

# ANALISIS DE LOS COMPONENTES DE LA RESPUESTA A LA SELECCION EN UN NUCLEO CON GENERACIONES SUPERPUESTAS SELECCIONADO MEDIANTE BLUP BAJO UN MODELO ANIMAL

VALERIA S. DE AVILA<sup>(1)</sup>

Recibido: 27/02/96

Aceptado: 22/03/96

## RESUMEN

Con el objetivo de analizar la importancia relativa de los componentes de la respuesta a la selección, se simuló un núcleo con generaciones superpuestas durante 20 años. Se estudió un carácter medible en ambos sexos y una única vez durante la vida del animal. Se estudiaron dos  $h^2$  del carácter: 0,4 y 0,1. Los animales se seleccionaron mediante BLUP-modelo animal, incluyendo los efectos fijos del sexo y la edad del individuo a la medición. La respuesta a la selección fue siempre mayor para el caso de  $h^2 = 0,4$ . La varianza aditiva ( $\sigma^2_A$ ) observada o empírica, disminuyó en todos los casos. La importancia relativa de los componentes de la respuesta fue:  $\sigma^2_A = 86,5\%$ , diferencial de selección (intensidad x exactitud) = 5,7% e intervalo generacional = 12,2%.

**Palabras clave:** modelo animal-BLUP, selección, generaciones superpuestas, respuesta genética, simulación.

## ANALYSIS OF RESPONSE TO SELECTION COMPONENTS IN A NUCLEUS WITH OVERLAPPING GENERATIONS SELECTED UNDER AM-BLUP

### SUMMARY

Twenty years selection for a single trait ( $h^2= 0,4$  or  $0,1$ ) in a nucleus herd of beef cattle with overlapping generation were simulated. The trait was measured in both sexes and once in a lifetime. The goal was to compare simulated genetic responses and additive genetic variance with standard theoretical expressions for prediction of response. Selection was on animal model-BLUP including fixed effects of sex and age of animal at measure. Genetic response was always greater for  $h^2 = 0,4$ . Empiric additive genetic variance always decreased with time. The relative importance of the selection response components was:  $\sigma^2_A = 86,5\%$ , selection differential = 5,7% and generational interval = 12,2%.

**Key words:** BLUP, selection, overlapping generations, genetic response, simulation.

### INTRODUCCION

La incorporación de la metodología de predicción del mérito genético BLUP-modelo animal (AM-BLUP; Henderson y Quaas, 1976) en las evaluaciones de animales ha revitalizado el interés en predecir la respuesta a la selección (Dekkers, 1992; Villanueva *et al.*, 1994). Wray y Hill (1989) utilizaron la teoría del índice de selección de modo de aproximar la exactitud de predicción de la respuesta cuando el método de selección es AM-BLUP. Esta aproxima-

ción ha sido desarrollada para generaciones discretas, si bien las generaciones de las especies de animales domésticas son superpuestas.

Las predicciones BLUP requieren especificar las variancias y covarianzas genéticas y ambientales. La selección cambia la frecuencia génica en la generación de la progenie de los animales selectos, reduciendo la varianza aditiva ( $\sigma^2_A$ ) (Bulmer, 1971). Como la respuesta a la selección es función de  $\sigma^2_A$ , de la intensidad de selección ( $i$ ), de la exactitud de

<sup>(1)</sup>Departamento de Zootecnia - Facultad de Agronomía - UBA Av. San Martín 4453 - (1417) Capital Federal Argentina.

la selección ( $r_{aa}$ ) (Falconer, 1981), cualquier predicción de la respuesta a la selección requiere un preciso conocimiento de estos parámetros, luego de varios ciclos de selección. Este hecho ha demostrado ser un problema complejo (Hill, 1977), y aún hoy no se encuentra completamente resuelto. Por lo tanto, un enfoque alternativo para la predicción de la respuesta a la selección es la simulación estocástica. Mediante dicha técnica, van der Werf y de Boer (1990) calcularon la  $\sigma^2_A$  observada durante cada una de diez generaciones de selección mediante AM-BLUP. La tasa generacional de respuesta a la selección disminuyó en relación a la disminución de la  $\sigma^2_A$  observada. Resultados similares fueron obtenidos por Pieramatti y van Vleck (1993). Sin embargo, son escasas las investigaciones de este tipo realizadas simulando poblaciones con generaciones superpuestas. Kerr *et al* (1994) y Roden (1994) simularon dichos esquemas, pero ninguno de ellos incluyó efectos fijos en el modelo de evaluación, ni tampoco desarrollaron una descripción detallada de todos los componentes que afectan la respuesta a la selección. Este trabajo tiene como objetivo calcular la importancia relativa de estos componentes sobre la respuesta a la selección en un núcleo con generaciones superpuestas, seleccionando los individuos en base a su valor de cría predicho bajo AM-BLUP, e incluyendo efectos fijos.

