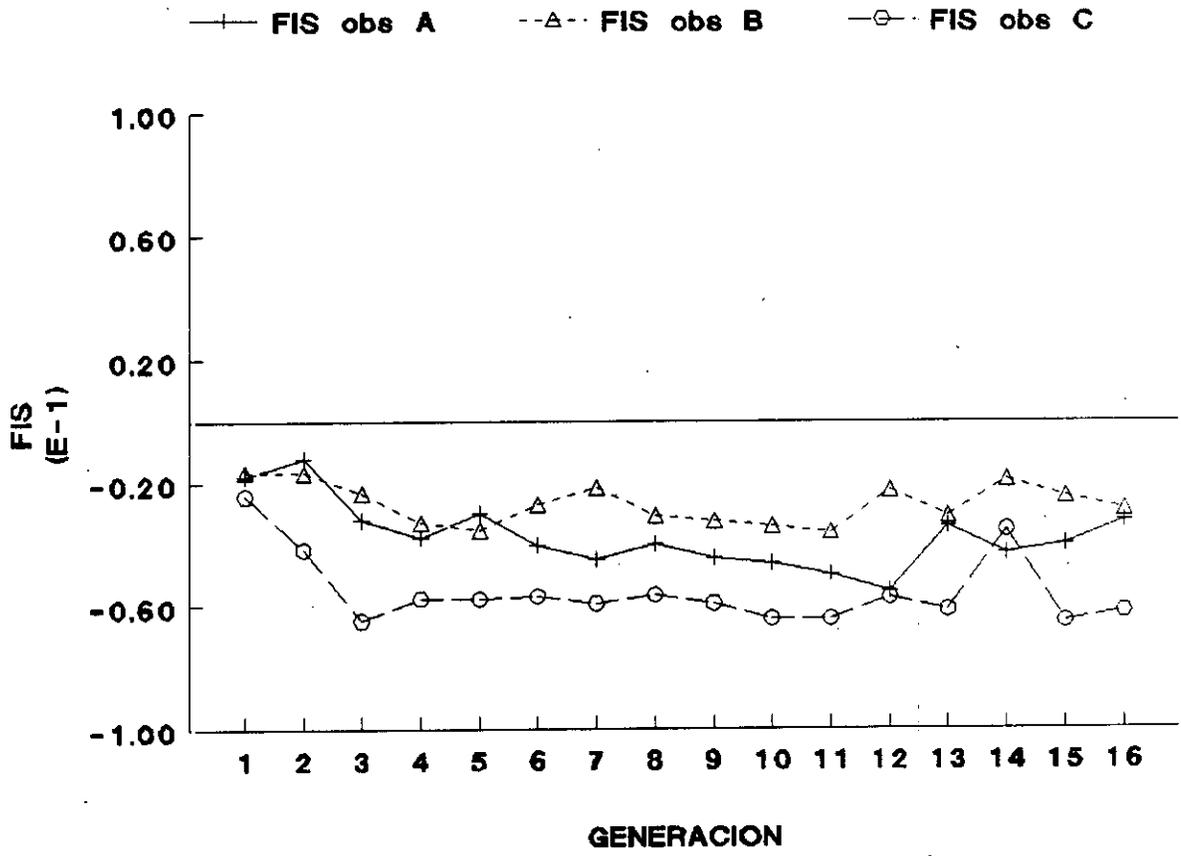
La evolución del F_{IT} fue lineal, los picos o cambios en la pendiente se debieron a que no siempre fue posible mantener la estructura reproductiva del diseño. En el método C los F_{IT} prácticamente coinciden porque en todas las generaciones se realizaron apareamientos de mínimo parentesco y por tanto el N_e fue muy similar en las tres réplicas. La réplica 1 presentó un pico convexo en la generación 14 probablemente debido a que en la generación 12 sólo 12 hembras contribuyeron con descendencia a la generación siguiente.

En el método B se observó poca dispersión entre réplicas para los valores del F_{IT} , ya que los N_e de las réplicas 2 y 3 fueron prácticamente iguales. La réplica 1 presentó mayor N_e y por tanto menor F_{IT} .

En el método A se observaron diferencias importantes entre los F_{IT} de las réplicas debido a que los N_e de las mismas fueron bastante diferentes y menores que los del método B.

La evolución del F_{IS} observado por método de selección y generación junto con su valor esperado se presentan en la figura 18.

Fig.18 EVOLUCION DEL FIS OBSERVADO



El F_{IS} se predijo como F_{IS} promedio de machos y hembras.

Para los métodos A y B: $\alpha_{1,s} = -1 / (2N_s - 1)$

Para el método C: $\alpha = -1 / (2N_s - 4)$

Siendo N_s el censo efectivo del sexo s y $\alpha_{1,s}$ equivalente al F_{IS} .

Los valores predichos fueron de -0,049, -0,027 y -0,059 para los métodos A, B y C respectivamente. La predicción es una buena aproximación a los valores observados. El F_{IS} observado fue pequeño y negativo para los tres métodos de selección. El menor F_{IS} en valor absoluto correspondió al método B, seguido del método A y el valor más alejado del equilibrio correspondió al método C. Los valores negativos nos indican que el F_{ST} será mayor que el F_{IT} en los tres métodos de selección, y la mayor discrepancia entre el F_{IT} y el F_{ST} corresponderá al método C con mayores valores absolutos del F_{IS} .

7. Componentes de eficacia biológica

7.1. Parámetros de la población base para componentes de eficacia biológica.

Los valores de los parámetros de los componentes de eficacia biológica estudiados en la población base se presentan en la Tabla 23.

La media del tamaño de camada fue estimada con datos de 114 camadas. El valor obtenido coincide con el valor de estandarización.

La mortalidad intrauterina fue de 11,14% (86 reabsorciones y 686 fetos a término) y se calculó realizando 87 cesáreas en hembras con gestaciones a término de la población base.

La mortalidad al nacimiento, medida como número de crías nacidas muertas respecto al número total de crías nacidas, se evaluó en 114 camadas (21 crías nacidas muertas frente a 917 crías nacidas).

TABLA 23

PARAMETROS DE EFICACIA BIOLOGICA EN LA POBLACION BASE

MEDIA TAMAÑO CAMADA	8,04 ± 0,22
MORTALIDAD INTRAUTERINA	11,14 %
MORTALIDAD AL NACIMIENTO	2,29 %

7.2. Evolución de la eficacia biológica a lo largo del proceso de selección

La mortalidad intrauterina fue medida en la población base y en las generaciones 4, 8, 13 y 16 de los métodos de selección. La medida no se hizo en la generación 12 porque no se disponía, en esta generación, de suficientes hembras. Los resultados se dan en la Tabla 24.

En las generaciones cuarta y 13ª de selección los métodos no fueron significativamente diferentes y ninguno de ellos difirió significativamente de la población base.

En la octava generación de selección la menor mortalidad intrauterina correspondió al método B, siendo este método significativamente diferente del método A al 1 ‰, del método C al 5 ‰ y de la población base al 1 ‰. No se encontraron diferencias significativas en ningún otro caso para la citada generación.

