ITEA (2000), Vol. 96A N.° 3, 337-348

ANÁLISIS DE LA RESPUESTA CORRELACIONADA A LA SELECCIÓN POR VELOCIDAD DE CRECIMIENTO EN LAS CURVAS DE CRECIMIENTO DE CONEJOS

M. Piles*, D. Gianola, L. Varona***, A. Blasco***

* Dpto. de Ciencia Animal-Universidad Politécnica de Valencia, 46071 Valencia, España

** Department of Animal Science, University of Wisconsin, Madison, Wisconsin 53706, USA

*** Centre UdL-IRTA, 25198 Lérida, España

Introducción

La mayoría de los esquemas de selección para producción de carne en conejo incluyen una línea seleccionada por velocidad de crecimiento. La selección por velocidad de crecimiento puede alterar la pauta de crecimiento de los animales cambiando el peso al destete, la edad a la cual es alcanzado el peso de sacrificio o el peso en el estado adulto. La trayectoria de crecimiento puede ser descrita mediante alguna función (GOMPERTZ, LOGÍSTICA, RICHARDS, etc.) cuyos parámetros poseen interpretación biológica y pueden ser usados para obtener algunas medidas de interés económico o para detectar posibles cambios en la pauta de crecimiento de los animales como consecuencia de la selección por otro carácter correlacionado. La función de Gompertz ha sido frecuentemente utilizada en conejo (GÓMEZ y BLASCO, 1992; SEELAND *et al.*, 1996; FIORELLO y GERMAN, 1997) por presentar normalmente un buen ajuste a los datos y por estar definida por sólo 3 parametros (a,b,k). El parámetro a define el peso en el estado adulto, el parámetro b está relacionado con el peso al inicio del crecimiento y el parámetro k es un índice de decaimiento de la velocidad de crecimiento relativa o tasa de aproximación al estado adulto. No existe información previa acerca de la respuesta correlacionada a la selección en los parámetros que definen la curva de crecimiento en conejo. Los únicos trabajos que tratan de esta cuestión se basan en la comparación entre líneas por lo que las diferencias encontradas podrían deberse al diferente origen genético de las mismas.

Cuando no se dispone de una población control es necesario incluir en el análisis toda la información sobre la que se basaron las decisiones de selección para obtener inferencias correctas acerca de la respuesta correlacionada (GIANOLA y FERNANDO, 1986; GIANOLA *et al.*, 1999). El procedimiento propuesto por VARONA *et al.* (1997, 1998) y REKAYA (1997) basado en la utilización de un modelo jerárquico no lineal puede ser empleado cuando se dispone de datos longitudinales (registros del peso vivo a lo largo de la vida del animal) para la mayor parte de los animales a lo largo del proceso de selección utilizando la técnica bayesiana del aumento de datos para generar los residuos correspondientes a aquellos animales sin este tipo de datos. Toda la información del conjunto de datos es usada

a través del conocimiento de las relaciones genéticas entre individuos para estimar la media genética de una determinada generación. Sin embargo en la mayoría de los experimentos relacionados con el estudio de la pauta de crecimiento de los animales se dispone únicamente de datos longitudinales de un número reducido de animales en un momento determinado del proceso de selección debido al elevado coste que supone su obtención. En ese caso la aplicación del procedimiento anterior resulta impracticable pues el tiempo requerido para la convergencia sería excesivamente elevado. El objetivo de este trabajo es estimar la respuesta correlacionada a la selección por velocidad de crecimiento en la pauta de crecimiento de los animales en esta situación mediante la aplicación del procedimiento de análisis estadístico descrito en un trabajo previo (GIANOLA *et al.*, 1999) que permite superar esta dificultad de una manera sencilla.

Material y métodos

Animales

Los animales proceden de una línea sintética de conejos seleccionada mediante selección individual por incremento en la ganancia media diaria (adg) de peso en el periodo comprendido entre las 4 y las 9 semanas de vida (ESTANY *et al.*, 1992). Esta línea fue creada mediante el cruzamiento de animales procedentes de una línea de origen californiano con los de una línea sintética creada mediante apareamientos entre animales procedentes de diversas líneas comerciales de machos terminales. No se practicó selección durante las dos primeras generaciones con objeto de reducir el desequilibrio gamético. Las generaciones eran discretas. Para reducir el incremento de la consanguinidad no se realizaron apareamientos entre animales con abuelos comunes y los machos eran seleccionados dentro de familia paterna.

Los animales permanecieron alojados en la granja de la Universidad Politécnica de Valencia que dispone de mecanismos de control de luz, temperatura y ventitación. Tras el destete los gazapos pasaban a ocupar jaulas de 8 individuos y eran alimentados a voluntad con un pienso comercial (16,0% proteína cruda, 15,5% fibra, 3,4% grasa) hasta alcanzar las 9 semanas de vida. Posteriormente eran alojados en jaulas individuales y alimentados con el mismo pienso cuyo consumo era restringido a 140 g/d. A las 20 semanas de edad los animales eran llevados a la nave de maternidad donde se alojaban en jaulas individuales y eran alimentados con un pienso comercial con 17,5% proteína cruda, 14,5% de fibra y 3,4% de grasa.

