

Evaluación genética del tamaño de camada en sucesivos partos en una línea materna de cerdos *Large White*

A. Fernández, M.C. Rodríguez, L. Silió

Departamento de Mejora Genética Animal, SGIT-INIA, Carretera A Coruña km 7, 28040 Madrid

Resumen

En la evaluación genética del tamaño de camada en cerdos se consideran usualmente los registros de distintos partos como medidas repetidas del mismo carácter, que se analizan mediante un modelo animal de repetibilidad, que asume homogeneidad de varianzas y alta correlación genética entre partos. Estas hipótesis se han contrastado en este trabajo mediante el análisis del número de lechones nacidos vivos registrado en 14.774 camadas nacidas a lo largo de los siete primeros partos de 3.909 cerdas de una línea *Large White* empleando un modelo multicarácter (MTM) y un modelo de regresión aleatoria (RRM). Las estimas de la heredabilidad (h^2) obtenidas con el modelo MTM muestran un valor creciente desde el parto primero ($0,07 \pm 0,01$) al sexto ($0,28 \pm 0,04$), y un valor inferior en el séptimo y último parto ($0,13 \pm 0,02$). Con el modelo RRM se obtuvieron estimas más homogéneas entre los distintos partos y similares a los del coeficiente de ambiente permanente ($h^2 \approx p^2 \approx 0,10$). Con ambos modelos se obtuvieron estimas de la correlación genética entre partos adyacentes en su mayoría elevadas ($\rho_G \approx 0,80$), y moderadas o bajas ($\rho_G \approx 0,30 - 0,40$) entre partos distantes. Estos resultados sustentan el empleo de modelos MTM o RRM para la evaluación genética de la prolificidad, que permitirían además abordar la mejora de la persistencia del tamaño de camada, que decae sensiblemente en los partos más tardíos.

Palabras clave: Tamaño de camada; cerdos; modelo multicarácter; modelo regresión aleatoria

Summary

Genetic evaluation of litter size for multiple parities in a dam line of *Large White* pigs

Genetic evaluation of litter size in pigs is usually performed considering litter size from different parities as repeated measures of the same trait, and fitting an animal model with repeatability, which assumes homogeneous variances and high genetic correlation between parities. To test these hypotheses, a total of 14,774 records from the first seven parities for number of piglets born alive from 3,909 *Large White* sows were analyzed using a multitrait animal model (MTM) and a random regression model (RRM). The parameters estimated using the MTM evidenced an increasing tendency of heritability (h^2) from first ($0,07 \pm 0,01$) to sixth ($0,28 \pm 0,04$) parities, being its value lower ($0,13 \pm 0,02$) in the seventh parity. Values of heritabilities and permanent environmental ratios estimated using the RRM were similar and fluctuate around 0.10 for the different parities. Using both models, the genetic correlations estimated between successive parities were high ($\rho_G \approx 0,80$) and decreased ($\rho_G \approx 0,30 - 0,40$) as the interval between parities increased. The application of MTM and RRM approaches to genetic evaluation of pig litter size would be useful to improve its low persistency in the later parities.

Key words: Litter size; pig; multitrait model; random regression model

Introducción

La selección para prolificidad realizada durante las dos últimas décadas ha permitido obtener progresos genéticos moderados en el tamaño de camada de algunas líneas porcinas de utilización maternal (Petit et al., 1988; Estany y Sorensen, 1995; Noguera et al., 2002). La introgresión de genes de las razas hiperprolíficas chinas del grupo *Taihu* ha reforzado estos cambios genéticos para el tamaño de camada en líneas compuestas de origen Chino-Europeo (Haley y Lee, 1993). Como el rendimiento reproductivo se registra a lo largo de sucesivos partos de cada cerda, entre los que se asume homogeneidad de varianzas y alta correlación genética, la evaluación genética del tamaño o peso de camada se realiza usualmente empleando el modelo animal con repetibilidad (RM) (Rodríguez et al., 1994; Roehe, 1999). En caso de que las estimas de las correlaciones genéticas entre el tamaño de camada en distintos partos fueran substancialmente menores que uno, se ha justificado la utilización de modelos multicarácter (MTM), que contemplan que a lo largo de la vida reproductiva estén involucrados en el control de la prolificidad genes o combinaciones de genes parcialmente distintos (Roehe y Kennedy, 1995; Noguera et al., 2002).