En la generación 16ª de selección el método A presentó mayor mortalidad intrauterina que los métodos B y C, y que la población base. El método A fue significativamente diferente de la población base al 1%, del método B al 5% y del método C al 1%. No se encontraron diferencias significativas entre los métodos B y C, ni entre éstos y la población base.

TABLA 24

EVOLUCION DE LA MORTALIDAD INTRAUTERINA POR METODO DE SELECCION

GEN.	METODO A		METODO B		METODO C	
	NC(1)	%M(2)	NC(1)	%M(2)	NC(1)	%M(2)
4	12	9,82	23	8,21	14	12,41
8	28	11,82	42	4,53	31	10,41
13	28	11,11	41	14,58	28	9,40
16	23	19,16	29	12,27	9	6,18

(1) Número de cesáreas realizadas.

(2) Porcentaje de mortalidad intrauterina.

Los resultados de la mortalidad al nacimiento por método de selección para las generaciones 4, 8, 12 y 16 de selección se presentan en la Tabla 25.

Los métodos B y C no fueron significativamente diferentes en ninguna de las citadas generaciones. En la generación 16, ambos métodos presentaron una mortalidad significativamente más alta que la población base, el método C al 5% y el B al 1%. No se encontraron diferencias significativas con la población base para el resto de generaciones analizadas.

La mortalidad en el método A fue significativamente mayor que en la población base para las generaciones 8 ($p < 0,001$), 12 ($p < 0,05$) y 16 ($p < 0,001$) y significativamente mayor que en los métodos B y C al 1‰ en la generación 8, y al 1‰ y al 5%, respectivamente, en la generación 16.

TABLA 25**EVOLUCION DE LA MORTALIDAD AL NACIMIENTO POR METODO DE SELECCION (1)**

GENERACION	METODO A	METODO B	METODO C
4	3,41	1,97	3,75
8	6,40	1,87	1,38
12	4,67	2,96	2,86
16	9,05	4,85	4,46

(1) Los datos se dan en porcentaje

DISCUSION

1. Parámetros de la población base

La heredabilidad del carácter objeto de selección estimada en la población base por regresión de progenie de machos sobre progenitor macho (Tabla 4) fue de 0,45, que resultó ser prácticamente igual a la obtenida con DFREML (0,46) utilizando toda la información de las 17 generaciones de selección, 5187 animales con medida del carácter y 8931 animales en el archivo de genealogía. A pesar de que los diferentes métodos de estimación pueden proporcionar diferentes estimas de la heredabilidad, el resultado obtenido es el esperado puesto que la estima DFREML, al incluir la información de parientes (matriz de relaciones aditivas), corrige el sesgo producido por la selección y las estimas obtenidas son estimas de los parámetros de la población base. Los errores de las estimas fueron de 0,2322 para la heredabilidad obtenida por regresión, el cual fue muy alto probablemente debido a que la estima está basada en pocos datos; el error obtenido con DFREML fue de 0,062 pero éste fue sólo aproximativo, puesto que, al utilizar un método iterativo para la estima no obtenemos la inversa de la matriz de los coeficientes, la cual es necesaria para calcular los errores de las estimas.

La varianza fenotípica para el carácter en estudio obtenida con los datos de la población base (328 machos) fue 5,18, mientras que la predicción de la varianza fenotípica con DFRML, utilizando toda la información disponible, desde la generación 0 hasta la generación 17 de selección, ambas inclusive, fue 4,81. La discrepancia entre estos valores puede ser debida al diferente número de datos en que están basadas las estimas. Por tanto, asumimos que la varianza fenotípica del carácter fue de 4,81 obtenida con DFREML que corresponde a la generación 0 de selección y la varianza aditiva fue igual a 2,20 también

obtenida con DFREML.

La heredabilidad obtenida fue moderadamente alta como se esperaría para un carácter de acción génica aditiva. Nuestros resultados fueron similares a los obtenidos por Fuente y San Primitivo (1983) para el mismo carácter en ratones, los citados autores obtuvieron una heredabilidad de 0,49 por correlación intraclase con datos de medio hermanos y unas varianzas fenotípicas y aditivas de 5,26 y 2,56 respectivamente. Las heredabilidades de peso corporal, como se comentó en la Introducción, varían con la edad a la que se mida el carácter, así para peso a los 21 días las heredabilidades estimadas suelen ser bajas 0,15 para machos y 0,06 para hembras (Fuente y San Primitivo,1983), 0,05 (Eisen y Prasetyo,1988). Mientras que las estimas de la heredabilidad del peso corporal a los 42 días tienden a ser moderadas 0,35 (Rutlege y col.,1973), 0,27 (Falconer,1953), 0,34 (Eisen y Prasetyo,1988), 0,42 (Fuente y San Primitivo,1983). Eisen y Prasetyo (1988) obtuvieron una estima de la heredabilidad del peso a los 12 semanas de 0,43.

2. Respuesta a la selección

2.1. Comparación de los tres métodos de selección

Se espera que la respuesta a la selección sea similar en los tres métodos puesto que el experimento se ha diseñado manteniendo la misma intensidad de selección.

Los diferenciales de selección acumulados realizados para los tres métodos de selección no fueron significativamente diferentes y las intensidades de selección medias aplicadas tampoco lo fueron.

Los tres métodos responden a la selección. La respuesta total fue de 4,89 g. en el método A, 4,82 g. en el método B y 5,25 g. en el método C. Al final del proceso selectivo los tres métodos de selección llegan al mismo punto, no encontrándose diferencias

significativas entre métodos de selección para las medias fenotípicas del carácter en la generación 17 (Tabla IV del apéndice). Las respuestas medias por generación cuando se consideraron las 17 generaciones de selección fueron del orden de 0,30 g. en los tres métodos de selección. Las heredabilidades realizadas coinciden con este valor, 0,30 g., puesto que son una estima de la respuesta media por generación. Sin embargo, estas heredabilidades realizadas fueron inferiores a la obtenida en la población base 0,30 versus 0,46.

En nuestro experimento, en el período de respuesta lineal, las respuestas medias por generación fueron significativamente diferentes de cero en todas las réplicas de los métodos de selección. Las heredabilidades realizadas fueron del orden de 0,53 en los tres métodos de selección.

Estos resultados son similares a los obtenidos por Falconer (1953), al seleccionar durante 11 generaciones para aumento de peso corporal a las seis semanas, en que obtiene una heredabilidad realizada de $0,27 \pm 0,05$ frente a $0,27 \pm 0,06$ obtenida en la población base.

La respuesta disminuye conforme avanza el proceso selectivo. Las respuestas medias por generación durante el período de respuesta lineal fueron superiores a las obtenidas cuando se consideró todo el proceso selectivo. Estos resultados son similares a los obtenidos por Eisen (1978) que encontró una h^2_r para peso corporal a los 42 días en ratón de 0,61 hasta 10 generaciones de selección y de 0,55 hasta la generación 12 de selección. Wilson y col. (1971) al seleccionar para peso a los 60 días en ratón estimaron una h^2_r de 0,32 en las 10 primeras generaciones de selección, valor que disminuyó progresivamente hasta hacerse nulo a partir de la generación 30.