## MATERIALES Y METODOS

### Generación de los datos.

La simulación - programada en lenguaje Fortran - se realizó para una especie con ciclo reproductivo anual, estudiándose un carácter medible en ambos sexos, en una sola ocasión durante la vida del animal (por ejemplo, peso al año de edad). El tamaño del rodeo, de 110 reproductores fue constante: 10 machos y 100 hembras no consanguíneos y no relacionados genéticamente en la población base. Estos se aparearon al azar para producir los animales del primer ciclo reproductivo, o año 1. Se simuló una tasa de parición igual a 0,90. El sexo se asignó al azar al nacer el individuo, asumiendo una relación macho:hembra de 1:1. La edad de los animales en el momento de medir el carácter se obtuvo aleatoriamente de una distribución uniforme (0,1) (subrutina IDUM, Press *et al* (1992)) multiplicada por una constante para obtener una cifra entera en días.

Los datos se generaron en base al siguiente modelo:

$$y_{ij} = s_i + bx_{ij} + a_{ij} + e_{ij} \quad [1]$$

donde:

$Y_{ij}$  = registro del j-ésimo individuo de sexo i, (j=1,...,n)

$s_i$  = efecto del i-ésimo sexo, (i = 1,2)

$x_{ij}$  = edad (días) del animal j de sexo i

$b$  = coeficiente de regresión del carácter y sobre la edad

$a_{ij}$  = valor de cría del j-ésimo individuo de sexo i

$e_{ij}$  = error aleatorio asociado a cada observación

Se asumió que:

$$E(y_{ij}) = s_i + bx_{ij} \quad y \quad \text{Var}(y_{ij}) = \sigma^2_A + \sigma^2_e$$

El valor de cría de los individuos de la población base se obtuvo, en forma aleatoria (subrutina RAN3, (Press *et al*, 1992)), de una distribución normal,  $(0, \sigma^2_A)$ . En los años siguientes, el valores de cría del animal i se simuló de acuerdo a:

$$a_i = 1/2a_{si} + 1/2a_{di} + \Phi_i \quad [2]$$

(Bulmer, 1985), donde,  $a_s$ ,  $a_{si}$ ,  $a_{di}$  son los valores de cría del animal i, de su padre y de su madre, respectivamente y  $\Phi_i$  es el residuo de segregación mendeliana. Las varianzas de  $a_i$  y  $\Phi_i$  son iguales a:

$$\text{Var}(a_i) = (1 + F_i) \sigma^2_A \quad y \quad \text{Var}(\Phi_i) = 0,5 [1 - 0,5 (F_s + F_D)] \sigma^2_A$$

siendo  $F_i$ ,  $F_s$  y  $F_D$  los coeficientes de consanguinidad del animal i, de su padre y su madre, respectivamente. Los  $\Phi_i$  se generaron aleatoriamente de una distribución normal  $(0, \text{Var}(\Phi_i))$ .

Los animales se evaluaron anualmente mediante el AM-BLUP (ecuación [1]), y los datos sobre los cuales se basaron las decisiones de selección y las relaciones de parentesco entre los individuos se mantuvieron en

$\underline{Y}$  y  $\underline{A}$  (matriz de relaciones de parentesco entre los individuos). Los BLUP( $a_i$ ) =  $\hat{a}_i$  se obtuvieron tomando en cuenta el algoritmo desarrollado por Groeneveld y Kovac (1990), manteniendo la matriz de los coeficientes de las ecuaciones de modelo mixto (Henderson, 1984) en memoria RAM, utilizando la estrategia de matrices ralas. La resolución de las ecuaciones se realizó por factorización

directa, mediante el programa FSPAK (Miszal y Pérez Enciso, 1993). Una vez calculados, los  $\hat{a}_i$  se ordenaron en forma decreciente, y sólo se seleccionaron aquellos individuos (machos y hembras) necesarios para cubrir la reposición anual. Para simular condiciones de generaciones superpuestas similares a la producción de bovinos u ovinos de carne, se generó un sistema de reposición interna. Los machos más viejos fueron eliminados del rodeo. Por lo tanto, se desarrollaron distintas situaciones de reemplazo de los padres. Así, los 10 reproductores del rodeo fueron reemplazados anualmente por 3 o 10 padres de mejor  $\hat{a}$ , entre los nacidos en el último ciclo reproductivo. Todos los años se eliminaron también las 10 madres reproductivas de mayor edad (10%), quienes fueron reemplazadas, al igual que los padres, por las de mejor  $\hat{a}$ , entre las nacidas ese año. Adicionalmente se simuló dos valores de  $h^2$ : 0.4 y 0.1. Estas situaciones se describen en el cuadro N°1.

Los apareamientos entre los animales selectos se realizaron al azar, evitándose los servicios de padres a hijas, de hijos a madres y entre hermanos enteros. Todas las situaciones se replicaron 100 veces, y los estadísticos obtenidos se promediaron entre todas las réplicas. Cada réplica simuló 20 ciclos reproductivos o años hasta obtener una población de no más de 2000 individuos debido a restricciones del cómputo.

