

RESPUESTA A LA SELECCION EN DOS ETAPAS MEDIANTE UN METODO DE GENERACIONES SUPERPUESTAS EN UN NUCLEO CAPRINO

ZULMA G. VITEZICA, R.J.C. CANTET ⁽¹⁾

Recibido: 16/03/93

Aceptado: 17/08/93

RESUMEN

Para estudiar la respuesta a la selección por un carácter temprano, en un núcleo caprino se compararon seis políticas de selección en machos. Estas resultaron de combinar distinto número de padres por año, con la consideración o no, de una segunda etapa de selección. Para calcular las exactitudes se utilizó la teoría del índice de selección empleando el dato individual del macho con los registros de sus padres para la primera etapa de selección. A dicha información se le adicionaron los datos de las crías (test de progenie) para la selección en la segunda etapa. La respuesta fue calculada mediante métodos matriciales de generaciones superpuestas y múltiples etapas, durante 50 años de selección continua, en forma anual y acumulada. La política que tuvo mayor respuesta fue con selección en dos etapas, mayor exactitud (debido al test de progenie) e intervalo generacional intermedio. La respuesta anual fluctuó considerablemente en todas las políticas, obteniéndose valores asintóticos más rápidamente cuanto mayor fue el intervalo generacional independientemente del número de etapas de selección, siempre que estas no lo modificasen.

Palabras Clave: respuesta a la selección, dos etapas de selección, matriz de Hill, núcleo de selección, caprinos.

TWO STAGE SELECTION RESPONSE WITH OVERLAPPING GENERATIONS IN A NUCLEUS OF GOATS

SUMMARY

Six selection policies for an early measured trait in a nucleus of goats were compared. Policies were combinations of different sire numbers and whether a second selection stage was performed. Selection index theory was used to calculate accuracies using own and parental data in the first stage. In the second stage progeny data was added to the previous ones. Annual and cumulated response to selection was calculated by overlapping generations and multiple stage matrix methods. Continuous selection during 50 years was performed. The best response was the result of two-stage selection, larger accuracy (due to progeny testing) and an intermedium generation interval. Annual response greatly fluctuated in all policies. The larger the generation interval the sooner the asymptotic response was obtained. This was true regardless of selection stages whenever generation interval was not modified by the second stage.

Key words: selection response, two-stage selection, Hill's gene transmission matrix, open nucleus, goats.

Departamento de Zootecnia, Facultad de Agronomía, UBA, Av. San Martín 4453, (1417) Buenos Aires, Argentina.

INTRODUCCION

La teoría de los núcleos abiertos (James, 1977) es la metodología de selección utilizada en la especie caprina en la Argentina (Müller, 1987). Dentro de un núcleo se pueden realizar distintas políticas de selección, las cuales pueden ser comparadas mediante la respuesta o progreso genético generado por cada una de ellas. La respuesta a la selección se puede obtener utilizando la teoría clásica desarrollada por Dickerson y Hazel (1944) y Rendel y Robertson (1950). Esta permite predecir la proporción esperable de respuesta, cuando el mismo plan de selección se realiza durante varias generaciones. Para tener en cuenta el hecho de que en la realidad las generaciones son superpuestas, el progreso por generación es dividido por el intervalo generacional. Esto meramente produce la respuesta asintótica, es decir, aquella que se obtiene cuando se estabiliza el efecto de los genes de los animales selectos. Cuando las generaciones se superponen, la mejora genética (en un año) del grupo de animales selectos no es inmediatamente trasladada a la población, tal como ocurre si éstas son discretas. Las metodologías más modernas permiten obtener el progreso en años sucesivos (sin asumir una respuesta constante), como resultado de uno o más ciclos de selección en una población con generaciones superpuestas. El método desarrollado por Hill (1974) es una de ellas y se basa en una matriz la cual describe el pasaje de genes entre los diferentes grupos de edad y de sexos, para una única etapa de selección. Harris y Freeman (1991) generalizaron dicha metodología para calcular la respuesta en caso que se seleccione en más de una etapa. El objetivo de este trabajo es comparar políticas alternativas de selección para un núcleo caprino usando la metodología desarrollada por Hill (1974) y Harris y Freeman (1991).

