

UNIVERSITAT DE LLEIDA
Departament de Producció Animal

EVALUACIÓN GENÉTICA
DE REPRODUCTORES PORCINOS
EN POBLACIONES ABIERTAS.

Daniel Babot Gaspa

TESIS DOCTORAL
Lleida, 1997

Esta Tesis ha sido escrita y presentada como uno de los requisitos para optar al grado de Doctor Ingeniero Agrónomo por la Universidad de Lleida.

Lleida, a 1 de julio de 1997.

El doctorando,

El director de Tesis,

Fdo. : Daniel Babot Gaspa

Fdo. : Joan Estany i Illa

Esta tesis se ha realizado dentro de los proyectos de investigación del Área de Producción Animal del Centro UdL-IRTA de Lleida, fundamentalmente los proyectos “Creación de un sistema informático de gestión técnica de explotaciones porcinas”, financiado por el IRTA (Proyecto 5201), “Constitución, desarrollo y evaluación de una línea de cerdas hiperprolíficas”, financiado por el INIA (Proyecto 9084) y “Selección en poblaciones abiertas de porcino con especial referencia al desarrollo de líneas maternas”, financiado por el CICYT (Proyecto AGF94-1016).

A mi familia

Agradecimientos:

A todos aquellos que con su contribución han colaborado en la realización de este trabajo.

INTRODUCCIÓN GENERAL

El sector porcino español ha experimentado una profunda transformación durante las últimas décadas. En los años cincuenta, la práctica totalidad de la producción se realizaba en el marco de la ganadería tradicional (Paz, 1984). El sistema de producción se caracterizaba por explotaciones familiares con bajo nivel de desarrollo tecnológico, donde se explotaban fundamentalmente animales de razas autóctonas (por ejemplo, en 1965 el cerdo ibérico representaba en España el 35 p.100 de la cabaña). El crecimiento de la demanda y el cambio de la política exterior, acontecidos en los años sesenta, desencadenaron el inicio de su transformación.

Durante la década de los 70 se consolida un nuevo modelo de producción porcina con una mayor especialización de los diferentes agentes implicados y con la generalización de las fórmulas de integración como mecanismo fundamental de relación entre ellos (Langreo y Rodríguez-Zuñiga, 1992). Paralelamente se produce la sustitución de las razas autóctonas por razas importadas de mayor valor productivo. Se inicia, además, el desarrollo e implantación de las grandes empresas de selección y, de forma simultánea, de los esquemas de cruzamiento. Este sistema industrial de producción porcina se enfrenta a partir de los años ochenta con una nueva situación provocada por la incorporación de España en la Unión Europea. La situación de competitividad que se genera, junto con la disminución del margen económico, requiere una modernización de las explotaciones y la introducción de nuevas tecnologías.

En España existen alrededor de 2 millones de cerdas reproductoras, 100 mil machos reproductores y 11 millones de lechones en crecimiento (M.A.P.A, 1994). En Catalunya el sector porcino es un sector importante, dado que existe más del 20% del censo de reproductores nacional y alrededor del 30% del total del censo de cerdos de España (DARP, 1994). Estas cifras convierten a

España en el segundo país, después de Alemania, en términos de censo porcino dentro de la Unión Europea (Buxadé, 1993).

La mejora genética del ganado porcino se ha desarrollado de forma paralela a la importancia de este sector productivo.

Cada país ha desarrollado la mejora genética bajo estructuras con características diferenciales. En algunos países, como por ejemplo Dinamarca (Christensen *et al.*, 1986) o Francia (Ollivier, 1989), existen programas nacionales de mejora genética porcina que coexisten con empresas privadas de selección. A diferencia de estos países, en España son compañías privadas las responsables de la mejora genética porcina. En 1965, las empresas españolas de selección crean la Asociación Nacional de Criadores de Ganado Porcino Selecto con el fin de coordinar las actividades en mejora genética porcina. En 1985 se crea la Asociación Catalana de Criadores de Ganado Porcino Selecto. Esta asociación tiene, en la actualidad, a 13 empresas adheridas que disponen aproximadamente del 60% de los efectivos de raza pura registrados en España (Tibau y Soler, 1993).

Tradicionalmente, en el objetivo de selección se consideraban únicamente caracteres relacionados con el crecimiento y la canal. Los caracteres reproductivos no se incluían debido a su menor peso económico y a que el progreso genético esperado en los mismos era muy discreto. Sin embargo, la situación ha cambiado, dado que algunos caracteres productivos están alcanzando un óptimo y existen nuevas estrategias de selección sobre caracteres reproductivos económicamente interesantes (Haley *et al.*, 1988). Con el objeto de contrastar algunas de estas estrategias se han desarrollado diferentes experimentos en Francia (Legault *et al.*, 1981; Petit *et al.*, 1988; Bidanel *et al.*, 1994), Dinamarca (Sorensen y Vernersen, 1991) y España (Noguera *et al.*, 1994). Los resultados obtenidos han puesto de manifiesto la eficacia de la selección y la posibilidad de revalorizar

económicamente las líneas al incorporar la mejora por eficiencia reproductiva (Webb y Bampton, 1987). Por esta razón, la especialización de las líneas en maternas y paternas es una práctica generalizada en los programas de mejora actuales.

Para seleccionar estos caracteres es imprescindible el control de rendimientos. En el pasado, en la mayoría de países, el control se realizaba en centros especializados, denominados centros de control o estaciones de pruebas. Actualmente se tiende a combinar los datos obtenidos en estos centros con los datos de granja, con el objeto de tener más información y minimizar los efectos de la interacción genotipo-ambiente. Esto se ve favorecido por el desarrollo de equipos informáticos, con más capacidad y rapidez de cálculo, así como del *software* que permite el procesamiento de gran cantidad de datos. El registro y manejo de los datos obtenidos en ambas situaciones ha propiciado la creación de herramientas informáticas específicas, como las implementadas en el marco del sistema GTEP-IRTA (Estany *et al.*, 1992; Noguera *et al.*, 1992).

Los criterios de selección considerados dependen de los objetivos propuestos, de las variables controladas y de las relaciones entre ambos. En la especie porcina, la baja correlación entre los caracteres productivos y reproductivos (Haley *et al.*, 1988; Short, *et al.*, 1994) ha permitido el tratamiento de forma independiente de los mismos, siendo ésta la forma de proceder más generalizada.

Para caracteres reproductivos generalmente se considera como criterio el tamaño de la camada al parto, bien como número total de lechones nacidos (p.e. Bidanel y Ducos, 1993 y Andersen *et al.*, 1993) o como número de nacidos vivos (p.e. Estany *et al.*, 1993a y Sehested y Ianssen, 1993). Las estimas de la heredabilidad, referidas clásicamente en la bibliografía, se sitúan entre 0.08 y 0.10 para ambos caracteres (Haley *et al.*, 1988; Lamberson, 1990). Las estimas recientemente obtenidas en base a métodos de máxima verosimilitud

son similares: 0.07-0.11 (Gu *et al.*, 1989), 0.09 (Mercer y Crump, 1990), 0.04-0.09 (Kaplon *et al.*, 1991), 0.09 -0.20 (Irgang *et al.*, 1994), 0.05-0.06 (Alfonso, 1995). Aunque existe variación entre poblaciones, puede decirse que el tamaño de la camada es un carácter de baja heredabilidad.

Para mejorar el crecimiento y las características de la canal de los animales, en base a datos de campo, generalmente se consideran como criterios de selección la edad y el espesor de tocino dorsal ajustados a peso fijo (p.e. Kovac y Groeneveld, 1990; Andersen *et al.*, 1993; Bidanel y Ducos, 1993; Rodríguez *et al.*, 1996; Sehested y Ianssen, 1993). En otros casos se considera como criterio la ganancia media diaria de peso en sustitución de la edad (p. e. Estany *et al.*, 1993a; Karras *et al.*, 1993). Los parámetros genéticos heredabilidad y correlación, para algunos de estos caracteres, pueden verse en la Tabla 1. La ventaja, a efectos de selección, que supone tener una heredabilidad moderadamente alta, se ve condicionada por la correlación desfavorable entre algunos de ellos.

Tabla 1.- Heredabilidad (en la diagonal) y correlación genética (fuera de la diagonal) para los caracteres de crecimiento ganancia media diaria de peso (GMD), edad (EDAD) y espesor de tocino dorsal (ETD) controlados en granja (tomado de Ducos, 1994).

	GMD	EDAD	ETD
GMD	0.32	-0.75	0.21
EDAD		0.28	-0.11
ETD			0.45

La metodología para la evaluación de los animales ha evolucionado rápidamente en las últimas décadas. De la predicción del valor genético de un individuo considerando únicamente su fenotipo, se pasa a considerar parte de la información genealógica

mediante índices de selección (Smith, 1936; Hazel, 1943; cit. Henderson 1990a) y finalmente al empleo de toda la información (genealogía y datos) mediante la metodología BLUP (*Best Linear Unbiased Predictor*) propuesta por Henderson (1973). En relación a los índices de selección tradicionales, el BLUP permite una mejor corrección de los efectos ambientales sistemáticos, lo que será especialmente relevante para caracteres como la prolificidad en el que la componente ambiental es muy importante.

Henderson (1973, 1984) expone las propiedades de la metodología BLUP y las hipótesis en que se sustenta. El método posibilita la obtención de predictores lineales insesgados con varianza mínima. Entre las hipótesis asumidas cabe destacar la necesidad de considerar un modelo genético y estadístico correcto y el conocimiento de los parámetros genéticos de la población. Cuando se incluye la totalidad de relaciones de parentesco entre animales el método permite considerar los efectos de la deriva y de la selección (Sorensen y Kennedy, 1983, 1984a), siempre que esta última esté contenida en los datos. Además, es necesario que la selección se haya basado en una función lineal invariante a la traslación (Henderson, 1984; Gianola *et al.*, 1988; Im *et al.*, 1989).

En la práctica, por desconocerse los parámetros genéticos verdaderos, la predicción BLUP de valores genéticos se realiza en dos pasos sucesivos; primero se estiman los componentes de varianza, generalmente por medio del método REML (*Restricted Maximum Likelihood*), y posteriormente se utilizan las estimas para la predicción de los valores genéticos. Los estimadores REML, además de ser suficientes (Sorensen y Kennedy, 1984b), permiten obtener estimas insesgadas en presencia de algunas formas de selección (Gianola y Fernando, 1989). Robinson (1991) destaca las estimas REML por ser las que tienen mejores propiedades cuando los datos son desequilibrados, tal como generalmente sucede en condiciones de campo. Las estimas REML pueden estar sesgadas, por ejemplo

cuando la población base no sea una muestra aleatoria (Van der Werf y De Boer, 1990) o cuando no se dispone de toda la información relativa al proceso de selección (Gianola y Fernando, 1989).

La aplicación de métodos bayesianos puede suponer un paso más en la metodología de evaluación de los animales. Entre las ventajas de la predicción bayesiana cabe destacar la posibilidad de incorporar información *a priori* y la de predecir los valores genéticos de forma conjunta con la estimación de los parámetros genéticos (Gianola y Fernando, 1986). Además, estos métodos permiten obtener estimas de las distribuciones marginales posteriores de todos los efectos del modelo y, por tanto, considerar mejor el riesgo en las decisiones de selección (Woolliams y Meuwissen, 1993).

Varios autores han contribuido a la comparación del uso de la metodología BLUP frente a los métodos tradicionales. Los trabajos realizados en porcino utilizando datos de campo (Carlson *et al.*, 1984; Mabry *et al.*, 1987; Van Hofstraeten y Vandepitte, 1988; Long *et al.*, 1990) o datos simulados (Belonsky y Kennedy, 1988; Sorensen, 1988; Wray, 1988; Wray, 1989) ponen de manifiesto las ventajas del BLUP frente al uso de índices de selección. Se ha demostrado que el BLUP es particularmente ventajoso en caracteres de baja heredabilidad, que se expresan en un único sexo, o cuando las comparaciones se realizan entre animales de distinta edad ubicados en ambientes diferentes. Sin embargo, a largo plazo y en relación al uso de índices de selección, el uso de BLUP como método de selección tiende a incrementar la consanguinidad y a reducir la varianza genética aditiva (de Roo, 1988; Toro *et al.*, 1988; de Vries *et al.*, 1989; Wray, 1989).

Para una correcta implementación del BLUP es necesario modelizar matemáticamente la variación genética y ambiental de forma que se ajuste lo mejor posible a la realidad. En este sentido es necesario contemplar adecuadamente todos los efectos susceptibles de

incidir sobre la media y varianza de los diferentes caracteres (Henderson, 1975a).

