



**Departamento de Genética
UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA**

**PROGRAMA DE DOCTORADO EN RECURSOS NATURALES Y
GESTIÓN SOSTENIBLE**

Tesis Doctoral

**MEJORA GENETICA DEL MERINO ESPAÑOL EN UN
CONTEXTO COOPERATIVO**

Doctoranda: Beatriz López de los Santos

Director: Juan Vicente Delgado Bermejo

Córdoba, Enero 2018

TITULO: *MEJORA GENÉTICA DEL MERINO ESPAÑOL EN UN CONTEXTO
COOPERATIVO*

AUTOR: *Beatriz López de los Santos*

© Edita: UCOPress. 2018
Campus de Rabanales
Ctra. Nacional IV, Km. 396 A
14071 Córdoba

[https://www.uco.es/ucopress/index.php/es/
ucopress@uco.es](https://www.uco.es/ucopress/index.php/es/ucopress@uco.es)

Esta tesis doctoral ha sido desarrollada bajo el disfrute de una beca del ceiA3 y el Banco Santander dentro del programa Formación de Doctores en Empresa



eidA3

escuela internacional de doctorado en
agroalimentación



TÍTULO DE LA TESIS: MEJORA GENETICA DEL MERINO ESPAÑOL EN UN CONTEXTO COOPERATIVO

DOCTORANDO/A: BEATRIZ LÓPEZ DE LOS SANTOS

INFORME RAZONADO DEL/DE LOS DIRECTOR/ES DE LA TESIS

(se hará mención a la evolución y desarrollo de la tesis, así como a trabajos y publicaciones derivados de la misma).

La doctoranda ha realizado la presente tesis titulada “Mejora genética del Merino Español en un contexto cooperativo “ en el seno de un programa de colaboración ceia3/EMPRESA para la formación de doctores en empresas . Por esta razón a la excelencia científica exigida en cualquier tesis, en este caso se le agregaba una misión muy especial en la transferencia de conocimientos al sector.

Una vez llegados al final, los directores debemos manifestar nuestra satisfacción con el trabajo realizado por la Lda. Beatriz López de los Santos, para optar al grado de Doctora. Su dedicación ha dado como fruto el artículo titulado “Preliminary results on the genetic variation and the population structure within a Spanish breed comercial population“ publicado en la revista Italian Jounal of Animal Science (ISI 3° tercil) y otro, actualmente terminando su fase revisión en la revista Small Ruminant Research (IS 2er tercil), titulado “Characterization of the commercial growth curves of Spanish Merino, Fleischschaf, and crossbred lambs in an associative economy context “, además de diversas comunicaciones a congresos internacionales y nacionales. Méritos que justifican sobradamente la excelencia científica de su trabajo. Pero mucho más destacada ha sido su labor de transferencia, ya que la doctoranda ha tenido que desarrollar en el contexto cooperativo de OVISO todo un programa de mejoramiento. La doctoranda ha implementado un núcleo selectivo formado por 25 Ganaderías de élite de la cooperativa, ha organizado el programa de control de rendimientos, ha desarrollado todas las estructuras de control genealógico, ha puesto a punto las técnicas de inseminación artificial y la conexión genética de los rebaños y adicionalmente ha participado en los programas de formación de técnicos y de extensión a los ganaderos sobre esta materia.

Por todo lo expuesto, debemos decir que la doctoranda ha manifestado una sorprendente capacidad de trabajo e iniciativa, una extraordinaria capacidad de estímulo a la implicación de los ganaderos y una insoslayable capacidad de aprendizaje, de crítica, de análisis y de síntesis, por lo que, atendiendo a su formación y su madurez, damos el visto bueno para que proceda a la defensa de su tesis doctoral.

Por todo ello, se autoriza la presentación de la tesis doctoral.

Córdoba, a 8 de Enero de 2018

Firma de director



Fdo.:Juan Vicente Delgado Bermejo

DEDICATORIA

A todas las personas que de una forma directa o indirecta me han ayudado hacer realidad mi objetivo de ser doctora.

A *mi abuelo Manolo*, que estaría sorprendido y a la vez encantado, de ver cómo es posible inseminar ovejas Merinas, en La Serena, simplemente por ser ganaderías socias de su Cooperativa Ganadera de Castuera, al igual que se han llevado a cabo en el resto de cooperativas socias que conforman la Cooperativa de OVISO S.C.L y a su vez EA Group S.C.

AGRADECIMIENTOS

Mi madre, y mi hermano, por escuchar, y a mi padre por estar ahí en segundo plano. A mi “Juanatita” y Tío Juan. En especial a “Pri” por estar todos los días en mi vida. A mis amigas “miwis” y “capricho”.

Un agradecimiento muy especial a Urbano por apoyarme y motivarme, todos los días, y aguantarme un día sí y otro también algún comentario de mi monotema de “tesis” en este último año. Y dejar que Almendra sea mi compañía entre semana.

Agradecer a mi director y manager científico D. Juan Vicente Delgado Bermejo, por todos sus buenos consejos y disponibilidad desde mucho antes del inicio de esta tesis, así como a mi segundo apoyo y no por ello menos importante toda su ayuda D José Manuel León Jurado.

A todos los ganaderos que permitieron realizar los trabajos de desarrollo del proyecto en sus ganaderías y a mis compañeros de OVISO y EA GROUP por su ayuda y apoyo profesional y personal durante estos años. En especial a Pedro ganadería designada en este estudio con las siglas “FL” y Carlos por las numerosas horas dedicadas a la obtención de datos, y gracias por acogerme esas mediodías esperando que llegara las horas de comenzar las inseminaciones.

A todo el equipo del Grupo de Investigación AGR-218 y en particular a Javier Navas, con quien he tenido la suerte de contar con su ayuda y consejo, facilitándome el desarrollo de la tesis, siendo imprescindible.

A María Luisa, Juan Andrés y el equipo técnico del CENSYRA y Diputación de Córdoba, quienes ayudaron a obtener los buenos porcentajes de fertilidad de los lotes de inseminación en las ganaderías participantes en el proyecto.

Por último y reincidiendo, a “Gordo C...” Fermín, por transmitirme la pasión por el ovino y la idea de *“Elige un trabajo que te guste y no tendrás que trabajar ni un solo día de tu vida – Confucio”*.

Gracias a todos

Índice de Contenido

Resumen	1
Summary	7

Introducción y Objetivos

1. INTRODUCCIÓN	13
1.1 Introducción	13
1.2 Planteamiento y Justificación Cooperativa	22
2. OBJETIVOS	24
2.1 Objetivo General	24
2.1 Objetivos Específicos	24
3. Bibliografía	25

Capítulo 1. Caracterización genética y estudio de la estructura poblacional del ovino Merino de la cooperativa OVISO

1.1 Resumen	29
1.2 Introducción	32
1.3 Material y Métodos	40
1.4 Resultados y Discusión	43
1.4.1 Caracterización y Diversidad genética	43
1.4.1.1 Caracterización y Diversidad genética entre razas y entre ganaderías merinas.....	43
1.4.2 Diferenciación genética	49
1.4.2.1 Diferenciación genética entre razas	49
1.4.2.2 Diferenciación genética en las ganaderías de Merino	50
1.4.3 Distancia genética	51
1.4.3.1 Distancia genética entre razas	51
1.4.3.2 Distancia genética en las ganaderías de Merino	53
1.4.4 Estructura genética	54
1.4.4.1 Estructura genética entre razas	55
1.4.4.2 Estructura genética en las ganaderías de Merino	56
1.5 Conclusiones	62
1.6 Bibliografía	63

Capítulo 2. Efectos de los factores no genéticos sobre los rasgos de crecimiento en corderos producidos en el ambiente Cooperativo de OVISO

2.1 Resumen	69
2.2 Introducción	70
2.3 Material y Métodos	74
2.4 Resultados y Discusión	78
2.4.1 Estadísticos descriptivos	78
2.4.2 Análisis multifactorial de efectos fijos	80
2.4.3 Análisis unifactoriales de efectos fijos	81
2.5 Conclusiones	100
2.6 Bibliografía	102

Capítulo 3. Caracterización de las curvas de crecimiento comercial de los corderos Merino, Fleischschaf y cruzados en un contexto de economía asociativa

3.1 Resumen	107
3.2 Introducción	109
3.3 Material y Métodos	111
3.4 Resultados y Discusión	114
3.5 Conclusiones	125
3.6 Bibliografía	126

Capítulo 4. Cálculo de parámetros genéticos, estimación de valores de cría y valoración de tendencias genéticas en el programa interracial de mejora de OVISO

4.1 Resumen	129
4.2 Introducción	131
4.3 Material y Métodos	136
4.3.1 Estimación de los parámetros genéticos	137
4.3.2 Evaluación Genética	140
4.3.2.1 Predicción de los valores genéticos (VG)	140
4.3.2.2 Ranking de Sementales según índice genético combinado (ICO)	141
4.3.3 Estimación de tendencias genéticas y fenotípicas	142
4.4 Resultados y Discusión	143
4.4.1 Estimación de los parámetros genéticos	143
4.4.2 Evaluación Genética	153

4.4.2.1 Predicción de los valores genéticos (VG)	153
4.4.2.2 Ranking de Sementales según índice genético combinado (ICO)	155
4.4.3 Estimación de tendencias genéticas y fenotípicas	158
4.5 Conclusiones	168
4.6 Bibliografía	170

Capítulo 5. Detección de marcadores polimórficos relacionados con genes candidatos para la selección asistida en un programa de mejora de ovino de carne en un contexto cooperativo

5.1 Resumen	179
5.2 Introducción	181
5.3 Material y Métodos	185
5.3.1 Material Animal	185
5.3.2 Material Genético: Genes y SNP relacionados con características de crecimiento, calidad de la carne y canal	186
5.3.3 Análisis Estadístico	191
5.3.4 Análisis Funcional	192
5.4 Resultados y Discusión	193
5.4.1 Análisis multifactorial de efectos fijos	195
5.4.2 Análisis unifactoriales de efectos fijos	197
5.5 Conclusiones	210
5.6 Bibliografía	211

Anexo

Índice de Tablas	225
Índice de Figuras	227

Resumen y Summary

Resumen

La presente tesis nace con la intención de contribuir a la modernización y mejora de la competitividad del sistema de producción de la cooperativa OVISO S.C.L, trabajando sobre la base genética de sus animales. En general, el ovino de carne que representa la agrupación cooperativa OVISO se caracteriza por una producción basada en el Merino Autóctono como sustrato materno y una gran diversidad genética en la base paterna, distribuyéndose además sobre una amplia base territorial. Esta dispersión sobre el territorio unida a la amplia diversidad genética de la base animal se traduce en una gran heterogeneidad de las ganaderías tanto en cuanto a la base genética como al sistema de producción que determinan, así mismo, en gran heterogeneidad de los productos lo que se visualiza en el proceso de cebo, encontrando corderos de muy diferentes índices de conversión, niveles de engrasamiento, capacidad de crecimiento, formatos, etc, cosa que dificulta la comercialización de un producto homogéneo, con la consecuente pérdida de valor añadido.

Para ello, OVISO comenzó a implantar en 2013 un plan de mejora genética Interracial que normalizase la entrada de genética en pureza en las explotaciones, y regulara los cruzamientos destinados a la producción de carne según criterios de productividad ligados directamente a la rentabilidad del sistema. Dicho programa apuesta por la raza Merina como base materna por sus características raciales de elevada rusticidad, buena capacidad de adaptación a diferentes medios, largo periodo de actividad sexual y buena fertilidad; y explotando su complementariedad y aptitud combinatoria con una base paterna mejorada para los caracteres cárnicos, que se obtiene desde algunas razas precoces (Ile de France, Merino precoz, Berrichon du Cher, Fleischschaf...ect). Por tanto, el objetivo claro de obtener mediante cruzamiento un cordero mejorado (F1) como producto comercial procedente de progenitores mejorados en pureza, tanto por su componente aditivo, como por su habilidad para el cruzamiento. En el programa se establece una clasificación de las ganaderías de la cooperativa en tres estratos, el primero de los cuales es el selectivo, donde ganaderías de élite de Merinos Autóctonos y razas precoces son sometidos a control funcional y genealógico y sus ganaderías son conectadas genéticamente con inseminación artificial. Un segundo estrato de multiplicación, está formado por ganaderías dedicadas a producir animales de reemplazo en pureza y a gran escala, tanto para la base materna Merina, como para los padres precoces. Finalmente, un gran estrato productivo de ganaderías dedicadas a la obtención de corderos F1 comerciales homogéneos y mejorados, desde el cruce de hembras Merinas y sementales precoces.

Los trabajos incluidos en la presente tesis doctoral se plantean en objetivos de investigación y desarrollo conducentes a dotar de base científica el programa de cría y mejora genética de OVISO. Para ello, hemos desarrollado el estudio en cinco fases correspondientes a cinco capítulos; en una primera fase se ha analizado mediante marcadores genéticos microsátélites la diversidad genética, la estructura genética y las relaciones genéticas existentes en un grupo de ganaderías Merinas entre ellas y de éstas con otras razas de la misma especie ovina. En la segunda fase, se evaluaron los efectos

no genéticos que afectan el crecimiento de los corderos; caracterizándose en una tercera fase, las curvas de crecimiento desde el nacimiento hasta la entrada a los centros de cebo de las tres poblaciones de corderos mayoritarios en el grupo cooperativo (Merinos, Fleischschaf y cruzados). Sigue una cuarta fase basada en fundamentos de genética cuantitativa que se centró en la realización de la primera evaluación genética y el cálculo de tendencias genéticas de la población, así como en la obtención de parámetros genéticos. Finalizando con una quinta fase focalizada en herramientas genómicas, donde se inicia la implementación de las técnicas de selección asistida por marcadores, planteando un estudio de asociación entre datos fenotípicos (Pesos-Edades de corderos Merinos) con los genotipos paternos de SNPs relacionados con genes vinculados a características de crecimientos y calidad de la carne.

En el primer capítulo (Caracterización genética y estudio de la estructura poblacional del ovino Merino de la cooperativa Oviso) se realizó la caracterización genética y estructura de la población de raza Merina existente en la cooperativa, además de verificar el grado de pureza, posibles introgrésiones y se evaluó la subestructura genética Merina de cada ganadería. En este estudio preliminar se analizaron 593 individuos merinos pertenecientes a 15 ganaderías representativas de las distintas regiones y ecosistemas en los que se distribuyen los animales de la cooperativa, y se genotipificaron para 38 microsatélites de ADN. Además, se incluyó a título de referencia (outgroups) la información de siete razas adicionales del contexto (Merino precoz, Merino negro, Lojeña, Lacaune, Ile de france, Berrinchon du cher y Fleischschaf, así como una población de Merino ancestral de Pozoblanco). Los fragmentos de ADN obtenidos de las muestras biológicas y amplificados mediante PCR fueron secuenciados en un equipo ABI3130XL (AppliedBiosystems, Foster City, CA, USA). Los análisis estadísticos se realizaron en dos etapas, a nivel de razas incluyendo todas las poblaciones implicadas; y en segundo lugar a nivel intraracial incluyendo sólo las 15 ganaderías merinas. Con el programa Genescan Analysis v 3.1.2 se obtuvo el tamaño de los fragmentos y con Genotyper® 2.5 se identificaron los diferentes alelos presentes en cada locus. Para evaluar la variabilidad genética dentro de cada población, se calcularon los siguientes parámetros: el número medio de alelos por locus (NA) y su desviación estándar (NASD), las heterocigosis esperada (H_e) y observada (H_o) con el programa MICROSATELLITE TOOLKIT. Las pruebas de equilibrio Hardy-Weinberg (HW) a nivel de cada marcador en cada población, y también para las poblaciones estudiadas se realizaron con GENEPOP v. 3.1c. Además, se estimó la riqueza alélica y los alelos privados mediante el software HP RARE, v. 2.9.3. Se realizaron análisis de componentes principales por medio del programa GENEPOP v. 3.1c, así como el análisis de distancias genéticas DA y de Reinolds con el software Populations 1.2.28 construyéndose árboles de vecindad con el software TreeView. Finalmente se realizaron análisis de asignación individual con el software Structure v2.4.3, que nos permitió establecer las estructuras poblacionales a nivel inter e intraracial. Todas las razas estudiadas se mostraron en desequilibrio de Hary-Weimberg, si bien la raza Merina fue la única en la que el desequilibrio fue generalizado, probablemente debido a la diversidad de gestión reproductiva, al aislamiento y a migraciones exóticas de sus ganaderías. Fleischschaf y Merino Precoz fueron las razas más influyentes sobre el grupo formado por el Merino, el Merino Negro y Lojeño, mientras que Ile de France y Berrinchon fueron poco influyentes. El Merino de Pozoblanco ofreció unos resultados que refuerza la hipótesis de su ancestralidad. Los resultados mostraron la gran variabilidad genética intra racial de la

raza Merina en comparación con las otras razas estudiadas, con una heterocigosidad de 0.68. Probablemente favorecido por su amplia distribución geográfica y ecológica, pero también por la introgresión de razas exóticas en su pasado reciente. Las explotaciones Merinas estudiadas mostraron un doble patrón genético. Mientras que algunas mantenían una alta definición y homogeneidad interna fruto de su genuinidad y aislamiento reproductivo, otras mostraron una alta diversidad interna justificable por su apertura reproductiva en algunos casos, y por cruzamientos recientes con otras razas en otros casos. El análisis de la distancia, la estructura, como asignación individual, demostraron un grado de migración desde otras razas mucho menor a lo esperado, aunque en algunos individuos y explotaciones estas influencias son claras y justifican el proceso de “merinización” comenzado. El análisis general de los resultados intra raciales del Merino obtenidos en este trabajo puede sugerir la existencia de subgrupos genéticos dentro de la raza. Este capítulo nos ha dejado herramientas de gran utilidad para marcar las directrices genéticas de cada ganadería en el proceso merinizador de la base materna y homogeneizador del producto final.