MATERIALES Y METODOS

La estructura del núcleo se elaboró en base a los datos presentados por Müller (1987) para el esquema de Pilcaniyeu - INTA Bariloche. Se consideró un núcleo de composición conocida, formado por 250 cabras de 5 edades: 2,3,4,5 y 6 años, y 10 castrones de 3 edades: 2,3 y 4 años. De aproximadamente 220 nacimientos, se destetaron 200 crías. La selección varió según las distintas políticas, que serán enunciadas más adelante. Se supuso que ambos sexos entraron en servicio aproximadamente a los dos años de edad ("4 dientes").

Como objetivo de selección se consideró un carácter temprano como el peso al nacer ó el peso a los 45 días, edad óptima para la comercialización de los animales (Nogués *et al*, 1988). La predicción del mérito genético de los reproductores se basó en un modelo aditivo. La principal fuente de variación debida a efectos fijos en el tipo de estructura que se asumió es el efecto de año, el cual repercute en forma similar para todos los integrantes de un grupo de contemporáneos. Por lo tanto se utilizó la metodología del índice de selección (Hazel, 1943), la cual permite un enfoque analítico para la incorporación de las distintas fuentes de información de mayor sencillez de cómputo que el Best Linear Unbiased Prediction (BLUP; Henderson, 1984), al no requerir la definición de los otros efectos. A su vez posibilita un cálculo sencillo de la exactitud (r_{π}) de la predicción del valor de cría.

Predicción del Progreso genético:

Se asume que al maximizar el progreso genético en el núcleo se lo maximizará también en el hato general. La distribución por edad de los parientes de los individuos nacidos se considera similar todos los años. A partir de una majada de composición conocida se evaluaron cuatro políticas distintas de selección de machos, buscando reducir su edad al servicio, de modo de disminuir el intervalo entre generaciones y aumentar así el progreso genético. Las políticas 1 y 4, presentan una única etapa de selección basada en información propia y familiar. Las políticas 2 y 3 suponen una primera etapa de selección, que considera fuentes de información los datos propios y familiares, y una segunda, que adiciona la información de la progenie. En el **cuadro N° 1** se puede observar la composición de machos para cada política de selección.

Cuadro N° 1: Número de padres por edades en las distintas políticas de selección.

Edad	1	2	3	4
2	4	6	8	10
3	3	2	2	
4	3	2		

La parición se consideró una vez por año en Primavera. Las hembras se usaron durante cinco estaciones y sus edades (al nacer sus progenies) fueron de 3,4,5,6 y 7 años. Para el caso de los machos en la política 1 y en la 2 se usaron tres estaciones de servicio y tuvieron su progenie a la edad de 3,4 y 5, años; en la 3 se utilizaron por dos estaciones teniendo 3 y 4 años al nacer su progenie; y en la 4 sólo una estación. La unidad de tiempo se consideró de un año. Los animales nacidos en el tiempo "t" obtienen sus genes de la siguiente manera: un décimo provienen de hembras de 3 años de edad en el tiempo "t", un décimo de hembras de 4 años de edad en el mismo tiempo, un décimo de las de 5 años, un décimo de las de 6 años y otro décimo de las de 7 años, un sexto de los genes provienen de machos de 3 años de edad en el tiempo "t", un sexto de machos de 4 años y otro sexto proviene de los de 5 años, en la política 1. Definiendo M(i,t) y F(i,t) la proporción de genes en machos y hembras, respectivamente, con edad "i" en el año "t", las ecuaciones que expresan el pasaje de los genes para las 4 políticas de selección son:

$$(1) \\ M(1,t)=F(1,t)= \frac{1}{10}F(3,t-1) + \frac{1}{10}F(4,t-1) + \frac{1}{10}F(5,t-1) + \frac{1}{10}F(6,t-1) + \frac{1}{10}F(7,t-1) + \frac{1}{6}M(3,t-1) + \frac{1}{6}M(4,t-1) + \frac{1}{6}M(5,t-1)$$

$$(2) \\ M(1,t)=F(1,t)= \frac{1}{10}F(3,t-1) + \frac{1}{10}F(4,t-1) + \frac{1}{10}F(5,t-1) + \frac{1}{10}F(6,t-1) + \frac{1}{10}F(7,t-1) + \frac{1}{3}M(3,t-1) + \frac{1}{12}M(4,t-1) + \frac{1}{12}M(5,t-1)$$

$$(3) \\ M(1,t)=F(1,t)= \frac{1}{10}F(3,t-1) + \frac{1}{10}F(4,t-1) + \frac{1}{10}F(5,t-1) + \frac{1}{10}F(6,t-1) + \frac{1}{10}F(7,t-1) + \frac{2}{3}M(3,t-1) + \frac{1}{10}M(4,t-1)$$

$$(4) \\ M(1,t)=F(1,t)= \frac{1}{10}F(3,t-1) + \frac{1}{10}F(4,t-1) + \frac{1}{10}F(5,t-1) + \frac{1}{10}F(6,t-1) + \frac{1}{10}F(7,t-1) + \frac{1}{2}M(3,t-1)$$