Una tercera alternativa posible es la utilización de modelos de regresión aleatoria (RRM), que en los últimos años se vienen utilizando en el análisis de registros obtenidos repetidamente de cada individuo a lo largo de su actividad productiva. Estos modelos requieren un menor número de parámetros, y permiten también analizar los cambios temporales de la variabilidad genética, así como alterar mediante selección el patrón de evolución temporal del carácter de interés. En cerdos, estos modelos se han utilizado para la evaluación gené-

tica del consumo de pienso o el crecimiento (Andersen y Pedersen, 1996; Schnyder et al., 2001). Aunque se ha propuesto su empleo en la evaluación del tamaño de camada (Schaeffer, 2004), son pocos los trabajos con este enfoque publicados hasta la fecha (Lukovic et al., 2004; Fernández et al., 2005). El objetivo de este trabajo es la investigación de la base genética del tamaño de camada en una línea materna *Large White* mediante el empleo de los tres modelos alternativos (RM, MTM y RRM), y el análisis de sus efectos respectivos sobre la ordenación por mérito genético de los animales evaluados, con vistas a la mejora genética de la persistencia de este carácter en los últimos partos de las cerdas madres.

Material y métodos

Datos

Los datos analizados corresponden a 14.774 camadas nacidas de 3.909 cerdas *Large White* (LW) del núcleo de selección y dos granjas de multiplicación de la empresa de producción porcina COPESE. El carácter analizado es el número de lechones nacidos vivos por camada (NV). La distribución del número de camadas en las siete categorías consideradas de ordinal de parto (1° a 7°) fue de 3.738, 3.035, 2.511, 1.973, 1.529, 1.145 y 823 camadas. El archivo de genealogía consta de 5.813 individuos. La población base incluye a los ascendientes desconocidos de animales *Large White* standard que constituye el origen de esta línea. La posterior importación de animales *Large White* hiperprolíficos seleccionados en Francia hace aconsejable distinguir dos grupos genéticos adicionales, que corresponden a los parentales desconocidos de individuos de este origen genético nacidos antes o después de 1996.

Modelos estadísticos

Los modelos de evaluación genética utilizados para el análisis del número de lechones nacidos vivos por camada (NV) se describen seguidamente:

a) Modelo animal con repetibilidad (RM). El modelo de repetibilidad se representa en forma matricial como

$$y = X\beta + Z_1u + Z_2p + e$$

donde y es el vector de n observaciones ($n = 14.774$); X , Z_1 y Z_2 matrices de incidencia de orden $n \times 65$, $n \times 5.813$ y $n \times 3.909$ relacionando con y los parámetros en β , u y p , respectivamente; β es un vector de 65 efectos sistemáticos, incluyendo el intercepto (1) y los efectos de la granja (3), tipo genético del padre de la camada (4), ordinal de parto (7) y año-estación (50); u es un vector de 5.813 efectos genéticos aditivos; p es un vector de 3.909 efectos de ambiente permanente asociados con las cerdas madres y e es el vector de n residuos. Se asumen las siguientes distribuciones de los efectos aleatorios:

$$u | \sigma_u^2, A, Q, g \sim N(0, Qg \sigma_u^2), p | \sigma_p^2 \sim N(0, I_p \sigma_p^2) \text{ y } e | \sigma_e^2 \sim N(0, I_e \sigma_e^2)$$

siendo A la matriz de relaciones genéticas aditivas; Q una matriz de orden 5.813×3 y cuyos elementos q_{im} son la proporción de genes del animal i procedente del grupo m ; g es el vector de efectos de los 3 grupos genéticos (Quaas, 1988); I_p e I_e son matrices de identidad de orden apropiado, y σ_u^2 , σ_p^2 y σ_e^2 son los componentes de varianza genética aditiva, de ambiente permanente y residual, respectivamente.

