

**UNIVERSITAT DE LLEIDA**  
*Departament de Producció Animal*

**EVALUACIÓN GENÉTICA  
DE REPRODUCTORES PORCINOS  
EN POBLACIONES ABIERTAS.**

Daniel Babot Gaspa

TESIS DOCTORAL  
Lleida, 1997

## **1.- INTRODUCCIÓN.**

La mayoría de poblaciones porcinas de selección, y en particular las españolas, son o han sido poblaciones abiertas. Los dos objetivos principales que se han argumentado para la apertura de los núcleos son el control de la consanguinidad y la incorporación de animales de alto valor genético. Analizar las ventajas de la incorporación de animales en términos de revalorización genética de las poblaciones no es evidente, dada la dificultad de establecer comparaciones objetivas entre animales de diferentes orígenes. Sin embargo, cabe esperar que existan diferencias entre poblaciones y que, en algunos casos, éstas puedan ser importantes. Por ejemplo, Estany *et al.* (1993b), analizando los datos de animales de dos orígenes sujetos a igual ambiente y manejo, encontraron una diferencia de 0.7 lechones nacidos por parto. Aunque las diferencias sean importantes, la utilidad de la incorporación de animales y de la selección posterior se verá reducida si en la predicción de valores genéticos no se tienen en cuenta estas diferencias.

Contemplar las diferencias existentes entre poblaciones puede realizarse utilizando el modelo de grupos genéticos para la predicción de valores genéticos. Thompson (1979) propone un modelo en el que el grupo de un animal queda definido por la semisuma del de sus padres (modelo de grupos acumulados). Este modelo aditivo de grupos fue extendido a un modelo animal por Robinson (1986) y Westell *et al.* (1988). Así, aplicando recurrentemente la estrategia de Thompson puede deducirse la media genética de un grupo de animales con una composición genética determinada en función de los grupos originales. La implementación de este modelo en las ecuaciones del modelo mixto (MME: *Mixed Model Equations*) y las hipótesis asumidas han sido expuestas por Quaas (1988). Las principales hipótesis del modelo de grupos hacen referencia a la aditividad del efecto grupo, la igualdad de

varianza genética dentro de grupo y la condición aleatoria de la muestra que define los animales base de cada grupo. Posteriormente, el algoritmo ha sido extendido para el caso multicarácter (Da y Grossman, 1991), para tomar en consideración los efectos maternos (Van Vleck, 1990; Cantet *et al.*, 1992a,b) y para considerar varianzas heterogéneas (Arnold *et al.*, 1992; Lo *et al.*, 1993; Cantet y Fernando, 1995). Unas aplicaciones al porcino, en condiciones de campo, son los modelos de grupos presentados por Sorensen (1990 y 1991) y Bidanel y Ducos (1993), para el número de nacidos totales, y el de Ducos *et al.* (1993) para analizar los caracteres de crecimiento en Francia. El modelo de grupos genéticos también ha sido implementado desde un enfoque bayesiano por Varona (1994) y aplicado al porcino por Rodríguez *et al.* (1996).

Los modelos de predicción de valores genéticos utilizados en algunos países (p.e. Long *et al.*, 1990; Knap, 1993; Sehested y Ianssen, 1993) y en concreto en las poblaciones de selección analizadas en el presente trabajo (Estany *et al.*, 1993a) no contemplan grupos genéticos.

Los objetivos más relevantes que motivan la inclusión de grupos genéticos en el modelo de evaluación son: considerar los efectos de la selección cuando no se dispone de datos o la genealogía es incompleta, o considerar los efectos derivados de la apertura de las poblaciones. En ambos casos se requiere una estrategia de agrupación de animales, que en general es un tanto arbitraria. Con el objeto de tomar en consideración el efecto de la selección, Westell *et al.* (1988) sugieren la formación de los grupos considerando las cuatro vías de difusión de genes, conjuntamente con la época de nacimiento de los parentales. Esta estrategia, con algunas modificaciones, ha sido aplicada en los modelos de evaluación utilizados en vacuno (p.e. Cañon y Chesnais, 1989) o caprino (p.e. Wiggams *et al.*, 1988). Cuando existe flujo de animales entre poblaciones, y para tener en cuenta las diferencias entre ellas, los grupos generalmente se definen por el origen de los animales. En porcino, Sorensen (1990, 1991) propone la agrupación por origen

(hasta 7 grupos) en las poblaciones porcinas de Dinamarca. En la práctica generalmente coexisten los efectos de la selección y de la importación, siendo necesario combinar las dos estrategias básicas de agrupación. Por ejemplo, Rodríguez *et al.* (1996) consideran dos grupos por año de nacimiento dentro de un mismo origen en una población *Landrace* y Bidanel y Ducos (1993) proponen la agrupación por origen y año de nacimiento (hasta 78 grupos) en las poblaciones francesas. En cualquier caso, la consideración de grupos genéticos y la estrategia de definición de los mismos incidirá en la estimación de parámetros genéticos, en la estimación de efectos fijos y en la predicción de efectos aleatorios.

La inclusión de grupos implica una redefinición de la población base y, por tanto, afecta directamente a la estimación de los parámetros genéticos (Van der Werf y Thompson, 1992). Para el tamaño de la camada, Estany y Sorensen (1995) encuentran que la heredabilidad estimada se reduce hasta en un 10% al incluir grupos para considerar las diferencias entre poblaciones. En cambio, Li y Kennedy (1994ab) analizando los caracteres grasa dorsal y edad a peso fijo presentan valores de heredabilidad mayores (hasta en un 15%) al incluir grupos con el objeto de contemplar los efectos de la selección. Rodríguez *et al.* (1996), agrupando para tener en cuenta de forma simultánea los efectos de la importación y de la selección encuentran incrementos de menor magnitud (máximo 5%) en la heredabilidad de la grasa dorsal y de la edad a peso fijo. Por tanto, la finalidad de la incorporación de los grupos y la estructura de datos puede ser determinante en la magnitud y sentido del efecto de la inclusión de los grupos sobre la estimación de los parámetros genéticos. De todas formas, el sesgo en la estimación de parámetros genéticos es difícil de evitar. Aun y en el caso de tratar los animales de la base como efectos fijos, como caso extremo de agrupación, no se evita el sesgo motivado por la selección continuada sobre los descendientes de la base (Van der Werf, 1992). Además, el sesgo en los parámetros genéticos incide indirectamente en la estimación de efectos fijos y predicción de efectos aleatorios.

La bondad de la estimación de las diferencias entre grupos depende del grado en que se incumplan las hipótesis genéticas asumidas y de la estructura de datos: el número de observaciones por grupo, la variabilidad en la composición genética de los animales presentes, la existencia o no de multicolinealidad, o del grado de conexión entre grupos. Así, un elevado número de grupos supone diluir la información en la estimación de muchos coeficientes con menor precisión. Adicionalmente, es más fácil incurrir en problemas de desconexión y de multicolinealidad que imposibilitan o dificultan la estimación de diferencias. Por el contrario, un escaso número de grupos permite disponer de más información para cada uno de ellos, aunque no se modelen tan bien las diferencias reales en la población base. Una situación de compromiso puede ser la planteada por Kennedy (1981) y Foulley *et al.* (1990), quienes cuestionan el interés de introducir los grupos en el modelo de evaluación cuando la diferencia entre dos grupos no es suficientemente grande en relación a su error de estimación.

Además de las hipótesis propias del modelo de grupos (Quaas, 1988) es necesario cumplir con las de la metodología empleada para la resolución del mismo. El uso generalizado de la metodología BLUP (*Best Linear Unbiased Predictor*) en la predicción de valores genéticos (Ducos *et al.*, 1992), hace que éste sea también el método más utilizado en la resolución del modelo de grupos. Henderson (1973) presenta las MME y expone las propiedades de método BLUP. Aunque de forma general este método permite contemplar los efectos de la selección (Henderson 1975b), en la práctica las MME más utilizadas se corresponden con las obtenidas a partir del modelo de Henderson (1973) sin selección. En este caso es necesario destacar la necesidad de que la selección practicada esté contenida en los datos y se haya realizado utilizando un criterio lineal que no dependa de los efectos fijos, por tanto que sea invariante por traslación (Henderson, 1984; Gianola *et al.*, 1988). Cuando se incluyen grupos genéticos en el modelo de evaluación, el criterio de selección depende de las diferencias entre grupos estimadas y no se cumple la hipótesis de

invarianza por traslación (Gianola *et al.*, 1988; Henderson, 1990b). El incumplimiento de esta hipótesis conduce a estimadores y predictores sesgados. Existe la posibilidad de utilizar unas ecuaciones del modelo mixto modificadas (MMME) para hacer frente a esta situación y poder obtener BLUP (Henderson, 1975b). En todo caso es difícil acotar en que condiciones es posible maximizar la respuesta a la selección; Fernando y Gianola (1990) obtienen mayor respuesta utilizando estimadores de los grupos sesgados (MME) pero con menor error cuadrático medio (ECM), que utilizando estimadores insesgados (MMME) a costa de incrementar ECM. Tal como ya apuntan Gianola *et al.* (1988) esto plantea el interrogante respecto a qué tipo de predictores deben usarse para maximizar la respuesta. En este contexto se ha propuesto el tratamiento de los grupos como efectos aleatorios (Benyshek *et al.*, 1994) o el uso de estimadores de efectos fijos con menor ECM que los estimadores insesgados (Weigel *et al.*, 1991). Sullivan y Schaeffer (1994) encuentran un incremento de la precisión en las evaluaciones al tratar los grupos como efectos aleatorios en relación a tratarlos como fijos. Foulley *et al.* (1990), en un contexto bayesiano, proponen asumir una distribución *a priori* para los grupos y tener en cuenta la incertidumbre en el proceso de estimación. El uso de estimadores sesgados puede ser aventurado dado que no se conoce en qué condiciones garantizan que la respuesta esperada sea máxima.

Tanto la decisión de importar animales como la relativa al modelo de evaluación más adecuado conllevan implícitamente situarse en un ambiente de riesgo. La teoría de la decisión permite contemplar el riesgo y objetivar la toma de decisiones relativas a las cuestiones planteadas previamente.

La teoría de la utilidad requiere que las decisiones puedan ser evaluadas por sus consecuencias y que éstas puedan ser expresadas en términos numéricos mediante una función de utilidad. La decisión más satisfactoria será la que comporte una máxima utilidad esperada. Dada la dificultad de caracterizar con exactitud la función de utilidad (Berger, 1985) generalmente se utilizan formas analíticas, función de

las consecuencias y de la actitud del decisor frente al riesgo, menos realistas pero más funcionales. Este enfoque ha sido utilizado en el contexto de la mejora animal para elegir entre esquemas de selección (Meuwissen, 1991; Woolliams y Meuwissen, 1993; Wyler *et al.*, 1994), para optimar la selección entre un conjunto de animales (Meuwissen y Woolliams, 1994) y para elegir entre modelos de evaluación (Alfonso, 1995).

En las poblaciones porcinas de selección españolas la introducción de animales del exterior ha sido una práctica generalizada. Dado que no se conocen las diferencias existentes entre las poblaciones de origen y de destino será necesario estimar estas diferencias y contrastar las propiedades de la estimación. También será necesario determinar hasta qué punto la importación de animales puede contribuir a la revalorización genética de nuestras poblaciones.

## 2.- **OBJETIVOS.**

Se plantean los siguientes objetivos, que se abordan a partir de los datos producidos en cuatro poblaciones de selección españolas (Objetivos 1º y 2º) y en una población simulada (Objetivos 3º, 4º y 5º):

1º- Estimar las componentes de varianza de los caracteres número de lechones nacidos vivos, espesor de grasa dorsal y ganancia media diaria de peso utilizando el modelo de grupos genéticos.

2º- Estimar las diferencias genéticas entre animales procedentes de distintos orígenes de importación para los caracteres número de lechones nacidos vivos, ganancia media diaria de peso y espesor de tocino dorsal.

3º- Evaluar el modelo de grupos genéticos como procedimiento para estimar diferencias entre orígenes de importación.

4º- Evaluar el comportamiento del modelo de grupos genéticos en la predicción del valor genético y en la estimación de la respuesta.

5º- Analizar distintas estrategias de incorporación de reproductores del exterior al núcleo de selección con objeto de mejorar el tamaño de la camada.



### **3.- MATERIAL Y MÉTODOS.**

#### **3.1.- DIFERENCIAS ENTRE ORÍGENES DE IMPORTACIÓN.**

##### **3.1.1.- MATERIAL ANIMAL.**

El material animal utilizado, para contrastar las diferencias existentes en la base de las cuatro poblaciones de campo analizadas, se corresponde con el descrito en el apartado 3.1.1 del Capítulo I (Tablas I.1 e I.2). Aquí únicamente se amplía la información relativa a la importación de animales (Tabla II.1), necesaria para definir los diferentes grupos genéticos, y la relativa a los caracteres controlados en granja al final del periodo de engorde (Tabla II.2).

**Tabla II.1.-** Distribución del número de animales (machos) importados en las diferentes poblaciones según el origen y el año de nacimiento.

ORIGEN	POBLACIÓN							
	LD-1		LW-1		LD-2		LW-2	
	años	animales	años	animales	años	animales	años	animales
FR	83 85-86	6 (6) 11 (11)	86	7 (7)	85-92	16 (16)	84-92	90 (31)
FR-A					86-89 90 91 92	198 (0) 254 (0) 334 (0) 267 (0)		
HO	87 89	5 (5) 3 (3)	86 87 88 89	6 (6) 42 (0) 16 (0) 53 (4)				

Para la interpretación de las siglas véase el texto.

El flujo de incorporación de animales foráneos a las cuatro poblaciones analizadas ha sido importante. Es necesario matizar que aunque los animales importados proceden de Francia y Holanda pueden representar muestras de diferentes poblaciones dentro de cada país, las cuales no fue posible diferenciar por no disponer de esa información. Los animales importados se destinan al núcleo de selección, excepto en la población LD-2 que incorpora hembras a multiplicación. En las poblaciones LD-1 y LD-2 todos los animales incorporados al núcleo son machos, mientras que en las LW-1 y LW-2 se incorporan tanto machos como hembras. Para definir los grupos genéticos se contemplan dos formas de agrupación: por país de origen (ORIGEN) y por año de nacimiento dentro de país de origen (ORIGEN\*AÑO). Se definen los grupos FR y HO, para animales procedentes de Francia y Holanda respectivamente. En la población LD-2, dado que se importan animales de dos orígenes diferenciados dentro de Francia, se define además el origen FR-A para diferenciarlo de FR, con la particularidad de que estos animales son destinados a una granja multiplicadora. La agrupación por año de nacimiento dentro de origen (ORIGEN\*AÑO) se realizó de forma que el porcentaje de genes presente en los animales activos procedente de cada grupo fuera superior al 5%.

Los datos de crecimiento analizados (Tabla II.2) han sido controlados en granja durante el mismo periodo que los caracteres reproductivos, pero únicamente en el núcleo. En todas las empresas los animales fueron alojados en grupo, en explotaciones propias, y alimentados *ad libitum* con pienso comercial. Los controles se realizaron al final del periodo de engorde, momento en que se registraba el tiempo entre nacimiento y control (EDAD, días), el peso (PESO, kilogramos) y la grasa dorsal medida mediante ultrasonidos en dos puntos equidistantes (4-5 cm.) de la línea media y a nivel de la última costilla. La variable espesor de tocino dorsal (ETD, milímetros) se corresponde al promedio entre las dos mediciones. La variable

ganancia media diaria (GMD, gramos por día) se obtiene de la relación PESO/EDAD.

**Tabla II.2.-** Descripción de la información de crecimiento y espesor de tocino dorsal, por tipo genético y sexo, de las poblaciones analizadas.

	LD-1				LW-1			
	HEMBRA (n=1095)		MACHO (n=6470)		HEMBRA (n=1302)		MACHO (n=1666)	
	<u>media</u>	<u><math>\sigma</math></u> <sup>Ψ</sup>	<u>media</u>	<u><math>\sigma</math></u>	<u>media</u>	<u><math>\sigma</math></u>	<u>media</u>	<u><math>\sigma</math></u>
EDAD (días)	178.0	9.6	173.3	10.0	182.3	9.9	180.0	9.6
PESO (Kg.)	99.3	10.3	101.9	11.5	100.5	11.5	101.9	10.9
ETD (mm.)	13.6	2.0	13.5	1.8	12.6	2.35	12.7	1.4
GMD (g/día)	528.4	55.6	588.5	62.6	551.5	58.5	566.6	57.3

	LD-2				LW-2			
	HEMBRA (n=3075)		MACHO (n=4195)		HEMBRA (n=1585)		MACHO (n=1911)	
	<u>media</u>	<u><math>\sigma</math></u>	<u>media</u>	<u><math>\sigma</math></u>	<u>media</u>	<u><math>\sigma</math></u>	<u>media</u>	<u><math>\sigma</math></u>
EDAD (días)	173.6	12.8	175.4	14.6	168.4	14.6	168.5	14.7
PESO (Kg.)	99.9	9.4	103.7	10.9	101.6	10.6	107.2	12.7
ETD (mm.)	12.5	2.9	11.3	2.5	12.8	2.9	12.0	2.55
GMD (g/día)	576.0	54.8	592.9	59.5	606.0	64.7	637.8	68.6

<sup>Ψ</sup> Desviación típica.

Para la interpretación de las demás siglas ver el texto.

En estas poblaciones únicamente se han controlado animales de un porcentaje reducido de las camadas producidas: 82, 79, 26 y 44 % para LD-1, LW-1, LD-2 y LW-2 respectivamente. En las camadas controladas, el número medio de hermanos completos fue superior a 3 en todas las poblaciones. Adicionalmente, los lotes estaban formados por muchos individuos de un mismo sexo, alternando en el tiempo el control de machos y hembras. Así, los lotes con un único sexo representaron el 43%, 18%, 72% y 44% del total en LD-1, LW-1, LD2

y LW-2 respectivamente. Esta forma de proceder se extiende también al control dentro de camada, pues el 75% (LD-1), 37% (LW-1), 55% (LD-2) y 57 % (LW-2) de las camadas contenían animales de un único sexo.

### **3.1.2.- MODELOS.**

Se utilizaron dos modelos mixtos, uno unicarácter para el número de lechones nacidos vivos (NV) y otro bicarácter para la ganancia media diaria de peso (GMD) y el espesor de tocino dorsal (ETD). En el modelo utilizado para NV se consideraron como efectos fijos el orden de parto (OP), la granja-año-estación de parto (GAE) y los grupos genéticos (GG). Los niveles del efecto OP se definieron de la siguiente manera: OP fue igual al ordinal de parto entre el parto 1 y 8 y en el siguiente nivel de OP se agruparon los registros de partos superiores al octavo. El GAE se formó por agrupación trimestral de partos (diciembre-enero-febrero; marzo-abril-mayo; junio-julio-agosto; septiembre-octubre-noviembre) dentro de granja y año. Como efectos aleatorios, en todos los casos, se consideraron el valor genético aditivo del animal (a), el efecto ambiental permanente (p) y el error (e). Los niveles de los efectos considerados pueden verse en la Tabla II.3.

**Tabla II.3.-** Niveles de los efectos considerados en los modelos de predicción de NV, GMD y ETD.

CARÁCTER	EFEECTO	LD-1	LW-1	LD-2	LW-2
NV	OP	9	9	9	9
	GAE	105	32	73	81
	GG <sup>ψ</sup>	3 y 5	3 y 6	3 y 6	2 y 2
	a	6756	1484	7499	4572
	p	3594	679	4316	2726
GMD	S	2	2	2	2
	L	110	69	126	76
	GG <sup>ψ</sup>	3 y 5	3 y 6	2 y 2	2 y 2
ETD	a	6756	1484	7499	4572
	c	2224	736	1915	1098

<sup>ψ</sup> Niveles para ORIGEN y para ORIGEN\*AÑO.  
Para la interpretación de las siglas véase el texto.

En el modelo bicarácter para GMD y ETD se incluyeron como efectos fijos, el sexo (S), el lote (L), la covariable edad al control (EDAD) y los grupos genéticos (GG). Como aleatorios se consideraron el valor genético aditivo del animal (a), la camada de nacimiento (c) y el término de error (e). Los niveles de los efectos considerados pueden verse en la Tabla II.3.

En todos los modelos los grupos genéticos fueron tratados de acuerdo a la metodología propuesta por Quaas (1988), considerando siempre todas las relaciones de parentesco disponibles.

### 3.1.3.- MÉTODOS.

#### 3.1.3.1.- Estimadores REML, BLUE y predictores BLUP.

Los estimadores REML de las componentes de varianza se han obtenido mediante el programa DFREML (Meyer, 1989, 1991ab). Para estimar las diferencias BLUE de cada grupo de importación respecto a la población receptora y para predecir los valores genéticos BLUP se ha utilizado el programa PEST (Groeneveld *et al.*, 1990). Las particularidades del procedimiento de estimación y predicción fueron las mismas que las descritas en el apartado 3.1.3 del Capítulo I. La obtención de BLUE y BLUP se ha llevado a cabo utilizando como componentes de varianza los valores REML estimados previamente con los mismos datos y modelos.

### **3.1.3.2.- Estimadores bayesianos.**

Las diferencias entre grupos y las componentes de varianza se obtuvieron a partir de su distribución marginal posterior, estimada ésta mediante muestreo de Gibbs (Gelfand y Smith, 1990; Casella y Edward, 1992). La obtención de densidades posteriores mediante muestreo de Gibbs requiere tres pasos sucesivos: uno, previo al muestreo, para determinar los requerimientos de muestreo que garanticen la convergencia (Etapa pre-muestreo); el siguiente, que comporta la obtención de una cadena de muestras de la distribución posterior, o muestreo propiamente dicho (Etapa de muestreo); y por último, uno posterior al muestreo, para estimar la densidad posterior y obtener los estadísticos de la misma (Etapa post-muestreo).

*Etapa pre-muestreo:* Para determinar el número de muestras necesarias y garantizar la convergencia se realizaron ensayos previos que fueron analizados mediante las técnicas descritas por Raftery y Lewis (1992) utilizando el programa GIBBSIT (Raftery y Lewis, 1995). Dadas las limitaciones computacionales (fundamentalmente tiempo de proceso), y dado que el principal objetivo era la estimación de los grupos genéticos, se consideró como longitud máxima de la cadena la que garantizaba un error no superior a 0.03 en la mediana estimada para estos efectos. Este valor se consideró suficiente para determinar diferencias relevantes.

*Etapa de muestreo:* Para la obtención de las distribuciones marginales posteriores se ha utilizado el programa MTGSAM (1995) que utiliza las técnicas del muestreo de Gibbs. El proceso de muestreo se implementó asumiendo distribuciones *a priori* uniformes acotadas para los efectos fijos y varianzas. El muestreo se implementó a partir de una única cadena de longitud 110.000, descartando las primeras 10.000 muestras y considerando los valores de muestreo cada 20 y 50 iteraciones para los grupos y varianzas respectivamente. Estos valores de intervalo de muestreo efectivo se desprenden de los resultados obtenidos en la etapa de pre-muestreo y garantizan un nivel mínimo de independencia entre valores, tal como sugieren Raftery y Lewis (1995).

*Etapa post-muestreo:* Las densidades marginales se estimaron a partir de las muestras Gibbs utilizando un estimador kernel normal y un estimador kernel Epanechnikov (Silverman, 1986). Como parámetro de suavidad de contorno ( $h$ ) para el kernel normal se consideró el propuesto por Silverman (1986), que puede obtenerse de forma fácil como  $h = 1.06\sigma m^{-1/5}$ , en el que  $m$  es el número de muestras y  $\sigma$  la desviación típica muestral. Para el kernel Epanechnikov se consideró como valor de  $h$  el que minimiza el error cuadrático de integración. Para su obtención se empleó la subrutina SMODEN (STATCOM, 1990). Con estas premisas, las funciones de densidad se han dibujado considerando 100 puntos equidistantes dentro del dominio de cada variable. Los estadísticos media, mediana, moda, varianza y coeficientes de asimetría y kurtosis se han obtenido por integración, utilizando las reglas de Simpson, de la función de densidad estimada a partir de 1000 puntos equidistantes.

### 3.1.4.- CONTRASTE DE EFECTOS Y MODELOS.

Para cada carácter ( $j$ ), la hipótesis nula ( $H_0: g_i^j = 0$ ) de igualdad de medias entre la población receptora y los animales importados de cada origen ( $i$ ) se contrastó mediante un *test* F. El *test* se realizó a partir del valor BLUE estimado para cada grupo de importación ( $\tilde{g}_i^j$ ), obtenido como diferencia respecto a la población receptora. El contraste será aproximado por haber asumido como verdaderas las componentes de varianza estimadas mediante REML (Henderson, 1984; Boik *et al.*, 1995) en el proceso de estimación BLUE.

Para inferir sobre la magnitud de las diferencias entre grupos, a partir de la distribución marginal posterior, se calcularon los intervalos con densidad superior al 95 % (HPD). Adicionalmente, se calculó la densidad situada en la parte derecha (RPD) o izquierda (LPD) de tres valores de abscisa predeterminados para NV (0.0, 0.1 y 0.5), para GMD (0.0, 10 y 15) y para ETD (0.0, -0.1 y -0.5). Todos los valores considerados pueden servir como referentes en relación a la respuesta a la selección esperada en las poblaciones analizadas cuando no hay importación de animales foráneos.

Además, con el propósito de comparar el modelo sin grupos con el de grupos se han considerado los siguientes criterios:

- La correlación entre valores genéticos predichos mediante los diferentes modelos.
- Pérdida de respuesta esperada por utilizar como criterio de selección los valores genéticos predichos omitiendo los grupos genéticos y asumiendo como verdaderos los valores genéticos predichos con un modelo que los considera.

Para NV la correlación y pérdida de respuesta se han evaluado en relación a los animales activos. Para los caracteres de crecimiento (GMD, ETD), los dos criterios anteriores se han evaluado sobre los



animales más jóvenes (200 en LW-1 y LW-2 y 300 en LD-1 y LD-2). Los criterios se evaluaron para cada carácter y para un agregado ( $H$ ) que se definirá posteriormente.

### 3.1.5.- UTILIDAD DE LAS IMPORTACIONES REALIZADAS.

La utilidad ( $U$ ) de las importaciones se evaluó considerando como función de respuesta el agregado ( $H$ ) y en diferentes supuestos de actitud frente al riesgo ( $\lambda$ ). Para obtener  $H$  se ponderan ( $w$ ) las diferencias estimadas respecto a la población receptora ( $\tilde{g}_i' = (\tilde{g}_i^{NV}, \tilde{g}_i^{GMD}, \tilde{g}_i^{ETD})$ ) para cada carácter dentro de origen ( $i$ ), de la forma que a continuación se expone.

$$\Delta H_i = w' \tilde{g}_i$$

Se calculó la utilidad de la decisión de importar ( $d$ ) mediante la siguiente función:

$$U(\Delta H_i, d) = \Delta H_i - \lambda(\Delta H_i)^2$$

La decisión óptima será aquella que maximice la utilidad esperada.

$$E(U(\Delta H_i, d)) = E(\Delta H_i) - \lambda[E(\Delta H_i)]^2 - \lambda V(\Delta H_i)$$

Para obtener la utilidad a partir de las diferencias BLUE, se asumió que la diferencia estimada ( $\tilde{g}_i$ ) y la matriz de (co)varianzas del error de estimación ( $V_{\tilde{g}_i}$ ) se corresponden con los estadísticos de una distribución marginal posterior normal. Así, la esperanza de la utilidad puede expresarse en función de  $\tilde{g}_i$  y de  $V_{\tilde{g}_i}$ .

$$E(U(\Delta H_i, d)) = w'(\tilde{g}_i) - \lambda[w'(\tilde{g}_i)]^2 - \lambda(w' V_{\tilde{g}_i} w)$$

La utilidad se calculó, partiendo de la estimación bayesiana, considerando la distribución marginal posterior obtenida para los grupos mediante muestreo de Gibbs.

Como coeficiente de actitud extrema frente al riesgo ( $\lambda_{max.}$ ) se tomó el máximo de la función de utilidad, tal como sugiere Meuwissen (1991):  $\lambda_{max.} = [2\Delta H_{max.} + 4\sigma_{\Delta H_{max.}}^2]^{-1}$ . La utilidad esperada se calcula para tres situaciones de actitud frente al riesgo ( $\lambda$ ): preferencia ( $\lambda = -1/2 \lambda_{max.}$ ), indiferencia ( $\lambda = 0$ ) y aversión ( $\lambda = 1/2 \lambda_{max.}$ ). Se consideró como vector de pesos entre caracteres  $w'$  (NV:126, GMD:1.89, ETD: -15.12), por ser el que actualmente se está utilizando en estas poblaciones. La utilidad esperada se evaluó contemplando dos supuestos: a) que el único carácter de interés fuera NV, b) que los caracteres objetivo fueran NV, GMD y ETD.

Los valores de utilidad esperada obtenidos se acotaron a la zona positiva de la recta real; no se toma el valor uno como límite superior, aunque es el que habitualmente se considera, para resaltar las diferencias encontradas.

### **3.2.- ESTRATEGIAS DE IMPORTACIÓN.**

#### **3.2.1.- POBLACIÓN SIMULADA.**

Las características generales de la población simulada se ajustan a las de la población descrita en el apartado 3.2.1 del Capítulo I. A partir de ese esquema, se modifica únicamente la población base, que en este caso estuvo formada por dos grupos de animales con medias genéticas diferentes. Así, el grupo mayoritario ( $g_0$ ) representará a la población receptora, o de referencia, y el grupo minoritario ( $g_1$ ) a los animales importados de otra población.

En las condiciones de manejo de una población de campo cabe esperar que el ganadero ejerza algún tipo de manejo diferencial sobre los animales que importa, ya sea porque cree que son mejores genéticamente que los autóctonos, o porque han tenido una valoración económica superior. Adicionalmente, tampoco cabe esperar que un ganadero elimine un reproductor importado antes de que haya obtenido información del mismo. Para tener en cuenta esta situación, en la población simulada se han retenido a los parentales importados hasta el ciclo de selección 2, con independencia de su valor genético predicho. Esta forma de manejo, que denominaremos RP, será la considerada como base siempre que no se indique lo contrario.