Una muestra aleatoria de 76 animales de la generación 11 de selección fueron individualmente pesados dos veces por semana durante las 4 primeras semanas de vida y una vez por semana desde este momento hasta las 40 semanas en los machos y las 20 semanas en las hembras. Por otra parte embriones pertenecientes a las generaciones 3 y 4 de selección fueron descongelados y transferidos a hembras receptoras. Los animales nacidos de estas transferencias (6 animales de la generación 3 y 4 de la generación 4) eran contemporáneos de los animales de la generación 10 de selección. Para evitar el posible efecto de la congelación en el crecimiento de los animales se realizaron apareamientos entre los animales de la generación 3 con los de la generación 4 siendo los animales resultantes de estos apareamientos contemporáneos de los de la generación 11 de selección, los cuales también fueron pesados del mismo modo que aquellos. Estos animales (61) constituían el

grupo control de un trabajo previo en el que la respuesta correlacionada a la selección en los parámetros de la curva de crecimiento era estimada mediante la comparación de este grupo con el grupo de animales de la generación 11 de selección. Los datos correspondientes a este grupo control fueron incluidos en este análisis con objeto de mejorar la precisión de las estimas.

Modelo estadístico y análisis

Estructura de los datos

Se disponía de un conjunto

$$B = \left\{B_L, B_{\bar{L}}\right\}$$

de $N = 10{,}151$ individuos pertenecientes a las distintas generaciones a lo largo del proceso de selección de los que se conoce la velocidad de crecimiento durante el periodo de cebo. De ellos el subconjunto B_L de $M = 137$ (76+61) animales poseían datos longitudinales (L) siendo B_L el subconjunto complementario consistente de $N - = 10{,}014$ individuos. El vector de datos correspondiente a los animales pertenecientes a B_L será denotado por el vector

$$y_i = \begin{bmatrix} y_i^D \\ y_i^C \end{bmatrix},$$

de orden $(n_i + 1)x1$; $i \in B_L$, donde

$$y_i^C = \left\{y_{ij}\right\};\quad i = 1,2,...,137;\quad j = 1,2,...n_i$$

es el vector de n_i pesos registrados a diferentes edades en el individuo i^{th} ($n_i \leq 44$) e y_i^D es su velocidad de crecimiento. Para los anmales pertenecientes al subconjunto B_L, la única información disponible era el criterio de selección y_i^D.

Se dispuso de un total de 3,527 registros de pesos individuales y había 10,159 animales en la genealogía.

Los datos y los parámetros del modelo relacionados con el criterio de selección serán denotados con el superíndice "*D*" mientras que los relacionados con los parámetros que definen la curva de crecimiento de los animales se denotarán por el superíndice "*C*".

Métodos

Se realizó un análisis bayesiano basado de un modelo jerárquico no lineal. En el primer estrato de la jerarquía se define el modelo que describe la variación del peso a lo largo del tiempo. Así la observación del individuo *i* a la edad *j* viene dada por la expresión:

$$y_{ij}^C = f_{ij}\left(\theta_i, t_{ij}\right) + \varepsilon_{ij} =$$

$$= a_i \cdot \exp\left[-b_i \cdot \exp\left(-k_i \cdot t_{ij}\right)\right] + \varepsilon_{ij}$$

siendo $\theta_i' = \left\{a_i, b_i, k_i\right\}$ el vector de parámetros de la función de Gompertz específicos de ese animal. El vector de pesos registrados a lo largo de la vida del animal es expresado entonces como:

$$y_i^C = f_i\left(\theta_i, t_i\right) + \varepsilon_i;\quad i \in B_L$$

siendo $f_i\left(\theta_i, t_i\right)$ el vector de pesos esperados de acuerdo con la función de Gompertz, t_i el vector de orden $n_i x\ 1$ de edades a las cuales fueron registrados los pesos y, ε_i el vector de residuos de orden $n_i x\ 1$.

Se asume que los datos se distribuyen normalmente y que los residuos son independientes entre individuos y dentro de un mismo individuo de manera que la matriz $R_i(\gamma)$ de orden $n_i x n_i$ de (co)varianzas residuales entre los pesos del individuo *i* es una matriz diagonal cuyos elementos son función de un vector de parámetros γ:

$$y_i^C | \theta_i, \gamma \sim N\left[f_i\left(\theta_i, t_i\right), R_i(\gamma)\right]$$

El vector $\gamma = \{a_\varepsilon, b_\varepsilon, k_\varepsilon\}$ contiene los parámetros de una función de Gompertz ya que se observó que debido a un efecto de escala, la evolución con el tiempo de la desviación típica residual podía ser bien descrita por una función de crecimiento. Se asume que todos los animales tienen la misma desviación típica residual a la misma edad y así a una edad *j*:

$$\sigma_j = f(\gamma, t_j) = a_\varepsilon \cdot \exp\left[-b_\varepsilon \cdot \exp\left(-k_\varepsilon \cdot t_j\right)\right] \forall$$
$$j = 1,2,...,44$$

