

Criterios de selección. Lecciones que se han de sacar del pasado para nuevas perspectivas

L. Bodin

INRA, UR631 Station d'amélioration génétique des animaux, F-31320 Castanet-Tolosan, France
E-mail: Loys.Bodin@toulouse.inra.fr

Resumen

Para aumentar la eficacia de los esquemas de selección se ha propuesto el uso de criterios indirectos de selección junto a los criterios clásicos. Ese uso supone conocer los parámetros genéticos y particularmente las correlaciones entre criterios. El fracaso de la selección de los caracteres reproductivos de las hembras a través de las medidas testiculares de los machos emparentados ilustra las dificultades de la selección indirecta, incluso en el caso de parámetros genéticos favorables. Además, las dificultades encontradas para combinar los dos criterios que componen el tamaño de camada en un índice mejor que el que proporciona el criterio clásico, enseñan que las combinaciones lineales de varios criterios pueden tener a veces una baja eficacia para la selección. Las evoluciones recientes de la biología ponen una gran cantidad de nuevos criterios al alcance del seleccionador. Esos criterios son de dos tipos. Por una parte, se dispone ahora en todas las especies domésticas de un gran número de marcadores de QTL (microsatélites o SNP). Sin embargo, en la práctica, aparte de casos muy específicos, esos marcadores presentan más interés para localizar o identificar genes que como criterios que integrar en un proceso de selección. Por otra parte, se han descubierto varias mutaciones causales que presentan en algunos casos un gran interés para la mejora genética; pero la integración de esos datos en los cálculos de índices de selección es escasa. Sin ninguna duda, para combinar criterios de selección elementales en índices más eficaces aún son necesarios unos desarrollos metodológicos.

Palabras clave: Criterios de selección, Criterios precoces, Criterios indirectos, marcadores de QTL, Mutaciones causales

Summary

Selection criteria; lessons from the past for future prospects

The use of indirect selection criteria together with the classic criteria has been proposed to increase the selection scheme efficiency. This use supposes knowing the genetic parameters and particularly the genetic correlations between criteria. The failure of genetic improvement of the female reproductive traits through the testis measurements of their related males illustrates the difficulties of indirect selection, even in case of favorable genetic parameters. Moreover, the difficulties found to combine two criteria that compose litter size in a better index than the one provided by the classic criterion, show that linear combinations of several criteria can have sometimes a low selection efficiency. The recent changes of the biology provide to the breeder a large amount of new criteria which are of two types. On one hand, there are now in all the species a large number of QTL markers (microsatellites or SNP). Nevertheless, except for very specific cases, these markers present more interest for gene localisation or identification than as criteria to integrate in a selection process. On the other hand, several causal mutations have been discovered; they present in some cases a great interest for the genetic improvement but their integration in genetic evaluation is scarce. Without any doubt methodological developments are still necessary to combine elementary selection criteria in more effective indexes.

Key words: Selection criteria, Early criteria, Indirect criteria, QTL, Causal mutations

Objetivos y criterios: cambios recientes

A través de la mejora genética se pretende, generación tras generación, modificar el fenotipo de los animales, de forma que éstos cumplan unos objetivos. La definición de esos objetivos y a quien favorecen económicamente pertenece a una disciplina diferente de la genética. Durante décadas, esos objetivos se enfocaban directamente al beneficio del productor. Sin embargo, y junto con la disminución regular del censo de agricultores y ganaderos, ha aumentado la influencia que los consumidores tienen en la definición de éstos. Además, debido a la preocupación creciente por la protección del medio ambiente, la sociedad demanda la selección de caracteres que no están directamente relacionados a la producción.

Los criterios de selección, o medidas que permiten evaluar y clasificar los reproductores, evolucionan, por una parte para reflejar los cambios de objetivos y por otra parte porque existen nuevos tipos de medidas que permiten apreciar el fenotipo de los animales (metabólica, transcriptómica, proteómica) o alcanzar directamente una parte de su valor genético (genotipado para gen mayor o QTL). La disponibilidad de este nuevo tipo de criterios y la gran cantidad de información existente, hace que sea necesario reflexionar sobre la manera de discriminar la información relevante y combinar la misma en un índice más eficaz que los actuales existentes.

Independientemente de este hecho, las características de un buen criterio siguen siendo las mismas: i) debe poder ser medido sobre el candidato a la selección y/o en sus parientes, ii) debe ser heredable y positivamente correlacionado a los objetivos de selección así como a otros caracteres importantes pero que no figuran en el objetivo, iii) debe ser económico; obviamente será más económico cuando la medida pueda hacerse de forma más temprana

na en la vida del animal candidato. Esas tres características no son independientes; por ejemplo, un criterio que permitiría estimar al nacimiento el valor genético de los toros de leche, no tendría precio.