En la segunda fase del experimento, de las generaciones 8 a la 17, los coeficientes de regresión de la respuesta acumulada sobre el diferencial de selección acumulado no fueron significativamente diferentes de cero en los métodos A y C, pero si en el método B

($p < 0,05$), es decir, no se observó respuesta a la selección. En cuanto al comportamiento de las réplicas solamente se observaron respuestas significativamente diferentes de cero en la réplica 2 del método C ($p < 0,05$) y en las réplicas 1 del método B y 3 del método A ($p < 0,005$).

Estos resultados parecen indicar que se alcanzó el límite a la selección en la generación 8, si esto fuese así, no se podría aceptar el modelo de acción génica asumido infinitesimal aditivo.

Gallego y López-Fanjul (1983) en un experimento de selección para disminuir el número de quetas esternopleurales en una población de *Drosophila melanogaster*, encontraron que la respuesta a la selección se agotó rápidamente, alcanzándose las 3/4 partes de la respuesta final en la generación 7 de selección, al mismo tiempo se produjo un descenso paralelo en la varianza fenotípica, y la varianza de la respuesta entre réplicas fue menor que la predicha bajo un modelo infinitesimal. Los citados autores concluyen que la varianza genética del carácter en estudio en la población es esencialmente debida a la segregación de un número pequeño de loci.

En nuestro experimento, la respuesta se predijo para las generaciones 8 y 17.

La respuesta esperada fue estimada como:

$$R_e = t i/2 h \sigma_A$$

Siendo:

t = número de generaciones de selección .

i = intensidad de selección ($i = 1,235$).

h = raíz cuadrada positiva de la heredabilidad ($h^2 = 0,4579$).

σ_A = desviación aditiva ($\sigma_A^2 = 2,20$).

La respuesta observada en la octava generación fue del orden del 80% de la esperada en los tres métodos de selección (80% en el método A, 75% en el método B y 82% en el método C).

En la generación 17 las respuestas observadas fueron del orden del 50% de las esperadas en los tres métodos de selección (53% en los métodos A y B, y 55% en el método C). Ello es debido a que la respuesta esperada puede predecirse para un corto número de generaciones durante las cuales los parámetros genéticos en los que están basadas las estimas no cambian demasiado rápidamente y la respuesta es lineal. Las predicciones serán válidas para no más de diez generaciones. Los parámetros genéticos cambian como consecuencia de la selección y la deriva y la respuesta a largo plazo dependerá de la distribución conjunta de efectos y frecuencias de los genes con efecto sobre el carácter seleccionado (Hill, 1977).

Toro y col. (1988 a), en un estudio de simulación, predicen una mayor respuesta del método B respecto a los métodos A y C cuando las heredabilidades del carácter son bajas y las intensidades de selección altas. Para una heredabilidad del carácter de 0,40 ellos encuentran una respuesta muy similar en los tres métodos de selección. Según estos resultados de simulación, en nuestro experimento esperaríamos no encontrar diferencias entre métodos de selección respecto a la respuesta, puesto que la heredabilidad del carácter es similar a la utilizada en simulación y la intensidad de selección menor que la del citado estudio.

Los resultados del análisis de varianza indican que durante el período de respuesta lineal los métodos de selección no fueron significativamente diferentes en cuanto a la respuesta a la selección, si bien en el segundo tramo se encontraron diferencias significativas entre métodos ($p < 0,05$).

Los resultados del análisis de varianza para los métodos de selección muestran que la diferencia entre réplicas es mayor en el segundo tramo que en el período de respuesta lineal

en los tres métodos.

La varianza de la respuesta entre réplicas fue mayor en el segundo período, lo cual se ajusta al modelo infinitesimal que asume mayor varianza entre réplicas conforme avanza el proceso selectivo debido a la deriva.

La varianza fenotípica del carácter no disminuyó en el segundo tramo.

2.2. Estimaciones de valores mejorantes

Las estimaciones de los valores mejorantes son estimaciones BLUP obtenidas, como se explicó en Material y Métodos, por el método Misztal (Meyer, 1989). Los valores mejorantes medios por generación y método de selección se muestran en la Tabla V del apéndice. Los valores mejorantes medios al final del proceso selectivo fueron muy similares en los tres métodos de selección: 5,01 para el método A, 4,90 para el método B y 5,23 para el método C. Como se observa en la figura 8, los valores mejorantes medios por generación son prácticamente iguales en los tres métodos de selección. La tendencia genética fue calculada por regresión de valores mejorantes medios sobre generación para cada uno de los métodos de selección. Las pendientes de regresión fueron 0,31 para el método A ($R^2 = 0,98$), 0,29 para el método B ($R^2 = 0,98$) y 0,28 para el método C ($R^2 = 0,99$) y estos valores coinciden con las respuestas medias observadas por generación.

Estos resultados ponen de manifiesto que no se ha alcanzado el límite a la selección ya que la tendencia genética fue lineal durante todo el proceso selectivo.

Considerando las 17 generaciones de selección la respuesta fenotípica media por generación coincidió con los valores obtenidos para la tendencia genética en los tres métodos de selección, debido a que la tendencia ambiental no fue significativamente diferente de cero ($-0,03 \pm 0,026$).

Cuando se consideró el período de respuesta fenotípica lineal, de las generaciones 0 a la 8, las respuestas fenotípicas medias por generación fueron mayores que las respuestas genéticas en los tres métodos de selección debido a que la tendencia ambiental fue positiva. Puesto que de las generaciones 8 a la 17 no se observó respuesta fenotípica a la selección pero sí hubo respuesta genética, la discrepancia observada entre respuesta genética y fenotípica es debida al cambio producido en la tendencia ambiental, siendo ésta negativa para el último tramo.

Por tanto en los tres métodos hubo respuesta a la selección y ésta fue lineal. La ausencia de respuesta fenotípica observada en el segundo tramo fue debida a la disminución de la tendencia ambiental.

2.3. Variabilidad de la respuesta

En el método B no se encontraron diferencias significativas entre réplicas en respuesta acumulada en ninguno de los dos períodos del experimento, mientras que en los métodos A y C se encontraron diferencias significativas en ambos períodos. La menor varianza de la respuesta y el menor coeficiente de variación de la respuesta correspondió al método B en las dos fases del experimento. La varianza de la respuesta en el método A fue mayor en el segundo período que en el primero. El coeficiente de variación de la respuesta fue mayor en el método C que en el A en el primer tramo, pero no en el segundo donde el coeficiente de variación de la respuesta fue mayor en el método A aunque ambos fueron muy grandes.

La menor variabilidad de la respuesta corresponde al método B con mayor censo efectivo.

Estos resultados ponen de manifiesto que en poblaciones pequeñas la principal causa de variabilidad de la respuesta a la selección es la deriva, como señaló Robertson (1977).

3. Censo efectivo y evolución del coeficiente de consanguinidad

La selección reduce el censo efectivo de las poblaciones porque determina que unos individuos tengan mayor probabilidad que otros de contribuir con descendientes a la generación siguiente.

