ITEA (2004), Vol. **100A N.° 3,** 238-243

PARÁMETROS GENÉTICOS DE LA FERTILIDAD EN DOS LÍNEAS DE CONEJO DE DIFERENTE APTITUD

M. Piles*, O. Rafel*, J. Ramon*, L. Varona**

* IRTA – Unitat de Cunicultura, Torre Marimón s/n., 08140 Caldes de Montbuí, Barcelona

** Area de Producció Animal, Centre UDL – IRTA, C/ Rovira Roure 177, 25198 Lleida

Introducción

En producción de carne de conejo, la eficacia de la producción y el rendimiento económico de las explotaciones depende en gran parte del éxito reproductivo, el cual está condicionado a la fertilidad y al tamaño de camada. La fertilidad puede ser considerada un carácter de la hembra, del macho o de ambos. Depende de un gran número de factores ambientales y genéticos. En otras especies, diversos autores han mostrado que existe poca, casi nula, variación genética en la fertilidad (en vacuno: JANSEN, 1986; SÉLLER and RON, 1992; BOICHARD y MANFREDI, 1994; WEIGEL y REKAYA, 2000; en porcino: VARONA y NOGUERA, 2001) pero en conejo, la información publicada en la literatura acerca de los componentes de varianza de este carácter es muy limitada. Únicamente existen tres trabajos referentes a la repetibilidad (BLASCO *et al.*, 1979) y heredabilidad (KHALIL and SOLIMAN, 1989; MOURA *et al.*, 2001) de la fertilidad de la hembra medida como número de presentaciones al macho y ninguno en relación con la fertilidad del macho. Hasta el momento, los esfuerzos de la selección se han centrado en el tamaño de camada y únicamente se practica una selección de baja intensidad con respecto a este carácter eliminando individuos estériles.

La fertilidad del macho podría tener interés económico ya que un macho puede influir en el éxito a la cubrición de un gran número de hembras, especialmente cuando se practica inseminación artificial. Podría ser mejorada por selección directa o indirecta a través de alguno de sus componentes como son los parámetros que definen la calidad seminal. Desde el punto de vista de la mejora genética, el conocimiento de los componentes de varianza de la fertilidad del macho y de la hembra y de su relación genética es gran importancia para evaluar futuras estrategias de selección.

La fertilidad puede ser estudiada como un carácter continuo (tasa de gestación, numero de presentaciones al macho) o un carácter discreto de expresión binaria (éxito o fracaso en la cubrición o al parto). El modelo umbral postula que la respuesta binaria está relacionada con una variable subyacente normal y con un umbral fijo que divide la escala continua en dos intervalos que delimitan las dos categorías de respuesta (WRIGHT, 1934). Así, si la variable subyacente excede el umbral la observación pertenecerá a la segunda clase. Los procedimientos desarrollados por SORENSEN y col.

(1995) y MORENO y col. (1997) basados en métodos de Monte Carlo permiten el análisis de caracteres categóricos bajo este modelo. VARONA y col. (1999) desarrollaron modelos que permiten incluir en el análisis caracteres continuos correlacionados.

El objetivo de este trabajo fue estimar los componentes de varianza de la fertilidad del macho y de la hembra definida como éxito o fracaso en la cubrición, así como la relación genética entre ambos, en dos poblaciones de conejo de diferente potencial reproductivo.

