ITEA (1998), Vol. **94A N.° 3**, 206-215

SELECCIÓN PARA UN ÓPTIMO: APLICACIÓN AL TAMAÑO DE LA CAMADA EN OVINO

M. San Cristóbal-Gaudy*
L. Bodin**
J.M. Elsen**
C. Chevalet*

* INRA - Laboratoire de Génétique Cellulaire
BP 27, 31326 Castanet-Tolosan

** INRA - Station Génétique des Animaux
BP 27, 31326 Castanet-Tolosan

France

RESUMEN

La selección para un valor óptimo y una reducción de la variabilidad presenta intereses técnicos y económicos en muchas producciones. Un modelo heteroscedástico está propuesto; éste asocia un valor genético para la media y un valor genético para el logaritmo de la varianza a un fenotypo, cuya expresión puede ser continua o discreta. A continuación, se menciona la formulación de varios objetivos de selección, y el análisis de datos del tamaño de la camada en ovino ilustra la existencia de un efecto genético sobre la variabilidad de ese carácter. Finalmente, simulaciones permiten apreciar lo que sería la repuesta de la media y de la variabilidad con una selección canalizante para incrementar el porcentaje de partos dobles en ovino.

Palabras clave: Selección, Óptimo, Heteroscedasticidad, Tamaño de la camada, Ovino.

SUMMARY

CANALISING SELECTION: APPLICATION TO LITTER SIZE IN SHEEP

Selection for an optimum value and decreasing variability is of technical and economical interest in several animal production. An heteroscedastic model is proposed. It involves a genotypic value for the mean and a genotypic value for the log variance, associated with a single phenotypic value which can be either continuous or categorical. Several selection are mentioned and analysis of sheep data evidences the existence of a genetic effect contributing to the environmental variance of litter size. Simulations are performed to determine the response on mean and variability of a selection aimed to canalise the number of twins in sheep.

Key words: Canalising selection, Heteroscedasticity, Litter size, Sheep.

Introducción

El propósito principal de la mejora genética en producción animal es aumentar (o reducir) la expresión de los caracteres para incrementar directamente o indirectamente el rendimiento económico de las ganaderías o de otros segmentos de producción. Por eso, en producción animal, la mayoría de los esquemas de selección son direccionales (aumento de la cantidad y la calidad de la leche, incremento del números de huevos; aumento de la resistencia a enfermedades etc...). Sin embargo, la homogeneidad de la producción es un factor importante de la eficiencia económica (por ejemplo, el beneficio de un ganadero depende en parte de su capacidad de mandar lotes de animales homogéneos al matadero); además, muchos caracteres presentan un óptimo que proporciona una rentabilidad máxima. Así, existe un peso óptimo para los canales de pollo, corderos o cerdos, existe también un ph óptimo de la carne de cerdo, y reducir la variabilidad del diámetro de la fibra de lana presenta un verdadero interés económico. En producción de ovino, cuando los recursos alimenticios no son demasiado escasos, las ovejas que proporcionan mayor beneficio son las que paren dos corderos puesto que un solo cordero reduce mucho el margen por oveja y criar corderos nacidos triples o más supone demasiado incremento de gastos debido al exceso de mortalidad de los corderos excesivamente ligeros al nacer, a la necesidad de recurrir a la lactancia artificial para criar los corderos supernumerarios y a los efectos negativos del modo de nacimiento sobre el crecimiento y la duración del engorde.

La estabilización de los fenotipos alrededor de una expresión dominante es conocida desde hace tiempo como decisiva para la evolución de las especies y varios autores han propuesto modelos para explicar esa estabilización natural. Algunos como FALCONER (1989) hacen intervenir directa o indirectamente genes de "fitness", otros como RENDEL (1979) recurren a genes que actúan directamente sobre la variabilidad del carácter. Cualquiera que sea su origen, la estabilización depende siempre del medio, haciendo imprescindible discriminar por una parte, la estabilización de un carácter en un medio concreto (normalising selection) y, por otra parte, la capacidad de mantener un fenotipo constante, o por lo menos con baja variabilidad, en medios variables (canalising selection).