b) Modelo multicarácter (MTM). En el modelo multicarácter, el registro de NV en cada uno de los n_t primeros partos se considera un carácter diferente. Este modelo se representa en forma matricial:

$$y = X\beta + Z u + e$$

donde y es ahora una matriz de observaciones de orden $3.909 \times n_t$ ($n_t = 7$ partos); X , y Z matrices de incidencia, relacionando con y los parámetros en β y u ; β es una matriz de orden $58 \times n_t$ incluyendo los mismos efectos sistemáticos excepto el ordinal de parto; u es una matriz $5.813 \times n_t$ de efectos genéticos aditivos y e es una matriz $3.909 \times n_t$ de residuos. Se asumen las siguientes distribuciones de los efectos aleatorios

$$u | \Sigma_u, A, Q, g \sim N(Qg, A \otimes \Sigma_u) \text{ y } e | \Sigma_e \sim N(0, I \otimes \Sigma_e)$$

siendo A y Q las matrices ya descritas y g es ahora una matriz $3 \times n_t$ de efectos de los 3 grupos genéticos. Σ_u y Σ_e son las matrices $n_t \times n_t$ de (co)varianzas de los efectos genéticos aditivos y residuales.

c) Modelo de regresión aleatoria (RRM). En la presente aplicación de este modelo se asume como unidad temporal observada el ordinal de parto t , y se incluye una función que describe la trayectoria fenotípica media del carácter para los sucesivos valores de t . Además, los efectos genéticos aditivos y permanentes se modelizan como regresiones aleatorias sobre el ordinal de parto, intentando reflejar las desviaciones respecto a la trayectoria fenotípica de cada individuo. De acuerdo con Kirkpatrick et al. (1990), se han utilizado como covariables de estas regresiones los términos de polinomios de Legendre (LG), funciones de la variable temporal tipificada (t^*), con rango -1 a $+1$, y obtenida mediante la expresión

$$t^* = [2(t - t_{min}) / (t_{max} - t_{min})] - 1$$

Para las regresiones aleatorias de los efectos aditivos y permanentes se han empleado polinomios de Legendre de segundo grado (LG2), y un polinomio de Legendre de tercer grado (LG3) para la función descriptora de la trayectoria media del carácter a lo largo de los diferentes partos. La elección del orden de los polinomios se basó en la pro-

porción de la variación explicada por sus términos. En notación matricial este modelo se representa como

$$y = X\beta + Z_1u + Z_2p + e$$

siendo y el vector de las observaciones de NV; X , Z_1 y Z_2 son matrices de incidencia relacionando con y los nuevos parámetros en β , u y p , respectivamente, por lo que incluyen como covariables los correspondientes términos de los polinomios de Legendre; β contiene los efectos sistemáticos, y en el que un polinomio LG(3) reemplaza al intercepto y al efecto del ordinal de parto; los elementos de u y p son respectivamente los coeficientes de regresión aleatoria genético aditivos para cada animal y los coeficientes de regresión de ambiente permanente para cada cerda con registros y e es el vector de residuos, que en esta aplicación se asume no dependen de t . Las distribuciones asumidas para los efectos aleatorios son las siguientes

$$u | K_u, A, Q, g \sim N(Qg, A \otimes K_u), p | K_p \sim N(0, I_p \otimes K_p) \text{ y } e | \sigma_e^2 \sim N(0, I_e \otimes \sigma_e^2)$$

Los cálculos para los diferentes análisis se realizaron utilizando el paquete informático VCE-5 (Kovac y Groneveld, 2003). Para realizar algunos cálculos complementarios se utilizaron programas facilitados por la Dra. María Jesús Carabaño.

Resultados y discusión

La media del número de lechones nacidos vivos en las camadas analizadas fue 10,1 lechones (SD = 3,2), con un rango de variación entre 0 y 22 lechones. Los cambios en la media del tamaño de camada a lo largo de los 7 primeros partos se presentan en la figura 1, que revela la débil persistencia del carácter en la población *Large White* analizada. Los resultados obtenidos con el modelo RM permiten disponer de estimas precisas