Material y métodos

Los animales pertenecen a las líneas C y P, seleccionadas por velocidad de crecimiento y tamaño de camada al destete respectivamente (RAFEL y col, 1998). Se encontraban alojados en las dos granjas del Institut de Recerca i Tecnología Agroalimentaries, en las que se sigue un mismo sistema de producción. Las hembras seguían un ritmo reproductivo semi-intensivo: primera cubrición a los 4 meses y medio de vida y, ciclos reproductivos de 42 días. Los machos comenzaban su etapa reproductiva a los 6 meses de edad. Las cubriciones se realizaban mediante monta natural. El diagnostico de gestación se realizaba por palpación abdominal 14 días después de la cubrición. El valor asignado a la fertilidad era 1 si la coneja estaba gestante y 0 en caso contrario. Se dispuso de 20.793 datos (16.740 palpaciones positivas, 80.5%) en la línea C desde 1.983 hasta 2.003 y de 17.548 datos (15.134 palpaciones positivas, 86.2%) en la línea P desde 1.993 hasta 2.003. Los datos correspondían a 5.388 y 3.848 hembras y 1.021 y 685 machos de las líneas C y P respectivamente. El pedigrí incluía 6.409 y 4.533 individuos de las líneas C y P respectivamente. Los datos fueron analizados separadamente para cada una de las líneas.

El modelo asumido para la variable subyacente (l) era:

$$l = X\beta + Z_1 u_m = Z_2 u_f + Z_3 p_m + Z_4 p_f + e$$

Donde β es el vector de efectos sistemáticos, u_m y u_f son los vectores de efectos genéticos aditivos de macho y de hembra respectivamente, p_m y p_f son los vectores de efectos ambientales permanentes de macho y de hembra, e es el vector de residuos aleatorios y X, Z_1, Z_2, Z_3 y Z_4 son matrices de incidencia que relacionan la variable subyacente con los efectos sistemáticos, genéticos y ambientales de tipo permanente. Los efectos sistemáticos incluidos en el modelo fueron: i) el estado fisiológico de la hembra (phs), con tres niveles: 1 para hembras nulíparas, 2 para hembras multíparas lactantes en el momento de la cubrición y 3 para hembras multíparas no lactantes el día de cubrición, ii) el año-estación.(ys), definido en intervalos de 6 meses (desde abril a septiembre y desde octubre a Marzo) entre noviembre de 1983 a junio 2003 en la línea C y entre julio 1992 y noviembre de 2003 en la línea P.

Dados β, u_m, u_f, p_m y p_f, los elementos del vector l son condicionalmente independientes y se distribuyen como:

$$l|\beta, u_m, u_f, p_m, p_f, \sigma_e^2 \sim N\,(XB + Z_1 u_m + Z_2 u_f + Z_3 p_m + Z_4 p_f,\ I\sigma_e^2)$$

siendo r_e^2 la varianza residual (fijada a 1).

Las observaciones (éxito o fracaso a la cubrición) son condicionalmente independientes dados β, u_m, u_f, p_m y p_f. Por tanto, la distribución condicional de los datos dados los parámetros se puede escribir, siguiendo a SORENSEN y col., (1995), como:

$$p(y|\beta,u_m,u_f,p_m,p_f,l,G) = \prod_{i=1}^{n} \{I(l_i > 0) I(y_i = 1)+I(l_i \leq 0)I(y_i = 0)\}$$

donde y=$\{y_i\}$ (i=1,2,...,n) denota el vector de observaciones y $I(y_i = j)$es una función indicadora que toma el valor de 1 si la respuesta pertenece a la categoría j y 0 en caso contrario.

Se adoptó la metodología bayesiana para la inferencia. La distribución posterior conjunta de todos los parámetros fue:

$$p(\beta,u_m,u_f,p_m,p_f,l,G|y) \propto$$
$$p(l|\beta,u_m,u_f,p_m,p_f)p(u_m,u_f,|G)p(G)$$
$$p(p_m|\sigma^2_m)p(\sigma^2_m)p(p_f|\sigma^2_f)p(\sigma^2_f)x$$
$$p\prod_{i=1}^{n}\{I(l_i > 0)I(y_i = 1)+I(l_i \leq 0)$$
$$I(y_i = 0)\}$$