#### **3.2.2.- MODELO DE SIMULACIÓN.**

Los registros del carácter analizado, NV, se simularon de acuerdo al modelo descrito en el apartado 3.2.2.1 del Capítulo I, con la única diferencia que el efecto animal ( $u$ ) se simuló teniendo en cuenta los efectos del grupo genético ( $g$ ), de la desviación aditiva dentro de grupo ( $a$ ) y de la segregación ( $sg$ ) entre grupos (Lo *et al.*, 1993). El valor genético del descendiente  $i$  ( $u_i$ ), con parentales  $s$  y  $d$ , cuyo coeficiente de consanguinidad es  $F_s$  y  $F_d$  respectivamente, y con proporción de genes  $q_{g_0}^s$  y  $q_{g_0}^d$  procedentes de  $g_0$ , y  $q_{g_1}^s$  y  $q_{g_1}^d$

procedentes de  $g_1$ , vendrá dado por la suma de los tres efectos (Lo *et al.*, 1993):

$$u_i = g_i + a_i + sg_i$$

donde

$$g_i = 0.5(q_{g0}^s g_0 + q_{g1}^s g_1 + q_{g0}^d g_0 + q_{g1}^d g_1)$$

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

$$sg_i \approx N(0, 2(q_{g0}^s q_{g1}^s + q_{g0}^d q_{g1}^d) \sigma_{sg}^2)$$

La simulación se plantea para los mismos casos de estructura de varianzas que los señalados en las simulaciones realizadas en el Capítulo I (véase Tabla I.6). La varianza de segregación se ha aproximado mediante la expresión  $\sigma_{sg}^2 = \frac{1}{2}(g_1 - g_0)^2$ , aunque se analiza también la situación en que ésta no existe ( $\sigma_{sg}^2 = 0$ ). El efecto GAE se simuló como fijo y por tanto fue el mismo entre repeticiones.

### 3.2.3.- CASOS TRATADOS.

Se analiza la situación de población cerrada (ausencia de importaciones) frente a la situación de población abierta (importación puntual de animales en la base). En condiciones de población abierta se tratan diferentes casos en relación a las características de la población receptora y de la población importada, y varias situaciones en relación al manejo de los animales importados (Tabla II.4). Además, cuando se importan hembras se reduce el número de partos producidos en la base por las reproductoras importadas a uno o a ninguno. Para hacer más generalizables los resultados se analizan algunos de los casos presentados en la Tabla II.4 para todo el rango de valores de heredabilidad (0.0, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8 y 0.9). Estos valores de heredabilidad se obtienen partiendo de los componentes de varianza utilizados para  $h^2 = 0.06$  (Tabla I.6), ajustando la varianza aditiva y la residual manteniendo constante la varianza total no debida a la segregación entre grupos. Para cada caso se realizaron 500 repeticiones.

**Tabla II.4.-** Casos tratados en relación a las estrategias de importación de machos (M) o hembras (H) y manejo de los animales importados.

<b>Características generales de la población (H: hembras; M: machos)</b>		
	CASO BASE	ALTERNATIVAS
Tamaño	200 H y 20 M	100 H y 10 M
Heredabilidad	0.06	0.12
Presión de selección (%)	H: 12.5; M: 5	H: 50; M: 20

<b>Importación de machos</b>		
	CASO BASE	ALTERNATIVAS
Tamaño relativo	25%	10%
Diferencial genético	0.5	-2, -1.5, -1, -0.5, 0.5, 1, 1.5, 2

<b>Importación de hembras</b>		
	CASO BASE	ALTERNATIVAS
Tamaño relativo	10%	5% y 2%
Diferencial genético	0.5	

<b>Manejo de los animales importados (MACHOS o HEMBRAS)</b>		
	CASO BASE	ALTERNATIVAS
Retener animales hasta ciclo de selección 2	Parentales (RP)	Hijos (RHO), Hijas (RHA)
Apareamiento dirigido (AD)	NO	SÍ

RP cuando se retiene el parental importado. RHO o RHA cuando se retiene un descendiente de cada apareamiento en el que participa el parental importado. AD cuando se aparean los machos importados con las hembras con más partos.

### **3.2.4.- COMPARACIÓN ENTRE ALTERNATIVAS.**

Las diferentes alternativas, se han comparado respecto a la bondad de estimación de las diferencias entre los dos grupos, a la respuesta a la selección y a la utilidad de las importaciones y del modelo de grupos.

#### **3.2.4.1.- Estimación de diferencias entre grupos.**

La estimación BLUE de las diferencias entre los dos grupos ( $\tilde{g} = \tilde{g}_1 - \tilde{g}_0$ ) se han obtenido utilizando la metodología del modelo mixto. A partir de ellas se ha calculado el sesgo ( $S = \tilde{g} - g$ ) y la varianza del efecto grupo ( $V$ ). Adicionalmente, se ha calculado la contribución genética de los animales importados (CG), expresada como proporción de genes procedentes de la importación en relación al total de genes presentes en los descendientes. Todos los estadísticos se han obtenido, como media de las 500 repeticiones, para el ciclo 5 y 10 de selección, a partir de toda la información genealógica y productiva disponible hasta ese momento. En todos los casos, los modelos de simulación y estimación fueron idénticos, excepto que no se consideró la varianza de segregación entre grupos en el modelo de estimación. Adicionalmente,  $\tilde{g}$ ,  $V$  y  $S$  se han obtenido con el modelo de grupos después de realizar la selección de animales sin considerar grupos en el modelo de evaluación.

#### **3.2.4.2.- Respuesta a la selección.**

La población se seleccionó de acuerdo con tres modelos de predicción del valor genético y se determinó la respuesta ( $R$ ) y la respuesta estimada ( $R_e$ ) en cada caso. Los modelos fueron los siguientes:

- $M_0$ : modelo sin grupos.
- $M_{\tilde{g}}$ : modelo con grupos.

-  $M_g$ : modelo con grupos asumiendo conocido el valor del efecto grupo.

Además, la respuesta se ha estimado con el modelo  $M_{\bar{g}}$  después de realizar la selección de animales con  $M_0$ . Seleccionar a los animales sin considerar grupos y estimar la respuesta posteriormente con grupos en el modelo supone situarnos en una posición más parecida a lo previamente realizado en las poblaciones de campo.

En cada repetición, se obtiene la respuesta ( $R$ ), la respuesta estimada ( $R_e$ ) y el sesgo en la respuesta estimada ( $S_R$ ) como diferencia entre ambas ( $S_R=R_e-R$ ).  $R$  y  $R_e$  se calcularon como media del valor genético real y estimado, para los descendientes producidos después de cada ciclo de selección. Para estos animales se calcula también el sesgo medio en la contribución genética aditiva del grupo receptor ( $S_a$ ) y el sesgo medio en la contribución del grupo de importación ( $S_g$ ). Estos criterios se complementan con la consanguinidad media ( $F$ ) de los descendientes producidos después de cada ciclo de selección.

### **3.2.4.3.- Utilidad.**

La utilidad ( $U(R,d)$ ) se determinó considerando la respuesta ( $R$ ) obtenida después de los diez ciclos de selección como consecuencia de la decisión de importar ( $d$ ). Se asumió una distribución normal para la respuesta, con media y varianza igual a la obtenida en las 500 repeticiones realizadas. La función de utilidad usada en este caso fue la siguiente.

$$U(R,d) = R - \lambda(R)^2$$

Las decisiones evaluadas en términos de utilidad esperada fueron la relativa a la importación de animales y la relativa al modelo de evaluación. Los resultados se expresan en porcentaje respecto al

caso de no importación y para un coeficiente de aversión al riesgo ( $\lambda$ ) intermedio, determinado como  $\lambda = \frac{1}{2} \lambda_{max.} = \frac{1}{2} [2R_{max.} + 4\sigma_{R_{max.}}^2]^{-1}$ .

#### **3.2.4.4.- Implicaciones económicas.**

Para contrastar la política de importación, desde una perspectiva empresarial, se evaluaron los principales índices determinantes del rendimiento de la inversión (extra coste de compra de animales foráneos) partiendo de las siguientes hipótesis:

- Valoración de machos importados ( $g_1$ ) en 2.5 veces el valor de los machos del grupo receptor ( $g_0$ ). En hembras la relación considerada fue de 1.3 en favor de las hembras de importación. Ambos ratios se han obtenido a partir de los valores de mercado utilizados en las poblaciones de campo analizadas.

- Los costos generales se consideraron iguales en presencia y ausencia de importaciones y los ingresos proporcionales al valor genético medio de los descendientes de cada ciclo.

Partiendo de las premisas anteriores se evalúan los siguientes índices económicos:

- Valor actualizado neto (VAN), para una tasa de actualización anual del 10%.

- Tasa interna de rendimiento (TIR).

- Ratio entre valor actualizado neto y la inversión (VAN/I).

Estos índices se expresan como porcentaje respecto a la situación en que no existen importaciones.

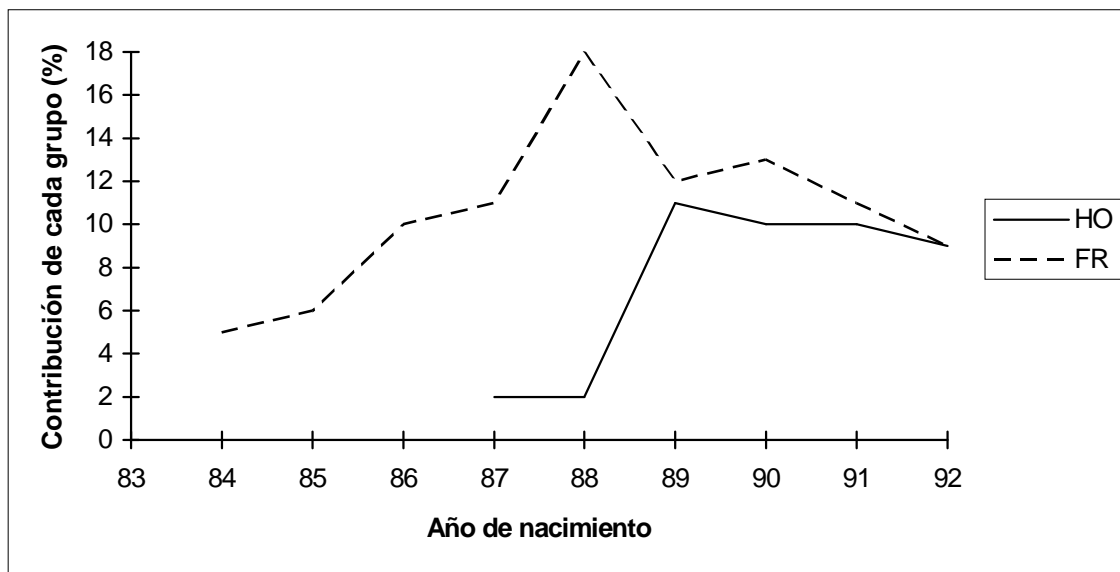


## **4.- RESULTADOS.**

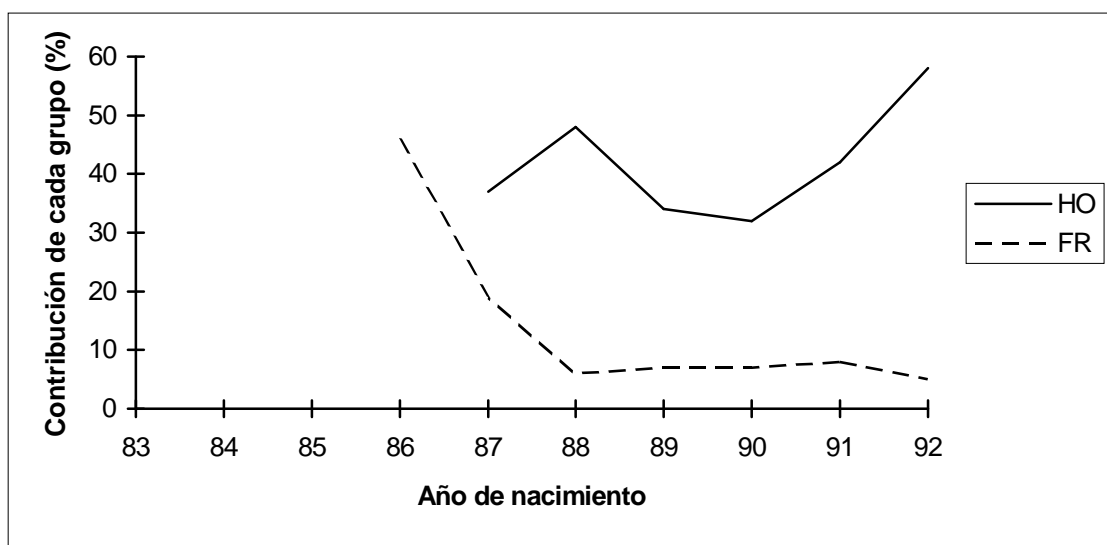
### **4.1.- DIFERENCIAS ENTRE ORÍGENES DE IMPORTACIÓN.**

En las Figuras II.1, II.2, II.3 y II.4 se presenta la evolución de la composición genética en las poblaciones de las empresas 1 y 2. La contribución de cada grupo (CG) se expresa, por año de nacimiento, como porcentaje de genes procedentes de cada origen respecto al total de genes de los animales nacidos. En todas las poblaciones ha existido una sustitución considerable de los genes originarios por material genético importado. En el último año de nacimiento de los animales que se analizan, 1992, el material genético importado representaba el 18, 65, 59 y 45 % del conjunto de genes renovados en las poblaciones LD-1, LW-1, LD-2 y LW-2 respectivamente. En un solo caso, los animales importados tienden a ser eliminados de la población, esto se produce para los animales procedentes de Francia en LW-1. De todas formas, en esta población la contribución del material genético importado es grande (65%) por la repercusión de los animales importados de Holanda.

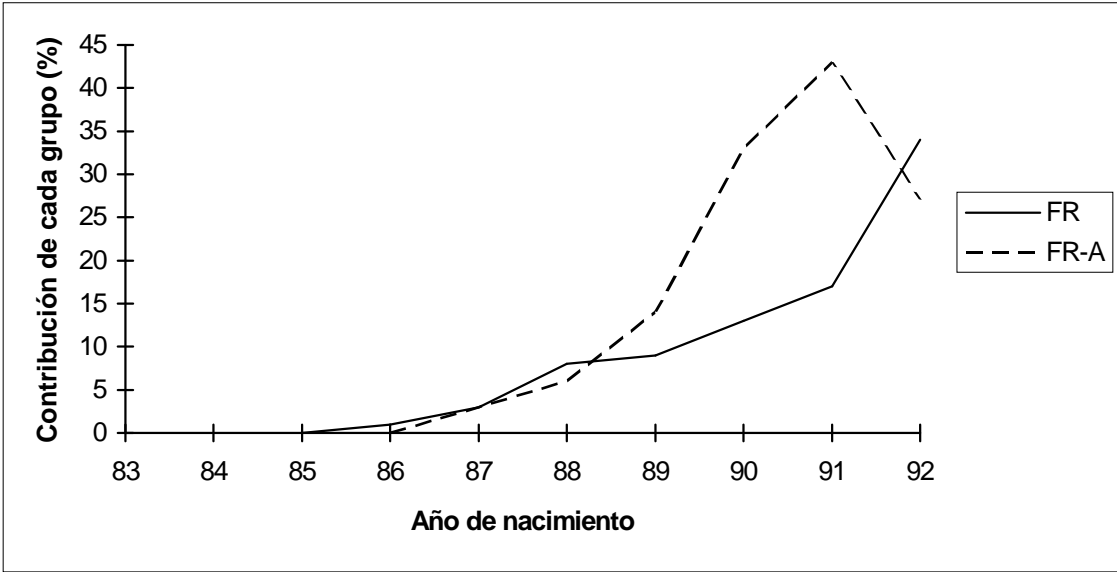
**Figura II.1.-** Evolución del porcentaje de genes procedentes de animales importados de Francia (FR) y Holanda (HO) en la población LD-1.



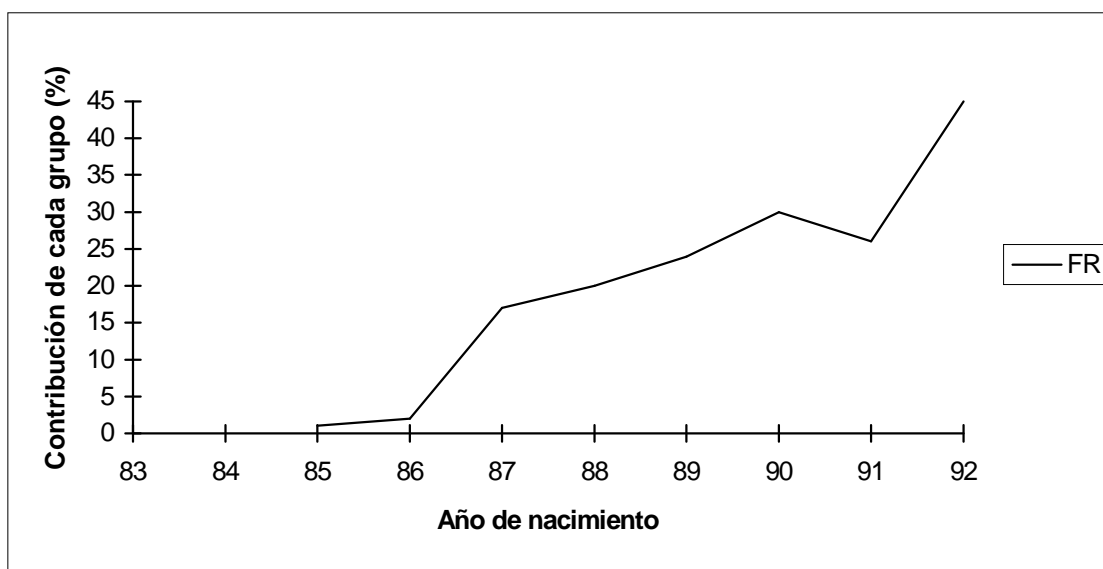
**Figura II.2.-** Evolución del porcentaje de genes procedentes de animales importados de Francia (FR) y Holanda (HO) en la población LW-1.



**Figura II.3.-** Evolución del porcentaje de genes procedentes de animales importados de Francia (FR y FR-A) en la población LD-2.



**Figura II.4.-** Evolución del porcentaje de genes procedentes de animales importados de Francia (FR) en la población LW-2.



#### 4.1.1.- TAMAÑO DE LA CAMADA.

##### 4.1.1.1.- Parámetros genéticos.

En la Tabla II.5 pueden verse los resultados de la estimación REML de los parámetros genéticos de NV, al incluir los grupos genéticos en el modelo de predicción.

**Tabla II.5.-** Estimación REML de los parámetros genéticos de NV en un modelo con grupos genéticos.

GRUPOS	LD-1			LW-1		
	$\sigma_a^2$	$h^2$	$p^2$	$\sigma_a^2$	$h^2$	$p^2$
<b>ORIGEN</b>	0.358	0.058	0.092	0.544	0.069	0.086
<b>ORIGEN*AÑO</b>	0.367	0.059	0.091	0.572	0.073	0.084

GRUPOS	LD-2			LW-2		
	$\sigma_a^2$	$h^2$	$p^2$	$\sigma_a^2$	$h^2$	$p^2$
<b>ORIGEN</b>	0.248	0.046	0.108	0.421	0.065	0.087
<b>ORIGEN*AÑO</b>	0.229	0.037	0.116	-	-	-

Los errores estándar máximos para  $h^2$  fueron de 0.012, 0.030, 0.014 y 0.016 para LD-1, LW-1, LD-2 y LW-2 respectivamente.

Los valores de la heredabilidad obtenidos en las cuatro poblaciones oscilaron entre 0.037 y 0.073. Para la repetibilidad las oscilaciones fueron menos importantes, siendo el valor estimado muy próximo a 0.15 en todos los casos.

La inclusión de los grupos genéticos no supuso variaciones importantes en la estimación de parámetros genéticos. En ningún caso puede decirse que existan diferencias significativas entre los valores de heredabilidad estimados con y sin grupos en el modelo (véanse las

Tablas I.8 y II.5). Las variaciones extremas (máximo 0.02 unidades) se presentaron en las poblaciones LW-1 y LD-2 que, como se verá en el siguiente apartado, es donde se detectan diferencias significativas entre grupos.

Los estadísticos de la distribución marginal posterior (DMP) de los parámetros genéticos, considerando sólo el origen de los animales, pueden verse en la Tabla II.6.

**Tabla II.6.-** Estadísticos para la distribución marginal posterior de los parámetros genéticos de NV en un modelo de grupos genéticos por origen.

ESTADÍSTICO	LD-1			LW-1		
	$\sigma_a^2$	$h^2$	$p^2$	$\sigma_a^2$	$h^2$	$p^2$
<b>Media</b>	0.413	0.068	0.084	0.669	0.086	0.076
<b>Mediana</b>	0.410	0.068	0.085	0.645	0.084	0.076
<b>Moda</b>	0.405	0.067	0.086	0.547	0.071	0.070
<b>s.d.</b>	0.08	0.013	0.011	0.26	0.032	0.030

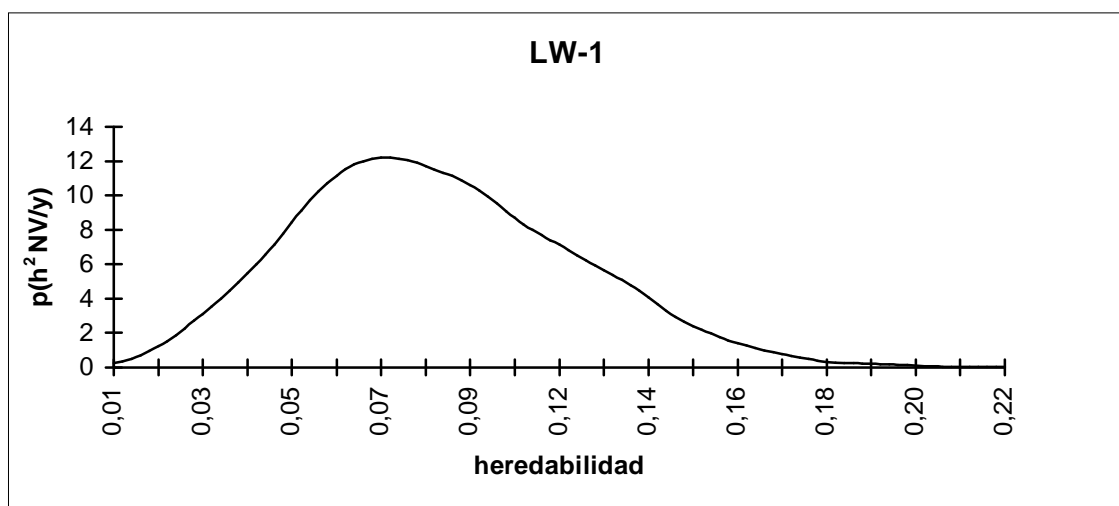
ESTADÍSTICO	LD-2			LW-2		
	$\sigma_a^2$	$h^2$	$p^2$	$\sigma_a^2$	$h^2$	$p^2$
<b>Media</b>	0.391	0.064	0.092	0.485	0.075	0.083
<b>Mediana</b>	0.388	0.064	0.092	0.483	0.075	0.083
<b>Moda</b>	0.380	0.062	0.089	0.474	0.076	0.082
<b>s.d.</b>	0.09	0.014	0.014	0.103	0.015	0.015

Dentro de población, todo parece indicar que los estadísticos de la DMP no difieren de la estimación REML presentada previamente (Tabla II.5). En todos los casos, la varianza aditiva estimada mediante REML fue inferior a la moda de la DMP, sucediendo lo contrario con

la varianza permanente. Este comportamiento, difícil de explicar, se ha presentado también en las estimas obtenidas por otros autores para el carácter tamaño de la camada (Sorensen *et al.*, 1994) o en caracteres de crecimiento (Rodríguez *et al.*, 1996), pero en cambio no se presenta en el trabajo de Wang *et al.* (1994) que analizan el tamaño de la camada en cerdo Ibérico.

Las distribuciones obtenidas fueron unimodales y prácticamente simétricas. En las poblaciones LD-1, LD-2 y LW-2, el coeficiente de asimetría fue inferior a 0.16. En cambio, en la población LW-1 (Figura II.5), el coeficiente de asimetría fue mayor (0.41). Cuando la DMP está situada muy cerca del límite inferior del espacio paramétrico se pueden obtener mayores grados de asimetría (Jensen *et al.*, 1994; Van Tassell *et al.*, 1995). No parece que éste sea el principal motivo, dado que la mayor asimetría se presenta en la población LW-1, donde la estima de heredabilidad está más alejada del valor cero. Es probable que la asimetría se incremente en esta población por ser la de menor tamaño.

**Figura II.5.-** Distribución marginal posterior de la heredabilidad de NV en la población LW-1.



Media	Mediana	Moda	s.d.
0.086	0.084	0.071	0.032

#### 4.1.1.2.- Estimación de las diferencias entre grupos.

Contemplar las diferencias genéticas entre animales de distinta procedencia (ORIGEN) en el modelo que explica NV tuvo como consecuencia una reducción de la varianza residual en todas las poblaciones. No obstante, esta reducción únicamente fue significativa ( $p < 0.01$ ) en LW-1 y LD-2.

Las diferencias BLUE obtenidas entre orígenes se presentan en la Tabla II.7. Las estimaciones oscilaron entre -2.07 (FR en LW-1) y 0.65 (FR-A en LD-2). De los resultados se desprende que únicamente los grupos FR en LW-1 y FR-A en LD-2 presentan un efecto significativo ( $p < 0.01$ ). En todos los casos los errores fueron grandes, lo que incidió en la significación de las diferencias. El error mínimo fue 0.13, por lo que no fue posible detectar diferencias inferiores a 0.25 lechones.

**Tabla II.7.-** Estimación BLUE del efecto grupo genético (FR: Francia; HO: Holanda) para NV, expresado como diferencia respecto a la población receptora.

	GRUPO	BLUE	s.e.
LD-1	HO	-0.204	0.289
	FR	-0.312	0.325
LW-1	HO	0.399	0.260
	FR	-2.069 **	0.721
LD-2	FR	-0.099	0.254
	FR-A	0.648 **	0.131
LW-2	FR	-0.012	0.237

\*\*  $p < 0.01$

El valor más favorable (+0.65 lechones por parto) se presenta para los animales FR-A, importados en la población LD-2. Estas



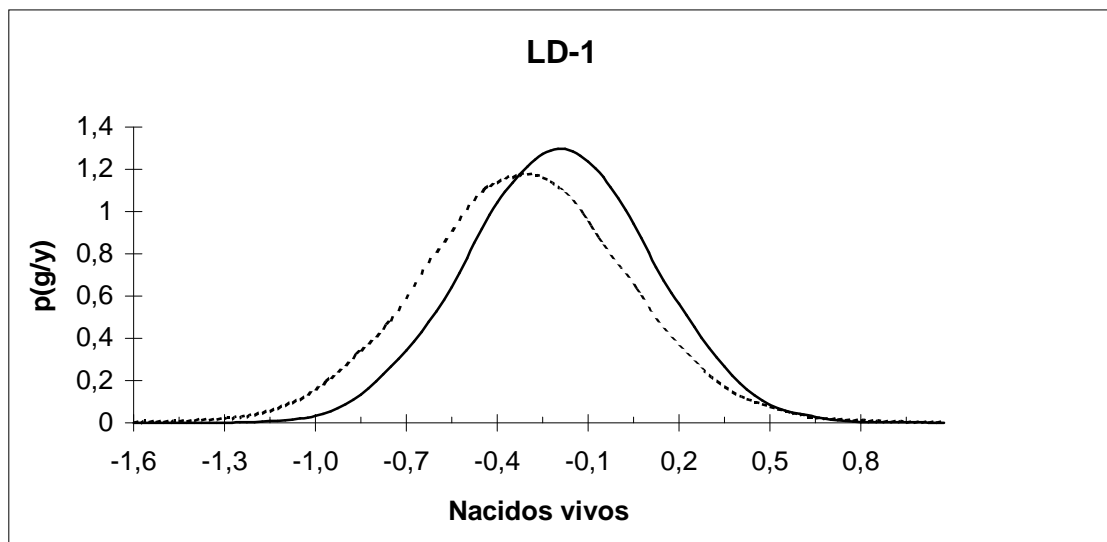
diferencias ya habían sido detectadas previamente por Estany *et al.* (1993b) y actualmente han sido corroboradas por medio de datos experimentales (Noguera *et al.*, 1997). Esto indicaría que esta diferencia no se debe a un efecto de heterosis directa entre líneas o al manejo diferencial de los animales de multiplicación. La diferencia estimada para FR-A justificaría la importación de estos animales con destino al núcleo de selección y no a multiplicación como se estaba realizando.

El valor menos favorable se presenta en la población LW-1, con -2.11 lechones por parto para FR. La explicación de este valor negativo puede atribuirse a que esta raza se utiliza en el esquema de cruzamiento como vía padre para formar la hembra híbrida. Tradicionalmente, en este caso, existía una mayor preocupación por la conformación y el rendimiento en crecimiento que por los caracteres reproductivos. De todas formas, la magnitud de la diferencia estimada para este origen parece poco realista. Puede haber existido sobrestimación de la diferencia estimada en el caso de que los grupos no combinen aditivamente (Estany y Sorensen, 1995). Este efecto puede haberse amplificado por haber importado sólo 7 machos, cuyos genes tienden a desaparecer de la población (véase Figura II.2), lo que hace poco probable que existan cerdas con más del 50%.

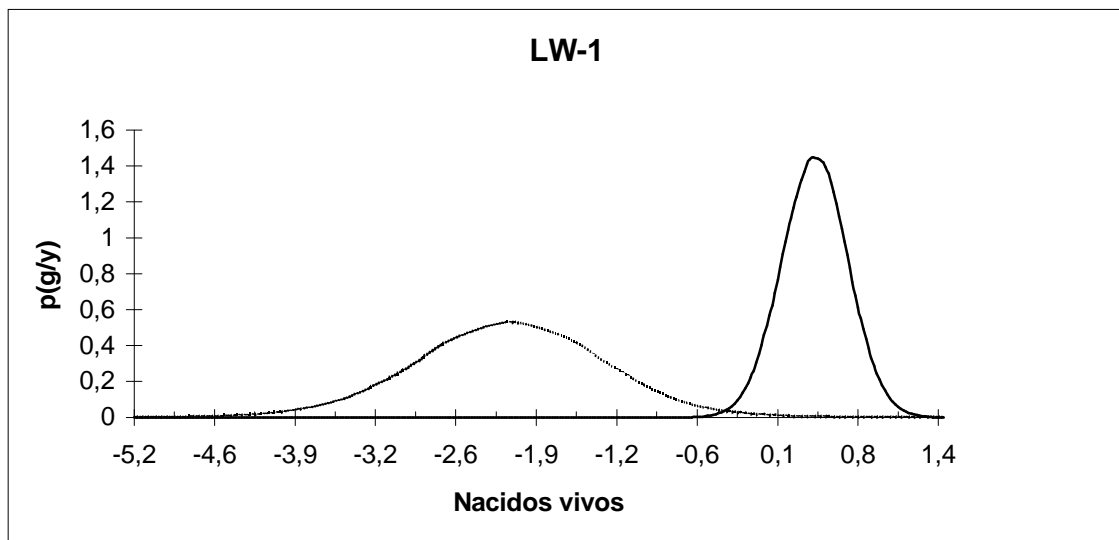
En las Figuras II.6 y II.7 se presentan las DMP estimadas para las diferencias entre grupos, así como los estadísticos obtenidos a partir de ellas. Como puede verse, las distribuciones fueron unimodales y prácticamente simétricas. Los estadísticos de centralización para cada grupo son muy similares al valor BLUE presentado previamente. Considerando los intervalos con densidad superior al 95% (Tabla II.8), puede verse que los grupos que no incluyen el cero (FR, para LW-1 y FR-A, para LD-2) coinciden con los que resultaron significativos en el análisis realizado a partir de las estimaciones BLUE. El origen FR-A, además, tiene alta probabilidad de superar a la selección individual ( $RPD_{x=0.1}=1$ ) o hiperprolífica

( $RPD_{x=0.5}=0.92$ ). Este último resultado también ha sido comprobado experimentalmente por Noguera *et al.* (1997). Cabe destacar además el origen HO en LW-1 que, siendo favorable aunque no significativo, presenta el 93 y 87% de densidad situada por encima del valor 0.0 y 0.1 respectivamente.