El mayor F_{ST} observado correspondió al método A, el menor al método B y el F_{ST} del método C fue intermedio entre los dos anteriores (figura 10). Puesto que el censo efectivo está inversamente relacionado con el coeficiente de parentesco, el mayor N_e observado correspondió al método B seguido del método C y por último del método A. La evolución del F_{ST} fue muy regular en los tres métodos de selección.

El N_e predicho con selección utilizando la ecuación de Santiago y Caballero (1995) es una buena predicción del N_e observado calculado a través de la genealogía. Las pequeñas discrepancias entre el N_e observado y el N_e predicho con selección en el método B probablemente sean debidas a que no siempre fue posible mantener el tipo de contribuciones impuestas por el diseño experimental.

El N_e predicho sin selección a partir de la ecuación de Santiago y Caballero (1995) y haciendo $4Q^2C^2_s$ nulo, fue mayor que el N_e observado en los métodos A y B, y prácticamente igual al observado en el método C.

En los métodos de selección A y B el F_{ST} observado coincidió con el F_{ST} esperado con selección (figuras 11 y 12). En el método C el F_{ST} observado, a partir de la generación siete, fue ligeramente inferior al F_{ST} esperado con selección y las diferencias aumentaron en las últimas generaciones (figura 13). El coeficiente de parentesco esperado sin selección fue menor que el observado en los métodos A y B. En el método C, el F_{ST} esperado sin selección se aproximó más al F_{ST} observado que el predicho con selección. Estos resultados parecen indicar que los apareamientos de mínimo parentesco reducen el efecto acumulativo de la

selección sobre el censo en el intervalo de tiempo considerado.

Asumimos un coeficiente de consanguinidad (F_{IT}) medio de cero en la generación 0 de los métodos de selección. En todas las generaciones de selección el coeficiente de consanguinidad del método A fue mayor que el de los métodos B y C (Tabla VII del apéndice y figura 14).

A partir de la cuarta generación de selección el menor coeficiente de consanguinidad observado fue el del método B seguido del método C y por último el A ($F_A > F_C > F_B$), puesto que el incremento del coeficiente de consanguinidad es inversamente proporcional al censo efectivo ($N_e B > N_e C > N_e A$). Estas diferencias fueron significativas ($p < 0,005$) en todas las generaciones.

El F_{ST} observado en el método C presentó valores intermedios entre los valores del F_{ST} observados en los métodos A y B (figura 10), sin embargo el F_{IT} observado en el método C se aproximó más al valor del F_{IT} observado en el método B que al valor observado en el método A (figura 11), debido a que al forzar apareamientos de mínimo parentesco en el método C retrasamos la aparición del coeficiente de consanguinidad dos generaciones.

Toro y col. (1988 a) encontraron en un estudio de simulación que la selección ponderada lleva a un menor coeficiente de consanguinidad que los apareamientos de mínimo parentesco y que los apareamientos aleatorios, después de 30 generaciones de selección. Los métodos B y C conllevan un menor coeficiente de consanguinidad que el método A, pero las ventajas del método C se muestran desde la primera generación de selección mientras que el método B sería efectivo a medio y largo plazo.

En cuanto a la evolución del F_{IT} por réplica dentro de método de selección, señalar que los F_{IT} observados coinciden en las tres réplicas en el método C, excepto en la generación 15, debido a que los censos efectivos fueron prácticamente iguales en las tres réplicas. En el

método B se observó poca dispersión entre réplicas, aunque la réplica 1 presentó un F_{IT} ligeramente menor que las otras dos réplicas debido al mayor N_e de dicha réplica. En el método A se observó mayor dispersión entre réplicas en los coeficientes de consanguinidad debido a las diferencias en los censos efectivos de las réplicas (Tabla 21).

En una situación de apareamientos aleatorios se espera que el F_{IS} , que cuantifica el efecto del apareamiento no aleatorio, sea pequeño y negativo debido al censo poblacional finito (Kimura y Crow, 1963). En nuestro experimento los F_{IS} fueron pequeños y negativos en los tres métodos de selección, aunque el mayor valor absoluto correspondió al método C. Esto nos indica que el F_{IT} será mayor que el F_{ST} . En los métodos A y B el F_{IT} observado fue retrasado dos generaciones respecto al F_{ST} porque se evitaron los apareamientos entre hermanos. En el método C al forzar apareamientos de mínimo parentesco el F_{IT} se retrasó tres generaciones respecto al F_{ST} .

4. Evolución de los parámetros de eficacia biológica

Cualquier proceso de selección conlleva un incremento del coeficiente de consanguinidad y, por tanto, es de esperar un deterioro de la eficacia biológica. Este efecto será más acusado cuanto menor sea el censo efectivo. La experiencia, tanto en especies domésticas como en animales de laboratorio, concuerda con esta idea de que la selección artificial a largo plazo produce un deterioro de la aptitud biológica.

Existen dos razones a las que cabe atribuir este deterioro. La primera de ellas es la depresión endogámica que surge como consecuencia del censo finito de la población. La segunda es la posible correlación entre caracteres productivos y eficacia biológica, bien debido al ligamiento (genes de efecto negativo para eficacia que se hallen muy próximos a los que estamos seleccionando) o debido a la pleiotropía (genes que por sí mismos tengan una

influencia negativa respecto a la aptitud).

Weber (1996) en un experimento de selección para velocidad de vuelo en *Drosophila melanogaster* encontró que la respuesta a la selección no se agotó en 100 generaciones de selección. La eficacia biológica fue evaluada, en las generaciones 50 y 85, como supervivencia de la progenie. El test de competitividad de eficacia mostró que la pérdida de eficacia en las líneas seleccionadas respecto al control fue muy pequeña, 6% en la generación 50 y 7% en la generación 85. Puesto que en este experimento los censos efectivos fueron muy altos ($500 < N_e < 1000$), el autor concluye que la pérdida de eficacia es debida a la deriva y no inevitablemente a la selección.

En nuestro experimento los tres métodos de selección alcanzaron diferente coeficiente de consanguinidad y es de esperar que ello se traduzca en un deterioro diferente de la eficacia biológica.

Los cambios en la tasa de pérdidas prenatales, como consecuencia de la selección para peso corporal, son muy variables, de forma que Bradford (1971) indica que en este carácter no es posible establecer una asociación con el peso. En algunos casos no se han encontrado alteraciones en la supervivencia prenatal al realizar esta selección (Durrant y col., 1980). Sin embargo, otros autores observan que el aumento del peso corporal origina un descenso en dicha tasa (Fowler y Edward, 1960; Bradford, 1971; Barria y Bradford, 1981).

Bradford (1971) resume las posibles causas del incremento en las pérdidas prenatales en:

a) fallos en la fecundación. Este factor no parece intervenir de forma importante ya que la tasa de fecundación resultó ser similar en la línea seleccionada y en el control (Legates, 1969; Bradford, 1971)

b) fallos en la implantación: Fowler y Edward (1960) atribuyen a fallos en la

implantación el aumento de pérdidas prenatales que detectaron en su línea. Estos autores indican que el mayor número de fallos en la implantación se debería, posiblemente, a la presencia de un mayor número de cigotos para implantar, más que a diferencias en la viabilidad de los mismos. Esta hipótesis encuentra apoyo en los resultados experimentales de Bowman y Roberts (1958), que observaron que, en general, las líneas de tasa de ovulación más elevada presentan también mayores pérdidas preimplantación.

c) mortalidad postimplantación. A veces, el aumento en dicha mortalidad parece haber contribuido al incremento de las pérdidas prenatales al aumentar el peso corporal (Legates, 1969; Bradford, 1971).