Numerosos experimentos han sido realizados para entender los mecanismos subyacentes a la canalización natural o para medir las posibilidades de canalizar un carácter alrededor de un cierto valor. Todos se refieren a animales de laboratorio como drosophila, tribolium o incluso ratones. Casi siempre la selección era del tipo normalizante (eliminación de los extremos observados en un solo medio) y era realizada globalmente (PEINERO, 1992; CAMPO y GILL, 1993), intra familia (KAUFMAN *et al.*, 1977) o entre familias (CARDIN y MINVIELLE ,1986). La selección canalizante ha sido experimentada por WADDINGTON (1960), por SHEINER y LYMAN (1991) y GIBSON y BRADLEY (1974) quienes eliminaban animales extremos de una población criada en un medio variable (temperatura variable entre 20 y 29°C).

Con esos experimentos se llega a las siguientes conclusiones: 1) la selección estabilizante es eficaz y permite una fuerte reducción de la varianza fenotípica; 2) las estimaciones de heredabilidad hechas durante y al final de los experimentos de selección indican que generalmente la varianza genética del carácter seleccionado disminuye; 3) En muchos casos se ha podido

mostrar que la varianza residual o la sensibilidad de los individuos a fluctuaciones del medio ha sido reducida con la selección. Sin embargo, en esos diversos experimentos no hubo análisis estadísticos de parámetros genéticos que necesitan utilizar modelos en los cuales los términos de error no siguen una distribución con varianza homogénea.

FOULLEY *et al.*, (1990, 1992, 1994), SAN CRISTÓBAL *et al.*, (1993), FOULLEY y QUAAS (1995), ROBERT *et al.*, (1995a,b), han desarrollado métodos estadísticos para tener en cuenta la heterogeneidad de varianzas en mejora animal. Recientemente, SAN CRISTÓBAL *et al.*, (1998a) han extendido esos modelos para introducir efectos genéticos como factores de heterogeneidad, para estimar nuevos valores genéticos y para estudiar la eficacia de una selección canalizante basada en esos modelos. SAN CRISTÓBAL *et al.* (1998b) han adaptado esos modelos al análisis de parámetros genéticos de caracteres discretos. Aquí se presenta una síntesis corta de esos dos últimos artículos.

El modelo propuesto

El modelo propuesto por SAN CRISTÓBAL *et al.*, (1998a) corresponde a la modelización de las observaciones de RENDEL y SHELDON (1960). Ellos demuestran que la selección canalizante orienta efectivamente el promedio de la población hacia un óptimo y que la varianza residual es reducida. Algunos individuos aparecen menos sensibles que otros a las variaciones del medio, estando esa particularidad bajo control genético puesto que responde a la selección. Como en WAGNER *et al.* (1997), se puede expresar el efecto de un locus sobre la varianza residual con un factor multiplicativo de esa varianza ligado a ese locus y se puede extender ese modelo a un locus de un modelo poligénico o infinitesimal. Esos modelos se justifican también perfectamente para caracteres discretos como el tamaño de la camada si consideramos previamente como GIANOLA y FOULLEY (1983) una variable subyacente de distribución normal y un conjunto de umbrales que definen las clases de observación.

Modelo de base

Para un carácter continuo, el fenotipo y_j de un animal con medidas repetidas ($y=\{y_1, \ldots, y_j, \ldots, y_n\}$) es función de dos valores genéticos u y v que contribuyen a la media y al logaritmo de la varianza ambiental según el modelo siguiente:

$$y_j = \mu + u + e^{\left(\frac{\eta + v}{2}\right)} \varepsilon_j \quad j = 1, \ldots, n \qquad (1)$$

μ media de la población,

η media del logaritmo de la varianza,

ε_j variables normales independientes con distribución $\sim N(0, 1)$

De acuerdo al modelo infinitesimal de la genética cuantitativa las variables u y v son

$$\begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} \sim N_2\left[0, \begin{pmatrix} \sigma_u^2 & r\sigma_u\sigma_v \\ r\sigma_u\sigma_v & \sigma_v^2 \end{pmatrix}\right]$$

σ_u^2 y σ_v^2 son las varianzas genéticas aditivas y r es el coeficiente de correlación entre u y v.