**Figura II.6.-** Distribución marginal posterior estimada para las diferencias en NV en dos grupos importados de Francia (FR, en línea discontinua) y Holanda (HO, en línea continua) en las poblaciones LD-1 y LW-1.

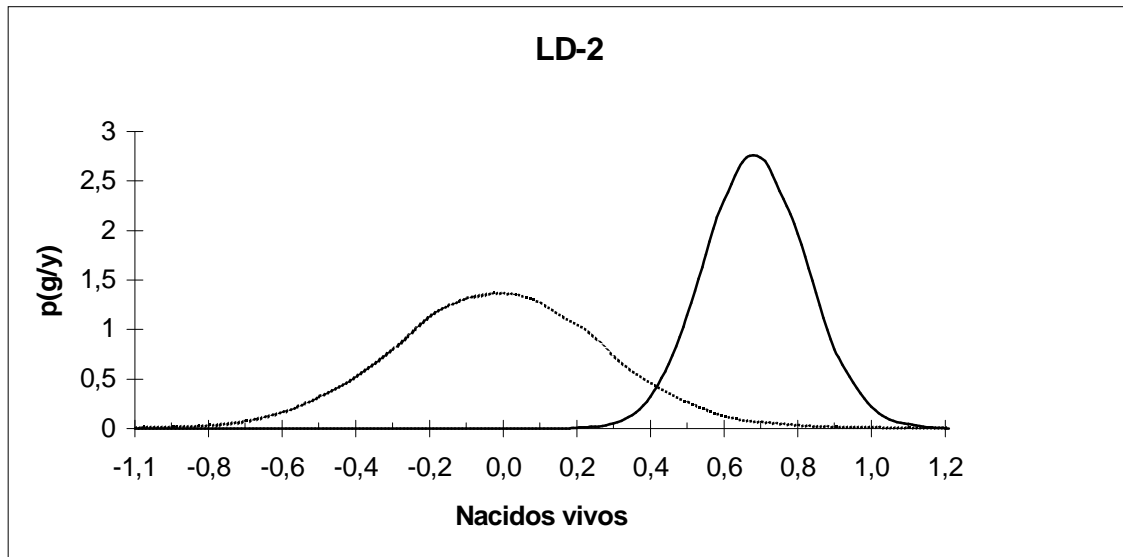


	Media	Moda	Mediana	s.d.
HO	-0.218	-0.211	-0.211	0.306
FR	-0.334	-0.318	-0.332	0.343

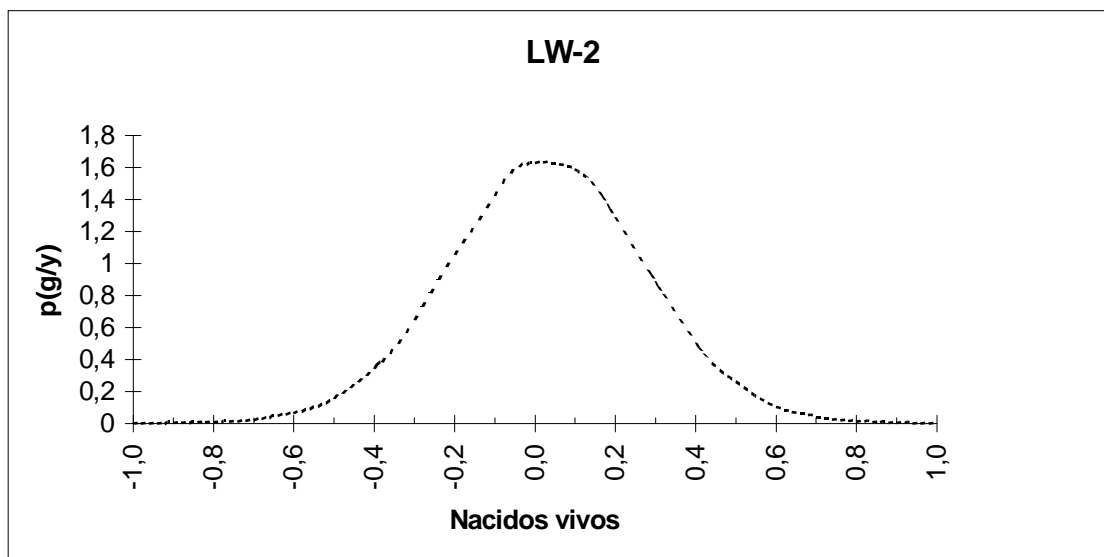


	Media	Moda	Mediana	s.d.
HO	0.402	0.388	0.406	0.274
FR	-2.125	-2.116	-2.116	0.767

**Figura II.7.-** Distribución marginal posterior estimada para las diferencias en NV en dos grupos de animales importados de Francia (FR, en línea discontinua y FR-A, en línea continua) en las poblaciones LD-2 y LW-2.



	Media	Moda	Mediana	s.d.
FR	-0.025	-0.024	-0.021	0.292
FR-A	0.698	0.692	0.697	0.144



	Media	Moda	Mediana	s.d.
FR	0.001	-0.010	0.005	0.244

**Tabla II.8.-** Intervalos con densidad superior al 95% (HPD) y valores de densidad situada en la parte derecha (RPD) de distintos valores de abscisa predeterminados (x), obtenidos a partir de la distribución marginal posterior del efecto grupo genético para NV.

	GRUPO	HPD		RPD		
				x=0.0	x=0.1	x=0.5
LD-1	HO	-0.812	0.384	0.246	0.155	0.009
	FR	-1.004	0.346	0.166	0.104	0.009
LW-1	HO	-0.137	0.940	0.929	0.866	0.366
	FR	-3.653	-0.632	0.003	0.002	0.001
LD-2	FR	-0.597	0.549	0.469	0.338	0.037
	FR-A	0.418	0.986	1.000	1.000	0.918
LW-2	FR	-0.477	0.484	0.510	0.349	0.217

Contemplar las diferencias de los animales nacidos en los distintos años dentro de origen (ORIGEN\*AÑO), frente a considerar sólo el origen (ORIGEN), únicamente repercutió en un descenso significativo de la varianza residual en la población LD-2. Este resultado era previsible dada la magnitud del error de estimación de los grupos obtenido en las demás poblaciones al considerar sólo el origen. Al introducir además el año de nacimiento se incrementa el número de coeficientes a estimar y en consecuencia el error de estimación de cada grupo. Adicionalmente, aumentará la posibilidad de que existan problemas de dependencia y de falta de conexión. La multicolinealidad no parece que en este caso sea un problema relevante, dado que, con independencia de la agrupación considerada, el coeficiente de condicionamiento (raíz cuadrada del cociente entre el valor propio mayor y menor) fue inferior a 10, valor propuesto como limitante por Peña (1992).

Los resultados de la estimación BLUE de los grupos genéticos, al considerar el año de nacimiento dentro del origen FR-A en LD-2, se presentan en la Tabla II.9.

**Tabla II.9.-** Estimación BLUE de las diferencias entre años de nacimiento ( $\pm$  error estándar) en NV para los animales importados de Francia (FR-A) en la población LD-2.

GRUPO	Año de nacimiento			
	86-89	90	91	92
<b>FR-A</b>	0.199 $\pm 0.235$ ns	0.444 $\pm 0.230$	0.798 $\pm 0.162$ **	1.098 $\pm 0.248$ **

\*\*  $p < 0.01$ ; \*  $p < 0.05$ ; ns: no significativo.

Como se puede observar existió una tendencia favorable de los animales procedentes de FR-A a lo largo del tiempo. Ello se desprende de la existencia de diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre los animales nacidos en 1992 y los animales nacidos durante o antes de 1990. Estas diferencias entre años de importación pueden deberse en parte a la selección practicada en origen, pero fundamentalmente a la elección acertada del conjunto de animales importados. Ambas opciones, no excluyentes, no se pueden contrastar con los datos disponibles. De todas formas, las diferencias estimadas entre los animales nacidos en años correlativos no fueron significativas.

Considerar las diferencias entre orígenes de importación debería repercutir en la predicción de valores genéticos y, por tanto, en la selección de los animales. En la Tabla II.10 puede verse que en la población LD-2 la correlación entre valores genéticos predichos, con y sin grupos, desciende hasta valores de 0.87 (ORIGEN) y 0.84 (ORIGEN\*AÑO). Este comportamiento se corresponde con la magnitud y grado de significación de las diferencias entre grupos estimadas previamente. En función de la magnitud de las máximas diferencias estimadas (0.65 en LD-2 y -2.07 en LW-1) cabría esperar

que el valor de correlación más bajo se diera en LW-1. Sin embargo, en esta población los valores de correlación fueron superiores a 0.96. Esto puede explicarse por la menor importancia relativa, en proporción actual de genes de este origen, del grupo significativo (FR) en esta población (véase Figura II.2).

**Tabla II.10.-** Coeficientes de correlación entre valores genéticos predichos para NV al omitir o considerar los grupos genéticos en el modelo.

			MODELO		
			SIN GRUPO	ORIGEN	ORIGEN AÑO
M O	SIN GRUPO	LD		0.87	0.84
		LW		0.99	-
D E	ORIGEN	LD	0.97		0.98
		LW	0.97		-
L O	ORIGEN AÑO	LD	0.97	0.99	
		LW	0.96	0.99	

Bajo la diagonal para las poblaciones *Landrace* (LD) y *Large White* (LW) de la empresa 1 y encima de la diagonal para las poblaciones de la empresa 2.

La diferente valoración genética de los animales, por la inclusión u omisión de los grupos genéticos, puede suponer pérdidas en la respuesta esperada de hasta el 24.7%, como se puede observar en la Tabla II.11. El comportamiento en términos de pérdida de respuesta esperada fue concordante con los resultados de correlación obtenidos previamente. La pérdida fue prácticamente nula cuando los grupos no fueron significativos (LD-1 y LW-2) o cuando no ha persistido su difusión (FR en LW-1). La pérdida tendió a incrementarse cuando la selección fue menos intensa, fundamentalmente por verse favorecida la selección entre grupos.

**Tabla II.11.-** Pérdida de respuesta genética en NV (expresada en porcentaje) para diferentes presiones de selección (p), cuando se omite el origen de los animales en el modelo de predicción del valor genético.

p	LD-1	LW-1	LD-2	LW-2
1%	1.15	0.48	8.50	0.01
10%	0.22	0.43	13.40	0.04
20%	0.14	1.80	24.70	0.00



## 4.1.2.- CRECIMIENTO Y TOCINO DORSAL.

### 4.1.2.1.- Parámetros genéticos.

En las Tablas II.12 y II.13 se presentan los parámetros genéticos estimados para GMD y ETD considerando el origen de los animales.

**Tabla II.12.-** Estimación REML y estadísticos de la distribución marginal posterior (DMP) de los parámetros genéticos, para los caracteres GMD y ETD en LD-1 y LW-1, según el modelo de grupos por origen.

LD-1						
	GMD		ETD		GMD, ETD	
	$h^2$	$c^2$	$h^2$	$c^2$	$r_a$	$r_c$
REML	0.211	0.115	0.174	0.134	0.796	0.691
((co)varianzas)	(523.11)	(280.80)	(0.56)	(0.44)	(13.67)	(7.70)
DMP						
Media	0.254	0.107	0.212	0.128	0.747	0.694
Mediana	0.254	0.107	0.211	0.128	0.752	0.698
Moda	0.248	0.107	0.203	0.131	0.759	0.703
s.d.	0.035	0.012	0.030	0.013	0.054	0.045

LW-1						
	GMD		ETD		GMD, ETD	
	$h^2$	$c^2$	$h^2$	$c^2$	$r_a$	$r_c$
REML	0.171	0.136	0.378	0.113	0.451	0.436
((co)varianzas)	(508.65)	(403.68)	(1.69)	(0.51)	(13.23)	(6.27)
DMP						
Media	0.231	0.124	0.408	0.108	0.436	0.427
Mediana	0.230	0.124	0.409	0.107	0.451	0.435
Moda	0.234	0.121	0.413	0.105	0.472	0.462
s.d.	0.057	0.024	0.064	0.023	0.135	0.114

**Tabla II.13.-** Estimación REML y estadísticos de la distribución marginal posterior (DMP) de los parámetros genéticos, para los caracteres GMD y ETD en LD-2 y LW-2, según el modelo de grupos por origen.

LD-2						
	GMD		ETD		GMD, ETD	
	$h^2$	$c^2$	$h^2$	$c^2$	$r_a$	$r_c$
REML ((co)varianzas)	0.176 (403.60)	0.089 (206.12)	0.308 (1.66)	0.085 (0.46)	0.066 (1.72)	0.480 (4.66)
DMP						
Media	0.237	0.083	0.346	0.082	0.133	0.471
Mediana	0.236	0.083	0.346	0.082	0.139	0.476
Moda	0.232	0.082	0.342	0.083	0.141	0.506
s.d.	0.044	0.012	0.041	0.012	0.115	0.086

LW-2						
	GMD		ETD		GMD, ETD	
	$h^2$	$c^2$	$h^2$	$c^2$	$r_a$	$r_c$
REML ((co)varianzas)	0.116 (321.51)	0.139 (384.64)	0.167 (0.95)	0.117 (0.67)	0.133 (2.34)	0.317 (5.08)
DMP						
Media	0.170	0.130	0.197	0.113	0.142	0.325
Mediana	0.169	0.130	0.196	0.113	0.152	0.330
Moda	0.167	0.128	0.196	0.110	0.164	0.339
s.d.	0.045	0.020	0.041	0.021	0.162	0.135

Para GMD, los valores de la  $h^2$  (REML) oscilaron entre 0.12 (LW-2) y 0.21 (LD-1). Para ETD, la heredabilidad estimada en las diferentes poblaciones se sitúa entre 0.17 (LW-2) y 0.38 (LW-1). La correlación genética estimada entre GMD y ETD muestra gran variación entre poblaciones (0.80 para LD-1 frente a 0.07 para LD-2). Esta variación, aunque no de forma tan extrema, también se presenta

en la correlación fenotípica, que en concreto fue 0.61, 0.45, 0.32 y 0.35 para LD-1, LW-1, LD-2 y LW-2 respectivamente. Algunos de los valores de los parámetros genéticos estimados difieren sesiblemente de los obtenidos por Tibau (1992) o por Rodríguez *et al.* (1996) en otras poblaciones españolas. Las diferencias en los parámetros genéticos estimados para los caracteres de crecimiento controlados en granja son habituales en la bibliografía tal como se desprende de la revisión realizada por Ducos (1994). Esta heterogeneidad de resultados en general tienen difícil explicación, cabe esperar que esté relacionada con la existencia de diferencias en el protocolo de control de rendimientos utilizado en las diferentes poblaciones.

Para realizar la comparación entre el modelo con y sin grupos se tomó la población LD-2 como ejemplo, dado que en ella se dispone de un número considerable de animales controlados y un mayor equilibrio entre sexos (véase Tabla II.2). En esta población la heredabilidad estimada mediante REML con un modelo sin grupos fue 0.18 para GMD y 0.31 para ETD; el valor estimado para la correlación genética entre ambos caracteres fue 0.05. Estos valores son muy similares a los presentados en la Tabla II.13 considerando los grupos. Resultados similares fueron obtenidos por Rodríguez *et al.* (1996) al comparar las estimaciones con y sin grupos.

Los estadísticos de centralización de la DMP fueron muy parecidos a los valores REML. De forma similar a lo que sucedía para NV, la moda para la heredabilidad de los caracteres GMD y ETD fue algo superior a la estimación REML. Para NV podía existir un efecto de borde por estar situadas las DMP muy cerca del límite del espacio paramétrico (Jensen *et al.*, 1994; Van Tassell *et al.*, 1995; Varona, 1994) que explicara parte de este comportamiento. Este no es el caso para GMD o ETD, dado que existen valores centrados en el espacio paramétrico que también lo manifiestan.

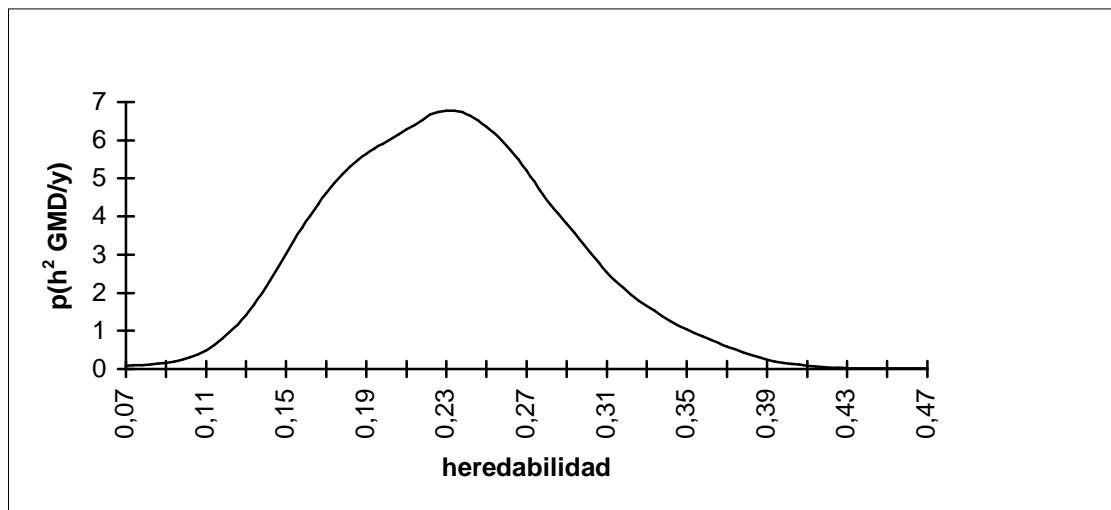
Las DMP de las varianzas y de los parámetros presentaron, en la mayoría de casos, una forma próxima a la normalidad y alto grado

de simetría. Por ello, únicamente se presentan las figuras en los casos más atípicos. Las distribuciones de la heredabilidad para el carácter GMD en LW-1 y ETD en LD-1 (véase Figura II.8) tendieron a ser bimodales. El mayor grado de asimetría se presentó en las DMP de las correlaciones genéticas (Figuras II.9 y II.10). En la situación extrema, que se da en la población LW-1, el coeficiente de asimetría fue -0.44. El nivel de asimetría parece que está relacionado con el tamaño de las poblaciones y con la cantidad de información disponible en cada una de ellas.

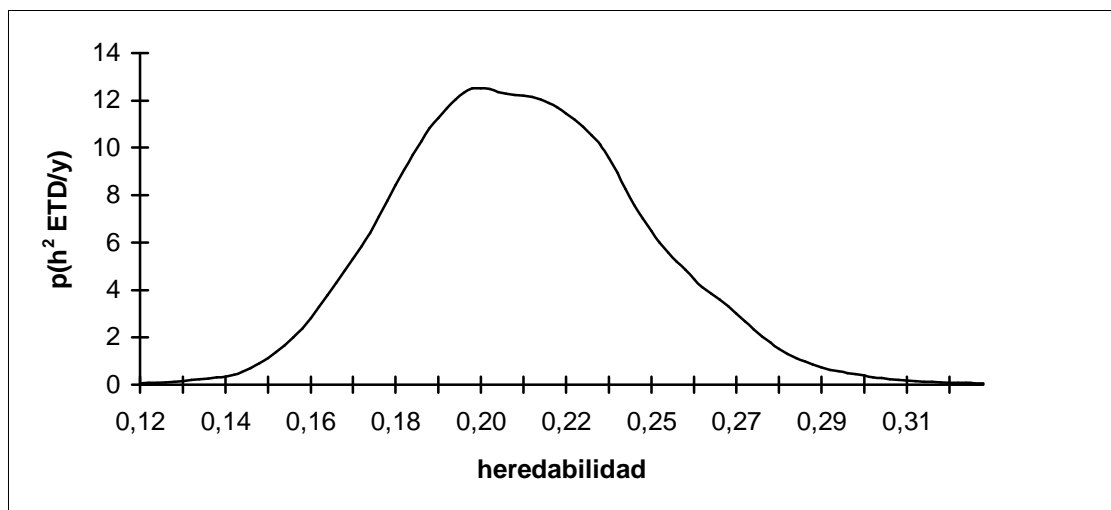
En todas las poblaciones la dispersión de las DMP estimadas para los parámetros genéticos fue considerable, reduciéndose al aumentar la cantidad de datos disponibles. Dentro de población, la desviación típica para la  $h^2$  fue similar en los dos caracteres. Entre poblaciones osciló entre 0.03 (LD-1) y 0.06 (LW-1). Para  $c^2$  la desviación típica fue menor que para  $h^2$ , oscilando entre 0.01 (LD-1 y LD-2) y 0.02 (LW-1 y LW-2). Dentro de población, la varianza de las correlaciones ( $r_a$  ó  $r_c$ ) siempre fue mayor que la de  $h^2$  o  $c^2$ , cumpliéndose también que  $\sigma_{r_a}^2 > \sigma_{r_c}^2$ . Ello indica que la correlación genética es el parámetro con más dificultad para ser estimado.

Generalizando los valores extremos de HPD obtenidos en las cuatro poblaciones, podría situarse la heredabilidad de GMD en el intervalo 0.09-0.35 y la de ETD entre 0.12 y 0.53. Así, la probabilidad de que la heredabilidad de GMD y ETD sea superior a 0.5 sería escasa. Para la correlación genética el comportamiento entre poblaciones fue más heterogéneo; el límite inferior del intervalo HPD se situó en 0.63, 0.13, -0.11 y -0.19 y el límite superior en 0.85, 0.67, 0.34, 0.44 en LD-1, LW-1, LD-2 y LW-2 respectivamente.

**Figura II.8.-** Distribución marginal posterior estimada para la heredabilidad ( $h^2$ ) de los caracteres GMD (población LW-1) y ETD (población LD-1).

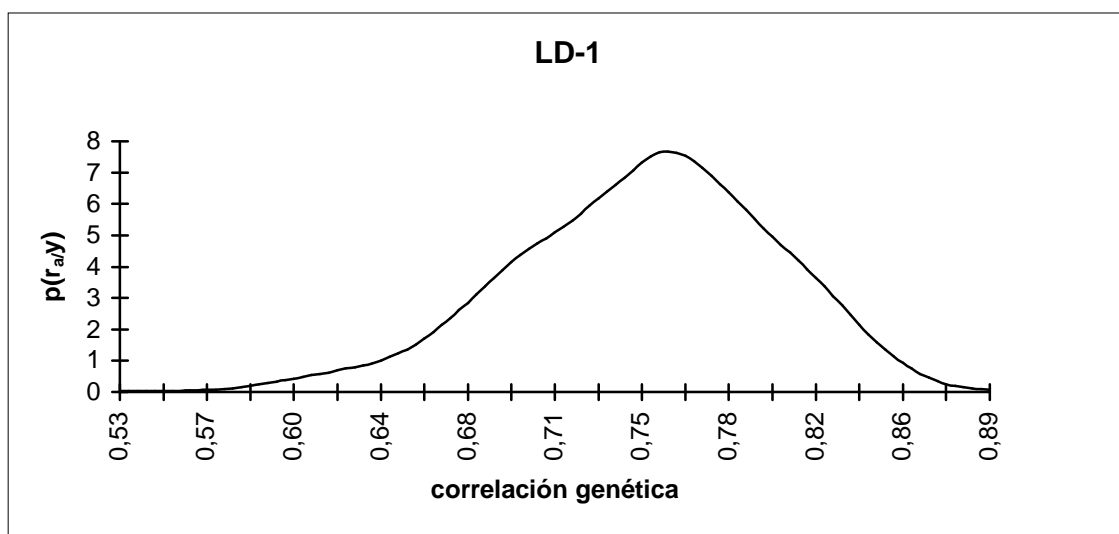


Media	Mediana	Moda	s.d.
0.231	0.230	0.234	0.057

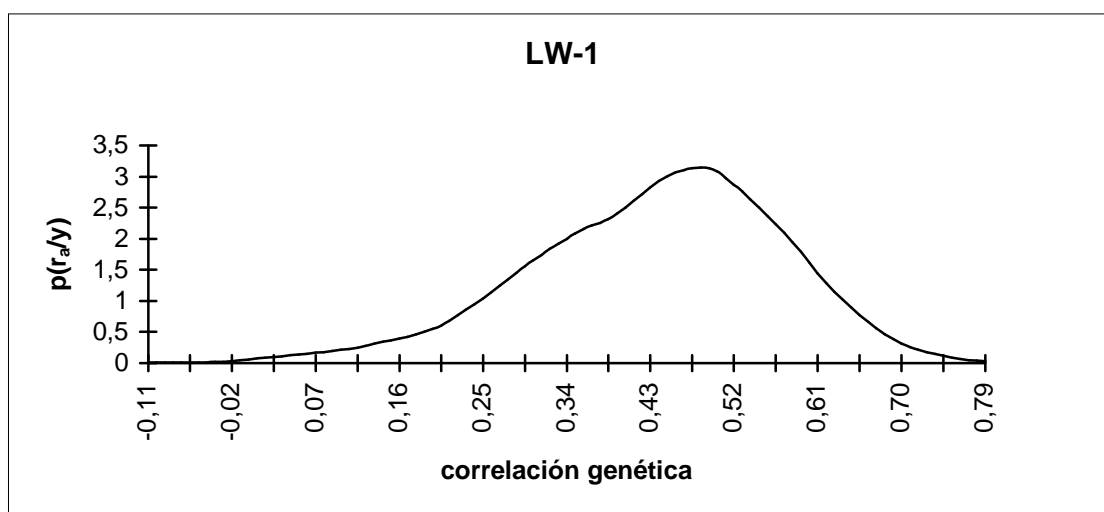


Media	Mediana	Moda	s.d.
0.212	0.211	0.203	0.030

**Figura II.9.-** Distribución marginal posterior estimada para la correlación genética ( $r_a$ ) entre los caracteres GMD y ETD en las poblaciones LD-1 y LW-1.

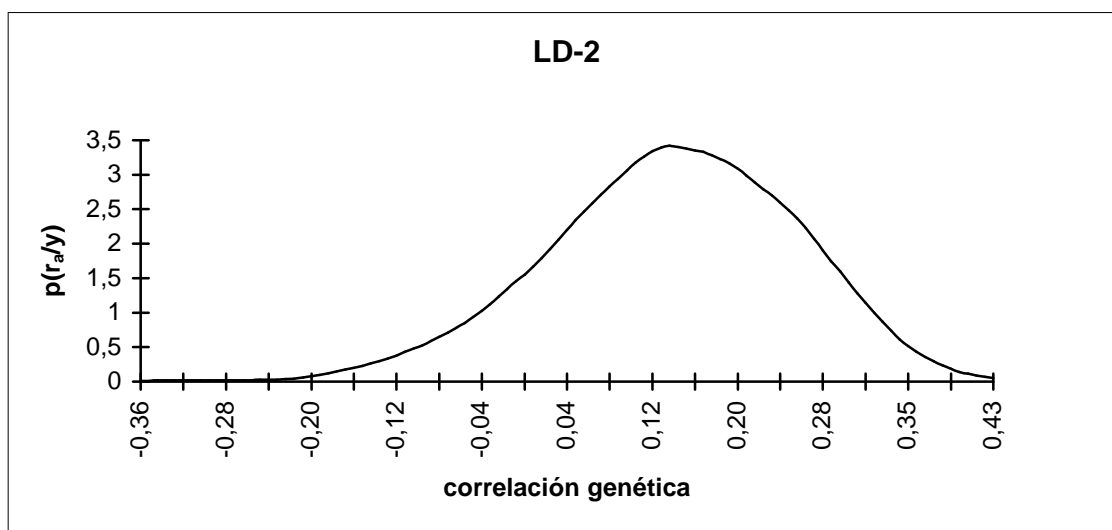


Media	Mediana	Moda	s.d.
0.747	0.752	0.759	0.054

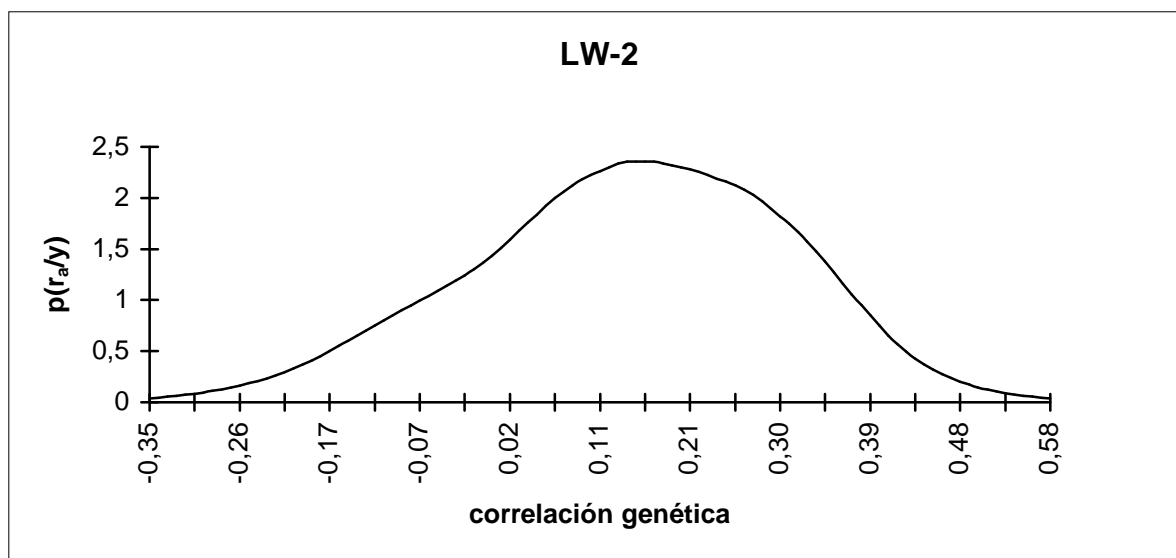


Media	Mediana	Moda	s.d.
0.436	0.451	0.472	0.135

**Figura II.10.-** Distribución marginal posterior estimada para la correlación genética ( $r_a$ ) entre los caracteres GMD y ETD en las poblaciones LD-2 y LW-2.