Todas estas ecuaciones se pueden escribir en términos matriciales como:

$$m^*(t) = P m^*(t-1) \quad f^*(t) = P f^*(t-1)$$

donde:

$$m^*(t) = f^*(t) = [M(1,t), \dots, M(5,t), F(1,t), \dots, F(7,t)]$$

Los bloques de P se asocian a los distintos caminos alternativos de los genes:

$$\begin{bmatrix} \text{machos a machos} & \text{hembras a machos} \\ \text{machos a hembras} & \text{hembras a hembras} \end{bmatrix}$$

Los elementos de P corresponden a la proporción de genes en los animales de clase "i" (sexo-edad) en el tiempo "t" que provienen de animales de clase "j" en el tiempo "t-1". El pasaje de genes que expresa la matriz P se debe a la permanencia de los animales en la majada (envejecimiento), así como también al efecto propio de la reproducción. Para poder eliminar el efecto por permanencia, debe incorporarse (Hill, 1974) una matriz Q cuyos elementos corresponden al pasaje de genes de

ambas matrices incluye sólo los pasajes debidos a

$$m(t) = (P^t - Q^t) m(0) \quad f(t) = (P^t - Q^t) f(0)$$

$$m(t) = (P^t - Q^t) m(0) \quad f(t) = (P^t - Q^t) f(0)$$

$m_{(0)}$ y $f_{(0)}$ expresan la proporción de genes en individuos en el tiempo "0", que derivan de machos y hembras de 1 año en el mismo tiempo, o sea que son los mismos individuos. La respuesta a la selección ($r_{(t)}$) se calcula mediante la expresión:

$$x(t) = m(t) G_m + f(t) G_f$$

$$x(t) = (P^t - Q^t) m(0) G_m + (P^t - Q^t) f(0) G_f$$

$$x(t) = (P^t - Q^t) (m(0) G_m + f(0) G_f)$$

$$x(t) = (P^t - Q^t) s$$

donde G_i ($i=m,f$) es el producto de la intensidad de selección por la $r_{(t)}$ para cada sexo. Así:

$$s = m(0) G_m + f(0) G_f$$

Para considerar la segunda etapa de selección que ocurre al elegir los reemplazos entre los animales ya selectos, se requieren dos nuevos vectores $m_{(2)}$ y $f_{(2)}$ que especifican la proporción de genes en la progenie de machos y hembras originados de animales selectos en la segunda etapa y nacidos en el año "0". Se asume que la segunda etapa de selección en machos ocurre a partir del año 4 ($Y=4$), luego de comenzado el programa cuando aquellos tienen 3 años de edad. La respuesta a la selección en dos etapas se calculó mediante la fórmula de Harris y Freeman (1991):

$$x(t) = (P^t - Q^t) s_1 + (P^{t-Y+1} - Q^{t-Y+1}) s_2$$

Los valores de intensidad de selección (i) fueron obtenidos de la Tabla A de Falconer (1981), los cuales asumen poblaciones infinitas, y luego fueron ajustados para poblaciones finitas según la expresión de Hill (1976). Esta fórmula considera la reducción de i debida a la correlación del valor de cría predicho de los candidatos a la selección, y es igual a:

$$i_x = i - \frac{1 - \alpha}{2 i M \alpha \left(1 - t + \frac{t}{n} \right)}$$

Siendo i_j = intensidad de selección correspondiente a poblaciones finitas, n = tamaño de familia, M = tamaño de población, t = relación de parentesco (igual a 0.25 en este caso), y = proporción de individuos selectos. Para contemplar el aumento de i debido a la segunda etapa de selección (Dickerson y Hazel, 1943; Norell et al, 1991), la " i_2 " para machos fue calculada mediante la fórmula de Dickerson y Hazel (1944) como sigue:

$$i_{m2} = i_{m2}' q$$

i_{m2}' es i para población infinita (Falconer, 1981) y " q " es el factor que ajusta el incremento en i , y es calculado como sigue:

$$q = \sqrt{\theta_1 + \frac{n(1-h^2)^2}{4(1-\frac{1}{4}h^2) + nh^2(1-h^2) - h^4(1-\theta_2)}}$$

siendo:

$$\theta_1 = 1 - i_{m1}(i_{m1} - x_{m1}) \quad \theta_2 = 1 - i_{h1}(i_{h1} - x_{h1})$$

En la fórmula anterior n es el número de hijos por padre, h^2 la heredabilidad del carácter (0.30 en este caso) y x es el punto de truncación de la primera selección para machos y hembras.