El promedio y la varianza (varianza fenotípica) de la variable Y son:

$$E(Y) = \mu \qquad (2)$$

$$Var(Y) = \sigma_u^2 + e^{\left(\eta + \frac{\sigma_v^2}{2}\right)} = \sigma_p^2 \qquad (3)$$

Si los animales están medidos en distintos ambientes, podemos escribir un modelo más general:

$$y = x'\beta + z'u + \exp [\ 1/2\ (p'\beta^{*} + q'v)\ ] \quad (4)$$

β y β^{*} efectos fijos,

u y v efectos genéticos aleatorios, y

los parámetros de posición son entonces β y u

y los parámetros de dispersión son β^{*} y v

(x', z') y (p', q') matrices de incidencia respectivas

en ese caso las variables u y v son

$$\begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} \sim N_{2q}\left[0, \begin{pmatrix} \sigma_u^2 & r\,\sigma_u\sigma_v \\ r\,\sigma_u\sigma_v & \sigma_v^2 \end{pmatrix} \otimes A\right] \quad (5)$$

con A la matriz de parentesco de los animales incluidos en el análisis.

Adaptación para caracteres discontinuos

Se supone que los datos de K categorías discretas que se observan en una clase i (nivel de un efecto fijo o aleatorio) provienen de poblaciones de variables aleatorias

$$N_i = (N_{i1}, ..., N_{ik}, ..., N_{iK}) \sim$$

$$\mathcal{M}(n_{i+}\ ;\ (\Pi_{i1}, ..., \Pi_{ik}, ..., \Pi_{iK}))$$

donde n_{i+} es el número total de observaciones de la clase i ; $n_{i+} = \Sigma_k\ n_{ik}$

y Π_{ik} es la probabilidad de que una variable inobservable $Y_i \sim N(\mu_i, \sigma_i^2)$ esté entre dos umbrales τ_{k-1} y τ_k :

$$\Pi_{ik} = \Phi((\tau_k - \mu_i)/\sigma_i) - \Phi((\tau_{k-1} - \mu_i)/\sigma_i) \quad (6)$$

Objetivos de selección

En el caso continuo, si queremos que la media de la siguiente generación de una población Y_d se acerque a un cierto óptimo y_0 con una variabilidad mínima alrededor de ese óptimo, podemos fijar a priori el objetivo siguiente:

$$\min \{\ E[(Y_d - y_0)^2]\ \}$$

Para un individuo con diferentes observaciones **y** hechas sobre él o su descendencia, un criterio de selección sencillo puede escribirse:

$$I(y) = (\bar{y} - y_0)^2 + S_{\bar{y}}^2 \quad (7)$$

En el caso discontinuo, la canalización se efectúa sobre la escala subyacente, y el objetivo es función de un cierto óptimo fijado a priori

$$\Pi_o = (\Pi_{1,o}, ..., \Pi_{k,o}, ..., \Pi_{K,o})$$

Por ejemplo, pesos económicos relativos a cada categoría. En el caso del tamaño de la camada en ovino, si queremos que las ovejas paran exclusivamente dos corderos, el óptimo será: $\Pi_o = (0, 1, 0, ..., 0)$.

Hemos estudiado así, un índice muy elemental y que parece natural sobre la escala observada: la proporción de partos dobles

$$I(N) = N_2/n \quad (8)$$

Análisis del tamaño de la camada en raza Lacaune

Los datos provienen del control oficial de producción realizado en 57 ganaderías de la raza Lacaune que participan en el esquema de selección para la prolificidad. Son 11.723 primeros partos realizados en 2

épocas y a 4 edades distintas de las hijas de 157 padres. Como son padres en testaje por descendencia, cada padre tiene por lo menos 30 hijas.

