

GENETICA

► Introducción

Después de la gigantesca revisión de Rochambeau (1988) para el Congreso Mundial de Cunicultura de Budapest, no ha habido una compilación crítica similar sobre el estado de la mejora genética del conejo. La presente revisión tiene unos fines más modestos, y se va a centrar en los experimentos realizados desde el año 88 en mejora genética del conejo de carne. Quedan fuera de la revisión, por tanto, los temas referentes a piel y pelo, así como los estudios sobre razas y sus cruzamientos. Quedan también fuera de esta revisión los temas relativos a genética molecular, polimorfismos bioquímicos y citogenética, puesto que rara vez se traducen en una aplicación inmediata.

La genética comercial está basada en el cruzamiento a tres vías, seleccionando por tamaño de camada a las líneas que producirán la hembra y por velocidad de crecimiento las líneas que darán lugar al macho terminal. Dividiré la revisión en dos apartados: el primero tratará de los experimentos conducentes a aumentar el tamaño de camada y el segundo tratará sobre los experimentos conducentes a aumentar la velocidad de crecimiento. Ahorro al lector las publicaciones sobre estimaciones de parámetros genéticos que poco o nada aportan al conocimiento actual de la genética de los caracteres productivos, así como los trabajos puntuales sobre aspectos marginales de la producción de conejos.

(*) Dirección del autor:
 Departamento de Ciencia Animal,
 Universidad Politécnica de Valencia,
 Apartado 22012. - 46071 Valencia

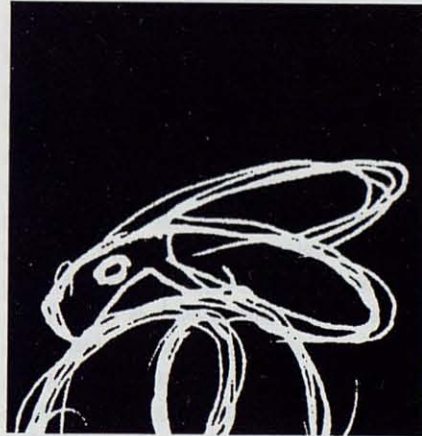
Estado actual de la investigación en mejora genética del conejo de producción de carne

• A. Blasco (*)
 • VII Jornada Técnica Cunicola, Expoaviga Nov. 95
 •

► Experimentos cuyo objetivo es el aumento del tamaño de camada

Selección directa por tamaño de camada

De los experimentos citados por Rochambeau (1988), sólo dos de ellos continúan desarrollándose, y corresponden a la selección realizada por la Station



d'Amélioration Génétique des Animaux (INRA, Toulouse) y por el Departamento de Ciencia Animal de la Universidad Politécnica de Valencia. En un confuso artículo, Niedzwiedek et al. (1992) parecen indicar que realizan selección por caracteres reproductivos y de crecimiento, aunque la forma en que los caracteres reproductivos se incluyen en su programa no está explicada de forma inteligible.

Los resultados del laboratorio francés han sido publicados por Rochambeau et al. (1994a) y Poujardieu et al. (1994). La

selección se realiza en dos líneas de conejo mediante un índice que agrupa datos de las hembras y datos de su madre y sus hermanas. El criterio de selección es el tamaño de camada al destete en una línea y al nacimiento en la otra. Los tamaños de las líneas son de 121 y 84 hembras respectivamente. Para evaluar la respuesta a la selección, Rochambeau et al. (1994a) utilizaron la metodología BLUP/REML, que es la usual cuando no se dispone de población control. Después de 18 generaciones de selección los autores encuentran un progreso genético de casi tres gazapos en ambas. Sin embargo, como si que se disponía en este caso de población control, si analizamos la diferencia entre el control y la línea seleccionada por tamaño de camada al destete esta diferencia es de poco más de un gazapo, lo que supondría del orden de 0,06 gazapos por generación. El optimismo de Rochambeau et al. (1994a), parece entonces poco justificado. Las razones de esta disparidad residen en la forma de evaluar la respuesta caracteris-

• El método BLUP permite
 • separar los efectos
 • genéticos de los
 • ambientales

tica del método BLUP/REML, que dado su uso generalizado es conveniente exponer a continuación:

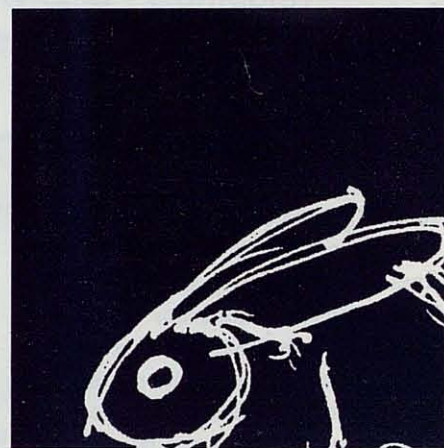
Las razones por las cuales se necesita una población control para estimar la respuesta a la selección se deben a que la mejora producida podría deberse al manejo o a una mejora de las condiciones ambientales, y no a auténtica mejora genética. El método BLUP permite separar los efectos genéticos de los ambientales, por lo que es adecuado para estos propósitos. El problema es que necesita conocer con precisión el valor de la heredabilidad del carácter, puesto que según el valor de la heredabilidad que se use se obtienen unas respuestas u otras. Cuando se evalúan distintos progresos genéticos, estimados con distintas heredabilidades sobre la misma base de datos, se observa que, según se considere que la heredabilidad es mayor o menor, la respuesta que aparece cambia. Como no se conoce el verdadero valor de la heredabilidad, se estima mediante el método REML, que es el más apropiado para experimentos de selección. Sin embargo, el problema permanece: la respuesta estimada dependerá del valor de la heredabilidad que se suministra, por lo que habitualmente una población control es un mecanismo más fiable para conocer la verdadera respuesta obtenida. Un problema adicional aparece a la hora de exponer los resultados. Frecuentemente se indica una "tendencia genética", que no es otra cosa que el coeficiente de la recta de regresión sobre el número de la generación. El error de estimación de este coeficiente es muy inferior, cuando hay muchas generaciones de selección, al verdadero error al estimar la respuesta, puesto que hay varias fuentes de error que no han sido consideradas (deriva genética, errores al estimar la heredabilidad, etc.), por lo que aunque este número sea diferente de cero no está garantizado el que la respuesta sea a su vez significativa. Así las cosas, parece que la respuesta obtenida por Rochambeau et al. (1994a) es en torno a 0,06 gazapos por generación, suponiendo que sea diferente de cero, lo que es dudoso. No son muy diferentes los resultados del experimento de selección de Valencia. Los resultados publicados por Estany et al. (1989) incluyen una generación de

selección de una línea seleccionada por BLUP (línea Verde) y siete de una línea seleccionada por un índice similar al del experimento de Toulouse (línea Amarilla). El criterio fue en ambos casos el número de destetados. Una generación de selección es insuficiente para concluir sobre el progreso genético, pero en la línea Amarilla el progreso genético fue de 0,05 gazapos por generación por término medio. Al no haberse considerado los errores antes mencionados, es dudoso que esta cantidad difiera significativamente de cero. Un estudio posterior (Baselga et al., 1992), que considera 11 generaciones de selección en la línea Amarilla y 8 en la Verde, muestra un progreso de 0,10 y 0,03 gazapos por generación respectivamente.

Los resultados de estos experimentos muestran que la selección directa por tamaño de camada es difícil. Sin embargo, la respuesta esperada debiera ser, aparentemente, elevada (en torno a 0,30 gazapos por generación), puesto que el tamaño de camada es un carácter muy variable. Las causas por las que esta respuesta es decepcionantemente baja han sido examinadas con detalle por Gómez (1994), quien muestra que, considerando todo el conjunto de factores que intervienen en la selección (consanguinidad, el hecho de que los tamaños de camada de cada parto no sean exactamente el mismo carácter, la reducción de la variación aditiva con la selección, el fenómeno que en genética se conoce como "efecto Bulmer", etc.) la respuesta esperada no es tan distinta de la que de hecho se obtiene. Los resultados de Niedzwiadek et al. (1992), quienes usando un procedimiento de selección no descrito en su artículo, y sin usar población control ni métodos que separen efectos genéticos de ambientales, obtienen un aumento superior a un gazapo en cinco generaciones de selección, cabría atribuirlos esencialmente a mejoras ambientales en su explotación. Esta situación ha conducido a que se propongan alternativas a lo programas de selección directa por tamaño de camada. Una alternativa ha sido la selección por componentes de la prolificidad y otra la constitución de líneas hiperprolíficas; de ambas alternativas hablaremos a continuación.