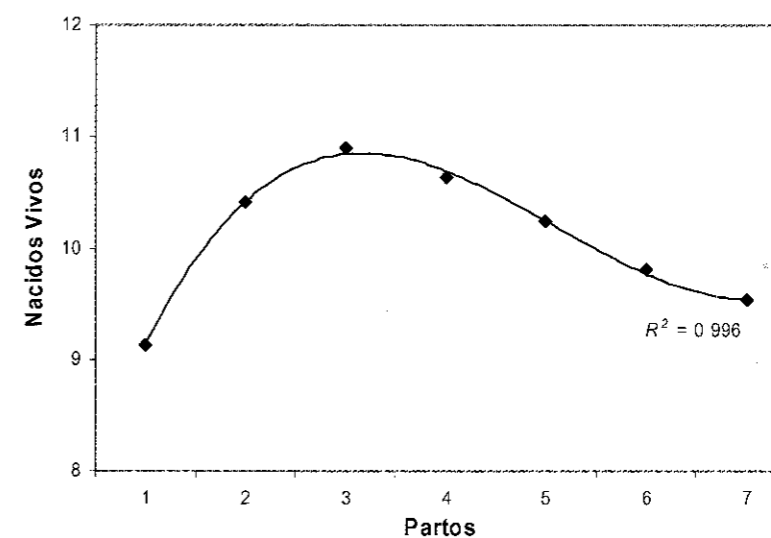


Figura 1. Relación entre el número medio de lechones nacidos vivos por camada y el ordinal de parto, y ajuste del polinomio de Legendre de grado 3.

Figure 1. Phenotypic mean by parity for number of piglets born alive: a Legendre polynomial of degree 3 accounts for the phenotypic trajectory of averaged trait over parities.

aleatoria genético aditivos explicada por los términos constante, lineal y cuadrático de LG(2) fue respectivamente de 0,973, 0,017 y 0,009. Las proporciones equivalentes de la varianza de los coeficientes de regresión aleatoria de los efectos permanentes fueron 0,974, 0,025 y 0,001. El empleo de polinomios LG(3) quedó descartado, al ser nula la proporción de estas varianzas explicada por su término cúbico.

Algunas de las diferencias entre las estimas de parámetros obtenidas mediante los modelos MTM y RRM pueden apreciarse en la figura 2. La modelización como regresiones aleatorias de los efectos genéticos suaviza los cambios de sus estimas en relación con la variable temporal, algo más bruscos y erráticos en la estimación con el modelo

multicarácter. Un segundo aspecto interesante es la posibilidad de considerar en el modelo los efectos sobre NV del ambiente permanente de la reproductora, cuyo estado nutricional y sanitario puede afectar a la similitud de los registros, especialmente entre partos adyacentes. Estos aspectos se reflejan asimismo en los valores de las estimas de los cocientes de (co)varianzas obtenidas con el modelo RRM (tabla 3), que muestran: a) valores del coeficiente de efectos de ambiente permanente ($p^2 = \sigma_p^2/\sigma_p^2$) en los distintos partos similares a los de las heredabilidades, siendo todos ellos relativamente homogéneos ($h^2 \approx 0,10$); b) las correlaciones de efectos de ambiente permanente son altas entre partos adyacentes y entre partos tardíos ($\rho_p > 0,80$), y decrecen considerable-