En cuanto a la respuesta correlacionada en el caso de la selección descendente, los resultados varían según los casos. Fowler y Edward (1960) no encontraron alteración en la tasa de pérdidas prenatales, mientras que Legates (1969) observa un aumento en dichas pérdidas causado, en su mayor parte, por un descenso en la fertilidad de la línea.

En nuestro experimento, en cuanto a la mortalidad intrauterina, no se encontraron diferencias significativas entre los métodos B y C, ni entre éstos y la población base en ninguna de las generaciones analizadas. El método A presentó una mortalidad intrauterina significativamente mayor que la población base y que los métodos B y C en la generación 16. Por tanto, en este caso, no es posible establecer una asociación entre mortalidad intrauterina e incremento de peso corporal, puesto que los métodos de selección no fueron diferentes para el incremento de peso corporal. En este experimento la mayor mortalidad intrauterina del método A respecto a los métodos B y C parece estar asociada al mayor coeficiente de consanguinidad del método A (0,30) frente a los métodos B y C ($< 0,25$). Estos resultados parecen indicar que con coeficientes de consanguinidad de hasta aproximadamente 0,25 no se produce deterioro para este carácter, pero con coeficientes de consanguinidad

mayores de 0,30 el deterioro es significativo.

La mortalidad al nacimiento puede ser debida a dificultades al parto o a mortalidad postimplantación. En nuestro experimento, entre los métodos B y C no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las generaciones analizadas. Ambos presentaron una mortalidad significativamente mayor que la población base al final del experimento (generación 16). Por tanto no se puede establecer una asociación entre incremento de peso corporal y mortalidad al nacimiento. El incremento en mortalidad al nacimiento parece estar asociado a coeficientes de consanguinidad mayores de 0,20, aunque el método A presentó una mortalidad significativamente mayor que la población base con un coeficiente de consanguinidad de 0,15.

El deterioro en eficacia biológica para los componentes analizados parece estar asociado a depresión endogámica para dichos caracteres. El deterioro de la eficacia es significativo para coeficientes de consanguinidad mayores de 0,26 ó 0,30 para mortalidad intrauterina y, para coeficientes de consanguinidad mayores de 0,20, para mortalidad al nacimiento. Estos resultados concuerdan con lo señalado por Eisen y col., (1973) quienes indican que la selección para caracteres de crecimiento tiene consecuencias sobre caracteres reproductivos debido a la depresión endogámica para caracteres de eficacia, manifestandose este efecto principalmente en líneas de pequeño tamaño.

En cuanto a los componentes de eficacia analizados a corto plazo no se encontraron diferencias significativas entre métodos de selección. Al final del proceso selectivo el deterioro de la eficacia biológica fue claramente mayor en el método A que en los métodos B y C, mientras que estos últimos no fueron significativamente diferentes.

Nieto y col. (1986) obtuvieron resultados similares en un experimento de selección con *Drosophila melanogaster*. Estos autores encontraron que tanto el porcentaje de apareamientos

sin descendencia como el número de réplicas perdidas fue mayor en un sistema de apareamiento clásico que en un sistema de selección ponderada.

CONCLUSIONES

- 1.- La respuesta a la selección para el carácter incremento de peso fue positiva en los tres métodos de selección.
- 2.- Hasta la generación ocho la respuesta fue lineal en los tres métodos, no encontrándose diferencias significativas entre ellos. A partir de esta generación, la respuesta fue prácticamente nula.
- 3.- La tendencia genética fue lineal en los tres métodos de selección durante las 17 generaciones de selección.
- 4.- No se alcanzó el límite a la selección. La ausencia de respuesta fenotípica observada en la segunda fase del experimento fue debida al cambio producido en la tendencia ambiental.
- 5.- El mayor censo efectivo observado correspondió al método B (selección ponderada), seguido del método C (apareamientos de mínimo parentesco) y, por último al método A (método clásico).
- 6.- Al final del proceso selectivo el método A presentó mayor coeficiente de consanguinidad y un mayor deterioro en la eficacia biológica que los métodos B y C.

BIBLIOGRAFIA

- AVALOS E., SMITH C., 1987. Genetic improvement of litter size in pigs. *Anim. Prod.* 44: 153 - 156.
- BARRIA N., BRADFORD G. E., 1981. Long-term selection for rapid gain in mice. II. Correlated changes in reproduction. *J. Anim. Sci.* 52: 739 - 747.
- BECKER W. A., 1986. Manual de Genética Cuantitativa. Washington State University, Pullman, WA. 176 pp.
- BELONSKY G. M., KENNEDY B.W., 1988. Selection on individual phenotype and best linear unbiased prediction of breeding values in a close swine herd. *J. Anim. Sci.*, 66: 1124 -1131.
- BOWMAN J. C., ROBERTS R. C., 1958. Embryonic mortality in relation to ovulation rate in the house mouse. *J. Exp. Biol.* 35: 138 - 143.
- BRADFORD G. E., 1971. Growth and reproduction in mice selected for rapid body weight gain. *Genetics* 69: 499 - 512.
- BRISBANE J. R., GIBSON J. P., 1995 (a). Balancing selection response and inbreeding by including predicted stabilised genetic contributions in selection decisions. *Génet. Sél. Evol.* 27: 541 - 549.
- BRISBANE J. R., GIBSON J. P., 1995 (b). Balancing selection response and rate of inbreeding by including genetic relationships in selection decisions. *Theor. Appl. Genet.* 91: 421 - 431.
- BRISBANE J. R., GIBSON, J. P., 1995 (c). Including genetic relationships in selection decisions: alternative methodologies. *Theor. Appl. Genet.* 91: 769 - 775.
- BULMER M. G., 1971. The effect of selection on genetic variability. *Amer. Nat.* 105: 201 -

- BULMER M. G., 1976. The effect of selection on genetic variability: a simulation study. *Genet. Res.* 28: 101 - 117.
- BURROWS P. M., 1972. Expected selection differentials for directional selection. *Biometrics* 28: 1091 - 1100.
- CLAYTON G. A., ROBERTSON A., 1955. Mutation and quantitative genetic variation. *Amer. Nat.* 89: 151 - 158.
- DURRANT B. S., EISEN E. J., ULBERT L. L., 1980. Ovulation rate, embryo survival and ovarian sensitivity to gonadotrophins in mice selected for litter size and body weight. *J. Reprod. Fert.* 59: 329 - 339.
- EISEN E. J., 1970. Maternal effects on litter size in mice. *Can. J. Genet. Cytol.* 12: 209 - 216.
- EISEN E. J., 1974. The laboratory mouse as a mammalian model for the genetics of growth. 1^{er} Cong. Mun. Genet. Apl. Prod. Anim.. Octubre 7-11. Vol. 1: 467 - 492. Madrid.
- EISEN E. J., 1978. Single trait and antagonistic index selection for litter size and body weight in mice. *Genetics* 88: 781 - 811.
- EISEN E. J., HANRAJAN J. P., LEGATES J. E., 1973. Effects of populations size and selection intensity on correlated response to selection for post-weaning gain in mice. *Genetics* 74: 157 - 170.
- EISEN E. J., HANRAJAN J. P., 1974. Genetic drift and inbreeding depression measured from control population of mice. *Can. J. Genet. Cytol.* 16: 91 - 104.
- EISEN E. J., PRASETYO H., 1988. Estimates of genetics parameters and predicted selection responses for growth, fat and lean traits in mice. *J. Anim. Sci.* 66: 1153 - 1165
- FALCONER D. S., 1953. Selection for large and small size in mice. *J. Genet.* 51: 470 - 501.