La selección de madres fue la misma en todas las políticas estudiadas. La r_{T1} en la primera etapa de selección de padres y madres se basó en los registros del individuo, de 20 medias hermanas paternas y de 3 medias hermanas maternas. En la segunda etapa, a esta información preexistente, se le suma la proveniente del test de progenie de 10 hijos, en el caso de los machos. El Cuadro N° 2 muestra los valores de i y r_{T1} de machos (m) y hembras (h) para las distintas políticas de selección.

Cuadro N° 2: Exactitud e Intensidad para las distintas políticas de selección

	1	2	3	4
im1	2.082	1.934	1.818	1.722
im2		1.097	1.278	
ih	0.798	0.798	0.798	0.798
rTIm1	0.637	0.637	0.637	0.637
rTIm2		0.774	0.774	
rTlh	0.637	0.637	0.637	0.637

La respuesta a la selección continua se calculó (Hill, 1974; Harris y Freeman, 1991) utilizando:

$$R_{50} = \sum_{t=1}^{50} x_t$$

La respuesta fue calculada en σ fenotípicos.

RESULTADOS

1- Respuesta acumulada

La respuesta a la selección correspondiente a las distintas políticas se calculó para un período de 50 años. Para el caso de las políticas 2 y 3 también se calculó la respuesta sin considerar la segunda etapa de selección, políticas 2B y 3B (Cuadro N° 3).

Cuadro N° 3: Estimación del progreso genético para las distintas políticas de selección

	1	2	2B	3	3B	4
L	4,750	4,625	4,625	4,050	4,050	3,500
rt(a)	0,1037	0,1276	0,1038	0,1565	0,1237	0,1400
rt(c)	5,0305	6,2115	5,0707	7,5720	6,0292	6,8182

L= intervalo generacional, rt(a)= respuesta anual, rt(c)= respuesta acumulada.

Obsérvese que los valores son mayores en la política 3 y van decreciendo en el siguiente orden: 4, 2 y 1. Esto también se observa en la **Figura 1**. Las políticas 2B y 3B muestran un menor progreso que la 2 y la 3, respectivamente.

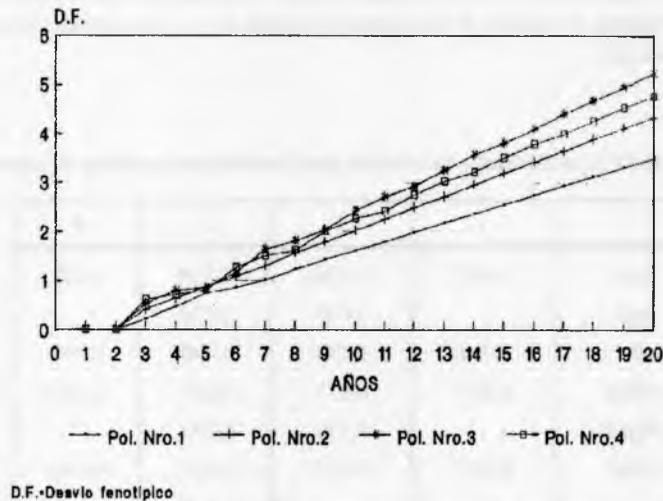
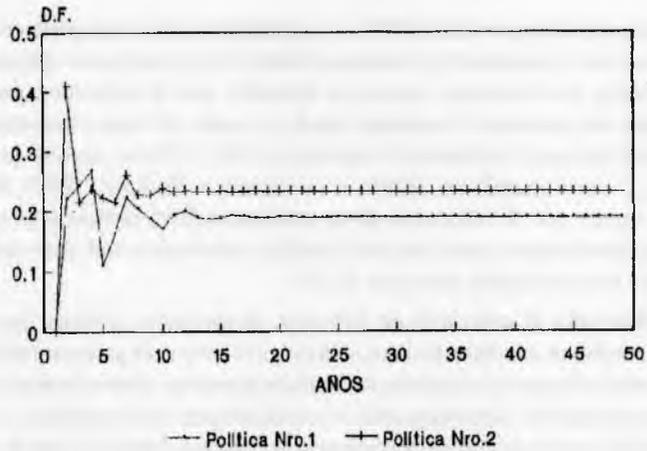