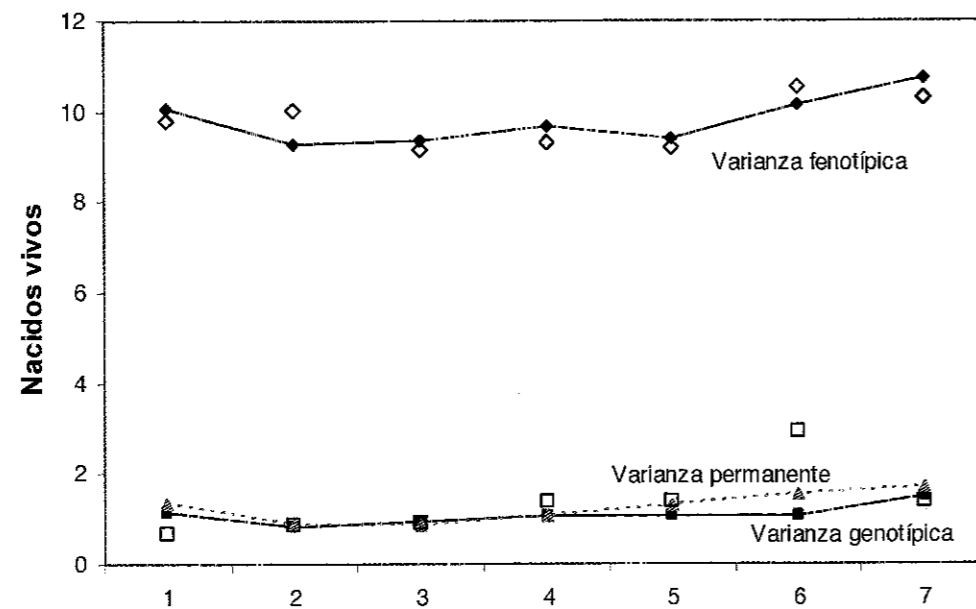


Figure 2. Cambios en la varianza fenotípica del número de lechones nacidos vivos y sus componentes (varianzas genética y de efecto de ambiente permanente) a lo largo de los siete primeros partos estimadas mediante modelos MTM (◊ y □) y RRM (◆, ■ y ▲).

Figure 2. Changes of the phenotypic variance of the number of piglets born alive per litter and its components (genetic variance and variance of permanent environmental effects) along the first seven parities estimated under the models MTM (◊, □) and RRM (◆, ■, ▲).

mente cuando se alarga el intervalo entre partos; c) la estructura de correlaciones genéticas es algo más homogénea que la obtenida con el modelo MTM: nueve de las 21 estimas superan entre partos adyacentes el valor de referencia ($\rho_G = 0,80$), y sólo se aprecian correlaciones genéticas bajas ($\rho_G \approx 0,30 - 0,40$) entre partos distantes. En conjunto, los resultados obtenidos con el modelo de regresión aleatoria aportan matizaciones a la posible utilización de modelos alternativos al clásico de repetibilidad.

Evaluación genética y selección para persistencia

El objetivo último de este estudio era examinar la magnitud de los efectos del empleo de estos modelos en la ordenación de los animales por su mérito genético, y como consecuencia en las correspondientes decisiones de selección. Para ello hemos analizado exclusivamente las estimas de valor mejorante obtenidas con los tres métodos para

los 80 verracos *Large White* utilizados durante los últimos tres años como padres en la población porcina analizada. Esta opción, al tratarse de animales seleccionados, tiene el inconveniente de reducir la posible dispersión del mérito genético, y se justifica por la conveniencia de simplificar el análisis, y por la mayor dependencia de la evaluación genética de los machos, que carecen de registros propios de prolificidad, respecto al método seguido en la misma.

Obviamente, los efectos sobre la selección de los distintos métodos van a estar condicionados por el objetivo adoptado en la mejora de la línea seleccionada. Si consideramos primero un objetivo convencional, en que se trata de mejorar globalmente la prolificidad, con independencia del momento de expresión del carácter, el criterio utilizado como medida del mérito genético sería la estima del valor mejorante (EBV) obtenida con el modelo RM, o el promedio (o la suma) de las estimas de los valores mejorantes obtenidas para los distintos partos (EBV_i)

Tabla 3. Estimaciones de heredabilidades ($h^2 = \sigma_u^2/\sigma_p^2$), coeficiente de ambiente permanente ($p^2 = \sigma_p^2/\sigma_p^2$), correlaciones genéticas (encima de la diagonal) y correlaciones entre efectos de ambiente permanente (bajo la diagonal) para número de lechones nacidos vivos en los siete primeros partos obtenidas con empleo de un modelo de regresión aleatoria (RRM)

Table 3. Estimated heritabilities ($h^2 = \sigma_u^2/\sigma_p^2$), permanent environmental coefficients ($p^2 = \sigma_p^2/\sigma_p^2$), genetic correlations (above diagonal) and correlations between permanent environmental effects (under diagonal) for the number of piglets born alive per litter in the first seven parities, obtained fitting a random regression model (RRM)

Parto	1	2	3	4	5	6	7
1		0,84	0,55	0,37	0,31	0,31	0,33
2	0,90		0,91	0,80	0,71	0,58	0,36
3	0,61	0,90		0,97	0,90	0,72	0,38
4	0,32	0,71	0,95		0,97	0,82	0,47
5	0,13	0,54	0,85	0,97		0,93	0,64
6	0,01	0,42	0,76	0,92	0,98		0,88
7	0,07	0,31	0,65	0,84	0,93	0,98	
h^2	0,11	0,09	0,10	0,11	0,10	0,10	0,14
p^2	0,13	0,10	0,09	0,11	0,13	0,15	0,16

con los modelos MTM y RRM. En este caso, las diferencias entre los tres modelos en términos de decisiones de selección no son muy importantes. Los valores de la correlación entre los méritos genéticos estimados con el modelo RM y los modelos MTM y RRM son 0,87 y 0,97, respectivamente. Si se calcula la correlación entre los respectivos rangos en la ordenación, los correspondientes valores son 0,89 y 0,96, lo que indica que los individuos seleccionados con los distintos métodos serían en su mayor parte coincidentes.