Criterios precoces y criterios indirectos

Para optimizar el progreso genético y bajar el coste de la selección, tradicionalmente se han buscado criterios indirectos que no están directamente ligados al objetivo. La teoría de utilización de esos criterios está ligada a la teoría de los índices de selección (Hazel, 1943; Lerner and Cruden, 1951), y a la utilización de las correlaciones genéticas para la selección indirecta (Searle, 1965). Este último autor calculó el ratio de la eficacia de la selección indirecta sobre la eficacia de la selección directa y estimó su varianza muestral encontrando que esa varianza puede llegar a ser mucho más grande que el error estándar de la correlación genética entre los dos caracteres (Searle, 1965). Este hecho introduce una gran incertidumbre en relación a la eficacia de la selección. En la misma línea se han buscado criterios precoces, que permitan estimar de forma temprana el valor genético del animal. Por ejemplo, en ovino, Young *et al.* (1965) publicaron parámetros genéticos de la producción de lana a 4 y 16 meses que posteriormente Turner and Young (1969) utilizaron para ilustrar sus cálculos sobre la eficacia relativa de una selección precoz indirecta. De hecho, la búsqueda a gran escala de criterios indirectos para la selección de las especies de ganadería ha empezado en la década 80 cuando los programas de selección multivariados estuvieron disponibles. Fue en esa época en la que apareció una extensa literatura en torno a los problemas de considerar varios caracteres en las estimaciones genéticas. Ejemplo de esto lo encontramos en "Sire and cow evaluation under multiple trait

model", (Schaeffer, 1984); "Estimation of variances and covariances under multiple trait models", (Henderson, 1984) y "Theoretical aspects in the estimation of breeding values for multi-trait selection." (Thompson and Meyer, 1986).

En la práctica, la selección a través de caracteres indirectos no resultó siempre tan positiva como podría esperarse de los parámetros genéticos. En este sentido hay que tener en cuenta que tal y como lo indican Clayton *et al.* (1957) la respuesta para un carácter B a la selección sobre un carácter A no es siempre la misma que la respuesta del carácter A a la selección por B.

Por qué a veces no funciona la selección sobre criterios indirectos

Ya en 1977, Land en su artículo sobre "Genetic variation and improvement" de la reproducción de los animales domésticos, habla de "Quantitative physiology" como una ayuda a la selección. Esa expresión y lo que supone como utilización de nuevos criterios biológicos en el proceso de la selección, se basa en tres aspectos: biológico, genético y técnico: i) En los dos sexos, son las mismas hormonas que controlan los caracteres de reproducción; esas hormonas se pueden medir pronto en la vida del macho o de la hembra. ii) Existen correlaciones entre las características de esas hormonas y los caracteres de reproducción (Land, 1974), iii) Las técnicas de laboratorio permitían medir de forma relativamente fácil muchas hormonas en la sangre y multiplicar así los fenotipos indirectos y precoces. En este contexto la utilización de varios criterios indirectos y precoces aparecía potencialmente interesante sobre todo para mejorar los caracteres de reproducción que son ligados al sexo y de baja heredabilidad. Muchos trabajos en varias especies han analizado el interés de esos criterios fisiológicos para la selección

(Bindon *et al.*, 1985; Bodin *et al.*, 1986; Bodin *et al.*, 1988; Mariscal *et al.*, 1996; Casady *et al.*, 2000). Sin embargo, a pesar de algunos resultados positivos en la bibliografía no aparecen reseñas sobre la utilización de esos criterios en el proceso de selección.

Un falso buen criterio: el diámetro testicular

Al principio de los años 70, Land, que buscaba criterios indirectos para la mejora de los caracteres de reproducción (ligados al sexo), promocionó las medidas de testículos de los machos como criterio indirecto para seleccionar el tamaño de la camada de las hembras apareadas. En su artículo Land (1973), impulsó durante casi 30 años unos extensos trabajos de testiculometría en muchas especies de muchos países. Los últimos artículos sobre la relación entre el diámetro testicular y los caracteres de reproducción de las hembras no son tan antiguos (Toe *et al.*, 2000). Se han utilizado muchos criterios diferentes: el diámetro testicular medido en vivo con un calibre, restando o no el espesor de un pliegue de piel; la circunferencia testicular medida con una cinta métrica o un collar de bolas; el volumen total medido por el desplazamiento de agua, etc. Esos criterios fueron medidos a edades variables y se ha utilizado tanto la estimación del criterio a una edad fija o su crecimiento entre dos edades fijas. Además, todos esos criterios fueron considerados tomando o no el peso vivo del animal como covariable. En las hembras, también han sido utilizadas muchas medidas: precocidad sexual, fertilidad, prolificidad, tasa de ovulación, etc. A pesar de todos los intentos, los resultados han sido globalmente decepcionantes y ningún esquema de selección que no sea experimental considera esos criterios indirectos para mejorar los caracteres de reproducción de las hembras.