#### Componentes de la respuesta a la selección.

La predicción determinística de la respuesta a la selección ( $\Delta G$ ) está dada por la fórmula desarrollada por Rendel y Robertson (1950):

$$\Delta G = \frac{DS \cdot \sigma_A}{L} \quad [3]$$

donde  $DS = i r_{aa}$  ( $i$  es la intensidad de selección y  $r_{aa}$  la exactitud de selección o correlación entre el valor de cría predicho y el verdadero),  $\sigma_A$  es el desvío estándar aditivo y  $L$  el intervalo entre generaciones. El logaritmo de [3] puede escribirse:

$$\log(\Delta G) = \log(DS) + \log(\sigma_A) - \log(L) \quad [4]$$

La expresión [3] se analizó, entonces, como un

Cuadro N°1. Poblaciones simuladas.

$h^2$	0.4	0.4	0.1	0.1
NPR <sup>a</sup>	3	10	3	10
situación	s.4,3	s.4,10	s.1,3	s.1,10

<sup>a</sup>NPR = número de padres de reemplazo.

modelo lineal y se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson para cuantificar la importancia relativa de cada uno de los componentes de  $\Delta G$ .

$\Delta G$  se calculó como el cambio en la media de los valores de cría verdaderos de los individuos de la población durante 2 ciclos reproductivos consecutivos, es decir:

$$\Delta G = \bar{a}_t - \bar{a}_{t-1}$$

donde  $\bar{a}_t$  y  $\bar{a}_{t-1}$  es el valor de cría verdadero promedio de los animales del año  $t$  y  $t-1$  respectivamente.

$\Delta G$  en la situación s.4,3 se comparó con el método propuesto por Hill (1974), para predecir el progreso en poblaciones con generaciones superpuestas.

#### 1) Intensidad de selección

La intensidad de selección ( $i$ ) se calculó como el diferencial de selección estandarizado, siendo éste la diferencia entre la media de los valores de cría verdaderos de los individuos seleccionados en el año  $t$  ( $a_{st}$ ) y la media de todos los animales nacidos en  $t$  ( $a_t$ ):  $DS_t = a_{st} - a_t$ , por lo que:

$$i = \frac{DS_t}{\sqrt{\text{Var}(a_t)}}$$

#### 2) Intervalo Generacional

El intervalo generacional ( $L$ ) se calculó como la edad promedio de los padres al nacer sus hijos, y para cada sexo separadamente. Así se obtuvo un  $L$  para machos y otro para hembras.

$$L_m = \sum_1^{n_m} \frac{E_m}{n_m} \quad \text{y} \quad L_f = \sum_1^{n_f} \frac{E_f}{n_f}$$

donde  $L_m$ ;  $L_f$ ;  $E_m$ ;  $E_f$ ;  $n_m$ ;  $n_f$  son los  $L$ , edades y número de machos y hembras respectivamente. Estos  $L$  se obtuvieron para cada año y fueron promediados sobre todas las réplicas.

#### 3) Exactitud de la selección

La exactitud ( $r_{aa}$ ) se calculó como la correlación entre los valores de cría verdaderos y predichos. En la simulación, los verdaderos valores de cría ( $a$ ) de los individuos, y luego de la evaluación BLUP, los valores de cría predichos ( $\hat{a}$ ) son conocidos. Por lo tanto,  $\text{Var}(a)$ ,  $\text{Var}(\hat{a})$  y la covarianza entre los mismos puede calcularse directamente, con lo que:

$$r_{aa} = \frac{\text{cov}(a, \hat{a})}{\sqrt{\sigma_A^2 \sigma_{\hat{A}}^2}}$$

Adicionalmente se calculó también la correlación entre los valores de cría predichos de los candidatos a la selección.

#### 4) Varianza aditiva en el año t

La  $\sigma^2_A$  en el ciclo reproductivo o año t se calculó según (van der Werf y de Boer, 1990):

$$\sigma^2_A = \frac{1}{n-1} [a' a - \frac{1}{n} (a' 11' a)]$$

siendo  $a_i$  el vector de los valores de cría verdaderos para los n animales del año t y  $1$  un vector con todos sus elementos iguales a 1.

#### 5) Consanguinidad

Los coeficientes de consanguinidad se calcularon mediante el algoritmo de Quaas (1976), obteniéndose además la tasa de consanguinidad promedio para cada ciclo reproductivo a través de la expresión:

$$\Delta F = \frac{F_t - F_{t-1}}{1 - F_{t-1}}$$

(Falconer, 1981), donde  $\Delta F$  es el cambio en la tasa de consanguinidad promedio entre los años t y t-1, y  $F_t$  y  $F_{t-1}$  son los coeficientes de consanguinidad promedio de los animales nacidos en los años t y t-1, respectivamente.

### RESULTADOS Y DISCUSION

#### Importancia relativa de los componentes de la respuesta a la selección

El análisis de regresión realizado sobre el modelo linealizado en [4], mostró que el 97,9% de la variación observada en el logaritmo de la respuesta a la selección es explicado por el modelo. En el cuadro N°2 se observan los coeficientes de correlación de Pearson obtenidos.