Media	Mediana	Moda	s.d.
0.133	0.139	0.141	0.115



Media	Mediana	Moda	s.d.
0.142	0.152	0.164	0.162

#### 4.1.2.2.- Estimación de las diferencias entre grupos.

Las diferencias BLUE, estimadas en GMD y ETD entre animales importados y la población receptora, se presentan en la Tabla II.14.

**Tabla II.14.-** Grupos genéticos estimados (FR: Francia; HO: Holanda) mediante la metodología BLUE para GMD y ETD, expresados como diferencia respecto a la población receptora.

	GRUPO	GMD		ETD	
		BLUE	s.e.	BLUE	s.e.
LD-1	HO	-10.06	11.80	-0.41	0.40
	FR	17.97	17.40	0.38	0.59
LW-1	HO	4.87	8.74	-0.09	0.40
	FR	14.72	29.35	3.25 *	1.43
LD-2	FR	14.87	8.62	-0.31	0.55
LW-2	FR	7.75	7.25	-0.21	0.36

\*  $p < 0.05$

Las máximas diferencias encontradas en las distintas poblaciones oscilaron entre -10 y 18 g./día, para GMD, y entre -0.41 y 3.25 mm., para ETD. Únicamente puede rechazarse la hipótesis de igualdad de medias ( $p < 0.05$ ) para los animales FR en LW-1 (+3.25 mm. en ETD). No fue posible estimar diferencias en GMD o ETD para los animales FR-A, dado que al ser incorporados a multiplicación no existía información sobre estos caracteres. El error típico fue superior a 7.25 para GMD y a 0.36 para ETD. Esto representa más del 10% y 15% de la desviación típica fenotípica de los caracteres GMD y ETD respectivamente. En general, el error de los estimadores para GMD y ETD fue proporcionalmente mayor al obtenido para NV (5% de la desviación fenotípica del carácter).



Dentro de población y carácter, la moda obtenida a partir de la DMP fue muy similar a la estimación BLUE (ver Figuras II-11 a II-14). La diferencia máxima encontrada entre métodos de estimación fue de 1.44 g./día para GMD (FR en LW-2) y de 0.11 mm. para ETD (FR en LD-2). En todos los casos, las DMP fueron unimodales y simétricas, variando entre ellas la agudeza de sus picos. De forma general puede decirse que la cantidad de información fue limitante en la mayoría de casos, dada la gran variabilidad observada.

Todos los orígenes, excepto FR en LW-1 para ETD, presentan intervalos con probabilidad superior al 95% que incluyen el valor cero (Tablas II.15 y II.16). Por tanto, con independencia del tipo de análisis realizado se llega a la conclusión de que éste es el único origen que difiere de la población receptora.

En general las diferencias estimadas para GMD fueron positivas, exceptuando el origen HO en LD-1. En algunos de estos casos, pese a no ser significativas las diferencias, sí son considerables. Así, un incremento de GMD de 20 g./día (FR en LD-1) comportaría una reducción del periodo de control de aproximadamente 4 días. La información adicional, aportada por la metodología bayesiana (RPD, HPD), pone de manifiesto que para cuatro orígenes la densidad situada por encima de diez g./día en GMD es superior al 50%.

Para ETD cuatro de los seis orígenes analizados podrían considerarse favorables por ser la diferencia estimada negativa y por tener más del 50% de la densidad situada en la parte izquierda del valor cero. La importación de animales HO en LD-1 o FR en LD-2 podría ser útil, dado que tienen gran parte de la densidad (81 y 83% respectivamente) situada por debajo del cero (Tabla II.16).

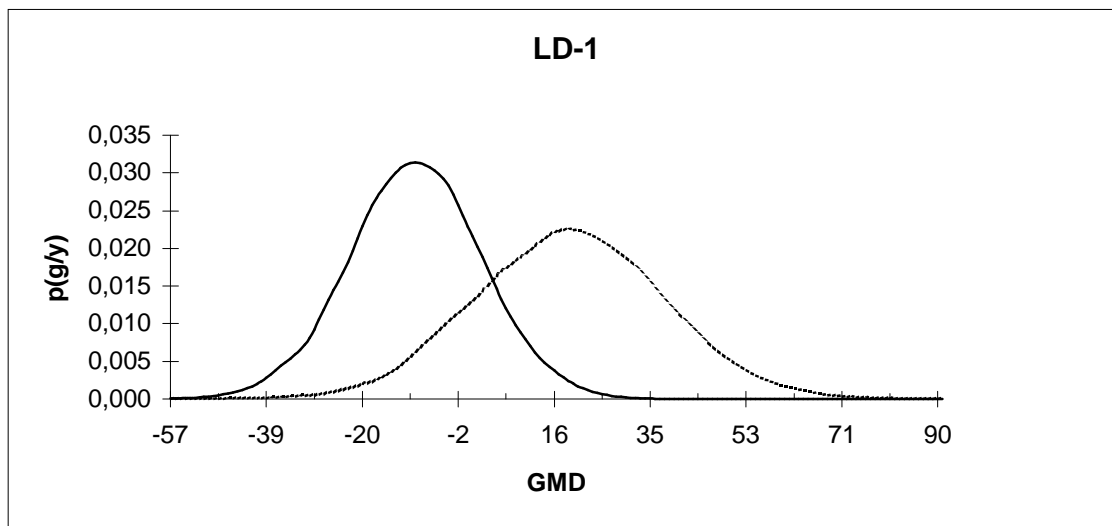
**Tabla II.15.-** Intervalos con densidad superior al 95% (HPD) y valores de densidad situada en la parte derecha (RPD) de distintos valores de abcisa predeterminados (x), estimados a partir de la distribución marginal posterior del efecto grupo genético para el carácter GMD.

	GRUPO	HPD		RPD		
				x=0	x=10	x=15
LD-1	HO	-35.511	15.168	0.214	0.059	0.026
	FR	-15.226	54.859	0.859	0.702	0.602
LW-1	HO	-14.130	24.007	0.663	0.547	0.484
	FR	-49.675	77.893	0.701	0.305	0.152
LD-2	FR	-4.869	31.591	0.928	0.673	0.458
LW-2	FR	-6.035	26.225	0.885	0.482	0.257

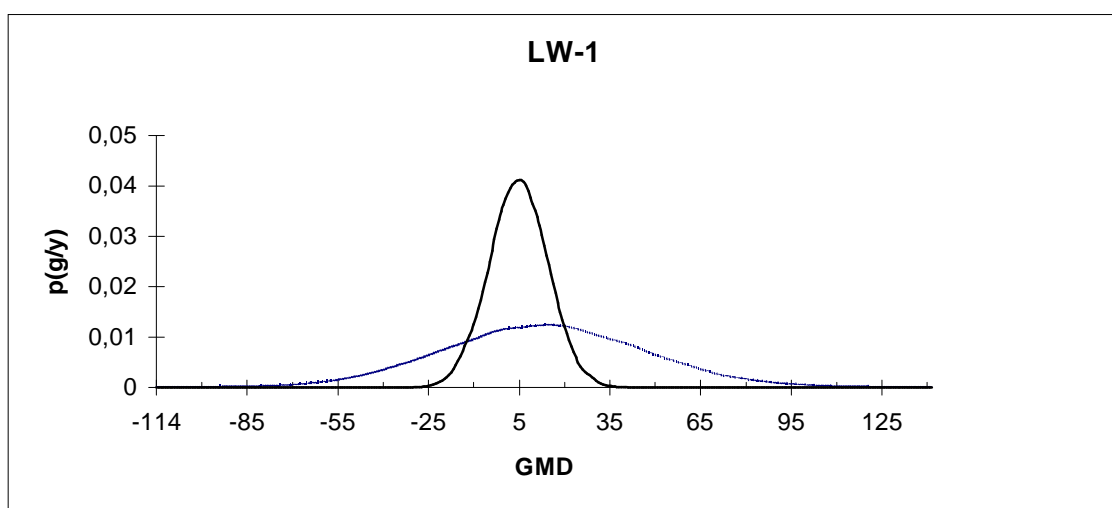
**Tabla II.16.-** Intervalos con densidad superior al 95% (HPD) y valores de densidad situada en la parte izquierda (LPD) de distintos valores de abcisa predeterminados (x), estimados a partir de la distribución marginal posterior del efecto grupo genético para el carácter ETD.

	GRUPO	HPD		LPD		
				x=0.0	x=-0.1	x=-0.5
LD-1	HO	-1.199	0.498	0.810	0.395	0.071
	FR	-0.844	1.621	0.256	0.075	0.014
LW-1	HO	-0.895	0.749	0.578	0.157	0.014
	FR	0.385	6.317	0.013	0.005	0.002
LD-2	FR	-2.245	0.348	0.832	0.459	0.167
LW-2	FR	-0.963	0.556	0.695	0.218	0.020

**Figura II.11.-** Distribución marginal posterior estimada de las diferencias en GMD para los animales importados de Francia (FR, en línea discontinua) y Holanda (HO, en línea continua) en las poblaciones LD-1 y LW-1.

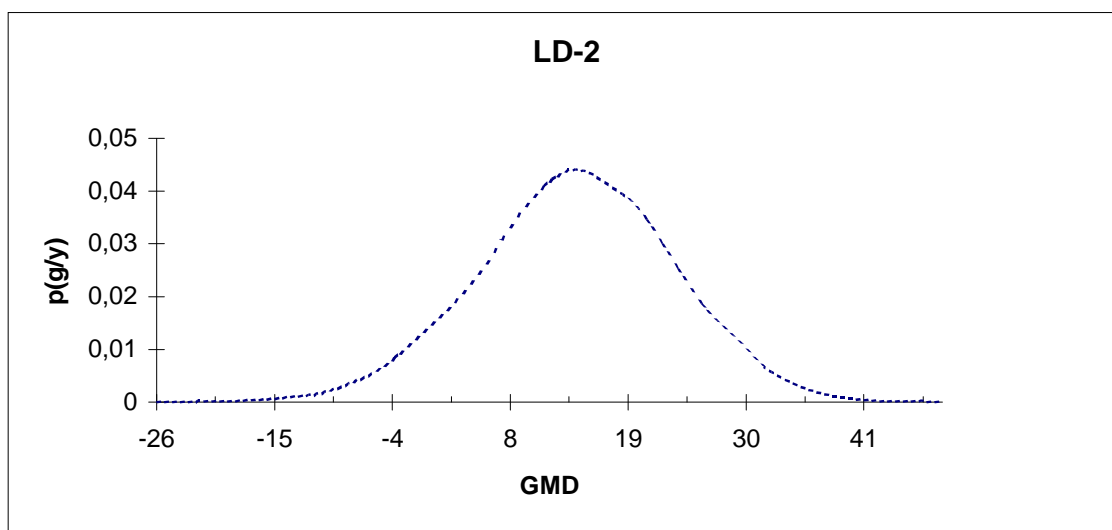


	Media	Moda	Mediana	s.d.
HO	-10.133	-10.297	-9.931	12.797
FR	19.133	19.266	19.678	17.917

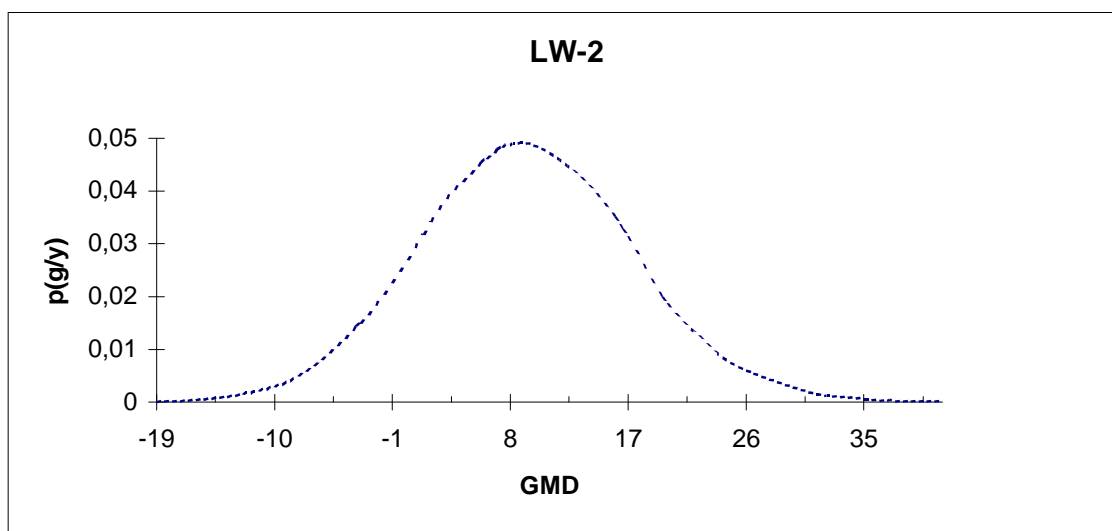


	Media	Moda	Mediana	s.d.
HO	4.946	5.461	5.012	9.688
FR	13.467	15.134	13.853	32.627

**Figura II.12.-** Distribución marginal posterior estimada de las diferencias en GMD para los animales importados de Francia (FR) en las poblaciones LD-2 y LW-2.

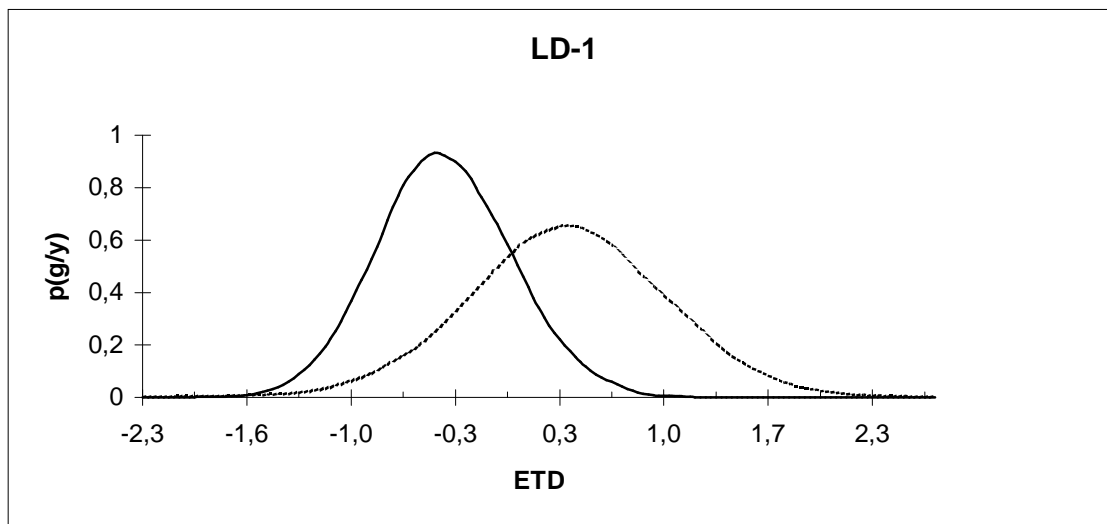


	Media	Moda	Mediana	s.d.
FR	13.805	13.881	14.030	9.294

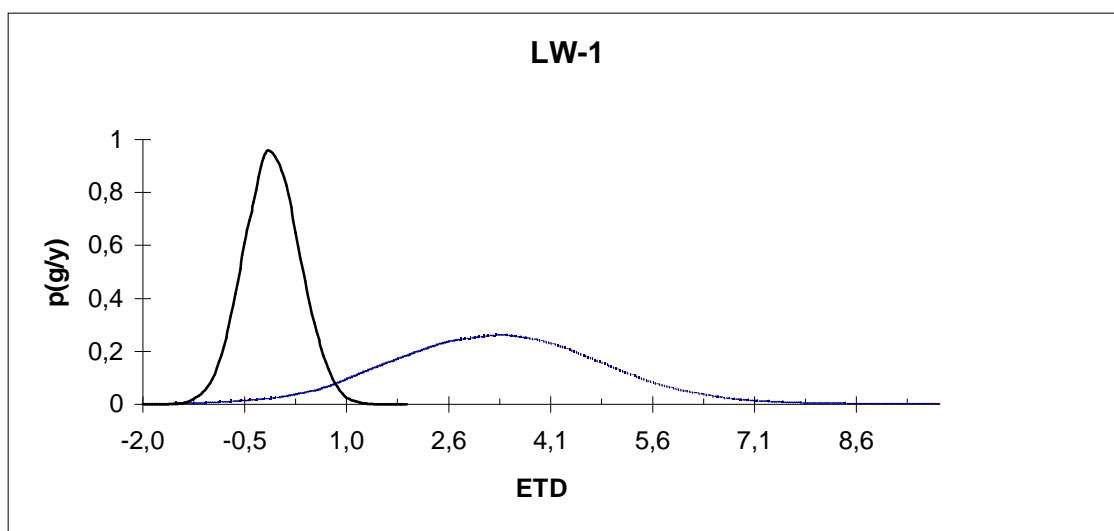


	Media	Moda	Mediana	s.d.
FR	9.631	9.195	9.555	8.163

**Figura II.13.-** Distribución marginal posterior estimada de las diferencias en ETD para los animales importados de Francia (FR, en línea discontinua) y Holanda (HO, en línea continua) en las poblaciones LD-1 y LW-1.

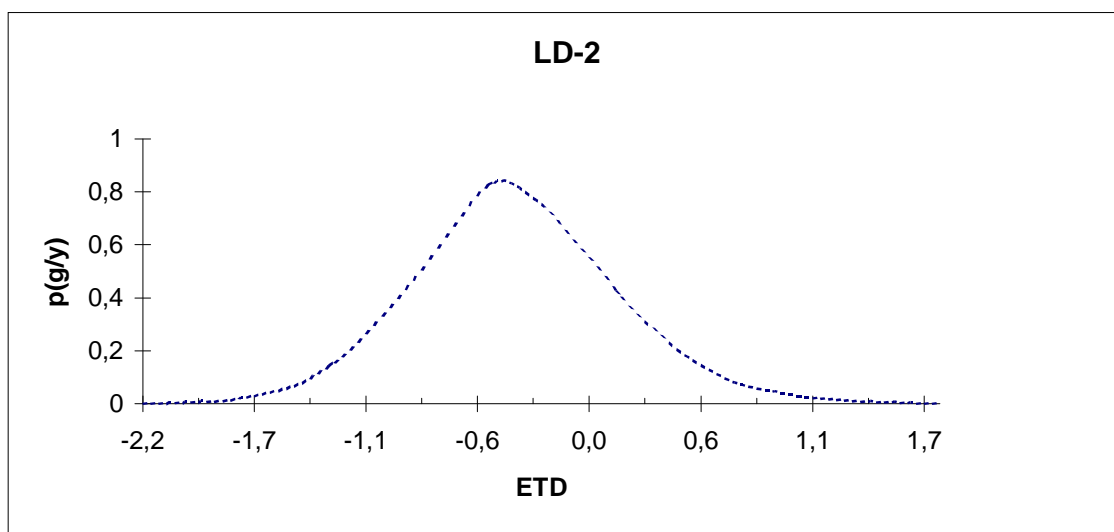


	Media	Moda	Mediana	s.d.
HO	-0.381	-0.436	-0.386	0.431
FR	0.395	0.403	0.403	0.625

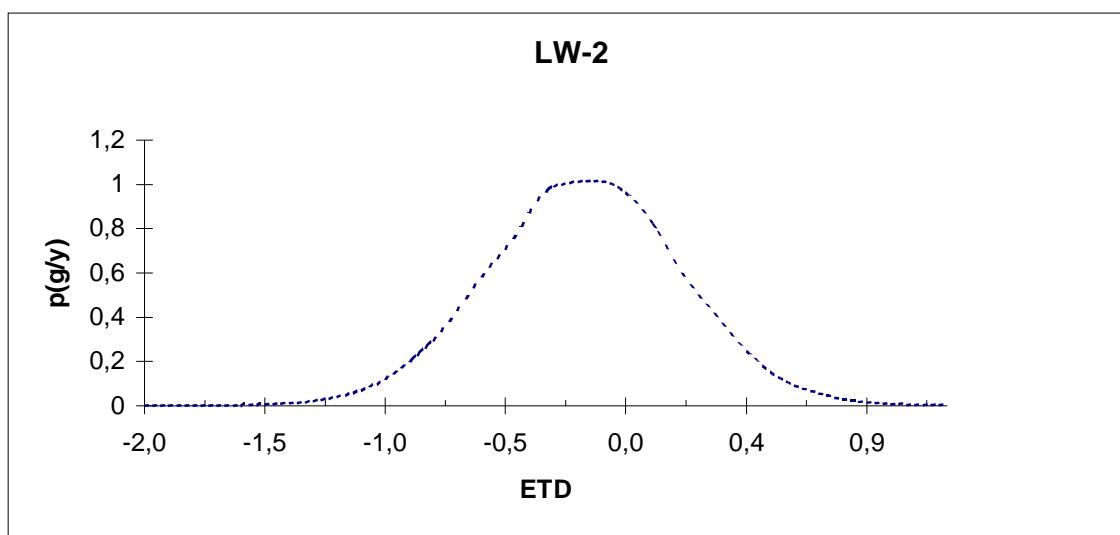


	Media	Moda	Mediana	s.d.
HO	-0.093	-0.128	-0.079	0.419
FR	3.292	3.339	3.292	1.516

**Figura II.14.-** Distribución marginal posterior estimada de las diferencias en ETD para los animales importados de Francia (FR) en las poblaciones LD-2 y LW-2.



	Media	Moda	Mediana	s.d.
FR	-0.365	-0.429	-0.449	0.517



	Media	Moda	Mediana	s.d.
FR	-0.204	-0.181	-0.197	0.387

En la Tabla II.17 se presenta la correlación entre valores genéticos (BLUP) predichos mediante el modelo con y sin grupos para GMD, ETD y el agregado H.

**Tabla II.17.** - Coeficientes de correlación entre valores genéticos predichos de los animales más jóvenes para GMD, ETD y el agregado (H), en un modelo con y sin grupos.

	LD-1	LW-1	LD-2	LW-2
GMD	0.88	0.93	0.98	0.95
ETD	0.92	0.70	0.95	0.99
H <sup>ψ</sup>	0.87	0.82	0.96	0.95

<sup>ψ</sup> H=1.89u<sub>GMD</sub>-15.12u<sub>ETD</sub>; siendo u el valor genético predicho.

La correlación entre valores genéticos predichos, con y sin grupos, presenta el valor mínimo extremo de 0.70 para ETD en LW-1, que es la única población donde se ha detectado un origen diferenciado. El efecto de la omisión de los grupos fue menos importante al considerar la correlación entre las predicciones para todos los animales, elevándose en este caso a 0.94.

La diferente ordenación de animales que supone considerar o no grupos comportó pérdidas de respuesta esperada en los dos caracteres y en el agregado económico (Tabla II.18). La pérdida de respuesta esperada por omitir los grupos en el modelo de evaluación no superó el 5% en las poblaciones LD-2 y LW-2, mientras que llegó hasta el 11%, 15% y 14% para GMD (LD-1), ETD (LW-1) y H (LD-1). La pérdida fue mayor a medida que la intensidad de selección aplicada sobre los animales fue menor. Al disminuir la intensidad las diferencias se incrementan por existir mayor probabilidad de selección entre grupos en relación a intensidades más altas.

**Tabla II.18.-** Pérdida de respuesta esperada (expresada en porcentaje) en GMD, ETD y en el agregado económico (H) al omitir los grupos en el modelo de evaluación y aplicar diferentes presiones de selección (p) sobre los animales más jóvenes.

	p	LD-1	LW-1	LD-2	LW-2
GMD	1%	4	0	2	0
	10%	9	4	1	0
	20%	11	7	1	1
ETD	1%	0	0	0	0
	10%	4	4	5	0
	20%	10	15	5	1
H <sup>ψ</sup>	1%	0	0	1	2
	10%	9	7	2	1
	20%	14	7	3	2

<sup>ψ</sup> H=1.89u<sub>GMD</sub>-15.12u<sub>ETD</sub>; siendo u el valor genético predicho.



#### 4.1.3.- UTILIDAD DE LAS IMPORTACIONES.

En la Tabla II.19 se presenta una visión de conjunto de las diferencias BLUE estimadas para los grupos de importación, que pone de manifiesto su comportamiento diferencial en los caracteres NV, GMD y ETD. Aunque existen estimas favorables, sobretudo en GMD y ETD, recordemos que sólo se detectan como significativos dos grupos para NV (FR en LW-1 y FR-A en LD-2) y uno para ETD (FR en LW-1).

**Tabla II.19.-** Efecto de los animales importados obtenido a partir de la estimación BLUE de sus diferencias respecto a la población de destino (+: favorable, -: desfavorable).

POBLACIÓ N	ORIGEN	NV		GMD		ETD	
LD-1	HO	-0.20	-	-10.06	-	-0.41	+
	FR	-0.31	-	17.97	+	0.38	-
LW-1	HO	0.34	+	4.87	+	-0.09	+
	FR	-2.07	-	14.72	+	3.25	-
LD-2	FR	-0.10	-	14.87	+	-0.31	+
	FR-A	0.65	+				
LW-2	FR	-0.01	-	7.75	+	-0.21	+

Para la interpretación de las siglas ver el texto.

Para cada origen, la utilidad esperada de la decisión de importar considerando NV como único objetivo se presenta en la Tabla II.20. En general, el sentido de la utilidad no se ve modificado por la actitud del ganadero frente al riesgo. Así, la decisión más útil habría sido la de importar animales de HO en LW-1 y de FR-A en LD-2, y la de no importar en los demás casos. Los únicos casos en los que la decisión de importar puede depender de la metodología de estimación y de la actitud frente al riesgo se corresponden con FR en LD-2 y en LW-2. Por ejemplo, para estar dispuesto a importar animales FR en LD-2 es necesario atender a la DMP y tener una actitud favorable al riesgo ( $\lambda$

$= -\frac{1}{2}\lambda_{max}$ ). Los animales FR en LW-2 únicamente serían importados por ganaderos que asumen el riesgo, o indiferentes al mismo si se considera la DMP. De todas formas, para estos dos orígenes, la variación de utilidad en relación a no importar es muy escasa.

Considerar conjuntamente a NV, GMD y ETD como objetivos (Tabla II.21) puede modificar la ordenación de las decisiones en relación a considerar sólo NV. Este es el caso del origen FR en LD-2 y LW-2, dado que las ventajas en GMD y ETD compensan las desventajas en NV. Esto podría indicar que los criterios de elección de los animales importados probablemente hayan estado más relacionados con el crecimiento y conformación de los animales que con el tamaño de la camada. Esto es justificable dada la importancia que tradicionalmente se ha dado al primer grupo de caracteres.

En todos los casos las decisiones a partir de BLUE o de la DMP son prácticamente coincidentes. La homogeneidad de los resultados obtenidos con las dos metodologías es lógica, dada la similitud de los estadísticos estimados con cada una de ellas para los diferentes grupos.

Todo parece indicar que la actitud frente al riesgo incide poco en la utilidad esperada. Este comportamiento no puede generalizarse por estar ligado al tipo de función de utilidad empleado. No considerar el riesgo puede comportar decisiones equivocadas cuando se den medias similares con varianzas muy diferentes o cuando las medias obtenidas sean muy próximas al valor cero y la varianza asociada sea grande, como sucede para el origen FR en LW-2 al considerar la DMP de NV

Caracterizar la actitud del ganadero frente al riesgo es difícil, dado que requiere analizar su comportamiento frente a variaciones en la función de beneficio. La decisión de importar, cuando se conoce poco de los animales foráneos, parece una decisión arriesgada. Los

resultados obtenidos muestran como prácticamente en la mitad de casos lo más probable es que el ganadero hubiese decidido no importar. En la empresa 2 las importaciones han sido más útiles que en la empresa 1, lo que puede ser debido a utilizar un criterio de importación mejor o a tener una media poblacional menor. Vistas las medias fenotípicas (Tablas I.2 y II.2) no parece que esto último explique el comportamiento en GMD y ETD, aunque sí puede explicar parte de las diferencias en NV. De todas formas, es posible que en la utilidad del ganadero, en el momento de la importación, incidieran otros factores que no se han podido contemplar en este trabajo. Referidos al momento actual, los resultados obtenidos permiten contrastar la importación frente a la no importación asumiendo una evolución genética paralela de las poblaciones de origen y de destino.

**Tabla II.20.** - Utilidad esperada de las importaciones realizadas para NV, calculada a partir de los estimadores BLUE y de la función de distribución marginal posterior (DMP), expresada en función de la actitud frente al riesgo ( $\lambda$ ).

LD-1				
ORIGEN		$\lambda = -\frac{1}{2}\lambda_{max.}$	$\lambda = 0$	$\lambda = \frac{1}{2}\lambda_{max.}$
HO	BLUE	0.00	0.00	0.00
	DMP	0.00	0.00	0.00
FR	BLUE	0.00	0.00	0.00
	DMP	0.00	0.00	0.00

LW-1				
ORIGEN		$\lambda = -\frac{1}{2}\lambda_{max.}$	$\lambda = 0$	$\lambda = \frac{1}{2}\lambda_{max.}$
HO	BLUE	60.46	50.27	40.06
	DMP	61.31	50.65	39.97
FR	BLUE	0.00	0.00	0.00
	DMP	0.00	0.00	0.00

LD-2				
ORIGEN		$\lambda = -\frac{1}{2}\lambda_{max.}$	$\lambda = 0$	$\lambda = \frac{1}{2}\lambda_{max.}$
FR	BLUE	0.00	0.00	0.00
	DMP	0.71	0.00	0.00
FR-A	BLUE	101.85	81.90	61.93
	DMP	110.86	87.95	65.01

LW-2				
ORIGEN		$\lambda = -\frac{1}{2}\lambda_{max.}$	$\lambda = 0$	$\lambda = \frac{1}{2}\lambda_{max.}$
FR	BLUE	1.02	0.00	0.00
	DMP	2.78	0.13	0.00

**Tabla II.21.** - Utilidad esperada de las importaciones realizadas para el agregado económico, calculada a partir de los estimadores BLUE y de la función de distribución marginal posterior (DMP), expresada en función de la actitud frente al riesgo ( $\lambda$ ).