En el segundo capítulo (Efectos de los factores no genéticos sobre los rasgos de crecimiento en corderos producidos en el contexto Cooperativo de Oviso) se evaluó la magnitud de los efectos de los factores no genéticos que afectan a la producción extensiva ovina desde el nacimiento hasta el postdestete, evaluándose los registros productivos de corderos de tres grupos genéticos de corderos (Merino y Fleischschaf puros, y corderos cruzados procedentes del cruce de Merino*Fleischschaf). El crecimiento se valoró en cuatro etapas, relacionadas con la fecha en la que se realizó el control de cada pesada en campo, siendo; P0) el peso controlado al nacimiento, P1) peso intermedio o destete temprano, P2) destete o tardío, P3) peso de salida de los corderos de la finca al cebadero. Este estudio se realizó con 18123 observaciones de pesos realizadas sobre 6885 corderos pertenecientes a 14 ganaderías socias de Oviso S.C.L durante 6 años. Los análisis estadísticos univariantes y multivariantes se realizaron con el software de IBM SPSS V.21. El modelo de estudio consideró siete factores no genéticos; año de nacimiento (A), época de nacimiento (E), ganadería (H), tipo de cubrición (M), grupo genético (B), sexo (S) y tipo de parto (T), del mismo modo se incluyeron cuatro interacciones dobles H*A, H*E, M*B y B*T, como covariable se consideró la edad del cordero. Los resultados mostraron que los factores E, H, S, B, T y la interacción doble H*E, presentan efectos altamente significativos en todas las etapas de pesos y en las ganancias medias diarias para el tramo P0-P3 (GMD0-3). En la población de corderos de la cooperativa se observó una elevada variabilidad fenotípica para todos los efectos estudiados, como demostraron los elevados valores de los coeficientes de variación medios de las diferentes etapas de pesos y crecimientos. Los resultados obtenidos en este capítulo, nos hacen reflexionar sobre posibles mejoras de producción en nuestras ganaderías. En primer lugar, los sistemas de cría implantados de tres partos en dos años son ventajosos para las demandas del mercado con una producción de cordero constante a lo largo del año, pero no para el crecimiento ralentizado de los corderos nacidos en la época de verano. En segundo lugar, la principal causa de las diferencias de crecimiento de los corderos entre ganaderías sobre todo en las primeras etapas de vida, fuese las condiciones de manejo de preparto y postparto. En tercer lugar, el dimorfismo sexual fue evidente desde el nacimiento, por lo que sería conveniente una vez que los corderos están destetados realizar la separación por sexos, con el objetivo de mejorar el cebo en la ganadería y no esperar a ser realizada esta diferenciación de sexos en los cebaderos. En cuarto lugar, se puso de manifiesto el amplio

margen de mejora, a través de la inseminación artificial con machos mejorantes, evidenciándose el mayor crecimiento a partir de la etapa P2 (de 36 a 60 días) y mejor GMD0-3 de los corderos procedentes de inseminación artificial. Por último, la obsesión de los ganaderos de aumentar la prolificidad, puede ser un error bajo algunas condiciones de producción, puesto que los corderos de partos múltiples crecen menos y con ello alcanzan el peso comercial más tarde. Por tanto, esta práctica debe valorarse en función del sistema de manejo y para cada ganadería.

En el tercer capítulo (Caracterización de las curvas de crecimiento comercial de los corderos Merino, Fleischschaf y cruzados en un contexto de economía asociativa) se analizaron el comportamiento matemático del desarrollo corporal de corderos, desde el nacimiento hasta la entrada a los cebaderos cooperativos, mediante modelos no lineales de curvas de crecimiento comercial de los tres grupos genéticos de corderos mayoritarios: Merinos y Fleischschaf en pureza, y corderos cruzados procedentes del cruce de Merino*Fleischschaf. Se incluyeron los datos de peso-edad recogidos durante 2013 al 2016, de 9846 corderos de ambos sexos pertenecientes a 14 ganaderías a través de los tres grupos genéticos. Se estudiaron cinco de los modelos más citados (Brody, von Bertalanffy, Verhulst, Logistic y Gompertz), utilizando el coeficiente de determinación, el error cuadrático medio, el número de iteraciones, el coeficiente de información Akaike y la coherencia biológica de los parámetros estimados como mejores criterios de ajuste. El conjunto de datos incluye pesos de cordero en diferentes edades y sexos, agrupados en 9 niveles de edad, para un total de 23.299 registros de peso. Los modelos fueron ajustados de acuerdo con el procedimiento de regresión no lineal (NLR) del paquete estadístico IBM SPSS v.21. Cuatro de los cinco modelos de curva de crecimiento probados en el presente estudio (Von Bertalanffy, Verhulst, Logistic y Gompertz) fueron adecuados para el estudio de crecimiento comercial en los tres grupos genéticos criados en un contexto cooperativo de OVISO. Un quinto modelo, el de Brody, no convergió para ningún grupo. El modelo de von Bertalanffy fue el que mejor se ajustó a los corderos de ambos sexos para la raza Merina, mientras que el modelo de Verhulst se adaptó mejor a los corderos Fleischschaf y cruzados. A diferencia de las razas puras, los corderos cruzados no mostraron dimorfismo sexual en todos los parámetros derivados de las curvas, mostrando cierta proximidad entre sexos para algunos de ellos. Nuestros hallazgos demostraron que las estrategias de cruzamiento implementadas en el programa de mejoramiento buscando complementariedades y / o heterosis no están logrando los resultados esperados, lo que nos lleva a recomendar probablemente una nueva estrategia en el programa de mejoramiento genético. También se encontró que los corderos Merino españoles concebidos mediante inseminación artificial exhibían un mejor rendimiento que los concebidos naturalmente, por tanto, debería impulsar a los ganaderos a utilizar esta herramienta para promover la difusión genética de sementales mejorados.

En el cuarto capítulo (Cálculo de parámetros genéticos, estimación de valores de cría y valoración de tendencias genéticas en el programa interracial de mejora de OVISO) se abordaron tres objetivos relacionados con el desarrollo del programa de mejora genética interracial de la cooperativa OVISO, que fueron la estimación de parámetros genéticos de los criterios de selección cárnicos en la población; el cálculo de valores genéticos en los candidatos a reproductores para esos criterios además de elaborar los rankings de sementales de Merino y Fleischschaf calculados a partir de un índice genético combinado (ICOMe y ICOFlei) para cada raza pura y finalmente el estudio de tendencias

genéticas y fenotípicas en el programa. Se calcularon los parámetros genéticos y componentes de (co) varianza en los rasgos de pesos al nacimiento (PN), 30 días (P30), 45 días (P45) y 60 días (P60) de edad, y para las ganancias medias diarias desde el nacimiento hasta 30 (GMD0-30), 45 (GMD0-45) y 60 días (GMD0-60) de la población Interracial ovina de la cooperativa OVISO. Los registros individuales de 9030 corderos de las poblaciones Merinas (7279), Fleischschaf (965) en pureza y cruzados de madre Merina y Padre Fleischschaf (786), fueron recolectados durante un período de 17 años en 25 ganaderías. Los componentes de (Co) varianzas y los parámetros genéticos correspondientes se estimaron con un Modelo Animal incluyendo efectos maternos y ambientales permanentes bajo el método de Máxima Verosimilitud Restringida utilizando el programa MTDFREML. Las estimaciones de heredabilidad directa (h^2_d) para PN, P30, P45, P60, GMD0-30, GMD0-45 y GMD0-60 fueron de 0.14, 0.26, 0.46, 0.49, 0.52, 0.63 y 0.52, respectivamente. Las estimaciones de heredabilidad materna (h^2_m) fueron 0.12, 0.14, 0.12, 0.16, 0.13, 0.28 y 0.16, respectivamente. Las correlaciones entre efectos directos y maternos (ram) fueron negativas para pesos y ganancias, excepto para los pesos PN y P30. Los efectos ambientales permanentes (C2) representaron el 18% de la varianza fenotípica para PN, para el resto de rasgos de pesos y ganancias no fueron significativos. Los resultados mostraron que las influencias maternas sobre los rasgos estudiados aumentaron a medida que el cordero avanzaba en edad. Con respecto a los valores genéticos, se apreciaron en casi todas las variables post destete estudiadas un sesgo positivo de los valores genéticos promedio directos y un sesgo negativo de los correspondientes valores genéticos promedio maternos, esto nos lleva a pensar a priori que la selección masal aplicada hasta el inicio del presente programa ha favorecido el crecimiento frente a la maternalidad, comportamiento cuestionable en la población Merina autóctona, que deberá corregirse en el futuro. Los sementales de referencia no ocupan los primeros puestos en los rankings, lo que evidenció que eran elegidos bajo criterios erróneos, por lo que debemos realizar los correspondientes ajustes, para maximizar la difusión de la mejora. Las tendencias genéticas directas para PN, P30, P45 y P60 fueron -0.001, 0.038, 0.018, -0.010 kg/año, respectivamente. Estas tendencias genéticas directas fueron significativas ($P < 0.001$) para todos los rasgos con la excepción de P60. Las tendencias genéticas maternas para PN, P30, P45 y P60 fueron -0.000, 0.007, 0.002, 0.003 kg por año, respectivamente, y solo fue significativa ($P < 0.001$) para P30. Las tendencias fenotípicas para PN, P30, P45 y P60 fueron 0.058, 0.059, 0.036 y 0.226 kg/año, respectivamente. Las tendencias fenotípicas fueron todas significativas ($P < 0.001$). En esta primera evaluación genética, las ganancias genéticas anuales para los efectos genéticos aditivos directos y maternos de los rasgos estudiados fueron bajas, permanecido la población ovina de OVISO inmóvil desde el punto de vista genético, identificando como principal causa la falta de selección adecuada, basada principalmente en características fenotípicas y no funcionales.

En el quinto capítulo (Detección de marcadores polimórficos relacionados con genes candidatos para la selección asistida en un programa de mejora de ovino de carne en un contexto cooperativo) se estudió la relación de una batería de marcadores SNPs (polimorfismos de una sola base) con la expresión de genes mayores relacionados con los caracteres de peso y crecimiento, con el objetivo de sentar las bases de aplicación en una Selección Asistida por Genes/Marcadores futura. Para ello se investigó la asociación entre los datos fenotípicos de pesos controlados sobre 2404 corderos merinos y los genotipos paternos para marcadores SNPs relacionados con 9 genes de acción mayor sobre rasgos

de crecimiento y calidad de la carne y canal. El crecimiento se valoró en cuatro etapas de pesos; al nacimiento, a los 30, 45 y 60 días. Se recogieron muestras de sangre de 35 sementales de raza Merina pertenecientes al programa de cría y mejora de la cooperativa OVISO. Se extrajo ADN genómico usando un kit de purificación comercial. Secuenciándose en ellas algunas regiones polimórficas de los genes implicados, utilizando los cebadores correspondientes, mediante el kit de PCR Platinum High Fidelity (LifeTechnology). El producto de las PCR se ha secuenciado por la técnica Sanger utilizando el servicio de Macrogen (Korea). Los fenogramas obtenidos se analizaron con el programa MEGA v.7.0 para buscar y validar las mutaciones. Las rawdata de las muestras secuenciadas se han alineado primero entre ellas utilizando el algoritmo CLUSTALW con los parámetros de default y sucesivamente se ha repetido el proceso con el algoritmo BLAST que interroga las secuencias en análisis con la base de datos en Genbank. Una vez determinado el punto polimórfico la región de 100 bases ante y después de la mutación se ha exportado para el diseño del ensayo de genotipado con un ensayo de KASP (KompetitiveAlleleSpecific PCR) que consiste en dos primers específicos de cada alelo y de un sistema de detección FRET (fluorescenceresonanceenergy transfer). El proceso de genotipado se ha llevado a cabo en la empresa LGCgenomics. Los resultados finales se visualizaron y exportaron mediante el software Klustercaller. El estudio de asociación se realizó mediante un análisis de efectos fijos, entre los que se incluía el factor genotipo paterno como fuente de variación para cada uno de los rasgos de crecimiento mencionados, empleándose para ello el procedimiento PROC GLM del paquete estadístico SAS v.9.0. Los pesos de los corderos para cada genotipo paterno se compararon mediante medias corregidas por mínimos cuadrados (LSM) para cada gen. Los resultados mostraron que los genes GHRHR, GHR, CALP, CLPG y MSTN fueron polimórficos en la raza Merina. Mientras que, el CAST, IGF1 y LEP resultaron monomórficos o con bajas frecuencias en la raza, retirándose del análisis estadístico. El análisis multifactorial evidenció asociaciones significativas de los genes con ciertas etapas de peso: GHRHR (P45, P60), CLPG (P30) y MSTN (PN, P30). El análisis unifactorial presentó que los genes GHRHR, GHR, CAPN, CLPG y MSTN podría considerarse como genes candidatos de selección para los rasgos de crecimiento de los corderos merinos. Con una futura integración de esta metodología dentro del programa de cubriciones de la raza Merina de la cooperativa OVISO, podrían establecerse las bases para la puesta en marcha de una línea de mejora genética vía paterna de los rasgos de pesos y crecimiento basada en la Selección Asistida por estos marcadores.

Por tanto, con la información obtenida y las conclusiones extraídas es este estudio muestran una aplicabilidad directa en el desarrollo y la gestión del programa de mejora genética interracial cooperativo de OVISO S.C.L.

Summary

This thesis was born with the intention of contributing to the modernization and improvement of the competitiveness of the production system of the cooperative OVISO S.C.L., working on the genetic basis of their animals. In general, sheep meat that represents the cooperative grouping OVISO is characterized by a production based on the indigenous Merino breed as maternal substrate and a great paternal genetic diversity, also distributed over a broad base territory. This dispersion over the territory together with a broad animal based genetic diversity translates into large flocks' heterogeneity both in terms of the genetic basis and the production system that they determine, in a great heterogeneity of the products which is shown in the bait process, in which we find lambs with different conversion rates, levels of fat, growth capability, formats etc., something that hinders the commercialization of a homogeneous product, with the consequent added-value loss.

For this reason, OVISO began to implement a plan of crossbred breeding in 2013 which standardised the entrance of genetics in purity on farms, and regulated the crosses intended for the production of meat according to the criteria of productivity linked directly to the profitability of the system. The program did bet by the Merino breed as maternal base because of its high rusticity characteristics, good capacity of adaptation to different environments, long period of sexual activity and good fertility; and exploiting their complementarity and combining ability with a paternal basis selected for meat traits, from some prococe breeds (Ile de France, Merino Precoce, Berrichon du Cher, Fleischschaf... among others). Therefore, the neat goal of obtaining an improved Lamb (F1) through crossbreeding as a commercial product derived from parents bred in purity, both for its additive component and for its ability to crossbreeding. The program establishes a classification of flocks of the cooperative in three layers, the first of which is the selective one, where local elite flocks of Merino and precoce breeds are subjected to functional and parentage controls and their farms are genetically connected through artificial insemination. A second layer of multiplication, is formed by farms dedicated to produce replacement animals in purity and at a large scale, both for the Merina maternal base, and precoce sires. Finally, a great productive stratum of farms dedicated to obtaining homogeneous commercial and improved F1 lambs, from crossbreeding Merino females and precoce sires.