Figura 1: Respuesta acumulada

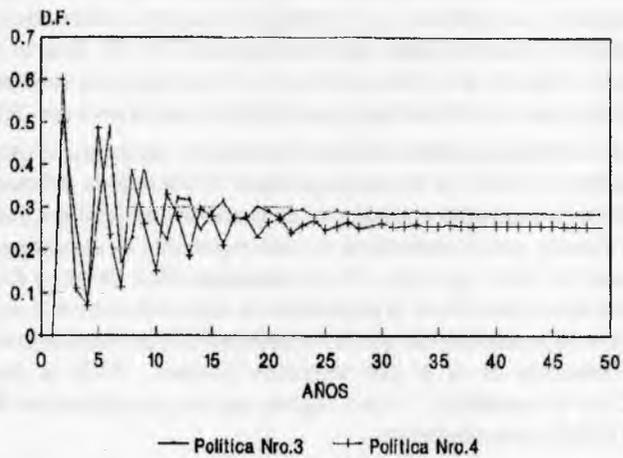
2- Respuesta asintótica

La respuesta asintótica se observa en las **figuras 2 y 3**. Como se puede ver, la misma se estabiliza alrededor de los 30 y 50 años, según sean las políticas 1 y 2 ó 3 y 4, respectivamente. Esto indica que el método clásico de calcular la respuesta en forma asintótica sólo es válido para el año en que se estabiliza. Su empleo antes de dichos períodos resulta en una subestimación o sobrestimación de la respuesta como sugieren los **figuras 2 y 3**, que pueden llegar a un 42% y 28% del valor asintótico, respectivamente.



D.F. Desvios fenotípicos

Figura 2: Respuesta anual



D.F. Desvios Fenotípicos

Figura 3: Respuesta anual

DISCUSION

Predecir el valor de cría del individuo a seleccionar a partir de un predictor adecuado permite optimizar la respuesta a la selección. El Índice de Selección es un predictor razonable, aunque a diferencia del BLUP no incorpora los efectos fijos que afectan al carácter, por ejemplo: edad, sexo, etc.; de modo que los valores deben ser ajustados con anterioridad. Dado el importante porcentaje de mellizos en la raza caprina y las diferencias significativas que existen en los pesos al nacer de cabritos de partos simples o dobles, se hace indispensable considerarlo, en vista que la prolificidad es una característica buscada, que de otro modo sería castigada injustamente.

La metodología desarrollada por Hill (1974), al permitir calcular el progreso en años sucesivos en una población con generaciones superpuestas, constituye frente a la teoría clásica una herramienta más precisa. Deben destacarse ciertas restricciones, como por ejemplo: que la estructura por edades se mantiene constante. Esto puede ser correcto y necesario desde el punto de vista matemático, aunque objetable genéticamente. Quizás la mayor limitante del método de Hill (1974) es asumir que la varianza aditiva y sus funciones: h^2 y r_{TP} , no se modifican debido a la selección (Bulmer, 1985). Meyer y Smith (1990) encontraron que al ajustar por la reducción de la varianza aditiva debida a la selección, la respuesta calculada en forma determinística concidía con el análisis estocástico realizado mediante simulación, en una población lechera seleccionando mediante BLUP.

Los resultados obtenidos al comparar en términos de progreso genético las distintas políticas de selección surgen de combinar el efecto de la exactitud y del intervalo generacional (Falconer, 1981). La política 3 fue la que mayor respuesta genética acumulada presentó, como resultado de una segunda etapa de selección con mayor exactitud, lograda gracias al test de progenie de los padres, y, a su vez, a un intervalo generacional intermedio, hecho que surge de comparar la composición de edades de los machos. Le siguen en orden decreciente la política 4 con mayor proporción de animales jóvenes (el menor intervalo), la 2 con una segunda etapa aunque con un intervalo mayor que la 3, y la 1 con el mayor intervalo generacional.