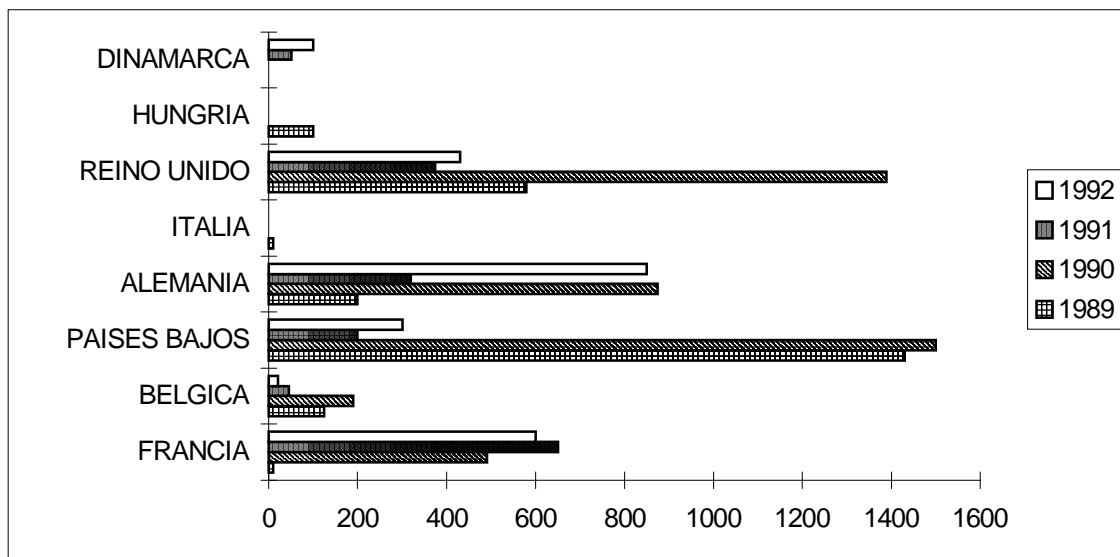
El carácter tamaño de la camada, en la práctica, generalmente se trata mediante un modelo animal unicarácter con repetibilidad (p.e. Andersen *et al.*, 1993; Bidanel *et al.*, 1993; Estany *et al.*, 1993). Este modelo parece suficiente para la prolificidad cuando el objetivo final sea la predicción de valores genéticos (Haley *et al.*, 1988). En la mayoría de casos la parte aleatoria del modelo está formada por los siguientes efectos: genético aditivo, ambiental permanente y residual. No se contemplan los efectos maternos por la escasa significación de los mismos en la mayoría de situaciones, tal como se desprende de la revisión y resultados presentados por Alfonso (1995). Existen autores que argumentan la existencia de heterogeneidad genética entre partos (Knap *et al.*, 1993; Roehe y Kennedy, 1993; Irgang *et al.*, 1994) y, por tanto, la necesidad de utilizar un modelo multicarácter. En otros casos, tal como se desprende de los resultados obtenidos por Rydhmer (1993) o Alfonso (1995), es difícil descartar la hipótesis de homogeneidad genética entre partos.

En la mayoría de modelos se consideran como efectos ambientales el orden de parto, la granja, el año y la estación de parto, o alguna forma de interacción entre los tres últimos. Estos efectos son tratados como fijos y se asume comportamiento aditivo e independencia entre efectos ambientales y genéticos. No es habitual la consideración de los efectos relativos al manejo reproductivo, como la duración de la lactación, la duración del intervalo destete cubrición fértil o el número de destetados, aunque se conoce un efecto significativo de los mismos sobre el tamaño de la camada (Clark y Leman 1986a,b). Ignorar alguno de estos efectos en el modelo, o considerarlos de forma errónea, puede inducir a la obtención de predictores del valor genético sesgados (Henderson, 1975a).

Generalmente los caracteres registrados en granja al final del periodo de crecimiento de los animales se analizan simultáneamente mediante un modelo multicarácter. Mayoritariamente se consideran como efectos aleatorios el animal, la camada y el error, y como efectos fijos el sexo y el lote. Existen otros efectos ambientales, al margen de la camada, el sexo o el lote, que pueden afectar de forma significativa a estos caracteres. No obstante, dado el valor de la heredabilidad de estos caracteres, es presumible que ignorarlos en la evaluación tenga una repercusión mucho menor que en el caso de los caracteres reproductivos. Las principales diferencias en la modelización residen en la forma de ajustar las variaciones en edad o peso en el momento del control. Andersen *et al.* (1993), Bidanel y Ducos (1993), Rodríguez *et al.* (1996) y Sehested y Ianssen (1993) realizan un ajuste previo de los datos para tomar en consideración las variaciones del peso al control. En este sentido Estany *et al.* (1993a) realizan el ajuste por edad en el mismo modelo de predicción.

En la evaluación genética de poblaciones porcinas, tanto para caracteres reproductivos como productivos, habitualmente se asume la existencia de una única población base no seleccionada. Esto puede ser difícil de sostener en muchos casos por la existencia de flujo de animales entre poblaciones. En concreto, en las poblaciones españolas, la incorporación de animales procedentes de otros países no ha sido nada despreciable y se sigue manteniendo en la actualidad. El número de animales importados, así como el origen de los mismos, se ven reflejados en los datos de los registros aduaneros que se presentan en la Figura 1. Las importaciones generalmente se ha realizado de países de la Unión Europea y preferentemente de los Países Bajos, Reino Unido, Francia y Alemania. El número de reproductores importados ha variado según los años, siendo en media de entorno a los 2000 reproductores por año.

Figura 1.- Evolución de las importaciones de animales de raza pura realizadas en España entre 1989 y 1992.



La importación de animales puede comportar cambios en la estructura de medias y varianzas de la población base. Omitir las diferencias existentes entre animales de la base conduce a la obtención de estimadores y predictores sesgados (Henderson, 1975a, 1984). Además, afecta a la estimación de los parámetros genéticos y de la tendencia genética (Li y Kennedy 1994a,b; Estany y Sorensen, 1995; Rodríguez *et al.*, 1996). Considerar grupos genéticos en el modelo tampoco garantiza la obtención de estimadores y predictores insesgados (Gianola *et al.*, 1988; Foulley *et al.*, 1990), dado que generalmente el criterio de selección depende de los efectos fijos, en este caso los grupos. En estas condiciones algunos autores apuntan la posibilidad de utilizar estimadores o predictores sesgados (Gianola y Fernando, 1988; Fernando y Gianola 1990; Foulley *et al.*, 1990). Weigel *et al.*, (1991) ponen de manifiesto como, al relajar la condición de insesgamiento, es posible obtener estimas de efectos fijos con menor error cuadrático medio. En algunos casos, esta reducción de error cuadrático medio puede comportar ventajas en términos de respuesta (Fernando y Gianola, 1990). Con estas premisas no resulta fácil decidir en qué situaciones es mejor considerar u omitir los grupos genéticos en el modelo de evaluación.

Tanto la incidencia de diferentes efectos ambientales como la importación de animales pueden comportar cambios en la media de los caracteres que deben ser considerados para optimar el proceso de selección de los animales. En el presente trabajo, en el Capítulo I, se tratan los efectos edad al parto, duración de la lactación, duración del intervalo destete-cubrición fértil y tipo de cubrición fértil, y su repercusión en la predicción de valores genéticos y en la respuesta a la selección para el carácter número de lechones nacidos vivos. A continuación, en el Capítulo II, se analizan las diferencias genéticas entre distintos orígenes de importación y su incidencia en la estimación de los componentes de varianza, en la predicción de valores genéticos y en la respuesta a la selección. Todo ello se trata para los caracteres número de lechones nacidos vivos, ganancia media diaria de peso y espesor de tocino dorsal. Los análisis se realizan en base a los datos de campo de cuatro líneas maternas y a partir de datos obtenidos mediante simulación.

1.- INTRODUCCIÓN.

Previamente se ha puesto de manifiesto que, en general, los modelos de predicción del tamaño de la camada no contemplan las variaciones en el manejo reproductivo. Como variables relacionadas con el manejo cabe destacar la edad al parto (EP), las relacionadas con el ciclo productivo precedente (DL: duración de la lactación; IDCF: intervalo destete-cubrición fértil; ND: número de destetados) y el tipo de cubrición fértil (TCF), como monta natural o inseminación artificial. La importancia de cada una de ellas dependerá de su incidencia sobre el tamaño de la camada y de su variabilidad dentro de cada población.

La edad al primer parto (EP1) está limitada por la aparición de la pubertad, que acontece entre los 6 y 7 meses de vida en la mayoría de razas explotadas de forma intensiva. Kirkwood y Hughes (1982) presentan un coeficiente de variación del 3.3% para una media de edad a la pubertad de 234 días. Flowers *et al.* (1989) encuentran valores que oscilan entre 190 y 216 días y Rydhmer (1993) valores entorno a 210 días con un coeficiente de variación del 10%. Parte de la variabilidad individual de la edad a la pubertad repercute en la variabilidad de EP1, dado que los ganaderos tienden a aplicar técnicas de manejo sistemáticas (p.e. cubrir en el segundo celo). Para EP1, Rydhmer (1993) obtiene un valor medio de 374 ± 34.7 y Daza *et al.* (1988, 1989), analizando poblaciones españolas, encuentran valores situados entre 289 y 354 días. Para edades comprendidas entre 294 y 359 días, Clark y Leman, (1986a) y Clark *et al.* (1988) presentan un efecto de entre 0.012 y 0.023 lechones por día de incremento de EP1. El incremento de la prolificidad al aumentar EP1 ha sido encontrado también en otras condiciones (Noguera y Gueblez, 1984), aunque no siempre el efecto es significativo (Daza *et al.*, 1989). Algunos autores presentan una repercusión positiva y significativa de EP1 sobre el rendimiento en el resto de partos (Noguera y Gueblez, 1984), que no

se pone de manifiesto en los trabajos de Gueblez *et al.* (1985) y Daza *et al.* (1988).

Parte de la relación fenotípica entre EP1 y NV se debe a causas genéticas. Rydhmer *et al.* (1992), en la raza Yorkshire, encuentran una correlación genética positiva (0.10) entre ambos caracteres, y una heredabilidad de 0.27 para el carácter EP1.

La edad al parto (EP) está estrechamente relacionada con EP1, dependiendo además del ritmo reproductivo al que se ve sometido el animal. Legault y Owen (1976) y Gueblez *et al.* (1988) encuentran un incremento de entre 0.001 y 0.006 lechones nacidos vivos por día de incremento de edad, manteniéndose estable alrededor de los 800 días de edad al parto. La edad al parto está relacionada con el orden de parto, por ello, cuando se desconoce la edad es habitual considerar únicamente el orden de parto. La mayoría de autores (Kennedy y Moxley, 1978; Noguera *et al.*, 1983; Clark y Leman, 1986a; Clark y Leman, 1987; Navarro-Fierro y Guzmán-Barcenas, 1986; Sorensen, 1990) encuentran un efecto significativo del orden de parto sobre el tamaño de la camada.

La duración de la lactación (DL) y el intervalo destete-cubrición fértil (IDCF) presentan variabilidad, tanto dentro de granja como entre granjas. Entre rebaños esta variabilidad puede ser importante. Clark y Leman (1986a) hacen recopilación de referencias que sitúan la DL entre 4 y 50 días. Fahmy (1981) presenta valores medios de IDCF entre 4.5 y 22.4 días. La variación dentro de las poblaciones de selección españolas puede ser importante, con coeficientes de variación de hasta el 20% para DL y de más del 100% para IDCF (Babot *et al.*, 1994).

En la actualidad, la tendencia generalizada a disminuir la DL y el IDCF hace que a su vez se reduzca el intervalo entre partos. En las explotaciones de producción francesas los valores de DL e IDCF se

sitúan, en media, alrededor de 27.2 y 10.7 días respectivamente (Datos ITP, 1995). En las explotaciones catalanas los valores medios para DL son inferiores a los franceses (25.4 días) y para IDCF ligeramente superiores (12.6 días) (Boletín IRTA-PORC, 1995).

Inicialmente los efectos de la duración de la lactación y del intervalo destete-cubrición fértil se analizaban de forma independiente. Las revisiones realizadas por Fahmy (1981) y Clark y Leman (1986a,b) ponen de manifiesto el consenso de la mayoría de autores en que acortar la duración de la lactación por debajo de 28 días y el intervalo destete-cubrición fértil a menos de 14 días implica una disminución del tamaño de la camada siguiente. En general, el efecto de estas variables sobre NV está situado en el rango comprendido entre 0.02 y 0.2 lechones por día. La relación entre IDCF y DL no parece que sea lineal, incrementándose el IDCF para valores extremos de DL. Noguera *et al.*, (1983) encuentran que la relación entre ambas variables puede aproximándose por una regresión de tercer orden con puntos de inflexión para los 25 y 45 días de DL. Para tomar en consideración la relación entre DL e IDCF, Clark *et al.* (1988) analizan el intervalo parto-concepción, encontrando un efecto sobre el número de nacidos vivos de entre 0.02 a 0.09 lechones por día.

El efecto del tamaño de la camada en el ciclo precedente sobre la prolificidad en el ciclo siguiente ha sido poco analizado, principalmente por la dificultad de separar la parte genética y ambiental. Los trabajos realizados en Francia por Lucbert y Lavorel (1984), Noguera y Gueblez (1984) y Dagorn *et al.* (1984) ponen de manifiesto que a medida que el tamaño de la primera camada supera la media (10 nacidos totales) se deprime el rendimiento de la segunda camada. Alfonso *et al.* (1991) encuentran que este efecto depende del orden de parto, siendo en media de -0.021, -0.045, 0.023 y 0.003 lechones nacidos vivos para 2º, 3º, 4º y 5º parto respectivamente. Todo parece indicar que el efecto puede ser más relevante en los primeros partos del animal.

El tipo de cubrición fértil, monta natural (MN) o inseminación artificial (IA), es un efecto más que puede incidir en el tamaño de la camada. La variabilidad existente entre y dentro de granjas ha motivado la inclusión de este efecto en el modelo de predicción de tamaño de la camada en algunos países (Long *et al.*, 1990; Andersen *et al.*, 1993; Bidanel *et al.*, 1993). Esta variabilidad se produce principalmente en momentos de tránsito entre una técnica y otra, y por la tendencia de muchos ganaderos de aplicar la MN cuando la IA no es efectiva y viceversa.