La prolificidad media es 1.72 y la distribución de los partos es la siguiente:

Tamaño de la camada	1	2	3	4	5+
%	41.1	47.5	9.8	1.5	0.1

El análisis que hemos hecho consistió en modificar poco a poco un modelo clásico con umbrales hasta poder estimar los componentes de varianza y los valores genéticos de un modelo mixto heteroscedástico con umbrales.

A) Primero hemos ajustado un modelo clásico considerando los efectos año, rebaño, época y edad como efectos fijos y el efecto padre (u) como aleatorio (incluyendo la matriz de parentesco entre los padres).

$$\mu_{ijklm} = año_i + rebaño_j + estación_k + \\ + edad_l + u_m$$
$$\sigma^2_{ijklm} = \sigma^2_e$$

El proceso de estimación GF-HM de FOULLEY y MANFREDI (1991), da una estimación de la componente padre de $\sigma^2_u = 0.109$ y una heredabilidad del tamaño de la camada de $h^2_u = 0.39$

B) Después hemos ajustado un modelo heteroscedástico considerando todos los efectos como fijos para ver cuáles eran los efectos significativos sobre la variabilidad. Por eso se analizó el cociente entre los logaritmos de la verosimilitud del modelo de base

$$\mu_{ijklm} = año_i + rebaño_j + estación_k + \\ + edad_l + u_m$$
$$\log \sigma^2_{ijklm} = \eta$$

y el modelo que incluye el factor considerado (por ejemplo factor año)

$$\mu_{ijklm} = año_i + rebaño_j + estación_k + \\ + edad_l + u_m$$
$$\log \sigma^2_{ijklm} = \eta + año_i$$

Ese cociente sigue asintóticamente una distribución de χ^2 con grados de libertad iguales a la diferencia entre el número de parámetros estimados en cada modelo. El cuadro siguiente presenta la probabilidad de ese test para los distintos efectos e indica que solo el factor padre (considerado como efecto fijo) tiene un efecto significativo sobre el logaritmo de la varianza.

Efecto	Valor del test	gdl	Prob.
Año	19.82	10	0.031
Rebaño	58.52	56	0.38
Edad	3.8	2	0.15
Padre	235.06	156	0.00004

C) Finalmente, se ha ajustado un modelo mixto heteroscedástico con umbrales para estimar los valores genéticos y los componentes de varianza. En ese último modelo, se ha añadido la matriz de parentesco entre los padres y, los efectos fijos fueron los que previamente habían sido detectados significativos.

$$\mu_{ijklm} = año_i + rebaño_j + estación_k + \\ + edad_l + u_m$$

$$\log \sigma^2_{ijklm} = \eta + v_m$$

donde u_m y v_m representan los efectos padre respectivamente sobre la media y el logaritmo de la varianza del carácter.

La estimación de los componentes $\sigma^2_u = 0.64$ y $\sigma^2_v = 0.25$ permite calcular una heredabilidad de $h^2_u = 0.36$. Ese valor es ligeramente inferior a lo que da el modelo homoscedástico con umbrales e informa sobre el sesgado que puede existir en la estimación de la heredabilidad de la media si no se considera el efecto genético sobre la heterogeneidad de las varianzas. Las estimaciones son relativamente altas lo que indica una buena posibilidad para canalizar ese carácter alrededor de un óptimo. En la figura 1, se muestra una representación de $\hat{u}$ y $\hat{v}$ para los 157 machos que nos permite apreciar su capacidad de producir hijas con alta o baja prolificidad y con alta o baja variabilidad.

Simulaciones

Hemos hecho varias simulaciones para estudiar la repuesta de la media, de la varianza y del porcentaje de cada tipo de partos, cuando se realiza durante varias generaciones una selección basada sobre un índice para una variable continua (7) y cuando se considera un índice muy sencillo pero adaptado a la variable discreta (8).