A pesar de todo lo dicho, una parte de los resultados pobres que se obtienen se

debe a que, al ser las poblaciones seleccionadas poblaciones cerradas, la consanguinidad aumenta de generación en generación. Este aumento de la consanguinidad produce una disminución del tamaño de camada que sólo es compensado parcialmente por la selección. Sin embargo, al cruzarse dos líneas para producir una hembra híbrida, esta consanguinidad desaparece, por lo que la híbrida podría expresar la mejora genética realizada sin sufrir los efectos de la disminución del tamaño de camada debido a la consan-



guinidad. Brun (1993) ha comparado los resultados de las híbridas producidas en el programa francés a lo largo de los años. Estas híbridas han ido aumentando su producción por encima de la mejora genética realizada, lo que se explicaría si fuera cierto que los bajos incrementos en tamaño de camada de las líneas seleccionadas se deben en una parte sustancial al aumento correlativo de la consanguinidad. Si esto fuera así, los programas de selección habrían tenido un éxito mayor del que los resultados muestran, sólo que este éxito no se expresaría en el núcleo de selección, sino en la granja comercial.

Selección indirecta del tamaño de camada por sus componentes.

Una forma de intentar mejorar el tamaño de camada puede ser la selección para aumentar la tasa de ovulación, disminuir la mortalidad prenatal o seleccionar para ambos caracteres simultáneamente. La selección por tasa de ovulación ha sido practicada en ratón de laboratorio y en cerdo, pero no se logró aumentar el tamaño de camada porque la mortalidad prenatal aumentó correlativamente (una revi-

sión bibliográfica amplia sobre estos aspectos se encuentra en Blasco et al., 1993a). La selección contra mortalidad prenatal ha tenido algún éxito en ratón tanto para mejorar este carácter como para aumentar el tamaño de camada, pero un reciente experimento en cerdo no se ha visto acompañado por el éxito (Blasco et al., 1995a) y no se ha detectado claramente una mejora ni en este carácter ni el tamaño de camada. La aplicación de un índice de selección para ambos caracteres no ha demostrado ser más eficaz que la selección directa por tamaño de camada en cerdo y en ratón de laboratorio. En conejo fueron calculados los parámetros genéticos de estos caracteres por Blasco et al. (1993b) con miras a su aplicación en un índice, pero los valores obtenidos fueron tales que no hacían prever una mejora superior a la esperada seleccionando por tamaño de camada directamente.

Así las cosas, Blasco et al. (1994) propusieron seleccionar a las conejas para aumentar su capacidad uterina. Aunque el concepto de capacidad uterina es antiguo, la primera vez que se formalizó y se pretendió que fuera útil en la selección, en el contexto de porcino, fue en un artículo de Christenson et al. (1987), en el que se definía la capacidad uterina como *el máximo número de fetos que un útero es capaz de llevar a término*. El tamaño de camada es un mal indicador de la capacidad uterina, puesto que el útero podría haber llevado a término más fetos de haber contado con una tasa de ovulación suficiente. Por ejemplo, en una camada de 15 gazapos en la que hay 10 en un cuerno y 5 en otro, siempre cabe preguntarse qué hubiera pasado si se hubieran recibido más em-

briones en el cuerno que sólo implantó cinco.

Aumentar la tasa de ovulación no resuelve el problema, puesto que a la hora de seleccionar, cuando una coneja tiene un tamaño de camada elevado no sabemos si fue por el aumento de tasa de ovulación o por una mejora en la mortalidad prenatal. Una forma de evaluar la capacidad uterina sería transferir muchos embriones al útero y observar el tamaño de camada para contabilizar cuántos fueron llevados a término. Esta técnica es cara, difícil de

• **Cuando se extirpa un**
 • **ovario a una coneja, el**
 • **que queda compensa la**
 • **falta del primero**

aplicar a muchos animales y de resultado incierto, puesto que nunca se tiene la seguridad de estar transfiriendo en cada caso embriones vivos con plena capacidad de implantación. Debido a estas dificultades se ha utilizado la extirpación de un ovario de la coneja para evaluar la capacidad uterina en un cuerno. Como se produce un fenómeno compensatorio, el ovario que queda duplica (por término medio) su tasa de ovulación, con lo que el cuerno uterino funcional recibe una gran cantidad de embriones, y el tamaño de camada se puede asegurar (con ciertas precauciones, ver Blasco et al., 1994) que indica el máximo número de fetos que ese cuerno uterino puede llevar a término.