con las siguientes distribuciones a priori de los parámetros: $p(\beta)$~$U(-5,5)$, $p(u_m,u_f|G)$~$N(0,A\otimes G)$, $p(p_m|\sigma^2_m)$~$N(0, I\sigma^2_m)$, $p(p_f|\sigma^2_f)$~$N(0, I\sigma^2_f)$, donde A es la matriz de relaciones de parentesco, G es la matriz de components de (co)varianza y σ^2_m y σ^2_f son las varianzas de efectos ambientales permanentes de macho y de hembra respectivamente. Las distribuciones *a priori* utilizadas en el análisis para G, σ^2_m y σ^2_f fueron propias y poco informativas: $p(G)$~$IW(S_g,5)$, $p(\sigma^2_m)$~$\chi^2(s_m,5)$, $p(\sigma^2_f)$~$\chi^2(s_f,5)$, con

s_m=0.1, s_p=0.1 y S_g=$\begin{bmatrix} 0.1 & 0 \\ 0 & 0.1 \end{bmatrix}$

Las distribuciones condicionales de cada uno de los parámetros del modelo necesarias para la implementación del algoritmo de muestreo de Gibbs, utilizado para aproximar las distribuciones marginales posteriores de las variables de interés, han sido derivadas para el modelo usado aquí por SORENSEN y col., (1995). Para cada uno de los análisis se obtuvieron dos cadenas de 2.000.000 de iteraciones. Las primeras 250.000 iteraciones de cada una de ellas fueron desechadas, y 1 de cada 5 muestras de los parámetros de interés fueron guardadas. La varianza de muestreo de las cadenas fue obtenido calculando el error de Monte Carlo (GEYER, 1992). El tamaño efectivo de la muestra fue estimado mediante el algoritmo de GEYER (1992). Se aplicó el test de GELMAN and RUBIN'S (1992) para el diagnóstico de convergencia. Los estadísticos de las distribuciones marginales posteriores se calcularon directamente de las muestras guardadas.

Resultados y discusión

El cuadro 1 muestra estadísticos descriptivos de las distribuciones marginales posteriores de la heredabilidad de la fertilidad de macho y de hembra, porcentaje de efectos ambientales permanentes asociados al macho y a la hembra, y correlación genética entre la fertilidad del macho y de la hembra. El test de GELMAN and RUBIN (1992) indicó convergencia para todos los parámetros ya que el factor de escala calculado ("shrink factor") fue siempre cercano a 1. Como se esperaba, los valores más altos de la correlación entre muestras y el menor valor del tamaño efectivo correspondieron a la correlación genética entre la fertilidad del macho y de la hembra y a la heredabilidad de la fertilidad del macho en ambas líneas, pero el error de Monte Carlo fue siempre pequeño (menor del 2% de la media posterior). Así, las estimas pueden considerarse suficientemente precisas.

La heredabilidad de la fertilidad del macho y el porcentaje de variación ambiental asociado a éste fueron prácticamente nulos en ambas líneas siendo la repetibilidad de ese carácter 4,4% en la línea C y

Cuadro 1. Estadísticos descriptivos de las distribuciones marginales posteriores de la heredabilidad de la fertilidad de macho y de hembra (h^2_m,h^2_f), porcentaje de variación ambiental debida al macho o a la hembra (p_m,p_f) y correlación genética entre la fertilidad del macho y de la hembra (r_g).

line		PM[1]	PSD[1]	5%[1]	50%[1]	95%[1]	MCse[1]	Lag-1[1]	ESS[1]	$\sqrt{R}$[1]
C	h^2_m	0.013	0.006	0.004	0.013	0.024	0.00012	0.995	117.25	1.08
	h^2_f	0.056	0.013	0.035	0.056	0.080	0.00024	0.987	174.45	1.01
	r_g	0.733	0.197	0.359	0.766	0.993	0.00379	0.996	136.50	1.00
	p_m	0.031	0.007	0.019	0.031	0.043	0.00012	0.979	208.45	1.01
	p_f	0.128	0.018	0.099	0.128	0.158	0.00025	0.955	695.96	1.00
P	h^2_m	0.010	0.008	0.001	0.009	0.025	0.00016	0.995	165.88	1.03
	h^2_f	0.062	0.018	0.035	0.061	0.093	0.00029	0.983	1065.90	1.00
	r_g	0.434	0.381	-0.260	0.478	0.962	0.00771	0.997	208.92	1.05
	p_m	0.053	0.010	0.036	0.053	0.069	0.00015	0.959	390.63	1.00
	p_f	0.231	0.024	0.191	0.231	0.271	0.00028	0.928	2937.45	1.01