El vector completo de datos longitudinales se expresa como:

$$y^C = f(\theta, t) + \varepsilon$$

donde θ es el vector de parámetros de todos los animales, de orden *(M x 3) x 1* y, ε es el vector de residuos de orden

$$\left(\sum_{i=1}^{M} n_i\right) x 1$$

La asunción de independencia condicional conduce a que la distribución de los datos dados los parámetros pueda ser expresada como:

$$p\left(y^C|\theta, \gamma\right) = \prod_{i \in B_L} \prod_{j=1}^{n_i} p\left(y_{ij}^C|\theta_i, \gamma\right) =$$

$$= \prod_{i=1}^{M} \prod_{j=1}^{n_i} \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma_j} exp\left[-\frac{\left[y_{ij}^C - a_i exp\left\{-b_i exp(-k_i t_{ij})\right\}\right]^2}{2\sigma_j^2}\right]$$

En el segundo estrato del modelo se describen las causas de variación entre individuos en la velocidad de crecimiento (y^D) los parámetros que definen la trayectoria individual de crecimiento (θ). Se utilizó el siguiente modelo:

$$y_i^D = x'^D_i \theta^D + u_i^D + c_i^D + e_i^D; \text{ for all } i \in B_L$$

$$\begin{bmatrix} y_i^D \\ \theta_i \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} x'^D_i & 0 \\ 0 & X_i^C \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \beta^D \\ \beta^C \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} u_i^D \\ u_i^C \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} c_i^D \\ 0_i^C \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} e_i^D \\ e_i^C \end{bmatrix};$$

for all $i \in B_L$

en el que:

- β^D es el vector que incluye los efectos de año-estacion (26 niveles), orden de parto (3 niveles: 1.º, 2.º, 3.º o posterior) y tamaño de camada (8 niveles: <6,6,7,8,9,10,11,>11) en la velocidad de crecimiento, y_i^D.
- β^C es el vector que incluye el efecto del sexo sobre los parámetros de la curva de crecimiento θ_i.
- u_i^D y u_i^C son los efectos genéticos aditivos para la velocidad de crecimiento y los parámetros de la curva de crecimiento del animal *i* respectivamente.
- c es el efecto ambiental de camada de origen sobre la velocidad de crecimiento del individuo *i*.
- x'^D_i y X_i^C son el vector y la matriz de incidencia que relacionan los datos con los efectos incluidos en los vectores β^D y β^C respectivamente.
- e_i^D and e_i^C son los residuos.

Se asumió que los datos se distribuían normalmente y que los residuos eran independientes entre individuos pero no dentro de un mismo individuo:

$$y_i^D|\beta^D, u_i^D, c_i^D, \sigma_D^2 \sim N\left(x'^D_i \beta^D + u_i^D + c_i^D, \sigma_D^2\right);$$

for all $i \in B_L$

$$\begin{bmatrix} y_i^D \\ \theta_i \end{bmatrix} \Big| \beta^D, \beta^C, u_i^D, c_i^D, u_i^C, \Sigma_0 \sim N\left(\begin{bmatrix} x'^D_i & 0 \\ 0 & X_i^C \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \beta^D \\ \beta^C \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} u_i^D \\ u_i^C \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} c_i^D \\ 0 \end{bmatrix}, \Sigma\right); \text{ for all } i \in B_L$$

Donde Σ_0 es la matriz de (co)varianzas entre los residuos del segundo estrato del modelo jerárquico, de orden (4 x 4). Para los individuos con datos longitudinales y el correspondiente al criterio de selección se tiene que,

$$\theta_i|y_i^D,\beta^D,\beta^C,u_i^D,c_i^D,u_i^C,\Sigma \sim N\left(X_i^C\beta^C + u_i^C + \right.$$

$$\left. + b_\Sigma\left(y_i^D - x_i^{D'}\beta^D - u_i^D - c_i^D\right),\Sigma_{C.D}\right)$$

$$\text{donde: } b_\Sigma = \frac{1}{\sigma_D^2}\begin{bmatrix}\sigma_{Da}\\ \sigma_{Db}\\ \sigma_{Dk}\end{bmatrix}$$

es un vector de coeficientes de regresión y,

$$\Sigma_{C.D} = \left\{\sigma_l^2 - \frac{\sigma_{lD}^2}{\sigma_D^2};\ l=a,b,k \text{ and } \sigma_{lm} - \frac{\sigma_{Dl}\sigma_{Dm}}{\sigma_D^2};\right.$$

$$\left. l\neq m;\ l,m=a,b,k\right\}$$

operando se puede ver fácilmente que

$$\Sigma = \begin{bmatrix}\sigma_D^2 & b_\Sigma'\sigma_D^2\\ b_\Sigma\sigma_D^2 & \Sigma_{C.D} + b_\Sigma b_\Sigma'\sigma_D^2\end{bmatrix}$$

lo cual permite una parametrización alternativa del problema en función de b_Σ, $\Sigma_{C.D}$ y σ_D^2 en lugar de Σ con lo que ya no resulta necesario aumentar los residuos de aquellos animales sin datos longitudinales.