**Cuadro N°2. Coeficientes de correlación de Pearson para los distintos componentes de la respuesta a la selección.**

	DS	$\sigma^2_A$	L	resp.
DS	1,00	0,497	0,8348	0,2385
$\sigma^2_A$		1,00	-0,0083	0,9297
L			1,00	-0,3140
resp.				1,00

Obsérvese que el 86,5% ( $r^2 = 0,9297^2$ ) de la variación total es explicada por  $\sigma^2_A$ , el 5,7% por el DS y el 12,2% por el L. Estos resultados remarcan la importancia de  $\sigma^2_A$  sobre la respuesta a la selección. Además enfatizan la necesidad de contar con predicciones más satisfactorias del parámetro para que la predicción de la respuesta tenga una precisión satisfactoria.

#### Respuesta a la selección

La tasa de respuesta genética a la selección ( $\Delta G$ ) observada por año y promediada sobre 100 réplicas, expresada en  $\sigma$  fenotípicos, puede observarse en el Cuadro N°3.

**Cuadro N°3: Respuesta genética anual promedio observada sobre 100 replicas para 20 años de selección, con  $h^2= 0,4$  y  $h^2= 0,1$  con 3 y 10 padres de reemplazo.**

año \ NPR*	$h^2$		$h^2$	
	3	0,4	3	0,1
1	0,000	0,000	0,000	0,000
2	0,003	0,003	0,001	0,001
3	0,130	0,308	0,035	0,085
4	0,183	0,169	0,056	0,053
5	0,233	0,140	0,072	0,043
6	0,199	0,182	0,063	0,057
7	0,150	0,151	0,046	0,046
8	0,159	0,174	0,048	0,059
9	0,170	0,168	0,055	0,042
10	0,186	0,200	0,059	0,069
11	0,193	0,192	0,064	0,057
12	0,204	0,212	0,069	0,062
13	0,165	0,198	0,051	0,062
14	0,174	0,207	0,051	0,062
15	0,168	0,164	0,054	0,047
16	0,169	0,173	0,054	0,060
17	0,163	0,179	0,053	0,053
18	0,162	0,186	0,051	0,067
19	0,160	0,154	0,046	0,044
20	0,168	0,183	0,053	0,063
21	0,165	0,190	0,045	0,056

\* NPR = número de padres de reemplazo.

La  $\Delta G$  aumentó hasta el año 4-5 para luego decrecer erráticamente hasta el año 20. Este fue el último año observado en la simulación, por lo tanto no es posible indicar si el valor de  $\Delta G_{20}$  corresponde a un valor asintóticamente estabilizado para la respuesta con generaciones superpuestas (Hill, 1974). En el cuadro N°4 se resumen los resultados de  $\Delta G$  acumulada ( $\Delta G_c$ ) durante 20 ciclos reproductivos, para todas las situaciones simuladas.

**Cuadro N°4. Respuesta acumulada para todas las situaciones simuladas.**

$h^2$		0,4	0,1
NPR <sup>a</sup>	3	3,300	1,025
	10	3,530	1,087

<sup>a</sup>NPR = número de padres de reemplazo.

La mayor  $\Delta G$  se obtuvo cuando la  $h^2$  del carácter seleccionado fue mayor y la reposición anual de machos fue total (10 padres de reemplazo por ciclo, cuadro 3). La  $\Delta G_c$  mínima ocurrió en la población con  $h^2 = 0,1$ . Asimismo, la reposición anual de todos los machos produjo mayor respuesta, a un mismo valor de  $h^2$ . Al reemplazar anualmente todos los machos, en una población bajo selección donde la progenie posee un valor de cría promedio superior al de la generación nacida en un ciclo anterior, se obtiene una mayor respuesta. Debe recordarse que cuando la  $h^2$  es muy baja los mejores animales no difieren genéticamente demasiado entre sí, ni del promedio, y la  $\Delta G$  alcanzada por selección siempre será mínima.

La  $\Delta G$  anual predicha mediante el método de Hill (1974) resultó igual a 0,220, para el tiempo  $t = 20$  (es decir, para 20 años de selección), sobreestimando  $\Delta G_{20} = 0.165$ , en la situación s.4,3. El método de Hill (1974) no parece ser un buen predictor de  $\Delta G$  debido a: 1) no tiene en cuenta la reducción de la  $\sigma^2_A$  causada por la selección (Bulmer, 1971), y considera además que todos los grupos de edades tienen la misma media genética. 2) considera una distribución de edades

en equilibrio. En la población simulada, este equilibrio se alcanza entre los años 4 a 5 para machos y 10 a 12 para hembras.

### *Componentes de la respuesta a la selección*

#### **1) Intensidad de selección ( $i$ )**

En el cuadro N°5 se pueden observar las  $i$  realizadas para los dos sexos en las situaciones simuladas. La  $i$  fue mayor en los casos en que la proporción de individuos machos seleccionados era menor. Cabe comentar que la  $i$  de selección de las hembras está condicionada por la vida útil de las mismas, dependiendo de su reposición anual, por lo que resultó constante e independiente de la  $h^2$  del carácter. La  $i$  en los machos fue mayor que en las hembras (Falconer, 1981), debido a que son selectos en menor proporción respecto de los animales disponibles.