- FALCONER D. S., 1955. Patterns of response in selection experiments with mice. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 20: 178 - 196.
- FALCONER D. S., 1973. Replicated selection for body weight in mice. Genet. Res. 22: 291 - 321.
- FALCONER D. S., 1989. Introduction to Quantitative Genetics. Longman. London.
- FERNANDO R., GIANOLA D., 1986. Optimal properties of the conditional mean as a selection criterion. Theor. Appl. Genet. 72: 822 - 825.
- FOWLER R. E., EDWARDS R. G., 1960. The fertility of mice selected for large or small body size. Genet. Res. 1: 393 - 407.
- FUENTE L. F., SAN PRIMITIVO F., 1983. Parámetros genéticos y fenotípicos de una población de ratón albino *Mus musculus* estirpe NMRI. An. Fac. León. 29: 167 - 177.
- GALLEGO A., LÓPEZ-FANJUL C., 1983. The number of loci affecting a quantitative trait in *Drosophila melanogaster* revealed by artificial selection. Genet. Res. 42: 137 - 149.
- GALLEGO A., GARCÍA-DORADO A., 1986. Evolution de l'effectif génétique de lignées de *Drosophila melanogaster* soumises à une sélection artificielle. Génét. Sél. Evol. 18 (3): 249 - 260.
- GRASSER H. V., SMITH S. P., TIER B., 1987. A derivative-free approach for estimating variance components in animal models by restricted Maximum Likelihood. J. Anim. Sci. 64: 1362 - 1370.
- HENDERSON C. R., 1975. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. Biometrics 31: 423-449.
- HILL W. G., 1971. Design and efficiency of selection experiment for estimating genetic parameters. Biometrics 27: 293 - 311.
- HILL W. G., 1972. Estimation of realised heredabilities from selection experiment.

II. Selection in one direction. *Biometrics* 28: 767 - 780.

HILL W. G., 1974. Variability of response to selection in genetics experiments. *Biometrics* 30: 363 - 366.

HILL W. G., 1976. Order statistics of correlated variables and implications in genetics selection programmes. *Biometrics* 32: 889 - 902.

HILL W. G., 1977. Variation in response to selection. In *Proceeding of the International Conference on Quantitative Genetics*. (Ed. E. Pollack, O. Kempthorn and T. B. Bailey), pp 343 - 365. Ames Iowa State University Press.

HILL W. G., 1985. Effects of population size on response to short and long term selection. *J. Anim. Breedg. Genet.* 102: 161 - 173.

JONES P. L., FRANKHAM R., BAKER J. S. F., 1968. The effects of populations size and selection intensity in selection for a quantitative character in *Drosophila*. II. Long-term response to selection. *Genet. Res.* 12: 249 - 266.

KENNEDY B. W., SORENSEN D. A., 1988. Properties of mixed model methods for predicting genetic merit. *Proc. 2nd Int. Conf. Quant. Genet. Raleigh/ North Caroline 1987*, pp 91 - 103.

KIDWELL J. F., HOWARD A., 1969. The inheritance of growth and form in the mouse. I. Diallel analysis of weight from birth through ten week. *Growth* 33: 269 - 289.

KIMURA M., 1957. Some problems of stochastic processes in genetic. *Ann. Math. Statist* 28 : 882 - 991.

KIMURA M., CROW J. F., 1963. The measurement of effective population number. *Evolution* 17: 279 - 288.

LEGATES J. E., 1969. Direct and correlated response to selection in mice. *Genetics lectures*. Vol 1: 149 - 165. Ed. R. Bogart. Oregon State Press, Corvallis.

- LINDGREN D., WEI R. P., BONDENSON L., 1993. Optimal selection from families. *Heridity* 70 : 619 - 621.
- LÓPEZ M. A., LÓPEZ-FANJUL C., 1993. Spontaneous mutation for a quantitative trait in *Drosophila melanogaster*. I. Response to artificial selection. *Genet. Res.* 61: 107 - 116.
- LÓPEZ-FANJUL C., DOMÍNGUEZ M. L., 1982. Etude expérimentale de la variabilité de la réponse à la sélection chez *Drosophila melanogaster*. *Ann. Génét. Sél. Anim.* 14 (2): 213 - 224.
- MÁLECOT G., 1948. Les mathématiques de l'hérédité. Masson. Paris.
- MCCARTHY J. C., 1982. The laboratory mouse as a model for animal breeding: A review of selection for increased body weight and litter size. 2^o Cong. Mund. Genet. Apl. Prod. Anim. Octubre 4-8. Vol. 5: 66 - 83. Madrid.
- MEYER K., 1989. Restricted Maximum Likelihood to estimate variance components for animal model with several random effects using a derivative-free algorithm. *Génét. Sél. Evol.* 21: 317 - 340.
- MISZTAL I., GIANOLA D., 1987. Indirect solution of Mixed Model Equations. *J. Dairy Sci.* 70: 716 - 723.
- MONTEIRO L. S., FALCONER D. S., 1966. Compensatory growth and sexual maturity in mice. *Anim. Prod.* 8: 179 - 192.
- NELDER J. A., MEAD R., 1965. A simplex method for function minimisation. *Computer J.* 7: 145 - 151.
- NICHOLAS F. W., 1980. Size of population required for artificial selection. *Genet. Res.* 35: 85 - 105.
- NIETO B., SALGADO C., TORO M. A., 1986. Optimization of artificial selections response. *J. Anim. Breedg. Genet.* 103: 199 - 204.

- PRESS W. H., FLANNERY B. P., TEULOSKY S. A., VETTERLING W. T., 1986. Numerical recipes. Cap 10; pp 312 - 325. Cambridge University Press.
- PÉREZ-ENCISO M., TORO M. A., 1992. Classical and mixed-model analysis of and mixed-selection experiment for fecundity in *Drosophila melanogaster*. J. Anim. Sci. 70: 2673 - 2681.
- QUINTON M., SMITH C., GODDARD E., 1992. Comparasion of selection methods at the same level of inbreeding. J. Anim. Sci. 70: 1060 - 1067.
- ROBERTS R. C., 1965. Some contributions of the laboratory mouse to animal breeding research. Part I. Genetic analysis of growth and body weight. Anim. Br. Abst. 33: 516 - 526.
- ROBERTS R. C., 1966. The limits to artificial selection for body weight in the mouse. I. The limits attained in earlier experiments. Genet. Res. 8: 347 - 360.
- ROBERTSON A., 1960. A theory of limits in artificial selection. Proc. Roy. Soc. Lond. B 153: 234 - 249.
- ROBERTSON A., 1961. Inbreeding in artificial selection programmes. Genet. Res. 2: 189 - 194.
- ROBERTSON A., 1977. Artificial selection with a large number of linked loci. In proceeding of the International Conference on Quantitative Genetics (Ed. E. Pollack, O. Kempton and T. B. Bailey), pp. 342-365. Ames: Iowa State University Press.
- RUANO R. G., OROZCO F., LÓPEZ-FANJUL C., 1975. The effect of different selection intensities on selection response in egg-laying of *Tribolium castaneum*. Genet. Res. 25: 17 - 27.
- RUTLEDGE J. J., EISEN E. J., LEGATES J. E., 1973. An experimental evaluation of genetic correlation. Genetics 75: 709 - 726.