Los resultados obtenidos en fertilidad y tamaño de la camada al utilizar la técnica de inseminación artificial frente a la monta natural son contradictorios. Mientras algunos autores (Martín Rillo, 1989; Flowers y Alhusen, 1992) no obtienen diferencias, otros consiguen mejores resultados con la inseminación artificial (Orjales *et al.*, 1986), o con la monta natural (Kennedy y Moxley, 1978; Barillet *et al.*, 1983; Le Denmat *et al.*, 1984). No se conoce una justificación fisiológica de estas diferencias. Cuando el semen utilizado es de buena calidad, el tipo de cubrición no tiene por qué ser un factor limitante (Bolet y Legault, 1982). Probablemente los diferentes resultados expresan diferencias en el protocolo y condiciones de aplicación de la técnica de inseminación artificial.

La mayoría de trabajos anteriores han sido realizados a partir de condiciones experimentales que no se corresponden con las condiciones reales de campo. Sorensen (1990) pone de manifiesto que, en las condiciones de Dinamarca, la técnica de IA implica una reducción de 0.52 lechones nacidos vivos por parto frente a la utilización de la monta natural. En Catalunya esta reducción supone en media 0.27 lechones nacidos vivos menos, aunque el comportamiento entre empresas es muy variable (Babot *et al.*, 1991).

El ambiente y manejo general a que se ve sujeto el animal representa un concepto muy amplio donde se engloban gran cantidad de factores. Entre ellos estarían, el clima, el régimen alimenticio, el estado sanitario y el nivel tecnológico de la explotación. Legault (1977) señala una influencia significativa del rebaño responsable del 7-15% de la varianza total del tamaño de la camada al nacimiento y al destete. Estany y Sorensen (1995) encuentran menor variabilidad (2-3%) entre estaciones dentro de granja y año.

La importancia de estos efectos ha motivado su consideración en los modelos de predicción del tamaño de la camada de varias especies, así como la realización de trabajos específicos para su definición y tratamiento. De forma generalizada, estos efectos se tienen en cuenta definiendo grupos de animales contemporáneos (GC) y tratando este efecto como fijo. En general el GC viene definido por los animales con registros dentro de granja-año-estación (GAE). Van Vleck (1987) apunta que el GAE tiene características de efecto aleatorio y podría ser tratado como tal.

En el contexto de la evaluación genética en vacuno, utilizando el modelo macho, el tamaño y la forma de tratamiento (fijo *vs.* aleatorio) del GAE han sido tratados por varios autores (Chauhan y Tompson, 1986; Jansen, 1987; Chauhan, 1987; Ugarte, 1990; Wood *et al.*, 1991; Wisscher y Goddard, 1993). En esta especie, el tamaño de las granjas y la evaluación entre países puede comportar GC en los que estén representados pocos machos, y el tratamiento fijo implique una pérdida de información (Van Vleck, 1987; Chauhan, 1987; Brotherstone *et al.*, 1989; Dempfle, 1989). Frente a este problema existen las opciones de incrementar el tamaño de GC (considerar menos niveles de GAE con más registros por nivel) o tratar este efecto como aleatorio (Van Vleck, 1987; Dempfle, 1989; Wade *et al.*, 1990). Incrementar el tamaño del grupo de comparación, asumiendo homogeneidad ambiental entre granjas o definiendo estaciones más amplias, conduce a predicciones sesgadas si existen diferencias dentro

de los nuevos niveles del efecto fijo (Presinger *et al.*, 1986). Por otro lado, el tratamiento aleatorio también puede sesgar la predicción de valores genéticos, cuando existe asociación entre GAE y nivel genético (Van Vleck, 1987; Jansen, 1987).

En porcino, los trabajos que analizan la forma y tratamiento del GAE son escasos y principalmente hacen referencia al tamaño del GC. En este sentido, los resultados obtenidos por Lofgren y Stewart (1994) indican que a medida que aumenta el número de animales representados en cada GC se incrementa la precisión de las evaluaciones. Tosh y Wilton (1994) ponen de manifiesto que este efecto es prácticamente despreciable cuando existen más de cinco registros por GAE. Todo parece indicar que en porcino la estructura de datos puede ser más favorable al tratamiento del GAE como efecto fijo que como aleatorio. De todas formas pueden existir situaciones en las que el tratamiento aleatorio sea ventajoso. Así, Estany y Sorensen (1995) y Frey *et al.* (1997) encuentran una mejor capacidad de predicción del modelo al tratar el GAE como efecto aleatorio. Sería interesante analizar hasta qué punto la mejor capacidad de predicción del modelo se traduce en una mejora de la respuesta a la selección.

2.- OBJETIVOS.

En la introducción se han puesto de manifiesto las particularidades de los modelos de predicción del valor genético del tamaño de la camada habitualmente aplicados en la selección de poblaciones porcinas. En todos ellos el ajuste ambiental de los datos se realiza de forma muy parecida, asumiendo que dentro de estación todos los animales se ven afectados de igual manera. En muchos casos esto puede que no se ajuste a la realidad, dado que pueden existir variaciones en el manejo aplicado a los diferentes animales que la estación no contempla. Asimismo, la definición de estaciones muy amplias puede que no permita corregir adecuadamente la variación ambiental existente. Un mejor ajuste de la variación ambiental en el modelo de predicción del tamaño de la camada en porcino puede comportar ventajas en la predicción de valores genéticos y en la respuesta a la selección.

Por ello, se plantean los siguientes objetivos:

1º- Estimar, en poblaciones porcinas de selección y de producción españolas, los efectos de la edad al parto, de la duración de la lactación, del intervalo destete cubrición fértil, del tipo de cubrición y del año-rebaño-estación sobre el tamaño de la camada.

2º - Analizar la incidencia de los efectos ambientales previamente citados en la predicción del valor genético y en la respuesta a la selección del tamaño de la camada.

3.- MATERIAL Y MÉTODOS.

3.1.- POBLACIONES DE CAMPO.

Los datos de campo utilizados han sido obtenidos de las bases de datos del sistema GTEP-IRTA (Noguera *et al.*, 1992). Todos los datos han sido verificados de acuerdo a los criterios de filtraje de errores del sistema.

3.1.1- Material animal.

Para el análisis y comparación de los diferentes modelos de predicción se han utilizado los datos de cuatro líneas maternas, dos *Landrace* (LD) y dos *Large White* (LW), pertenecientes a dos empresas sin conexión genética entre ellas: LD-1 y LW-1, para la empresa 1, y LD-2 y LW-2, para la empresa 2. Dentro de empresa, estas líneas forman parte del esquema de cruzamiento para obtener las hembras comerciales utilizadas en el estrato de producción. Durante el periodo analizado (1987-1993 para la empresa 1 y 1988-1993 para la empresa 2) las poblaciones fueron seleccionadas para ganancia media diaria de peso y espesor de grasa dorsal mediante un índice individual. En la empresa 1, existe constancia de que a partir de 1989 se incluye el tamaño de la camada en el objetivo de selección.

Dentro de cada empresa se dispone de datos del estrato de selección (Tabla I.1 e I.2), núcleo y multiplicación, y de estrato de producción (Tabla I.3). Los datos del núcleo y de multiplicación se trataron de forma conjunta. Los análisis de las poblaciones del estrato de producción se realizaron de forma independiente, al no disponer de información genealógica que conecte ambos estratos. Estos últimos análisis se realizaron agrupando los registros producidos entre 1989 y 1992 según ubicación geográfica de las granjas (véase Tabla I.3).

Las características de la genealogía disponible en las poblaciones de selección pueden verse en la Tabla I.1. La población base fue artificialmente grande por el desconocimiento de parentescos y por la incorporación de animales foráneos a la población, representando un 37 y 31% de los animales en la poblaciones LD-2 y LW-2, como caso extremo. Esta proporción fue aún más relevante para el caso de los machos, con el 55-60% de animales base respecto al total de machos.

Tabla I.1. Descripción de la información genealógica referente a las poblaciones de selección de las empresas 1 y 2.

	LD-1	LW-1	LD-2	LW-2
Nº granjas	7	1	3	3
Nº total animales	6756	1484	7499	4572
- Machos	575	340	290	304
con hijos	473	184	162	217
- Hembras	6181	1144	7209	4268
con hijos	1688	456	1716	944
Nº animales sin ascendientes				
conocidos	1108	426	2818	1409
- Machos	321	205	160	174
- Hembras	787	221	2658	1235

Las características de los datos reproductivos obtenidos en las granjas de selección y de producción se presentan en las Tablas I.2 e I.3 respectivamente. En las poblaciones del estrato de producción no se dispone de la edad al primer parto, por no existir un registro exhaustivo de la fecha de nacimiento de los animales. De forma general puede decirse que no existen grandes diferencias en el manejo de los animales, ni dentro de empresa ni entre empresas.

Tabla I.2.- Descripción de la información reproductiva de las poblaciones de selección analizadas (μ : media; σ : desviación típica).

	Empresa 1				Empresa 2			
<u>NÚCLEO</u>	LD-1		LW-1		LD-2		LW-2	
Tipo genético	(n=5515)		(n=2762)		(n=3019)		(n=8455)	
	$\underline{\mu}$	$\underline{\sigma}$	$\underline{\mu}$	$\underline{\sigma}$	$\underline{\mu}$	$\underline{\sigma}$	$\underline{\mu}$	$\underline{\sigma}$
Edad parto 1	348	36	379	40	350	30	372	36
Nº nacidos vivos	9.67	2.66	9.69	2.93	8.36	2.35	8.76	2.85
Lactación (días)	26.53	3.21	27.87	4.12	26.81	6.00	27.63	8.32
IDCF ^ψ (días)	16.34	23.60	17.03	24.70	12.74	15.57	11.66	15.10
Ins. Artificial (%)	5.9		31.7		100		100	
<u>MULTIPLICACIÓN</u>	LD-1				LD-2			
Tipo genético	(n=7569)				(n=10600)			
	$\underline{\mu}$	$\underline{\sigma}$			$\underline{\mu}$	$\underline{\sigma}$		
Edad parto 1 (días)	360	33			365	36		
Nº nacidos vivos	9.72	2.43			8.81	2.56		
Lactación (días)	26.15	4.85			26.28	5.70		
IDCF ^ψ (días)	14.54	21.40			14.29	19.00		
Ins. Artificial (%)	5.7				100			

^ψ Duración del intervalo destete-cubrición fértil.

Tabla I.3.- Descripción de la información reproductiva de las poblaciones de producción analizadas (μ : media; σ : desviación típica).

Empresa 1										
	Agrupación									
	Extremadur a (n=4025)		Murcia (n=3954)		Castilla-León (n=6857)		Valencia (n=6616)		Aragón (n=7291)	
	$\underline{\mu}$	$\underline{\sigma}$	$\underline{\mu}$	$\underline{\sigma}$	$\underline{\mu}$	$\underline{\sigma}$	$\underline{\mu}$	$\underline{\sigma}$	$\underline{\mu}$	$\underline{\sigma}$
Nº nacidos vivos	9.10	2.97	9.58	3.20	9.86	2.74	10.02	2.84	10.06	2.57
Lactación (días)	23.39	3.10	29.60	6.28	28.46	5.30	24.39	3.77	26.18	5.82
IDCF ^ψ (días)	13.52	18.10	15.65	21.80	13.49	22.60	12.98	12.98	13.52	22.30

Empresa 2				
	Agrupación			
	Aragón (n=10458)		Catalunya (n=34692)	
	$\underline{\mu}$	$\underline{\sigma}$	$\underline{\mu}$	$\underline{\sigma}$
Nº nacidos vivos	10.12	2.57	10.01	2.96
Lactación (días)	29.89	4.57	30.24	6.74
IDCF ^ψ (días)	8.79	11.15	10.51	13.38

^ψ Duración del intervalo destete-cubrición fértil.

3.1.2.- Modelos.

El modelo utilizado para describir el número de lechones nacidos vivos por parto (NV) fue un modelo animal con repetibilidad. Como efectos aleatorios se consideraron el efecto genético aditivo del animal (a), el efecto ambiental permanente (p) y el efecto residual (e). Como efectos fijos se incluyeron el efecto orden de parto (OP), el efecto de la granja-año-estación de parto (GAE) y los efectos de manejo (EM). El OP, en todos los casos, se consideró como un efecto fijo con 9 niveles, del primer al octavo parto y agrupando los registros procedentes de partos superiores. Se analizaron varias situaciones en relación a los EM considerados y a la forma de definir y tratar el efecto GAE.

3.1.2.1.- Análisis de los efectos de manejo.

Se analiza la incidencia de considerar las variaciones en el manejo acontecidas de forma previa a cada parto. En concreto, la edad al parto (EP), la duración de la lactación (DL), la duración del intervalo destete-cubrición fértil (IDCF) y del tipo de cubrición fértil (TCF). Los diferentes modelos utilizados pueden verse de forma resumida en la Tabla I.4. En todos ellos, el GAE se formó agrupando los partos producidos cada trimestre a partir del mes de diciembre de cada año, desconsiderando los niveles con menos de 15 registros.

Las variables EP, DL, e IDCF se han incluido en el modelo como covariables, asumiendo el mismo efecto lineal para todos los OP (modelos EP, DL, e IDCF), o bien jerarquizadas a OP (modelos EP*OP, DL*OP e IDCF*OP).

Para el efecto TCF se ha diferenciado entre monta natural (MN) e inseminación artificial (IA). Se ha impuesto que para cada nivel de TCF existiera un mínimo de 15 datos del tipo de cubrición menos frecuente, lo que limita los análisis a un subconjunto de datos de las

poblaciones LD-1 y LW-1. No se ha considerado el número de montas, dado que en todas las poblaciones se realizan montas dobles, tanto para IA como para MN.