La densidad de la distribución a priori conjunta de todas las incognitas del sistema ($\beta^C,\beta^D,u^C,u^D,c^D,\Sigma,\gamma$) se asumió que era:

$$p\left(\beta^C,\beta^D,u^C,u^D,c^D,\Sigma,\gamma|G\right) =$$

$$p\left(\beta^C,\beta^D,u^C,u^D,c^D,\Sigma_{C.D},b_\Sigma,\sigma_D^2,\gamma|G\right) =$$

$$= p\left(\beta^C\right)\ p\left(\beta^D\right)\ p\left(u^C,u^D|G\right)\ p\left(c^D|\sigma_c^2\right)$$

$$p\left(\Sigma_{C.D}\right)\ p\left(b_\Sigma\right)\ p\left(\sigma_D^2\right)\ p\left(\sigma_c^2\right)\ p\left(\gamma\right)$$

donde G es la matriz de (co)varianzas genéticas de orden (4 x 4). Las distribuciones a priori fueron distribuciones uniformes acotadas para β^C, β^D, $\Sigma_{C.D}$, b_Σ, σ_D^2, σ_c^2, γ y G, y distribuciones normales para los efectos génicos aditivos y los efectos ambientales $\begin{bmatrix}u_C\\ u_D\end{bmatrix} \sim N\left(\begin{bmatrix}0\\ 0\end{bmatrix}, G\otimes A\right)$ donde A es la matriz de relaciones genéticas aditivas

$$\left[c^D\right] \sim N\left(0,\ I\sigma_c^2\right)$$

Para los individuos que poseen datos longitudinales y el dato del criterio de selección la densidad de la distribución conjunta de y_i^C,θ_i e y_i^D se puede escribir como:

$$p\left(y_i^C,\theta_i,y_i^D|\ \beta^C,\beta^D,u_i^C,u_i^D,c_i^D,\Sigma,\gamma\right) =$$

$$= p\left(y_i^D|\ \beta^D,u_i^D,c_i^D,\sigma_D^2\right)\ p\left(y_i^C|\ \theta_i,\gamma\right)$$

$$p\left(\theta_i|\ \beta^C,\beta^D,u_i^C,u_i^D,\Sigma,y_i^D\right)$$

ya que y_i^C y y_i^D son condicionalmente independientes porque los errores de ajuste de la trayectoria longitudinal son asumidos independientes entre individuos e independientes de los residuos del segundo estrato, dados los parámetros de la curva θ_i. Esto permite expresar la distribución posterior conjunta como:

$$p(\lambda\,|\,y^D,y^C) \propto p(y^D\,|\,\beta^D,u^D,c^D,\sigma_D^2)\ p(y^C$$

$$|\,\theta,\gamma)\ p(\theta\,|\,\beta^C,\beta^D,u^C,u^D,?_{C.D},b_\Sigma,y^D)$$

$$p(\beta^C,\beta^D,u^C,c^D,u^D,\Sigma_{C.D},b_\Sigma,\sigma_D^2,\sigma_c^2,\gamma,G)$$

$$p(\lambda\,|\,y^D,y^C)\propto$$

$$\propto\prod_{i=1}^{N}\left(\sigma_D^2\right)^{-\frac{1}{2}}\exp\left[-\frac{1}{2\sigma_D^2}\left(y_i^D - x_i^{D'}\beta^D - u_i^D - c_i^D\right)^2\right]\ x$$

$$\prod_{i=1}^{M}|R_i(\gamma)|^{-\frac{1}{2}}\exp\left\{-\frac{1}{2}\left[y_i^C - f_i(\theta_i,t_i)\right]\right.$$

$$\left.\left[R_i(\gamma)\right]^{-1}\left[y_i^C - f_i(\theta_i,t_i)\right]\right\}\ x$$

$$\prod_{i=1}^{M}|\Sigma_{C.D}|^{-\frac{1}{2}}\exp\left\{-\frac{1}{2}\left[\theta_i - \left(X_i^C\beta^C + u_i^C + b_\Sigma\right.\right.\right.$$

$$\left.\left.\left.\left(y_i^D - x_i^{D'}\beta^D - u_i^D - c_i^D\right)\right)\right](\Sigma_{C.D})^{-1}\right.$$

$$\left.\left[\theta_i - \left(X_i^C\beta^C + u_i^C + b_\Sigma\left(y_i^D - x_i^{D'}\beta^D - u_i^D - c_i^D\right)\right)\right]\right\}$$

$$|G|^{-\frac{q}{2}}|A|^{-1}\exp\left(-\frac{1}{2}u'(G\otimes A)^{-1}u\right)$$

de la que fueron derivadas las distribuciones condicionales posteriores completas necesarias para la implementación del algoritmo

de muestreo de Gibbs el cual fue utilizado para aproximar las distribuciones marginales posteriores de las variables de interés. Las distribuciones condicionales posteriores completas tenían todas forma conocida excepto las correspondientes a los parámetros b y k de la función de Gompertz y los parámetros contenidos en el vector γ por lo que se utilizó el algoritmo de muestreo de Metropolis-Hastings utilizando como densidad generadora de candidatos distribuciones uniformes acotadas centradas en el valor actual del parámetro.