The works included in this doctoral thesis are presented in research and development objectives with the aim to provide the breeding program and genetic improvement of OVISO with scientific basis. To this end, we have developed the study in five phases corresponding to five chapters; In the first phase we have analyzed the genetic diversity, genetic structure and genetic relationships existing among a group of merino farms and these with other breeds of the same ovine species using microsatellite genetic markers. In a second phase, the non-genetic effects affecting the growth of lambs were assessed; in a third phase, the curves of growth from the birth to the entrance to feedlot of the three populations of majoritary lambs in the cooperative Group (Merinos, Fleischschaf and crosbred). A fourth phase based on the fundamentals of quantitative genetics that focused on the realization of the first genetic evaluation and the calculation

of genetic trends of the population, as well as in obtaining genetic parameters. We finished with a fifth phase focused on genomic tools, where the implementation of the techniques of selection assisted by markers was initiated, carrying out a study of association between phenotypic data (weights-ages of merino lambs) with the SNPs' paternal genotypes related to the genes linked to growth and meat quality traits.

In the first chapter (Genetic characterization and study of the population structure of the Merino sheep breed of the Oviso Cooperative), we carried out the genetic characterization and population structure of the Merino breed of the cooperative, while verifying the purity degree, introgressive hybridizations and the Merino genetic substructure of each farm. We have analyzed a total of 593 Merino individuals belonging to 15 farms and genotyped using 38 microsatellite DNA. We included the information of seven additional breeds (outgroups) of the same context as a reference (Merino Precoce, black Merino, Lojeña, Lacaune, Ile de France, Berrinchon du cher and Fleischschaf). The DNA fragments obtained from biological samples and amplified using PCR were sequenced on a computer ABI3130XL (AppliedBiosystems, Foster City, CA, USA). Statistical analyses were carried out in two stages, at a breed level including all the populations involved; and a second intraracial level, only including the 15 Merino farms. With Genescan Analysis v 3.1.2 we obtained the size of the fragments and with Genotyper® 2.5 the different alleles present at each locus were identified. To evaluate the genetic variability within each population, the following parameters were calculated: the average number of alleles per locus (NA) and its standard deviation (NASD), the expected (H_e) and observed (H_o) heterozygosity with the MICROSATELLITE TOOLKIT program. The tests of Hardy-Weinberg equilibrium (HW) at the level of each marker in each population, and also at the populations studied were performed using GENEPOP v. 3.1c. Furthermore, allelic richness and private alleles were estimated using the HP RARE, v. 2.9.3 software. Principal components analyses were performed with GENEPOP v. 3.1c, as well as the analysis of genetic distances (D_A) and Reinolds' with the software Populations v. 1.2.28, building linkage trees with the software TreeView. Finally, individual assignment was carried out with the software Structure v2.4.3, which allowed us to establish the population structure at both an inter- and intraracial level. All the breeds studied showed Hary-Weimberg disequilibrium, even though the Merino breed was the only one in which such disequilibrium was generalized, probably due to the diversity found in reproductive management, isolation and exotic migration of its farms. Fleischschaf and Merino precoce were the most influential breeds on the group comprised by the Merino, Merino black and Lojeño. Ile de France and Berrinchon were little influential. The Merino population from Pozoblanco reported results that reinforce the hypothesis of its ancestry. The results report the great intra racial genetic variability of the Merino breed when compared to other breeds studied, with a 0.68 heterozygosity, which may suggest the existence of genetic subgroups within the breed, what may be justified by its broad geographic or ecological distribution, but also by the introgression of exotic breeds in its recent past, while the distance and structure analysis and the individual assignment, showed a much lower degree of migration from other breeds than expected. This methodology has proved its efficiency in the allocation of individuals to populations, which will be very useful in the genetic program of OVISO involving all its stock.

In the second chapter (Effects of nongenetic factors on growth traits in lambs produced under the cooperative context of OVISO), we assessed the productive records of lambs of three genetic groups (pure Merino and Fleischschaf, and crossbred lambs (Merino * Fleischschaf cross) to evaluate the non-genetic factors that affect sheep extensive production from birth until the post weaning stage. Growth was evaluated in four stages, relating it to the date on which each weight measure was taken in field, with P0) being the weight registered at the birth, P1) intermediate weight or early weaning, P2) weaning or late weight, P3) the weight of lambs when they leave the farm to start the feedlot stage. This study was conducted with 18123 observations of AV performed on 6885 lambs belonging to 14 farms that had been partners of OVISO SCL for 6 years. Univariate and multivariate statistical analyses were performed with IBM SPSS V.21 software.

The study model considered seven non-genetic factors; year of birth (A), season of birth (E), farm (H), breeding type (M), genetic group (B), sex (S) and type of delivery (T). It also included four double interactions H * A, H * E, M * B and B * T. The age of the lamb was included as a covariate. Results showed that factors E, H, S, B, T and double interaction between H* E highly significantly differed at all weight stages and in the daily average gain for the P0-P3 (GMD_{0.3}) section. In the population of lambs of the cooperative, we observed a high phenotypic variability for all the effects studied, as demonstrated by the high average values of the variation coefficients for the different stages of weights and growths. The results obtained in this chapter, make us think on possible improvements in the production in our farms. First, the implanted breeding system of three deliveries each two year is advantageous for market demands with constant lamb production throughout the year, but not for the slow growth of lambs born in the summer season. Secondly, the main cause of the differences in the growth of lambs among stockbreeding especially in the early stages of life, was the conditions of management of prepartum and postpartum. Third, sexual dimorphism was evident from birth, so it would be convenient, once lambs are weaned, to segregate them by sexes, aiming to improve feedlots in the farm and not wait to be done this Differentiation of sexes in the feedlots. Fourth, a wide margin of improvement was revealed, through artificial insemination with breeding males, demonstrating the highest growth from P2 stage (from 36 to 60 days) and better GMD0-3 of lambs from artificial insemination. Finally, the obsession of the farmers to increase the prolificacy, can be a mistake under some production conditions, since the lambs from multiple deliveries grow less and thus reach the commercial weight later. Therefore, this practice should be assessed according to the management system and for each farm.

In the third chapter (Characterization of the commercial growth curves of Merino, Fleischschaf and crossbred lambs in an associative economy context), we analyse the mathematical behaviour of body development of lambs from their birth until the entered to cooperative feedlots, through nonlinear commercial growth curve models of the three majoritarian lamb genetic groups: Merino and Fleischschaf in purity, and Merino*Fleischschaf crossbred lambs. We examined commercial growth curves of three sheep breeds in a second-grade cooperative context, with Spanish Merino used as maternal base, Fleischschaf used as paternal base, and crossbred 50 % lambs as

commercial product. We included weight-age data collected over 2013-2016, from 9846 lambs of both sexes belonging to 14 herds across the three breeds. Five of the most often-cited models (Brody, von Bertalanffy, Verhulst, Logistic, and Gompertz) were studied, using the determinative coefficient, mean square error, number of iterations, Akaike information coefficient, and the biological coherence of the estimated parameters as best fitting criteria. The dataset included lamb weights at different ages and sexes, grouped across 9 age levels, for a total of 23.299 weight records. Models were fitted according to non-linear regression. A fifth model, Brody's, did not converge for any group. The von Bertalanffy model was found to best fit lambs of both sexes for the Spanish Merino breed, whereas the Verhulst model best fit Fleischschaf and crossbreed lambs. By contrast to pure breeds, crossbred lambs did not show sexual dimorphism in all the parameters deriving from the curves, showing certain proximity between sexes for some of them. Our findings demonstrate that the crossbreeding strategies implemented in the breeding program seeking complementarities and/or heterosis are not achieving the expected results, leading us to probably recommend a new strategy in the breeding program. We also found that Spanish Merino lambs conceived using artificial insemination exhibited better performance than those conceived naturally likely due to superior genetics of carefully selected sires.

In the fourth chapter (calculation of genetic parameters, estimation of breeding values and estimation of genetic trends in crossbreeding OVISO breeding program). We calculated genetic parameters and components of (co) variance from the features of weight at birth (PN), at 30 days (P30), at 45 days (P45) and at 60 days (P60) of age, and for the daily average gains from birth to 30 (GMD_{0-30}), to 45 (GMD_{0-45}) and to 60 days (GMD_{0-60}) in the Interracial sheep population of the cooperative OVISO. Individual records of 9030 lambs from the Merino (3269), Fleischschaf (365) in purity and Merino mother and Fleischschaf father crossed (5396) populations, were collected over a period of 17 years at 25 farms. The components of (Co) variances and corresponding genetic parameters were estimated with an Animal model including maternal and permanent environmental effects under the method of maximum restricted likelihood using the program MTDFREML. Estimates of direct heritability (h^2_d) for PN, P30, P45, P60, GMD_{0-30} , GMD_{0-45} and GMD_{0-60} were 0.14, 0.26, 0.46, 0.49, 0.52, 0.63 and 0.52, respectively. Estimates of maternal heritability (h^2_m) was 0.12, 0.14, 0.12, 0.16, 0.13, 0.28 and 0.16, respectively. Correlations between direct and maternal effects (r_{dm}) were negative for the different weight measures and gains, except for PN and P30 weight. Permanent environmental effects (C) represented 18% of the phenotypic variance for BW, for the rest of features of weight measures and gains were non-significant. The results showed that maternal influences on the studied traits increased as the lamb progressed in age. As second and third objective, estimated breeding values (BV) of the population, as well as the development of stud rankings of the Merino and Fleischschaf rams calculated from a combined genetic index (ICO_i and ICO_{Flei}) for each purebred. And, finally, genetic and phenotypic trends for characters of weights are estimated. For PN, P30, P45 and P60 direct genetic trends were - 0.001, 0.038, 0.018, - 0.010 kg/year, respectively. Direct genetic trends were significant ($P < 0.001$) for all traits except for P60. Maternal genetic trends for PN, P30, P45 and P60 were -0.000, 0.007, 0.002, 0.003 kg per year, respectively. The maternal genetic trend was significant ($P < 0.001$) for P30. Phenotypic trends for PN, P30, P45 and P60 were 0.058, 0.059, 0.036 and 0.226 kg/year, respectively. Phenotypic trends were all significant ($P < 0.001$). In this first breeding evaluation, annual genetic

gains for direct and maternal additive genetic effects of the studied traits were low, what highlighted the lack of adequate, mainly based on phenotypic characteristics selection as the main cause. Hence, the OVISO cooperative group has launched its interracial of breeding, through the selection of Merino and Fleischschaf breeding males.

In the fifth chapter (detection of polymorphic markers associated with candidate genes for selection in a breeding program for sheep meat in a cooperative context), we studied the relationship of a battery of SNPs (single base polymorphisms) markers with the expression of major genes related to weight and growth traits, with the aim of laying the basis for the application of the future Gene marker assisted selection. So that, we investigated the association between phenotypic data from AV controlled 2404 merino lambs and the parental genotypes for SNP markers associated with 9 genes for major action on traits of growth and quality of the meat and carcass. Growth was evaluated in four stages of weights; at birth, at 30, 45 and 60 days. We collected blood samples from 35 Merino breed sires belonging to the breeding and improvement of the OVISO cooperative program. Genomic DNA was extracted using a commercial purification kit. Sequencing some polymorphic regions of genes involved, using the appropriate primers, using the PCR Platinum High Fidelity (LifeTechnology). The PCR product has been sequenced through the Sanger technique using Macrogen (Korea). The obtained phenograms were analyzed with the MEGA v.7.0 software to search and validate the mutations. The rawdata of sequenced samples were first ranked using the CLUSTALW algorithm with default settings and we repeated the process with the BLAST algorithm, which matches the sequences in the analysis with those present in the database in Genebank. Once the polymorphic point region has been determined, 100 bases before and after mutation has been exported for the design of the trial of genotyping with an assay by KASP (KompetitiveAlleleSpecific PCR) consisting of two specific primers for each allele and of a FRET (fluorescenceresonanceenergy transfer) system of detection. The genotyping process was carried out by the LGCgenomics company. The final results were visualized and exported using the Klustercaller software. The study of association was performed using an analysis of fixed effects, among which we included the parental genotype factor as a source of variation for each of the above-mentioned growth traits, using the PROC GLM procedure of the statistical SAS v.9.0 package. Weights of the lambs for each parental genotype were compared using the means corrected by least squares (LSM) for each gene. Results showed that the GHRHR, GHR, CALP, CLPG and MSTN genes were polymorphic in the Merino breed. While, the CAST, IGF1, and LEP were monomorphic and presented low frequencies in the breed, thus being discarded from the statistical analysis. The multifactorial analysis showed significant associations of genes with certain stages of weight: GHRHR (P45, P60), CLPG (P30), and MSTN (PN, P30). Univariate analysis showed that GHRHR, GHR, CAPN, CLPG and MSTN genes may be considered candidate genes for the selection of growth traits of Merino lambs. With a future integration of this methodology within the mating breeding program of the Merino breed of the OVISO cooperative, could lay the basis for the implementation of a genetic marker-assisted breeding line for weights and growth traits through sires.

Therefore, the information obtained and the conclusions drawn by this study show a direct applicability in the development and management of the crossbreeding breeding program of the OVISO S.C.L. cooperative

Introducción y Objetivos

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Introducción

El sector de ovino de carne nacional actual, sigue caracterizado por la misma problemática de la década anterior: reducción de censos, baja productividad del sector, falta de renuevo generacional...ect. Por otro lado, según el Servicio General de Estadísticas perteneciente al Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio Ambiente (MAPAMA), España continúa siendo el segundo país de la Unión Europea con mayor número de cabezas ovinas (con el 19% del censo comunitario en 2016), superado por Reino Unido (27% del censo total), aunque con una tendencia negativa de reducción de censos iniciada en el año 2006, la cual continua en la actualidad.

El sector ovino en España representa el 4.9% de la producción final ganadera. Las cinco comunidades autónomas, que representan el 80% de censo ovino nacional, son Extremadura con un 21%, seguida por Castilla y León (con un 19%), Castilla la Mancha (16%), Andalucía (14%) y Aragón (10%). El ovino español tiene una gran importancia por dos aspectos; la primera por la diversidad y riqueza genética existente, representadas por un gran número de razas autóctonas y foráneas, especializadas en la producción láctea, cárnica e incluso en los últimos años el auge positivo de la producción lanera; y la segunda referida al amplio y variado ámbito geográfico en donde se desarrolla. Prácticamente el 90% del censo se ubican en las zonas rurales de las regiones mediterráneas, donde la disponibilidad de vegetación es muy variable, abarcando desde regiones áridas o semiáridas, con baja o nula producción herbácea y sujeta a una fuerte estacionalidad, hasta zonas con elevada disponibilidad de pastos sin verse afectado la producción herbácea por las estaciones climáticas. Así se definen diversos modelos de explotación ovina más o menos intensificados: intensivos, extensivos o semiextensivos, según las posibilidades en las que se desarrolle la actividad ganadera y la raza a explotar.

Al localizarse principalmente las cabañas en zonas rurales ejercen un importante papel económico en el territorio, manteniendo la población rural, además del beneficio medioambiental, siendo un pilar para mantener el equilibrio sostenible de los hábitats rurales. En el contexto descrito se desarrollan las tres razas autóctonas con mayor censo de ovino en España con una orientación principalmente cárnica: Merino español, Rasa Aragonesa y Segureña.

La raza Merina es indudablemente la más emblemática en el territorio español, no sólo por su importancia económica y por el número de animales, sino también por su importancia histórica, siendo base en la formación de otras nuevas razas, participando así en la mejora de la cabaña ovina mundial (Esteban, 1994; Esteban Muñoz, 2003; MAPAMA, 2011).

Los principales núcleos de explotación de ovino merino se localizan en las comunidades de Extremadura, Andalucía, Castilla y León y Castilla-La Mancha, a pesar de estar presente en todo el territorio nacional. La raza merina adquiere carácter universal a partir del último tercio del siglo XVII, cuando se legaliza la salida de animales en pureza hacia otros países, estando en la actualidad presente en los cinco continentes (MAPAMA, 2011). Es un hecho que la raza Merina, se localiza en la parte meridional de la península

ibérica, donde se concentra en la actualidad el mayor porcentaje de su censo, constituyendo, por tanto, la reserva genética del Merino Español.