Tabla I.4.- Efectos de manejo considerados en los modelos explicativos del número de lechones nacidos vivos.

MODELO	EFECTOS						
	EP	EP*OP	DL	DL*OP	IDCF	IDCF*OP	TCF
EP	x						
EP*OP		x					
DL			x				
DL*OP				x			
IDCF					x		
IDCF*OP						x	
DL, IDCF			x		x		
TCF							x

(Para la interpretación de las siglas ver el texto)

3.1.2.2- Análisis del efecto granja-año-estación.

A partir de la agrupación trimestral (T) de partos, formada a partir del mes de diciembre de cada año exigiendo un mínimo de 15 registros por nivel, se han considerado también las agrupaciones por mes natural (M) y por semana (S). Para cada caso el GAE se ha tratado como efecto fijo (F) o como aleatorio (A). La distribución de registros en cada una de las situaciones puede verse en la Tabla I.5.

Tabla I.5.- Número medio de datos (n° de niveles) en función de la diferente agrupación temporal de partos dentro de granja y año.

	LD-1	LW-1	LD-2	LW-2
TRIMESTRAL	124(105)	86 (32)	186 (73)	104 (81)
MENSUAL	43 (302)	29 (93)	63 (213)	35 (237)
SEMANAL	11(1187)	8(337)	16(835)	9(922)

3.1.3.- Métodos de estimación y predicción.

Los componentes de varianza de los distintos efectos aleatorios de cada modelo se han estimado utilizando el programa DFREML (*Derivative Free Restricted Maximum Likelihood*) (Meyer, 1989, 1991a,b). Se ensayaron diferentes puntos de partida y se estableció como criterio de finalización del proceso iterativo el valor 10^{-8} para el doble del logaritmo de la verosimilitud. El error típico de las estimas se calculó a partir de una aproximación cuadrática a la matriz de información esperada (Smith y Graser, 1986).

Los estimadores BLUE (*Best Linear Unbiased Estimator*) y predictores BLUP (*Best Linear Unbiased Predictor*) se han obtenido utilizando el programa PEST (Groeneveld *et al.*, 1990). La resolución se ha llevado a cabo utilizando como componentes de varianza de los efectos aleatorios las estimas REML. Se ha empleado el procedimiento de resolución SMP (*Sparse Matrix Package*) para facilitar la realización del *test* de hipótesis. El procedimiento SMP comporta la obtención directa de la inversa de las ecuaciones del modelo mixto.

3.1.4.- Contraste de efectos y modelos.

Para analizar la importancia de la incorporación de los EM en el modelo, los coeficientes de regresión lineal (b_{EM}) asociados a cada

EM se contrastaron ($b_{EM} = 0$) mediante un *test* F (Henderson, 1984; Boik *et al.*, 1993).

Cuando el GAE se trató como fijo, las diferencias mensuales dentro de trimestre, o semanales dentro de mes, se contrastaron también mediante un *test* F. Al tratar el GAE como efecto aleatorio se contrastó la existencia de varianza asociada a cada agrupación de partos ($\sigma_T^2 = 0; \sigma_M^2 = 0; \sigma_S^2 = 0$) y la hipótesis de igualdad de varianzas entre la agrupación de partos T y la M ($\sigma_T^2 = \sigma_M^2$) o S ($\sigma_T^2 = \sigma_S^2$), según un contraste de razón de verosimilitudes (Judge *et al.*, 1988).

Los modelos además se compararon mediante los siguientes criterios:

a) Capacidad predictiva. Para evaluar la capacidad de predicción de un modelo se realizó un análisis similar al planteado por Pérez-Enciso *et al.* (1993) y Estany y Sorensen (1995). En particular, los datos ($Y = \{y_k\}_{k=1, \dots, n}$) se dividieron en dos subconjuntos $[Y_i : Y_j]$ de igual tamaño, con los mismos animales y una distribución similar de registros dentro de cada nivel de efectos fijos. A partir del subconjunto Y_j se predijeron los registros Y_i ($\tilde{Y}_{(i/j)}$). La capacidad predictiva se determinó mediante el error cuadrático medio de predicción (ECMP), calculado de la siguiente forma:

$$ECMP = \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 \frac{(Y_i - \tilde{Y}_{(i/j)}) (Y_i - \tilde{Y}_{(i/j)})}{n} \quad \forall i \neq j$$

b) La correlación entre valores genéticos aditivos predichos para los animales activos (\tilde{a}_i). Para cada par de modelos que indicaremos como 1 y 2 tendremos:

$$r_{a_1, a_2} = \frac{\text{cov}(\tilde{a}_1, \tilde{a}_2)}{\sigma_{\tilde{a}_1} \sigma_{\tilde{a}_2}}$$

c) Pérdida de respuesta esperada por utilizar, como criterio de selección, los valores genéticos predichos usando un modelo (modelo utilizado), pero asumiendo como verdaderos los valores genéticos predichos con un modelo más completo (modelo “correcto”).

$$Pérdida = \frac{R_2 - R_1}{R_2}$$

La respuesta esperada R_1 (modelo utilizado) y R_2 (modelo “correcto”) se obtuvieron como desviación media de los valores genéticos predichos para los animales seleccionados (1, 10, 20%) en relación a la media predicha para el total de animales activos.

3.2.- POBLACIÓN SIMULADA.

3.2.1.- Descripción general.

La población base simulada estuvo formada por 200 hembras y 20 machos no emparentados y no consanguíneos. Estos animales se aparearon al azar para producir aleatoriamente un máximo de cuatro registros de prolificidad en dos años.

A partir de este periodo de dos años (Figura I.1), la población evolucionó en generaciones solapadas de acuerdo con una tasa de renovación semestral (25% en hembras y 50% en machos) y con la selección practicada. Se asumió una vida útil máxima de dos años tanto para los machos como para las hembras.

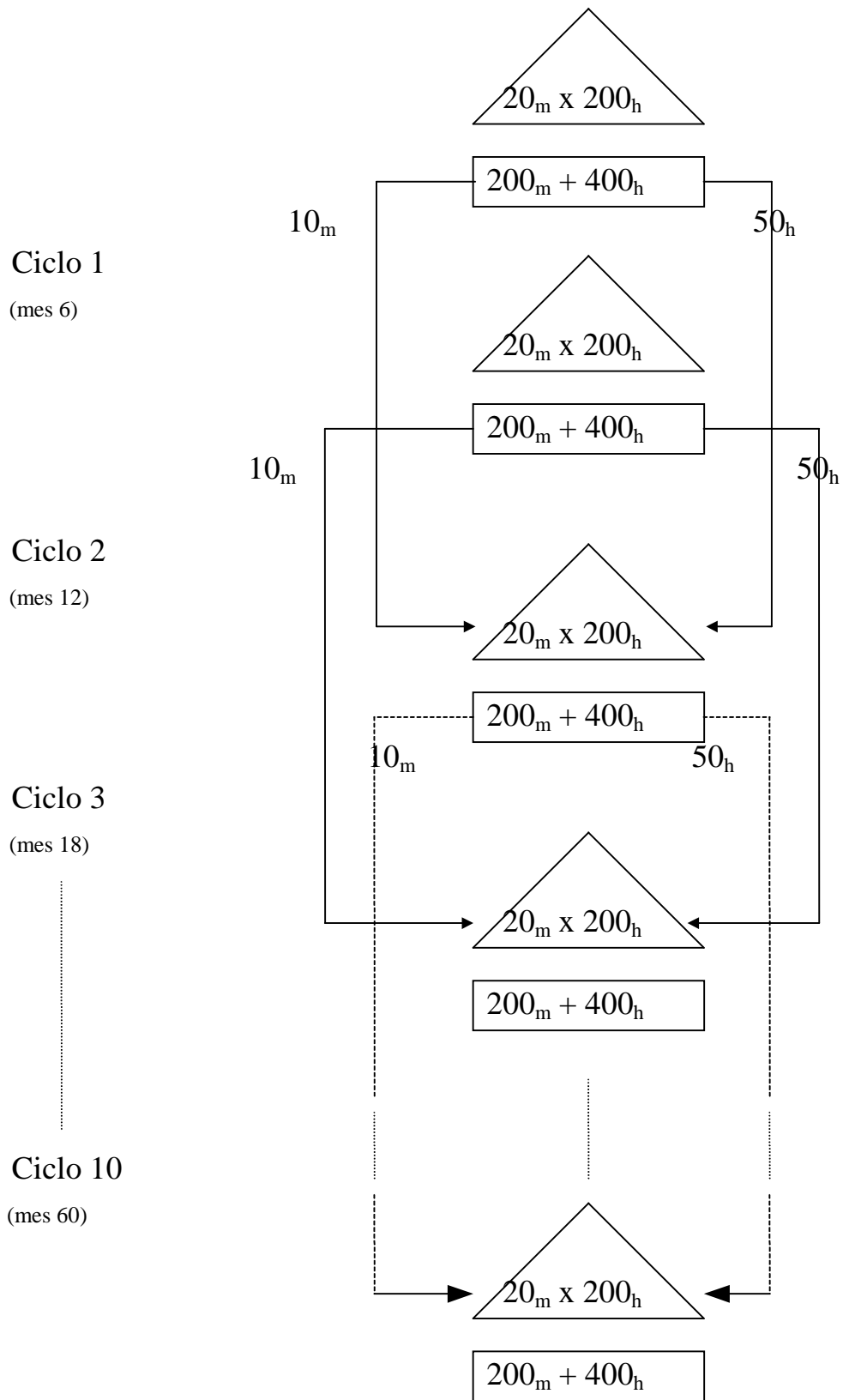
Durante el proceso reproductivo los apareamientos se realizaron al azar y se asumió un intervalo medio entre partos de 6 meses. En

cada parto, se produjeron 2 descendientes hembras y 1 macho candidatos a la selección. Una vez superado el periodo de crecimiento de estos animales (6 meses), se seleccionaron el 5 % de los machos y el 12,5 % de las hembras.

La población se mantuvo durante 5 años en los que se practican 10 ciclos de selección. La selección de los futuros reproductores se realizó por truncamiento a partir de la predicción BLUP de sus valores genéticos.

Figura I.1. - Características de la población simulada.

Población base



3.2.2.- Modelos de simulación.

3.2.2.1.- Análisis de los efectos de manejo.

Los registros de NV se simularon considerando los siguientes efectos:

μ_{NV} : Media fenotípica del carácter (8.66).

OP: Orden de parto. (OP1=0.0; OP2=0.44; OP3= 0.99; OP4=1.01; OP5=0.99; OP6= 0.87;OP7=0.22; OP8=-0.17; para el resto de OP=-0.51).

GAE: Granja-Año-Estación de parto, $N(0, I\sigma_{gae}^2)$. Este efecto se formó por agrupación trimestral de partos y fue el mismo entre repeticiones.

$E_{(EM)}$: Incidencia del efecto de manejo (EM).

p: Efecto ambiental permanente, ($N(0, I\sigma_p^2)$).

a: Efecto genético aditivo del animal, ($N(0, A\sigma_a^2)$).

e: Efecto residual, ($N(0, I\sigma_e^2)$).

La magnitud de los diferentes efectos se establece en base a los valores obtenidos en los análisis realizados en las poblaciones de campo.

Los valores genéticos de los animales se simularon considerando un modelo genético infinitesimal, la población en equilibrio de Hardy-Weinberg y en equilibrio de ligamiento (p.e., Sorensen y Kennedy, 1984a). Así, el valor genético del descendiente i -ésimo (a_i), cuyos parentales son s y d con consanguinidades F_s y F_d , vendrá dado por :

$$a_i \approx N(0.5(a_s+a_d), 0.5(1-\bar{F}_i)\sigma_a^2), \quad \text{siendo } \bar{F}_i = (F_s + F_d)/2$$

Se han considerado dos casos en relación a los parámetros genéticos (Tabla I.6). En el primer caso, las varianzas son próximas a

las obtenidas en las poblaciones porcinas españolas analizadas en este trabajo; en el segundo, los valores son similares a los obtenidos por Estany y Sorensen (1995) en las poblaciones porcinas de Dinamarca.

Tabla I.6.- Varianza de los efectos aleatorios considerados en la simulación.

VARIANZAS	$h^2=0.06$	$h^2=0.12$
σ_{gae}^2	0.125	0.219
σ_p^2	0.437	0.448
σ_a^2	0.375	1.133
σ_e^2	5.000	8.011

Los EM simulados obedecen a dos situaciones alternativas en cuanto al orden de parto sobre el que pueden incidir:

a) Efectos que inciden únicamente en el primer parto. Este es el caso de la edad al primer parto (EP1), en el que además se ha considerado ausencia o presencia de correlación con NV.

b) Efectos que inciden únicamente en cerdas multíparas. Se ha considerado la DL, como efecto no relacionado con el valor genético, y el número de lechones destetados en el ciclo precedente (ND), como ejemplo de efecto relacionado.

En todos los casos la incidencia del efecto de manejo ($E_{(EM)}$) sobre NV se simuló a partir del coeficiente de regresión lineal ($b_{(EM)}$) de NV sobre EM como:

$$E_{(EM)} = b_{(EM)} EM$$

Cuando no existe correlación genética entre EM y NV, los EM se simularon de la siguiente forma:

$EM \approx N(0, \sigma_{EM}^2)$; σ_{EM}^2 : varianza asociada al efecto de manejo EM.

En el supuesto de que EP1 está correlacionando genéticamente (r_G) con NV, el modelo utilizado para simular EP1 contempló únicamente la componente genética aditiva y la residual. Se realizó la transformación canónica de los dos caracteres y se asumió una heredabilidad de EP1 de 0.27 y una correlación con NV de 0.10, tanto genética como fenotípica, valores similares a los encontrados por Rydhmer *et al.* (1992).

