ITEA (2004), Vol. **100A N.° 3,** 172-178

HOMOGENEIZACIÓN GENÉTICA DE UN CARÁCTER. RESULTADOS PRELIMINARES DE UNA SELECCIÓN CANALIZANTE SOBRE EL PESO AL NACIMIENTO DE LOS GAZAPOS

H. Garreau*, G. Bolet*, J. Hurtaud*, C. Larzul*, C. Robert-Granié*, M. Ros**, G. Saleil*, M. SanCristobal**, L. Bodin***

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

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

*** GRIMAUD FRERES Sélection, La Corbière 49450 Roussay

Introducción

La estabilización de los fenotipos alrededor de una expresión dominante es conocida desde hace tiempo como decisiva para la evolución de las especies. Varios autores han propuesto modelos para explicar esa estabilización natural (RENDEL, 1979; FALCONER, 1989). Numerosos experimentos sobre animales de laboratorios han sido realizados para entender los mecanismos subyacentes de esa canalización natural. Esas experiencias de selección canalizante muestran importantes respuestas a la selección, y por lo tanto demuestran el control genético de esa característica en esas especies.

Por otra parte, modelos heteroscedásticos han sido desarrollados en genética cuantitativa, y la valoración genética ha sido mejorada teniendo en cuenta la heterogeneidad de varianza (SANCRISTOBAL *et al.*, 1993; FOULLEY y QUAAS, 1995; ROBERT *et al.*, 1995a, b). Esos modelos han sido extendidos bajo la hipótesis de que además de los factores ambientales existen también factores genéticos que pueden modificar la variabilidad ambiental (SANCRISTOBAL *et al.*, 1998, 2001; SORENSEN y WAAGEPETERSEN, 2003).

Varios autores han estimado diferentes parámetros genéticos de la variabilidad de un carácter en producción animal, ya sea para tamaño de camada en ovino (SANCRISTOBAL *et al.*, 2000), o para pesos de cerdos al nacimiento (DAMGAARD *et al.*, 2001 ; HUBY *et al.*, 2003). La parte genética aditiva de la varianza ambiental es generalmente baja, pero permite un progreso por selección.

Para estudiar esa posibilidad de selección y medir su eficacia a través del progreso genético que se puede obtener, se ha iniciado una selección divergente para la homogeneidad del peso al nacimiento de los gazapos.

El peso de los gazapos al nacimiento presenta una gran variabilidad dentro de cada camada (BOLET, 1996). Esa heterogeneidad induce a una mortalidad alta, como conse-

cuencia de la desaparición de los gazapos más ligeros (POIGNIER *et al.*, 2000), y de la transmisión al conjunto de la camada por parte de los endebles (POIGNIER *et al.*, 2001). La heterogeneidad al nacimiento perdura hasta el sacrificio y conduce a una heterogeneidad y por lo tanto a un desprecio de los lotes al sacrificio. La homogenización de los gazapos de una camada se puede conseguir por medio de la adopción, pero supone un aumento importante de trabajo (BARGAIN, 2001), al contrario de la solución genética.

Materiales y métodos

Animales

Los datos de 1038 hembras (3237 camadas, 29207 pesos de gazapos) de la estirpe de hembra AGP22 de la casa Grimaud Frère Sélection (GFS) fueron utilizados para estimar los parámetros genéticos de la homogeneidad del peso de los gazapos al nacimiento. De las 193 hembras y 108 machos vivos al inicio del experimento, se escogió las 15 hembras y los 4 machos de valores genéticos más bajos para constituir la generación de base G0 de la línea heterogénea (hetero) así como las 14 hembras y los 5 machos de valores genéticos más altos para la línea homogénea (homo). Esas hembras fueron introducidas en una granja experimental mientras que los machos seleccionados estuvieron utilizados en inseminación artificial. Tres series de inseminaciones artificiales (cada 6 semanas), proporcionaron 50 partos (26 y 24 respectivamente para las líneas homo y hetero) que fueron obtenidos en un ambiente distinto de los primeros partos que esas hembras tuvieron en el núcleo y que sirvieron para la primera valoración genética. Después del destete consecutivo a la última inseminación, se hizo una nueva valoración y se guardaron 68 hijas de la línea baja y 96 de la línea alta para constituir la generación G1. Esas hembras fueron inseminadas 3 veces con semen de los mismos machos del núcleo (9 machos homo ; 7 machos hetero) para proporcionar los fenotipos de esa generación y producir la generación siguiente. El mismo esquema se aplicó a las generaciones G2 y G3; el cuadro 2 indica el número de animales de esas líneas relativos a cada generación. Los gazapos estuvieron identificados y pesados al nacimiento y al destete.