En los tratados de Etnología y Zootecnia, el Merino se encuadran como animales con perfiles recto en hembras y subconvexos en machos, eumétricos y de proporciones medias. Sin embargo, se aprecian diferencias morfológicas entre sus estirpes, principalmente aquellas con una orientación para la producción de carne, presentando formas más longuilíneas con respecto a estirpes laneras (Arrebola Molina, 2004). Morfológicamente, se trata de una oveja de tamaño medio, caracterizada principalmente por su alta especialización en la producción de lana, gran capacidad de adaptación a distintos ambientes y por no sufrir de anestro estacional ni de lactación (MAPAMA, 2011).

El Merino se caracteriza por buena precocidad y largo periodo de actividad sexual, amplio margen de vida productiva (12 años), capacitada para gestar en cualquier época del año, cuando es sometida a un régimen de alimentación y manejo favorable. La prolificidad media es 1.4 corderos/oveja y con un bajo intervalo de partos de 195 días (Juárez Dávila and Horcada Ibáñez, 2010; MAPAMA, 2011).

Las grandes diferencias que existían según las áreas geográficas de explotación provocaban una gran variación en el desarrollo y formato de los ejemplares de la misma raza. Así mismo, el peso de los animales aumentó como consecuencia de la mejora de la alimentación y de los nuevos criterios de selección orientados a la producción de carne (Esteban Muñoz, 2003; Azor et al., 2008). Estos animales presentan dimorfismo sexual en cuanto al tamaño de los animales: las hembras entre 50 y 80 kg y en los machos entre 75 y 100 kg (Esteban Muñoz, 2003).

Sin embargo, después de la importante caída del precio de la lana, en los años 50-60 se decidió especializar la raza hacia la producción de carne, aprovechando su rico caudal genético (Sierra et al., 1998; Arrebola Molina, 2004). Como consecuencia, de esta nueva orientación productiva se produjeron importantes cambios en la explotación y manejo de la raza Merina, intensificación de los sistemas proliferando manejos semiextensivos; aumento de la prolificidad numérica, y por tanto nuevos criterios de selección de caracteres relacionados con la producción de carne (ritmo de crecimientos, rendimientos en mataderos y calidad de la carne). Como consecuencia se posicionaron los caracteres laneros en un segundo nivel de selección, a pesar de ser la principal característica que define la raza (Azor et al., 2005).

Esta nueva orientación hacia la producción de carne, lleva a la práctica del cruzamiento con otras razas derivadas del Merino como; Fleischschaf, Ile de france, Landschaf, Berrichonne du Cher, pero sobre todo con Merino Precoz (Sierra et al., 1998). Alcanzando esta coyuntura tal dimensión que se cuestionó la posibilidad de peligro de extinción de la raza Merina, por la tendencia hacia cruzamientos indiscriminados que dieron lugar a una gran población de animales cruzados, que hoy día se desea retornar a los efectivos puros, considerando a estos efectivos como “población merinizable” (MAPAMA, 2011).

Con el objetivo de prevenir la pérdida de pureza racial, en los años sesenta se tomaron dos medidas importantes para la conservación y puesta en valor de la raza; por un lado, la creación de la reserva del Merino en el Centro de Hinojosa del Duque, en Córdoba (1971) a partir de cinco líneas puras y por otro lado la creación de la Asociación

Nacional de Ganado Merino (ANCGM) y la puesta en marcha, por su parte, del libro Genealógico de la Raza (Sierra et al., 1998).

Desafortunadamente en aquellos años de inicio del libro genealógico de la raza Merina se carecía de herramientas genéticas para identificar animales con interferencias genéticas por el cruzamiento con machos mejorantes precoces.

Por estas razones, en el comienzo del presente estudio, nos encontramos en un contexto cooperativo, una cantidad importante de efectivos que manifiestan signos evidentes de influencias genéticas de razas foráneas, englobando en esa población “merinizable” a la que aludíamos, sobre la que debíamos aplicar algún tipo de medida para poner el suficiente orden en ellas para poder iniciar un programa de mejora eficiente.

Actualmente con la herramienta de los marcadores moleculares, se puede resolver la anterior problemática y averiguar posibles influencias genéticas de otras razas, incluso si están muy emparentadas, así como la estimación de la diversidad y la evolución genética dentro (intrapoblaciones) y entre poblaciones (interpoblaciones) en todas las especies animales (Jarne and Lagoda, 1996; Sunnucks, 2000).

Los marcadores microsatélites, son secuencias de ADN en las que un nucleótido o un fragmento de hasta miles de pares de bases se repite de manera consecutiva (Jeffreys et al., 1985). Según la longitud de la repetición se denomina ADN satélite, minisatélite o microsatélites, siendo estos últimos los marcadores más utilizados en los estudios de diversidad genética en animales domésticos (Sunnucks, 2000). Son, por tanto, una herramienta útil y relativamente fácil de examinar para una búsqueda de información básica (p. ej arboles filogenéticos y detección de genes de interés productivo) como aplicada (pruebas de paternidad, trazabilidad de alimentos y selección asistida por marcador).

Balloux and Lugon-Moulin (2002) indican que, los resultados obtenidos con el uso de marcadores también dependen de otros factores que generalmente no se pueden cuantificar, como son la comparación crítica e interpretación biológica sobre las poblaciones en estudio. A pesar de estas limitaciones, durante la última década, se han producido un gran número de estudios de diversidad y caracterización genética de ganado doméstico en todo el mundo (Baumung et al., 2004). Esta proliferación de estudios con microsatélites del ADN, *Rischkowsky and Pilling (2010)* señalan como causa la información útil que proporcionan sobre los orígenes, cruzamientos, y cambios en la diversidad genética, permitiendo tomar decisiones sobre la conservación de los recursos zoogenéticos (*Hodges, 2002; FAO, 2010a*). Sin embargo, presentan dos inconvenientes; el primero se debe a que la mayoría de estudios se limitan un número pequeño de razas, a menudo de un único país (*Baumung et al., 2004; FAO, 2010a*). El segundo inconveniente es el empleo de distintos sistemas de genotipaje causando variación entre estudios respecto al tamaño estimado de alelos en los mismos loci (*Vignal et al., 2002*).

Para resolver estas problemáticas, la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) colaboró con la Sociedad Internacional de Genética Animal (ISAG) para crear el Grupo Asesor ISAG-FAO sobre Diversidad Genética Animal para establecer normas de aplicabilidad, e incluían una lista de microsatélites de partida para las siguientes especies: bovino, gallinas, porcino y ovino (*FAO, 1998, 2004*). Dadas las diversas implicaciones biológicas y las numerosas técnicas de biología molecular, existen un amplio panel de decisión, por lo que la FAO (*FAO, 2010a*)

proponen unas recomendaciones para seleccionar un panel de microsatélites destinados a realizar estudios de diversidad, según los propósitos del estudio. A pesar de la tendencia de unificar metodologías, aún sigue siendo difícil de comparar los estudios por la variabilidad de métodos empleados.

En términos de diversidad genética y trascendencia socioeconómica, es un hecho, la importancia mundial del Tronco Merino en cuanto a censos de animales como raza fundadora de otras razas ovinas (Azor et al., 2004), por lo que es una importante fuente de diversidad genética. Motivo que suele llevar a distintos grupos de investigación nacionales e internacionales, a incluir al Merino como raza de referencia en sus estudio de caracterización genética (Quiroz et al., 2008).

Hasta el momento los microsatélites autosómicos han sido los marcadores más populares, para caracterizar la constitución genética de la población, estableciendo relaciones, describiendo su evolución histórica y la singularidad de las razas (Lenstra et al., 2012). Concretamente en ovino, podemos encontrar referencias bibliográficas de otros usos de los marcadores como son: la construcción de mapas genéticos (Maddox et al., 2001; Crawford et al., 2006; Kijas et al., 2012), la realización de pruebas de paternidad (Glowatzki-Mullis et al., 2007) y la detección de genes de interés productivo (Gutiérrez Gil et al., 2011; Daetwyler et al., 2012).

Una vez conocida y organizada la variabilidad genética existente dentro de nuestros efectivos en OVISO, ya podemos iniciar el programa de mejoramiento genético de las características de interés económico dentro de la población, para distinguir y seleccionar a aquellos individuos que por su potencial genético pueden producir un cambio o proceso genético en sentido favorable.

Los objetivos de selección hacen referencia al conjunto de cualidades que sería deseable que reunieran los animales para hacerles más productivos desde el punto de vista económico en las condiciones de manejo propias de su sistema determinado de producción (Jurado and Espinosa, 1996). Para ello, es necesario fijar aquellas características productivas, que deben presentar los elegidos como reproductores y por consiguiente ser padres de individuos de siguientes generaciones (Jurado and Espinosa, 1996; Cruz, 1998).

La tasa de mejora genética con respecto a los objetivos de cría, depende de la variabilidad genética en la población, la precisión de los criterios de selección, la intensidad de la selección, y el intervalo entre generaciones (FAO, 2010b).

Para lograrlo Falconer *et al.* (1996), proponen que es necesario la recogida de información productiva, mediante pruebas de progenie, como método de selección ampliamente utilizado en la mejora animal. Y hasta hace pocos años esta era la forma tradicional de selección en el ganado doméstico, basando las predicciones genéticas en dos fuentes de información: la información fenotípica y la genealógica, con el objetivo de estudiar los progenitores a partir de caracteres cuantitativos.

Sin embargo, el futuro de las explotaciones ovinas de carne sigue siendo la mejora de tres aspectos fundamentales, en los cuales se está enfocando la selección: tasa reproductiva, velocidad de crecimiento del cordero y calidad de la canal (Arbiza, 1994). En relación a estos últimos aspectos, los ganaderos han venido realizando su mejora del crecimiento y la ganancia media diaria a través del cruzamiento con razas paternas mejoradas o seleccionando sementales puros.

Como quiera que sea, en el punto de partida de cualquier programa de mejora está la organización del sustrato, creando las estructuras de recogida de información fenotípica, ambiental y genealógica necesarias para la evaluación genética de los animales y el cálculo de los parámetros genéticos de las poblaciones. En nuestro caso se hubo de implementar estructuras de control para la recogida de pesadas y crecimientos, así como la definición de efectos ambientales o no genéticos para estructurar correctamente los modelos de cálculo.

El crecimiento es un fenómeno que conlleva cambios de tamaño, peso, forma, composición y estructura de un organismo (Black, 1983). Hay muchas definiciones sobre el crecimiento, Hafez (1972) lo describe como el conjunto de sucesos metabólicos controlados genéticamente y condicionados por el medio ambiente, por lo que, para predecir el valor genético de una característica productiva, es indispensable conocer previamente los factores no genéticos que le influyen.

En el mismo sentido, Torrent (1982), considera dos grupos de factores que afectan el crecimiento: factores intrínsecos; genéticos, especie, raza y sexo, y factores extrínsecos; alimentación, clima y manejo. Por lo cual, determinar los efectos no genéticos que afectan sobre el peso, permite estimar parámetros y los valores genéticos que muestren el potencial genético del animal (Rashidi et al., 2008), contribuyendo al progreso de la gestión y la mejora genética en los programas de cría (McManus et al., 2003).

Por otro lado, en la producción ganadera destinada a la producción de carne, es común el estudio de las curvas de crecimiento, ya que se obtiene información útil en cuanto a fisiología y rendimiento de los animales, permitiendo proponer estrategias comerciales y de cría.

En el desarrollo de esta faceta vimos en los parámetros de la curva de crecimiento una posibilidad interesante de utilizar criterios de selección novedosos basados en el significado fisiológico de los mismos.

Las curvas de crecimiento explican los cambios en el peso vivo o el tamaño durante un período de tiempo (Keskin et al., 2009), teniendo en cuenta el peso vivo total (crecimiento biológico), o sólo partes de éste, como el crecimiento comercial (Loaiza-Echeverri et al., 2013). En general, las curvas representan el comienzo de la etapa de autoaceleración donde la tasa de crecimiento aumenta y una segunda etapa de desaceleración donde la tasa de crecimiento disminuye (Brody, 1945).

Lambe et al. (2006) detalló el crecimiento del cordero desde el nacimiento hasta el sacrificio es casi un modelo lineal. Sin embargo, *Lupi et al. (2015)* demostraron que las curvas lineales y polinomiales se ajustan mal para describir el crecimiento de la raza Segureña, con una capacidad inadecuada para predecir aspectos fisiológicos con interés productivo. La ventaja de utilizar modelos no lineales, en lugar de los lineales, radica en el hecho de que los modelos matemáticos sintetizan un gran número de observaciones en algunos parámetros y permiten una interpretación biológica de los mismos (Echeverri, 2010). En el ganado, se han descrito varios modelos matemáticos, pero la exactitud de ajuste de curvas de estos modelos difiere entre razas. Varios estudios publicados en ovino (Topal et al., 2004; Hamouda and Atti, 2011; Tariq et al., 2013; Hossein-Zadeh, 2015; Lupi et al., 2015; Waheed et al., 2016) proponen modelos no lineales; Brody, von

Bertalanffy, Verhulst, Logistic, and Gompertz como los más representativo del crecimiento en corderos.

Como hemos mencionado anteriormente, uno de los objetivos en los que se centran los programas de mejora de carne, es en favorecer la velocidad o tasa de crecimiento para alcanzar lo antes posible la edad y peso comercial, y en el caso de animales seleccionados para reproductores sería acortar la edad reproductiva. Mediante la caracterización de las curvas de crecimiento podríamos estimar la tasa de crecimiento tanto comercial como reproductiva, que se encuentra relacionada con la tasa de maduración y el peso adulto. Estos últimos rasgos, Abegaz *et al.* (2010) sugiere que en ovino, estarán relacionados de por vida con otros parámetros de productividad y fertilidad en los animales. De modo que estos parámetros biológicos estimados con las curvas de crecimientos son interesantes, a tener en cuenta en el programa de cría y mejora de la raza.

El potencial de cambiar la forma de la curva de crecimiento mediante la cría puede ser un aspecto interesante para los ganaderos, a través del aumento del crecimiento temprano, pero restringiendo el tamaño adulto (Blasco, 1999; Lambe *et al.*, 2006). Determinando los parámetros de la curva de crecimiento, proporcionan criterios útiles para cambiar la asociación entre el peso corporal y la edad, mediante la selección y la cría, y por tanto puede obtenerse una curva de crecimiento óptima (Bathaei and Leroy, 1998).

A su vez Ibáñez-Escriche and Blasco (2011) indicaron que las diferencias entre las curvas de crecimiento animal reflejan en parte influencias genéticas, con múltiples genes que contribuyen a los diferentes fenotipos. La amplia diversidad fenotípica permite identificar a los individuos con méritos superiores con características productivas deseables y su selección conduce al mejoramiento genético (Goddard, 2012).

En relación, Lupi *et al.* (2016) estudiaron la importancia genética de los parámetros de la curva de crecimiento, y su relevancia como criterio de selección en el programa de mejoramiento de la raza Segureña.

Actualmente, como alternativa a la problemática de recogida de información productiva, se está imponiendo la utilización de herramientas moleculares en la mejora, tanto a nivel de Selección Asistida por Genes/Marcadores, como de Selección Genómica. Permitiendo obtener estimaciones de valor genético genómico para un punto de la curva sin registros fenotípicos. En este sentido algunos autores (Pong-Wong and Hadjipavlou, 2010; Ibáñez-Escriche and Blasco, 2011; e Silva *et al.*, 2013) proponen incorporar selección genómica en los parámetros de los modelos no lineales, lo que proporcionará una simplificación de la metodología sin ningún efecto perjudicial sobre los resultados finales.

Podemos decir que las curvas de crecimiento a parte de caracterizar el desarrollo corporal de una población y la identificación de animales más precoces a edades menores dentro de la población (Malhado *et al.*, 2009; Bahreini Behzadi *et al.*, 2014; Waheed *et al.*, 2016), puede proporcionar otras aplicaciones en ganadería, como es la evaluación de la respuesta de crecimiento a diferentes tratamientos alimenticios a lo largo del tiempo o el análisis de caracterización del crecimiento entre distintas poblaciones (Topal *et al.*, 2004).

En el presente trabajo seguimos todas estas experiencias para desarrollar un estudio profundo de las curvas de crecimiento en nuestros efectivos merinos.

Los programas de mejoras de razas ovinas orientados en la producción de carne, se basan en la recogida de información productiva, principalmente pesadas y controles genealógicos de la descendencia, manteniendo siempre sus características raciales. De la cantidad y calidad de los registros de rendimientos disponibles, dependerá la precisión de la selección para la mejora de la raza.