Para obtener ND se asumió que no existía mortalidad durante la lactación, y por lo tanto el valor de ND considerado fue igual al valor de NV, obtenido en el parto precedente, ajustado respecto a la media poblacional.

Los valores de $b_{(EM)}$, r_G y σ_{EM}^2 (Tabla I.7) se han tomado a partir de los valores extremos observados en las poblaciones de campo o de los referidos en la bibliografía (Alfonso *et al.*, 1991; Rydhmer *et al.*, 1992). Por otro lado, para evitar valores muy extremos, se despreciaron los registros de EP1 y DL situados fuera del intervalo $\mu_{EP1} \pm 80$ y $\mu_{DL} \pm 10$ días.

Tabla I.7.- Coeficientes de regresión ($b_{(EM)}$) del número de nacidos vivos sobre el efecto de manejo (EM), correlación genética (r_G) entre EM y NV y varianzas fenotípicas (σ_{EM}^2) asumidas para la simulación de los efectos edad al primer parto (EP1), duración de la lactación (DL) y número de destetados (ND).

EM	$b_{(EM)}$	r_G	σ_{EM}^2
EP1	0.000, 0.020	0.000, 0.100	900, 1600
DL	0.000, 0.036	0.000	16, 36
ND	0.000, -0.050, -0.100	1.000	σ_{NV}^2

3.2.2.2.- Análisis del efecto granja-año-estación.

La simulación se basó en el modelo descrito para el caso anterior pero sin considerar ni los efectos EM ni el efecto ambiental permanente, con el fin de facilitar la interpretación de resultados. Se mantiene la nomenclatura GAE para identificar este efecto aunque se ha simulado una única granja.

En este caso el GAE se simuló como efecto aleatorio y por tanto fue diferente entre repeticiones. El GAE se formó agrupando los partos de forma trimestral (T), mensual (M) y semanal (S), lo que comportó variaciones en el tamaño medio del grupo de contemporáneos, siendo de $\cong 100$ para T, $\cong 34$ para M y $\cong 8$ para S. El GAE se simuló a partir de una distribución normal con media cero. Los valores de varianza utilizados se corresponden con los valores presentados en la Tabla I.6, incrementando la varianza residual con la varianza ambiental permanente, para mantener constante la heredabilidad. Para la varianza de GAE se trataron dos casos; $\sigma_T^2 = \sigma_M^2 = \sigma_S^2$ y $\sigma_S^2 = 2\sigma_T^2$.

En condiciones de campo cabe esperar que exista evolución ambiental y genética, por lo que puede darse algún tipo de asociación entre GAE y valores genéticos. Para contemplar esta situación, se simuló la existencia de tendencia ambiental positiva con el tiempo. En este caso el GAE se obtuvo a partir de una normal con una media (μ_{GAE}) dependiente del nivel de GAE ($\mu_{GAE} = b_{(GAE)} GAE$) y varianzas según la Tabla I.6. El valor de $b_{(GAE)}$ se determinó de forma que la tendencia ambiental fuera siempre de 0.28 lechones por año, valor posible en condiciones de campo.

3.2.3.- Métodos.

La predicción de valores genéticos para NV se realizó mediante la metodología del modelo mixto, a partir de los modelos y de las

relaciones de varianza utilizadas en la simulación, considerando en todos los casos la matriz de parentesco completa. Para la simulación de la población y la obtención de los predictores BLUP se utilizó *software* propio, basado en las subrutinas del paquete FSPAK (Pérez-Enciso *et al.*, 1994).

Para analizar la importancia de los EM se omite su efecto en el modelo de evaluación. La comparación se realiza frente a la situación en que estos efectos no han intervenido en la simulación de registros ($b_{EM}=0$).

Para analizar el efecto GAE se consideraron dos definiciones alternativas de este efecto en el modelo de evaluación: misma agrupación de partos que en el modelo de simulación (T, M, S), y definiendo el GAE como T o M después de haber sido simulado como S. En ambas situaciones el efecto GAE fue tratado como fijo (F) y como aleatorio (A).

Para cada uno de los casos analizados se evaluó la respuesta a la selección (R) y la respuesta estimada (R_e) después de los 10 ciclos de selección. R y R_e se calcularon como media de los valores genéticos reales y predichos respectivamente para los descendientes de los animales activos. Los resultados que se presentan corresponden a la media de las 500 repeticiones realizadas. Se calculó también la varianza de la respuesta entre repeticiones (σ_R^2), lo que permitió obtener el error empírico de la media como $\sqrt{\sigma_R^2/500}$.

4.- RESULTADOS.

4.1.- EFECTOS DE MANEJO.

4.1.1. POBLACIONES DE CAMPO.

4.1.1.1- Componentes de varianza.

En la Tabla I.8 se presentan las estimas de los parámetros genéticos para NV obtenidos en las poblaciones de selección al incorporar los diferentes efectos de manejo (EP, DL e IDCF).

Tabla I.8.- Parámetros genéticos estimados para el número de nacidos vivos cuando se incorporan en el modelo el orden de parto (OP), la edad al parto (EP), la duración de la lactación (DL) o el intervalo destete-cubrición fértil (IDCF).

MODELO	LD-1			LW-1		
	σ_a^2	h^2	p^2	σ_a^2	h^2	p^2
OP	0.337	0.054	0.093	0.715	0.091	0.074
EP	0.328	0.053	0.095	0.725	0.091	0.075
DL, IDCF	0.331	0.054	0.093	0.713	0.090	0.071

El error máximo estimado para h^2 fue de 0.012 y de 0.030 en LD-1 y LW-1, respectivamente.

MODELO	LD-2			LW-2		
	σ_a^2	h^2	p^2	σ_a^2	h^2	p^2
OP	0.298	0.047	0.098	0.417	0.065	0.087
EP	0.274	0.045	0.106	0.401	0.066	0.088
DL, IDCF	0.282	0.046	0.096	0.419	0.066	0.086

El error máximo estimado para h^2 fue siempre inferior a 0.015.

Los valores de heredabilidad obtenidos con el modelo base (modelo OP) oscilaron entre 0.047 (LD-2) y 0.091 (LW-1); la

repetibilidad estimada con el mismo modelo osciló entre 0.14 y 0.17 en las mismas poblaciones.

La consideración de EP no modificó sensiblemente las estimas de componentes de varianza en ninguna de las poblaciones. De forma similar la consideración de DL, IDCF, o ambas simultáneamente, tampoco comportó variaciones relevantes.

Los valores de repetibilidad obtenidos con el modelo base en las poblaciones del estrato de producción oscilaron entre 0.10 y 0.20, siendo el error máximo estimado de 0.019. Dentro de agrupación, la incorporación de DL e IDCF no comportó variaciones relevantes en las estimas de repetibilidad en relación a un modelo que las omite.

4.1.1.2.- Estimación de efectos y contraste de modelos.

La inclusión de OP en el modelo comportó una reducción de varianza residual significativa ($p < 0.01$) en todas las poblaciones. Esta reducción fue mayor que la obtenida al considerar EP en sustitución de OP. Ello indicaría que, en caso de tener que elegir entre uno de estos dos efectos, sería preferible incluir el efecto OP que el efecto EP.

Al considerar OP y EP, el efecto EP (Tabla I.9), común para todos los partos, fue negativo en todas las poblaciones y significativo en LD-1 ($p < 0.01$), LD-2 ($p < 0.01$) y LW-2 ($p < 0.05$).

Al considerar EP dentro de OP, frente a un coeficiente común para todos los OP, la varianza residual del modelo se redujo de forma significativa ($p < 0.01$) en las poblaciones LD-1, LD-2 y LW-2.

Tabla I.9.- Efecto de la edad al parto, medio y dentro de orden de parto (\pm s.e.), sobre el número de nacidos vivos estimado en las poblaciones de selección.

OP	LD-1	LW-1	LD-2	LW-2
1- 9	-0.0013 \pm 0.0004 **	-0.0001 \pm 0.0009 ns	-0.0011 \pm 0.0001 **	-0.0009 \pm 0.0004 *
1	-0.0001 \pm 0.0010 ns	0.0081 \pm 0.0029 **	0.0052 \pm 0.0012 **	0.0069 \pm 0.0013 **
2	0.0028 \pm 0.0009 **	0.0016 \pm 0.0030 ns	0.0013 \pm 0.0011 ns	0.0038 \pm 0.0016 **
3	-0.0011 \pm 0.0008 ns	- 0.0016 \pm 0.0027 ns	-0.0012 \pm 0.0011 ns	0.0010 \pm 0.0015 ns
4	-0.0031 \pm 0.0009 **	0.0006 \pm 0.0022 ns	-0.0024 \pm 0.0012 *	- 0.0004 \pm 0.0015 ns
5	-0.0019 \pm 0.0009 ns	0.0005 \pm 0.0020 ns	-0.0024 \pm 0.0012 *	- 0.0024 \pm 0.0016 ns

** p<0.01, * p<0.05, ns: no significativo

En la Tabla I.9 se presentan también las estimas del efecto EP dentro de OP. Se dan únicamente los valores estimados en los cinco primeros partos por ser los más importantes y en los que se dispone de más información. EP, dentro de OP, muestra un efecto significativo con signo positivo en los primeros niveles de OP en las poblaciones LW-1, LD-2 y LW-2. A partir del segundo parto el efecto de la edad tiende a cambiar de sentido y tiene menor magnitud. Estos resultados pondrían en evidencia la importancia de EP1 sobre el rendimiento reproductivo de los animales. En la población LD-1 parece que, por causas difíciles de explicar, existe más efecto en el segundo que en el primer parto. Para EP1, cada día de incremento de edad comportó un aumento de entre 0.005 y 0.008 lechones nacidos vivos al parto. La magnitud de este efecto fue similar al encontrado

por Bidanel (1995, comunicación personal) en poblaciones de raza pura de Francia. Las diferencias respecto a valores de mayor magnitud, como el apuntado por Clark *et al.* (1988), de 0.02 lechones por día, pueden explicarse por producirse los primeros partos a edades tardías (en media entre 350 y 380 días en todas las poblaciones). En las poblaciones analizadas, el efecto EP1 puede suponer variaciones en prolificidad de entre 0.3 y 0.5 lechones para animales con edades al primer parto separadas en 60 días (aproximadamente dos desviaciones típicas). Variaciones superiores, de más de un lechón, fueron estimadas por Estany y Sorensen (1995) analizando las poblaciones porcinas de Dinamarca.

El efecto DL, como media para el conjunto de partos, fue significativo tanto en las poblaciones de selección como en las de producción. Los valores y el nivel de significación se mantuvieron al considerar conjuntamente DL e IDCF. En las poblaciones de selección (Tabla I.10) la magnitud del efecto osciló entre 0.024 y 0.036 lechones por día. Las estimas encontradas para DL en las poblaciones comerciales oscilaron entre 0.017 y 0.042 lechones por día, valores que son similares a los obtenidos por otros autores para una media de duración de la lactación de 28 días (Clark y Leman, 1986a). El efecto DL, dentro de orden de parto, tiene signo positivo, siendo significativo en LD-1 (OP=2 y 4) y en LW-1 (OP=3).

Tabla I.10.- Efecto de la duración de la lactación, medio y dentro de orden de parto (\pm s.e.), sobre el número de nacidos vivos estimado en las poblaciones de selección.

OP	LD-1	LW-1	LD-2	LW-2
2-9	0.031 \pm 0.007 **	0.036 \pm 0.016 **	0.024 \pm 0.006 **	0.026 \pm 0.005 **
2	0.023 \pm 0.012	0.056 \pm 0.034	0.016 \pm 0.011	0.015 \pm 0.022
3	0.034 \pm 0.013	0.079 \pm 0.031 *	0.007 \pm 0.013	0.010 \pm 0.024
4	0.044 \pm 0.014 **	0.008 \pm 0.035	0.026 \pm 0.013	0.018 \pm 0.023
5	0.043 \pm 0.016 *	0.009 \pm 0.044	0.023 \pm 0.016	0.008 \pm 0.025

* p<0.05; ** p<0.01

El efecto medio de IDCF para el conjunto de partos, en las poblaciones de selección (Tabla I.11), únicamente presentó un efecto significativo ($p < 0.01$) en LD-2 y LW-2. En estas dos poblaciones el coeficiente de regresión lineal asociado a esta variable osciló entre 0.006 y 0.007 lechones nacidos vivos por día. En las poblaciones comerciales el rango de variación del efecto IDCF fue de entre 0.001 y 0.011 lechones por cada día de incremento del intervalo, similar al encontrado en las poblaciones de selección.

Tabla I.11.- Coeficientes de regresión, medio y dentro de orden de parto (\pm s.e.), del número de nacidos vivos sobre el intervalo destete-cubrición fértil estimados en las poblaciones de selección.