Cuadro 1. Números de animales y de datos utilizados en cada línea (hetero y homo) para cada generación

Genér.	machos		hembras		partos (fenotipo)		gazapos pesados		candidatas a la selec.†		presión de selección‡	
	het.	hom.	het.	hom.	hetero	homo	hetero	homo	hetero	homo	hetero	homo
Núcleo	108		193		3931		29207		193		/	
G0	4	5	15	14	24	26	268	349	101	144	7.8	7.3
G1	7	9	68	93	127	177	929	1417	89	126	67.3	64.6
G2	5	6	46	61	84	101	651	709	113	110	51.7	48.4
G3	6	6	57	57	/		/		/		50.4	51.8

† número de hembras nacidas de los partos de reposición: candidatas a la selección para la generación siguiente
‡ ratio entre las candidatas de la generación anterior y las hembras en producción.

No hubo homogenización de las camadas por adopción.

Método de análisis

El carácter medido en el núcleo de selección fue el peso individual de los gazapos vivos al nacimiento y al destete. En ese estudio se considero ese peso como un carácter de la madre puesto que se quiere reducir la variabilidad de esos pesos intra camada. En primer lugar, los parámetros genéticos de la media de esos caracteres fueron estimados con un modelo clásico

$$P_{ijklmno} = \mu + AM_i + TC_j + DG_k + INP_l + NP_m + MCh_n + MCc_{o(n)} + U_n + \varepsilon_{ijklmno}$$

donde

$P_{ijklmno}$ es el peso al nacimiento (o al destete) del gazapo o de la coneja n

AM_i es el efecto debido al año mes i

TC_j es el efecto debido al tamaño j de la camada

DG_k es el efecto de la duración de gestación k

INP_l es el efecto del intervalo entre nacimiento y pesada

NP_m es el número de parto m de la hembra

MCh_n y $MCc_{o(n)}$ son los efectos aleatorios para el medio común de la hembra y de la camada U_n es el efecto aleatorio genético de la hembra (incluyendo la matriz de parentesco)

$\hat{\varepsilon}_{ijklmno}$ es el efecto aleatorio residual

En segundo lugar, hemos estimado los parámetros genéticos de una función de la residual del primer modelo considerando a su vez efectos ambientales y genéticos.

$$\ln \hat{\varepsilon}^2_{ijklmn} = \eta + AM_i + TC_j + DG_k + INP_l + NP_m + MCh_n + MCc_{o(n)} + V_n + \varepsilon^*_{ijklmn}$$

donde

$\ln \hat{\varepsilon}^2_{ijklmn}$ es el logaritmo del valor residual del modelo anterior al cuadrado

AM_i, TC_j, DG_k, INP_l, NP_m, MCh_n y $MCc_{o(n)}$ son efectos similares a los del modelo sobre los pesos

V_n es el efecto aleatorio genético de la hembra (incluyendo la matriz de parentesco)

En estos dos análisis se utilizó el método REML aplicado a un modelo animal, mediante el programa VCE (NEUMAIER et GROENEVELD, 1998). Esos parámetros genéticos sirvieron para calcular para cada animal del núcleo dos valores genéticos BLUP U y V que contribuyen a la media y al logaritmo de la varianza ambiental según el modelo descrito por SANCRISTOBAL *et al.* (1998). Esos cálculos se hicieron con PEST (GROENEVELD et KOVAC, 1990).