Los criterios de selección del programa de mejora oficial de la raza Merina se basan; en el peso a los 75 días; ganancia media diaria de 30 a 75 días y ganancia media diaria de 0 a 30 días, como indicador de capacidad maternal (MAPAMA, 2011). Por otro lado, el programa de ovinos precoces tiene como criterios de selección; el peso a los 30 días y ganancia media diaria 30-70 días, valorando con este último parámetro la aptitud del cruzamiento en rebaños testigos (Espinosa de los Monteros E., 2001; MAPAMA, 2012). Ambas razas realizan sus valoraciones genéticas, mediante la metodología BLUP-Modelo Animal, valorando los mismos factores no genéticos; ganadería, año de nacimiento, época, sexo, tipo de parto, y edad de la madre, sin embargo, se difieren en cuanto a los criterios de selección. La raza merina prima el valor genético directo y materno mientras que las razas precoces se centran el valor genético aditivo directo.

Para aumentar la eficiencia de los corderos merinos españoles, como se menciona anteriormente, se optó por el cruce con razas precoces, sin embargo Hernández and Cuéllar (2015) indican que para ser efectiva la mejora de la productividad mediante el cruzamiento, es indispensable identificar individuos mejorantes en ambas razas mediante la estimación de parámetros de crecimiento, con el objetivo de que se produzca la máxima manifestación de la heterosis y complementariedad entre las características de las razas, y no como una estrategia de cría dentro de un programa reproductivo sino de la obtención de un buen producto comercial, mediante la combinación de animales seleccionados genéticamente para la producción de corderos cruzados al 50% para matadero.

Actualmente está bien establecido como método de evaluación genética el BLUP modelo animal (BLUP-MA), basado en la mejor predicción lineal insesgada (Simianer, 1994). La utilización del método BLUP-Modelo Animal, es la metodología estándar de evaluación genética en todas las especies y tipos de producción (Da Gama, 2002), porque tiene en cuenta conjuntamente factores genéticos y no genéticos que determinan los efectos sobre la producción (Carabano and Alenda, 1990; Wiggans, 1990).

Sin embargo, según la FAO (FAO, 2010b), la tendencia para la evaluación con esta metodología de mejores predicciones lineales insesgadas, es emplear toda la información disponible, incluyendo registros diarios individuales, registros de animales cruzados y correspondientes a un amplio abanico geográfico.

En relación con el párrafo anterior, una de las principales limitaciones de los programas de cría de ganado es que, la selección se realiza en razas puras (Ibánñez-Escriche et al., 2009), pero el objetivo es mejorar el rendimiento de los animales cruzados.

De igual forma la selección genómica se ha investigado principalmente en poblaciones de raza pura. Sin embargo, los rasgos de interés productivo se miden normalmente en poblaciones cruzadas compuestas a partir de razas puras (Toosi et al., 2010). Y por tanto la selección de razas puras se ve obstaculizada por correlaciones genéticas entre el rendimiento de la raza pura y la comercial.

Como solución Ibánñez-Escriche *et al.* (2009) y Toosi *et al.* (2010) propone estimar valores de cría genómicos resultantes para el comportamiento de cruzamiento comercial

en la población de raza pura, al incluir en las valoraciones genéticas datos fenotípicos de descendientes cruzados (Dekkers, 2007). Esto permite nuevas oportunidades para mejorar genéticamente las razas puras y el rendimiento de sus descendientes cruzados.

La selección genómica (SG) (Hayes and Goddard, 2001) es una metodología que permite predecir el mérito genético y, posteriormente, la selección de los padres, a partir de un gran número de marcadores genéticos. La SG potencia las evaluaciones genéticas actuales, incrementado la precisión de la estimación del valor genético y reduciendo el intervalo generacional (Ciappesoni et al., 2011).

Aplicando la SG en los programas de mejora permitiría aumentar la precisión de los rasgos difíciles de medir, y en el ganado ovino, se ha enfocado en el estudio de caracteres de producción y calidad de la leche y carne, parámetros de calidad y cantidad de lana, resistencia a enfermedades y caracteres asociados a la reproducción (Swan et al., 2014).

En los últimos años, la selección genómica se ha incorporado en los procesos de selección y manejo, basando la selección en méritos genéticos en lugar del fenotipo (Rashidi et al., 2008). Sin embargo, para poder comprender la genética de los rasgos complejos y explotar la diversidad genética, tanto Botstein *et al.* (1980) como Goddard (2012) indican que el primer paso, es establecer el mapa genético con los marcadores altamente informativo. Para ello diferentes consorcios internacionales están llevando a cabo la secuencia de los genomas de las diferentes especies ganaderas. Concretamente en marzo de 2017, se ha liberado las bases de datos correspondiente al genoma ovino del GenBANK (Banco que genes que contiene toda la información de las secuencias de ADN) versión 2 del genoma ovino <http://www.livestockgenomics.csiro.au/sheep/oar2.0.php> . Sin embargo, aunque esta versión de secuenciación es más completa que la anterior todavía sigue siendo incompleta.

Sin duda, la Selección Genómica será un reto futuro para OVISO, pero en la actualidad aun carecemos de estructuras para conformar una población base consolidada, necesaria para la implementación de este método de selección avanzada.

De cualquier modo, como consecuencia del descenso de los costes de secuenciación y genotipados masivo, mediante el chip de polimorfismos de un solo nucleótido o chips de SNPs, se está potenciando el uso de estas herramientas genéticas en los procesos de selección, incrementado el avance genético en características de interés.

La accesibilidad a estas nuevas herramientas (SNPs) moleculares ha revolucionado la posibilidad de identificar caracteres simples y complejos, sustituyendo otras orientaciones más tradicionales a partir de marcadores microsátélites, por ser más eficientes y económicas.

Los caracteres de importancia productiva en ovejas tales como la ganancia media diaria, la composición corporal, fertilidad, producción lechera, resistencia a enfermedades y las características de la lana son controlados por múltiples loci de efectos pequeños y solo algunos de efectos grandes a moderados han sido descubiertos.

La primera aplicación tangible de estas tecnologías para el mejoramiento de características productivas de crecimiento, fue el uso de polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs), localizados en genes como por ejemplo CAST (Calpastatina), CALP (Calpaína), GHR (Hormona del crecimiento), CLPG (Callipyge) y MSTN (Miostatina),

cuyas variantes alélicas se asocian a crecimiento y composición corporal, suavidad y marmoleo de la carne, y grasa intramuscular, respectivamente (Gao et al., 2007). Una vez descubierto el SNP que localiza un gen productivo, se desarrollan pruebas de correlaciones entre genes e información fenotípicas, los cuales marcan el inicio de la selección asistida por marcadores (SAM). Una vez establecida dicha relación mediante la SAM, se incluye la información de marcadores en los sistemas de evaluación genética con el fin de potenciar el mejoramiento de características de importancia económica (van der Werf and Banks, 2010).

Por tanto, se puede decir que, las dos aplicaciones más importantes de la Genómica en la ganadería son la selección genómica y los estudios de asociación de genoma completo (Fan et al., 2010). Estas metodologías permiten utilizar los SNPs para estimar valores genéticos y realizar una selección asistida por marcadores o bien utilizarlos para buscar asociaciones con características de interés (Hayes and Goddard, 2001; Goddard, 2012; Zhang et al., 2013).

Para concluir podemos decir, las herramientas genómicas se están imponiendo en todos los ámbitos de la de la producción animal, con la ventaja de predecir el valor genético de la descendencia sin la necesidad de tomar datos fenotípicos.

Esta tesis nace con la intención de caracterizar con diversas herramientas genéticas y no genéticas la población ovina de la cooperativa OVISO S.C.L, siguiendo las directrices del grupo de investigación PAI-AGR218 “Mejora y Conservación de los Recursos Genéticos de los Animales Domésticos” del departamento de Genética de la Universidad de Córdoba, y el asesoramiento de la empresa de Servicios genéticos Animal Breeding Consulting S.L, el Departamento de Producción Animal Centro de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Extremadura (CICYTEX), el Centro de Selección y Reproducción Animal de Extremadura (CENSYRA) y el Centro Agropecuario Provincial de Córdoba.

La tesis doctoral se desarrolla en cinco fases correspondientes a cinco capítulos; en una primera fase se plantea estudiar la diversidad genética, la estructura genética y la relación existente de un grupo de ganaderías entre ellas y de éstas con otras razas de la misma especie ovina.

Una segunda fase, se pretende estudiar los efectos no genéticos que afectan sobre el crecimiento de los corderos, y en relación con la tercera fase, la de caracterizar las curvas de crecimiento de las tres poblaciones de corderos mayoritarios en el grupo cooperativo (Merinos, Fleischschaf y cruzados), desde el nacimiento hasta la entrada a los centros de cebo.

Sigue una cuarta fase basada en fundamentos de mejora cuantitativa que se centra en la realización de la primera evaluación genética y cálculo de tendencias genéticas de la población.

Finalizamos con una quinta fase focalizada en herramientas genómicas, donde se inicia la implementación de las técnicas de selección asistida por marcadores, planteando un estudio de asociación entre datos fenotípicos (Pesos-Edades de corderos Merinos) con genotipos de SNPs relacionados con genes vinculados a características de crecimientos y calidad de la carne.

La información obtenida y las conclusiones extraídas facilitaran el desarrollo y la gestión del programa de mejora genética interracial cooperativo de OVISO S.C.L.

1.2 Planteamiento y Justificación Cooperativa

Desde 1999, la Cooperativa de Segundo Grado OVINO DEL SUROESTE, SCL (Oviso) agrupa una buena parte del censo del ovino cárnico nacional, comercializando las canales y animales en vivo de sus cooperativas base.

OVISO desde su nacimiento hasta el día de hoy, ha ido evolucionando a mejor. En sus orígenes contaba con 3 cooperativas de base, llegando a cinco centenares de ganaderos, mientras que, en la actualidad cuenta con 6 cooperativas de base y con 800.000 hembras reproductoras, con un total de 1.553 ganaderos miembros.

En la actualidad, esta cooperativa extremeña (Oviso) se ha integrado con la cooperativa Andaluza CORDEROS DEL SUR S.C.A, y han materializado la gran cooperativa de comercialización del suroeste de España llamada EA Group S.C. Siendo así una de las cooperativas ganaderas más importantes de España, tanto desde el punto de vista económico, como social. Esta estructura comercializa alrededor del 20% de la producción de carne ovina nacional.

La cooperativa Oviso apuesta por la raza Merina como base materna por sus características raciales de elevada rusticidad, buena capacidad de adaptación a diferentes medios, largo periodo de actividad sexual, buena fertilidad, además de una amplia variabilidad genética y capacidad para combinar sus caracteres con otras razas, principalmente con razas precoces (Ile de France, Merino precoz, Berrichon du Cher, Fleischschaf,..ect). Con el objetivo claro de mantener los progenitores en pureza, y mediante el cruzamiento obtener un cordero mejorado (F1) como producto comercial. Simultáneamente a la producción de corderos cruzados, otro gran número de ganaderías se especializan en producir corderos en pureza, tanto de la raza Merina como de alguna de las razas precoces (Ile de France, Merino precoz, Berrichon du Cher, Fleischschaf,..ect).

Las ganaderías productoras de los distintos grupos genéticos de corderos tienen el objetivo común de que alcancen precozmente los 21 kg de peso vivo a la edad mínima, saliendo los corderos lo antes posible de las ganaderías a los centros de cebo del grupo cooperativo, y comenzar así la fase final de crecimiento hasta el sacrificio.

En general, el ovino de carne que representa la agrupación cooperativa se caracteriza por una producción de gran diversidad genética, distribuyéndose sobre una amplia base territorial. Esta dispersión sobre el territorio y un amplio abanico genético se traduce en heterogeneidad de las ganaderías en cuanto a cantidad de alimento disponible para el rebaño, base genética, manejo, los formatos de hembras y machos, entre otras cosas. Finalmente, esa heterogeneidad se traslada a la producción de corderos para carne, y se visualiza en el proceso de cebo, encontrando corderos de muy diferentes índices de conversión, niveles de engrasamiento, capacidad de crecimiento, formatos, etc, cosa que dificulta la comercialización de un producto homogéneo, con la consecuente pérdida de valor añadido.

Por otro lado, el futuro del sector ovino de carne se centra en mejorar la competitividad de las explotaciones, con el fin de asegurar su viabilidad y la continuidad de las producciones. Idea que comparte el grupo cooperativo, y para ello comenzó a implantar en 2013 un plan de mejora genética Interracial que normalizase la entrada de genética en pureza en las explotaciones, y regulara los cruzamientos destinadas a la

producción de carne según criterios de productividad ligados directamente a la rentabilidad del sistema.

En suma, se trataba de poner en marcha un programa genético propio que diera respuesta a las demandas específicas de los miembros de la cooperativa. Por ello, aparte de mejorar el producto comercial, se pretende con este programa establecer los objetivos de cría para la mejora interracial, en base a la información fenotípica recopilada de la población de corderos puros y cruzados, que nos permita establecer correlaciones genéticas entre el rendimiento de las razas puras y el respectivo cruzamiento entre ambas razas (Merino capacidades maternas y Precoces capacidad paternal). Aportando información genética para seleccionar los futuros progenitores puros, no solo por aspectos morfológicos, tal y como se está haciendo en la actualidad, sino teniendo en cuenta la rentabilidad que esa genética genera, tanto desde sus genotipos aditivos, como de su aptitud combinatoria responsable de la heterosis.

Los trabajos incluidos en la presente tesis doctoral se plantean objetivos de investigación y desarrollo conducentes a dotar de base científica al programa genético de Ovis. Por tanto, todos los planteamientos son extremadamente aplicados.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo General

Sentar las bases científicas y tecnológicas para el diseño, desarrollo y puesta en marcha de un programa de selección cárnica ovina multirracial en un contexto cooperativo.

2.2 Objetivo Específicos

- Estudio preliminar de caracterización genética y estructura de la población de raza merina existente en la cooperativa Oviso, así como verificar el grado de pureza, posibles introgresiones y evaluar la subestructura genética merina de cada ganadería.

- Evaluar los principales factores no genéticos que afectan a los criterios de selección cárnica, para optimizar los modelos matemáticos de evaluación genética y el cálculo de parámetros genéticos.

- Determinar el comportamiento matemático del desarrollo corporal de corderos, desde el nacimiento hasta la entrada a los cebaderos cooperativos, mediante modelos no lineales de curvas de crecimiento comercial de los tres grupos genéticos de corderos mayoritarios: Merinos y Fleischschaf en pureza, y cruzados.

- Evaluar los valores de cría de los candidatos a reproductores y los parámetros genéticos de las poblaciones, así como las tendencias fenotípicas y genéticas para los caracteres de crecimiento.

- Realizar estudios de asociación de una batería de marcadores SNPs (polimorfismos de una sola base) con la expresión de genes mayores relacionados con los caracteres de peso y crecimiento, para sentar las bases de una Selección Asistida por Genes/Marcadores futura.