- SANTIAGO E., CABALLERO A., 1995. Effective size of populations under selection. *Genetics* 139: 1013 - 1030.
- SEARLE S. R., 1979. Notes on variance component estimation: A detail account of Maximum Likelihood and kindred methodology. Paper BU-673-M Biometric Unit Cornell Univ.
- SCHÜLER L., 1987. Selection for fertility in mice using different methods of litter size manipulation. *Theor. Appl. Genet.* 75: 147 - 150.
- TORO M. A., NIETO B., 1984. A simple method for increasing the response to artificial selection. *Gent. Res. Camb.* 44: 347 - 349.
- TORO M. A., NIETO B., SALGADO C., 1988 (a). A note on minimization of inbreeding in small-scale selection programmes. *Livest. Prod. Sci.* 20: 317 - 323.
- TORO M. A., SILIÓ L., RODRIGÁÑEZ J., DOBAO T., 1988 (b). Inbreeding and family index selection for prolificacy in pigs. *Anim. Prod.* 46: 79 - 85.
- TORO M. A., PÉREZ-ENCISO M., 1990. Optimization of selection response under restricted inbreeding. *Génét. Sél. Evol.* 22: 93 - 107.
- TORO M. A., SILIÓ L., PÉREZ-ENCISO M., 1991. A note on the use of mate selection in closed MOET breeding schemes. *Anim. Prod.* 53: 403 - 406.
- TORO M. A., SILIÓ L., 1992. Consequences of mixed model methods for population structure and inbreeding. *Proc. EAAP 43rd Ann. Meeting. Madrid, Spain.*
- VAN RADEN P. M., 1990. Potential improvements in animal model evaluation systems. *World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Edinburgh.* pp 357 - 366.
- VERRIER E., COLLEAU J. J., FOULLEY J. L., 1993. Long-term effects of selection based on the animal model BLUP in a finite population. *Theor. Appl. Genet.* 87: 446 - 454.

- VILLANUEVA B., WOOLLIAMS J. A., SIMM G., 1994. Strategies for controlling inbreeding in adult MOET nucleus schemes for beef cattle. *Génét. Sél. Evol.* 26: 517 - 535.
- WEBER K. E., 1996. Large genetic change at small fitness cost in large population of *Drosophila melanogaster* selected for wind tunnel flight: rethinking fitness surfaces. *Genetics* 144: 205 - 213.
- WEI R. P., LINDGREN D., 1991. Selection effects on diversity and genetic gain. *Silva Fenica*, Vol. 25, Nº 4: 229 - 234.
- WILSON S. P., GOODALE H. D., KYLE W. H., GODFREY E. F., 1971. Long-term selection for body weight in mice. *J. Heredity* 62: 228 - 234.
- WRAY N. R., THOMPSON R., 1990. Prediction of rates of inbreeding in selected populations. *Genet. Res. Camb.* 55: 41 - 54.
- WRAY, N. R., GODDARD, M. E., 1994. Increasing long-term response to selection. *Génét. Sél. Evol.* 26 : 431 - 451.
- WRIGHT S., 1922. Coefficients of inbreeding and relationship. *Amer. Nat.* 56: 330 - 338.
- WRIGHT S., 1933. Inbreeding and homozigosis. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 19: 411 - 420.
- WRIGHT S., 1969. *Evolution and the genetics populations*, Vol. 2. The theory of gene frequencies. Univ. Chicago Press, Chicago.

APENDICE

TABLA I

**EVOLUCION DE LA MEDIA FENOTIPICA DEL CARACTER SELECCIONADO,
POR REPLICA Y GENERACION.**

METODO A.

GENERACION	REPLICA 1	REPLICA 2	REPLICA 3
0	12,99 ± 0,36	13,00 ± 0,28	12,42 ± 0,41
1	12,13 ± 0,37	12,49 ± 0,35	12,63 ± 0,29
2	13,56 ± 0,30	13,60 ± 0,31	13,62 ± 0,31
3	13,52 ± 0,36	13,27 ± 0,27	13,51 ± 0,33
4	15,48 ± 0,27	14,90 ± 0,30	14,88 ± 0,30
5	14,72 ± 0,31	15,04 ± 0,30	14,29 ± 0,31
6	14,78 ± 0,28	14,75 ± 0,29	14,70 ± 0,32
7	15,49 ± 0,45	15,45 ± 0,34	16,15 ± 0,33
8	16,16 ± 0,25	16,83 ± 0,28	16,97 ± 0,27
9	17,01 ± 0,27	16,95 ± 0,32	16,42 ± 0,44
10	16,44 ± 0,33	15,88 ± 0,20	15,79 ± 0,54
11	17,87 ± 0,32	16,65 ± 0,45	17,31 ± 0,37
12	17,17 ± 0,25	16,11 ± 0,37	18,28 ± 0,28
13	17,87 ± 0,38	16,14 ± 0,24	18,34 ± 0,37
14	17,32 ± 0,33	14,96 ± 0,53	18,33 ± 0,43
15	18,70 ± 0,31	17,80 ± 0,27	19,45 ± 0,35
16	15,77 ± 0,64	15,44 ± 0,53	17,75 ± 0,58
17	17,30 ± 0,43	17,02 ± 0,30	19,66 ± 0,28

TABLA II

**EVOLUCION DE LA MEDIA FENOTIPICA DEL CARACTER SELECCIONADO,
POR REPLICA Y GENERACION.**

METODO B.