Pero la mejora indiscriminada del tamaño de camada en líneas con una buena prolificidad media es actualmente un planteamiento cuestionado, ya que la selección adicional para tamaño de camada tiende a incrementar la mortalidad perinatal de los lechones al exceder ampliamente el tamaño de muchas camadas la capacidad de crianza de las madres (Knol et al., 2002). Sin embargo, la amplia oscilación del tamaño de camada a lo largo de los sucesivos partos pueden justificar un planteamiento alternativo cuyo objetivo sea mejorar la baja persistencia del carácter observada en los partos más tardíos (figura 1).

En el análisis con el modelo RRM, la proporción de la varianza de los coeficientes de regresión aleatoria genéticos aditivos explicada por los términos lineal y cuadrático del polinomio LG(2) indica que aproximadamente un 3% de la variabilidad fenotípica puede atribuirse a diferencias entre las curvas genéticas individuales de las distintas cerdas. Los modelos MTM y RRM permiten ambos seleccionar individuos para alterar el patrón de respuesta del carácter a lo largo del tiempo, objetivo que no se puede abordar utilizando el clásico modelo RM. Un procedimiento muy simple sería ponderar de forma desigual las estimas de valor mejorante de los primeros partos ($\sum_{t=1,4} EBV_t$) y de los más tardíos ($\sum_{t=5,7} EBV_t$). Por ejemplo, en el caso de asignar una ponderación relativa 1:2 a ambos conjuntos,

los valores de la correlación entre los méritos genéticos estimados con el modelo RM y los modelos MTM y RRM son 0,80 y 0,93, y los correspondientes valores de la correlación entre los respectivos rangos en la ordenación son 0,82 y 0,92. En la figura 3 se representan los resultados correspondientes a una ponderación 1:4, en los que los respectivos valores de la correlación absoluta son 0,76 y 0,90, y los de la correlación entre rangos 0,78 y 0,89. Aunque en este caso los tres o cuatro animales de superior mérito genético son coincidentes en los distintos procedimientos, las apreciables discrepancias en los puestos siguientes de la ordenación indican que la selección para persistencia con las técnicas descritas llevaría a la elección como reproductores de grupos de verracos parcialmente distintos. Lógicamente las discrepancias aumentarían con una mayor ponderación relativa de las EBV del grupo de partos más tardío, o con una ponderación más flexible del mérito genético de cada parto que, por ejemplo, penalizase las EBV de los partos segundo a cuarto.

En todo caso, la implementación operativa de estos modelos de evaluación genética MTM y RRM requiere disponer de una importante base de registros reproductivos que comprenda un amplio rango de ordinales de parto. Ello hace inviable el empleo de estos métodos al iniciar un programa de selección basado en registros reproductivos enteramente nuevos.

Agradecimientos

Los autores agradecen al personal de COPESE (Coca, Segovia) el cuidadoso registro de datos y genealogías, y a las Dras. MJ Carabaño y M Serrano sus valiosos comentarios en relación con el empleo de modelos de regresión aleatoria. El trabajo fue financiado por el proyecto EUREKA-CDTI (96-0174).