Dada la variabilidad de los diseños (tipo de selección, especies, etc.) y de las variables

consideradas es difícil sacar conclusiones globales de esos experimentos. Sin embargo, los parámetros genéticos indican que la selección indirecta de la reproducción de las hembras a través de criterios testiculares debería de funcionar. Además, se pudo averiguar que la selección directa por los criterios reproductivos de las hembras produce generalmente una repuesta positiva sobre caracteres del testículo. Por ejemplo, Hanrahan and Quirke (1982) observan una repuesta indirecta significativa del diámetro testicular de los moruecos en su selección divergente por la tasa de ovulación en raza Finesa; Burfening and Tulley (1982), observan diámetros testiculares más importantes en la línea alta después de seleccionar sobre prolificidad dos líneas divergentes de Merinos; y Schinckel *et al.* (1983), después de seleccionar durante 9 generaciones la tasa de ovulación de las cerdas, constatan un incremento de 9 a 15% de las dimensiones testiculares de los cerdos de la línea alta en comparación con la línea control.

También se han encontrado respuestas opuestas no teniendo la selección sobre los caracteres testiculares ninguna consecuencia sobre la reproducción de las hembras. Por ejemplo en ovino Finn-Dorset sobre el diámetro testicular no produjo respuesta indirecta sobre la tasa de ovulación de las hembras (Lee and Land, 1984); y en porcino, Sellier *et al.* (1985) no obtuvieron respuesta sobre el tamaño de la camada en su experimento de selección divergente sobre el desarrollo testicular de los cerdos. Ningún artículo explica claramente la disimetría de esa repuesta y de esos resultados aparentemente contradictorios. Sin embargo, se podrían hacer dos conjeturas.

– *Primera hipótesis de nivel estadístico.* La falta de precisión de los parámetros genéticos y la incertidumbre de la repuesta cuando las heredabilidades son bajas pueden

conducir a un progreso débil y muy variable. Esos temores de Searle (1965) permiten explicar solo una parte de esos resultados.

– *Segunda hipótesis de naturaleza biológica.* El testículo esta hecho de varios tejidos (células de Sertoli, células de Leydig, epidídimo, escroto, túnica fibrosa, etc.) y las células de Sertoli (homólogas a las células foliculares de las hembras) representan solamente una parte de ese conjunto. Nadie dudará que los parámetros genéticos del crecimiento de esos constituyentes sean diferentes y que la selección por el tamaño del testículo se traduzca por el incremento del tejido que tiene más variabilidad genética y que es más heredable. Eso puede explicar la asimetría de la respuesta. Seleccionar por la función ovárica de la hembra puede afectar su homóloga en el macho resultando, como se ha visto, en un incremento de una parte del testículo y de su tamaño global, mientras seleccionar por el tamaño del testículo afecta a una parte que no está relacionada con los caracteres de reproducción.

Un criterio demasiado parcial: la tasa de ovulación.

Puesto que ningún criterio medible sobre los machos podía servir para la selección indirecta de la prolificidad de las especies politocas, se han buscado criterios que puedan ser medidos en estadios precoces en la vida de las hembras. La tasa de ovulación parece un criterio idóneo: puede medirse incluso antes de la pubertad de la hembra si se usan tratamientos hormonales (desde los cinco meses en ovino); pueden hacerse varias medidas en un tiempo corto (una medida a cada ciclo); su heredabilidad es mediana y mucho más alta que la de la prolificidad; su correlación genética con el tamaño de la camada es alta. En ovino dos experimentos de selección en Finesa (Hanrahan, 1982) o en Romanov (Ricoardeau, 1982), han mostrado las limitaciones de ese criterio debido a la relación no

lineal entre la tasa de ovulación y el tamaño de la camada. La selección de Romanov solamente por tasa de ovulación durante las primeras generaciones de selección produjo un incremento significativo de ese criterio pero no del tamaño de la camada. Pero en las últimas generaciones, cuando se tomó en cuenta la mortalidad embrionaria en el índice de selección se pudo observar un progreso alrededor 0,014 cordero por año (Lajous *et al.*, 1998). Por una parte, la necesidad de combinar tasa de ovulación y mortalidad embrionaria en un índice de selección no permite una selección precoz; por otra parte, se ha mostrado que varias combinaciones de esos dos criterios en diferentes índices no es más eficaz que la selección directa por el tamaño de la camada (Pérez-Enciso *et al.*, 1994; Pérez-Enciso *et al.*, 1995).