**Cuadro N°5. Intensidades de selección ( $i$ ) e intervalo generacional ( $L$ ) promedio para 100 réplicas.**

	$i$		$L$	
	m	h	m	h
s.4,3	1,7996	1,2326	3,425	6,730
s.4,10	1,2986	1,2399	2,231	6,729
s.1,3	1,7501	1,2366	3,424	6,730
s.1,10	1,2900	1,2436	2,2233	6,731

De acuerdo a los índices simulados (90% de parición, una frecuencia de machos igual a 0,5 y con un número de madres igual a 100), nacieron 45 machos y 45 hembras en promedio por año, de modo que las proporciones de machos selectos son iguales a 3/45 y 10/45, coincidiendo éste último valor con la proporción de hembras selectas. Los valores teóricos tabulados para estas proporciones de individuos selectos, considerando poblaciones finitas y utilizando la distribución de estadísticos de orden (Lindgren y Nilsson, 1985) son iguales a 1,8639 y 1,3117, respectivamente. Estas  $i$  están

tabuladas asumiendo que los candidatos a la selección poseen valores de cría predichos independientes y que la población está sometida a algún proceso de selección. Como esto no ocurre así en esta simulación, los valores observados resultaron menores a los teóricos, debido a que el uso de información familiar para predecir los valores de cría origina una correlación positiva entre valores de cría predichos ( $r_{aa}$ ) de los candidatos a la selección (Hill, 1976) y consecuentemente una reducción de  $i$ . Obsérvese que cuando la  $h^2$  fue menor, y por lo tanto se hacía un mayor uso de la información familiar (cuadro N°6), respecto del registro propio en la predicción del valor de cría (Falconer, 1981),  $r_{aa}$  fue mayor. En general, a mayor  $r_{aa}$  menor es la  $i$  (Hill, 1976; Meuwissen, 1991), especialmente cuanto menor es el número de animales selectos.

**Cuadro N°6. Correlación entre los valores de cría predichos de los individuos candidatos a la selección, incluyendo la matriz A de relaciones de parentesco completa, promediado para 20 años de selección sobre 100 réplicas, para distintas  $h^2$  y 3 padres de reposición anual.**

$h^2$	machos	hembras
0,4	0,04725	0,0397
0,1	0,07125	0,0698

## 2) Intervalo generacional (L)

En el cuadro 5 se observa el L luego de 20 años de selección. El valor que figura en el cuadro se alcanza en los años 6 y 12 para machos y hembras respectivamente. Cabe recordar que se partió de una población base de animales no emparentados y sin selección previa, cuyas edades van entre 2 y 12 años. Al comenzar el proceso de selección, los individuos fueron elegidos por su valor de cría predicho en cantidad necesaria para cubrir el reemplazo en el rodeo (3 y 10 machos, y 10 hembras por año). Este sistema de reemplazo produce que una vez alcanzada la vida útil, y habiendo sido los animales de la base reemplaza-

dos en su totalidad el L se mantenga constante. La distribución por edades de los animales en el equilibrio figuran en el cuadro N°7.

**Cuadro N°7. Distribución de edades de la población en el equilibrio.**

Edad (años)	(%) machos	(%) hembras
1	0,0	0,0
2	28,90	9,92
3	27,71	9,89
4	26,88	9,94
5	9,71	9,89
6	1,46	9,89
7	1,34	9,86
8	1,01	9,89
9	0,85	9,87
10	0,65	9,88
11	0,58	9,33
12	0,01	0,07

El L observado fue menor cuando todos los machos fueron reemplazados anualmente, y fue siempre menor para machos que para hembras. La cantidad de machos en el rodeo fue menor que la cantidad de hembras, lo que permitió que la tasa de reposición sea mayor en los primeros (30% y 100% vs 10% en machos y hembras respectivamente), de modo que éstos fueron reemplazados a una edad más temprana que las hembras. El porcentaje de reemplazo fue el único factor que afectó L en este trabajo, que no cambió para las distintas poblaciones simuladas.

## 3) Exactitud de la selección ( $r_{aa}$ )

El cuadro N°8 muestra las  $r_{aa}$ , calculadas como la correlación entre el verdadero valor de cría del animal y el predicho, para las situaciones simuladas. No se observaron diferencias importantes en exactitud entre las distintas tasas de reposición para una misma  $h^2$ . La  $r_{aa}$  a la selección varía de acuerdo con los diferentes caracteres y con el método de selección, pero siempre resulta ser alguna función directa de la  $h^2$  del carácter seleccionado, siendo mayor la exactitud cuanto mayor

es la  $h^2$  y, como se desprende del cuadro 8, se obtiene una mayor exactitud de selección para  $h^2=0,4$ . No se encontraron diferencias entre sexos ni entre las exactitudes dentro de una misma  $h^2$  para las distintas tasas de reposición.

**Cuadro N°8. Exactitudes de selección promedio para las situaciones simuladas.**

situación	s.4,3	s.4,10	s.1,3	s.1,10
exactitud	0,94	0,95	0,81	0,85

#### 4) Varianza aditiva observada en el año $t$

En el gráfico de la Figura 1 se muestra la  $\sigma^2_{\Lambda}$  observada para todas las situaciones simuladas.