GENERACION	REPLICA 1	REPLICA 2	REPLICA 3
0	12,96 ± 0,29	13,00 ± 0,37	12,93 ± 0,33
1	12,51 ± 0,30	12,54 ± 0,33	12,13 ± 0,33
2	12,58 ± 0,38	14,09 ± 0,27	13,68 ± 0,31
3	13,15 ± 0,43	14,00 ± 0,40	14,38 ± 0,22
4	14,53 ± 0,34	14,15 ± 0,45	13,30 ± 0,31
5	14,49 ± 0,28	14,78 ± 0,21	14,91 ± 0,32
6	14,56 ± 0,27	15,47 ± 0,27	15,40 ± 0,22
7	15,67 ± 0,31	15,87 ± 0,23	15,67 ± 0,28
8	15,76 ± 0,25	17,22 ± 0,33	16,26 ± 0,36
9	15,71 ± 0,52	16,57 ± 0,37	17,06 ± 0,26
10	15,82 ± 0,17	17,05 ± 0,23	15,86 ± 0,39
11	16,26 ± 0,29	16,81 ± 0,31	16,85 ± 0,36
12	16,63 ± 0,29	16,71 ± 0,28	16,71 ± 0,31
13	16,92 ± 0,30	16,94 ± 0,34	16,23 ± 0,36
14	17,27 ± 0,32	16,89 ± 0,26	16,59 ± 0,31
15	16,83 ± 0,50	18,07 ± 0,26	17,89 ± 0,25
16	16,72 ± 0,28	16,68 ± 0,23	15,93 ± 0,61
17	17,87 ± 0,33	18,22 ± 0,22	17,73 ± 0,43

TABLA III

**EVOLUCION DE LA MEDIA FENOTIPICA DEL CARACTER SELECCIONADO,
POR REPLICA Y GENERACION.**

METODO C.

GENERACION	REPLICA 1	REPLICA 2	REPLICA 3
0	12,85 ± 0,26	13,58 ± 0,29	13,24 ± 0,28
1	13,15 ± 0,32	12,07 ± 0,38	12,90 ± 0,36
2	14,53 ± 0,34	13,40 ± 0,52	14,08 ± 0,29
3	14,45 ± 0,24	14,40 ± 0,26	14,01 ± 0,24
4	14,95 ± 0,30	14,24 ± 0,30	15,41 ± 0,25
5	15,01 ± 0,35	15,19 ± 0,28	14,55 ± 0,25
6	15,86 ± 0,23	15,17 ± 0,34	14,63 ± 0,25
7	16,16 ± 0,27	16,46 ± 0,27	15,41 ± 0,30
8	16,42 ± 0,27	17,35 ± 0,30	16,48 ± 0,30
9	16,54 ± 0,23	17,97 ± 0,36	16,29 ± 0,28
10	16,42 ± 0,34	17,19 ± 0,31	16,32 ± 0,30
11	16,95 ± 0,27	17,42 ± 0,30	16,96 ± 0,27
12	16,48 ± 0,26	18,00 ± 0,32	15,88 ± 0,28
13	15,86 ± 0,54	17,95 ± 0,29	16,54 ± 0,31
14	15,21 ± 0,79	17,18 ± 0,31	15,67 ± 0,39
15	18,27 ± 0,27	18,43 ± 0,30	16,06 ± 0,50
16	16,64 ± 0,38	18,52 ± 0,35	16,67 ± 0,27
17	18,01 ± 0,29	18,79 ± 0,28	18,27 ± 0,32

TABLA IV

EVOLUCION DE LA MEDIA FENOTIPICA DEL CARACTER SELECCIONADO, POR METODO DE SELECCION Y GENERACION.

GENERACION	METODO A	METODO B	METODO C
0	12,81 ± 0,21	12,96 ± 0,19	13,22 ± 0,17
1	12,42 ± 0,20	12,39 ± 0,18	12,70 ± 0,21
2	13,59 ± 0,18	13,45 ± 0,20	14,01 ± 0,23
3	13,43 ± 0,19	13,85 ± 0,21	14,29 ± 0,14
4	15,09 ± 0,17	13,99 ± 0,22	14,87 ± 0,17
5	14,68 ± 0,18	14,73 ± 0,16	14,92 ± 0,17
6	14,74 ± 0,17	15,14 ± 0,15	15,22 ± 0,17
7	15,70 ± 0,22	15,73 ± 0,16	16,01 ± 0,17
8	16,65 ± 0,16	16,41 ± 0,19	16,75 ± 0,17
9	16,78 ± 0,21	16,45 ± 0,23	16,93 ± 0,18
10	16,04 ± 0,22	16,24 ± 0,17	16,64 ± 0,18
11	17,28 ± 0,23	16,64 ± 0,19	17,11 ± 0,16
12	17,18 ± 0,20	16,69 ± 0,17	16,79 ± 0,19
13	17,51 ± 0,22	16,70 ± 0,19	16,78 ± 0,24
14	16,87 ± 0,29	16,92 ± 0,17	16,03 ± 0,32
15	18,63 ± 0,19	17,60 ± 0,21	17,59 ± 0,24
16	16,32 ± 0,35	16,44 ± 0,24	17,21 ± 0,21
17	18,01 ± 0,23	17,94 ± 0,20	18,37 ± 0,18

TABLA V**MEDIA DE VALORES MEJORANTES, PARA EL CARACTER SELECCIONADO,
POR METODO DE SELECCION Y GENERACION.**

GENERACION	METODO A	METODO B	METODO C
0	0,73	0,73	0,79
1	0,25	0,15	0,37
2	0,40	0,41	0,74
3	0,68	0,68	1,06
4	1,12	0,93	1,31
5	1,35	1,32	1,63
6	1,64	1,62	1,93
7	2,00	1,85	2,21
8	2,36	2,17	2,53
9	2,69	2,47	2,85
10	3,04	2,83	3,13
11	3,49	3,10	3,31
12	3,86	3,41	3,50
13	4,18	3,66	3,74
14	4,42	4,07	4,10
15	4,74	4,32	4,50
16	4,62	4,52	4,82
17	5,01	4,90	5,23

TABLA VI

ESTIMAS BLUE DEL EFECTO AMBIENTAL, POR GENERACION, PARA EL CARACTER SELECCIONADO.

GENERACION	EFECTO AMBIENTAL
0	12,40
1	12,36
2	12,23
3	13,15
4	13,58
5	13,35
6	13,34
7	13,79
8	14,25
9	14,06
10	13,35
11	13,68
12	13,35
13	13,16
14	12,43
15	13,39
16	11,98
17	13,03

TABLA VII

EVOLUCION DEL COEFICIENTE DE CONSANGUINIDAD MEDIO POR METODO DE SELECCION Y GENERACION.

GEN.	METODO A	METODO B	METODO C
1	0,0046±0,002656	0	0
2	0,0324±0,005341	0,0165±0,004236	0,0042±0,001239
3	0,0380±0,003263	0,0241±0,004306	0,0022±0,000682
4	0,0616±0,003584	0,0297±0,002049	0,0328±0,001348
5	0,0897±0,004058	0,0430±0,001778	0,0545±0,001334
6	0,0980±0,002657	0,0661±0,002492	0,0738±0,001234
7	0,1202±0,002542	0,0842±0,002632	0,0868±0,000949
8	0,1536±0,003720	0,0967±0,002506	0,1056±0,000547
9	0,1716±0,003202	0,1100±0,002380	0,1205±0,000464
10	0,1923±0,003037	0,1258±0,001926	0,1383±0,000627
11	0,2063±0,003068	0,1383±0,001804	0,1538±0,000580
12	0,2285±0,002525	0,1607±0,002008	0,1764±0,000875
13	0,2565±0,004223	0,1676±0,002307	0,1900±0,000650
14	0,2666±0,002860	0,1958±0,002284	0,2264±0,003441
15	0,2818±0,002814	0,2036±0,002583	0,2200±0,000754
16	0,3024±0,003972	0,2152±0,002446	0,2384±0,000692