Esos dos ejemplos de criterios indirectos suscitaron muchos trabajos en varias especies y aunque no fueron utilizados para la selección dan lecciones que aprender.

Evolución reciente de la biología hacia una perspectiva tentadora

Los progresos de la biotecnología y de la informática han permitido el desarrollo de la genómica. Esa nueva ciencia tiende a inventariar el conjunto de genes de un organismo (genómica estructural) y estudiar sus funciones e interacciones (genómica funcional). El análisis funcional de los genes no es nuevo. La novedad es el carácter global de esos análisis que permite considerar varias decenas de miles de secuencias en mismo tiempo. Por otra parte, la transcriptómica, permite cuantificar el nivel de expresión de genes, analizando también miles de moléculas de mRNA al mismo tiempo. A pesar de la cantidad de información tratada, el transcriptoma no da una idea exacta del nivel de expresión de un conjun-

to de proteínas. Para este último análisis global, debe estudiarse el proteoma. También existen otros análisis de tipo global centrados en aspectos específicos de la biología. Todos ellos permiten realizar inferencias sobre las funciones biológicas.

Son los biólogos y no los genetistas cuantitativos los que han descubierto y proporcionan esa cantidad enorme de nueva información fenotípica detallada y muy relacionada con el funcionamiento de los genes. Esos biólogos han abierto una perspectiva muy tentadora a los genetistas cuantitativos: utilizar esa información en sus programas de mejora genética. En cierto modo volvemos 30 años atrás cuando Land (1977) hablaba de "Quantitative physiology" pensando que los perfiles hormonales o metabólicos pudieran ser una ayuda a la mejora genética. De hecho los datos que proceden de las ciencias "ómicas" pueden ser de gran interés en algunas condiciones aunque hay que tener en cuenta que como en otro cualquier criterio clásico, esos datos están sometidos a efectos que es necesario estimar y corregir. Y debemos de ser conscientes de que es muy difícil estimar los factores de variación (ambientales y ligados al individuo) que afectan a la expresión de cada gen que controla una función como por ejemplo la prolificidad.

Además, utilizar varios criterios indirectos supone conocer sus relaciones con el objetivo, sus interrelaciones, y la manera de combinarlos. Encontrar esa combinación puede ser difícil. Hemos visto que el uso y la combinación de dos criterios para mejorar la prolificidad (Tasa de ovulación y mortalidad embrionaria) no era más eficaz que la combinación natural dada por el tamaño de la camada (Pérez-Enciso *et al.*, 1995). Hemos visto también que la estimación de las relaciones entre un objetivo y un criterio muy indirecto tampoco es fácil puesto que las repuestas a la selección directa e indirecta no son siempre simétricas (caso de la rela-

ción entre el diámetro testicular y los caracteres de reproducción de las hembras). Esas dificultades serán más evidentes con criterios fisiológicos finos. Una ilustración de la imposibilidad de utilizar criterios fisiológicos finos para mejorar la prolificidad la proporciona el gen Booroola. Aunque existe diferencia muy importante de prolificidad entre las ovejas que llevan o no el gen Booroola, seríamos todavía incapaces de clasificar esos animales usando herramientas de transcriptómica o de proteómica.

Aunque esas nuevas disciplinas no proporcionan criterios fácilmente utilizables en los esquemas de selección, constituyen herramientas muy potentes para detectar genes que controlan un carácter y conocer su funcionamiento. En medicina humana existe una extensa literatura sobre la manera de combinar esas disciplinas (por ejemplo, ver Barrett, 2005; Rhodes and Chinnaiyan, 2005).

Genotipos como criterios de selección

Evidentemente, el conocimiento directo del polimorfismo del ADN puede constituirse como una fuente de nuevos criterios. Estos polimorfismos se refieren a marcadores próximos y en desequilibrio de ligamiento con QTL o genes de interés. Evidentemente, para la selección, es más interesante el conocimiento del polimorfismo que induce la variabilidad de un carácter (polimorfismo causal).

Los genotipos de marcadores de QTL

La bibliografía sobre la selección asistida por marcadores se ha multiplicado muy rápidamente desde los años 90 (Fig. 1). Algunos trabajos señalan que tomar en cuenta la información de QTL para la selección no resulta siempre positivo.