El cambio en  $\sigma^2_{\Lambda}$  fluctuó en los primeros 10 años para luego disminuir su valor en forma estable. Estos resultados son distintos a los observados por Sorensen y Kennedy (1984), van der Werf y de Boer (1990), Pieramatti y van Vleck (1993), para generaciones discretas, donde  $\sigma^2_{\Lambda}$  disminuyó siempre. Ruane y Thompson (1991) trabajando también con poblaciones de generaciones discretas, obtuvieron una leve reducción de  $\sigma^2_{\Lambda}$  en la primer generación. Esta

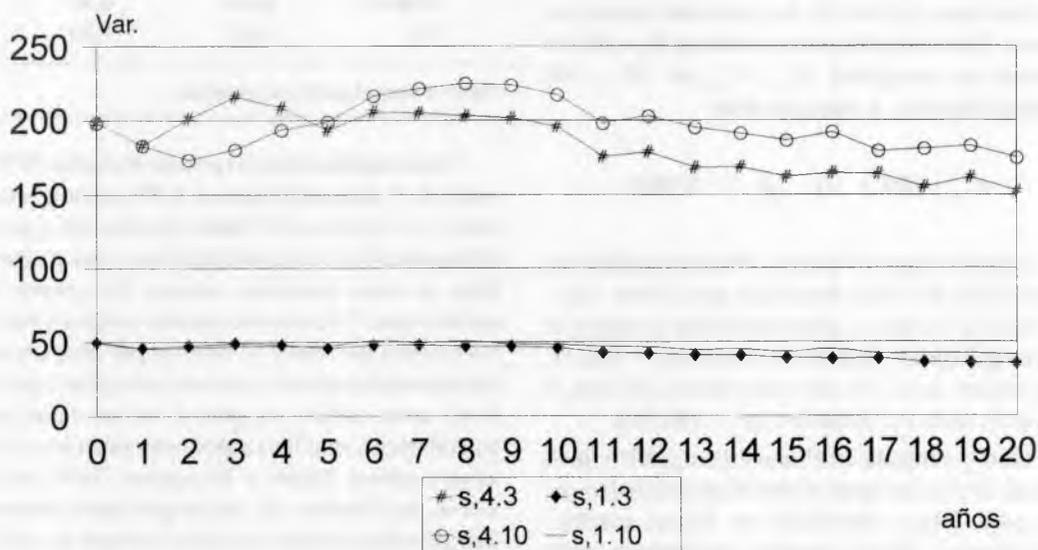
aumentó en la segunda generación para luego disminuir ( $\sigma^2_{\Lambda} = 0,1849, 0,1998, 0,1927, 0,1781, 0,1616, 0,1482$  para las generaciones 1 a 6 respectivamente, siendo  $\sigma^2_{\Lambda} = 0,25$  en la población base).

Los resultados de este trabajo coinciden con los Roden (1994), para una simulación estocástica de una población ovina con generaciones superpuestas. En esta, los animales fueron seleccionados por sus valores de cría predichos con BLUP, para un carácter de  $h^2 = 0,2$ , medible sobre todos los individuos antes de la selección. Los reemplazos se realizaron exclusivamente por edad, como en este caso. Kerr *et al* (1994) trabajando con poblaciones con generaciones superpuestas obtuvieron también una leve oscilación en  $\sigma^2_{\Lambda}$  en los primeros ciclos reproductivos.

Tomando varianza en [2]:

$$\text{Var}(a) = \frac{1}{4} [\text{Var}(a_i) + \text{Var}(a_{j_i})] + \text{Var}(\Phi_i) \quad [6]$$

Dado que la progenie del año 1 desciende de la población base, que no ha sufrido un proceso de selección  $\sigma^2_{\Lambda s} = \sigma^2_{\Lambda D} = \sigma^2_{\Lambda W} = \sigma^2_{\Lambda 0}$  son las varianzas parentales y dentro de familia. Los individuos del año 1 son hijos de animales no emparentados, sin consanguinidad y sin selección



**Figura 1. Varianza aditiva observada para todas las situaciones simuladas**

previa. Por lo tanto, la  $\sigma^2_{\Lambda}$  promedio para los individuos nacidos en el primer ciclo reproductivo, utilizando [2], resulta:

$$\sigma^2_{\Lambda} = \frac{1}{2} \sigma^2_{\Lambda} + \text{Var}(\Phi_1)$$

Ahora:

$$\text{Var}(\Phi_1) = \frac{1}{2} \left[ 1 - \frac{F_s + F_D}{2} \right] \sigma^2_{\Lambda_0}$$

y en promedio para el año 1:

$$\text{Var}(\Phi_1) = \frac{1}{2} [1 - F] \sigma^2_{\Lambda_0}$$

y si recordamos:

$$F = 1 - \left[ 1 - \frac{1}{2N_c} \right]$$

entonces:

$$\text{Var}(\Phi_1) = \frac{1}{2} \left[ 1 - \frac{1}{2N_c} \right] \sigma^2_{\Lambda_0}$$