3 BIBLIOGRAFÍA

- Abegaz, S., J. B. Van Wyk, and J. J. Olivier. 2010. Estimation of genetic and phenotypic parameters of growth curve and their relationship with early growth and productivity in Horro sheep. *Archiv Tierzucht* 53: 85-94.
- Arbiza, A. 1994. Perspectivas de la producción ovina a nivel mundial. *Memorias del curso de actualización de ovinos*: 22-25.
- Arrebola Molina, F. A. 2004. Caracterización genética de la aptitud lanera del merino autóctono español.
- Azor, P. et al. 2004. Estimación del nivel de diferenciación genética de la raza merina mediante ADN Microsatélite.
- Bahreini Behzadi, M., A. Aslaminejad, A. Sharifi, and H. Simianer. 2014. Comparison of mathematical models for describing the growth of Baluchi sheep. *Journal of Agricultural Science and Technology* 16: 57-68.
- Bathaei, S. S., and P. L. Leroy. 1998. Genetic and phenotypic aspects of the growth curve characteristics in Mehraban Iranian fat-tailed sheep. *Small Ruminant Research* 29: 261-269.
- Baumung, R., H. Simianer, and I. Hoffmann. 2004. Genetic diversity studies in farm animals—a survey. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 121: 361-373.
- Black, J. 1983. Growth and development of lambs. *Sheep production*: 21-58.
- Blasco, A. 1999. La descripción del crecimiento. Informe técnico ocasional.
- Botstein, D., R. L. White, M. Skolnick, and R. W. Davis. 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *American journal of human genetics* 32: 314.
- Brody, S. 1945. Bioenergetics and growth; with special reference to the efficiency complex in domestic animals.
- Carabano, M., and R. Alenda. 1990. Serving several species with animal models. In: *Proceedings of the 4th World Congress on Genetics applied to Livestock Production, Edinburgh 23-27 July 1990. XIII. Plenary lectures, molecular genetics and mapping, selection, prediction and estimation.* p 394-399.
- Ciappesoni, G., E. Navajas, and D. Gimeno. 2011. ¿ SNP o no SNP? ¿ Es esta la cuestión? *Archivos Latinoamericanos de Produccion Animal* 19.
- Cruz, J. M. 1998. Mejora genética de las razas ovinas autóctonas de aptitud cárnica. VIII. Cursos superiores 4/98. Reproducción y mejora de pequeños rumiantes. Edición Junta de Andalucía. : p.123,124.
- Da Gama, L. T. 2002. Melhoramento genético animal.
- Dekkers, J. 2007. Marker-assisted selection for commercial crossbred performance. *Journal of animal science* 85: 2104-2114.
- e Silva, F. F. et al. 2013. Genomic growth curves of an outbred pig population. *Genetics and Molecular Biology* 36: 520-527.
- Echeverri, A. M. L. 2010. Uso de modelos não lineares para descrever o crescimento do perímetro escrotal em touros da raça guzerá criados em pastoreio extensivo.
- Espinosa de los Monteros E., J. M. A. 2001. Presentación del I Catálogo de Animales valorados genéticamente. . FEAGAS 19: 97-100.
- Esteban, C. 1994. La raza Merina y sus cruces. Secretaria General Técnica. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación, Madrid.
- Esteban Muñoz, C. 2003. Razas ganaderas españolas ovinas. Madrid: MAPA. FEAGAS.

- Falconer, D. S., T. F. Mackay, and R. Frankham. 1996. Introduction to quantitative genetics (4th edn). Trends in Genetics 12: 280.
- Fan, B., Z.-Q. Du, D. M. Gorbach, and M. F. Rothschild. 2010. Development and application of high-density SNP arrays in genomic studies of domestic animals. Asian-Australasian Journal of Animal Sciences 23: 833-847.
- FAO. 1998. Secondary guidelines for development of national farms animal genetic resources management plans. Management of small populations at risk. . FAO. Rome. Italy.
- FAO. 2004. Secondary Guidelines for development if natural farm animals genetic resources management plans: measurement of domestic animal diversity (MoDAD): recommended microsatellite markers, Home page address <http://dad.fao.org/>.
- FAO. 2010a. La situación de los recursos zoogenéticos mundiales para la alimentación y la agricultura. Parte 4, seccion C. Marcadores moleculares: una herramienta para explotar la diversidad genetica. . Roma
- FAO. 2010b. La situación de los recursos zoogenéticos mundiales para la alimentación y la agricultura. Parte 4, seccion D. Métodos de mejora genética en apoyo de una utilización sostenible. Roma.
- Gao, Y., R. Zhang, X. Hu, and N. Li. 2007. Application of genomic technologies to the improvement of meat quality of farm animals. Meat Science 77: 36-45.
- Goddard, M. 2012. Uses of genomics in livestock agriculture. Animal Production Science 52: 73-77.
- Hafez, E. S. 1972. Introducción al crecimiento animal. En desarrollo y nutrición. Ed. Hafez y Dyer. Editorial, Acribia. Zaragoza, España.
- Hamouda, M. B., and N. Atti. 2011. Comparison of growth curves of lamb fat tail measurements and their relationship with body weight in Babarine sheep. Small ruminant research 95: 120-127.
- Hayes, B., and M. Goddard. 2001. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. Genetics 157: 1819-1829.
- Hernández, J. O., and A. H. Cuéllar. 2015. FUNDAMENTO PARA LA SELECCIÓN DE LA PRIMALA DE REEMPLAZO. Kuxulkab' 14.
- Hodges, J. 2002. Conservation of farm animal biodiversity: history and prospects a. Animal Genetic Resources/Resources génétiques animales/Recursos genéticos animales 32: 1-12.
- Hossein-Zadeh, N. G. 2015. Modeling the growth curve of Iranian Shall sheep using non-linear growth models. Small Ruminant Research 130: 60-66.
- Ibáñez-Escriche, N., R. L. Fernando, A. Toosi, and J. C. Dekkers. 2009. Genomic selection of purebreds for crossbred performance. Genetics Selection Evolution 41: 12.
- Ibáñez-Escriche, N., and A. Blasco. 2011. Modifying growth curve parameters by multitrait genomic selection. Journal of animal science 89: 661-668.
- Juárez Dávila, M. M., and A. L. Horcada Ibáñez. 2010. La producción de carne ovina en Andalucía. La Producción de carne en Andalucía.
- Jurado, J., and M. Espinosa. 1996. Problemática del desarrollo de un programa de mejora genética en prolificidad en la raza Rasa Aragonesa. VIII Reunión nacional sobre mejora genética animal, D1-D17 (León).

- Keskin, I., B. Dag, V. Sariyel, and M. Gokmen. 2009. Estimation of growth curve parameters in Konya Merino sheep. *South African Journal of Animal Science* 39: 163-168.
- Lambe, N., E. Navajas, G. Simm, and L. Bünger. 2006. A genetic investigation of various growth models to describe growth of lambs of two contrasting breeds. *Journal of animal science* 84: 2642-2654.
- Loaiza-Echeverri, A. et al. 2013. Use of nonlinear models for describing scrotal circumference growth in Guzerat bulls raised under grazing conditions. *Theriogenology* 79: 751-759.
- Lupi, T., J. León, S. Nogales, C. Barba, and J. Delgado. 2016. Genetic parameters of traits associated with the growth curve in Segureña sheep. *animal* 10: 729-735.
- Lupi, T., S. Nogales, J. León, C. Barba, and J. Delgado. 2015. Characterization of commercial and biological growth curves in the Segureña sheep breed. *animal* 9: 1341-1348.
- Malhado, C., P. Carneiro, P. Affonso, A. Souza, and J. Sarmento. 2009. Growth curves in Dorper sheep crossed with the local Brazilian breeds, Morada Nova, Rabo Largo, and Santa Inês. *Small Ruminant Research* 84: 16-21.
- MAPAMA. 2011. Programa de mejora de la raza ovina merina y merina (variedad negra) http://www.mapama.gob.es/es/ganaderia/temas/zootecnia/Programa_Mejora_Raza_Merina_Definitivo_tcm7-293460.pdf.
- MAPAMA. 2012. Programa de mejora de las razas ovinas Berrinchon du cher, Charmoise, Fleischschaf, Ile de france, Landschaff y Merino precoz.
- McManus, C. et al. 2003. Curvas de Crescimento de Ovinos Bergamácia Criados no Distrito Federal. *R. Bras. Zootec* 32: 1207-1212.
- Pong-Wong, R., and G. Hadjipavlou. 2010. A two-step approach combining the Gompertz growth model with genomic selection for longitudinal data. In: *BMC proceedings*. p S4.
- Quiroz, J. et al. 2008. Genetic characterization of the autochthonous sheep populations from Chiapas, Mexico. *Livestock Science* 116: 156-161.
- Rashidi, A., M. S. Mokhtari, A. S. Jahanshahi, and M. M. Abadi. 2008. Genetic parameter estimates of pre-weaning growth traits in Kermani sheep. *Small Ruminant Research* 74: 165-171.
- Rischkowsky, B., and D. Pilling. 2010. La situación de los recursos zoogenéticos mundiales para la alimentación y la agricultura. FAO.
- Sierra, A. et al. 1998. Evolución zootécnica del Merino español en tiempos recientes y futuros. *Arch. Zootec* 47: 255-258.
- Simianer, H. 1994. Current and future developments in applications of animal models. In *Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Guelph, Canadá. 18: 435-442.
- Swan, A. et al. 2014. Genomic evaluations in the Australian sheep industry. In: *10th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production*
- Tariq, M. M. et al. 2013. Comparison of non-linear functions to describe the growth in Mengali sheep breed of Balochistan.
- Toosi, A., R. Fernando, and J. Dekkers. 2010. Genomic selection in admixed and crossbred populations1. *Journal of Animal Science* 88: 32.
- Topal, M., M. Ozdemir, V. Aksakal, N. Yildiz, and U. Dogru. 2004. Determination of the best nonlinear function in order to estimate growth in Morkaraman and Awassi lambs. *Small Ruminant Research* 55: 229-232.

- Torrent, M. 1982. Zootecnia básica aplicada. Ed. Aedos. Barcelona. España.
- van der Werf, J., and R. Banks. 2010. A genomic information nucleus to accelerate rates of genetic improvement in sheep. In: Proceedings of the Ninth World Congress on Genetics applied to Livestock Production: 1-6 August 2010; Leipzig
- Vignal, A., D. Milan, M. SanCristobal, and A. Eggen. 2002. A review on SNP and other types of molecular markers and their use in animal genetics. *Genetics Selection Evolution* 34: 275.
- Waheed, A. et al. 2016. Comparison of the non-linear models defining the growth of Thalli sheep under desert conditions. *Pakistan J. Zool* 48: 423-426.
- Wiggans, G. R. 1990. Breeding value prediction with the animal model. In proceedings of the 4th world congress on genetic applied to the livestock production. Edinburg, Scotland. 13: 355-356.
- Zhang, L. et al. 2013. Genome-wide genetic diversity and differentially selected regions among Suffolk, Rambouillet, Columbia, Polypay, and Targhee sheep. *PloS one* 8: e65942.

Capítulo 1

Caracterización genética y estudio de la estructura poblacional del ovino Merino de la cooperativa OVISO

1.1 Resumen

La raza Merina representa uno de los recursos genéticos más importantes del sector ovino español, pudiendo considerarse como el máximo exponente más importante de toda la zootecnia española, al haber dado lugar a un gran número de razas internacionales en todo el mundo, que hoy son la base de toda la producción mundial de lana de calidad. Una gran parte del censo Merino Español pertenece a ganaderías integradas en el grupo Cooperativo OVISO, en el que se aprecia una gran heterogeneidad que se atribuye empíricamente a una estructura interna del Merino, en algunos casos, y a la influencia de razas exóticas en otros. Por todo ello, el objetivo de este estudio fue determinar, en primer lugar, la variabilidad genética global y el perfil genético del Merino de OVISO, además de sus relaciones con otras razas ovinas, incluida una población Merina de Pozoblanco considerada ancestral; y, en segundo lugar, la diversidad genética y estructura poblacional de las ganaderías merinas muestreadas. En este estudio preliminar se han analizado un total de 593 individuos merinos pertenecientes a 15 ganaderías y se genotipificaron para 38 microsatélites de ADN. Además, se incluyó a título de referencia (outgroups) la información de siete razas adicionales del contexto (Merino precoz, Merino negro, Lojeña, Lacaune, Ile de France, Berrinchon du cher y Fleischschaf).

Los fragmentos de ADN obtenidos de las muestras biológicas y amplificados mediante PCR fueron secuenciados en un equipo ABI3130XL (AppliedBiosystems, Foster City, CA, USA). Los análisis estadísticos se realizaron en dos etapas, a nivel de razas incluyendo todas las poblaciones implicadas; y en segundo lugar a nivel intraracial incluyendo sólo las 15 ganaderías merinas. Con el programa Genescan Analysis v 3.1.2 se obtuvo el tamaño de los fragmentos y con Genotyper® 2.5 se identificaron los diferentes alelos presentes en locus.

Para evaluar la variabilidad genética dentro de cada población, se calcularon los siguientes parámetros: el número medio de alelos por locus (NA) y su desviación estándar (NASD), las heterocigosis esperada (H_e) y observada (H_o) con el programa MICROSATELLITE TOOLKIT. Las pruebas de equilibrio Hardy-Weinberg (HW) a nivel de cada marcador en cada población, y también para las poblaciones estudiadas se realizaron con GENEPOP v. 3.1c. Además se estimó la riqueza alélica y los alelos privados mediante el software HP RARE, v. 2.9.3.

Se realizaron análisis de componentes principales por medio del programa GENEPOP v. 3.1c, así como el análisis de distancias genéticas DA y de Reynolds con el software Populations 1.2.28 construyéndose árboles de vecindad con el software TreeView. Finalmente se realizaron análisis de asignación individual con el software Structure v2.4.3, que nos permitió establecer las estructuras poblacionales a nivel inter e intraracial.

Todas las razas estudiadas se mostraron en desequilibrio de Hardy-Weinberg, si bien la raza Merina fue la única en la que el desequilibrio fue generalizado, probablemente debido a la diversidad de gestión reproductiva, al aislamiento y a migraciones exóticas de sus ganaderías.

Fleischschaf y Merino Precoz fueron las razas más influyentes sobre el grupo formado por el Merino, el Merino Negro y Lojeña, mientras que Ile de France y

Berrinchon fueron poco influyentes. El Merino de Pozoblanco ofreció unos resultados que refuerza la hipótesis de su ancestralidad.

Los resultados muestran la gran variabilidad genética intra racial de la raza Merina en comparación con las otras razas estudiadas, con una heterocigosidad de 0.68, lo que puede sugerir la existencia de subgrupos genéticos dentro de la raza, justificado por su amplia distribución geográfica, ecológica, pero también por la introgresión de razas exóticas en su pasado reciente, si bien, el análisis de distancias, de estructura y la asignación individual, demostraron un grado de migración desde otras razas mucho menor a lo esperado. Esta metodología ha mostrado su eficiencia en la asignación de individuos a poblaciones, lo que será muy útil en el programa genético de OVISO involucrando a todos sus efectivos.

Palabras clave: diversidad genética, estructura de la población, Merino, microsátélites, oveja.

Abstract:

Merino breed represents one of the most important genetic resources of the Spanish sheep sector, and can be considered the most important exponent of all Spanish animal husbandry, because of this breed being the origin from which a large number of international breed derived worldwide, which still today are the basis of all global production of quality wool. A large part of the Spanish Merino census belongs to farms in the OVISO cooperative group, which shows a great heterogeneity that is empirically attributed to the internal structure of the Merino, in some cases, and to the influence of exotic breeds in others. Therefore, the objective of this study was to determine, firstly, the overall genetic variability and the genetic profile of OVISO's Merino, as well as its relationships with other breeds, including the Merino population from Pozoblanco considered to be an ancestral population; and, secondly, the genetic diversity and population structure of Merino farms sampled. in this preliminary study. We have analyzed a total of 593 Merino individuals belonging to 15 farms and genotyped using 38 microsatellite DNA. We included the information of seven additional breeds (outgroups) of the same context as a reference (Merino Precoce, black Merino, Lojeña, Lacaune, Ile de France, Berrinchon du cher and Fleischschaf).

The DNA fragments obtained from biological samples and amplified using PCR were sequenced on a computer ABI3130XL (AppliedBiosystems, Foster City, CA, USA). Statistical analyses were carried out in two stages, at a breed level including all the populations involved; and a second intraracial level, only including the 15 Merino farms. With Genescan Analysis v 3.1.2 we obtained the size of the fragments and with Genotyper® 2.5 the different alleles present at each locus were identified.

To evaluate the genetic variability within each population, the following parameters were calculated: the average number of alleles per locus (NA) and its standard deviation (NASD), the expected (He) and observed (Ho) heterozygosity with the MICROSATELLITE TOOLKIT program. The tests of Hardy-Weinberg equilibrium (HW) at the level of each marker in each population, and also at the populations studied

were performed using GENEPOP v. 3.1c. Furthermore, allelic richness and private alleles were estimated using the HP RARE, v. 2.9.3 software.

Principal components analyses were performed with GENEPOP v. 3.1c, as well as the analysis of genetic distances (D_A) and Reinolds' with the software Populations v. 1.2.28, building linkage trees with the software TreeView. Finally, individual assignment was carried out with the software Structure v2.4.3, which allowed us to establish the population structure at both an inter- and intraracial level.

All the breeds studied showed Hary-Weimberg disequilibrium, even though the Merino breed was the only one in which such disequilibrium was generalized, probably due to the diversity found in reproductive management, isolation and exotic migration of its farms.

Fleischschaf and Merino precoce were the most influential breeds on the group comprised by the Merino, Merino black and Lojeño. Ile de France and Berrinchon were little influential. The Merino population from Pozoblanco reported results that reinforce the hypothesis of its ancestry.