CAB : (QTL OR MAS) AND animal

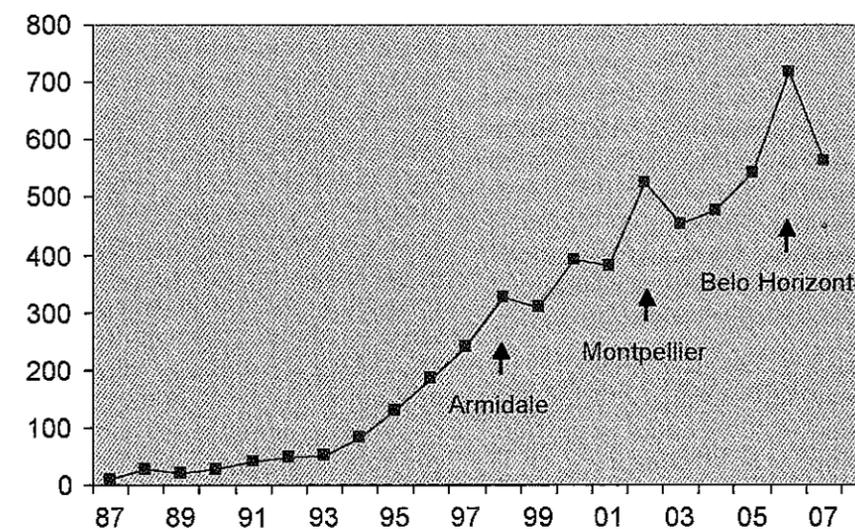


Figura 1. Número de artículos referenciados en los CAB de 1987 a 2007 que responden a los criterios (QTL OR MAS) AND animal

Figure 1. Number of papers from 1987 to 2007 found in CAB and corresponding to the following criteria: (QTL OR MAS) AND animal

El interés de este tipo de criterios varía en función de diversos aspectos técnicos como el grado de polimorfismo de los marcadores o distancia entre marcadores y el QTL, y de aspectos propiamente relacionados con el carácter estudiado y la población, como pueden ser la frecuencia de los alelos del QTL, el efecto del QTL, etc. Las técnicas de genotipado han progresado mucho, lo que ha permitido la implementación de un gran número de programas de detección de QTL en todas las especies domésticas. Al mismo tiempo, las metodologías de cartografía y de localización de QTL se han sofisticado para tener en cuenta el posible efecto de varios QTL (Meuwissen and Goddard, 2002) o la utilización del desequilibrio de ligamiento (Meuwissen *et al.*, 2002). A pesar de esos avances, han sido pocos los programas de selección que han incorporado el genotipado de marcadores de QTL en la estimación de sus índices. Además, el aumento de progreso genético obtenido usando esos nuevos criterios de selección no compensa el aumento del coste económico derivado del coste de los genotipados, exceptuando alguna situación muy concreta en vacuno de leche. Actualmente el único programa de selección que utiliza conjuntamente datos procedentes de marcadores del ADN y datos fenotípicos es el programa francés de selección de vacuno de leche. Ese programa utiliza, en el cálculo de las evaluaciones genéticas, información procedente de 33 marcadores situados en 12 regiones del genoma (Boichard *et al.*, 2002; Guillaume *et al.*, 2008) además de los criterios clásicos.

Excepto este caso, el uso de marcadores de ADN para la selección es muy reducido. Sin embargo podrían ser útiles para la gestión, el mantenimiento y la optimización de la variabilidad genética alrededor de genes en fase de fijación.

La posibilidad de disponer de decenas de miles de marcadores SNP (centenas de miles, dentro de poco) cambia completamente la

escala de trabajo. Por una parte, esa alta densidad de marcadores hace necesaria la aplicación de nuevos protocolos y el desarrollo de nuevas metodologías que permiten aprovechar el desequilibrio de ligamiento existente entre los QTL y los marcadores próximos. También, y dado que el conocimiento del genotipo de los individuos se vuelve cada vez menos fragmentario y la cantidad de información aumenta de forma considerable es importante poder discriminar la información realmente relevante. En todo caso, este tipo de información puede ser utilizada como criterio en la selección genómica aunque no se puede obviar el hecho de que existe un gran debate sobre la metodología más apropiada.

Las mutaciones causales

Al igual que la descomposición del carácter tamaño de la camada en sus componentes aditivos (tasa de ovulación y mortalidad embrionaria) parecía interesante para la selección, la descomposición aditiva de los genes que controlan una función en una parte conocida (genotipo de genes conocidos) y una parte poligénica desconocida parecía poder mejorar el proceso de selección. Sin embargo, y también al igual que para el tamaño de la camada, esa descomposición no siempre resulta eficaz. Varios estudios han mostrado que la inclusión de la información del genotipo de genes mayores conocidos en el índice de selección es interesante en algunos casos limitados (Fournet *et al.*, 1997; Larzul *et al.*, 1997). Además, hay que tener en cuenta que estos estudios teóricos generalmente no consideran genes con sobredominancia (los heterocigotos son los más eficaces) que resultan en situaciones mucho más complejas.

Se puede distinguir tres maneras diferentes de tomar en cuenta el genotipo de un locus mayor en un proceso de selección.