LD-1				
ORIGEN		$\lambda = -\frac{1}{2}\lambda_{max.}$	$\lambda = 0$	$\lambda = \frac{1}{2}\lambda_{max.}$
HO	BLUE	0.00	0.00	0.00
	DMP	0.00	0.00	0.00
FR	BLUE	0.00	0.00	0.00
	DMP	0.00	0.00	0.00

LW-1				
ORIGEN		$\lambda = -\frac{1}{2}\lambda_{max.}$	$\lambda = 0$	$\lambda = \frac{1}{2}\lambda_{max.}$
HO	BLUE	75.17	60.83	46.47
	DMP	76.58	61.42	46.24
FR	BLUE	0.00	0.00	0.00
	DMP	0.00	0.00	0.00

LD-2				
ORIGEN		$\lambda = -\frac{1}{2}\lambda_{max.}$	$\lambda = 0$	$\lambda = \frac{1}{2}\lambda_{max.}$
FR	BLUE	24.31	19.57	14.82
	DMP	34.92	28.45	21.96
FR-A	BLUE	101.85	81.90	61.93
	DMP	110.86	87.95	65.01

LW-2				
ORIGEN		$\lambda = -\frac{1}{2}\lambda_{max.}$	$\lambda = 0$	$\lambda = \frac{1}{2}\lambda_{max.}$
FR	BLUE	20.19	16.30	12.40
	DMP	26.13	21.40	16.66



## **4.2.-ESTRATEGIAS DE IMPORTACIÓN.**

La importación de animales puede ser una forma más, adicional a la selección, para mejorar la prolificidad. El interés de la importación, en términos de revalorización genética, dependerá de las diferencias existentes entre la población de origen y de destino. Para la óptima planificación del uso de los animales importados y del conjunto de la población, interesa disponer de un estimador de sus diferencias en el menor espacio de tiempo y con la mayor precisión posible. Todas estas cuestiones se abordan a continuación a partir de los resultados obtenidos mediante simulación.

### **4.2.1- ESTIMACIÓN DE DIFERENCIAS ENTRE GRUPOS.**

#### **4.2.1.1.- Efecto de la selección.**

En la Tabla II.22 puede verse el comportamiento del modelo de grupos ( $M_{\tilde{g}}$ ) para estimar las diferencias entre grupos ( $\tilde{g}$ ) cuando no se realiza selección o cuando ésta se realiza a partir de los valores genéticos predichos mediante  $M_{\tilde{g}}$ .

**Tabla II.22.-** Efecto de la presión de selección aplicada en machos ( $p_m$ ) y en hembras ( $p_h$ ) en la estimación del efecto grupo ( $\tilde{g}$ : media; V: varianza; S: sesgo).

Importación	$p_m$ (%)	$p_h$ (%)	Ciclo 5			Ciclo 10		
			$\tilde{g}$	V	S	$\tilde{g}$	V	S
Machos (25%)	No	No	0.49	0.27	-0.01	0.53	0.17	0.03
	20.0	50.0	0.10	1.26	-	0.09	1.16	-
	5.0	12.5			0.40*			0.41*
			0.12	1.30	-	0.12	1.16	-
					0.38*			0.38*
Hembras (10%)	No	No	0.50	0.08	0.00	0.49	0.07	-0.01
	5.0	12.5	0.49	0.09	0.01	0.49	0.08	-0.01

Valores obtenidos para  $g=0.5$  y  $h^2=0.06$ .

\*  $p < 0.05$

Cuando la población no se selecciona, las diferencias estimadas entre grupos estimadas son insesgadas y la varianza de estimación menor a la obtenida en presencia de selección. El valor mínimo de la varianza de estimación obtenido en la simulación fue de 0.17 al importar machos, y de 0.07 al importar hembras. En campo, ello sólo permitiría detectar diferencias superiores a 0.8 y 0.5 lechones respectivamente.

Cuando la población se selecciona, las diferencias entre grupos tienden a infraestimarse y se incrementa la varianza de estimación. De todas formas, el comportamiento del modelo depende de si se han importado machos o hembras, por diferir la estructura de datos que se genera.

Al importar un 25% de machos el sesgo en  $\tilde{g}$  fue significativo ( $p < 0.05$ ), manteniéndose con independencia de la presión de selección considerada. La varianza de estimación se incrementó considerablemente, tanto respecto a cuando no existía selección, como respecto a cuando se importan hembras. En las mejores condiciones, la diferencia mínima detectable al importar machos en poblaciones de campo seleccionadas se situaría en los 2 lechones.

Cuando se importan hembras (10%) la selección afectó poco a la bondad de estimación de  $\tilde{g}$ ; no se detectó sesgo y la varianza de estimación fue similar en todas las situaciones. En este caso, el umbral para detectar diferencias significativas no se modificó respecto a cuando no se realizó selección (0.5 lechones).

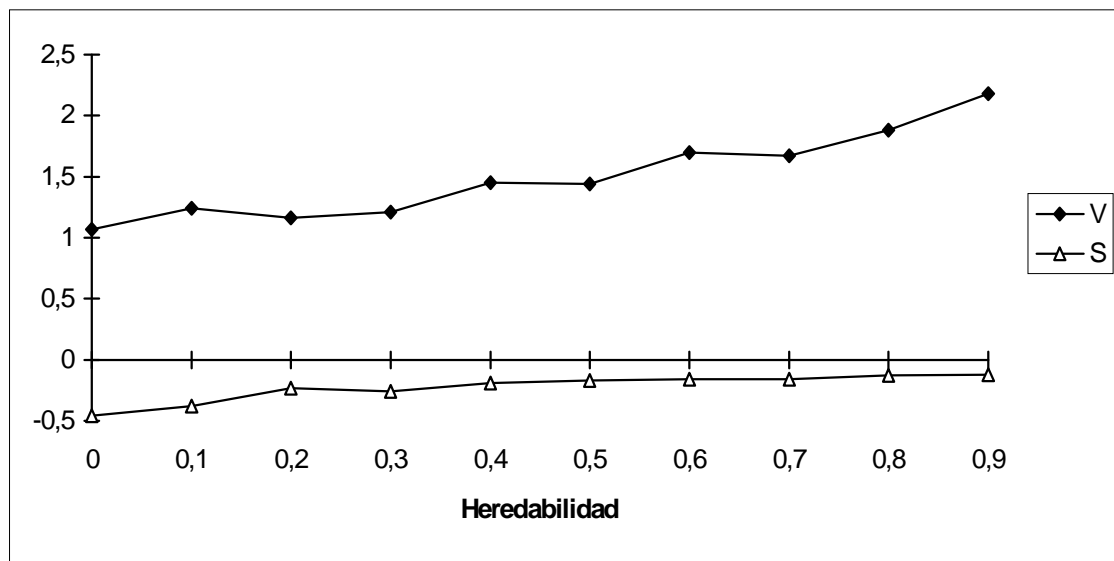
En la Tabla II.22 puede verse también que la selección, aun siendo poco intensa, influye en gran medida en la bondad de estimación de  $\tilde{g}$  cuando se importan machos. La selección interfiere desde las primeras generaciones y su efecto persiste con posterioridad. Una vez la población simulada se ha estabilizado, ciclo 5 y sucesivos, el sesgo en  $\tilde{g}$  se mantiene sin cambios relevantes, aunque con tendencia a incrementarse. Dada la similitud de los resultados obtenidos en el ciclo 5 y 10, en los apartados



posteriores sólo se presentan los obtenidos al final del proceso de selección (ciclo 10).

La magnitud del sesgo en  $\tilde{g}$  depende de la heredabilidad considerada (Figura II.15).

**Figura II.15.-** Efecto de la heredabilidad en el sesgo (S) y varianza (V) de estimación de la diferencia entre grupos.



Valores obtenidos al importar un 25% de machos ( $g=0.5$ ) y después de 10 ciclos de selección.

Para todo el rango de heredabilidades existió infraestimación de  $\tilde{g}$ . El sesgo osciló entre -0.46 y -0.12, para  $h^2=0.0$  y  $h^2=0.9$  respectivamente. La varianza de estimación aumenta con la heredabilidad, desde 1.07 ( $h^2=0.0$ ) hasta 2.18 ( $h^2=0.9$ ). Para valores de  $h^2$  mayores de 0.2 no puede decirse que los estimadores de  $g$  obtenidos sean diferentes entre ellos. En las condiciones de la simulación, el sesgo tiende a reducirse a medida que aumenta la heredabilidad; fundamentalmente porque se reduce la varianza residual y, por consiguiente, el grado de indeterminación del modelo.

Los resultados presentados en la Tabla II.22 y en la Figura II.15 indican que las condiciones más limitantes se dan al importar machos, que

es lo más habitual en la práctica, y en caracteres de baja heredabilidad, que es en los que podría ser más interesante la importación.

#### 4.2.1.2.- Tamaño relativo del grupo y vía de difusión.

En la Tabla II.23 se presenta la diferencia entre grupos estimada después de importar diferentes porcentajes de machos o hembras.

**Tabla II.23.-** Efecto del porcentaje de machos y hembras importados en la estimación del efecto grupo ( $\tilde{g}$  : media; V: varianza; S: sesgo).

SEXO	Porcentaje	$\tilde{g}$	V	S
Machos	25%	0.12	1.16	-0.38*
	10%	-0.27	2.29	-0.77*
Hembras	10%	0.49	0.08	-0.01
	5%	0.44	0.17	-0.06*
	2%	0.31	0.36	-0.19*

Valores obtenidos para  $g=0.5$  y después de 10 ciclos de selección ( $h^2=0.06$ ).

\*  $p<0.05$

En el apartado precedente ya se evidenciaba un comportamiento diferencial del modelo de grupos en función del sexo de los animales importados. Aquí puede verse que la infraestimación de los grupos se incrementa a medida que se reduce la cantidad de animales importados. Así, al reducir la cantidad de machos importados de un 25% a un 10% el sesgo se duplicó. Mientras al importar un 10% de hembras no se detectó sesgo, si existió infraestimación cuando la importación representó el 5% o el 2% de la población base.

Para un porcentaje fijo de animales importados, el sesgo también aumenta cuando se reduce la información producida. Así, al importar un 10% de hembras y disminuir el número de partos producidos por estos animales antes de iniciarse la selección de la población, a uno o a ninguno, el sesgo en  $\tilde{g}$  fue significativo ( $p<0.05$ ) e igual a -0.04 y -0.10 respectivamente. La varianza de estimación se incrementó al reducir el número de partos, pasando a valores de 0.13 y 0.17 respectivamente en los dos casos considerados.

La cantidad y el sexo de los animales importados incidió también en la varianza de las estimas, que fue mucho mayor al importar machos que hembras. Esto, en parte, guarda relación con la contribución genética de los animales importados (CG), que en el último ciclo de selección fue del 28% al importar machos (25%), frente a un 42% en el caso de importación de hembras (10%).

El sesgo en la estimación de  $\tilde{g}$  está relacionado con el desequilibrio en la estructura de datos y con los efectos de la selección. La varianza de estimación depende principalmente de la información disponible referente al grupo importado. Así, al importar hembras el sesgo y la varianza de estimación son menores porque el diseño tiende a ser más equilibrado, con más información referente a los animales importados y distribuida en todo el rango de CG. En la práctica, al importar animales es difícil que exista equilibrio en la estructura de datos de los diferentes grupos y la selección actuará de forma simultánea con la importación.

#### **4.2.1.3.- Manejo de los animales importados.**

El manejo de los animales puede utilizarse como vía para dirigir la cantidad y estructura de los datos producidos. En la Tabla II.24 se presentan los resultados obtenidos al importar machos (25%) o hembras (10%) practicando retención de animales o apareamiento dirigido.

La retención de parentales (RP) tiende a mejorar la bondad de estimación y en mayor medida cuando la importación es de machos. La retención adicional de hijos de los machos importados (RP+RHO) no ejerció ningún efecto favorable. La retención de parentales y de hijas (RP+RHA) permitió reducir el error de estimación y el sesgo cuando se importaron machos. El apareamiento dirigido (AD) contribuyó poco a la bondad de estimación de  $\tilde{g}$ . De todo ello se desprende que la política de manejo que puede ser más interesante, de

entre las consideradas, es la retención de las hijas de los machos importados.

**Tabla II.24.-** Efecto del manejo aplicado sobre los animales importados, o sus descendientes, en la estimación del efecto del grupo ( $\tilde{g}$ : media; V: varianza; S: sesgo).

Importación n	MANEJO	$\tilde{g}$	V	S
Machos (25%)	NR	-0.02	1.44	-0.52*
	RP	0.12	1.16	-0.38*
	RP+RHO	0.12	1.29	-0.38*
	RP+RHA	0.52	0.31	0.02
	RP+AD	0.16	1.04	-0.34*
Hembras (10%)	NR	0.50	0.09	0.00
	RP	0.49	0.08	-0.01
	RP+RHO	0.52	0.11	0.02
	RP+RHA	0.47	0.08	-0.04

Valores obtenidos para  $g=0.5$  y después de 10 ciclos de selección para  $h^2=0.06$ .

NR: no retención; RP: retención de padres; RHO: retención de hijos;

RHA: retención de hijas; AD: apareamiento dirigido.

\*  $p<0.05$

#### 4.2.1.4.- Tamaño de la población.

Todos los resultados presentados previamente se han hallado en una población de 200 hembras y 20 machos. Los resultados obtenidos al reducir a la mitad el tamaño de la población se presentan en la Tabla II.25.

**Tabla II.25.-** Efecto del tamaño de la población en la estimación del efecto grupo ( $\tilde{g}$ : media; V: varianza; S: sesgo).

Hembra s	Machos	$\tilde{g}$	V	S
200	20	0.12	1.16	-0.38*

100	10	-0.16	2.34	-0.66*
-----	----	-------	------	--------

Valores obtenidos al importar un 25% de machos ( $g=0.5$ ) y después de 10 ciclos de selección ( $h^2=0.06$ ).

\*  $p<0.05$

Al reducir el tamaño de la población se incrementa el sesgo y la varianza de estimación de la diferencia entre grupos. El empeoramiento de la bondad de estimación se debe a que existe menor cantidad de información de cada uno de los grupos. Ello hace que el sesgo y la varianza de estimación prácticamente se dupliquen, siendo el resultado similar al obtenido en la población de mayor tamaño al reducir la cantidad de machos importados del 25% al 10%. Ello pone de manifiesto que la dificultad de obtener estimadores de los grupos con buenas propiedades se hace más evidente en poblaciones de tamaño pequeño, como puede ser el caso de las líneas LW-1 y LW-2 analizadas previamente.

#### **4.2.1.5.- Diferencial genético entre grupos.**

Cabe esperar que la bondad de estimación de las diferencias entre grupos pueda relacionarse con el diferencial real existente y que, además, dependa de la importancia de la segregación entre grupos. En la Tabla II.26 se presentan los resultados obtenidos al considerar diferentes valores de diferencial genético entre grupos.

Con independencia de si se simula o no la existencia de varianza de segregación, existe infraestimación de las diferencias entre grupos. Para valores extremos de  $g$  la infraestimación tiende a ser menor; ello se debe a que la selección tiende a realizarse dentro del grupo más favorable en detrimento de la selección entre grupos.

El diferencial entre grupos condiciona también la varianza de estimación. Ésta tiende a ser mayor a medida que los animales importados son peores que la población de destino, como

consecuencia de que la selección tiende a eliminar a los animales importados. Así, es más difícil detectar diferencias desfavorable que favorables.

Las estimación de los grupos no difiere cuando se simula que existe o no segregación entre grupos, excepto para el valor  $g=2.0$ . La importancia de la segregación entre grupos radica en ser una fuente de confusión adicional que afecta a muchos de los animales susceptibles de aportar información del material genético importado, y en que puede favorecer la selección de unos animales en detrimento de otros. Los resultados indican que en general la varianza de segregación no será suficientemente grande como para determinar cambios importantes en los animales seleccionados. En la práctica, cuantificar la magnitud de la segregación entre grupos es difícil y, por tanto, también lo es generalizar su incidencia en la estimación de los grupos.

**Tabla II.26.-** Efecto del diferencial genético ( $g$ ) y de la segregación entre grupos en los estimadores del efecto grupo ( $\tilde{g}$ : media; V: varianza; S: sesgo).

$g$	Con segregación			Sin Segregación		
	$\tilde{g}$	V	S	$\tilde{g}$	V	S
-2.0	-2.25	1.25	-0.25*	-2.34	1.41	-0.34*
-1.5	-1.93	1.15	-0.43*	-1.94	1.17	-0.44*
-1.0	-1.51	1.09	-0.51*	-1.50	1.07	-0.50*
-0.5	-1.02	1.15	-0.52*	-0.97	0.93	-0.47*
0.0	-	-	-	-0.45	1.21	-0.45*
0.5	0.12	1.16	-0.38*	0.13	1.18	-0.37*
1.0	0.78	0.98	-0.22*	0.72	1.14	-0.28*
1.5	1.19	1.06	-0.31*	1.25	1.06	-0.25*
2.0	1.69	1.05	-0.31*	1.87	0.82	-0.13*

Valores obtenidos al importar un 25% de machos en la base y después de 10 ciclos de selección ( $h^2=0.06$ ).

\* $p<0.05$

#### 4.2.1.6.- Modelo de evaluación.

En las poblaciones de campo analizadas la selección de los animales se ha estado realizando a partir de los valores genéticos predichos con un modelo que no considera grupos. Se ha simulado esta situación y en la Tabla II.27 se presentan las estimas de las diferencias entre grupos que se obtienen al importar machos (25%) y seleccionando sin considerar grupos en el modelo. No se presentan los resultados obtenidos al importar hembras, procediendo de la misma forma, dado que fueron similares a los obtenidos después de seleccionar con el modelo de grupos (presentados en las Tablas II.22 y II.23).

**Tabla II.27.-** Estimación de la diferencia entre grupos ( $\tilde{g}$  : media; V: varianza; S: sesgo) después de seleccionar a partir de un modelo sin grupos.

g	Con segregación			Sin segregación		
	$\tilde{g}$	V	S	$\tilde{g}$	V	S
-2	-2.06	0.74	-0.06	-2.15	0.75	-0.15*
-1.5	-1.53	0.64	-0.03	-1.63	0.62	-0.13*
-1	-1.06	0.64	-0.06	-1.08	0.61	-0.08*
-0.5	-0.59	0.53	-0.09*	-0.53	0.56	-0.03
0.0	-	-	-	-0.13	0.62	-0.13
0.5	0.53	0.52	0.03	0.48	0.45	-0.02
1	1.03	0.42	0.03	0.94	0.42	-0.06
1.5	1.53	0.42	0.03	1.49	0.44	-0.01
2	2.06	0.41	0.06*	1.97	0.37	-0.03

Valores obtenidos al importar machos (25%) y después de 10 ciclos de selección ( $h^2=0.06$ ).

\* $p<0.05$

Al seleccionar sin considerar grupos el sesgo se redujo en relación al que se produjo seleccionando con el modelo de grupos (Tabla II.26) y, en la mayoría de casos, pasa a ser no detectable. Este



comportamiento se produce tanto si se simula con segregación entre grupos como sin ella. Al evaluar sin grupos los valores genéticos predichos en los dos grupos tienden a ser más parecidos. Ello hace que la selección entre grupos, aunque sigue existiendo, tienda a ser menor y por tanto mejore la bondad de estimación de  $\tilde{g}$ .

Adicionalmente, al seleccionar sin grupos, se reduce también la varianza de estimación (50% aproximadamente), favoreciendo la posibilidad de detectar diferencias significativas. Por ejemplo, al importar un 25% de machos ( $g=0.5$ ) pasa de 1.16 a 0.52 seleccionando con o sin grupos respectivamente, lo que permite reducir la diferencia mínima detectable en 0.7 lechones.

Como consecuencia de la reducción del sesgo y de la varianza de estimación, el ECM fue menor al obtenido cuando la selección se realizó a partir del modelo de grupos. De los datos de la Tabla II.27 se desprende que este comportamiento se da para todos los valores de diferencias entre grupos consideradas.

La mejora de la bondad de estimación de la diferencia entre grupos, con reducción de  $S$ ,  $V$  y ECM, que se presenta después de seleccionar sin grupos en el modelo refuerzan los resultados obtenidos previamente en las poblaciones de campo. La dificultad de detectar diferencias significativas en las poblaciones de campo está más relacionada con la estructura y cantidad de datos disponibles que con los efectos de la selección practicada.

En los apartados precedentes se ha puesto de manifiesto que, en poblaciones seleccionadas, el modelo de grupos conduce a infraestimar  $\tilde{g}$ , particularmente cuando se importan machos. Existe la posibilidad de reducir el sesgo o la varianza de estimación, evaluando sin considerar grupos o mediante algunas técnicas de manejo. Todas estas estrategias deben ser evaluadas en términos de respuesta a la selección, con el objeto de aprovechar adecuadamente las posibles

ventajas derivadas de la importación de animales. En el apartado siguiente se abordarán estas cuestiones.

## 4.2.2- RESPUESTA A LA SELECCIÓN.

### 4.2.2.1.- Efecto de la selección.

La intensidad de selección que se puede aplicar y la heredabilidad del carácter considerado condicionan la respuesta dentro de población y, por tanto, serán factores a tener en cuenta a la hora de tomar la decisión de importar animales.

En la Tabla II.28 se presentan los resultados obtenidos al aplicar diferentes presiones de selección después de importar un 25% de machos que difieren en 0.5 lechones.

**Tabla II.28.-** Respuesta (R), consanguinidad (F) y contribución genética (CG) obtenidas aplicando una presión de selección  $p_m$  (expresada en %) en machos y  $p_h$  (expresada en %) en hembras.

Selección	Importación	$p_m$	$p_h$	R	F	CG (%)
No	Sí	-	-	0.13	0.02	27
Sí	No	20	50	0.75	0.04	-
		5	12.5	1.08	0.11	-
Sí	Sí	20	50	0.82	0.05	21
		5	12.5	1.18	0.12	28

Valores obtenidos al importar un 25% de machos  $g=0.5$  y después de 10 ciclos de selección ( $h^2=0.06$ ) en base al modelo de grupos.

El error empírico máximo en la respuesta fue de 0.01.

Cuando no se selecciona, la respuesta depende únicamente de la importación y la incidencia del material importado debería ser próxima al 12.5% al importar un 25% de machos. La retención de parentales hace que CG aumente hasta llegar al 27%.

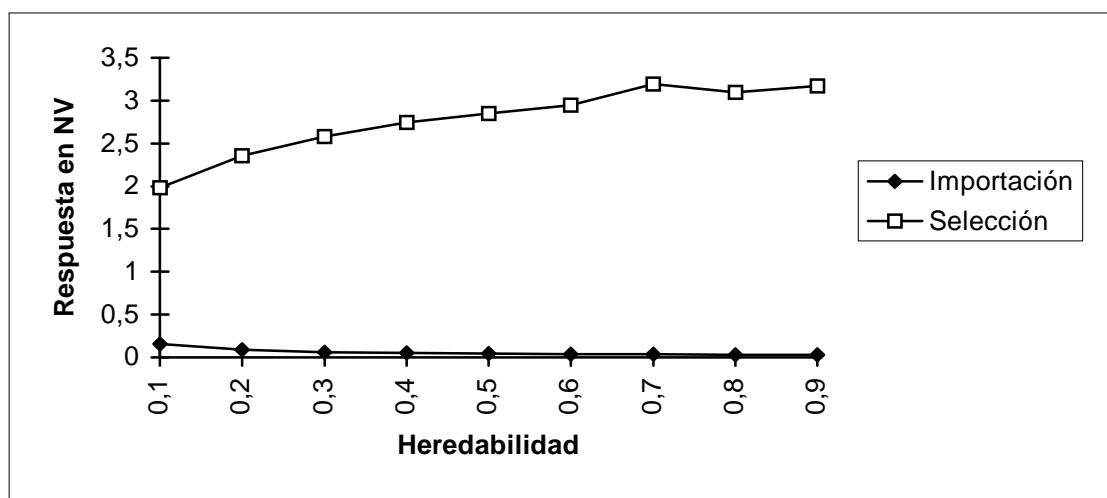
Cuando la población se selecciona, y para las dos presiones de selección consideradas, la importación de animales contribuye a incrementar la respuesta en un 9% respecto a mantener la población de forma cerrada. La respuesta y la CG se reducen a medida que lo hace la

intensidad de selección. En el caso de que se seleccione y se importe, la disminución de CG, del 28% al 21%, se debe a que se ha mantenido la tasa de renovación constante. Para ello, cuando la presión en hembras fue del 50% y en machos del 20%, manteniendo el número candidatos sobre los que se aplican estas presiones de selección se despreciaron al azar los que no se precisaron para la renovación de reproductores. Este procedimiento tiende a favorecer al grupo más numeroso y existe menor probabilidad de seleccionar descendientes del grupo de importación.

La respuesta obtenida al importar y seleccionar de forma simultánea fue siempre algo menor a la que se obtendría si existiera un comportamiento aditivo de ambos efectos ( $0.82 < 0.13 + 0.75$  y  $1.18 < 0.13 + 1.08$ ). En términos económicos podría decirse que la importación tiene un coste de oportunidad para la selección que debe ser compensado por el diferencial genético de los animales importados.

La contribución del material genético importado se reduce a medida que se incrementa la heredabilidad (Figura II.16).

**Figura II.16.-** Efecto de la heredabilidad en la respuesta obtenida en NV (contribución de la importación y de la selección, expresadas por unidad de desviación típica aditiva).



Valores obtenidos al importar un 25% de machos ( $g=0.5$ ) después de 10 ciclos de selección a partir del modelo de grupos.

Para  $h^2=0.10$ , la contribución de la importación en la respuesta fue  $0.16\sigma_a$  (8% de la total), pasando a ser  $0.03\sigma_a$  (1% de la total) para  $h^2=0.9$ . Al aumentar la heredabilidad la selección es más eficiente, y por tanto se requerirá un mayor diferencial genético entre grupos para que la importación de animales sea interesante.

#### 4.2.2.2.- Tamaño relativo del grupo y vía de difusión.

Los resultados obtenidos cuando se importa diferente número de machos (10% y 25%) se presentan en la Tabla II.29, y al importar hembras (5% y 10%) en la Tabla II.30.

**Tabla II.29.-** Respuesta en NV después de cinco ciclos de selección ( $R_{ciclo5}$ ) y respuesta (R), consanguinidad (F) y contribución genética (CG, en porcentaje) después de diez ciclos de selección, obtenidas al importar machos.

$h^2$		Porcentaje de machos importados					
		10 %			25%		
		$M_0$	$M_{\tilde{g}}$	$M_g$	$M_0$	$M_{\tilde{g}}$	$M_g$
0.06	$R_{ciclo5}$	0.51	0.53	0.60	0.56	0.56	0.65
	R	1.10	1.14	1.22	1.18	1.18	1.32
	F	0.11	0.12	0.14	0.11	0.12	0.15
	CG	1	18	34	16	28	50
0.12	$R_{ciclo5}$	1.15	1.10	1.15	1.14	1.15	1.22
	R	2.33	2.29	2.35	2.33	2.37	2.44
	F	0.11	0.11	0.11	0.11	0.11	0.12
	CG	5	10	16	5	21	30

Valores obtenidos para  $g=0.5$  utilizando diferentes modelos ( $M_0$ : modelo sin grupos;  $M_{\tilde{g}}$ : modelo con grupos;  $M_g$ : modelo con grupos conocidos).

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

**Tabla II.30.-** Respuesta en NV después de cinco ciclos de selección ( $R_{\text{ciclo5}}$ ) y respuesta (R), consanguinidad (F) y contribución genética (CG, en porcentaje) después de diez ciclos de selección, obtenidas al importar hembras.

$h^2$		Porcentaje de hembras importadas					
		5 %			10%		
		$M_0$	$M_{\tilde{g}}$	$M_g$	$M_0$	$M_{\tilde{g}}$	$M_g$
0.06	$R_{\text{ciclo5}}$	0.52	0.56	0.58	0.56	0.60	0.60
	R	1.12	1.19	1.21	1.19	1.26	1.25
	F	0.11	0.12	0.12	0.11	0.12	0.12
	CG	8	29	30	16	42	46
0.12	$R_{\text{ciclo5}}$	1.10	1.15	1.14	1.15	1.14	1.14
	R	2.26	2.32	2.30	2.34	2.34	2.33
	F	0.11	0.11	0.11	0.11	0.11	0.11
	CG	6	12	11	12	21	21

Valores obtenidos para  $g=0.5$  y después de 10 ciclos de selección utilizando diferentes modelos de evaluación ( $M_0$ : modelo sin grupos;  $M_{\tilde{g}}$ : modelo con grupos;  $M_g$ : modelo con grupos conocidos).

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

Los resultados obtenidos, para  $h^2=0.06$ , al mantener la población de forma cerrada se han presentado en la Tabla II.28. Para  $h^2=0.12$ , en las mismas condiciones, se obtuvieron los siguientes valores:  $R_{\text{ciclo5}}=1.09$ ,  $R=2.26$  y  $F=0.11$ . Comparando estos resultados con los obtenidos al importar animales (Tablas II.29 y II.30) puede verse como abrir la población permite incrementar la respuesta, sobre todo si la selección se realiza asumiendo que se conoce la diferencia entre grupos. Por tanto, la importación puede ser una forma de mejora genética complementaria a la selección.

Corregir los datos utilizando el valor real del efecto del grupo ( $M_g$ ) permite conocer las posibilidades potenciales de la importación de animales. Con este modelo, y considerando un diferencial genético fijo ( $g=0.5$ ), fue suficiente con importar un 10% de machos o un 5% de

hembras para que la importación comporte incrementos de respuesta significativos respecto a seleccionar en población cerrada (véanse las Tablas II.28, II.29 y II.30). Con independencia del sexo considerado, al ser  $g=0.5$ , la respuesta se incrementa con la cantidad de animales importados.

Los resultados presentados para el modelo  $M_g$  son difíciles de obtener en condiciones de campo, dado que habitualmente no se conocen las diferencias genéticas reales entre poblaciones. Por tanto, deben ser matizados con los obtenidos utilizando modelos de evaluación más realistas ( $M_0$  o  $M_{\tilde{g}}$ ).

Después de importar animales, el modelo  $M_0$  conduce a respuestas similares a las obtenidas en condiciones de población cerrada y en general inferiores a las potenciales ( $M_g$ ). La respuesta que se consigue se acerca a la potencial a medida que se incrementa la heredabilidad, por ser menos relevantes los grupos. La respuesta real y potencial también tienden a cercarse a medida que aumenta la cantidad de animales importados, por incrementarse la probabilidad de seleccionar dentro del grupo de importación. Por tanto, el modelo  $M_0$  es menos eficiente a medida que la respuesta depende más de la importación que de la selección. Ello hace que disminuya CG y exista la posibilidad de desechar el material genético importado. Como ejemplo, los genes de los animales importados, siendo favorables, fueron eliminados de la población en el 2% de las repeticiones después de importar un 25% de machos.

La respuesta obtenida con el modelo  $M_{\tilde{g}}$  depende de su comportamiento en la bondad de estimación de las diferencias entre grupos, que se ha presentado en el apartado 4.2.1. Así, al importar hembras la respuesta con  $M_{\tilde{g}}$  y  $M_g$  fue similar, y al importar machos  $M_{\tilde{g}}$  no permite aprovechar el potencial de los animales importados. Como consecuencia de ello existe la posibilidad de que los genes de los animales importados desaparezcan de la población. Importando un 25% de machos ello sucedió en el 20% de las repeticiones. Con el modelo  $M_{\tilde{g}}$ , la variabilidad en  $\tilde{g}$  hace que la probabilidad de que el material genético importado, siendo mejor, sea eliminado de la población sea mayor que con  $M_0$ .