OP	LD-1	LW-1	LD-2	LW-2
2-9	0.001 \pm 0.001	0.007 \pm 0.004	0.006 \pm 0.002 **	0.007 \pm 0.002 **
2	0.009 \pm 0.002 **	0.012 \pm 0.007	0.012 \pm 0.002 **	0.011 \pm 0.005 *
3	0.001 \pm 0.003	0.014 \pm 0.008	0.009 \pm 0.003	0.008 \pm 0.006
4	-0.010 \pm 0.003 *	0.007 \pm 0.010	0.003 \pm 0.004	0.004 \pm 0.007
5	-0.002 \pm 0.004	-0.001 \pm 0.009	-0.006 \pm 0.005	-0.005 \pm 0.008

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$

En las Tablas I.10 e I.11 se presentan también las estimas de los efectos DL e IDCF dentro de orden de parto. De forma similar a lo realizado para EP, y por los mismos motivos, sólo se presentan los efectos en los cinco primeros partos. Puede verse que el efecto DL fue significativo en LD-1 (OP=4 y 5) y en LW-1 (OP=3). El efecto IDCF fue significativo ($p < 0.05$) en LD-1 (OP=2 y 4), en LD-2 (OP=2) y en LW-2 (OP=2). Mientras en los primeros partos NV aumenta con el IDCF, a medida que el animal envejece NV tiende a verse menos afectado o penalizado por IDCF.

Asumiendo un efecto extremo y comportamiento lineal de las variables EP, DL e IDCF, variaciones en dos desviaciones en las mismas pueden llegar a afectar a NV hasta en un lechón.

El efecto tipo de cubrición fértil fue significativo ($p < 0.05$) en las dos poblaciones de selección analizadas. Las diferencias obtenidas fueron de 0.224 ± 0.114 para LD-1 y de 0.277 ± 0.125 para LW-1 a favor de la monta natural. La interacción GAE*TCF no fue significativa en estas poblaciones, por la dificultad de estimar con precisión algunos coeficientes, dado el mayor número de niveles (43 más en LD-1 y 10 más en LW-1). Resultados parecidos, referentes a la magnitud y sentido del efecto TCF, han sido obtenidos en otras poblaciones utilizando la misma metodología (p.e. Sorensen, 1990; Babot *et al.*, 1991; Batallé, 1996). El desconocimiento de las causas fisiológicas que motivan la diferencia entre MN e IA (Bolet y Legault, 1982) hacen pensar que puedan deberse únicamente a una deficiente utilización práctica de la técnica de IA.

Las variaciones de manejo que afectan significativamente sobre NV deberían ser considerados en el modelo de predicción de valores genéticos. No obstante, la inclusión de estos efectos en el modelo de evaluación no incidió de forma determinante en la predicción de valores genéticos. En todas las poblaciones analizadas los coeficientes de correlación entre valores genéticos predichos (animales activos), con y sin estas variables en el modelo, oscilaron entre 0.98 y 0.99. La pérdida de respuesta al seleccionar utilizando los valores genéticos predichos sin considerar las variables anteriores en el modelo, asumiendo que deberían ser consideradas, fue prácticamente nula (inferior al 1%) en todas las poblaciones.

Con el fin de analizar con más detalle el efecto de la omisión de estas variables en el modelo de evaluación genética de NV, en el siguiente apartado se presentan los resultados de los análisis

realizados en una población simulada de características similares a las de campo.

4.1.2.- POBLACIÓN SIMULADA.

4.1.2.1.- Efectos de manejo que inciden en cerdas primíparas.

Como ejemplo de efecto que incide en el primer parto se consideró la edad al primer parto (EP1). Los resultados obtenidos se presentan en la Tabla I.12.

Tabla I.12.- Efecto de omitir la edad al primer parto (EP1) en el modelo de predicción del número de nacidos vivos sobre la respuesta (R) y la respuesta estimada (R_e).

		b _{EP1} = 0 r _G = 0.10	b _{EP1} = 0.02; r _G = 0.00		b _{EP1} = 0.02; r _G = 0.10	
			σ^2_{EP1}		σ^2_{EP1}	
			900	1600	900	1600
h ² =0.06	R	1.10	1.08	1.09	1.09	1.08
	R _e	1.09	1.09	1.10	1.14	1.12
h ² =0.12	R	2.26	2.27	2.27	2.25	2.25
	R _e	2.26	2.28	2.29	2.34	2.34

Valores obtenidos después de simular un efecto de edad al primer parto (b_{EP1}) para dos valores de correlación genética (r_G) entre edad y nacidos vivos.

El error empírico máximo fue de 0.01 para h²=0.06 y de 0.02 para h²=0.12.

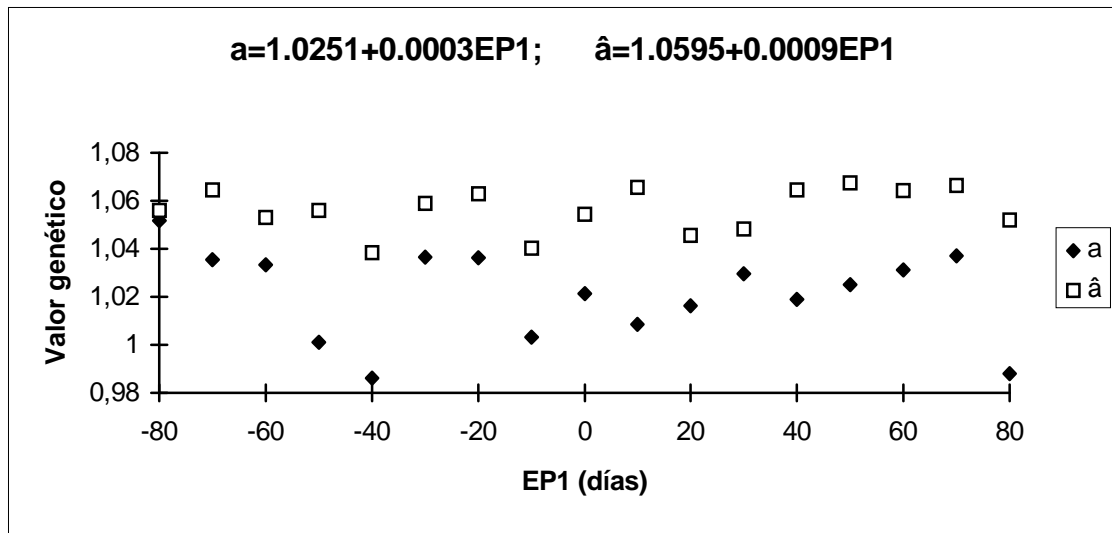
Los resultados obtenidos para b_{EP1}= 0 se corresponden con la situación ideal en la que el modelo de simulación y de predicción son coincidentes, y por tanto representan el punto de referencia respecto a una situación en que EP1 fuera constante para todos los animales o su efecto fuera corregido sin error.

La respuesta a la selección no se vio afectada por omitir el efecto EP1 en el modelo de evaluación. Este resultado se mantiene para los dos valores de correlación genética considerados.

Cuando no existe correlación genética entre EP1 y NV, la predicción de valores genéticos no se ve afectada por la omisión de EP1 y, en consecuencia, se obtienen estimas insesgadas de la respuesta. En estas condiciones la incidencia del efecto es escasa, puesto que parte de las variaciones en EP1 son recogidas por el GAE. Además, la información del resto de partos (no afectados por EP1) ejerce un efecto compensatorio.

En cambio, cuando existe correlación genética positiva entre EP1 y NV, la respuesta se sobrestima como consecuencia del sesgo existente en los valores genéticos predichos. La sobrestimación se debe a la existencia de respuesta correlacionada en EP1, que incide de forma positiva sobre NV. La evolución de EP1, a medida que se suceden los ciclos de selección, hace que los animales con primeros partos producidos al final de la simulación estén afectados por una media de edad superior a los producidos por los animales de la base. En los primeros ciclos de selección no se detectó sesgo en la predicción de valores genéticos. En la Figura I.2 puede verse como los valores genéticos predichos, después de los diez ciclos de selección, están sobrestimados con independencia de la edad en la que se produce su primer parto. Para que no existiera sesgo sería preciso que los coeficientes de la regresión lineal de los valores genéticos sobre EP1 fueran coincidentes con los de los valores genéticos predichos sobre EP1. En la Tabla I.13 puede verse que el sesgo se debe más a las diferencias entre las pendientes que a las diferencias entre los términos independientes.

Figura I.2.- Valores genéticos medios reales (a) y predichos (\tilde{a}) en función de la edad al primer parto (EP1), obtenidos en el último ciclo de selección al omitir EP1 en el modelo de predicción del número de nacidos vivos.



Valores obtenidos después de simular un efecto EP1 de 0.02 lechones por día, siendo $r_G=0.28$, $h^2=0.06$ y $\sigma_{EP1}^2=900$.

Tabla I.13.- Coeficientes de la regresión ponderada (I: término independiente ; P: pendiente) de los valores genéticos reales (a) y predichos (\tilde{a}) sobre la edad al primer parto (EP1) cuando existe correlación genética (r_G) entre EP1 y el número de nacidos vivos (NV).

		$r_G = 0.00$		$r_G = 0.10$	
		I	P	I	P
$h^2=0.06$	a	1.0112	-0.0005	1.0251	0.0003
	\tilde{a}	1.0216 ns	0.0004 ns	1.0595 ns	0.0009 *
$h^2=0.12$	a	2.1284	-0.0007	2.1170	0.0003
	\tilde{a}	2.1418 ns	0.0007 ns	2.1801 ns	0.0016 **

Valores obtenidos para los animales con primeros partos en el ciclo 10 de selección, al omitir en el modelo de evaluación un efecto EP1 de 0.02 lechones por día con $\sigma_{EP1}^2=900$.

Contraste entre valores de I y P dentro de h^2 ; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; ns: no significativo.

4.1.2.2.- Efectos de manejo que inciden en cerdas múltiparas.

Como ejemplo de efectos que inciden en todos los partos excepto el primero, se han considerado la duración de la lactación (DL) y el número de lechones destetados (ND).

Los resultados obtenidos al omitir el efecto DL en el modelo de predicción de NV se presentan en la Tabla I.14.

Tabla I.14.- Efecto de omitir la duración de la lactación (b_{DL}) en el modelo de evaluación del número de nacidos vivos sobre la respuesta (R) y la respuesta estimada (R_e).

h^2	0.06			0.12		
b_{DL}	0	0.036		0	0.036	
σ_{DL}^2	0.0	16	36	0.0	16	36
R	1.10	1.07	1.08	2.26	2.27	2.29
R_e	1.09	1.09	1.08	2.26	2.28	2.29

El error empírico máximo fue de 0.01 para $h^2=0.06$, y de 0.02 para $h^2=0.12$.

La respuesta obtenida al omitir el efecto DL no difirió de la obtenida cuando el modelo de evaluación fue igual al de simulación ($b_{DL}=0$). No se detectó sesgo ni en la predicción de los valores genéticos ni en la estima de la respuesta a la selección. La escasa influencia de DL puede explicarse por el hecho de que esta variable incide de forma repetida sobre un mismo animal. Así, el sesgo en la predicción se amortiguará si el efecto tiene sentidos opuestos respecto a la media en los diferentes ciclos productivos. Por otro lado, en la simulación, la media de DL permanece constante a lo largo del tiempo y por tanto, dentro de generación, todos los animales se ven afectados de forma similar.

Los resultados obtenidos al omitir el efecto ND en el modelo de predicción de NV se presentan en la Tabla I.15.

Tabla I.15.- Efecto de omitir el número de destetados (b_{ND}) en el modelo de evaluación del número de nacidos vivos sobre la respuesta (R) y la respuesta estimada (R_e).

h^2	0.06			0.12		
b_{ND}	0.00	-0.05	-0.10	0.00	-0.05	-0.10
R	1.10	1.08	1.11	2.26	2.27	2.26
R_e	1.09	1.06	1.06	2.26	2.23	2.18

El error empírico máximo fue de 0.012 para $h^2=0.06$ y de 0.018 para $h^2=0.12$.

Para los valores del efecto de ND considerados (-0.05 y -0.10 lechones por día) la respuesta no se vio afectada por omitir el efecto en el modelo de evaluación. Para que la respuesta se vea afectada sería necesario que el efecto ND fuera mayor. En un ensayo realizado con $b_{ND}=-0.9$ la respuesta se redujo en un 7% para los dos valores de heredabilidad considerados.

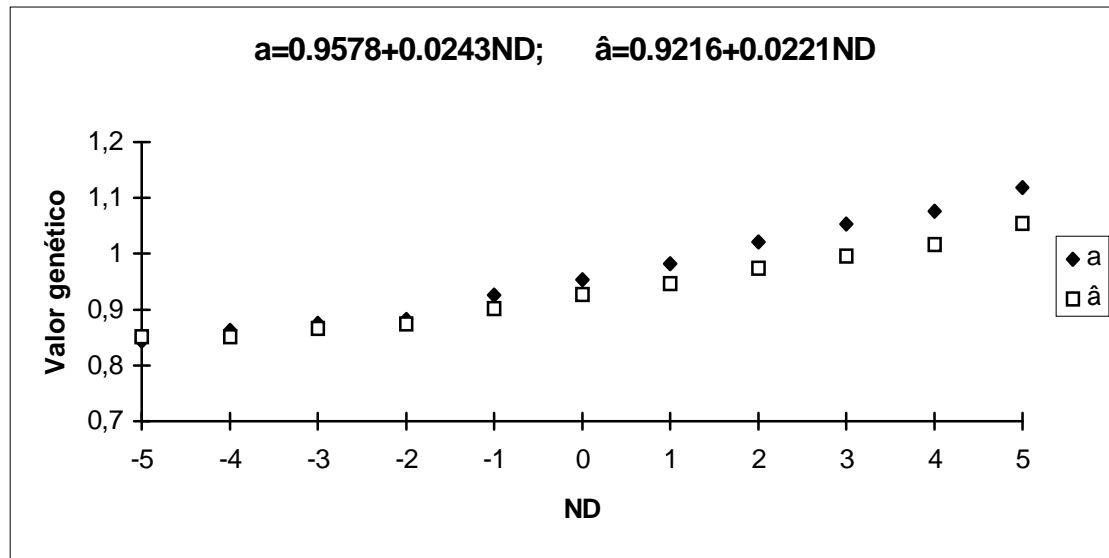
La omisión del efecto ND conlleva a infraestimar la respuesta; en el caso más desfavorable ($b_{ND}=-0.10$ y $h^2=0.06$) la respuesta estimada fue un 4.5% menor que la realmente obtenida. El sesgo en la respuesta se produce porque a medida que se suceden los ciclos de selección se incrementa ND y los animales están más penalizados por su efecto negativo.