1) El genotipo se utiliza precozmente y de forma independiente a la valoración genética poligénica, por lo que solo una proporción de los animales genotipados siguen el proceso de selección. Esa situación afecta a genes en proceso de erradicación (o fijación) rápida o genes que controlan caracteres sin variabilidad poligénica conocida, como el gen Blad en bovino; el gen de sensibilidad a la scrapie o la mutación BMP15 C53Y en ovino, los genes RN y RyR1 en algunas poblaciones de cerdos, etc.

2) El genotipado está disponible pero no se efectúa de forma rutinaria y no está incorporado al sistema de evaluación genética. Este es el caso en Francia del polimorfismo de caseínas α_{s1} en cabras. La información genotípica como criterio de selección conduciría a una fijación un poco más rápida del alelo favorable pero a una reducción de la varianza genética en las generaciones futuras (Sanchez *et al.*, 2005). Además, hay que tener en cuenta de que si el alelo A aumenta la cantidad y porcentaje de proteína, los alelos F o O tienen más interés para preservar el gusto típico de los quesos de cabra (Delacroix-Buchet *et al.*, 1996; Pierre *et al.*, 1998). En parte por esa última razón, el esquema de selección no toma en cuenta esa información genotípica aunque la evaluación global que ignora la existencia de ese gen mayor conduce de todas formas a su fijación. Es el caso también de la mutación del gen de prolificidad *FecL* en ovino Lacau-ne; el cual es económicamente favorable únicamente para las ovejas heterocigotas (Bodin *et al.*, 2006). Aunque ese gen es aditivo sin dominancia para la tasa de ovulación, el valor económico de los reproductores no lo es y de momento ningún programa permite estimar índices que combinen valor poligénico y un gen mayor con sobredominancia para la selección. El organismo de selección dispone del índice poligénico clásico y de reglas de manejo empíricas que tien-

den a aumentar la proporción de hembras heterocigotas en los rebaños.

3) El genotipado está incluido en el modelo de evaluación junto con los datos fenotípicos para una estimación global del valor genético. Debido al escaso número de genes mayores identificados con determinismo simple, a los costes de los genotipados y al interés limitado de considerar el genotipo de algunos genes en la selección, pocos programas colectivos usan esos tipos de índices. Si embargo, las presiones comerciales son fuertes y las compañías biotecnológicas intentan sacar beneficio de la pequeña parte del valor genético de los animales que se conoce de forma precisa.

La situación de los ovinos en Nueva Zelanda es original. El sistema de pruebas de ADN desarrollado por una compañía privada Catapult® utiliza una gota de sangre depositada sobre un papel secante para análisis de ADN. Con esas pruebas tomadas sobre los padres, las madres y los productos el sistema Shepherd® establece la genealogía de los animales dentro del rebaño, e incorpora esa información en programas de evaluación genética. En este sistema, los seleccionadores pueden pedir cinco genotipados opcionales para evaluaciones particulares de sus animales. Myomax® da información sobre un gen que aumenta de 10% la muscularidad de la pierna y disminuye de 14% la grasa de la canal; LoinMax® proporciona un test de ADN para un gen que aumenta el núcleo de la chuleta de 10%, Wormstar™ un test de ADN que se integra a la evaluación genética para la resistencia a parásitos internos. Existe también disponible un test para el gen de la microftalmia que induce la ceguera de los animales, y para el gen Inverdale (BMP15) que aumenta la prolificidad. El sistema comercial basado en la asignación de parentesco, facilita mucho el manejo de los ganaderos (monta natural con lotes de machos), es utilizado principalmente por

vendedores de reproductores individuales y no por una organización colectiva de selección. Los beneficios reales para el progreso genético de cada carácter a largo plazo en el conjunto de la población no han sido estudiados.

De forma similar, el sistema "Gene star" desarrollado en Australia por "Genetic Solution" y ahora disponible en otros países analiza doce marcadores de mutaciones causales que afectan caracteres de ternura y infiltración de la grasa en bovino de carne. Aunque, el interés de algunos de esos genes es discutible (Rincker *et al.*, 2006; Van Eenennaam *et al.*, 2007).

Catapult (Nueva Zelanda) y Genetic Solutions (Australia) que eran líderes en el desarrollo de tecnología de ADN para ovino y bovino se han agrupado hace un año en una nueva compañía: Catapult Genetics. Esas últimas semanas, Pfizer Animal Health ha adquirido Catapult genetics y Bovigen para situarse en primera fila de las compañías de investigación y desarrollo de genómica en ganado. Sin ninguna duda, la presión comercial para incorporar esos criterios (ligero interés económico de los individuos que llevan el gen, marketing, etc.) y la presión social para aumentar la trazabilidad y el conocimiento del contenido de los productos, se harán más grandes. Los vendedores de reproductores y los esquemas de selección se verán entonces obligados a considerar esos nuevos datos cuyo interés para la mejora genética de las poblaciones ha sido demostrado en algunos casos.