La respuesta directa y correlacionada a la selección fue estimada como la diferencia entre la media de los valores genéticos aditivos de los animales de la generación 11 de selección y la de los individuos de las generaciones 3 y 4 de selección para facilitar la comparación de los resultados con los obtenidos mediante la la comparación entre grupos en un análisis anterior.

Se obtuvieron 4 cadenas de longitud 555000, 790000, 747500 y 600000 muestras respectivamente, cada una de ellas partiendo de valores distintos para cada uno de los parámetros. Se aplicó el procedimiento de Ratery y Lewis (1992) para determinar la longitud del periodo de calentamiento. Este procedimiento se llevó a cabo utilizando las 22200, 31600, 29900 y 24000 muestras retenidas de cada cadena (1 de 25). Se aplicó el test de Gelman y Rubin basado en la comparación de la varianza entre cadenas y dentro de cada cadena para el diagnóstico de convergencia. Esta comparación es usada para estimar el factor por el cual el parámetro de escala de la distribución marginal posterior de cada variable podría ser reducido si la cadena tuviese una longitud infinita.

Resultados y discusión

En las figuras 1 a 4 se muestran las trazas superpuestas de cada una de las cadenas para la respuesta correlacionada a la selección en cada uno de los parámetros de la curva de Gompertz y para la respuesta directa. En ellos se puede apreciar la elevada correlación entre las muestras de cada uno de las cadenas y como consecuencia de esto el lento movimiento en el espacio paramétrico. Las trazas de las cadenas no se solapan completamente pero tampoco parecen permanecer en la región del espacio determinada por los

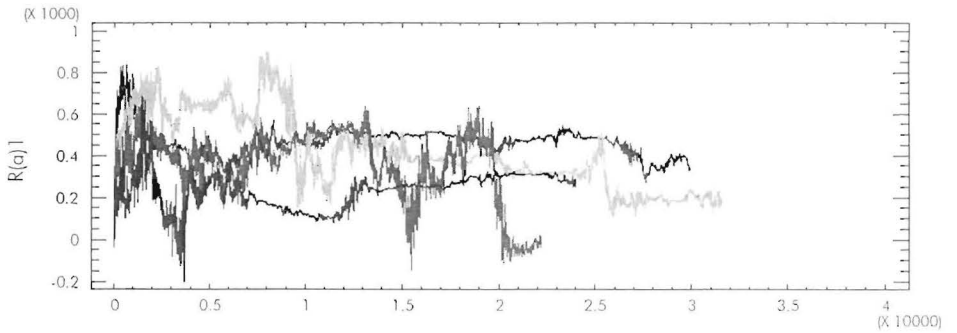


Figura 1. Trazas superpuestas de las diferentes cadenas para la respuesta correlacionada a la selección en el parámetro a de la curva de Gompertz

valores iniciales de los parámetros, recorriendo en ocasiones el mismo espacio aunque en momentos distintos. La alta correlación entre las muestras hace difícil el diagnóstico de convergencia de cada cadena considerada individualmente.

En el cuadro 1 se muestran la longitud estimada del periodo de calentamiento según el procedimiento de Raftery y Lewis, la media posterior, la desviación típica posterior y el error de Monte Carlo para la respuesta directa y correlacionada a la selec-

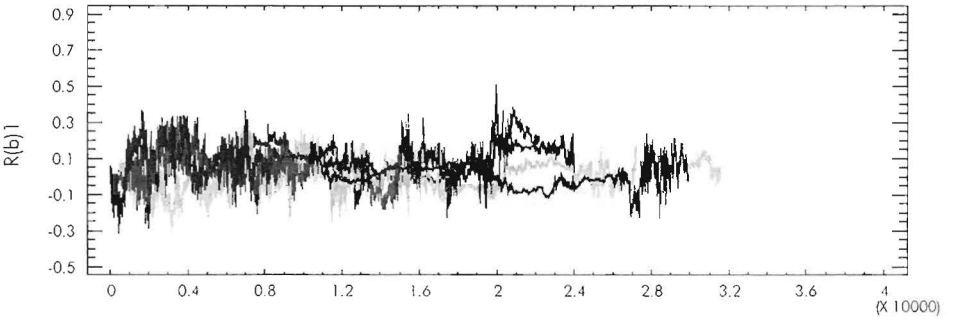


Figura 2. Trazas superpuestas de las diferentes cadenas para la respuesta correlacionada a la selección en el parámetro b de la curva de Gompertz

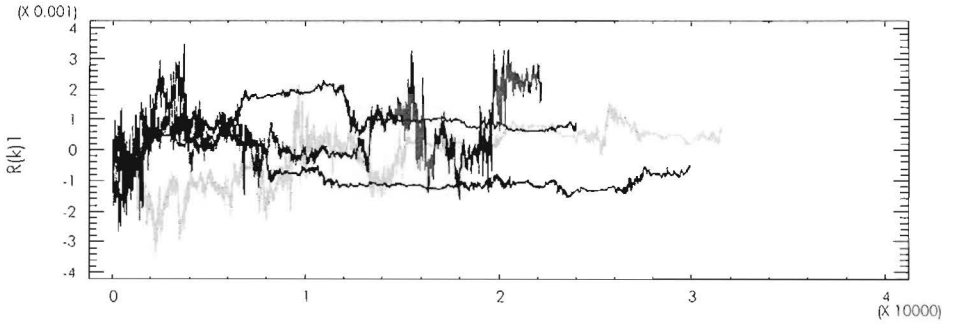


Figura 3. Trazas superpuestas de las diferentes cadenas para la respuesta correlacionada a la selección en el parámetro k de la curva de Gompertz