El tamaño efectivo de la población puede calcularse como en Falconer (1984):

$$N_c = \frac{4 N_M N_D}{N_M + N_D}$$

$N_M$ ,  $N_N$  y  $N_c$  son el número de padres, madres y el tamaño efectivo de la población respectivamente. Para las poblaciones simuladas  $N_c = 36,364$  cuando se reemplazó  $N_M$  y  $N_D$  por 10 y 100 respectivamente, y reemplazando

$$\sigma^2_{\Lambda_0} = 200 \text{ y } \left[ 1 - \frac{1}{2N_c} \right] = 0,9865$$

en [6] se obtuvo  $\text{Var}(a_1) = 198,63$  que difiere en un 0,078% del valor observado para el año 1 ( $\sigma^2_{\Lambda} = 198,47$ ). Cuando a estos resultados se aplicó el ajuste por efecto Bulmer se obtuvo  $\sigma^2_{\Lambda} = 183,64$ , que difiere un 0,31% del valor observado para el segundo ciclo reproductivo ( $\sigma^2_{\Lambda} = 183,06$ ).

La  $\sigma^2_{\Lambda}$  aumenta en el año 2 (ver gráfico de la Figura 1) y oscila hasta el año 10 aproximadamente, para luego disminuir en forma estable. Woolliams (1990) analizó estrategias para maximizar  $\Delta G$  y observó que ésta puede aumentar-

se cuando se está bajo selección dirigida, por un aumento en  $\sigma^2_{\Lambda}$ , y la define del siguiente modo:

$$\text{Var}(\Phi_1) = \frac{1}{4} (\text{Var}(a_{s_i}) + \text{Var}(a_{D_i})) + 2 \text{cov}(a_{s_i}, a_{D_i}) + \frac{1}{2} \left( 1 - \frac{F_s + F_D}{2} \right) \sigma^2_{\Lambda_0}$$

La matriz  $A$  deja de ser  $I_n$ , y se deben considerar las covarianzas entre los progenitores del individuo  $i$ , que parece ser cuantitativamente más importante en los primeros años de selección. Luego la reducción de  $\sigma^2_{\Lambda}$  debida al efecto Bulmer y al aumento en la consanguinidad parecen afectar en mayor medida a  $\Delta G$ .

### 5) Consanguinidad

Los coeficientes de consanguinidad ( $F_t$ ) promedio de los animales del año  $t$  para las situaciones simuladas pueden observarse en el Cuadro N°9.

**Cuadro N°9. Consanguinidad (%) observada luego de 20 años de selección promediada sobre 100 réplicas.**

$h^2$	0,4	0,1
NPR <sup>a</sup> = 3	8,49	9,49
10	6,45	7,00

<sup>a</sup>NPR= número de padres de reemplazo

Como también puede verse en el cuadro N°9 el valor de  $F_t$  aumentó hasta un 8,5%, para la situación S. 4,3 al cabo de 20 años de selección, a pesar de no permitirse los apareamientos entre padres e hijos ni entre hermanos enteros. En general se observó que  $F_t$  fue mayor cuando la reposición de los machos fue menor (3 machos por año) dependiendo mucho más de la tasa de reemplazo que de la  $h^2$ , como ocurre en general en los caracteres cuantitativos, para los cuales predomina la acción génica aditiva. Ruane y Thompson (1991) obtuvieron coeficientes de consanguinidad menores cuando seleccionaron un mayor número de individuos.

Se debe recordar también que, cuando la selección se realiza mediante AM-BLUP, los valores de cría predichos de los individuos emparentados están correlacionados (Wray *et al*, 1994), con lo que  $F_i$  es mayor. En el cuadro N°9 puede observarse que a menor  $h^2$  se alcanzaron mayores niveles de consanguinidad, debido al mayor uso de la información de los parientes por lo que la probabilidad de elegir animales emparentados es mayor. Estos resultados son coincidentes con los de Kerr *et al* (1994), quienes observaron una disminución en la consanguinidad promedio con el aumento en  $h^2$ , cuando los individuos fueron seleccionados mediante BLUP. Quinton *et al* (1992) trabajando con una población simulada, seleccionada durante 10 generaciones obtuvieron porcentajes de consanguinidad mayores cuando la  $h^2$  fue igual a 0,1 (48% y 28% seleccionando 4 o 10 padres respectivamente) que cuando la  $h^2$  fue igual a 0,5 (37% y 20%,

respectivamente). Belonsky y Kennedy (1988) reportaron resultados similares.

### CONCLUSIONES

De igual modo a lo observado en generaciones discretas, la  $\sigma^2_A$  fue el componente de mayor importancia en la predicción de la respuesta a la selección mediante AM-BLUP. La simulación de un rodeo de manejo tradicional no permitió realizar inferencias importantes en relación a los parámetros de la respuesta a la selección. La complejidad de la interacción entre respuesta a la selección,  $\sigma^2_A$  y  $F$  (Wray *et al*, 1994), y la dificultad en predecir cualquiera de estos parámetros sugiere el uso alternativo de un enfoque estocástico dinámico (procesos autorregresivos, series de tiempo, etc) para predecir respuesta o  $\sigma^2_A$ .