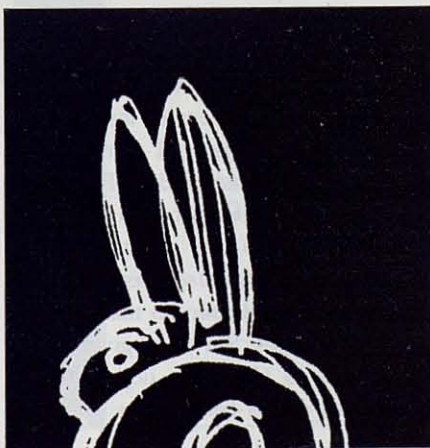
Dos experimentos de selección han sido llevados a cabo en los laboratorios de Valencia y Toulouse antes mencionados. En ambos casos se seleccionaron conejas a las que se les había extirpado un ovario, en ambos casos se utilizaron dos líneas, una en la que la selección fue a favor del carácter y otra en que la selección fue en contra, pero en el primer caso el criterio fue el tamaño de camada y en el segundo la supervivencia desde la im-

plantación hasta el parto (concretamente el número de muertos entre estos dos estados de la gestación). Los resultados de ambos experimentos han sido publicados por Santacreu et al. (1994).

En el experimento francés la selección por supervivencia entre la implantación y el parto no tuvo éxito ni tampoco lo tuvo la mejora del tamaño de camada. En el experimento de Valencia se produjo una fuerte mejora del tamaño de camada en la primera generación, mejora que se estancó en generaciones subsiguientes. Esta mejora no fue debida a un aumento de la supervivencia entre la implantación y el parto (lo que es coherente con el experimento de Toulouse), sino a un aumento del número de embriones implantados. Este resultado es chocante, puesto que se había supuesto que la mortalidad preimplantación dependía del feto y era la postimplantatoria la que dependía de la madre (ver la revisión de Wrathall, 1971 en porcino, por ejemplo), pero nunca han habido razones convincentes para esta división de funciones, como han hecho notar Blasco et al. (1994). El experimento de Valencia sigue su curso, y dentro de unos meses se analizarán los resultados de siete generaciones de selección, lo que permitirá comprender mejor el fenómeno subyacente.

Creación de líneas hiperprolíficas

En porcino, los únicos experimentos de selección directa por tamaño de camada que afirman haber tenido éxito son aquellos en los que se aplicaron presiones de selección muy fuertes sobre una gran población de animales (ver Blasco et al., 1995b, para una revisión). Aprovechando la existencia de asociaciones de ganaderos en las que se tenía un control sobre el tamaño de camada de un gran número de animales, fueron generadas líneas a partir de las hembras más prolíficas de toda la asociación. En conejo se intentó hacer algo similar hace años en el laboratorio de Toulouse antes mencionado, pero el resultado no fue positivo (Bolet, comunicación personal). En la actualidad el laboratorio de Valencia intenta establecer una de estas líneas en conejo, aprovechando la posibilidad de almacenar hijos de hembras hiperprolíficas como embriones congelados. El procedimiento está descrito en García et al. (1995) y consiste primeramente en identificar, en los nú-



cleos de selección asociados al laboratorio de Valencia, hembras que tienen más de 16 nacidos vivos en el primer parto, 28 en los dos primeros, 41 en los tres primeros o 53 en los cuatro primeros partos. Estas hembras se cruzan con los machos mejor evaluados en los núcleos de selección y se recuperan sus embriones, que se almacenan congelados. Una primera evaluación de esta línea hiperprolífica indica que produce del orden de 1.5 óvulos más que las líneas de los núcleos de selección de donde provienen sus madres, aunque aún no se disponen de datos de tamaño de camada (Cifre et al., 1994).

► **Experimentos cuyo objetivo es el aumento de la velocidad de crecimiento**

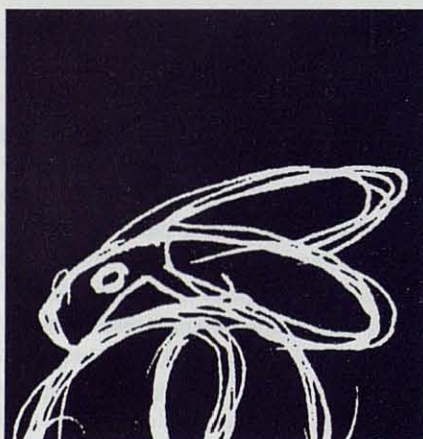
A diferencia de los experimentos cuyo objetivo es aumentar el tamaño de camada, en donde los únicos trabajos publicados corresponden a los laboratorios de Toulouse y Valencia, han habido más intentos de mejorar la velocidad de crecimiento y estos intentos han tenido más éxito, sin duda debido a la mayor heredabilidad de este carácter.