A cada generación, se seleccionó las mejores y las peores hembras dentro de cada línea a partir de una valoración genética (programa PEST) de los pesos de gazapos nacidos en la granja experimental. Los machos estaban seleccionados en el núcleo después de una indexación actualizada a cada generación.

Los resultados preliminares conciernen las dos primeras generaciones sobre las cuales se han medido; el número de gazapos nacidos total (NT), vivos (NV), y destetados (ND), la tasa de mortalidad al nacimiento (MN), de mortalidad nacimiento-destete (MD), el peso individual de los gazapos al nacimiento (PN) y al destete (PD) así como la desviación estándar del peso al nacimiento (DTN) y al destete (DTD) intra camada. Se ha analizado también el logaritmo del cuadrado de los resi-

duos del peso al nacimiento (L_R) que sirvió como criterio de selección. Los análisis se realizaron con el programa SAS, Proc GLM fue utilizado para NT, NV, ND, DTN, DTD, mientras proc MIXED fue aplicado para PN, PD y L_R. Proc GENMOD fue aplicado para MN y MD para tener en cuenta la no normalidad de esas variables. El cuadro 2 indica los efectos incluidos en los modelos para cada carácter.

Cuadro 2. Procedimiento SAS y factores de variación utilizados en los modelos para cada carácter

	GLM					GENMOD		MIXED		
Carácter	NT	NV	ND	DTN	DTD	MN	MD	L_R	PN	PD
Efectos fijos										
Generación	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Línea intra generación	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
lote intra generación								X	X	X
número de parto	X	X	X	X		X	X		X	X
número de nacidos total				X				X	X	
número de nacidos vivos					X					
número de destetados										X
Efectos aleatorios										
Hembra intra línea-generación								X	X	X

Resultados y discusión

El cuadro 3 indica los estadísticos del peso al nacimiento de los gazapos de la estirpe de hembra AGP22 de la casa Grimaud Frère Sélection, y el cuadro 4 los parámetros genéticos del peso individual de los gazapos y de la variabilidad intra camada de esos pesos.

Es la primera vez que se publican parámetros genéticos para la variabilidad del peso al nacimiento de los gazapos. La parte genética aditiva de la varianza ambiental es baja (0.06). Sin embargo debido al la no linearidad del modelo, el ratio no tiene las propiedades de un coeficiente de regresión y por lo tanto no puede considerarse como una verdadera heredabilidad. El ratio es inferior a las heredabilidades publicadas por HÖGBERG *et al.* (1999), DAMGAARD *et al.* (2001) y HUBY *et al.* (2003) en porcino, que varían de 0.6 a 0.10, pero esos autores utilizan otra mode-

Cuadro 3. Estadísticos del peso al nacimiento en el estirpe AGP22

Número	Medio	desviación estándar	Mínimo	Máximo	Coeficiente de variación
29207	58 g	13 g	16 g	116 g	0.22

Cuadro 4. Componentes de la varianza y porcentaje de la varianza total del peso individual de los gazapos y de la variabilidad de esos pesos

	Peso individual		Variabilidad de los pesos	
	Varianzas	Ratio	Varianzas	Ratio
Medio común camada	30.7	0.23	0.16	0.03
Medio común hembra	7.7	0.06	0.01	0.002
Residual:	88.8	0.65	4.83	0.95
Genética:	$\sigma_u = 8.5$	$\eta_u = 0.06$	$\sigma_v = 0.06$	0.012

lización y analizan directamente la desviación estándar de los pesos individuales. Por otra parte, no tienen en cuenta los factores de variación ambientales y genéticos que actúan sobre el peso individual al nacimiento. BODIN *et al.* (2002), discuten las consecuencias de esa metodología. La heredabilidad del peso individual del gazapo al nacimiento considerado como un carácter de su madre es baja (h_=0.06) y obviamente inferior a la heredabilidad del peso medio de la camada encontrado en la bibliografía (promedio de 0.4 ; RYDHMER, 2000), y al valor de la heredabilidad maternal en un modelo animal con efectos directos y maternales (RYDHMER, 2000).