[1]PM: media posterior; PSD: desviación típica posterior; 5%, 50%, 95%: percentiles al 5, 50 y 95%, MCse: error de Monte Carlo de la media, Lag-1: correlación entre dos muestras sucesivas; ESS: tamaño efectivo de la muestra, $\sqrt{R}$: Shrink factor.

6.3% en la línea P. Este resultado indica que la mayor parte de la variación fenotípica de este carácter puede ser explicada por fuentes de variación no relacionadas con el macho. La heredabilidad de la fertilidad de la hembra fue baja en ambas líneas (alrededor del 5%) y el porcentaje de variación ambiental debido a la hembra 13 y 23%, siendo la repetibilidad de la fertilidad de la hembra 18.4% y 29.3% in las líneas C y P respectivamente. Estos resultados indican que existe variación genética para la fertilidad de la hembra y por tanto, sería posible mejorar el comportamiento reproductivo incluyendo dicho carácter en un programa de selección aunque la respuesta obtenida sería probablemente muy baja. La media posterior de la correlación genética entre la fertilidad del macho y de la hembra fue alta y positiva en la línea C (0.73 siendo la probabilidad de un valor positivo de la densidad marginal posterior 0.999) indicando que el control genético de la fertilidad podría ser parcialmente el mismo para machos y hembras. En la línea P, la desviación típica posterior fue mayor posiblemente debido a la menor cantidad de datos, siendo la probabilidad de un valor positivo 0.87. Las estimas de la heredabilidad concuerdan con los valores encontrados por VARONA y NOGUERA (2001) en cerdos para el carácter fertilidad también definido como éxito o fracaso a la cubrición (h^2_m=0.028 and h^2_f=0.038) o WELLER y RON (1992), BOICHARD y MANFREDI (1994) y WEIGEL y REKAYA (2000) en vacuno de leche, cuyas estimas de la heredabilidad de la fertilidad de la hembra definida como tasa de no-retornos a los 56 días tras la inseminación artificial varían entre 2,2% y 3,5%. Sin

embargo, las estimas encontradas en la literatura de la correlación genética entre la fertilidad del macho y de la hembra en porcino y vacuno de leche fueron pequeñas o moderadas y negativas. En conejo, BLASCO y col. (1979) estimaron la repetibilidad del carácter número de servicios del macho por cubrición fértil obteniendo un valor nulo. KHALIL y SOLIMAN (1989) y MOURA y col. (2001) estimaron la heredabilidad del intervalo entre partos y del número de servicios/parto y también encuentran valores cercanos a cero.

El cuadro 2 muestra estadísticos descriptivos de las distribuciones marginales posteriores de las diferencias entre niveles del efecto del estado fisiológico de la hembra en la escala subyacente. En la línea C, la fertilidad fue mayor para hembras multíparas no lactantes en el momento de la cubrición y para hembras nulíparas con respecto a hembras multíparas lactantes. Estos resultados sugieren que la lactación posee un efecto negativo sobre la fertilidad, como ya había sido descrito previamente por FORTUN-LAMOTHE y BOLET (1995). En la línea P, no se encontraron diferencias entre niveles del efecto estado fisiológico de la hembra.