The results report the great intra racial genetic variability of the Merino breed when compared to other breeds studied, with a 0.68 heterozygosity, which may suggest the existence of genetic subgroups within the breed, what may be justified by its broad geographic or ecological distribution, but also by the introgression of exotic breeds in its recent past, while the distance and structure analysis and the individual assignment, showed a much lower degree of migration from other breeds than expected. This methodology has proved its efficiency in the allocation of individuals to populations, which will be very useful in the genetic program of OVISO involving all its stock.

Keywords: Genetic diversity, population structure, Merino, microsatellites, Sheep.

1.2 Introducción

Sin lugar a dudas, la raza ovina Merina es el exponente más importante de toda la zootecnia española. Desde la Edad Media la finura de su lana le ha otorgado una relevancia internacional al alcance de muy pocas razas ganaderas en el mundo.

Durante mucho tiempo, esta joya fue un monopolio español, interviniendo intensamente en la evolución histórica de la nación. Estructuras vinculadas al Merino, como la Mesta intervinieron en las estructuras políticas, económicas, comerciales, legislativas, lingüísticas, del Estado. Estas influencias son aún patentes en nuestra vida cotidiana.

La relevancia de la raza Merina la hizo extenderse durante siglos, alcanzando los mayores censos ovinos y la mayor extensión geográfica de entre las razas ovinas españolas.

Esta situación preponderante basada en la lana, comenzó a deteriorarse con la pérdida del monopolio en los siglos XVI y XVII, ya que algunos ejemplares salidos de España como presentes entre casas reales europeas, anidaron en distintos países y en sus colonias, dando lugar a importantes razas Merinas internacionales, que fueron seleccionadas para una finura extrema de la lana.

La situación se agravó con la irrupción de las fibras sintéticas, las cuales se extendieron de una manera inexorable en la segunda mitad del siglo XX.

La presión de la lana de alta calidad de los merinos extranjeros, unida al efecto de las fibras sintéticas, llevo al Merino Español a una situación insostenible en los años 80 del pasado siglo.

La ineficiencia de los genetistas españoles nos impidió responder adecuadamente a lo que estaba aconteciendo; por un lado, no se seleccionó el Merino Español para competir en finura con los merinos oceánicos; y por otro, no se seleccionó con una alternativa cárnica para reorientar la raza. La consecuencia fue un cruzamiento indiscriminado y anárquico con distintas razas cosmopolitas, buscando urgentemente una salida comercial para una raza que se había quedado desubicada.

Estos cruzamientos fueron una erosión genética de tal magnitud para la raza Merina, que incluso llego a temerse por su supervivencia, llegando a crearse una reserva genética en un centro fundado al efecto en Hinojosa del Duque (Córdoba).

De cualquier forma, la raza peligró, pero las explotaciones merinas encontraron en el cruzamiento una solución para su rentabilidad al menos a corto y medio plazo.

Por todo lo expuesto, la carne se convirtió en el principal objetivo del Merino, y a su alrededor se fueron creando cooperativas para maximizar la competitividad de las explotaciones. Estas cooperativas se fueron uniendo en entidades de rango superior hasta formar OVISO en Extremadura y después EAGROUP a nivel supraautonómico.

A finales del siglo XX la Asociación de Criadores de la Raza Merina, puso en marcha un esquema de selección cárnico, con la intención de hacer competitivo al Merino y frenar los cruzamientos, pero a pesar de sus grandes esfuerzos este programa genético no ha sido del todo eficiente, ya que se ha centrado en un grupo reducido de ganaderías, mientras que el resto siguió sin controlar los cruzamientos.

En tiempos recientes, como se ha expuesto en la introducción, OVISO se plantea un programa genético propio, que debe afectar a los cientos de miles de Merinos que explota. Los objetivos del programa son los siguientes:

1.- Conseguir depurar la base materna de la población de las influencias genéticas exóticas, en un proceso de “merinización”, que asegure las características adaptativas de la raza alcanzadas en siglos de adaptación a la dehesa.

2.- Definir la raza paterna precoz internacional más adecuada para los intereses de los cooperativistas, con la intención de cerrar un cruce comercial final estable que nos ofrezca canales homogéneas que se puedan identificar como marca de OVISO.

3.- Establecer un programa de selección basado en el componente genético materno en la raza Merina y en el componente genético directo en la raza precoz, buscando la máxima aptitud combinatoria especial entre los reproductores de ambas razas.

Para la puesta en marcha de este programa nos encontramos con grandes problemas de partida. Desconocíamos la situación genética de las explotaciones, ¿Cuál era su grado de pureza?, ¿existía estructura genética dentro del Merino en forma de variedades?, ¿podríamos disponer de una herramienta que nos apoyara en la gestión racial del programa? A éstas y otras muchas preguntas buscamos respuesta en la Genética Molecular y más concretamente en el uso de los marcadores genéticos para realizar estudios de caracterización y de estructura poblacional en la población Merina de OVISO.

Debido a la gran experiencia y solvencia en el uso de microsatélites en estudios de este tipo, por parte del Grupo de Investigación PAIDI-AGR-218, en el que se ha desarrollado la presente tesis, fue esta la herramienta elegida.

Los microsatélites son un tipo de marcadores muy empleados en los estudios de genética de poblaciones. Se trata de repeticiones en tándem de motivos simples (ejemplo $(TG)_n$ donde $10 < n < 30$). Según la longitud de la repetición se denomina ADN satélite, minisatélite o microsatélites, siendo estos últimos los marcadores más utilizados en los estudios de diversidad genética de ganado (Jeffreys et al., 1985; Sunnucks, 2000). Son muy frecuentes y están repartidos por todo el ADN y a menudo, presentando un alto grado de variabilidad en cuanto el número de repeticiones de la secuencia; el modelo de herencia es común y las variantes presentes son co-dominantes; las técnicas empleadas para la detección de la variabilidad son muy simples en comparación con otras técnicas de investigación del ADN; se necesitan cantidades muy pequeñas de ADN para la determinación de las variantes, incluso aunque esté bastante degradado.

Estas características han llevado a considerar a los microsatélites como los marcadores de elección para conseguir, no sólo un método fiable de identificación individual y de control de las genealogías, sino también una mejor apreciación y caracterización de la diversidad genética de las razas (Sunnucks, 2000). Son, por tanto, una herramienta útil y relativamente fácil de emplear en la búsqueda de información básica (p. ej arboles filogenéticos y detección de genes de interés productivo) como aplicada (pruebas de paternidad, trazabilidad de alimentos y selección asistida por marcador).

El conocimiento de la secuencia del ADN en puntos concretos puede poner en evidencia el grado relativo de distanciamiento que están teniendo dichas poblaciones (Álvarez et al., 2012; Pons Barro, 2016). Son muy utilizados en estudios de evolución

(Buchanan et al., 1994; Diez-Tascón et al., 2000; Gutiérrez-Espeleta et al., 2000; Handley et al., 2007; Leroy et al., 2015), en las pruebas de asignación (Arranz et al., 1998; Arranz et al., 2001) y en control de filiación (Martínez Martínez et al., 2007).

Los marcadores microsatélites son utilizados para estudios de estructura genética para diferentes fines (Jarne and Lagoda, 1996). Desde la comparación de las frecuencias alélicas combinadas (la combinación de los diferentes alelos los varios marcadores a lo largo de toda la población) podemos definir patrones similares de variación en un determinado grupo de animales, lo que comúnmente se define como huella genética o perfil genético (Botstein et al., 1980; Hayes and Goddard, 2001; Maddox et al., 2001). Este perfil es único para cada animal (o para ser preciso es único con un 99,999% de posibilidad de error). Grupos de animales similares como razas, ecotipos, variedades familias, encastes, líneas, también tienen combinaciones similares de frecuencias alélicas que permite distinguirlo por medio de análisis estadística de asignación. También los cruces entre razas diferentes pueden ser detectados con un análisis de este tipo, en efecto el cruce altera la combinación de las frecuencias alélicas de las razas paternas creando una nueva.

Conviene resaltar el trabajo realizado por diferentes consorcios internacionales, sobre la secuencia de los genomas en diferentes especies ganaderas. En concreto en ovino en marzo de 2017, se ha liberado las bases de datos del GenBANK versión 2 (Banco que genes que contiene toda la información de las secuencias de ADN del genoma ovino <http://www.livestockgenomics.csiro.au/sheep/oar2.0.php>). Sin embargo, aunque esta versión de secuenciación del ADN es más completa que la anterior es aun baja.

Aplicando los marcadores moleculares, la diversidad genética se mide usualmente a través de las frecuencias de los genotipos y alelos, proporción de loci polimórficos y heterocigosidad observada y esperada (FAO, 2010).

Goldstein *et al.* (1995) menciona la polémica sobre la elección de un proceso de mutación para el análisis de información de microsatélites; el modelo de mutación discreto o por pasos o el modelo de alelo continuo o infinito. Algunos autores (Goldstein et al., 1995; Slatkin, 1995), discuten como la información afecta sobre el proceso de mutaciones de cromosomas y proponen el primer modelo de mutación, como el más apropiado para el análisis de los datos de loci microsatélites.

No obstante, los estudios de simulación demostraron que el modelo de mutación de alelo infinito (Takezaki and Nei, 1996), suele ser generalmente válido para la evaluación de la diversidad dentro de una especie, independientemente de si existe o no el efecto de cuello de botella. Asimismo Balloux and Lugon-Moulin (2002) indican que, los resultados obtenidos con el uso de marcadores también dependen de otros factores que generalmente no se pueden cuantificar, como son la comparación crítica e interpretación biológica sobre las poblaciones a estudio.

Para el tratamiento estadístico del estudio de poblaciones con marcadores de ADN puede realizarse dos tipos de análisis: el cálculo de indicadores de la variación genética intra e interracial y el análisis de la diversidad y estructural dentro de poblaciones o subpoblaciones.

Los parámetros más utilizados en la evaluación de la diversidad genética a nivel intraracial son: el número medio de alelos (MNA), frecuencias alélicas y la heterocigosidad observada y esperada (H_o y H_e). Luego la comparación de ambas

heterocigosidades permite evaluar el equilibrio de la estructura genética de la población (Saitou and Nei, 1987), mediante las desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg (H-W).

La Ley de Hardy-Weinberg establece que, en una población bajo apareamiento al azar, sin selección, mutación o migración, las frecuencias alélicas y genotípicas permanecen constantes generación tras generación. Si la población no está en equilibrio H-W podría deberse al efecto de una selección sobre la población analizada o bien a la existencia de alelos nulos. Mientras que, si se desvía significativamente H-W para un número independiente de *loci* dentro de la población podríamos decir que existen subdivisiones dentro de la población, que podrían deberse a migración o a una mezcla genética externa. Es muy común cuando se realiza una prueba de equilibrio Hardy-Weinberg aplicar el test exacto de Fisher usando el método en cadena de Monte Carlo Markov (Guo and Thompson, 1992).

Otro parámetro a tener en cuenta, es el contenido de información poliformica (PIC) (Botstein et al., 1980). Permite clasificar los marcadores genéticos empleados para la estimación de la diversidad, según su nivel de polimorfismo y mide la capacidad discriminatoria de los *loci*, en suma, es un indicador de calidad de un marcador en el estudio de cartografía genética.

La riqueza alélica (R_a) es una medida del número de alelos independientemente del tamaño de la muestra y que por ello permite comparar esta cantidad entre muestras de diferente tamaño. Los valores más altos indican que las poblaciones tienen más posibilidades de responder a alguna presión selectiva en un largo plazo.

Pero cuando el estudio es entre poblaciones, los parámetros empleados son los índices de diferenciación genética, para su estimación existen distintas metodologías estadísticas: F_{st} (Wright, 1951, 1965) y R_{st} (Slatkin, 1995). Siendo el primero (Boman et al.) el más ampliamente utilizado (Weir and Basten, 1990), midiendo el grado de diferenciación genética mediante el cálculo de la varianza estandarizada de las frecuencias alélicas entre las razas.

Los estadísticos F de Wright (1965) describen el fraccionamiento de la diversidad genética, identificando distintos niveles jerárquicos en una población. En función de las frecuencias genotípicas Wright definió tres estadísticos: FIS es grado de fijación de los individuos respecto a las subpoblaciones, es decir a la deficiencia o el exceso de heterocigotos promedio en cada población, FST es el grado de diferenciación genética entre las poblaciones y FIT es el grado de fijación de los individuos con respecto al total de la población (de Vicente and Fulton, 2004).

El coeficiente de consanguinidad FIS de Wright, es definido además, como la proporción de la endogamia total dentro de una población que se debe a la endogamia dentro de las subpoblaciones (Lenstra et al., 2012). El grado de endogamia es la consideración más relevante para conocer el manejo genético. Un FIS positivo puede ser el resultado de la subdivisión genética, mientras que las estimaciones negativas pueden surgir de cruzamientos. En cuanto a la estima de las relaciones genéticas entre poblaciones e individuos, se realiza mediante el cálculo de las distancias genéticas. La medida más habitual es la distancia genética estándar de Nei (D) (Nei, 1972). Sin embargo, para poblaciones muy emparentadas como podría ser el caso de las razas

derivadas o mejoradas, se aconseja la distancia de Cavalli-Sforza modificada (D_A) (Nei et al., 1983).

Por otro lado, cuando el estudio con marcadores de ADN engloba datos de distintas poblaciones con posible estructura desconocida con posesión de genotipos multilocus, se recomienda un análisis multivariante. Recientemente se han utilizado, los conglomerados bayesianos (Pritchard et al., 2000) que introdujeron un método para identificar la presencia de distintas subpoblaciones, si las hay, y para estimar la ascendencia de los individuos muestreados. Posteriormente mejorado por Falush *et al.* (2003), para estudiar la ascendencia de individuos y *loci* específicos dentro de poblaciones mezcladas.

Los parámetros anteriormente descritos, permite conocer la diversidad genética de las poblaciones, cuyas principales inquietudes se centran en averiguar cuestiones de domesticación, evolución de las razas, diversidad inter e intra razas y variaciones adaptativas.

El estudio de la frecuencia alélica de microsatélites es hoy en día un procedimiento muy empleado, según Baumung *et al.* (2004), durante la década pasada se realizó en todo el mundo un gran número de estudios de diversidad y caracterización genética en ganado doméstico basado en este método. Rischkowsky and Pilling (2010) menciona la proliferación de estudios de microsatélites del ADN, a causa de proporcionar información útil sobre los orígenes, cruzamientos, y cambios en la diversidad genética, permitiendo tomar decisiones sobre la conservación de los recursos zoogenéticos (Hodges, 2002; FAO, 2010).

En el caso del ámbito nacional algunos de los trabajos sobre las relaciones genéticas de las razas españolas, se centran en el estudio de una raza o varias razas; con proximidad geográfica o misma orientación productiva, como por ejemplo son: Xalda (Sevilla et al., 2004; Álvarez et al., 2008), Xisquesta (Avellanet Torres and i Vidal, 2007), Churra (Valle et al., 2004; Gutiérrez-Gil et al., 2008; Sanz Pascua et al., 2012), Manchega negra (Calvo et al., 2006), Montesina (Valle et al., 2004), Lojeña (Pablo et al., 2013), poblaciones Baleares (Pons et al., 2015; Barro, 2016), Pelibuey (Álvarez et al., 2012), poblaciones del norte de los Pirineos (Carrión Bonilla, 2012; Ferrando et al., 2014).

También encontramos estudios en común de razas españolas de distintas orientaciones productivas (Arranz et al., 1998; Arranz et al., 2001; Rendo et al., 2004; Álvarez et al., 2005; Legaz et al., 2008; Calvo et al., 2011; Pons et al., 2015).

Igualmente encontramos referencias bibliográficas correspondiente a los cinco continentes, sobre estudios que se centran en la caracterización de una raza o poblaciones correspondientes a un país (Pariset et al., 2003; Baumung et al., 2004; Olufunmilayo et al., 2004; Arora and Bhatia, 2006; Mukesh et al., 2006; Girish et al., 2007; Ćinkulov et al., 2008; Bozzi et al., 2009; d'Angelo et al., 2009; Kumarasamy et al., 2009; Jyotsana et al., 2010; Arora et al., 2011; Blackburn et al., 2011; Ciani et al., 2013; Ciani et al., 2014; Ocampo et al., 2017) o de forma generalizada englobando en el análisis, razas de diferentes orígenes genéticos o distintos países (Buchanan et al., 1994; Farid et al., 2000; Uzun et al., 2006; Handley et al., 2007; Peter et al., 2007; Dalvit et al., 2008; Álvarez* et al., 2009).