La divergencia simétrica generada para construir la primera generación de las dos líneas correspondió a una presión de selección alta (~7.5%) y a una intensidad de 3.77 desviaciones estándares del carácter. Para que los índices tengan suficientemente precisión y no alargar el manejo de cada generación, las candidatas de las generaciones siguientes procedían solamente de la tercera inseminación de su madre, lo que redujo mucho la presión de selección en las siguientes generaciones (cuadro 1).

Cuadro 5. Parámetros fenotípicos de los datos de las dos primeras generaciones de selección según cada línea

	N datos	_P	Efecto Genér.	Efecto línea	G1		G2	
					B Hetero	A Homo	B Hetero	A Homo
Número nacidos (NT)	515	3.28	NS	*	9.09	9.05	9.60	8.40
Número nacidos vivos (NV)	515	3.49	*	*	7.33	8.15	8.84	7.96
Número destetado (ND)	487	3.20	NS	NS	6.23	6.82	7.51	7.31
Mortalidad al naci. (MN)	515	_	***	***	19.36	9.94	7.92	5.24
Mortalidad al destete (MD)	487	_	NS	NS	15.01	16.31	15.04	8.17
Peso individual naci. (PN) (g)	3931	13.2	*	NS	62.1	60.0	65.2	63.6
Peso destete (PD) (g)	3154	181	**	NS	624	632	813	800
Desvi. estándar naci. (DTN)	462	3.13	NS	**	7.31	6.63	8.07	6.93
Desvi. estand. destete (DTD)	434	37.8	*	NS	71.6	67.3	84.3	77.2

El logaritmo del cuadrado de los residuos que sirvió de criterio de selección ha sido obviamente más bajo en la línea homogénea a la primera generación (2.58 vs 2.69) como a la segunda (2.87 vs 3.07). Pero seguramente debido a su distribución, los tests de análisis de varianza no son significativos.

La diferencia de desviación estándar del peso al nacimiento entre las dos líneas al inicio de la selección (G0) era de 0.6g o sea 10% de ese carácter. Debido a la selección esa diferencia se ha transmitido a la generación G1 (0.68g ; 10% de la media) y a la generación G2 (1.14g) lo que representa 15.2% de la media del carácter (cuadro 5). Globalmente esa diferencia entre líneas es significativa (P<1%) y deja pensar que el coeficiente de heredabilidad realizada que será calculado al final de la tercera generación será relativamente alto. El cambio significativo de la variabilidad del peso al nacimiento ha conducido también a un cambio de variabilidad al destete (_ = 6.93g vs 8.07g) pero que sin embargo no alcanza todavía la significación.

Los pesos individuales de los gazapos de la línea homogénea al nacimiento son inferiores de 3 gramos a los de la línea heterogénea. Por supuesto, esa diferencia no es significativa, pero deja pensar que puede existir una correlación ligeramente negativa entre la media y la variabilidad del carácter. Al destete, la diferencia de pesos es variable según las generaciones y no significativa. Así las dos primeras generaciones de selección sobre la variabilidad no afectaron la media del carácter al nacimiento o al destete.

La respuesta direccional indirecta más correlacionada a la respuesta directa sobre la variabilidad corresponde a la mortalidad al nacimiento que es significativamente (P<1‰) más baja en la línea homogénea (9.94 % vs. 19.36 % en G1 y 5.24 % vs. 7.92% en G2). Ese resultado confirma la correlación positiva entre la heterogeneidad de los pesos individuales y la mortalidad observada al nacimiento en cerdo por varios autores. DAMGAARD *et al.* (2001) indican que la correlación genética es también positiva. Esa disminución de la mortalidad en la línea homogénea se traduce en la segunda generación por una baja de la mortalidad al destete (8.17% vs 15.4%) aunque la diferencia no es todavía significativa. Así la selección para homogeneizar el peso de los gazapos al nacimiento puede resultar en una mejora de su viabilidad al nacimiento y luego al destete.