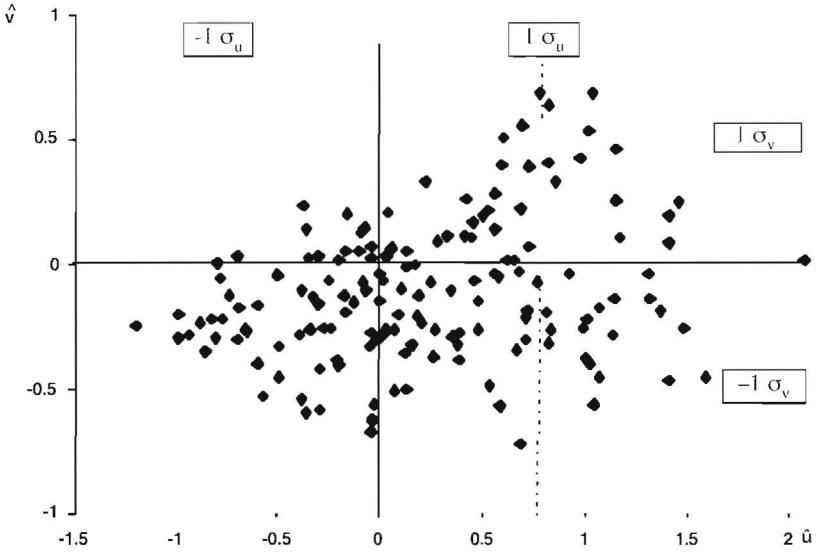


Figura 1 : Plot de los valores genéticos $\hat{u}$ y $\hat{v}$ de los 157 machos *Lacaune*

Esas simulaciones nos han permitido también, ver cómo reaccionaba la selección según varias combinaciones de los parámetros h^2_u, η y σ^2_v.

Modelización de la población

Los valores genéticos *u* y *v* de *p* machos y de *m* hembras fueron representadas por variables aleatorias que siguen una distribución conjunta (5), suponiendo A: matriz de identidad (ausencia de relaciones de parentesco) y r igual a 0.

a) Cada uno de los *p* machos está apareado al azar con *n* hembras

b) Cada pareja (i, j) produce una hija cuyo resultado en su primer parto está sobre la escala subyacente:

$$y_{ij} = \mu + 1/2\,(u_i + u_j) + \alpha_{ij} +$$
$$+ \exp\,[(\eta + 1/2\,(v_i + v_j) + \alpha^*_{ij})/2]\,\varepsilon_{ij}$$

donde el término de error ε_{ij}, y los términos α_{ij} y α^*_{ij} que representan los efectos de meiosis siguen distribuciones normales N (0, 1), N $(0, (\sigma^2_u/2))$ y N $(0, (\sigma^2_v/2))$ respectivamente.

Para las simulaciones de la variable discreta se pasa de esa escala continua subyacente a la escala observada mediante 4 umbrales que definen 5 categorías. Esos parámetros corresponden a la distribución del tamaño de la camada observada en Lacaune.

c) esos resultados de descendencia permiten estimar un índice (7 ó 8) para el macho

d) los mejores *s* machos se seleccionan. Esos padres 'elite' apareados a una muestra de las hembras de la etapa (a) producen *p* hijos

e) iterativamente, esos *p* machos se aparean al azar con las *n* hembras nacidas en la etapa (b) para producir la nueva generación de hijas de testaje.

Las etapas b, c, d y e se repiten así hasta la décima generación.

Parámetros del modelo

Hemos examinado un esquema que considera en cada generación 500 machos en testaje con 100 hijas cada uno. De esos machos, 100 padres 'elite' se seleccionan por índice para producir cada uno 5 hijos para la generación siguiente. Hemos considerado también dos valores para σ^2_u (0.033 y 0.114) que corresponden a una baja (h^2_u=0.10) o alta (h^2_u=0.35) heredabilidad; así como dos valores para σ^2_v (0.03 y 0.25) y tres valores para la media inicial (1, 1.8 y 2), teniendo un óptimo μ_0 fijado a 2. Para cada conjunto de parámetros hemos hecho 100 simulaciones y calculado el promedio y la varianza de los resultados.