Las diferencias entre modelos se mantienen con independencia de ciclo de selección considerado. Cabría esperar que el efecto de la importación de animales en la base, si no se hacen más importaciones, tienda a diluirse en procesos de selección más largos lo que favorecería la evaluación sin grupos.

Los resultados ponen de manifiesto además, que al importar animales (machos o hembras) la consanguinidad tiende a incrementarse en relación a mantener la población cerrada. El incremento fue mayor para  $h^2=0.06$  que para  $h^2=0.12$ . El aumento de la consanguinidad se debe a la selección entre familias, favorecida en la medida que el modelo de evaluación recoge más adecuadamente la diferencia existente entre los dos grupos (caso extremo  $M_g$ ).

#### 4.2.2.3.- Manejo de los animales importados.

En la Tabla II.31 se presenta la respuesta obtenida al importar un 25% de machos aplicando diferentes políticas de manejo.

**Tabla II.31.-** Respuesta genética en función del manejo aplicado a los machos importados, o sus descendientes, según el diferencial genético ( $g$ ).

MANEJO	DIFERENCIAL GENÉTICO ( $g$ )					
	0.0			0.5		
	$M_0$	$M_{\tilde{g}}$	$M_g$	$M_0$	$M_{\tilde{g}}$	$M_g$
NR	1.08	1.04	1.10	1.16	1.17	1.33
RP	1.06	1.06	1.09	1.18	1.18	1.32
RP + RHO	1.08	1.06	1.07	1.18	1.18	1.30
RP + RHA	1.03	1.00	1.02	1.19	1.20	1.26
RP + AD	1.10	1.04	1.06	1.19	1.18	1.31

Valores obtenidos al importar machos (25%) en la base y después de 10 ciclos de selección ( $h^2=0.06$ ) utilizando diferentes modelos ( $M_0$ : modelo sin grupos;  $M_{\tilde{g}}$ : modelo con grupos;  $M_g$ : modelo con grupos conocidos).

NR: No retención; RP: retención de padres; RHO: retención de hijos.

RHA: retención de hijas; AD: apareamiento dirigido.

El error empírico máximo fue de 0.01.



En general, la incidencia del manejo aplicado a los animales tiene un comportamiento similar con independencia del modelo de evaluación utilizado.

Cuando los animales importados fueron iguales a los de la población de destino ( $g=0.0$ ), la retención de padres (RP) o hijas (RHA) tiende a reducir la respuesta respecto a no retener ( $M_0$  y  $M_g$ ), aunque no de forma significativa. Esto es lógico dado que se reduce el diferencial de selección aplicado. Con el modelo  $M_{\tilde{g}}$  la respuesta tiende a incrementarse con RP respecto a NR, indicando que mejora la bondad de estimación de  $\tilde{g}$ . La mayor reducción de respuesta se da para RP+RHA, con 0.05 ( $M_0$ ), 0.04 ( $M_{\tilde{g}}$ ) y 0.08 ( $M_g$ ) lechones menos en relación a no retener y 0.03 ( $M_0$ ), 0.06 ( $M_{\tilde{g}}$ ) y 0.07 ( $M_g$ ) lechones menos respecto a RP. Realizar RP+AD no supone pérdida de respuesta frente a RP, dado que no interfiere en la presión de selección. Por supuesto, los efectos desfavorables de la retención de animales tienen mayor repercusión si los animales importados son peores ( $g<0$ ) que los de la población de destino. De todas formas la penalización no es muy importante porque la selección posterior tiende a eliminar a los animales desfavorables. Por ejemplo, para  $g=-0.5$ , la respuesta obtenida con el modelo  $M_{\tilde{g}}$  después de importar un 25% de machos sin retener fue de 1.03, y con RP o RP+RHA de 1.02 y 0.97 respectivamente.

La retención de animales no comportó pérdida de respuesta cuando los animales importados fueron mejores que la población de destino ( $g=0.5$ ). En este caso, si no se conocen las diferencias entre grupos ( $M_0$  o  $M_{\tilde{g}}$ ), el diferencial positivo compensa el efecto negativo que supone la retención de animales. Si se conocen las diferencias ( $M_g$ ), la retención de animales tiene poco sentido y actúa en contra de la respuesta, dado que no se maximiza el diferencial de selección aplicado.

#### **4.2.2.4.- Tamaño de la población.**

Los resultados presentados previamente se han obtenido en una población formada por 200 hembras y 20 machos. Reduciendo a la mitad

el tamaño de la población (100 hembras y 10 machos) se han obtenido los resultados que se presentan en la Tabla II.32.

El comportamiento de los tres modelos presenta una tendencia similar para los dos tamaños de población considerados (véanse Tablas II.29 y II.32).

El incremento de respuesta frente a la ausencia de importaciones fue similar en las dos poblaciones (Tablas II.28, II.29 y Tabla II.32), en concreto del 9% con  $M_0$  y  $M_{\bar{g}}$ , y con  $M_g$  del 18% y 22% en la población de mayor y menor tamaño respectivamente. Cabría esperar que al reducir el tamaño de la población la ventaja potencial ( $M_g$ ) de la importación de animales en términos relativos se incrementara. Esto no sucede por haber mantenido el mismo sistema de manejo y en concreto la proporción de candidatos a la selección y la tasa de renovación de animales. En otras condiciones, la importación de animales podría ser más ventajosa en poblaciones de tamaño reducido, dado que la selección practicada dentro de población es menos eficiente.

**Tabla II.32.-** Respuesta (R), consanguinidad (F) y contribución genética (CG), obtenidas en una población formada por 100 hembras y 10 machos.

	Porcentaje de machos importados			
	0%	25%		
	$M_0$	$M_0$	$M_{\bar{g}}$	$M_g$
$R_{\text{ciclo } 5}$	0.48	0.55	0.54	0.63
R	1.01	1.11	1.11	1.19
F	0.17	0.17	0.18	0.20
CG	-	17	27	51

Valores obtenidos al importar machos ( $g=0.5$ ) y después de 10 ciclos de selección ( $h^2=0.06$ ) utilizando diferentes modelos ( $M_0$ : modelo sin grupos;  $M_{\bar{g}}$ : modelo con grupos;  $M_g$ : modelo con grupos conocidos).

El error empírico máximo en la respuesta fue de 0.02.

La varianza de la respuesta se incrementó al reducir el tamaño de la población. En concreto, después de importar un 25% de machos y

seleccionar con  $M_{\bar{g}}$ , fue 0.09 y 0.12 para las poblaciones con 200 y 100 hembras respectivamente. El incremento de la varianza de la respuesta, al reducir el tamaño de la población, se debe a la menor cantidad de información de los dos grupos, dado que la contribución genética de los animales importados al final del proceso de selección fue similar para los dos tamaños considerados.

La importación de animales tiende a incrementar la consanguinidad en relación a mantener la población de forma cerrada. Comparando los resultados presentados en las Tablas II.28, II.29 y II.32, puede verse como el incremento es poco importante al utilizar los modelos  $M_0$  o  $M_{\bar{g}}$ . En cambio cuando se utilizó  $M_g$ , la consanguinidad se incrementó en un 17% y un 36% en la población de menor y mayor tamaño respectivamente.

#### **4.2.2.5- Diferencial genético entre grupos.**

En la Tabla II.33 se presentan los resultados obtenidos al considerar distintos valores en la diferencia genética asociada a los machos importados (25%), asumiendo que existe o no segregación entre grupos.

La respuesta obtenida al simular con y sin segregación entre grupos permite acotar lo que cabe esperar sucedería en la práctica, dado que la varianza de segregación asumida puede considerarse como un valor extremo de la misma. La segregación afectó a la respuesta y al comportamiento de los modelos. En general, el incremento de variabilidad genética que supone la existencia de segregación contribuye a la obtención de más respuesta, sobretodo si  $g > 0$ . Para valores de  $g < 0$ , el comportamiento de la respuesta con y sin segregación es más heterogéneo. Ello se debe al efecto contrapuesto de la segregación, con incremento de varianza genética que favorece a los descendientes de los animales importados, y del diferencial negativo entre grupos, que los penaliza.

**Tabla II.33.-** Respuesta genética en función del diferencial ( $g$ ) y de la segregación entre grupos.

$g$	Con segregación			Sin segregación		
	$M_0$	$M_{\bar{g}}$	$M_g$	$M_0$	$M_{\bar{g}}$	$M_g$
-2.0	1.06	1.04	1.08	1.01	1.04	1.08
-1.5	1.03	0.98	0.96	1.02	1.06	1.08
-1.0	1.05	1.06	1.07	1.03	1.04	1.08
-0.5	1.07	1.02	1.06	1.04	1.01	1.05
0.0	-	-	-	1.06	1.06	1.09
0.5	1.18	1.18	1.33	1.14	1.14	1.22
1.0	1.41	1.52	1.80	1.26	1.33	1.52
1.5	1.82	2.00	2.41	1.45	1.58	1.83
2.0	2.38	2.68	3.09	1.68	1.91	2.17

Valores obtenidos después de 10 ciclos de selección ( $h^2=0.06$ ) cuando se importa el 25% de los machos y se utilizan diferentes modelos de evaluación ( $M_0$ : modelo sin grupos;  $M_{\bar{g}}$ : modelo con grupos;  $M_g$ : modelo con grupos conocidos).

El error empírico en la respuesta osciló entre 0.01 para  $g=0.0$  y 0.10 para  $g=2.0$ .

Cuando los animales importados son mejores que la población receptora, la respuesta es mayor a la obtenida en condiciones de población cerrada, que recordemos fue de 1.08 lechones (Tabla II.28). Como es lógico, el incremento de respuesta depende de la magnitud de las diferencias existentes. En la práctica, son necesarias diferencias próximas a +0.5 lechones para que abrir la población sea mejor que mantenerla de forma cerrada. Recordemos que la heredabilidad considerada en este caso ( $h^2=0.06$ ) favorece a la importación en detrimento de la selección; para valores de heredabilidad mayores también sería mayor el diferencial necesario.

Cuando no existe diferencial entre grupos, o éste es negativo, la respuesta tiende a ser similar o inferior a la obtenida en condiciones de población cerrada. La pérdida de respuesta se situaría entre un 0% y un 11%, en función del diferencial real y del modelo de evaluación. La pérdida se debe a la retención de los parentales importados hasta el ciclo 2 y representa el coste necesario para obtener información en condiciones de

incertidumbre. Los efectos de la retención de animales se diluyen a largo plazo, dado que la selección aplicada sobre todos los animales a partir del ciclo 2 tiende a eliminar los animales inferiores a la media.

La magnitud en que se aprovechan las diferencias existentes entre poblaciones depende del modelo utilizado para seleccionar a los animales. El modelo de evaluación ejerció mayor influencia sobre la respuesta para valores positivos del diferencial entre grupos que para valores negativos del mismo.

Para valores positivos del diferencial entre grupos, las diferencias entre modelos se incrementan, por lo que la pérdida por coste de oportunidad en la elección del modelo también aumenta. El modelo  $M_{\bar{g}}$  se sitúa en una posición intermedia entre  $M_0$  y  $M_g$ , acercándose a  $M_g$  a medida que las diferencias entre grupos son mayores. Esto se debe a que el sesgo en la estima del grupo tiene menor peso relativo a medida que el diferencial aumenta (véase Tabla II.26). Como era de esperar, el modelo  $M_g$  es el que permite ganar más y perder menos después de importar animales. Esta situación, aunque la más favorable, es poco realista dado que casi nunca se conocen las diferencias existentes. En la práctica, el modelo  $M_{\bar{g}}$ , aunque no permite aprovechar en su totalidad el potencial de las importaciones, permite ganar más y perder menos que el modelo  $M_0$ , sobretodo cuando  $g$  es grande.

### 4.2.3.- ESTIMACIÓN DE LA RESPUESTA.

Para evitar el sesgo en la respuesta estimada es imprescindible que, además de considerar una estructura de varianzas correcta, el modelo de estimación contemple adecuadamente las diferencias existentes en la población base y los efectos de la selección.

Cuando no se realiza selección, después de importar animales, el cambio genético es escaso y detectar el sesgo más difícil. De todas formas, omitir las diferencias en la población base ( $M_0$ ) condujo a estimas sesgadas de la respuesta. Por ejemplo, al importar un 25% de machos ( $g=0.5$ ) la respuesta fue de 0.13 lechones y el sesgo en el estimador de la misma ( $S_R$ ) fue de -0.09 lechones, significativo para  $p<0.05$ . En estas mismas condiciones no se detectó sesgo al utilizar los modelos  $M_{\bar{g}}$  y  $M_g$ , como reflejo de que ambos modelos recogen las diferencias existentes en la base, aunque no contemplen el efecto de la segregación entre grupos.

En presencia de selección, los tres modelos sesgan la respuesta estimada, ya sea por no contemplar adecuadamente las diferencias existentes en la base, los efectos de la selección entre grupos o los efectos de la segregación. El sesgo en la respuesta dependerá de la heredabilidad, de las características de los animales importados (cantidad, sexo y diferencial genético) y del modelo utilizado para seleccionar y para estimar la respuesta.

El sesgo tiende a reducirse al aumentar la  $h^2$ , sobretodo para valores superiores a 0.10. En concreto, utilizando  $M_{\bar{g}}$ ,  $S_R$  fue 0.09, 0.05 y 0.03 para  $h^2=0.01$ , 0.05 y 0.10 respectivamente. Para valores de heredabilidad superiores a 0.10 el sesgo no fue detectable. La magnitud del sesgo está relacionada con la posibilidad de confusión entre efectos genéticos y residuales, siendo menor al aumentar la  $h^2$  por reducirse proporcionalmente la varianza residual. La situación más desfavorable se da en caracteres poco heredables, como por ejemplo la prolificidad. En este tipo de caracteres, la estructura y características de la información disponible puede condicionar más la bondad de estimación de la respuesta.

En la Tabla II.34 se presenta el sesgo en la respuesta en función del sexo y cantidad de animales importados.

**Tabla II.34.-** Sesgo en la respuesta estimada en función del sexo y porcentaje de animales importados.

SEXO	Porcentaje importado	$M_0$	$M_{\bar{g}}$	$M_g$
Machos	25%	-0.09*	0.04*	-0.07*
	10%	-0.01	0.03*	-0.04*
Hembras	10%	-0.07*	0.00	-0.02
	5%	-0.01	0.03*	-0.03*

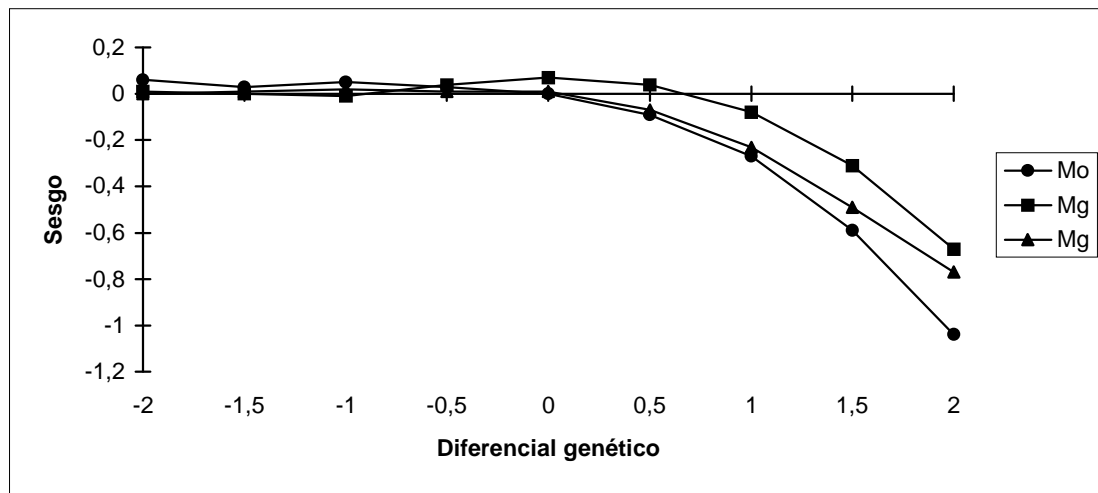
Valores obtenidos después de 10 ciclos de selección asumiendo  $g=0.5$  y  $h^2=0.06$ .

\*  $p<0.05$

El sesgo en la respuesta, presente tanto al importar machos como hembras, depende de la incidencia del material genético importado y del modelo utilizado para estimar la respuesta. En general,  $S_R$  tiende a ser menor a medida que se reduce la cantidad de animales importados. En todos los casos, tiende a existir infraestimación de la respuesta al utilizar  $M_0$  o  $M_g$ , y sobrestimación de la misma con  $M_{\bar{g}}$ .

En la Figura II.17 puede verse que la magnitud y sentido de  $S_R$  dependen de  $g$ . Así, la respuesta tiende a estar sobrestimada para  $g<0$  e infraestimada para  $g>0$ .  $S_R$  se incrementa a medida que las diferencias entre grupos son mayores y favorables a los animales importados. En cambio fue irrelevante cuando los animales importados fueron peores que los de la población de destino, dado que tienden a ser eliminados de la población y por tanto contribuyen poco a las últimas generaciones.

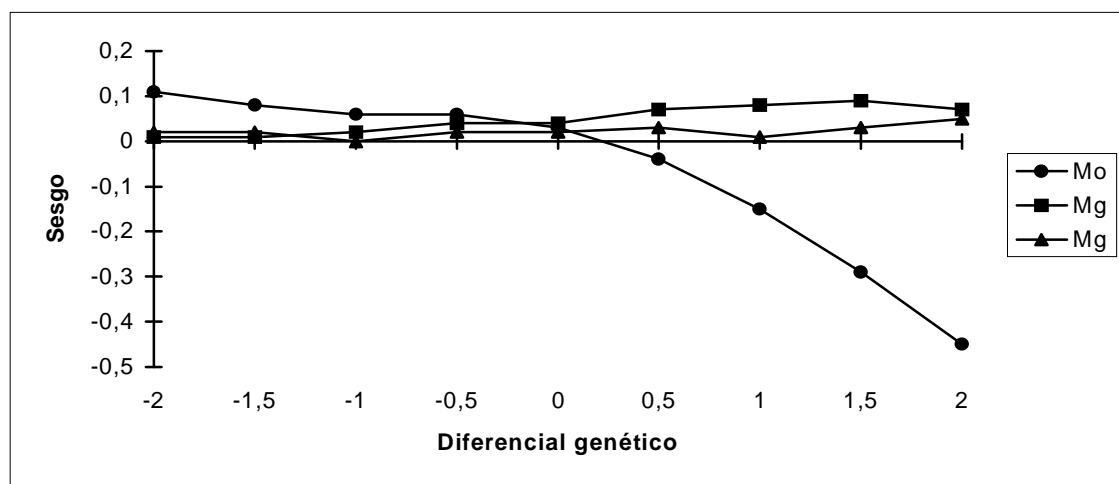
**Figura II.17.-** Efecto del modelo utilizado para seleccionar y estimar la respuesta cuando existe segregación entre grupos.



Valores obtenidos al importar machos (25%) y después de 10 ciclos de selección ( $h^2=0.06$ ) utilizando diferentes modelos ( $M_0$ : no considera grupos,  $M_{\tilde{g}}$ : se estima el grupo,  $M_g$ : se conoce el grupo).

Los efectos de la segregación, no contemplados en el modelo de evaluación, contribuyen a infraestimar la respuesta, por haber considerado una heredabilidad menor que la real. En la Figura II.18 se presenta el sesgo obtenido en la respuesta asumiendo que no existe segregación.

**Figura II.18.-** Efecto del modelo utilizado para seleccionar y estimar la respuesta cuando no existe segregación entre grupos.



Valores obtenidos al importar machos (25%) y después de 10 ciclos de selección ( $h^2=0.06$ ) utilizando diferentes modelos ( $M_0$ : no considera grupos,  $M_{\tilde{g}}$ : se estima el grupo,  $M_g$ : se conoce el grupo).



Aun y en el caso de que no existiera segregación entre grupos, la respuesta estimada seguiría estando sesgada. Comparando las Figuras II.17 y II.18 puede verse que cuando se simula que no existe segregación la magnitud del sesgo en la respuesta tiende a reducirse respecto a cuando existe esta fuente de variación.

En general, la segregación ejerció mayor influencia para valores positivos y extremos de diferencial entre grupos. Para valores negativos la segregación interfiere poco por la escasa probabilidad de que existan animales afectados por la segregación entre grupos.

El sentido del sesgo obtenido utilizando  $M_0$  se mantiene con y sin segregación. El punto de insesgamiento, que debería darse para  $g=0$ , se desplaza hacia valores positivos de  $g$  por haber retenido los animales importados hasta el ciclo 2.

Cuando se evitan los efectos de la segregación el uso de  $M_{\bar{g}}$  conduce a sobrestimar la respuesta para todos los valores de diferencial genético considerados. De ello se desprende que la magnitud y sentido del sesgo dependen del balance entre los efectos de la segregación (infraestima) y de la selección entre grupos (sobrestima). Cuando la selección de animales y estimación de la respuesta se realizan asumiendo que se conoce la diferencia entre grupos ( $M_g$ ) el sesgo es menor al obtenido con  $M_{\bar{g}}$ , y en muchos casos no llegó a ser significativo.

El comportamiento de los diferentes modelos en la estimación de la respuesta se produce como consecuencia del sesgo en la predicción de valores genéticos, en concreto del sesgo en la contribución genética aditiva ( $S_a$ ) y en la contribución del grupo de importación ( $S_g$ ).

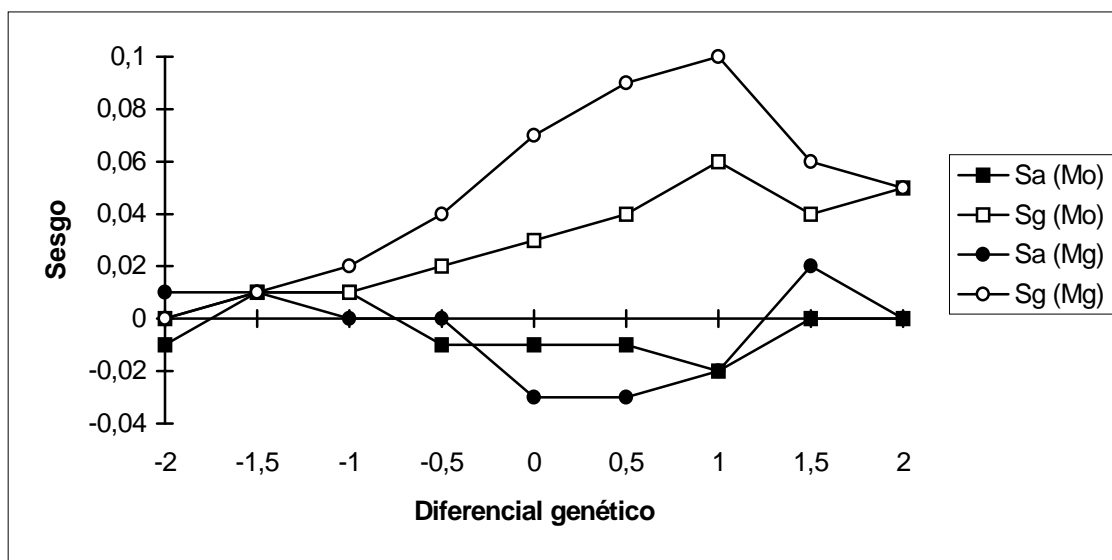
Utilizando  $M_0$  para estimar la respuesta,  $S_a$  es positivo. Para  $g<0$ ,  $S_a$  es mayor que la contribución del grupo, que es negativa. En cambio, para  $g>0$  la sobrestima de la contribución genética aditiva no llega a compensar

la contribución real del grupo. Esto es lógico porque  $\tilde{a}$  absorbe parte del efecto del grupo.

Al estimar la respuesta con  $M_{\tilde{g}}$ , con independencia del modelo utilizado para seleccionar a los animales ( $M_0$ ,  $M_{\tilde{g}}$  o  $M_g$ ), existe sobrestimación de la respuesta como consecuencia del balance entre el valor negativo de  $S_a$  y positivo de  $S_g$ . Como ejemplo, en la Figura II.19 puede verse este comportamiento al estimar la respuesta con  $M_{\tilde{g}}$  después de seleccionar con  $M_0$  o  $M_{\tilde{g}}$ . Con los dos modelos el sesgo tiende a ser mayor para valores intermedios de diferencial entre grupos, por ser en esta situación donde la selección entre grupos es más importante.

Para valores de diferencial negativos, el sesgo ( $S_a$  y  $S_g$ ) fue prácticamente nulo con los dos modelos, dado que la contribución de la importación a la respuesta tiende a ser más pequeña a medida que el diferencial se hace más desfavorable a los animales importados.

**Figura II.19.-** Efecto del modelo utilizado para seleccionar a los animales ( $M_0$ : sin grupos,  $M_{\tilde{g}}$ : con grupos) en el sesgo de la contribución genética aditiva ( $S_a$ ) y de la contribución de la importación ( $S_g$ ), asumiendo que no existe segregación.



Valores obtenidos al importar un 25% de machos y estimando el sesgo con el modelo de grupos ( $M_{\tilde{g}}$ ) después de 10 ciclos de selección ( $h^2=0.06$ ).

Para valores positivos de diferencial, la contribución genética aditiva tiende a estar infraestimada ( $S_a < 0$ ) y la contribución del grupo sobrestimada ( $S_g > 0$ ). El sesgo en ambas contribuciones tiende a ser más grande después de seleccionar con  $M_{\bar{g}}$  que después de seleccionar con  $M_0$ , como reflejo de existir más o menos selección entre grupos. De estos resultados, y de los presentados en el apartado 4.2.1, se desprende que el modelo de grupos conduce a infraestimar las diferencias entre grupos y a sobrestimar la respuesta. Fernando y Gianola (1990), a partir de un esquema de selección sencillo, ya presentan sobrestimas de la respuesta obtenidas con el modelo tradicional de grupos. La sobrestimación de la contribución del grupo, estando infraestimadas las diferencias entre grupos, se produce como consecuencia de existir confusión entre efectos genéticos y no genéticos.

#### 4.2.4.- UTILIDAD E IMPLICACIONES ECONÓMICAS.

Los resultados obtenidos en términos de utilidad esperada se presentan en las Tablas II.35 y II.36, expresados en porcentaje respecto a la ausencia de importaciones.

En los casos analizados, el modelo  $M_{\bar{g}}$  únicamente fue más útil que  $M_0$  cuando se importaron hembras. El modelo  $M_g$  fue más útil que  $M_0$ , tanto al importar machos como hembras. Estos resultados son acordes con los obtenidos previamente en términos de bondad de estimación de las diferencias entre grupos y en términos de respuesta a la selección.

**Tabla II.35.-** Utilidad esperada del modelo de grupos genéticos al importar machos o hembras con un diferencial genético de 0.5 lechones, expresada en porcentaje respecto a no importar ( $h^2=0.06$ ).

	25 % MACHOS	10 % HEMBRAS
$M_0$	108	108
$M_{\bar{g}}$	108	114
$M_g$	119	114

$M_0$ : modelo sin grupos;  $M_{\bar{g}}$  : modelo con grupos;  $M_g$ : modelo con grupos conocidos.

La utilidad de la decisión de importar dependerá del diferencial genético de los animales importados (Tabla II.36). Importar animales con diferencial genético igual o superior a 0.5 fue más útil que mantener la población cerrada. Esto se debe a que se complementan los efectos de la selección entre poblaciones y dentro de población. Como era de esperar, la utilidad de la importación de animales se incrementa con el diferencial genético y a medida que disminuye la incertidumbre respecto a la diferencia existente. Al considerar un diferencial genético nulo la decisión más útil fue la de no importar. Los animales importados, aun no siendo diferentes, se ven favorecidos por creer que lo son y, en consecuencia, se restan posibilidades a la selección dentro de población. Si las diferencias son desfavorables, al coste de oportunidad en relación al diferencial de

selección se añade el efecto de la introducción de animales que realmente son peores.

**Tabla II.36.-** Utilidad esperada al importar machos (25%) con diferentes valores de diferencial genético, expresada en porcentaje respecto a no importar ( $h^2=0.06$ ).

UTILIDAD	Diferencial genético				
	-1	-0.5	0	0.5	1
$M_0$	98	99	98	108	124
$M_{\tilde{g}}$	98	95	98	108	132
$M_g$	99	98	99	119	150

$M_0$ : sin grupos;  $M_{\tilde{g}}$ : con grupos;  $M_g$ : con grupos conocidos.

La importancia del modelo de predicción utilizado, evaluada en términos económicos (VAN, TIR y VAN/I), se presenta en la Tabla II.37.

**Tabla II.37.-** Valor actualizado neto (VAN), tasa interna de rendimiento (TIR) y ratio VAN/inversión (VAN/I) obtenidos al importar machos o hembras según distintos modelos de evaluación, expresados en porcentaje respecto a no importar ( $h^2=0.06$ ).

MODELO	25 % MACHOS			10 % HEMBRAS		
	$M_0$	$M_{\tilde{g}}$	$M_g$	$M_0$	$M_{\tilde{g}}$	$M_g$
VAN	113	113	133	113	121	119
TIR	110	110	133	108	118	116
VAN/I	106	106	125	109	118	117

$M_0$ : sin grupos;  $M_{\tilde{g}}$ : con grupos;  $M_g$ : asumiendo diferencias conocidas.

El comportamiento de los diferentes índices económicos al contrastar el modelo de evaluación utilizado fue similar al presentado previamente en términos de utilidad.

El modelo de grupos presenta ventajas económicas cuando se conocen las diferencias o cuando se importan hembras. La pérdida

económica (VAN, TIR, VAN/I) por considerar  $M_0$  frente  $M_{\bar{g}}$  fue prácticamente nula al importar machos, y próxima al 10% al importar hembras. Con un modelo de grupos ( $M_{\bar{g}}$  ó  $M_g$ ), la pérdida por desconocer las diferencias entre grupos fue nula al importar hembras y de entre un 10% y un 20%, según el índice considerado, al importar machos. De forma similar a lo que sucedía en términos de utilidad (Tabla II.35), para un diferencial conocido entre grupos de 0.5 lechones, la importación de un 25% de machos fue más rentable que la importación de un 10% de hembras (Tabla II.37). Por otro lado, para este diferencial, la importación fue ventajosa económicamente frente a la selección en población cerrada, con independencia del modelo de evaluación empleado.

La ordenación entre modelos en términos económicos (Tabla II.37) se mantiene en relación a la obtenida al considerar la utilidad (Tablas II.35 y II.36) o la respuesta (véase apartado 4.2.2) obtenidas al final del proceso de selección. Los criterios económicos tienen en cuenta la evolución de la respuesta en el tiempo, favoreciendo más la respuesta obtenida a corto plazo que la obtenida a largo plazo. En cambio, la utilidad contempla sólo la respuesta al final del proceso de selección y la incertidumbre existente en la misma. La homogeneidad de los resultados obtenidos con ambos tipos de criterios indican que el ritmo con el que se acumula en el tiempo la respuesta genética fue similar con independencia del modelo de evaluación utilizado.