### BIBLIOGRAFIA

- BELONSKY, G.H.; and B.W. KENNEDY 1988. Selection on Individual phenotype and best linear unbiased predictor of breeding value in a closed swine herd. *J.Anim.Sci.* 66:1124-1131.
- BULMER, M.G. 1971. The effect of selection on genetic variability. *Am.Nat.* 105(943):201-211.
- BULMER, M.G. 1985. The mathematical theory of quantitative genetics. 254 p. Oxford Univ.Press.
- DEKKERS, J.C.M.. 1992. Asymptotic response to selection on best linear unbiased predictors of breeding values. *Anim.Prod.* 54:351-360.
- FALCONER, D.S. 1981. Introduction to quantitative genetics. 2<sup>nd</sup> Ed. Longman. N.Y.
- GIANOLA, D. and R. FERNANDO 1986. Bayesian methods in animal breeding theory. *J.Anim.Sci.* 63:127.
- GROENEVELD, E. and M. KOVAC 1990. A note on multiple solution in multivariate restricted maximum likelihood covariance component estimation. *J.Dairy Sci.* Henderson,C.R. 1984. Applications of linear models in animal breeding. University of Guelph Press, Guelph, Canada.
- HENDERSON, C.R. and R.L. QUAAS 1976. Multiple trait evaluation using relatives records. *J.Anim.Sci.* 43:1188-1197.
- HILL, W.G. 1974. Prediction and evaluation of response to selection with overlapping generation. *Anim.Prod.* 18:117-139.
- HILL, W.G. 1976. Order Statistics of correlated variables and implications in genetic selection programs. *Biometrics.* 32:341-353.
- HILL, W.G. 1977. Variation in response to selection. Proc. of the 1<sup>st</sup> int.Conf. on Quantitative Genetics. AMES. E.Pollack; O.Kemphorn; editors. p:343-365.
- KERR,R.J.; H.U. GRASER; B.P. KINGHORN and D.J. JOHNSTON 1994. Implications of using an average relationship matrix in genetic evaluation for a population using multiple-sire mating. *J.Anim.Breed.Genet.* 111(110-120).
- LINDGREN, D and J.E. NILSSON 1985. Calculation concerning selection intensity. Dpt. of Forest, Genetics and Plant Physiology. Swedish Univ. of Agr.Sci. UMEA. Report 5. 28 pp.

- MEUWISSEN, T.H.E. 1991. Reduction of selection differential in finite Populations with a nested full-half sib family structure. *Biometrics*. 47:195-203.
- MIZTAL, I. and M. PEREZ ENCISO 1993. Sparse matrix inversion for restricted maximum likelihood estimation of variance components by Expectation-Maximization. *J.Dairy Sci.* 76:1479-1483.
- PIERAMATTI, C and D.L. VAN VLECK 1993. Effect of genetic groups on estimates of additive genetic variance. *J.Anim.Sci.* 71:66-70. 73:2221-2229.
- PRESS, W.H., S.A. TEUKOLSKY, W.T. VETTERLING and B.P. FLANNERY. 1992. Numerical recipes in FORTRAN: the art of scientific computing. Cambridge University Press. 2nd. edition. pp 390.
- QUAAS, R.L. 1976. Computing the diagonal elements and inverse of a large numerator relationship matrix. *Biometrics*. 32:949-953.
- QUINTON, M; C. SMITH and M.E. GODDARD 1992. Comparison of Selection Methods at the same Level of Inbreeding. *J.Anim.Sci.* 70:1060-1067.
- RENDEL, J.M. and A. ROBERTSON 1950. Estimation of genetic gain in milk yield by selection in a closed herd of dairy cattle. *J.Genetics*. 50:1-8.
- RODEN, J.A. 1994. A simulation study of alternative nucleus breeding systems in a sheep population. Proc.of 5<sup>th</sup> World Congress on genetic applied to livestock production. 18:302-305. Guelph, Canada.
- RUANE, J. and R. THOMPSON. 1991. Comparison of simulated and theoretical results in adult MOET nucleus schemes for dairy cattle. *Livestock Production Science*. 28:1-20.
- SORENSEN, D.A. and B.W. KENNEDY 1984. Estimation on genetic variance from unselected and selected population. *J.Anim.Sci.* 59(5):1213-1223.
- VAN DER WERF, J.H.; H.J. DE BOER 1990. Estimation if additive genetic variance when base population are selected. *J.Anim.Sci.* 68:3124-3132.
- VILLANUEVA, B.; N.R. WRAY and R. THOMPSON 1994. Prediction of asymptotic rates of response from selection on multiple traits using univariate and multivariate best linear unbiased predictors. *Anim.Prod.* 57:1-13
- WRAY,N.; W.G.HILL. 1989. Asymptotic rates of response from index selection. *Anim.Prod.* 49:217-227.
- WRAY,N.; J.A.WOOLLIAMS and R. THOMPSON 1994. Prediction of rates of inbreeding in populations undergoing index selection. *Theor.Appl.Genet.* 87:878-892.
- WOOLLIAMS, J.A. 1990. Strategies to maximise selection progress in dairy cattle. Proc.of the 4<sup>th</sup> world congress on genetic applied to livestock production. Edimburgh, 14 : 15-24.