La confusión entre NV y ND incide también en la predicción de los valores genéticos de los diferentes animales. En la Figura I.3 y en la Tabla I.16 puede verse como existió infraestimación, que afectó en mayor medida a los partos producidos en los últimos ciclos de selección, y precedidos de valores de ND altos. La respuesta correlacionada en ND hace que, a medida que se suceden los ciclos de selección, el punto en el que se obtienen predicciones insesgadas

se desplace hacia valores negativos de ND, lo que explica que se infraestimen preferentemente los animales con partos precedidos de ciclos productivos con prolificidades altas. En el caso extremo de partos precedidos por un ND superior a la media en 5 lechones, la infraestimación en la predicción de valores genéticos fue, para las dos heredabilidades consideradas, próxima al 4%.

El sesgo producido por la incidencia diferencial de ND a lo largo de los ciclos de selección puede ser menor al que cabría esperar, dado que el efecto sobre un mismo animal puede verse compensado entre partos y que puede ser recogido en parte por el GAE, de forma similar a lo que sucedía al omitir DL.

Figura I.3.- Valores genéticos medios reales (a) y predichos (\hat{a}) en función del numero de destetados (ND), obtenidos al omitir ND en el modelo de predicción del número de nacidos vivos.



Valores obtenidos para los animales con partos en el ciclo 10 y después de simular un efecto ND de -0.1 lechones por día, siendo $h^2=0.06$.

Tabla I.16.- Coeficientes de la regresión ponderada (I: término independiente; P: pendiente) de los valores genéticos reales (a) y predichos (\hat{a}) sobre el número de destetados (ND).

	$h^2=0.06$		$h^2=0.12$	
	I	P	I	P
a	0.9578	0.0243	1.9476	0.0466
\tilde{a}	0.9216 *	0.0221 ns	1.8756 *	0.0448 ns

Valores obtenidos para los animales con partos en el ciclo 10 de selección y después de omitir en el modelo de evaluación el efecto ND ($b_{ND}=-0.1$ lechones por día).

Contraste entre valores de I y P dentro de h^2 ; * $p<0.05$; ns: no significativo.

4.2.- EFECTO GRANJA-AÑO-ESTACIÓN.

4.2.1.- POBLACIONES DE CAMPO.

4.2.1.1.- Componentes de varianza.

La forma de definición (T, M, S) del GAE no comportó variaciones relevantes en los parámetros genéticos estimados. Los valores obtenidos para T, tratado como fijo, se corresponden con los presentados previamente en la Tabla I.8 para el modelo base (modelo OP). No se dan los resultados obtenidos para los modelos M y S, dado que no presentaron diferencias respecto al modelo T. La escasa variabilidad en las estimas de la heredabilidad obtenidas con los diferentes modelos puede poner de manifiesto que existe un ajuste similar del mérito genético en las diferentes granjas, años y estaciones, con independencia del modelo considerado. Presinger *et al.* (1986) presentan reducciones de la h^2 al disminuir el tamaño del grupo de comparación, lo que probablemente sea debido a no incluir la matriz de parentesco y a trabajar con granjas de tamaño más reducido en relación a las aquí analizadas.

El tratamiento del GAE como efecto aleatorio (A), en relación a tratarlo como fijo (F), comportó un leve incremento de la estima de la heredabilidad, que tendió a ser mayor a medida que se reducía el tamaño del grupo de contemporáneas. Así, para el modelo con el GAE definido como T el incremento fue del 4, 6, 10 y 4 % en LD-1,

LW-1, LD-2 y LW-2 respectivamente; y para el modelo S el incremento fue del 7, 25, 1 y 35% en estas mismas poblaciones.

Las estimas de la varianza asociada al GAE, al tratar este efecto como aleatorio, se presentan en la Tabla I.17. A medida que se realiza una agrupación estacional más pequeña la fracción de varianza que recoge el GAE se incrementó. Así, al considerar el grupo de comparación trimestral, la varianza de este efecto osciló entre el 0.9 y 2.3%, llegando a ser del 3.6% al realizar agrupaciones de parto semanales. El incremento refleja la variabilidad existente dentro de trimestre y mes, que puede ser motivada por variaciones climáticas o del manejo de los animales.

Tabla I.17.- Estimaciones (\pm s.e.) de la varianza asociada al efecto granja-año-estación (GAE) en relación a la varianza fenotípica según la agrupación de partos considerada: trimestral (T), mensual (M) o semanal (S).

GAE	LD-1	LW-1	LD-2	LW-2
T	0.009 \pm 0.003	0.010 \pm 0.006	0.012 \pm 0.003	0.023 \pm 0.005
M	0.014 \pm 0.003	0.013 \pm 0.006	0.017 \pm 0.003	0.033 \pm 0.005
S	0.019 \pm 0.004	0.018 \pm 0.007	0.028 \pm 0.004	0.036 \pm 0.006

4.2.1.2.- Contraste de modelos.

La inclusión en el modelo del efecto GAE considerado como fijo fue siempre significativo ($p < 0.01$). Para cada población, el GAE que comportó menor varianza residual (Tabla I.18) fue diferente: M en LD-1, T en LW-1 y S en LD-2 y LW-2. A estas agrupaciones de partos les corresponde un tamaño medio del grupo de comparación de 43, 86, 16 y 9 respectivamente. Esto pone de manifiesto que no parece que el tamaño del grupo de comparación sea el único factor a tener en cuenta para explicar las variaciones en varianza residual.

Tabla I.18.- Varianza residual asociada a los modelos que contemplan diferentes definiciones del efecto granja-año-estación (GAE), tratado como efecto fijo: agrupación de partos trimestral (T), mensual (M) y semanal (S).

GAE	LD-1	LW-1	LD-2	LW-2
T	5.136	6.471	5.159	5.410
M	5.110 **	6.483 ns	5.131 **	5.332 **
S	5.108 ns	6.477 ns	5.082 **	5.268 **

Cada modelo se compara con el jerárquico superior; ** $p < 0.01$; ns: no significativo.

Al tratar el GAE como efecto aleatorio la varianza residual de los modelos fue similar (variación máxima 0.5%) a la obtenida con el tratamiento F. Con independencia de la agrupación de partos considerada (T, M ó S), la varianza de GAE difirió estadísticamente de cero ($p < 0.01$). En la mayoría de poblaciones también fue diferente la varianza estimada entre semanas en relación a la varianza entre trimestres: LD-1 ($p < 0.01$), LD-2 ($p < 0.01$) y LW-2 ($p < 0.05$). En ninguna población fue posible rechazar la hipótesis de igualdad entre la varianza entre trimestres y meses. En las poblaciones LW-1, LD-2 y LW-2 la mejor agrupación de partos, en términos estadísticos, fue coincidente con independencia de la forma de tratar el GAE (F ó A).

La capacidad de predicción entre submuestras (Tabla I.19) fue sistemáticamente mejor con el tratamiento A que con el F.

Tabla I.19.- Efecto del tamaño de grupo de comparación (T: trimestral, S: semanal) y de su tratamiento como efecto fijo (F) o aleatorio (A) en términos de error cuadrático medio de predicción.

	LD-1	LW-1	LD-2	LW-2
T(F)	5.962	7.465	5.665	6.038
S(F)	6.177	7.959	5.766	6.224
T(A)	5.831	7.363	5.632	5.977

S(A)	5.834	7.283	5.624	5.971
------	-------	-------	-------	-------

Al disminuir el tamaño del GC tendió a mejorar la capacidad predictiva en todas las poblaciones con el tratamiento A y a empeorar con el tratamiento F. Este empeoramiento puede ser debido al incremento del número de coeficientes a estimar y, por consiguiente, de su error de estimación. De todas formas, las variaciones fueron siempre de escasa magnitud, por lo que es difícil tomar decisiones en base a las mismas.

No considerar la variación entre granjas, años y estaciones en el modelo incidió en la predicción de valores genéticos, con pérdidas de respuesta esperada de hasta el 5%.

Cuando el GAE se incluye en el modelo de evaluación, la forma de agrupar los partos (T, M, S) y la forma de tratamiento (F, A) no comportó variaciones importantes en la ordenación de los animales. En la Tabla I.20 pueden verse los resultados para los casos extremos de agrupación de partos (T y S). En todos los casos la correlación entre valores genéticos se mantiene cercana al valor 0.98. La pérdida de respuesta esperada al contrastar las predicciones bajo el modelo T frente a S, tratados como F o A, fue inferior al 1%.

Tabla I.20.- Coeficientes de correlación entre valores genéticos predichos mediante los modelos que consideran el grupo de comparación trimestral (T) o semanal (S), tratado como fijo (F) o aleatorio (A).

MODELO	RAZA	T(F)	S (F)	T (A)	S (A)
T(F)	LD		0.99	0.99	0.98
	LW		0.98	0.99	0.97
S (F)	LD	0.97		0.98	0.98
	LW	0.98		0.97	0.98
T (A)	LD	0.99	0.96		0.99

	LW	0.99	0.98		0.99
S (A)	LD	0.98	0.97	0.99	
	LW	0.97	0.96	0.99	

Bajo la diagonal para las poblaciones de la empresa 1 y encima de la diagonal para las poblaciones de la empresa 2.

Los resultados previos parecen indicar que, en estas poblaciones, la forma de realizar la corrección ambiental no es particularmente importante, probablemente por que el GAE representó menos del 4% de la varianza total y por disponer de suficiente cantidad de información.

4.2.2.- POBLACIÓN SIMULADA.

El efecto GAE puede considerarse también como efecto no relacionado con NV y que incide sobre todos los ordenes de parto. Los resultados obtenidos, para las distintas situaciones tratadas, se presentan en la Tabla I.21.

Tabla I.21.- Efecto de la definición y tratamiento del grupo de comparación sobre la respuesta (R) y la respuesta estimada (R_e) cuando existe tendencia ambiental nula ($b=0$) o positiva ($b>0$), siendo $\sigma_T^2 = \sigma_M^2 = \sigma_S^2$.

h^2	GC	FIJO				ALEATORIO			
		$b = 0$		$b > 0$		$b = 0$		$b > 0$	
		R	R_e	R	R_e	R	R_e	R	R_e
0.06	T	1.14	1.15	1.14	1.16	1.15	1.15	1.14	1.67
	M	1.13	1.14	1.14	1.15	1.14	1.14	1.14	1.85
	S	1.10	1.11	1.10	1.10	1.13	1.14	1.12	1.95
	S_M	1.13	1.16	1.14	1.17	1.14	1.15	1.12	1.85
	S_T	1.14	1.17	1.13	1.17	1.14	1.17	1.13	1.64
0.12	T	2.34	2.38	2.38	2.38	2.38	2.37	2.34	2.93
	M	2.33	2.36	2.33	2.34	2.33	2.34	2.37	2.65
	S	2.28	2.30	2.29	2.31	2.34	2.35	2.33	3.27
	S_M	2.34	2.38	2.33	2.38	2.37	2.38	2.32	3.13
	S_T	2.36	2.41	2.36	2.41	2.36	2.40	2.29	2.90

Agrupación de partos T: trimestral; M: mensual; S: semanal; S_M: semanal evaluado como mensual; S_T: semanal evaluado como trimestral.

El error empírico máximo fue de 0.01, para $h^2=0.06$, y de 0.02 para $h^2=0.12$.

De los resultados se desprende la escasa influencia del tamaño del GAE en la respuesta a la selección obtenida. El tamaño medio mínimo del grupo de comparación considerado fue de 8 registros. Dado que los candidatos a la selección en cada estación son

genéticamente similares, se amortiguan las posibles diferencias entre alternativas. La forma de tratamiento del GAE (fijo *vs.* aleatorio) incidió de forma diferencial sobre la respuesta en función del tamaño del grupo de comparación y de si existe o no tendencia ambiental. La reducción del tamaño del grupo de comparación y la ausencia de tendencia ambiental favorecen el tratamiento aleatorio.

Con el tratamiento del GAE como efecto fijo, la respuesta tendió a descender al reducir el tamaño del grupo de comparación. El descenso de respuesta fue del orden del 3% (S frente a T) para las dos heredabilidades consideradas. La respuesta tendió a restablecerse cuando se simuló como S y se evaluó como T o M. La respuesta se estimó de forma insesgada cuando fueron coincidentes los modelos de simulación y evaluación (S, M, T). En cambio, cuando se simuló como S y se evaluó como M (S_M) o T (S_T) tendió a sobrestimarse la respuesta, por no considerar adecuadamente la variabilidad dentro de M o T.

Con el tratamiento aleatorio del GAE, la respuesta tendió a incrementarse al reducir el tamaño del grupo de comparación. En condiciones de campo el sesgo en la estimación del GAE estará condicionado a la incertidumbre existente en la varianza asociada al efecto y a su asociación con el valor genético. En ausencia de tendencia ambiental el comportamiento en la estima de la respuesta fue similar a cuando el GAE se trató como fijo. Cuando existe tendencia ambiental la respuesta se sobrestima, dado que se produce asociación genética entre animales y GAE. El sesgo fue mayor a medida que se redujo el tamaño del grupo de comparación y para valores bajos de heredabilidad. Así, por ejemplo, al considerar el GAE semanal la sobrestimación fue del 74% y 40% para $h^2=0.06$ y $h^2=0.12$ respectivamente.