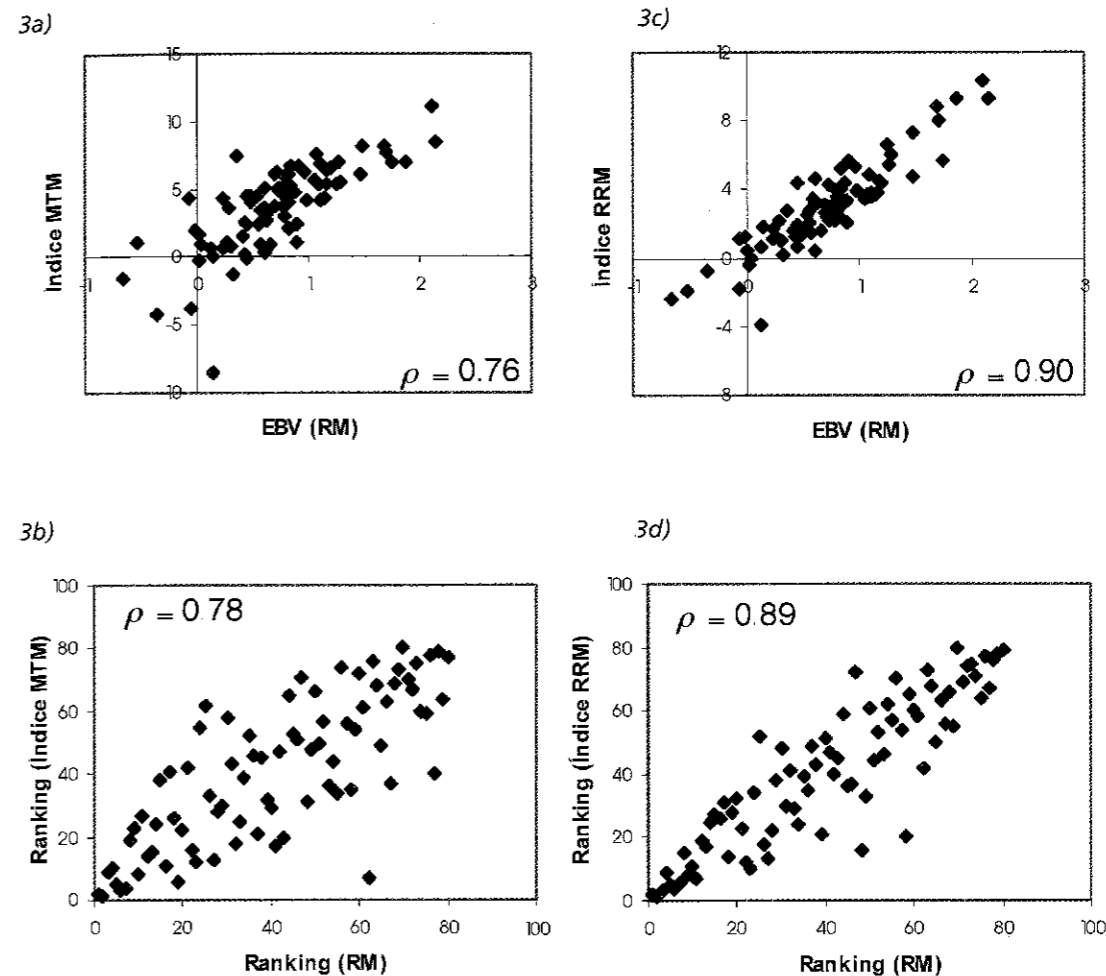


Figura 3. Resultados de evaluación genética de los verracos utilizados como padres en los tres últimos años: 3a) correlación (ρ) entre méritos genéticos determinados mediante estimas de valor mejorante (EBV) obtenidas con el modelo RM y mediante Índice $I = (\sum_{t=1,4} EBV_t + 4 * \sum_{t=5,7} EBV_t)$ calculado a partir de EBV_t obtenidas con modelo MTM; 3b) correlación entre rangos en la ordenación según EBV obtenidas con RM e Índice I calculado a partir EBV_t obtenidas con MTM; 3c) y 3d) correlaciones análogas entre méritos genéticos y entre rangos cuando los valores del Índice I se calcularon a partir EBV_t obtenidas con RRM.

Figure 3. Results of genetic evaluation of boars used as sires along the last three years: 3a) correlation (ρ) between genetic merits determined by estimated breeding values (EBV) obtained under the model RM and by the index $I = (\sum_{t=1,4} EBV_t + 4 * \sum_{t=5,7} EBV_t)$ calculated from the EBV_t obtained under the model MTM; 3b) correlation between rank orders determined by EBV obtained under the model RM and by the index I calculated from the EBV_t obtained under the model MTM; 3c) and 3d) correlations between genetic merits and between rank orders when the values of the index I were calculated from EBV_t obtained under the model RRM.