Rochambeau et. al (1989) han publicado los resultados de un experimento de selección sobre la velocidad de crecimiento entre el destete (30 días) y el sacrificio (77 días) en una línea sintética. En ocho generaciones de selección la velocidad de crecimiento aumentó 6.9 gramos/día en la línea seleccionada respecto a la control (0.8 gramos/día por generación), aumentando también el peso a los 77 días, pero manteniéndose el peso al destete.

Por su parte, el laboratorio de Valencia seleccionó una línea sintética por velocidad de crecimiento durante 8 generaciones (línea Rosa) y una línea de origen California (línea Blanca) durante 12 generaciones, ambas por velocidad de crecimiento entre destete y sacrificio de forma similar- a la seleccionada por el laboratorio de Toulouse. La mejora estimada fue de 0,6 gramos/día por generación para la línea Rosa y de 0,7 gramos/día para la Blanca. (Estany et al., 1992). Al no disponer de población control, el método utilizado para evaluar la respuesta fue el BLUP/REML antes expuesto, por lo que los resultados deben tomarse con precaución.

• **El tamaño de camada al destete depende entre otras cosas de las condiciones sanitarias de la granja**

Un seleccionador privado francés, Grimaud Frères, ha seleccionado una línea sintética por peso individual a los 70 días de vida. La selección se realiza mediante un índice que recoge las diferencias entre el peso del individuo y sus hermanos, siendo el fundamento poco claro (no parece que sea el índice óptimo en teoría). La mejora realizada, evaluada mediante BLUP/REML, al no disponer de población control, fue de 37 gramos por año (Rochambeau et al., 1994b). Los datos que se ofrecen indican que se produ-



ce una degradación ambiental con el paso de los años, pero esto puede ser un mero artificio matemático como indiqué en el apartado anterior. Si se supone que el ambiente permanece constante por lo que a este carácter se refiere (es decir, que hay variaciones dentro del año, pero de año a año el ambiente es por término medio el mismo), el progreso genético sería de unos 25 gramos, lo que en velocidad de crecimiento representa 0.6 gramos por día. Aunque esta cifra no es comparable con las anteriores, puesto que en la última

semana la velocidad de crecimiento diaria es algo superior, y aquí se midieron los conejos a los 70 días en lugar de a los 77 el resultado entra dentro de la magnitud de lo obtenido en los experimentos anteriores.

Más difícil resulta comentar los resultados de Ferraz et al. (1992) y Niedzwiadek et al. (1992). En el primer caso se estiman tendencias genéticas en una población sobre la que no se hace selección salvo en las dos últimas generaciones (por peso a los 70 días de vida), y sobre la que han habido fuertes cambios de manejo y migraciones de genes de otras poblaciones. En el segundo caso el artículo es sencillamente incomprensible. El criterio de selección parece ser niveles independientes entre ciertos rendimientos reproductivos y una misteriosa "función de utilidad" que recoge varios pesos del animal. Niedzwiadek et al (1992) tan sólo ofrecen los rendimientos reproductivos, pero sin población control ni separación de efectos genéticos y ambientales, lo que unido a lo anterior resta cualquier credibilidad desde el punto de vista de mejora genética a sus resultados, y mueve a preguntarse cuáles fueron los motivos por los que el artículo fue admitido para su publicación.

El conjunto de los experimentos muestra que la selección por velocidad de crecimiento es factible en conejo y que puede ser implementada con facilidad por seleccionadores privados.

► **Las consecuencias de la selección**

Selección para aumentar el tamaño de camada

La selección directa o indirecta por tamaño de camada producirá a medio o largo plazo hembras de elevada prolificidad. Es frecuente preguntarse si este progreso es útil, desde el punto de vista de un cunicultor al que le preocupan las pérdidas que se puedan producir al aumentar correlativamente la mortalidad. En primer lugar, si se selecciona por peso tamaño de camada al destete esta preocupación es superflua, puesto que se asegura que la hembra habrá destetado un número suficiente de gazapos. Sin embargo, el tamaño de camada al destete depende entre otras cosas de las condiciones sanitarias

de la granja, por lo que podría ocurrir que los mejores animales seleccionados en un ambiente no lo fueran en otro. Hay que decir claramente que si se pretende utilizar un material genético altamente productivo, las condiciones de la granja deben ser buenas, de lo contrario es preferible invertir en otros aspectos de la producción cunicola como instalaciones o manejo.