Por último cabe señalar que el potencial económico de la importación de animales fue considerable (Tabla II.37), pues para diferencias de medio lechón los incrementos de VAN, TIR y VAN/I fueron próximos al 30%. En la práctica, cuando se desconoce  $g$ , la revalorización económica será más escasa; no es de esperar que supere el 10% al importar machos ni el 20% al importar hembras.

## **5.- DISCUSIÓN.**

La mayoría de poblaciones de selección españolas, tales como las analizadas por Rodríguez *et al.*, (1996), Batallé (1996) o las tratadas en el presente trabajo, son poblaciones abiertas. En la mayoría ha existido importación de machos con destino al núcleo de selección, aunque en algunos casos también se han incorporado hembras.

En las poblaciones analizadas, el número de machos importados representa entre el 7 y el 20 % de los animales sin ascendencia conocida (población base) y el de hembras entre el 4 y 40 %. Aunque en algunos casos la importación de animales no haya sido porcentualmente muy grande, sí ha comportado una sustitución paulatina del material genético. Como consecuencia de ello entre el 20% y el 50% de los genes presentes actualmente procede de importaciones realizadas en el pasado. En el caso de existir diferencias entre la población de origen y de destino, éstas deberían ser consideradas en la evaluación genética.

La evaluación genética de los animales generalmente se realiza en dos pasos, primero se estiman las componentes de varianza y luego estos se utilizan en la predicción de valores genéticos. En ambos casos se precisa un modelo para describir los datos (modelo de evaluación) y un método de resolución (método de evaluación).

Los modelos de evaluación genética de muchos países (p.e. Long *et al.*, 1990; Knap, 1993; Sehested *et al.*, 1993) y en concreto en los utilizados en las poblaciones de campo analizadas en el presente trabajo (Estany *et al.*, 1993a) asumen la condición de población cerrada. La importación de animales supone una redefinición de la población base que debe ser considerada, tanto en la estimación de parámetros genéticos como en la predicción de valores genéticos (Van der Werf y Thompson, 1992). Por ello, en otras poblaciones porcinas (p.e. Bidanel y Ducos, 1993; Estany y Sorensen 1995; Rodríguez *et al.*, 1996) se consideran grupos genéticos en el modelo de evaluación para contemplar las

diferencias existentes en la población base, ya sean motivadas por la introducción de animales de otras poblaciones o por los efectos de la selección sobre la propia población. El modelo de evaluación con grupos fue presentado por Quaas (1988). Las principales hipótesis del mismo hacen referencia al comportamiento aditivo del efecto grupo, a la homogeneidad de varianzas entre grupos y a la condición aleatoria de cada grupo.

La metodología de evaluación ha evolucionado rápidamente en las últimas décadas. En la actualidad, es habitual utilizar el método REML (Patterson y Thompson, 1971) para estimar las componentes de varianza y el método BLUP (Henderson, 1973) para predecir los valores genéticos. Ambos métodos están sujetos a un conjunto de condiciones, que pueden hacerse más restrictivas según la forma de aplicación de los mismos. Así, por ejemplo, el método BLUP generalmente se implementa a partir del modelo de Henderson (1973) sin selección, que lleva a las ecuaciones normales del modelo mixto (MME), lo que puede ser poco acertado cuando se selecciona y se importa animales de forma simultánea.

En las poblaciones de campo analizadas, las diferencias encontradas en las componentes de varianza estimadas mediante REML al considerar u omitir los grupos genéticos son pequeñas, y de magnitud similar a las presentadas por otros autores analizando caracteres reproductivos (Estany y Sorensen, 1995) o de crecimiento (Li y Kennedy, 1994ab; Rodríguez *et al.*, 1996). Además, no existen grandes diferencias en la estimación realizada con la metodología REML o la bayesiana; los resultados obtenidos por Rodríguez *et al.* (1996) en este sentido también presentan un comportamiento similar.

La importancia de considerar grupos genéticos en la estimación de componentes de varianza y en la predicción de valores genéticos dependerá de la magnitud de las diferencias existentes entre las poblaciones implicadas (Kennedy, 1981; Foulley *et al.*, 1990). Contrastar la hipótesis de presencia o ausencia de diferencias entre



orígenes ayudará también a optimar la planificación de las importaciones y la selección de los animales.

Utilizando los estimadores REML de las componentes de varianza se han obtenido BLUE de las diferencias entre las poblaciones de origen y de destino. Estas diferencias únicamente fueron significativas para los orígenes FR-A en LD-2 (+0.6 NV) y FR en LW-1 (-2.1 NV y +3.2 mm. de ETD). En la mayoría de casos el error de estimación fue considerable, oscilando entre 0.13 y 0.72 para NV, entre 7.25 y 29.35 para GMD, y entre 0.36 y 1.43 para ETD. Errores de magnitud similar fueron obtenidos también por Rodríguez *et al.*, (1996) y por Batallé (1996). Que sólo se hayan podido encontrar diferencias significativas en dos de los siete orígenes considerados podría explicar, en parte, la poca incidencia de la inclusión de grupos genéticos en la estimación de componentes de varianza.

Las dos metodologías utilizadas, BLUE y estimación bayesiana, proporcionaron inferencias similares en la estimación de diferencias entre grupos. La similitud se debe a que, con ambos métodos, se ha considerado únicamente la información contenida en los datos. Este mismo comportamiento también se presenta en los resultados obtenidos por Rodríguez *et al.* (1996), aun y en el caso de considerar información ajena a los datos. Las diferencias entre métodos serían mayores a medida que la información *a priori* considerada en la implementación bayesiana prevaleciera sobre la contenida en los datos.

De todas formas, la homogeneidad de los resultados obtenidos con los dos métodos no asegura que los estimadores tengan buenas propiedades. En primer lugar porque no existen garantías de que los datos aporten suficiente información sobre las componentes de varianza. Así, por ejemplo, desconocer parte de la información de parentesco y parte de la información utilizada en el proceso de selección habrá condicionado la bondad de los estimadores REML de las varianzas (Van der Werf y De Boer, 1990; Van der Werf, 1992; Pieramati y Van Vleck, 1993). Para los caracteres GMD y ETD, la preselección de los animales

controlados ha podido contribuir también a incrementar el sesgo en la estimación (Appel, 1995). En segundo lugar es difícil garantizar el cumplimiento de todas las hipótesis del modelo de grupos y las propiedades del método BLUP bajo el modelo de Henderson (1973) sin selección.

Los resultados obtenidos mediante simulación ponen de manifiesto que la metodología de modelo mixto y el modelo de grupos pueden ser una buena herramienta para estimar las diferencias existentes en la base cuando la población no se selecciona. En ausencia de selección en la población simulada la única hipótesis que se incumple recae en que el modelo de grupos utilizado en la evaluación no contempla la segregación entre grupos. La magnitud de la varianza de segregación depende del número de loci que intervienen y de las frecuencias alélicas existentes entre grupos (Lo *et al.*, 1993). En la práctica, los datos contienen poca información relativa a la varianza de segregación y obtener una buena aproximación de su magnitud es difícil. El valor de la varianza de segregación utilizado en la simulación puede considerarse como una cota superior de la misma, y por tanto, de su influencia máxima en una situación real. En los casos analizados, aun y en presencia de selección, la existencia de varianza de segregación no conduce a cambios significativos en los estimadores de las diferencias entre grupos en relación a cuando se asume que esta fuente de variación no existe.

Cuando existe selección y el criterio utilizado no considera los grupos, tal como se ha venido realizando en las líneas de campo analizadas, no se detectó sesgo en los estimadores de las diferencias entre grupos. En cambio, si el criterio incluye los grupos, la bondad de estimación de las diferencias entre grupos empeora considerablemente, obteniéndose estimadores sesgados y con mayor varianza de estimación.

Cuando existe selección, realizada a partir del modelo de grupos, el sesgo en la estimación se produce como consecuencia de las deficiencias existentes en el método de evaluación. En concreto,

utilizando las MME, para garantizar las propiedades del método BLUP es necesario que la selección esté contenida en los datos y además que el criterio sea independiente de los efectos fijos. Estas premisas se incumplen en las poblaciones simuladas cuando existe selección, ya que el criterio depende de los grupos y la retención de animales hace que parte de la selección se realice a partir de información ajena a los datos. En esta situación las ecuaciones del modelo mixto (MME) con y sin selección no son equivalentes (Henderson, 1975b; Gianola *et al.*, 1988). Podría evitarse el sesgo utilizando las ecuaciones del modelo mixto modificadas (MMME) propuestas por Henderson (1975b), pero sería necesario hacer explícita la selección realizada. De todas formas, ni las MME ni las MMME permiten aprovechar toda la información, dado que parten de la distribución condicional de los datos dada una forma fija de selección realizada (Thompson, 1979).

En las MME, utilizadas en la evaluación genética de las poblaciones simuladas, la selección realizada entre grupos hace que se infraestimen las diferencias existentes en la base. En la práctica, seleccionar dentro de grupo después de importar animales evitaría esta fuente de sesgo, pero requeriría mantener poblaciones separadas, lo que es poco operativo. Por tanto, en el caso de realizar selección, lo más probable es que ésta se realice entre grupos, incumpléndose entonces la hipótesis de invarianza a la traslación. La infraestimación se debe a que en condiciones de desequilibrio, tal como habitualmente sucede entre los animales importados y los residentes, siempre tiende a existir mayor probabilidad de seleccionar animales del grupo más numeroso, en este caso el residente. Así, después de importar animales, si el diferencial entre grupos favorece a estos animales, siendo minoritarios, la selección entre grupos tiende a reducir la distancia entre grupos. Cuando los animales importados son peores que la población de destino, sus descendientes tienden a ser desconsiderados como futuros reproductores y la respuesta se debe a la selección dentro de la población de destino, incrementándose la distancia entre los dos grupos.

Cuando existe selección entre grupos, todos los factores que contribuyen a generar confusión entre efectos genéticos y no genéticos y a que exista desequilibrio en los datos incrementan el sesgo y la varianza de las diferencias entre grupos estimadas. Así, la infraestimación aumenta cuando disminuye la heredabilidad, cuando se importan sólo machos, cuando se reduce el número de partos producidos por los animales importados o el tamaño de la población, y cuando las diferencias entre grupos son menos extremas.

La posibilidad de confusión entre efectos genéticos y residuales depende en gran medida de la heredabilidad. Así, al aumentar la heredabilidad la infraestimación es menor. El sesgo será particularmente importante para caracteres como la prolificidad, con una heredabilidad próxima o inferior a 0.10. En cambio, será menos importante en caracteres con mayor heredabilidad, como puede ser el caso de los relacionados con el crecimiento y las características de la canal.

El desequilibrio se debe a que, en general, no se dispone de igual cantidad de información de cada uno de los grupos. En la cantidad de información de cada grupo intervienen el número de registros (en este caso partos) y la composición genética de los animales que los producen. El desequilibrio es mayor al importar machos que al importar hembras y, en consecuencia, también lo es la infraestimación de las diferencias entre grupos. Al importar machos, la información relativa al grupo de importación se produce más tardíamente, dado que se obtiene en los partos de las hijas de estos animales. En cambio, no se detecta sesgo si se importa suficiente cantidad de hembras y éstas paren antes de iniciarse el proceso de selección, tal como sucede al importar un 10% de hembras que producen uno o más partos antes de ser seleccionadas. Reduciendo la cantidad de machos o hembras importados existe mayor desequilibrio en la información de los dos grupos y la infraestimación aumenta. Cabe esperar que las diferencias entre importar machos y hembras fuesen menores si el carácter analizado se expresara en los dos sexos, o si se importaran machos y hembras a la vez.

El sexo, la proporción de animales importados y el diferencial entre grupos condicionan también la varianza de los estimadores de la diferencia entre grupos, que fue considerable en la mayoría de casos. En las mejores condiciones, importando un 10% de hembras y sin practicar selección, el umbral para detectar diferencias significativas se situó en 0.5 lechones. Las condiciones se hacen mucho más restrictivas en presencia de selección y, sobre todo, al importar sólo machos. Al importar machos, aun y en el caso de no realizar selección, será difícil detectar diferencias inferiores a 1 lechón. La estructura de datos que se genera es poco favorable, dado que la información del grupo de importación, además de producirse de forma tardía, hace referencia principalmente a animales que no superan el 50% en contribución genética del grupo de importación.

En algunas de las poblaciones de campo analizadas, la importación de hembras (90% para HO en LW-1, del 100% para FR-A en LD-2 y del 65% para FR en LW-2) habrá favorecido la bondad de estimación de las diferencias entre grupos para estos orígenes, obteniéndose por esta causa los errores más reducidos. Además, la importación simultánea de machos y hembras de un mismo origen también cabe esperar que contribuya a reducir el sesgo y la varianza de estimación.

La varianza del estimador se incrementa también a medida que las diferencias son más desfavorables a los animales importados, dado que la selección tiende a eliminarlos de la población. Mientras que el sesgo máximo se produce para valores intermedios de diferencias entre grupos ( $-1 \leq g \leq 1$ ), tendiendo a reducirse para diferencias extremas. Esto se produce como consecuencia de que, para valores de  $g$  extremos, la selección tiende a realizarse dentro del grupo favorable en detrimento de la selección entre grupos. Como consecuencia del incremento de varianza, existe mayor dificultad para detectar diferencias desfavorables que favorables, lo que puede inducir a decisiones equivocadas al considerar orígenes desfavorables iguales que la población de destino.

En poblaciones seleccionadas, la bondad de estimación de las diferencias entre grupos (sesgo, varianza de estimación) puede mejorarse mediante algunas técnicas de manejo, como por ejemplo la retención de hijas de los machos importados, o realizando la selección a partir de un modelo que no considere grupos. En esta última situación, que como ya se ha apuntado previamente es muy parecida a lo realizado en las poblaciones de campo, la predicción de valores genéticos entre grupos será más similar y la selección entre grupos tenderá a ser menor. Ello explica que el sesgo en el estimador de la diferencia entre grupos sea menor, prácticamente inexistente, y que se reduzca la varianza y el error cuadrático medio (ECM) de estimación.

Cuando los datos se recogen sin un protocolo previo, tal como sucede en condiciones de campo, y el criterio de selección incluye los grupos parece difícil contemplar adecuadamente los efectos de la selección. Previamente ya se han apuntado las limitaciones, en este sentido, existentes en las MME y las MMME. Para contemplar los efectos de la selección existe la posibilidad de utilizar la distribución conjunta de los datos y la selección (Im *et al.*, 1989; Im, 1990) o la inferencia bayesiana (Gianola y Fernando, 1986). Estos procedimientos, aunque permiten aprovechar mejor la información disponible, no garantizan la obtención de estimadores insesgados ni que la respuesta a la selección sea máxima. De todas formas, de poco sirve disponer de estimadores insesgados pero con gran varianza y puede ser más interesante atender al ECM que al sesgo. Henderson (1984) ya apunta la posibilidad de que existan estimadores sesgados con menor ECM que BLUE. En este sentido, Gianola (1990) y Weigel *et al.* (1991) muestran como algunos estimadores sesgados pueden mejorar BLUE en términos de ECM, sobretodo en condiciones de baja heredabilidad. Para recomendar el uso generalizado de este tipo de estimadores se requiere un mayor conocimiento de las implicaciones que ello puede suponer (Gianola, 1990).

Aunque el método BLUP puede ser mejorado, su uso en la evaluación genética se ha generalizado (Ducos *et al.*, 1992). Por ello, en

el marco de este método, es necesario analizar en que casos la política de importación y de selección de los animales, el modelo de evaluación utilizado y la estrategia de manejo de los animales condicionan la evolución genética de la población.

A medida que aumenta la heredabilidad y que la selección aplicada a la población es más intensa, la importación de animales pierde importancia, dado que la respuesta depende más de la selección dentro de población que de las diferencias entre poblaciones. Por contra, cuando la selección es menos intensa gana peso la importación pero, en valor absoluto, existe un menor aprovechamiento del material genético importado. En el caso extremo de ausencia de selección son la proporción de animales importados y el azar quienes determinan la difusión de genes a lo largo del tiempo.

La incidencia de la política de importación en la respuesta a la selección depende en gran medida del grado de conocimiento de las diferencias existentes entre poblaciones, de su signo y magnitud.

Si las diferencias son conocidas ( $M_g$ ), y superiores al diferencial de selección dentro de población, tanto la importación de machos como de hembras permite revalorizar genéticamente la población. Smith y Banos (1991), de forma analítica, ya apuntan las posibles ventajas de realizar selección entre poblaciones.

Cuando las diferencias no se conocen existen dos posibilidades: asumir que no existen, y evaluar mediante  $M_0$ , o considerar estimadores de las mismas utilizando  $M_{\tilde{g}}$ . En general, los modelos  $M_0$  o  $M_{\tilde{g}}$  no permiten maximizar la respuesta a la selección, y por tanto aprovechar adecuadamente las diferencias entre poblaciones. El modelo  $M_0$  siempre conduce a respuestas inferiores, o como mucho iguales, a las obtenidas con  $M_{\tilde{g}}$ . En general, al utilizar  $M_{\tilde{g}}$  para seleccionar a los animales, los valores genéticos predichos están menos sesgados que al utilizar  $M_0$ , pero tienen mayor varianza y mayor ECM. En algunos casos, como el

presentado por Fernando y Gianola (1990), la respuesta puede estar más relacionada con el ECM que con el sesgo. Henderson (1990a) y Gianola *et al.* (1990) ya apuntan que cuando el criterio de selección no puede independizarse de los efectos fijos, tal como sucede en las simulaciones realizadas, pueden existir predictores sesgados con mejor rendimiento que BLUP.

Las ventajas de  $M_{\tilde{g}}$  frente a  $M_0$ , en términos de respuesta, dependen del comportamiento de  $M_{\tilde{g}}$  como herramienta para estimar las diferencias entre grupos. Para valores del diferencial negativos los tres modelos conducen a obtener la misma respuesta, dado que la selección hace que, a largo plazo, la contribución de los animales importados sea escasa. Cuando el diferencial genético es favorable al grupo de importación los tres modelos incrementan la respuesta en relación a mantener la población cerrada. A medida que aumentan las diferencias entre grupos, la respuesta obtenida con  $M_{\tilde{g}}$  tiende a alejarse de la obtenida con  $M_0$  y a acercarse a la conseguida con  $M_g$ , dado que en términos relativos se reduce la varianza y el sesgo en  $\tilde{g}$ .

El comportamiento de los tres modelos, en relación al diferencial genético entre grupos, se debe a que éste determina la región de solape entre las distribuciones de los diferentes grupos. Así, para valores extremos de diferencias entre grupos, la selección tiende a realizarse sobre una de las dos distribuciones, la del grupo más favorable, con independencia del modelo utilizado. En la zona de diferencias intermedias entre grupos ( $-1 \leq g \leq 1$ ), la más realista, decidir qué modelo de evaluación emplear es más complejo y dependerá del horizonte del ganadero. En general, considerar grupos en el modelo de evaluación puede ser poco funcional, dado que no garantiza optimar el progreso genético y, además, dificulta la estimación posterior de los grupos. Cuando exista la esperanza de que los animales importados son mejores que los de la población de destino, y si se pretende obtener respuesta a corto plazo, podrían considerarse los grupos dando más peso a estos animales que a los de la población de destino. Esto es lo que los



ganaderos hacen de forma intuitiva al quedarse animales del grupo importado. De todas formas, es difícil encontrar la ponderación adecuada y siempre existe la posibilidad de que lo esperado no se cumpla. Si se desea respuesta a largo plazo parece poco recomendable considerar grupos en el modelo de evaluación, dado que si el grupo importado es realmente ventajoso acabará fijándose en la población y si es malo no persistirá.

En condiciones de campo, la respuesta es difícil de conocer y la eficacia de una estrategia de mejora debe ser evaluada por medio de estimadores de la misma, que están sujetos a las imperfecciones de la metodología de estimación.

Como era de esperar, omitir las diferencias existentes en la población base ( $M_0$ ) sesga la respuesta, aun y en el caso de que la población no haya sido seleccionada.

En presencia de selección, los tres modelos utilizados ( $M_0$ ,  $M_{\bar{g}}$  y  $M_g$ ) sesgan la respuesta. Los tres modelos tienen en común que no contemplan los efectos de la selección y segregación entre grupos. Además, los modelos  $M_0$  y  $M_{\bar{g}}$  no contemplan adecuadamente las diferencias existentes en la base. El modelo  $M_g$ , aunque permite corregir la existencia de medias diferentes en la base, no recoge el hecho de que parte de la selección se realice a partir de información previa respecto al grupo que no está contenida en los datos.

El modelo  $M_0$ , sobrestima la respuesta cuando las diferencias son desfavorables a los animales importados, y la infraestima cuando el grupo de importación es mejor que la población de destino. En las dos situaciones, existe sobrestimación de los valores genéticos aditivos predichos para los animales seleccionados, en la medida que recogen parte de las diferencias entre grupos. De hecho, esto sucede porque el modelo es incorrecto por omitir un efecto fijo (Henderson, 1975a), en este caso el grupo.

Al utilizar  $M_g$  para estimar la respuesta, con independencia del modelo utilizado para seleccionar a los animales ( $M_0$ ,  $M_g$  o  $M_g$ ), existe sobrestimación de la respuesta, que tiende a aumentar con  $g$ . Esto se produce como resultado del balance entre la infraestimación de la contribución genética aditiva y la sobrestimación de la contribución del grupo. Resultados en el mismo sentido fueron obtenidos por Fernando y Gianola (1990). La sobrestimación de la contribución del grupo en los animales seleccionados, estando infraestimadas las diferencias entre grupos, se produce como reflejo de la confusión existente entre efectos ambientales y genéticos. Ello hace que en la selección de los animales intervengan en parte los efectos no genéticos y en el conjunto de animales seleccionados la distribución del ambiente entre grupos no sea aleatoria. Esto tiene menor incidencia a medida que aumenta la heredabilidad o disminuye la contribución genética del grupo de importación, y si no existe sesgo en la estimación de diferencias entre grupos, tal como sucede al importar un 10% de hembras.

Con independencia del modelo utilizado, la respuesta tenderá a estar infraestimada por no haber contemplado el efecto de la segregación entre grupos y, por tanto, haber considerado en la estimación de la respuesta una heredabilidad menor que la real. En la práctica, para evitar esta fuente de sesgo sería necesario conocer la varianza de segregación e implementar de forma correcta el cálculo de la matriz de (co)varianzas entre animales (Lo *et al.*, 1993; Cantet y Fernando, 1995).

De lo expuesto se desprende que el método tradicional (MME) de resolver el modelo de grupos puede ser adecuado para estimar las diferencias existentes en la población base cuando se cumplen las hipótesis del modelo de grupos y no existe selección o, si existe, el criterio utilizado es invariante a la traslación. En la práctica, aunque no exista selección, las principales hipótesis del modelo de grupos (Quaas, 1988) pueden ser difíciles de justificar cuando se importan animales, dado que estos generalmente no son una muestra aleatoria, cabe esperar

que existan diferencias tanto en la media como en la varianza entre grupos y es difícil verificar el comportamiento aditivo de los mismos. Modelar estos efectos, aunque posible (Lo *et al.*, 1993; Cantet y Fernando, 1995), se ve condicionado por las limitaciones de la información disponible en los datos.

Cuando existe selección, a las deficiencias del modelo tradicional de grupos es necesario añadir las del método de evaluación, en concreto las vinculadas al uso de las MME, que no permiten obtener estimadores y predictores con propiedades BLUP. Existe la posibilidad de evitar el sesgo motivado por realizar selección entre grupos utilizando MMME (Henderson, 1975b); pero su implementación es compleja, no se aprovecha toda la información (Thompson, 1979) y en términos de respuesta puede que no sea mejor (Fernando y Gianola, 1990). En general inferir a partir de la verosimilitud o de la distribución posterior puede ser atractivo (Im *et al.*, 1989), pero se conoce poco respecto a que condiciones son necesarias para optimar la respuesta a la selección (Henderson, 1990a).

Debe tenerse en cuenta además que la problemática que se genera con la importación de animales es compleja (Goddard y Beard, 1994) y puede complicarse más si se realizan importaciones repetidas. La evolución genética existente en las poblaciones de origen y de destino, con objetivos no siempre coincidentes y con la posibilidad de que exista interacción genotipo ambiente condicionarán la política de importación. Estos problemas pueden ser especialmente importantes en el caso de que se realicen evaluaciones entre poblaciones o entre países (Benyshek *et al.*, 1994; Banos, 1994).

De todas formas, la importación de animales puede ser una forma, complementaria a la selección, para revalorizar genética y económicamente una población. El potencial de la importación de animales depende del diferencial genético existente entre poblaciones, lo que condiciona la respuesta y el rendimiento de la inversión que supone la compra de animales foráneos. De todas formas, es difícil que la

importación sea más eficaz que la selección, dado que no es de esperar que existan grandes diferencias entre líneas. Si finalmente se decide importar, y se tiene poca información previa, será preferible introducir hembras que machos. En cualquier caso en poblaciones seleccionadas, será difícil evitar el riesgo implícito en la decisión de importar. En este contexto, serán de gran utilidad para las empresas de selección, todas las iniciativas encaminadas a determinar las diferencias existentes entre líneas dentro de país y entre países. Aun y en el caso de que existan diferencias importantes entre líneas y se disponga de suficiente información del potencial genético de las mismas, puede ser difícil asumir el riesgo sanitario que supone el movimiento de animales entre poblaciones.

## **6.- CONCLUSIONES.**

Dados los resultados obtenidos en el Capítulo II del presente trabajo, a continuación se exponen las conclusiones que de ellos se derivan en relación a los objetivos propuestos.

1 - En las cuatro líneas maternas analizadas, la introducción de grupos genéticos en el modelo de evaluación no conduce a cambios relevantes en los estimadores de las componentes de varianza.

2 - Para las importaciones realizadas en las cuatro líneas maternas analizadas sólo se han detectado diferencias favorables en uno de los orígenes considerados y únicamente para el carácter número de lechones nacidos vivos.

3 - En las condiciones habituales de importación, la varianza del error de estimación de los grupos es tan grande que difícilmente permite detectar diferencias inferiores a medio lechón en el número de nacidos vivos por parto.

4 - En poblaciones seleccionadas abiertas a la importación las diferencias entre orígenes se infraestiman cuando el criterio de selección se deduce a partir de un modelo de grupos resuelto ignorando la selección en las ecuaciones del modelo mixto. El sesgo aumenta conforme disminuye la heredabilidad y conforme aumenta el desequilibrio en la información, pero es despreciable si los grupos no se incluyen en el criterio de selección.

5 - En poblaciones abiertas a la importación, la forma tradicional de implementar el modelo de grupos conduce a sobrestimar la respuesta, aunque este efecto puede contrarrestarse por la infraestimación causada por ignorar la varianza de segregación entre grupos.

6 - La importación de animales tiene una eficacia limitada frente a la selección, dado que no es de esperar que existan grandes diferencias entre líneas. Importar animales en poblaciones seleccionadas sólo compensará cuando estas diferencias puedan estimarse bien y sean próximas o superiores a medio lechón.

## **BIBLIOGRAFÍA GENERAL**

- Alfonso, L.**, (1995). Variabilidad genética y selección de la prolificidad en porcino. *Tesis Doctoral*. Universidad de Lleida.
- Alfonso, L., Noguera, J.L., Pomar, J., Babot, D., Estany, J.**, (1991). Un modelo de evaluación genética de la prolificidad en porcino. *ITEA*. Vol extra, **11(I)**: 547-549.
- Andersen, S., Ohl, G., Pedersen, I.**, (1993). Continuous genetic evaluation in Denmark. EC seminar on: *Application of mixed linear models in the prediction of genetic merit in pigs*. IAHE-FAI, Mariensee, Germany. pp. 55-59.
- Appel, L.**, (1995). Effects of missing data on genetic analyses in pigs. *Licentiate Thesis*. Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala.
- Arnold, J.W., Bertrand, J.K., Benyshek, L.L.**, (1992). Evaluation of multibreed data. *Journal of Animal Science*, 70:3322-3332.
- Babot, D., Estany, J., Alfonso, L., Pla, LL.M., Noguera, J.L.**, (1991). Influencia de la inseminación artificial sobre el tamaño de la camada en la cerda. *ITEA*. Vol. extra, **11(I)**: 58-60.
- Babot, D., Noguera, J.L., Alfonso L., Estany, J.**, (1994) Influence of management effects and comparison group size on the prediction of breeding values for litter size in pigs. *Proc. of 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Guelph*. **XXVII**:351-354.
- Banos, G.**, (1994). International genetic evaluation of dairy cattle. *Proc. of 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Guelph*. **XXVII**:3-10.
- Barillet, F., Courot, M., Frebling, J., Legault, C.**, (1983). Interets comparés, zootechniques et économiques de la reproduction en insémination artificielle ou en monte naturelle selon l'espèce, le type de production, la taille du troupeau, le mode de conduite. *Les colloques de l'INRA*, **29**: 77-97.
- Batallé, M.T.**, (1996). Estimació de les diferències genètiques entre orígens d'importació en Landrace, Duroc y Pietrain. *Projecte Final de Carrera*. Universitat de Lleida.

- Belonsky, G.M., Kennedy, B.W.,** (1988). Selection on individual phenotype and best linear unbiased predictor of breeding value in a closed swine herd. *Journal of Animal Science*, **66**:1124-1131.
- Benyshek, L.L., Herring, W.O., Bertrand, J.K.,** (1994). Genetic evaluation across breeds and countries: Prospects and implications. *Proc. of 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Guelph*. **XII**:153-160.
- Berger, J.O.,** (1985). *Statistical Decision Theory and Bayesian Analysis*. Springer-Verlag. New York.
- Bidanel, J.P., Ducos, A.,** (1993). Genetic evaluation of pigs for production and reproduction traits in France. EC seminar on: *Application of mixed linear models in the prediction of genetic merit in pigs*. IAHE-FAL, Mariensee, Germany. pp. 7-17.
- Bidanel, J.P., Gruand, J., Legault, C.,** (1994). An overview of twenty years of selection for litter size in pigs using “hyperprolific” schemes. *Proc. of 5th World Congress on Genetic Applied to Livestock Production, Guelph*. **XVII**:512-515.
- Boik, R.J., Tess, M.W., Todd, C.,** (1993) Technical note: Computing test of fixed effects in a restricted class of mixed models. *Journal of Animal Science*, **71**:51-56.
- Bolet, G., Legault, C.,** (1982). New aspects of genetic improvement of prolificacy in pigs. *Proc. of 2nd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Madrid. **V**:548-567.
- Brotherstone, S., Hill, W.G., Thompson, R.,** (1989). Components of environmental variance of yields of cows in different lactations. *Animal Production*, **48**: 283-291.
- Buxadé, C.,** (1993). *El sector porcino: aspectos básicos*. Mundi Prensa. Madrid.
- Cantet, R.J.C., Fernando, R.L.,** (1995). Prediction of breeding values with additive animal models for crosses from 2 populations. *Genetics Selection Evolution*, **27**:323-334.