Conclusión

La selección genética de caracteres cuantitativos basada en la descomposición de un fenotipo en partes genéticas y ambientales bajo un modelo poligénico aditivo infinite-

simal ha dado resultados substanciales. La idea de mejorar la estimación del valor genético extrayendo de la parte poligénica global inaccesible a la observación, un componente observable es muy natural pero hasta el momento, los resultados han sido paradójicos y contradictorios debido probablemente a que no se ha conseguido combinar en un modo óptimo los distintos elementos. Dentro de poco tiempo los progresos de biotecnología darán acceso a la secuencia completa de cada individuo y el nuevo reto de la genética cuantitativa será encontrar nuevas metodologías para utilizar y optimizar el uso de este nuevo tipo de información.

Bibliografía

- Barrett MT, 2005. Stacking the chips for biological discovery. *Nature Genetics*, 37: 51-51.
- Bindon BM, Piper LR, Cummins LJ, O'Shea T, Hillard MA, Findlay JK, Robertson DM, 1985. Reproductive endocrinology of prolific sheep: studies of the booroola merino. *Genetics of Reproduction In Sheep*, chapter 23, 217-235.
- Bodin L, Bibe B, Blanc M, Ricordeau G, 1986. Genetic parameters of plasma FSH concentration in ewe-lambs of a meat-type Lacaune strain. *Genetique Selection Evolution*, 18(1), 55-61.
- Bodin L, Bibe B, Blanc MR, Ricordeau G, 1988. Genetic relationship between prepuberal plasma FSH levels and reproductive performance in Lacaune ewe lambs. *Genetique Selection Evolution*, 20(4), 489-498.
- Bodin L, Lecerf F, Bessière M, Mulsant P, 2006. Features of major genes for ovulation in the Lacaune population. *Proceedings of the 8th WCGALP, Bello Horizonte, Brazil*.
- Boichard D, Fritz S, Rossignol MN, Boscher MY, Malafosse A, Colleau JJ, 2002. Implementation of marker-assisted selection in French dairy cattle. *in: Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Montpellier, France, August, 2002. Session 22.
- Burfening PJ, Tulley D, 1982. Effect of selection for high and low prolificacy on libido and scrotal circumference. *2nd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Madrid: 536-542.
- Cassady JP, Johnson RK, Ford JJ, 2000. Comparison of plasma FSH concentration in boars and gilts from lines selected for ovulation rate and embryonal survival, and litter size and estimation of (co)variance components for FSH and ovulation rate. *Journal of Animal Science*, 78(6).
- Clayton GA, Knight GR, Morris JA, Robertson A, 1957. An experimental check on quantitative genetical theory III. Correlated responses. *Journal of Genetics*, 55, 171-180.
- Delacroix-Buchet A, Degas C, Lamberet G, Vassal L, 1996. Effect of AA and FF alpha s1-casein variants in goat milk on cheese yields and sensory characteristics of cheeses. *Lait*, 76(3).
- Fournet F, Elsen JM, Barbieri ME, Manfredi E, 1997. Effect of including major gene information in mass selection: A stochastic simulation in a small population. *Genetics Selection Evolution*, 29(1), 35-56.
- Guillaume F, Fritz S, Boichard D, Druet T, 2008. Estimation by simulation of the efficiency of the French marker-assisted selection program in dairy cattle. *Genetics Selection Evolution*, 40(1), 91-102.
- Hanrahan JP, 1982. Selection for increased ovulation rate, litter size and embryo survival. *2nd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Madrid: 294-309.
- Hanrahan JP, Quirke JF, 1982. Selection on ovulation rate in sheep aided by the use of super ovulation and egg transfer. *Proceedings of the World Congress on Sheep and Beef Cattle Breeding*, 2, 329-335.
- Hazel LN, 1943. The genetic basis for constructing selection indexes. *Genetics*, 28, 476-490.
- Henderson CR, 1984. Estimation of variances and covariances under multiple trait models. *Journal of Dairy Science*, 67, 1581-1589.
- Lajous D, Poivey JP, Bodin L, Francois D, Bibe B, Ricordeau G, Brunel JC, Eychenne F, Weisbecker JL, 1998. Estimation of genetic progress realized by selection on ovulation rate, embryo mortality and litter size in an experimental flock of sheep. *Rencontres Recherches Ruminants*, (5), 111-113.
- Land RB, 1973. The expression of female sex-limited characters in the male. *Nature*, 241(5386), 208-209.
- Land RB, 1974. Physiological studies and genetic selection for sheep fertility. *Animal Breeding Abstracts*, 42(4), 155-158.
- Larzul C, Manfredi E, Elsen JM, 1997. Potential gain from including major gene information in breeding value estimation. *Genetics Selection Evolution*, 29(2), 161-184.
- Lee GJ, Land RB, 1984. Testis size and lh response to lh-rh as male criteria of female reproductive performance. *in: Genetics of Reproduction In Sheep*. R. B. Land (ed). Robinson, D W. pp 333-341.
- Lerner IM, Cruden D, 1951. The heritability of egg weight: the advantages of mass selection and of early measurements. *Poultry Science*, 30, 34-41.
- Mariscal DV, Wolfe PL, Bergfeld EG, Cupp AS, Kojima FN, Fike KE, Sanchez T, Wehrman ME, Johnson RK, Kittok RJ, Ford JJ, Kinder JE, 1996. Comparison of circulating concentrations of reproductive hormones in boars of lines selected for size of testes or number of ovulations and embryonal survival to concentrations in respective control lines. *Journal of Animal Science*, 74(8), 1905-1914.
- Meuwissen THE, Goddard ME, 2002. Mapping multiple QTL by combined linkage disequilibrium/linkage analysis in outbred populations. *in: Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Montpellier, France, August, 2002. Session 21.
- Meuwissen THE, Karlsen A, Lien S, Olsaker I, Goddard ME, 2002. Fine mapping of a quantitative trait locus for twinning rate using combined linkage and linkage disequilibrium mapping. *Genetics* 161(1).