Si se selecciona por tamaño de camada al nacimiento cabe preguntarse, efectivamente, si la hembra podrá llevar adelante una camada muy numerosa. Aunque no hay de momento motivos para pensar que esto no vaya a ser posible (en porcino hay razas hiperprolíficas capaces de destetar más de 14 lechones de media), una forma de prevenir este tipo de posibles problemas puede ser seleccionar una línea por tamaño de camada al nacimiento y otra por tamaño de camada al destete para producir la híbrida.

Un problema diferente, pero también preocupante, ha sido señalado por Blasco et al. (1995b) en porcino: revisando los experimentos que habían tenido éxito para seleccionar por tamaño de camada, hicieron notar que el número de muertos había aumentado más de lo que cabría esperar por un mero efecto de escala. Corregir este problema no es sencillo, y hay en este momento investigadores dedicados a perfeccionar los métodos de selección para poder tener en cuenta tanto el número de nacidos vivos como el de nacidos muertos (ver Blasco et al., 1995b, para una discusión del problema).

El tamaño de camada es un carácter más importante en cunicultura que en otras especies, puesto que el porcentaje de costes fijos en el coste de producir un animal es mayor (ver Baselga y Blasco,

1989, y Armeroy Blasco) 1992). Aumentar el tamaño de camada es, en cualquier caso, esencial si se quiere repartir los costes fijos (instalaciones, mano de obra, etc.) entre más animales y mejorar así la cuenta de resultados.

Selección para mejorar la velocidad de crecimiento

Sin duda la mejora de la velocidad de crecimiento tiene dos consecuencias importantes: mejorar el índice de conver-

- **Las líneas gigantes han**
- **desaparecido**
- **prácticamente de la**
- **cunicultura comercial**
- **debido a su baja tasa**
- **reproductiva, su**
- **sensibilidad a mal de patas**
- **y sus dificultades de**
- **manejo y mantenimiento**

sión (lo que es positivo) y aumentar el tamaño adulto de los animales (lo que no es conveniente). De lo primero hay pruebas indirectas aportadas por Torres et al. (1992) y de lo segundo por Blasco et al. (1990) y Blasco y Gómez (1993). El aumento del peso adulto conducirá a la larga a la creación de nuevas líneas gigantes, y cabe preguntarse si ello es interesante para la cunicultura.

Las líneas gigantes han desaparecido prácticamente de la cunicultura comercial debido a su baja tasa reproductiva, su

sensibilidad a mal de patas y sus dificultades de manejo y mantenimiento. Ninguno de estos problemas debiera ser tan trascendente en el futuro como para prevenir el uso de estos animales. En primer lugar las relaciones entre caracteres de crecimiento y reproducción no son claras y previsiblemente la selección por velocidad de crecimiento afecte poco a la tasa reproductiva de las líneas usadas (Rochambeau et al. 1989 Camacho y Baselga, 1990), pero como son líneas macho, este problema sólo preocuparía al núcleo de selección y no al cunicultor comercial. Por otra parte, el desarrollo de la inseminación artificial en conejo permite ya el reducir el número de machos en granja, por lo que el disponer de algunas jaulas especiales en los que el manejo o mal de patas sean menos problemáticos no debe ser un problema grave para un cunicultor industrial de un futuro inmediato.

Por las razones expuestas, parece sensato continuar con los programas de selección para mejora del tamaño de camada y aumento de la velocidad de crecimiento. Si bien es cierto que al final del proceso el beneficiario es más el consumidor que el ganadero, puesto que la competencia conduce a que los precios bajen, los cunicultores que han sabido utilizar un mejor material genético incrementan sus ganancias sobre los que utilizan peor material. En cualquier caso el uso de un buen material genético es importante por la única razón de poder ser competitivo. □

FLASH CUNICOLA

Más sacrificios durante 1995

Según las estadísticas oficiales publicadas por el MAPA (Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación) y para los 5 primeros meses de 1995, se produjeron cerca de 2.000 toneladas más de carne de conejo

El mes con mayor incremento fue el de mayo con casi 1.000 toneladas más, lo que supuso incrementar alrededor del 10% la producción. □