Las políticas 1 y 2, pertenecientes a una y dos etapas de selección respectivamente, alcanzaron el equilibrio alrededor de los 30 años (**Figura 2**), mientras que las políticas 3 y 4 lo logran aproximadamente a los 50 años (**Figura 3**). Esto probablemente se deba al efecto del mayor intervalo generacional del primer grupo respecto del segundo. Las políticas 2 y 3 produjeron mayores valores de progreso genético, tanto para las respuestas anuales o las acumuladas, que los esquemas 2B y 3B. Esto se explica si pensamos que en este trabajo la segunda etapa de selección (políticas 2 y 3) incorpora un incremento en la intensidad de selección y en la exactitud, a un mismo intervalo generacional, que las opciones 2B y 3B, respectivamente.

Los resultados aquí obtenidos se deben analizar teniendo en cuenta que el tiempo considerado fue de 50 años y se desconsideró el efecto de la consanguinidad. Utilizando la fórmula [4.5] en la pag. 65 de Falconer (1981) se obtuvo un aumento aproximado de la consanguinidad por generación del 1.3%. Si la disminución del peso al nacer por el aumento de la consanguinidad en el caprino es similar en magnitud a la del bovino de carne ($b = -0.01$ por cada 1% de consanguinidad, Brinks y Knapp, 1975) el aumento consanguineo llevaría a una reducción de la respuesta a la selección entre el 2 al 4%, aproximadamente. De mayor importancia es la presuposición que la varianza aditiva permanece constante en el tiempo. Un simple ajuste de la reducción de la h^2 por selección (Bulmer, 1985) la lleva de 0.3 al valor de aproximadamente 0.2 en el equilibrio, lo que sugiere que su consideración dentro del marco de la metodología de Hill (1974) sería importante.

AGRADECIMIENTOS

Las Ings. Agrs. Ana Frey y M. C. Miquel hicieron valiosas sugerencias para la realización de este trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- **BRINKS, J.S.; KNAPP B.W.** 1975. Effects of inbreeding on performance traits of beef cattle in the Western Region. Colorado State University Experiment Station Fort Collins. Technical Bulletin 123.
- **BULMER, M.G.** 1985. The mathematical theory of Quantitative Genetics. Clarendon Press. Oxford. U.K. 255 pag.
- **DICKERSON, G.E.; HAZEL, L.N.** 1944. Effectiveness of selection on progeny performance as a supplement to earlier culling in livestock. *J. Agr. Res.* 69: 459-476.
- **FALCONER, D.S.** 1981. Introduction to Quantitative Genetics. Longman. U.K. 340 pag.
- **HARRIS, B.L.; FREEMAN, A.E.** 1991. Prediction of response with overlapping generations accounting for multistage selection. *Theor. Appl. Genet.* 82: 329-336.
- **HAZEL, L.N.** 1943. The Genetic Basis for construction selection indexes. *Genetics* 28: 476-490.
- **HENDERSON, C.R.** 1984. Applications of lineal models in animal breeding. University of Guelph Press. Guelph. Canadá. 462 pag.
- **HILL, W.G.** 1974. Prediction and evaluation of response to selection with overlapping generations. *Anim. Prod.* 18: 117-139.
- **JAMES, J.W.** 1977. Open nucleus breeding systems. *Anim. Prod.* 24: 287-305.
- **MEYER, K.; SMITH C.** 1990. Comparison of theoretical and simulated equilibrium genetic response rates with progeny testing in dairy cattle. *Anim. Prod.* 50: 207-212.
- **MÜLLER, J.** 1987. INTA Bariloche - Centro Regional Patagonia Norte. Proyecto: Organización de un Sistema de Multiplicación de Reproductores Caprinos de Angora para pequeños productores. Mimeo.
- **NOGUES, E.M.; OVEJERO, D.; HERRERA, V.; ARANDA, C.** 1988. Comunicación preliminar sobre la evolución del crecimiento de cabritos y cabrillas nacidos de cabras sin raza definida y en ausencia de penuria alimenticia. INTA - E.E.A. Catamarca. Mimeo.
- **NORELL, L.; ARNASON, T.; HUGASON, K.** 1991. Multistage Index Selection in Finite Populations. *Biometrics.* 47: 205-221.
- **RENDEL, J.M.; ROBERTSON, A.** 1950. Estimation of genetic gain in milk yield by selection in a closed herd of dairy cattle. *J. Genet.* 50: 1-8.