- Perez-Enciso M, Foulley JL, Bodin L, Elsen JM, Poivey JP, 1995. Genetic-Improvement of Litter Size in Sheep - a Comparison of Selection Methods. *Genetics Selection Evolution*, 27(1), 43-61.
- Perez-Enciso M, Foulley JL, Bodin L, Poivey JP, 1994. Genetic implications of a bivariate threshold model for litter size components. *Journal of Animal Science*, 72(11), 2775-2786.
- Pierre A, Quere JLI, Famelart MH, Riaublanc A, Rousseau F, 1998. Composition, yield, texture and aroma compounds of goat cheeses as related to the A and O variants of alpha s1-casein in milk. *Lait*, 78(3).
- Rhodes DR, Chinnaiyan AM, 2005. Integrative analysis of the cancer transcriptome. *Nature Genetics*, 37: S31-S37.
- Ricordeau G, 1982. Selection for reduced seasonality and post-partum anoestrus. *2eme Congres Mondial de Genetique Appliquee A l'eleve*. 338-347.
- Rincker CB, Pyatt NA, Berger LL, Faulkner DB, 2006. Relationship among GeneSTAR marbling marker, intramuscular fat deposition, and expected progeny differences in early weaned Simmental steers. *Journal of Animal Science*, 84(3), 686-693.
- Sanchez A, Ilahi H, Manfredi E, Serradilla JM, 2005. Potential benefit from using the alpha s1-casein genotype information in a selection scheme for dairy goats. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 122(1).
- Schaeffer L, 1984. Sire and cow evaluation under multiple trait model. *Journal of Dairy Science*, 67, 1567-1580.
- Schinckel AP, Johnson RK, Pumfrey RA, Zimmerman DR, 1983. Testicular growth in boars of different genetic lines and its relationship to reproductive performance. *Journal of Animal Science*, 56: 1065-1076.
- Searle SR, 1965. The value of indirect selection. 1. mass selection. *Biometrics*. septembre: 682-707.
- Sellier P, Gruand J, Legault C, 1985. Personal communication.
- Thompson R, Meyer K, 1986. Theoretical aspects in the estimation of breeding values for multi-trait selection. *Livestock Production Science*, 15, 299-313.
- Toe F, Rege JEO, Mukasa-Mugerwa E, Tembely S, Anindo D, Baker RL, Lahlou-Kassi A, 2000. Reproductive characteristics of Ethiopian highland sheep I. Genetic parameters of testicular measurements in ram lambs and relationship with age at puberty in ewe lambs. *Small Ruminant Research*, 36(3), 227-240.
- Turner HN, Young SSY, 1969. *Quantitative Genetics in Sheep Breeding*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Van Eenennaam AL, Li J, Thallman RM, Quaas RL, Dikeman ME, Gill CA, Franke DE, Thomas AG, 2007. Validation of commercial DNA tests for quantitative beef quality traits. *Journal of Animal Science*, 85(4), 891-900.
- Young SSY, Brown GH, Turner HN, Dolling CHS, 1965. Genetic and phenotypic parameters for body weight and greasy fleece weight at weaning in Australian Merino sheep. *Australian Journal of Agricultural Research*, 16, 997-1009.

(Aceptado para publicación el 28 de abril de 2008)