Resultados de las simulaciones

La figura 2 indica, en el caso de una selección sobre una variable continua, la evolución de la media y de la varianza fenotípica en el transcurso de las generaciones. SE han considerado varias combinaciones de la media de la población al principio de la selección y de las varianzas de los efectos genéticos sobre la media (σ^2_u) y el logaritmo de la varianza ambiental (σ^2_v).

Esas simulaciones muestran que la selección es eficaz: la media se acerca al óptimo definido y la varianza fenotípica se va reduciendo poco a poco. Comparando las

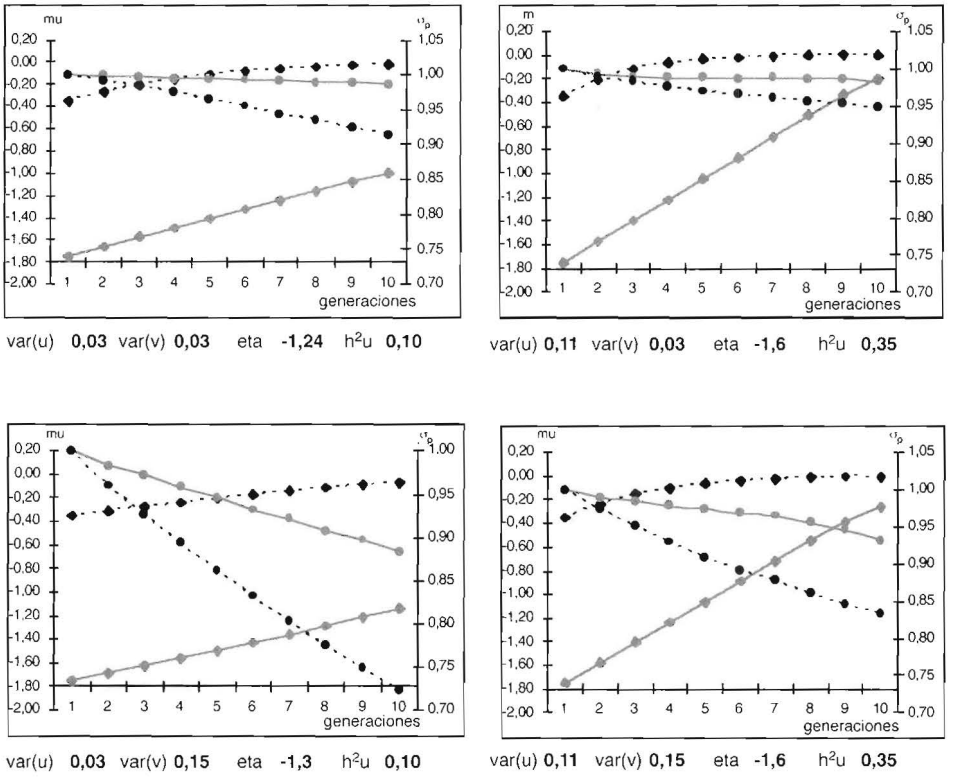


Figura 2. Evolución de la media en desviación al objetivo (rombos) y de la desviación típica (círculos) durante 10 generaciones de selección en dos poblaciones (media cerca (linea) o lejos (puntos) del óptimo y varias combinaciones de σ^2_u y σ^2_v

distintas combinaciones de parámetros se observa que;

La media de la población varía más rápidamente cuando σ^2_u es alta. Por otra parte, aunque esa media varía poco con los cambios de σ^2_v, los mayores cambios se observan cuando σ^2_v es baja y σ^2_u alta.