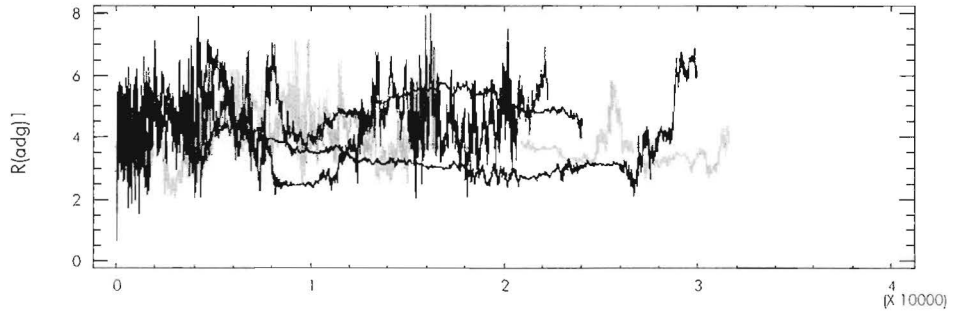


Figura 4. Trazas superpuestas de las diferentes cadenas para la respuesta directa a la selección

Cuadro 1
Longitud estimada del periodo de calentamiento (B), media posterior (PM), desviación típica posterior(SD), y error de Monte Carlo (MCSE) de la madia en cada cadena para la respuesta directa y correlacionada a la selección

	B	PM	sd	MCse	ESS
Chain 1					
R(a)	234	234	144	53,4	7,23
R(b)	126	0,0682	0,0934	0,0293	10,1
R(k)	108	0,000645	0,000718	0,000237	9,16
R(adg)	120	3,86	0,692	0,164	17,7
Chain 2					
B	324	318	60	31,1	3,74
R(a)	190	0,00917	0,0551	0,0137	16,22
R(b)	340	0,0000107	0,000321	0,000115	7,74
R(adg)	430	3,04	0,343	0,0595	33,2
Chain 3					
R(a)	1176	358	46	25,4	3,22
R(b)	360	0,0242	0,0503	0,0130	15,0
R(k)	348	-0,000715	0,000185	0,0000507	13,4
R(adg)	368	2,78	0,656	0,190	11,9
Chain 4					
R(a)	220	185	17	7,37	5,29
R(b)	153	0,0697	0,0667	0,0396	2,84
R(k)	392	0,000896	0,0000788	0,0000230	11,8
R(adg)	220	4,21	0,206	0,136	2,28

R(a), R(b), R(k) = respuesta correlacionada a la selección en los parámetros a,b,k de la curva de Gompertz.
R(dg) = respuesta directa a la selección por incremento en la ganancia media diaria (adg).
PM = Media; sd = desviación típica; P > 0 = probabilidad de una respuesta posititiva.

ción en los parámetros de la curva de Gompertz en cada cadena. El número de muestras a descartar varió entre 108 y 1176 correspondiendo el valor más elevado a la respuesta correlacionada en el parámetro *a*. De los resultados obtenidos y de la inspección visual de las cadenas se decidió utilizar las 20.000 últimas muestras de las cadenas más largas y las 10.000 últimas de las cadenas más cortas para estimar directamente de ellas aspectos descriptivos de las distribuciones marginales posteriores. La elevada correlación entre las muestras determina el elevado error de Monte Carlo y el reducido

tamaño efectivo de la muestra encontrados en cada una de las cadenas. Las diferencias entre las medias posteriores podían ser explicadas por el error de Monte Carlo por lo que las muestras en cada una de las cadenas podían ser consideradas muestras procedentes de la misma distribución estacionaria. Al aplicar el test de Gelman y Rubin para el diagnóstico de convergencia el valor más elevado correspondía a la respuesta correlacionada en el parámetro k de la curva de Gompertz para el que se obtiene un valor del factor de escala (shrink factor) de 2,58, mientras que para la mayor parte de los parámetros del modelo los valores obtenidos se encontraban cerca de 1. Se decidió pues reunir las muestras retenidas tras el periodo de calentamiento de todas las cadenas para estimar los parámetros descriptivos de las distribuciones marginales posteriores. No obstante, dado que el tamaño efectivo de las muestras era muy reducido consideramos que los resultados deben ser tomados como una primera aproximación al problema o simplemente como una aplicación numérica del procedimiento de análisis estadístico, no pudiéndose realizar inferencia acerca de la forma de las distribuciones marginales posteriores. Son necesarias más muestras para un análisis completo, sin embargo debido a la complejidad del modelo el tiempo de computo requerido sería excesivamente elevado (el análisis actual ocupó 12 días en una máquina HP exemplar S-class computer (HPPA risk 8000, 8 processors) con 280 MHz) por lo que parece necesario estudiar una alternativa implementación del proceso de muestreo que permita reducir la autocorrelación entre las muestras.