Para obtener los resultados presentados en la Tabla I.21 se ha considerado igual σ_{gae}^2 con independencia de la agrupación de partos

considerada. En la Tabla I.22 se presentan los resultados obtenidos al considerar $\sigma_s^2 = 2\sigma_T^2$, dado que generalmente en campo $\sigma_s^2 > \sigma_M^2 > \sigma_T^2$. Estos resultados son similares a los presentados previamente en la Tabla I.21.

Tabla I.22.- Efecto de la definición y tratamiento del grupo de comparación (GC) sobre la respuesta (R) y la respuesta estimada (R_e) cuando existe tendencia ambiental nula ($b=0$) o positiva ($b>0$), siendo $\sigma_s^2 = 2\sigma_T^2$.

h^2	GC	FIJO				ALEATORIO			
		$b = 0$		$b > 0$		$b = 0$		$b > 0$	
		R	R_e	R	R_e	R	R_e	R	R_e
0.06	S	1.11	1.12	1.10	1.11	1.13	1.15	1.10	1.91
	S_T	1.15	1.19	1.13	1.18	1.13	1.17	1.14	1.51
0.12	S	2.27	2.27	2.27	2.29	2.34	2.34	2.34	3.20
	S_T	2.31	2.40	2.34	2.43	2.37	2.41	2.36	2.80

Agrupación de partos S: semanal; S_T: semanal evaluado como trimestral.

El error empírico máximo fue de 0.01, para $h^2=0.06$, y de 0.02 para $h^2=0.12$.

El comportamiento de la capacidad predictiva entre submuestras fue homogéneo, para todas las situaciones estudiadas, y acorde con los resultados obtenidos con datos de campo. El tratamiento aleatorio comportó una mejor capacidad de predicción entre submuestras en relación al tratamiento como fijo. De todas formas, entre las dos formas de tratamiento las diferencias en capacidad predictiva fueron escasas. En los casos analizados, podría decirse que el tratamiento aleatorio mejora la capacidad predictiva, pero no en magnitud suficiente como para que ello comporte incrementos significativos de respuesta.

5.- DISCUSIÓN.

La mejora genética en la especie porcina se basa fundamentalmente en la selección de los animales y en la utilización del cruzamiento para adaptarse a las necesidades de cada mercado. La creciente importancia de los caracteres reproductivos en el objetivo de selección de las líneas maternas, hace que el tamaño de la camada sea un carácter cada vez más relevante a efectos de selección. El interés y la previsible repercusión económica (Weeb y Bampton, 1987) justifican la prioridad del tamaño de la camada y los esfuerzos que actualmente se realizan para su mejora (Sorensen y Vernersen, 1991; Noguera *et al.*, 1994).

La eficacia de la selección depende, en parte, de la disponibilidad de predicciones del valor genético que permitan ordenar correctamente los animales en función de su potencial. La bondad de los predictores puede relacionarse con la información disponible, con el modelo genético y estadístico propuesto, y con el método de predicción utilizado. La estructura de los datos de campo puede suponer una limitación; los principales condicionantes hacen referencia a la cantidad y calidad de los datos fenotípicos y de genealogía disponibles.

La predicción de valores genéticos del tamaño de la camada en porcino se realiza generalmente a partir de un modelo animal unicarácter con medidas repetidas. Este modelo parece el más apropiado, dado que no hay evidencias claras de que exista relación entre el tamaño de la camada y los caracteres de crecimiento (Cleveland *et al.*, 1988; Haley *et al.*, 1988; Rydhmer *et al.*, 1992; Kerr y Cameron, 1996). Además, en las poblaciones analizadas no parece que exista heterogeneidad entre partos ni que los efectos maternos sean relevantes (Alfonso, 1995).

En general el modelo que se viene utilizando, con el objeto de corregir ambientalmente los datos, considera los efectos fijos del orden de parto, de la granja, del año y de la estación de parto. En algunos casos se incluyen otros efectos como la edad al parto (Bidanel y Ducos, 1993), la edad al primer parto (Andersen *et al.*, 1993) o el tipo de cubrición (Long *et al.*, 1990; Andersen *et al.*, 1993; Bidanel y Ducos, 1993). No se contemplan otros efectos relacionados con el manejo reproductivo del animal, aunque existen evidencias de su incidencia sobre el tamaño de la camada (Clark y Leman, 1986ab, 1987). Ignorar efectos relevantes, o considerarlos de forma errónea, conduce a obtener predicciones sesgadas de los valores genéticos (Henderson, 1975a). Una mejora en el ajuste ambiental debería contemplar la variabilidad existente dentro de estación, lo que puede realizarse considerando los efectos de manejo relevantes y/o modificando la definición y tratamiento de la estación.

En las poblaciones de campo analizadas, OP y EP manifestaron un efecto significativo en el modelo de predicción. En caso de tener que elegir entre ambas se obtendría un mejor ajuste incluyendo OP que EP. Ello indica que las variaciones entre partos son mayores que las variaciones dentro de parto. La significación de EP se debe principalmente a las variaciones de edad en el primer parto. La significación estadística de DL, IDCF y TCF, son acordes con los resultados presentados en las revisiones realizadas por Fahmy (1981) y por Clark y Leman (1986ab).

Dada la magnitud de los efectos estimados para EP1, DL e IDCF, y la variabilidad de estas variables, la incidencia de las mismas pueden llegar a explicar variaciones de hasta un lechón en NV. El efecto lineal de las mismas sobre NV es difícil que se mantenga en condiciones extremas, tal como se desprende de los resultados obtenidos por Noguera *et al.* (1983) y por Noguera y Gueblez (1984). En un futuro pueden ser más relevantes las variaciones en IDCF que

en DL, por ser menos controlables y por la tendencia actual a homogeneizar la DL.

La omisión de las variables EP1, DL o IDCF en el modelo de evaluación, en la medida que no estén relacionadas con NV, ejerce un efecto similar al que se produce por no considerar la existencia de otras formas de tratamiento preferencial. Estos efectos generan variación dentro de GAE que, al no ser contemplada en el modelo, causa sesgo. El sesgo aumenta con la magnitud e incidencia del efecto de manejo, tal como sucede con otras formas de tratamiento preferencial (Khun *et al.*, 1994; Khun y Freeman, 1995). La poca incidencia en la evaluación genética de los efectos de manejo considerados se debe a que EP1 incide en un solo parto, y a que el efecto de las variables DL e IDCF se amortigua por el hecho de que un animal puede verse afectado en sentidos opuestos, respecto a la media, en los diferentes partos.

La situación es más compleja cuando el efecto que se omite en el modelo está relacionado con el carácter que se pretende evaluar, tal como sucede con ND y es de esperar suceda con EP1. En general, dados los resultados obtenidos mediante, la respuesta a la selección no se verá afectada si se omiten efectos de manejo relacionados. En cambio, si existirá sesgo en la predicción de valores genéticos y en la estimación de la respuesta a la selección. En condiciones de campo, la mortalidad de lechones durante la lactación o la técnica de igualar el tamaño de la camada durante la lactación contribuirán a que el sesgo, por omitir ND, sea menor que el obtenido en la simulación. Omitir la información de un efecto de manejo relacionado con NV ejerce un efecto, sobre el sesgo, similar al que se produce al estimar la respuesta en un carácter correlacionado sin considerar la información del carácter seleccionado (Sorensen y Johanson, 1992).

De todas formas, cuando existe variación en el manejo de los animales, considerarla en el modelo de evaluación de NV puede evitar

fuentes de sesgo sin grandes inconvenientes. Esto sería concordante con lo que ya se está haciendo en Dinamarca (Andersen *et al.*, 1993) o en Francia (Bidanel y Ducos, 1993), donde se incluye la edad al primer parto en el modelo de evaluación del tamaño de la camada.

Una vez incluido el GAE como efecto fijo en el modelo, la forma de agrupar los partos dentro de estación (T, M, S) comportó algunas diferencias en la bondad de ajuste. Así, en las poblaciones LD-2 y LW-2, la agrupación S supuso una reducción significativa de varianza residual en relación a las agrupaciones M o T. En las poblaciones LD-1 y LW-1 las agrupaciones que comportaron menor varianza residual fueron la M y T respectivamente. Estas variaciones en la bondad de ajuste no se tradujeron en diferencias relevantes en la predicción de valores genéticos. En este sentido, la respuesta obtenida mediante simulación fue también similar para las tres agrupaciones de partos consideradas.

El efecto limitante del tamaño del grupo de comparación tratado como fijo, puesto de manifiesto en base al modelo macho en vacuno (p.e. Van Vleck, 1987; Schmitz, 1991; Ugarte *et al.*, 1992; Visscher y Goddard, 1993), no parece que sea relevante en estas poblaciones. En la situación más extrema, el tamaño del grupo de contemporáneos considerado fue de 8. En porcino, el manejo de los animales por lotes semanales hace que, en la práctica, existan pocas situaciones en las que el tamaño del grupo de contemporáneos sea inferior a 8. El menor intervalo entre partos y la mayor prolificidad de la especie porcina, en relación al vacuno, tienden a aumentar la representatividad dentro de grupo. Además, la utilización del modelo animal, frente al modelo macho, tiende a favorecer la conexión entre los diferentes grupos. Lofgren y Stewart (1994) y Tosh y Wilton (1994), analizando datos simulados en porcino, no encuentran incrementos de precisión relevantes al aumentar el tamaño de GC por encima de 5.

Al tratar el GAE como aleatorio, en las poblaciones de campo aquí analizadas, las estimas de la varianza asociada a este efecto oscilaron entre el 1 y 4% de la total. En todos los casos (poblaciones y agrupaciones de partos) los valores fueron estadísticamente diferentes de cero ($p < 0.01$). El tratamiento aleatorio, en relación al fijo, comportó mayores estimas de la heredabilidad. De forma similar a lo obtenido por Estany y Sorensen (1995), el incremento de heredabilidad no superó en ningún caso el 10%. Las variaciones en la forma de tratamiento no comportaron cambios relevantes en la ordenación de los animales, con correlaciones próximas a 0.97 en todos los casos. La respuesta obtenida después de diez ciclos de selección en la población simulada fue similar, con independencia de la forma de definición y tratamiento del GAE. El tratamiento aleatorio del grupo de comparación puede ser favorable cuando, tratado como fijo, el tamaño sea limitante (Van Vleck, 1987; Dempfle, 1989). Para tamaños medios del grupo, entorno a 8 registros por GAE, Estany y Sorensen (1995) encuentran una mejora en la capacidad predictiva del modelo con el tratamiento del GAE como aleatorio. Los resultados obtenidos en el presente trabajo son concordantes con los obtenidos por Estany y Sorensen (1995) y por Frey *et al.* (1997). Además, en todos los casos tratados, con el tratamiento aleatorio se obtiene más respuesta que con el tratamiento fijo, aunque en la simulación realizada las diferencias no fueron significativas.

En presencia de tendencia ambiental en el efecto GAE el tratamiento aleatorio conduce a predicciones sesgadas. El sesgo se produce por la asociación existente entre animales y GAE tal como sucede en otras situaciones (p.e. Van Vleck, 1987; Jensen, 1987; Henderson, 1990b). En la población simulada, la respuesta no se vio afectada por la existencia de tendencia ambiental. Ello en parte se debe a que, en todo momento, existe poca variación en el número de partos de las reproductoras activas, por haber fijado su vida máxima útil en dos años. Ello hace que los padres de los animales candidatos

a la selección se hayan visto afectados por una media ambiental similar.

Todo parece indicar que el modelo utilizado actualmente para la predicción de valores genéticos del tamaño de la camada es suficientemente operativo. La consideración de EP1 o TCF, aunque no imprescindible a efectos de selección, permitiría mejorar el ajuste y evitaría posibles fuentes de sesgo sin incrementos relevantes en las necesidades computacionales. Paralelamente, y con finalidad similar, en las poblaciones LD-1, LD-2 y LW-2, podría plantearse una agrupación de registros mensual. Sin embargo, el reducido tamaño de la población LW-1 hace que no sea aconsejable cambiar la agrupación de partos actualmente utilizada. No existen evidencias de que el tratamiento del GAE como efecto aleatorio presente grandes ventajas frente al tratamiento como fijo; y en cambio, puede comportar inconvenientes si existen asociaciones desconocidas.

6.- CONCLUSIONES.

Dados los resultados obtenidos en el presente trabajo, a continuación se exponen las conclusiones que de ellos se derivan en relación a las poblaciones analizadas y a los objetivos propuestos.

1 - El efecto de la edad de la cerda al parto, los efectos relacionados con el ciclo precedente (duración de la lactación, intervalo destete-cubrición fértil) y el efecto del tipo de cubrición fértil incidieron de forma significativa sobre el número de lechones nacidos vivos por parto.

2.- Incluir los efectos de manejo en el modelo de evaluación del tamaño de la camada no condujo a mejorar la respuesta obtenida, pero su omisión induce a sesgar la predicción de los valores genéticos y la estimación de la respuesta a la selección.

3 - A medida que se reduce el tamaño del grupo de comparación la respuesta tiende a reducirse, tanto si el grupo de comparación se trata como efecto fijo o como aleatorio. Por tanto la agrupación trimestral de partos realizada actualmente es operativa para seleccionar por tamaño de la camada.

4 - No existen evidencias suficientes que permitan justificar el tratamiento aleatorio del efecto granja-año-estación en el modelo de evaluación del número de lechones nacidos vivos.