La varianza de la población disminuye en el transcurso de la selección y más rápidamente cuando σ^2_v es alta y σ^2_u baja. Existe así una relación entre el progreso sobre una variable y la variabilidad sobre la otra que traduce el hecho que cuando la presión de selección sobre una variable es mínima, la selección opera más sobre la otra.

Para una combinación de varianzas (σ^2_u y σ^2_v), se observa que la disminución de la varianza fenotípica es mayor cuando la media inicial de la población está próxima al óptimo μ_o. Eso se debe al hecho de que, cerca del óptimo, los índices varían más a causa de v que de u.

Las simulaciones para la canalización de una variable discreta muestran que es posible modificar la distribución de los partos acercándose al óptimo. En la figura 3 se puede comparar la evolución del porcentaje de partos simples, dobles, triples y cuádruples o superior cuando se selecciona con un índice sencillo y cuando se selecciona con un índice clásico que no cambia la varianza subyacente. Diez generaciones de selección para un óptimo producen una distribución con más partos dobles que lo que da la selección clásica (a prolificidad media comparable), y con menos partos triples, cuádruples y superiores. Sin embargo, maximizar el porcentaje de partos dobles no impide que el porcentaje de partos triples aumente también durante la primeras generaciones de selección lo que no cuadra con el propósito real de los ganaderos. El porcentaje de dobles es sin duda un criterio demasiado sencillo aunque se observa una disminución de los partos superior a 4 después de la generación 5. Si a largo plazo el objetivo parece adecuado, su definición no es suficiente a corto plazo.

Conclusiones

Las varianzas del tamaño de la camada en raza Lacaune presentan una heterogeneidad debida parcialmente a factores genéticos. La introducción de la matriz de parentesco en los análisis permite estimar los valores de varianza genética aditiva para la media y el logaritmo de la varianza. Con las simulaciones, se puede apreciar que buscar un óptimo reduciendo la varianza fenotípica es posible. Sin embargo, el peso relativo de cada variable (media y varianza) para conseguir el objetivo final depende de la situación en cada generación. Para un objetivo final único, existe un gran número de caminos (combinaciones de los pesos sobre u y v en cada generación) para alcanzarlo. Existe en particular un camino más rápido, y un camino más rentable; desde luego fijarse un objetivo constante (igual al objetivo final) a cada generación no dará el progreso más rápido, ni el más rentable. Estamos desarrollando otros estudios para optimizar la canalización.

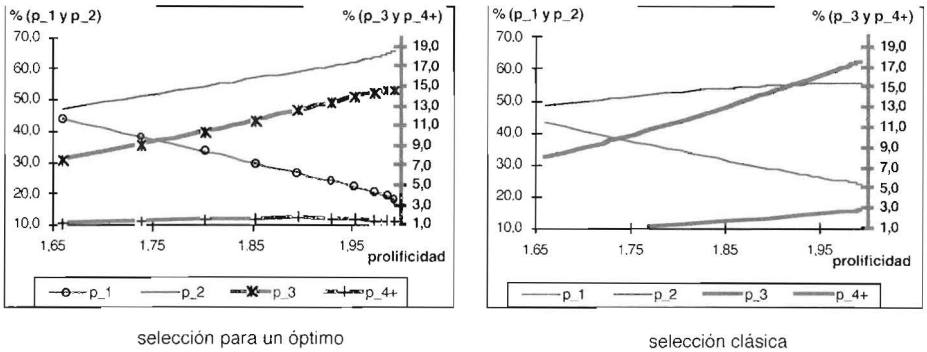


Figura 3. Evolución de los porcentajes de partos simples, dobles, triples y más cuando se selecciona con un índice sencillo que reduce la varianza y con un índice clásico

Referencias

CAMPO J.L., GARCIA GILL M., 1993. Assortative mating and directional or stabilizing selection for a non-linear function of traits in *Tribolium*. *J. Anim. Breed. Genet.* 110, 74-80.

CARDIN S., MINVIELLE F., 1986. Selection on phenotype variation of pupa weight in *Tribolium Castaneum*. *Can. J. Genet. Cytol.* 28, 856-861.