La prolificidad (gazapos totales) es significativamente (P<5%) más baja en la línea homogénea, pero como la mortalidad al nacimiento es significativamente más baja en esa línea, la diferencia observada en el número de gazapos nacidos vivos es contradictoria según las generaciones. La prolificidad observada en esas generaciones que es más baja que la normal, se puede explicar por problemas sanitarios y por los calores muy fuertes que ocurrieron durante el transcurso de la selección. Ese efecto ambiental ha podido reducir el beneficio de la reducción de variabilidad de los pesos sobre la viabilidad al nacimiento y sobre todo al destete.

Conclusión

Con dos generaciones de selección se ha podido reducir la variabilidad del peso al nacimiento de 15% de su valor medio. Esa selección por la variabilidad está basada en un modelo que considera la existencia de dos grupos de genes que controlan la media y la variabilidad del carácter. Los progresos obtenidos sobre la desviación estándar y la

media del peso de los gazapos intra camada indican que con esa metodología se puede seleccionar la variabilidad de un carácter de manera independiente de su media. Sin embargo existen respuestas direccionales correlacionadas a esa selección canalizante. La más importante es favorable puesto que disminuye la mortalidad de los gazapos. Eso corresponde a una relación conocida y usada por los criadores que practican la adopción. La relación entre variabilidad de los pesos al nacimiento y tamaño de la camada es menos importante pero tendrá que ser analizada detallamente si se confirma.

Agradecimientos

Se agradece al equipo de la finca experimental de Auzeville por el suministro y la recogida de los datos.

Bibliografía

BARGAIN V., 2001. *Cuniculture*, 159, 106-107.

BODIN L., SAN CRISTOBAL M., ROBERT-GRANTÉ C., LARZUL C., ALLAIN D., ROCHAMBEAU DE H., GARREAU H., ROS M., ELSEN J.M., 2002. *7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, August 19-23, 2002, Montpellier.

BOLET G., ESPARBIÉ J., FALIÈRES J., 1996. *Ann. Zootech.*, 45, 185-200.

DAMGAARD L.H., RYDHMER L., LOVENDAHL P., GRANDINSON K., 2001. *52nd Annual Meeting of the EAAP*. Budapest, Hungary, August 2001, Commission on animal Genetics.

FALCONER D.S., 1989. *Am Natur* 86, 293-298.

FOULLEY J.L., QUAAS R.L., 1995. *Genet. Sel. Evol.* 27, 211-228.

GROENEVELD E., KOVAC M., 1990. *J. Dairy Sci.*, 73, 513-531.

HÖGBERG A., RYDHMER L., 2000. *Acta Agric. Scand., Sect. A, Animal Sci.*. 50, 300-303.

HUBY M., GOGUÉ J., MAIGNEL L., BIDANEL J.P., 2003. *Journées Recherche Porcine*, 35, 293-300.

NEUMAIER A., GROENEVELD E., 1998. *Genet. Sel. Evol.* 30, 3-26.

POIGNIER J., SZENDRÖ ZS., LEVAI A., RADNAI I., BIRO-NEMETH E., 2000. *World Rabbit Science*, 2000, 8,1.

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

ROBERT C., FOULLEY J.L., DUCROCQ V., 1995a. *Genet. Sel. Evol.* 27, 111-123.

ROBERT C., FOULLEY J.L., DUCROCQ V., 1995b. *Genet. Sel. Evol.* 27, 125-134.

RYDHMER L., 2000. *Livestock Production Science*, 66 : 1-12.

SAN CRISTOBAL-GAUDY M., ELSEN J.M., BODIN L., CHEVALET C., 1998. *Genet. Sel. Evol*, 30, 423-451.

SANCRISTOBAL-GAUDY M., BODIN L., ELSEN JM., CHEVALET C., 2001. *Genet. Sel. Evol.* 33:249-271.

SANCRISTOBAL M., FOULLEY J.L., MANFREDI E., 1993. *Genet. Sel. Evol.* 25, 3-30.

SORENSEN D., WAAGPETERSEN R., 2003. *Genet. Res.* 82:207-222.