- Cantet, R.J.C., Fernando, R.L., Gianola, D., Misztal, Y.** (1992a). Genetic grouping for direct and maternal effects with differential assignment of groups. *Genetics Selection Evolution*, **24**: 211-223.
- Cantet, R.J.C., Scheaffer, L.R., Smith, C.**, (1992b). Reduced animal model with differential genetic grouping for direct and maternal effects. *Journal of Animal Science*, **70**: 1730-1741.
- Cañon, J., Chesnais, J.**, (1989). Indirect approach to simultaneous sire and cow evaluation by animal model with repeated records and groups for unknown parents. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, **16**: 335-344.
- Carlson, J.P., Christian, L.L., Rotschild, M.F., Willham, R.L.**, (1984). An evaluation of four procedures to rank centrally tested boars. *Journal of Animal Science*, **59**: 934-940.
- Casella, G., Edward, E.I.**, (1992). Explaining the Gibbs Sampler. *American Statistical Association*, **46(3)**: 167-174.
- Clark, L.K., Leman, A.D.**, (1986a). Factors that influence litter size in pigs: Part 1. *Pig News and Information*, **7(3)**: 303-310.
- Clark, L.K., Leman, A.D.**, (1986b). Factors that influence litter size in pigs: Part 2. *Pig News and Information*, **7(4)**: 431-437.
- Clark, L.K., Leman, A.D.**, (1987). Factors that influence litter size in swine: Parity 3 through 7 females. *Journal of the American Vet. Med. Ass.*, **191(1)**: 49-58.
- Clark, L.J., Leman, A.D., Morris, R.**, (1988). Factors influencing litter size in swine: Parity-one females. *Journal of the American Vet. Med. Ass.*, **192(2)**: 187-194.
- Cleveland, E.R., Johnson, R.K., Cunningham, P.J.**, (1988). Correlated responses of carcass and reproductive traits to selection for rate of lean growth in swine. *Journal of Animal Science*, **66**:1371-1377.
- Chauhan, V.P.S.**, (1987). Dairy Sire Evaluation Fitting Some of the Herd-Year-Season Effects as random. *Livestock Production Science*, **16**: 117-130.
- Chauhan, V.P.S., Thompson, R.**, (1986). Dairy sire evaluation using a “rolling method” model. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, **103**: 321-333.
- Christensen, A., Sorensen, D., Vestergaard, T., Van Kemenade, P.**, (1986). The *Danish pig breeding program: current system and future developments*. *Proc. of 3th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Nebraska*. **X**: 141-149.

- Da, Y., Grosman, M.,** (1991). Multitrait animal model with genetic groups. *Journal of Animal Science*, **74**: 3183-3195.
- Dagorn, J., Saulnier, J., Greau, P.,** (1984). Évolution et variation de la prolificité entre la première et la seconde portée. *Journées de la Recherche Porcine en France*. **16**: 145-152.
- DARP,** (1994). Estadísticas ramaderas.
- Daza, A., Ovejero, I., Pérez-Guzman, M.D., Buxade, C.,** (1988). Influencia de los principales parámetros definitorios del primer ciclo reproductivo de la cerda sobre los resultados del segundo. *ITEA*, **78**: 38-44.
- Daza, A., Ovejero, I., Pérez-Guzmán, M.D., Buxade, C.,** (1989). Efecto de la edad y la prolificidad en el primer parto sobre los resultados productivos de cerdas cruzadas Landrace x Large White en explotación intensiva. *ITEA*, **84**:38-50.
- De Roo, G.,** (1988). *Studies on breeding schemes in a closed pig population*. PhD. Thesis. University of Wageningen.
- De Vries, A.G., Van der Steen, H.A.M., De Roo, G.,** (1989). Optimal population size and sow/boar ratio in a closed dam line of pigs. *Livestock Production Science*, **22**:305-324.
- Dempfle, L.,** (1989). Estimation of breeding values. *En: Evolution and animal Breeding*. CAB International. pp. 181-188.
- Ducos, A.,** (1994). Evaluation génétique des porcs controlés dans les stations publiques a l'aide d'un modele animal multicaracter. *Tesis Doctoral*. I.N.R.A. Paris-Grignon.
- Ducos, A., Bidanel, J.P., Ducrocq, V.,** (1992). Bilan sur l'utilisation du BLUP pour l'évaluation génétique des reproducteurs porcins dans le monde. *Journées de la Recherche Porcine en France*, **24**: 39-46.
- Estany, J., Alfonso, L., Babot, D., Noguera, J.L.,** (1993a). Genetic evaluation of production and reproduction traits from field data in Spain. EC seminar

on: *Application of mixed linear models in the prediction of genetic merit in pigs*. IAHE-FAL, Mariensee, Germany. pp. 26-31.

**Estany, J., Babot, D., Alfonso, L., Noguera, J.L.,** (1993b). Diferencias genéticas en prolificidad entre dos orígenes de cerdas *Landrace*. *ITEA*, Vol extra **12 (I)**: 251-253.

**Estany, J., Pomar, J., Alfonso, L., Babot, D., Noguera, J.L.,** (1992). A recording data system for efficient genetic evaluation in pig breeding. *Proc. Satellite symposium on: Pig management information systems*. Madrid. pp. 163-169.

**Estany, J., Sorensen, D.,** (1995). Estimation of genetic parameters for litter size in Danish Landrace and Yorkshire pigs. *Animal Science*, **60**:315-324.

**Fahmy, M.H.,** (1981). Factors influencing the weaning to estrous interval in swine: A Review. *World Review of animal production*, **XVII(2)**: 15-28.

**Fernando, R.L., Gianola, D.,** (1990). Statistical inferences in populations undergoing selection and non random mating. In: *Statistical methods for genetic improvement in livestock*. (ed. D. Gianola and K.Hammond), pp. 437-453. Springer-Verlag, Berlin.

**Flowers, B., Cantley, T.C., Martin, M.J., Day, B.N.,** (1989). Effect of elevated ambient temperatures on puberty in gilts. *Journal of Animal Science*, **67**:779-784.

**Flowers, W. L., Alhusen, H.D.,** (1992). Reproductive performance and estimates of labor requirements associated with combinations of artificial insemination and natural service in swine. *Journal of Animal Science*, **70**: 615-621.

**Foulley, J.L., Bouix, J., Goffinet, B., Elsen, J.M.** (1990). Connectedness in genetic evaluation. In: *Statistical methods for genetic improvement in livestock*. (ed. D. Gianola and K.Hammond), pp. 277-308. Springer-Verlag, Berlin.

**Frey, M., Hofer, A., Künzi, N.,** (1997). Comparison of models with fixed or random contemporary group effect for the genetic evaluation for litter size in pigs. *Livestock Production Science*, **48**:135-141.

**Gelfand, A.E., Smith, A.F.M.,** (1990). Sampling Based Approaches to Calculating Marginal Densities. *Journal of American Statistical Association*, **85**:398-409.

- Gianola, D.**, (1990). Can BLUP and REML be improved upon? *Proc. of 4th. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Edinburgh. **XIII**:445-449.
- Gianola, D., Fernando, R.L.**, (1986). Bayesian methods in animal breeding theory. *Journal of Animal Science*, **63**:217-244.
- Gianola, D., Fernando, R.L.**, (1989). Likelihood estimation of quantitative genetic parameters when selection occurs: models and problems. *Genome*, **31**:768-777.
- Gianola, D., Im, I., Fernando, R.L.**, (1988). Prediction of breeding value under Henderson's selection model: A revisit. *Journal of Dairy Science*, **71**:2790-2798.
- Gianola, D., Im, S., Macedo, F.W.**, (1990). A framework for prediction of breeding value. In: *Statistical methods for genetic improvement in livestock*. (ed. D. Gianola and K.Hammond), pp. 210-238. Springer-Verlag, Berlin.
- Goddard, M.E., Beard, K.T.**, (1994). The use of international genetic material in an importing country. *Proc. of 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Guelph*. **XII**:23-29.
- Groneveld, E., Kovac, M., Wang, T.**, (1990). PEST, a general purpose BLUP package for multivariate prediction and estimation. *Proc. of 4th. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Edinburgh. **XII**:488-491.
- Gu, Y., Haley, C.S., Thompson, R.**, (1989). Estimates of genetic and phenotypic parameters of litter traits from closed lines of pigs. *Animal Production*, **49**:477-482.
- Gueblez, R., Gestin, J.M., Le Henaff, G.**, (1985). Incidence de l'âge et de l'épaisseur de lard dorsal a 100 Kg. sur la carrière reproductive des truies Large White. *Journées de la Recherche Porcine en France*, **17**: 113-120.
- Gueblez, R., Legault, C., Dagorn, J., Le Henaff, G.**, (1988). Évolution de la taille de portée selon l'âge de la truie: actualisation des facteurs de correction pour les races porcines françaises. *Journées de la Recherche Porcine en France*, **20**: 305-308.
- Haley, C.S., Avalos, E., Smith, C.**, (1988). Selection for litter size in the pig. *Animal Breeding Abstracts*, **56**: 317-332..

- Henderson, C.R.**, (1973). Sire evaluation and genetic trends. *Proc. Anim. Breed. Genet. Symp. in honour of Dr. J.L. Lush*. ASAS and ADSA; Champaign Illinois, pp. 10-41.
- Henderson, C.R.**, (1975a). Comparison of alternative sire evaluation methods. *Journal of Animal Science*, **41**(3): 760-770.
- Henderson, C.R.**, (1975b). Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics*, **31**:423-447.
- Henderson, C.R.**, (1984) *Applications of linear models in animal breeding*. Guelph University Press, Guelph.
- Henderson, C.R.** (1990a). Statistical methods in animal improvement: historical overview. In: *Statistical methods for genetic improvement in livestock*. (ed. D. Gianola and K. Hammond), pp.2-14. Springer-Verlag, Berlin.
- Henderson, C.R.** (1990b). Accounting for selection and mating biases in genetic evaluations. In: *Statistical methods for genetic improvement in livestock*. (ed. D. Gianola and K. Hammond), pp. 413-436. Springer-Verlag, Berlin.
- Im, S.**, (1990). On a mixed linear model when data are subject to selection. *Biometrical Journal*. **32**: 367-372.
- Im, S., Fernando, R.L., Gianola, D.**, (1989). Likelihood inferences in animal breeding under selection: a missing-data theory view point. *Genetics Selection Evolution*, **21**:399-414.
- Irgang, R., Fávero, J.A., Kennedy, B.W.**, (1994). Genetic parameters for litter size of different parities in Duroc, Landrace and Large White sows. *Journal of Animal Science*, **72**:2237-2246.
- Jansen, G.B.**, (1987). Herd effects. Fixed or random?. *Thirty-eighth annual meeting of the European Association for Animal Production*. Lisbon.
- Jensen, J., Wang, C.S., Sorensen, D., Gianola, D.**, (1994). Bayesian inference on variance and covariance components for traits influenced by maternal and direct genetic effects, using the Gibbs sampler. *Acta Agriculture Scandinavica, Sect. A, Animal Science*, **44**:193-201.

- Judge, G.G., Hill, R.C., Griffiths, W.E., Lütkepohl, H., Lee, T.,** (1988). *Introduction to the theory and practice of econometrics*. Ed. John Wiley & Sons. New York.
- Kaplon, M.J., Rothschild, M.F., Berger, P.J., Healey, M.,** (1991). Population parameter estimates for performance and reproductive traits in Polish Large White nucleus herds. *Journal of Animal Science*, **69**:91-98.
- Karras, K., Niebel, E., Karb, H., Gruninger, A., Ramirez, M.,** (1993). A 7 trait multivariate genetic evaluation. EC seminar on: *Application of mixed linear models in the prediction of genetic merit in pigs*. IAHE-FAL, Mariensee, Germany. pp. 32-40.
- Kennedy, B.W.** (1981) Bias and mean square error from ignoring genetic groups in mixed model sire evaluation. *Journal of Dairy Science*, **64**: 689-697.
- Kennedy, B. W., Moxley, J.E.,** (1978). Genetic and environmental factors influencing litter size, sex ratio and gestation length in the pig. *Animal Production*, **27**: 35-42.
- Kerr, J.C., Cameron, N.D.,** (1996). Genetic and phenotypic relationships between performance test and reproduction traits in Large White pigs. *Animal Science*, **62**:531-540.
- Khun, M.T., Boettcher, P.J., Freeman, A.E.,** (1994). Potential biases in predicted abilities of females from preferential treatment. *Journal of Dairy Science*, **77**:2428-2437.
- Khun, M.T., Freeman, A.E.,** (1995). Biases in predicted transmitting abilities of sires when daughters receive preferential treatment. *Journal of Dairy Science*, **78**:2067-2072.
- Kirkwood, R.N., Hughes, P.E.,** (1982). Puberty in the gilt: the role of boar simulation. *Pig News and Information*, **3**(4): 389-394.
- Knap, P.W.,** (1993). Multivariate genetic evaluation in the Dutch pig herdbook. EC seminar on: *Application of mixed linear models in the prediction of genetic merit in pigs*. IAHE-FAL, Mariensee, Germany.
- Kovac, M., Groeneveld, E.,** (1990). Genetic and environmental trends in German swine herdbook populations. *Journal of Animal Science*, **68**:3523-3535.
- Lamberson, W.R.,** (1990). Genetic parameters of quantitative characters. Genetics of swine. L.D. Young (Ed.), Nebraska. pp. 70-106.

- Langreo, A., Rodríguez-Zuñiga, M.R.,** (1992). Reestructuración y cambio tecnológico en el complejo cárnico. El sector porcino en España. *Revista de estudios Agro-Sociales*, **159**:68-95.
- Le Denmat, M., Dagorn, J., Vaudelet, J.C.,** (1984). Natural mating and artificial insemination using semen collected on the farm, comparison of litter size. *Techni-Porc*, **7**(2):7-10.
- Legault, C.,** (1977). Analyse statistique des composantes de la productivité numérique des truies de quatre races françaises II. Décomposition de la variance, répétabilité, corrélation. *Journées de la Recherche Porcine en France*, **9**:63-68.
- Legault C., Gruand J., Bolet G.,** (1981). Résultats de l'utilisation en race pure et en croisement de la ligne dite " hyperprolifique". *Journées de la Recherche Porcine en France*, **13**: 255-260.
- Legault, C., Owen, J.,** (1976). Établissement de facteurs de correction de la taille de la portée pour l'âge de la mère à la mise bas dans les races porcines françaises. *Journées de la Recherche Porcine en France*. 193-200.
- Li, X., Kennedy, B.W.,** (1994a). Comparison of genetic parameter estimates for growth rate and backfat from single and multiple trait models with and without genetic groups. *Proc. of 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Guelph. **XIV**:418-421.
- Li, X., Kennedy, B.W.,** (1994b). Genetic parameters for growth rate and backfat in Canadian Yorkshire, Landrace, and Hampshire pigs. *Journal of Animal Science*, **72**:1450-1454.
- Lo, L.L., Fernando, R.L., Grossman, M.,** (1993). Covariance between relatives in multibreed populations: additive model. *Theoretical Applied Genetics*, **87**:423-430.
- Lofgren, D.L., Stewart, T.S.,** (1994). Optimal contemporary group structure to maximize genetic progress through genetic evaluation of swine. *Journal of Animal Science*, **72**: 2254-2259.
- Long, T.E., Brandt, H., Hammond, K.,** (1990). Breeding value prediction with the animal model for pigs. *Proc. of 4th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Edinburgh. **XV**:465-468.
- Lucbert, J., Lavorel, O.,** (1984). Baisse de prolificité de la truie en seconde portée: Analyse des données de deux élevages expérimentaux(1). *Journées de la Recherche Porcine en France*, **16**: 115-124.

- Mabry, J.W., Benyshek, L.L., Johnson, M.H., Little, D.E.,** (1987). A comparison of methods for ranking boars from different central test stations. *Journal of Animal Science*, **65**:56-62.
- MAPA,** (1994). Boletín mensual de estadística.
- Martín Rillo, S.,** (1989). Incremento de la prolificidad a través de la inseminación artificial en el ganado porcino. *Anaporc*, **84**,5-17.
- Mercer, J.T., Crump, R.E.,** (1990). Genetic parameter estimates for reproduction traits in purebred Landrace pigs. *Proc. of 4th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Edinburgh. XV*:489-492.
- Meuwissen, T.H.E.,** (1991). Expectation and variance of genetic gain in open and closed nucleus and progeny testing schemes. *Animal Production*, **53**:133-141.
- Meuwissen, T.H.E., Woolliams, J.A.,** (1994). Response versus risk in breeding schemes. *Porc. of 5th Congress on genetics Applied to Livestock Production. Guelph. XVIII*:236-243.
- Meyer, K.,** (1989). Restricted maximum likelihood to estimate variance components for animal models with several random effects using a derivative-free algorithm. *Genetics Selection Evolution*, **21**:317-340.
- Meyer, K.,** (1991a). Estimating variances and covariances for multivariate animal models by restricted maximum likelihood. *Genetics Selection Evolution*, **23**:67-83.
- Meyer, K.,** (1991b). DFREML: Programs to Estimate Variance Components by Restricted Maximum Likelihood Using a Derivative-Free Algorithm. User Notes v.2.0.
- MTGSAM,** (1995). A set of FORTRAN programs to apply Gibbs sampling to animal models for variance component estimation. *Agricultural Research Service. United Estates.*
- Navarro-Fierro, R.R., Guzmán-Barcenas, G.,** (1986). Adjustment factors for litter size in pigs. *Proc. of 3th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Nebraska.* 182-186.
- Noguera, J.L., Estany, J., Babot, D., Alfonso, L., Galofré, R., Pomar, J.,** (1992). GTEP-IRTA: a pig information system for technical and selection



management and research. *Proc. Satellite symposium on pig management information systems*, Madrid. pp. 31-37.

**Noguera, J.L., Felgines, C., Legault, C.,** (1983). Évolution de (1972) a (1981) des composantes de la productivité numérique des truies dans 325 troupeaux français. *Journées de la Recherche Porcine en France*, **15**:37-52.

**Noguera, J.L., Gueblez, R.,** (1984). Incidence de l'âge a la première mise-bas et de le taille de le première portée sur le carrière de le truie. *Journées de la Recherche Porcine en France.*, **19**:135-144.

**Noguera, J.L., Pérez-Enciso, M., Alfonso L., Babot, D., Estany, J.,** (1994) A selection experiment for increasing litter size of Landrace pigs in Spain. *Proc. of 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Guelph*. **XXVII**:343-346.

**Noguera, J.L., Alfonso L., Babot, D., Pérez-Enciso, M., Estany, J.,** (1997) Resultados de un experimento de selección del tamaño de la camada mediante un esquema hiperprolífico en porcino. *ITEA*. Vol. extra, **18(I)**:391-393.

**Ollivier, L.,** (1989). Le programme national d'amélioration génétique porcine en France. *Actas II Congreso monográfico nacional de mejora genética del ganado porcino*.

**Orjales, L., Martinez, E., Sebastian, J.J., Sanchez, R., Alias, E., Martin Rillo, S.,** (1986). Fertilidad en rebaños de cerdos, comparación entre inseminación artificial y monta natural. *Medicina Veterinaria*. **3(7)**:407-409.

**Patterson, H.D., Thompson, R.,** (1971). Recovery of intra-block information when block size are unequal. *Biometrika*. **58**: 545-554.

**Paz, A.,** (1984). La producción intensiva como sistema desequilibrado y desequilibrador. *A.Y.M.A.* **XXV(13)**:355-366.

**Peña, D.,** (1988). *Estadística, Modelos y Métodos*. Ed. Alianza Universidad, Madrid.

**Pérez-Enciso, M., Misztal, Y., Elzo, M.A.,** (1994). FSPAK: An interface for public domain sparse matrix subroutines. *Proc. of 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Guelph*. **XXII**:87-88.

**Pérez-Enciso, M., Tempelman, R.J., Gianola, D.,** (1993). A comparison between linear and mixed models for litter size in iberian pigs. *Livestock Production Science*, **35**:303-316.

**Petit G., Runavot J.P., Gruand J., Legault C.,** (1988). Evaluation en race pure et en croisement de la ligne hyperprolifique Large White dans un réseau

d'élevages de multiplication et de production. *Journées de la Recherche Porcine en France*, **20**: 309-314.

- Pieramati, C., Van Vleck, L.D.**, (1993). Effect of genetic groups on estimates of additive genetic variance. *Journal of Animal Science*, **71**: 66-70.
- Presinger, R., Claus, J., Kalm, E.**, (1986). Estimating variance components and breeding values in a dairy population with small herd size. *Proc. of 3th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Nebraska*. **XIII**: 109-414.
- Quaas, R.L.**, (1988) Additive genetic model with groups and relationships. *Journal of Dairy science*, **71**:1338-1345.
- Raftery, A.E., Lewis, S.M.**, (1992). How many iterations in the Gibbs sampler?. *Bayesian Statistics*. **4**:763-773.
- Raftery, A.E., Lewis, S.M.**, (1995). The number of iterations, convergence diagnostics and generic metropolis algorithms. *In. Practical Markow Chain Monte Carlo*. De. W.R. Gilks, D.J., Spiegelhalter y S. Richardson.
- Robinson, G.K.** (1986). Group effects and computing strategies for models for estimating breeding values. *Journal of Dairy Science* **69**:3106-3111.
- Robinson, G.K.**, (1991). That BLUP is a good thing: The estimation of random effects. *Statistical Science*. **6**(1):15-51.
- Rodríguez, M.C., Toro, M., Silió, L.**, (1996). Selection on lean growth in a nucleus of Landrace pigs: an analysis using Gibbs sampling. *Animal Science*. **63**:243-252.
- Roehe, R., Kennedy, B.W.**, (1993). The influence of maternal effects on accuracy of evaluation of litter size in swine. *Journal of Animal Science*. **71**:2353-2364.
- Rydmer, L.**, (1993). Pig reproductive genetics and correlations between reproduction and production traits. *Swedish University of Agricultural Sciences*. Rapport N° 106.
- Rydmer, L., Johansson, K., Estern, K., Eliasson-Selling, L.**, (1992). A genetic study of puberty age, litter traits, weight loss during lactation and relations to growth and leanness in gilts. *Acta Agric. Scand.* **42**: 211-219.
- Schmitz, F., Everet, R.W., Quaas, R.L.**, (1991). Herd-Year-Season clustering. *Journal of Dairy Science*, **74**: 629-636.

- Sehested, E., Ianssen, K.,** (1993). Multivariate genetic evaluation in Norwegian pig breeding. EC seminar on: *Application of mixed linear models in the prediction of genetic merit in pigs*. IAHE-FAI, Mariensee, Germany. pp. 47-54.
- Short, T.H., Wilson, E.R., McLaren, D.G.,** (1994). Relationship between growth and litter traits in pig dam lines. *Proc. of 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Guelph*. **XVII**:413-416.
- Silverman, B.W.,** (1986). *Density Estimation*. Ed. Chapman and Hall. London
- Smith, C., Banos, G.,** (1991). Selection within and across populations in livestock improvement. *Journal of Animal Science*, **69**:2387-2394.
- Smith, S.P., Graser, H.U.,** (1986). Estimating variance components in a class of mixed models by restricted maximum likelihood. *Journal of Dairy Science*, **69**:1156-1165.
- Sorensen, D.,** (1988). Effect of selection index versus mixed model methods of prediction of breeding value on response to selection in a simulated pig population. *Livestock Production Science*, **20**:135-148.
- Sorensen, D.,** (1990). An animal model for selection for litter size in the Danish pig breeding program. *Proc. of 4th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Edinburgh*. **XV**:435-438.
- Sorensen, D.,** (1991). Predicted breeding values for litter size with an animal model used in the Danish breeding program. *Report No. 697 from the National Institute of Animal Science*. Foulum, Denmark.
- Sorensen, D., Johansson, K.,** (1992). Estimation of direct and correlated responses to selection using univariate animal models. *Journal of Animal Science*, **70**:2038-2044.
- Sorensen, D., Kennedy, W.B.,** (1983). The use of the relationship matrix to account for genetic drift variance in the analysis of genetic experiments. *Theoretical Applied Genetics*, **66**: 217- 234.

- Sorensen, D., Kennedy, W.B.**, (1984a). Estimation of response to selection using least-squares and mixed model methodology. *Journal of Animal Science*, **58**: 1097-1106.
- Sorensen, D., Kennedy, B.W.** (1984b) Estimation of genetic variances from unselected and selected populations. *Journal of Animal Science*, **59**:1213-1223.
- Sorensen, D., Vernersen, A.H.**, (1991) Large scale selection for number of born piglets using an animal model. *42nd Annual Meeting of the European Association of Animal Production*. Edinburgh.
- Sorensen, D., Wang, C.S., Jensen, J., Gianola, D.**, (1994). Bayesian analysis of genetic change due to selection using Gibbs sampling. *Genetics Selection Evolution*, **26**: 333-360.
- STATCOM**, (1990). Curvdat 90.1. User's manual.
- Sullivan, P.G., Schaeffer, L.R.**, (1994). Fixed versus random genetic groups. *Proc. of 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Guelph. XVIII*:483-486.
- Thompson, R.**, (1979). Sire evaluation. *Biometrics* **35**: 339-353.
- Tibau, J.**, (1992). Avaluació genètica de porcí. *Tesis Doctoral*. Universitat Politècnica de Catalunya.
- Tibau, J., Soler, Q.**, (1993). Multi-trait genetic evaluation of station tested pigs. *Symposium on application of mixed linear models in the prediction of genetic merit in pigs. EEC, Mariensee. pp.19-25*.
- Toro, M.A., Silio, L., Rodrigañez, J., Dobao, M.T.**, (1988). Inbreeding and family index selection for prolificacy in pigs. *Animal Production*, **46**:79-85.
- Tosh, J.J., Wilton, J.W.**, (1994). Effects of data structure on variance prediction error and accuracy of genetic evaluation. *Journal of Animal Science*, **72**: 2568-2577.
- Ugarte, E.**, (1990). Estudio de los grupos contemporáneos en la valoración genética de reproductores. *Tesis Doctoral*. Universidad Complutense de Madrid.
- Ugarte, E., Alenda, R., Carabaño, M.J.**, (1992). Fixed or random Contemporary groups in genetic evaluation. *Journal of Dairy Science*, **75**:269-278.
- Van der Werf, J.H.J.**, (1989). Influence of non-additive effects on estimation of genetic parameters in dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, **72**: 2606-2614.

- Van der Werf, J.H.J.**, (1992). Restricted maximum likelihood estimation of additive genetic variance when selected base animals are considered fixed. *Journal of Animal Science*, **70**:1068.
- Van der Werf, J.H.J., De Boer, I.J.M.**, (1990). Estimation of additive genetic variance when base populations are selected. *Journal of Animal Science*, **68**: 3124-3132.
- Van der Werf, J. H.J., Meuwissen, T.H.E., De Jong, G.**, (1994). Effects of correction for heterogeneity of variance on bias and accuracy of breeding value estimation for Dutch Dairy Cattle. *Journal of Dairy Science*, **77**: 3174-3184.
- Van der Werf, J.H.J., Thompson, R.**, (1992). Variance decomposition in the estimation of genetic variance with selected data. *Journal of Animal Science*, **70**: 2975-2985.
- Van Hofstraeten, W., Vandepitte, W.**, (1988). Evaluation génétique des porcs reproducteurs de la race L.B. sur base de données des stations de sélection. *Revue de l'Agriculture*, **41**: 901-911.
- Van Tassell, C.P., Casella, G., Pollak, E.J.**, (1995). Effects of selection on estimates of variance components using Gibbs sampling and restricted maximum likelihood. *Journal of Dairy Science*, **78**:678-692.
- Van Vleck, L.D.**, (1987). Contemporary Groups for Genetic Evaluations. *Journal of Dairy Science*, **70**: 2456-2464.
- Van Vleck, L.D.**, (1990). Breeding value prediction with maternal genetic groups. *Journal of Animal Science*, **68**: 3998-4013.
- Varona, L.**, (1994). Aplicaciones del muestreo de Gibbs en modelos de genética cuantitativa: Análisis de un caso de heterogeneidad de varianzas. *Tesis Doctoral*. Universidad de Zaragoza.
- Vinson, W.E.**, (1987). Potential bias in genetic evaluations from differences in variation within herds. *Journal of Dairy Science*, **70**:2459-2455.
- Wade, K.M., Quaas, R.L., Van Vleck, L.D.**, (1990) Mixed linear models with an autoregressive error structure. *Proc. of 4th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Edinburgh. **XIII**: 508-511.

- Wang, C.S., Rutledge, J.J., Gianola, D.,** (1994). Bayesian analysis of mixed linear models via Gibbs sampling with an application to litter size in Iberian pigs. *Genetics Selection Evolution*, **26**: 91-115.
- Webb J., Bampton P.R.,** (1987). Choice of selection objectives in specialised sire and dam lines for commercial crossbreeding. *18th Annual Meeting of Association for Animal Production, Lisboa*. Paper **3(b)** 1.
- Weigel, K.A., Gianola, D., Tempelman, R.J., Matos, C.A., Chen, I.H.C., Wang, T., Bunge, R., Lo, L.L.,** (1991). Improving estimates of fixed effects in a mixed linear model. *Journal of Dairy Science*, **74**: 3174-3182.
- Westell, R.A., Quaas, R.L., Van Vleck, L.D.,** (1988). Genetic groups in an animal model. *Journal of Dairy Science*, **71**: 1310-1318.
- Wiggans, G.R., Misztal, Y., Van Vleck, L.D.,** (1988). Animal model evaluation of Ayrshire milk yield with all lactations, Herd-Sire interactions, and groups based in unknown parents. *Journal of Dairy Science*, **71**: 1319-1329.
- Wisscher, P.M., Goddard, M.E.,** (1993). Fixed and random contemporary groups. *Journal of Dairy Science*, **76**: 1444-1454.
- Wood, C.M., Christian, L.L., Rothschild, M.F.,** (1991). Use of an animal model in situations of limited subclass and high degrees of relationships. *Journal of Animal Science*, **69**:1420-1427.
- Wood, J.D., Wiseman, J., Cole, D.J.A.,** (1994). Control and manipulation of meat quality. En: *Principles of pig science*. Ed. D.J.A. Cole, J. Wiseman and M.A. Warley. Nottingham University Press. pp. 433-456.
- Woolliams, J.A., Meuwissen, T.H.E.,** (1993). Decision rules and variance of response in breeding schemes. *Animal Production*, **56**:179-186.
- Wray, N.R.,** (1988). Breeding value estimation for pigs in closed nucleus herds. *Animal Production*, **46**:486.
- Wray, N.R.** (1989). Consequences of selection in finite populations with particular reference to closed nucleus herds of pigs. *Ph.D. Thesis, University of Edinburgh*.
- Wyler, A., Hagger, C., Stranzinger, G.,** (1994). Different risk-utility functions in animal breeding. *Proc. of 5th Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Guelph. XVII:244-247.