FALCONER D.S., 1989. The problem of environment and selection. *Am Natur* 86, 293-298.

FOULLEY J.L., GIANOLA D., SAN CRISTOBAL M., IM S., 1990. A method for assessing extended and sources of heterogeneity of residual variances in mixed linear models. *J Dairy Sci.* 73, 1612-1624.

FOULLEY J.L., MANFREDI E., 1991. Approches statistiques de l'évaluation genétique des reproducteurs pour des caractères binaires à senils. Gènet. Sel. Evol. 23, 309-338.

FOULLEY J.L., SAN CRISTOBAL M., GIANOLA D., IM S., 1992. Marginal likelihood and Bayesian approaches to the analysis of heterogenous residual variances in mixed linear Gaussian models. *Comput Statis Data Anal.* 13, 291-305.

FOULLEY J.L., HÉBERT D., QUASS R.L., 1994. Inferences on homogeneity of between family components of variances and covariance among environments in balanced cross-classified designs. *Genet. Sel. Evol.* 26, 117-136.

FOULLEY J.L., QUAAS R.L., 1995. Heterogenous variances in Gaussian linear mixed models. *Genet. Sel. Evol.* 27, 211-228.

GIANOLA Y FOULLEY, 1983. Sire evaluation for ordered categorial data WILH a threshold model. Genet. Sel. Evol 15, 201-224.

GIBSON J.B., BRADLEY B.P., 1974. Stabilising selection in constant and fluctuating environments. *Heredity*. 33, 293-302.

KAUFMAN P.K., ENFIELD F.D., COMSTOCK R.E., 1977. Stabilising selection for pupa weight in *Tribolium Castaneum*. *Genetics*, 87, 327-341.

PINIERO R., 1992. Selection for canalization at two dorsocentral bristles in *Drosophila Melanogaster*. *J. Heredity* .83, 49-55.

RENDEL J.M., 1979. Canalisation and selection. In: *Quantitative genetic variation*. Academic press. Inc., J.N. Thompson Jr. and J.M. Thoday ed. 139-156.

RENDEL J.M., SHELDON B.L., 1960. Selection for canalization of the scute phenotype in *Drosophilia Melanogaster*. *Austr. J. Biol. Sci.* 13, 36-47.

ROBERT C., FOULLEY J.L., DUCROCQ V., 1995a. Genetic variation of trait measured in several environments. I. Estimation and testing of homogenous genetic and intra-class correlations between environments. *Genet. Sel. Evol.* 27, 111-123.

ROBERT C., FOULLEY J.L., DUCROCQ V., 1995b. Genetic variation of trait measured in several environments. II. Inference on between-environments homogeneity of intra-class correlations. *Genet. Sel. Evol.* 27, 125-134.

SAN CRISTOBAL M., FOULLEY J.L., MANFREDI E., 1993. Inference about multiplicative heteroskedastic components of variance in a mixed linear Gaussian model with an application to beef cattle breeding. *Genet. Sel. Evol.* 25, 3-30.

SAN CRISTÓBAL-GAUDY M., ELSEN J.M., BODIN L., CHEVALET C., 1998a. Prediction of the response to a selection for canalisation of a continuous trait in animal breeding. *Genet. Sel. Evol.* (30. In press).

SAN CRISTÓBAL-GAUDY M., ELSEN J.M., BODIN L., CHEVALET C., 1998b. Genetic components of litter size variability in sheep. (in preparation).

SHLINLR S.M., LYMAN R.F., 1991. The genetics of phenitypic plasticity. II: Response to selection. *J. Evol. Biol.* 4, 23-50.

WADDINGTON C.H., 1960. Experiments on canalizing selection. *Genet. Res.* 1, 140-150.

WAGNER G.P., BOOTH G., BAGHERI-CHAICHIAN H., 1997. A population genetic theory of canalization. *Evolution*, 51, 329-347.