Cuadro 2. Estadísticos descriptivos de las distribuciones marginales posteriores de las diferencias entre niveles del efecto del estado fisiológico de la hembra

line		PM[1]	PSD[1]	P>0
C	phs1-phs3	-0.075	0.054	0.08
	phs2-phs3	-0.202	0.053	0.00
	phs2-phs1	-0.127	0.027	0.00
P	phs1-phs3	-0.068	0.090	0.23
	phs2-phs3	-0.068	0.090	0.22
	phs2-phs1	0.000	0.036	0.50

[1]PM: media posterior; PSD: desviación típica posterior; P>0: probabilidad de una diferencia positiva.

Conclusiones

Este estudio demuestra la existencia en conejos de variación genética y ambiental para la fertilidad de la hembra, definida como éxito o fracaso a la cubrición, pero prácticamente despreciable para la fertilidad del macho. La correlación genética entre ambos caracteres fue alta y positiva lo que sugiere que su control genético podría ser parcialmente el mismo, aunque este resultado debería ser confirmado. Por tanto, el comportamiento reproductivo podría ser mejorado incluyendo el carácter fertilidad de la hembra en un programa de selección aunque, dado el bajo valor de la heredabilidad, la eficacia a la selección sería pequeña. Una alternativa podría ser la selección indirecta por otros caracteres correlacionados, como los caracteres de calidad seminal, pero sería necesario conocer su heredabilidad y correlación genética con la fertilidad para evaluar las posibles estrategias de selección.

Bibliografía

BLASCO A., GARCÍA F., BASELGA M., 1979. Estudio de la repetibilidad de caracteres productivos en el conejo de carne. *4º symposium nacional de cunicultura*. León, España, 97-110.

BOICHARD D., MANFREDI E., 1994. Genetic analysis of conception rate in French Holstein cattle. *Acta Agriculture Scandinava. Sect. A, Animal Science*, 44: 138-145.

FORTUN-LAMOTHE L., BOLET G. Les effets de la lactation sur les performances de reproduction chez la lapine. *INRA Prod. Anim.*, 8: 49-53.

GELFAND A., SMITH A.F.M., 1990. Sampling-based approaches to calculating marginal densities. *Journal of the American Statistical Association*, 85: 398-409

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

GEYER C.J., 1992. Practical Markov Chain Monte Carlo. *Statistical Science*, 7: 473-511.

KHALIL M.H., SOLIMAN A.M., 1989. Genetic analysis of some reproductive traits in female rabbits. *Journal of Applied Rabbit Research*, 12: 205-208.

MORENO C., SORENSEN D., GARCÍA-CORTÉS L.A., VARONA L., ALTARRIBA J., 1997. On biased inference about variance components in the binary threshold model. *Genetics, Selection, Evolution*, 29: 145-160.

MOURA A.S.A.M.T., COSTA A.R.C., POLASTRE R., 2001. Variance components and response to selection for reproductive litter and growth traits through a multi-purpose index. *World Rabbit Science*, 9: 77-86.

SORENSEN D.S., ANDERSEN S., GIANOLA D., KORSGAARD I., 1995. Bayesian inference in threshold models using Gibbs sampling. *Genetics. Selection, Evolution*, 27: 229-249.

VARONA L., NOGUERA J.L., 2001. Variance components of fertility in Spanish Landrace pigs. *Livestock Production Science*, 67: 217-221.

VARONA L., MISZTAL I., BERTRAND J.K., 1999. Threshold-linear vs linear-linear análisis of birth weight and calving ease using an animal model. I. Variance component estimation. *Journal of animal Science*, 77: 1994-2002.

WEIGEL K.A., REKAYA R., 2000. Genetic parameters for reproductive traits of Holstein cattle in California and Minnesota. *Journal of dairy Science*, 83: 1072-1080.

WELLER J., RON M., 1992. Genetic analysis of fertility traits in Israeli Holsteins by linear and threshold models. *Journal of Dairy Science*, 75: 2541-2548.

WRIGHT S., 1934. An analysis of variability in number of digits in an inbred strain of guinea pigs. *Genetics*, 19.