Bibliografía

- Andersen S, Pedersen B, 1996. Growth and food intake curves for group-housed gilts and castrated male pigs. *Anim. Sci.* 63: 457-464.
- Estany J, Sorensen D, 1995. Estimation of genetic parameters for litter size in Danish Landrace and Yorkshire pigs. *Anim. Sci.* 60: 315-324.
- Fernández A, Rodrigáñez J, Rodríguez MC, Silió L, 2005. Genetic evaluation of mothering ability for multiple parities in Iberian pigs. 56th Annual Meeting of the EAAP, Uppsala, Suecia.
- Fernández A, Rodrigáñez J, Rodríguez MC, Silió L, 2006. Genetic evaluation of litter size for multiple parities in Iberian pigs. 8th World Cong. Genet. Appl. Livest. Prod., Belo Horizonte, Brasil.
- Haley C, Lee GJ, 1993. Genetic basis of prolificacy in Meishan pigs. *J. Reprod. Fertil. Suppl.* 48: 247-259.
- Hanenberg EHAT, Knol EF, Merks JWM, 2001. Estimates of genetic parameters for reproduction traits at different parities in Dutch Landrace pigs. *Livest. Prod. Sci.* 69: 179-186.
- Kirkpatrick M, Lofsvold D, Bulmer M, 1990. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. *Genetics* 124: 979-993.
- Knol EF, Leenhouwers JI, van der Lende T, 2002. Genetic aspects of piglets survival. *Livest. Prod. Sci.* 78: 47-55.
- Kováč M, Groneveld E, 2003. VCE-5 Users'guide and reference manual Version 5.1.
- Lukovic Z, Malovrh S, Gorjanc G, Kovac M, 2004. A random regression model in analysis of litter size in pigs. *South Afr. J. Anim. Sci.* 34: 241-248.
- Moeller SJ, Goodwin RN, Johnson RK, Marbry JW, Baas TJ, Robison OW, 2004. The National Pork Producer Council Maternal Line Genetic Evaluation Program: A comparison of six maternal genetic lines for female productivity measures over four parities. *J. Anim. Sci.* 82: 41-53.
- Noguera JL, Varona L, Babot D, Estany J, 2002. Multivariate analysis of litter size for multiple parities with production traits in pigs: II. Response to selection for litter size and correlated response to production traits. *J. Anim. Sci.* 80: 2548-2555.
- Pérez-Enciso M, Gianola D, 1992. Estimates of genetic parameters for litter size in six strains of Iberian pigs. *Livest. Prod. Sci.* 32: 283-293.
- Petit G, Runavot JP, Gruand J, Legault C, 1988. Evaluation en race pure et en croisement de la lignée hyperproliférique Large White dans un réseau d'élevages de multiplication et de production. *Journées Recherche Porcine en France* 20: 309-314.
- Quaas RL, 1988. Additive genetic model with groups and relationships. *J. Dairy Sci.* 71: 1338-1345.
- Rodríguez C, Rodrigáñez J, Silió L, 1994. Genetic analysis of maternal ability in Iberian pigs. *J. Anim. Breed. Genet.* 111: 220-227.
- Roehe R, 1999. Genetic determination of individual birth weight and its association with sow productivity traits using Bayesian analysis. *J. Anim. Sci.* 77: 330-343.
- Roehe R, Kennedy BW, 1995. Estimation of genetic parameters for litter size in Canadian Yorkshire and Landrace swine with each parity of farrowing treated as a different trait. *J. Anim. Sci.* 73: 2959-2970.
- Rothschild MF, Bidanel JP, 1988. Biology and genetics of reproduction In: *The Genetics of the pig*. Eds. Rothschild and Ruvinsky, CAB International, UK.
- Schaeffer L, 2004. Application of random regression models in animal breeding. *Livest. Prod. Sci.* 86: 35-45.
- Schnyder U, Hofer A, Kunzi N, 2001. Impact of variation in length of individual testing periods on estimation of covariance components of a random regression model for feed intake of growing pigs. *J. Anim. Breed. Genet.* 118: 235-246.

(Aceptado para publicación el 2 de mayo de 2006)