El cuadro 2 muestra algunos parámetros descriptivos correspondientes a las distribuciones marginales posteriores de la respuesta directa y correlacionada a la selección. La selección por velocidad de crecimiento ha tenido éxito lográndose un incremento de 0,51 g/d por generación lo que supone un aproximadamente un 2% sobre la media anual. Esto hace posible la reducción del periodo de cebo ya que el peso de sacrificio se mantiene constante puesto que responde a las demandas del mercado. La estima de la respuesta obtenida aquí es similar a la obtenida por ESTANY *et al.* (1992) en las dos líneas de conejos que dieron lugar posteriormente a la línea utilizada en este experimento (0,65 g/d y 0,52 g/d respectivamente) y por ROCHAMBEAU *et al.* (1989, 0,85g/d). Se observa también un incremento correlacio-

Cuadro 2
Parámetro s descriptivos de la distribución marginal posterior estimada de la respuesta directa y correlacionada a la selección

Variable	PM	sd	P > 0
R(a)	295	97	0,996
R(b)	0,0341	0,0685	0,708
R(k)	0,0000219	0,000711	0,634
R(adg)	3,28	0,757	1,000

R(a), R(b), R(k) = respuesta correlacionada a la selección en los parámetros a,b,k de la curva de Gompertz.
R(dg) = respuesta directa a la selección por incremento en la ganancia media diaria (adg).
PM = Media; sd = desviación típica; P > 0= probabilidad de una respuesta posititiva.

nado en el parámetro a, el cual describe el peso en el estado adulto, mientras que los demás parámetros de la curva de Gompertz, relacionados con la pendiente de la curva o con el peso al inicio del crecimiento, no han sido apenas afectados por la selección. Los resultados son consistentes con los obtenidos mediante la comparación entre los grupos contemporáneos, Control y Seleccionado, en análisis anteriores. Debido a que el intervalo generacional en conejo es relativamente corto (6-7 meses), las consecuencias de esto podrían ser la obtención de animales de gran tamaño, difíciles de manejar y susceptibles de sufrir determinadas patologías como el "mal de patas". El desarrollo actual de la inseminación artificial cuyo uso esta cada vez más generalizado permite reducir la cantidad de machos terminales necesarios en una granja comercial, lo cual resta importancia a algunos de los problemas que podrían plantearse.

Las estimas de las heredabilidades y correlaciones genéticas y residuales de los parámetros de la curva de crecimiento y la ganancia media diaria resultaron muy imprecisas como era de esperar dada la reducida cantidad de datos disponibles y la ausencia de información previa por lo que no se ofrecen aquí. La estima de la heredabilidad de la ganancia media diaria (PM = 0,12, sd = 0,03) coincide con el valor obtenido en un análisis univariante y con la obtenida por ESTANY *et al.* (1992) en su experimento con animales del mismo origen genético. Las estimas publicadas varían entre 0,13 y 0,48 (ROCHAMBEAU *et al.*, 1989; MOURA *et al.*, 1991; Estany *et al.*, 1992; FERRAZ y ELER, 1994; KROGMEIER *et al.*, 1994; LUKEFAHR *et al.*, 1996; MCNITT y LUKEFAHR, 1996, MOURA *et al.*, 1997). La variabilidad en las estimas podría deberse a la variedad de razas, condiciones ambientales, periodo de tiempo considerado y metodología empleada para el análisis. Las estimas más altas podrían ser parcialmente atribuidas al hecho de que la velocidad de crecimiento fuese evaluada en una más tardía en la vida del animal que en otros estudios y por tanto estuviese menos afectada por los efectos ambientales de tipo materno y de camada común. La estima de los efectos ambientales de camada de origen también coincidía con la obtenida en el análisis univariante (0,36 vs 0,37).

Consideraciones generales

Se ha implementado un procedimiento bayesiano para estimar la respuesta correlacionada a la selección por incremento en la ganancia media diaria durante el periodo de cebo, en los parámetros que definen la trayectoria individual de crecimiento de los animales como un caso particular de la metodología general descrita en GIANOLA *et al.* (1999). Este procedimiento permite, de una manera sencilla, evaluar correctamente la respuesta correlacionada a la selección en los parámetros de la curva y estimar al mismo tiempo las (co)varianzas genéticas y residuales entre ellos y el criterio de selección en situaciones en las que la estructura de datos es incompleta. El procedimiento está basado en la utilización de un modelo jerárquico no lineal en el que la descomposición de la matriz de (co)varianzas residuales del segundo estrato del modelo jerárquico en un vector de coeficientes de regresión de los parámetros de la curva sobre el criterio de selección, una matriz condicional de (co)varianzas residuales entre los parámetros de la curva dado el criterio de selección y la varianza residual del criterio de selección permite una parametrización alternativa del problema en función de estos componentes especialmente adecuada para el caso en el que gran parte de los animales no dispongan de los registros del peso a distintas edades, como ocurre habitualmente

en los experimentos que conciernen al estudio del crecimiento en poblaciones seleccionadas por otros caracteres.

Se ha asumido independencia entre datos consecutivos correspondientes a un determinado animal. Sin embargo el procedimiento permite la inclusión de un modelo autorregresivo que permita tener en cuenta estas relaciones, las cuales afectan a la estructura de los errores, y también la inclusión en el primer estrato del modelo de algunos efectos ambientales que puedan afectar el registro en un día de control lo cual podría reducir la variación residual (REKAYA, 1997). Por otra parte, podría ser interesante evaluar el efecto de la selección en algunos otros caracteres los cuales son función de los parámetros de la curva de Gompertz, tal como el grado de madurez al sacrificio, máxima velocidad de crecimiento o edad en el punto de inflexión. Esto puese realizarse mediante la implementación de un modelo secundario en el segundo estrato tal como ha sido hecho por REKAYA (1997), CHANG (1999) y VARONA *et al.* (1999) en curvas de lactación. En resumen, el procedimiento presenta una gran flexibilidad permitiendo la utilización de una gran variedad de modelos de diferente complejidad. Sin embargo pensamos que es necesaria una mayor investigación con objeto de encontrar algún procedimiento de muestreo que permita reducir las correlaciones entre las muestras, haciendo así al procedimiento menos demandante en tiempo de cómputo.

Bibliografía

CHANG Y., 1998. Bayesian Analysis of Lactation Curves in Dairy Sheep. Master of Science. Uni-versity of Wisconsin- Madison, USA..

ESTANY J., CAMACHO J., BASELGA M., BLASCO A., 1992. Selection response of growth rate in rabbits for meat production. Genetic Selection Evolution. 24: 527-537.

FERRAZ J.B.S., ELER P., 1994. Use of different animal models in prediction of genetic parameters of 23 traits of Californian and New Zealand White rabbits raised in tropics and suggestion of selection criteria. Pr. 5th World Cong.G.Appl.Liv.P. 20:348

FIORELLO C.V., GERMAN R.Z., 1997. Heterochrony within species : craniofacial growth in giant, standard, and dwaf rabbits. Evolution. 51:250-261.

GELMAN A., RUBIN D.B., 1992. Inference from iterative simulation using multiple sequences. Statistical Science. 7:457-72.

GIANOLA D., FERNANDO R.L., 1986. Bayesian methods in animal breeding theory. Journal of Ani-mal Sciences. 63:217-244.

GIANOLA D., PILES M., BLASCO A., 1999. Bayesian Inference about Parameters of a Longitudinal Trajector when Selection operates on a Correlated Trait. Proceeding of the VII International Symposium on Animal Breeding and Genetics. Viçosa. Brasil. 101-132.

GOMEZ E.A., BLASCO A., 1992. Growth curves of lines selected on growth rate or litter size. 5 th World Rabbit Congress. Oregon. B: 872-878.

KROGMEIER D., DZAPO V., MAO L., 1994. Additive genetic and maternal effects on postweaning growth and carcass traits in rabbits. Journal of Animal Breeding and Genetics. 111: 289-297.

LUKEFAHR S.D., ODI H.B., ATAKORA J.K.A., 1996. Mass selection for 70-day body weight in rabbits. Journal Animal Science. 74:1481

MCNITT J.I., LUKEFAHR S.D., 1996. Genetic and environmental parameters for postweaning growth traits of rabbits using an animal model.Proceeding of the VI World Rabbit Congress. :325.World Rabbit Science Association. Tolouse.France.

MOURA A.S.A.M.T., KAPS M., VOGT D.W., LAMBERSON W.R., 1997. Two-way selection for daily gain and feed conversion in a composite rabbit population. Journal of Animal Sciences 75:2344-2349.

MOURA A.S.A.M.T., POLASTRE R., CARMELO M.J., 1991. Genetic study of individual performance from weaning to slaughter in selecta rabbits. Journal of Applied Rabbit Re-search.14(4): 228.

RAFTERY A.E., LEWIS S., 1992. How many iterations in the Gibbs sampler? In Bayesian Statistics 4. J.O. Ber-

ger, J.M. Bernardo, A.P. Dawid and A.F.M. Smith (Eds). 763-773. Oxford University Press, Oxford.

REKAYA R., 1997. Análisis Bayesiano de datos de producción en los días del control para la selección de caracteres lecheros. Tesis Doctoral. Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos. Universidad Politécnica de Madrid, Madrid, España.

ROCHAMBEAU H., de FUENTE L.F. de la ROUVIER R., 1989. Sélection sur la vitesse de croissance post-sevrage chez le lapin.Genetic Selection Evolution.21:527-546.

SEELAND G., ROSSLER B., RODER B., 1996. Analysis of growth in rabbits of different breeds with selected growth functions. Archiv fur Tierzucht. 39: 533-544.

VARONA L., MORENO C. GARCÍA CORTÉS L.A., ALTARRIBA J., 1997. Multiple Trait genetic analysis of underlying biological variables of production functions. Lives. Prod. Sci. 47:201-209.

VARONA L., MORENO C., GARCÍA CORTÉS L.A., ALTARRIBA J., 1998. Bayesian analysis of the Wood's lactation curve for Spanish dairy cows. J.Dairy Sci.81:1469-1478.