Actualmente en los estudios de genética poblacional con marcadores de ADN, se aprecia dos inconvenientes; el primero se debe a que la mayoría de estudios se limitan a un número pequeño de razas, a menudo de un único país (Baumung et al., 2004; FAO,

2010). El segundo inconveniente que se puede observar es el empleo de distintos sistemas de genotipaje causando variación entre estudios respecto al tamaño estimado de alelos en los mismos loci (Vignal et al., 2002).

Para poder comparar los resultados de los diferentes estudios, la Sociedad Internacional de Genética Animal (ISAG) y la Organización para la Alimentación y la Agricultura (FAO) establecieron una lista de microsatélites de partida para las siguientes especies: bovino, gallinas, porcino y ovino (FAO, 1998, 2004). Dadas las diversas implicaciones biológicas y las numerosas técnicas de biología molecular que ofrecían un amplio panel de decisión, la propia Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) (FAO, 2010) propuso unas recomendaciones para seleccionar un panel de microsatélites destinados a realizar estudios de diversidad genética, según los propósitos del estudio.

La FAO propone las siguientes recomendaciones para seleccionar un panel de microsatélites destinados a realizar estudios de caracterización y diversidad genética:

- Debe contener al menos 25 microsatélites que deben ser de dominio público.
- A poder ser, debe conocerse su situación en los mapas genéticos y no presentar relaciones de ligamiento entre ellos.
- Las variantes alélicas deben exhibir una herencia mendeliana simple en cada microsatélite, y para cada uno debería tener al menos 4 alelos.

Debemos tener en cuenta que marcadores con un alto grado de mutación no siempre son recomendables, puesto que pueden dar desajustes en la segregación y no ser adecuados para los análisis de distancia genética. A pesar de la tendencia de unificar metodologías aún sigue siendo difícil de comparar los estudios por la variabilidad de métodos empleados.

La importancia mundial del tronco merino como raza fundadora de otras razas ovinas es un hecho (Azor et al., 2004), representa por tanto un importante recurso animal en términos de diversidad genética y transcendencia socioeconómica. Motivo que suele llevar a distintos grupos de investigación a incluir al merino como raza comparativa en estudios de caracterización genética de todo el mundo (Quiroz et al., 2008).

Los primeros trabajos moleculares en la raza merina a nivel nacional, corresponden a los años 1976 y 1988 sobre la misma cabaña merina formada como núcleo de conservación de la raza en Hinojosa del Duque. Posteriormente de la Haba Giraldo et al. (1990) estudiaron la evolución de las frecuencias genéticas por medio de ocho marcadores sanguíneos, seguido de otro estudio con el objetivo de determinar el nivel de variabilidad genética existente en la raza Merina, además de analizar su estructura poblacional y determinar las relaciones genéticas existentes con otras razas utilizando microsatélites (Azor et al., 2004).

Como hemos mencionado anteriormente en los años 80 a causa de la predilección de los ganaderos de ganado merino por determinados tipos de animales de orientación más cárnica, con características morfológicas y productivas más rentables, frente aquellos tipos merinos más rústicos o de mayor calidad lanera, poniéndose en peligro la variabilidad genética dentro de la raza. Por tanto Azor *et al.* (2008) realizaron un análisis preliminar sobre la estructura genética de las principales estirpes de merino de la época junto con los rebaños correspondiente a las 5 líneas del centro de Hinojosa, mediante un doble análisis: genealógico y de marcadores moleculares microsatélites.

El tronco Merino presente en los cinco continentes constituye uno de los recursos genéticos más importantes del sector ovino. Por tanto a nivel mundial, encontramos trabajos relacionados con el Merino Español donde se hace referencia a las razas derivadas del tronco merino y algunos estudios comparándolo con razas locales, siempre con los objetivos de determinar la variación genética, las relaciones y la diferenciación genética entre estirpes (Fésüs L, 2002; Buduram, 2004; Pereira et al., 2006; Handley et al., 2007; Ceccobelli et al., 2009; Lasagna et al., 2011; Soma et al., 2012; Ciani et al., 2015; Szabó et al., 2016).

De los estudios de variabilidad genética referentes a la raza merina, cabe destacar la comparación realizada por Arranz et al. (2001), de cinco razas españolas; tres de ellas de producción de leche (Churra, Latxa, Castellana) y dos de carne (Rasa Aragonesa y Merino). Una de las conclusiones obtenidas del Merino Español es que presentó el menor nivel de agrupación entre los miembros en el dendrograma, con un patrón peculiar de agrupamiento, con animales agrupados en varios nodos muy próximos y con el valor promedio más bajo en cuanto a la distancia genética interpoblación. Como segunda conclusión, del examen del árbol a partir de la metodología de vecinos relacionados (Saitou and Nei, 1987); obtuvieron que los individuos de tipo Merino y Churro presentaron un grado no despreciable de relación genética con razas del tipo entrefino. De igual forma las ovejas de raza Castellana mostraron una relación genética más estrecha con Merinos que con Rasa-aragonesas. Todo esto contribuyó a debilitar la hipótesis del origen genético y relaciones genéticas de estas razas, sugerido por Sánchez and Sánchez (1986) y Jordana and Ribo (1991) sobre las relaciones filogenéticas entre razas ovinas españolas obtenidas sobre la base de caracteres morfológicos. Es, por tanto, una herramienta útil para poder asignar correctamente los individuos a su grupo genético, sin dejarnos influenciar por la apariencia visual morfológica.

En el contexto mundial, las investigaciones sobre la estructura genética y las relaciones entre las razas Merina y sus derivados de todo el mundo, los autores Kijas *et al.* (2012) basados en ADN Mitocondrial, detectaron una extensa distribución de haplotipos entre el Merino y otras razas. Como seguimiento de esto y continuación del objetivo de analizar la diversidad genética, estructura y mezcla de Merino y razas derivadas, Ciani *et al.* (2015), obtuvieron que las poblaciones merino (Australia, Nueva Zelanda y China) están claramente separadas de sus antepasados merinos europeos. En cambio, observaron una estrecha relación entre el Merino Español y otras razas españolas, destacando su subestructuración genética en la población merina española, como reflejo de las prácticas recientes de manejo de los rebaños.

De manera análoga Diez-Tascón *et al.* (2000) corrobora esta última apreciación, de cómo los criterios de selección de los ganaderos ya sea mediante la compra de sementales a otras ganaderías o seleccionando los descendientes con un objetivo morfológico-productivo, tiende a generar ecotipos dentro de la raza, y tienden a agruparse las poblaciones en el dendrograma según los criterios de selección (carne vs. lana).

Todo individuo de una población determinada presenta una serie de características que difieren del resto y que se incrementan a medida que las relaciones de parentesco son menores; cuando dos poblaciones dejan de intercambiar material genético mediante el apareamiento, los individuos de las respectivas poblaciones llegan con el tiempo a presentar caracteres comunes a todos los miembros de cada una de ellas, pero diferentes entre las dos.

Hasta el momento en el ganado ovino, los microsatélites autosómicos han sido los marcadores más populares para caracterizar la constitución genética de las razas, estableciendo relaciones de razas, describiendo la historia del ganado y la singularidad a nivel de raza (Lenstra et al., 2012). Además, de otros usos en ovino como son: la construcción de mapas genéticos (Maddox et al., 2001; Crawford et al., 2006; Kijas et al., 2012), la realización de pruebas de paternidad (Glowatzki-Mullis et al., 2007) y la detección de genes de interés productivo (Gutiérrez Gil et al., 2011; Daetwyler et al., 2012).

Esta técnica genética aplicada a la investigación animal representa nuevos horizontes de importante valor, ya que ofrecen la posibilidad de preservar la diversidad genética. Dentro de este contexto, el presente estudio aporta información de gran valor acerca de la población merina cooperativa de Oviso, ayudando a determinar la variabilidad genética actual y su estructura, por tanto, el primer objetivo de este trabajo es caracterizar genéticamente de la población explotada merina en el contexto de Oviso y el estudio de la estructura genética y diversidad Intraracial mediante un análisis de microsatélites del ADN, además de las relaciones con otras razas ovinas. Y como segundo objetivo, calcular los parámetros de diversidad genética y de estructura poblacional de las ganaderías muestreadas que permitan obtener unas primeras conclusiones sobre el estado actual de la población desde un punto de vista genético. Todo ello conducente a una correcta gestión racial en el programa genético, que nos lleve a una progresiva merinización de la base materna y a un correcto establecimiento de un producto final homogénea plasmado en un cordero híbrido al 50% con una raza precoz internacional.

1.3 Material y Métodos

Para conseguir una correcta caracterización genética de la población de merinos de las explotaciones integradas en OVISO fue necesario seguir las siguientes premisas técnicas, de acuerdo a las recomendaciones de FAO/ISAG para estudios de biodiversidad:

1. Se realizó un muestreo en extenso de las 75 ganaderías más representativas de las integradas en OVISO, tomaron al azar muestras biológicas de un número de animales proporcional a su censo, entre 1 y 88 individuos, alcanzando un total de 2117 animales muestreados.
2. Con ellas se creó un banco de muestras perfectamente organizado, a disponibilidad del presente trabajo y de otros que pudieran desarrollarse en el futuro.
3. De ellas se eligieron 15 ganaderías representativas de las distintas regiones y ecosistemas en los que se distribuyen los animales de la cooperativa. Así mismo, proporcionalmente a sus censos se escogieron muestras al azar de animales no relacionados genealógicamente, hasta alcanzar un total de 493 individuos, con la distribución por ganadería (**Tabla 1**).

Tabla 1. *Número de muestras tomadas en cada ganadería.*

Ganaderías	Nº Muestras
CE	16
VO	72
CG	53
CC	46
DH	3
CR	31
FF	36
HF	1
HR	1
HP	1
CL	2
FC	44
FL	35
AG	88
AP	62

Para completar los estudios de diversidad genética es necesaria la incorporación al estudio de razas complementarias de referencia (outgroups). En este caso se incorporaron 8 razas que coexisten con el Merino en su contexto geográfico, que se encontraban previamente analizadas por el grupo de investigación PAIDI-AGR-218 de la Universidad de Córdoba: Merino Precoz, Merino Negro, Lojeña, Lacaune, Ile de France, Berrinchon du Cher y Fleischschaf.

Así mismo, se incorporó una muestra de una población de Merino considerada por su fenotipo y su historia, como tradicional, nombrada como Merino Pozoblanco.

Las muestras de sangre se obtuvieron mediante punción yugular con tubos de vacío Vacutainer® con EDTA-K3 como anticoagulante y agujas de un solo uso. Cada muestra se identificó con una etiqueta y se conservaron refrigeradas hasta su envío al laboratorio. Además, se recogió información precisa del animal al que pertenece cada muestra: identificación del animal, sexo, ganadería y localidad. Esta información se envió en un fichero electrónico, acompañando las muestras, al laboratorio de Genética Molecular Aplicada del Grupo de Investigación PAIDI-AGR-218 de la Universidad de Córdoba.

Cuando las muestras llegaron al laboratorio se les asignó un número y se colocaron en tubos de congelación etiquetados con el número de entrada al laboratorio. Esta numeración se relaciona con la identificación del animal y toda la información asociada al mismo. Todas las muestras se almacenaron en el Banco de Muestras del laboratorio para su posterior análisis.

La extracción del ADN de las muestras de sangre se realizó con el Kit BLOODCLEAN de Purificación de ADN (BIOTOOLS - Biotechnological & Medical Laboratories, S.A. Madrid, España) siguiendo las indicaciones del fabricante para este kit.

Se amplificaron 38 microsatélites mediante la técnica de la reacción en cadena de la polimerasa, PCR, (Mullis et al., 1986). Los marcadores utilizados fueron: CSRD247, D5S2, HSC, ILSTS 011, INRA005, INRA006, INRA063, MAF214, MAF65, McM42, McM527, OarAE0129, OarFBC20, SPS113, SPS115, CD5, ILSTS008, INRA049, INRA132, INRA172, INRA23, OarCP049, OarCP20, RM006, BM8125, BM1818, BM1824, BM6506, ETH10, OarCP34, OarFCB304, TGLA126, TGLA53, BM6526, CSSM66, ETH225, INRA35, OarFCB11. Estos microsatélites vienen siendo utilizados de forma rutinaria por parte del grupo PAIDI-AGR-218, en el que se encuadra la presente tesis, en numerosas razas ovinas nacionales e internacionales (Landi et al., 2005; Pons et al., 2015).

Para realizar la separación por tamaño de los fragmentos obtenidos mediante la PCR se han sometido a una electroforesis en un secuenciador automático ABI3130XL (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA).

El análisis de los fragmentos y la tipificación alélica se ha realizado mediante los programas informáticos Genescan Analysis v 3.1.2 y Genotyper 2.5, respectivamente. Con el programa Genescan Analysis v 3.1.2 se analizaron los datos recogidos del secuenciador automático, obteniendo la información del tamaño de los fragmentos estudiados, empleando para esto el estándar de tamaños GENESCAN ROX®. Las gráficas de bandas obtenidas con el programa Genescan fueron analizadas por medio del programa Genotyper® 2.5 y se identificaron los diferentes alelos presentes en cada uno de los microsatélites.

Para evaluar la variabilidad genética dentro de cada población, se calcularon los siguientes parámetros: el número medio de alelos por locus (N_a) y su desviación estándar (NASD), las heterocigosis esperada (H_e) y observada (H_o) con el programa MICROSATELLITE TOOLKIT software para Excel (Park, 2001). Así mismo, se han realizado pruebas de equilibrio Hardy-Weinberg (HW) a nivel de cada marcador en cada población, y también para las poblaciones estudiadas, todo ello usando el programa

GENEPOP v. 3.1c (Rousset, 1995), que aplica el test exacto de Fisher usando el método en cadena de Monte Carlo Markov (Guo and Thompson, 1992).

Además se estimaron, la riqueza alélica (RA) con el método de rarefacción, que compensa las diferencias del tamaño de la muestra, mediante el software HP RARE, v. 2.9.3 (Kalinowski, 2004) y los alelos privados (AP), son los alelos únicos por población no compartidos por dos o más poblaciones. Se utiliza como indicador de flujo de genes (Barton and Slatkin, 1986), y se calcula mediante el software HP RARE, v. 2.9.3 (Kalinowski, 2004).

Estos análisis se realizaron en dos etapas, en primer lugar, a nivel de razas, incluyendo todas las poblaciones implicadas; y en segundo lugar a nivel intraracial incluyendo sólo las 15 ganaderías merinas.

Usando el programa GENEPOP v. 3.1 (Rousset, 1995) sobre las frecuencias alélicas y los estadísticos F, se realizó un análisis de componentes principales para todas las razas implicadas y para las explotaciones merinas aisladas, exponiéndose los resultados en sendas representaciones tridimensionales. El análisis de distancias genéticas D_A y de Reynolds (Nei et al., 1983; Takezaki and Nei, 1996) se llevó a cabo usando el software Populations 1.2.28 (Langella et al., 2002), construyéndose con estos resultados árboles de vecindad entre las razas estudiadas con el software TreeView (Page, 1996).

Así mismo se construyó un árbol filogenético introduciendo las distintas ganaderías merinas aisladamente frente a las razas de referencia (outgroups) utilizando para ello el software Population v.1.1.28 (Langella, 1999). Con esto se pretendió topografiar a las distintas explotaciones en los distintos cluster establecidos por las razas de referencia, con vistas a valorar así las distintas influencias genéticas que pudieran mostrar las ganaderías.

Finalmente se realizó un análisis de asignación individual con el software Structure v2.4.3 (Pritchard et al., 2000) que nos permitió establecer, en primer lugar la estructura poblacional del estudio a nivel racial que presentamos en forma de diagrama cromático, resaltando los agrupamientos de las razas paso a paso, lanzando hipótesis de agrupamientos de partida, desde $k=2$ hasta $k=9$. Este mismo análisis se desarrolló para las explotaciones de Merino en un nivel inter racial, representándose los resultados de igual forma, pero en este caso desde un $K=2$ hasta un $K=9$, que es el número más probable de clusters encontrado, pudiéndose establecer los distintos niveles de homogeneidad que existen dentro de las distintas explotaciones, teniendo en cuenta la asignación individual de sus componentes a la propia ganadería. En este estudio se destaca la disposición de la asignación individual a las ganaderías en el $K=9$. Concluimos este estudio, representando la composición genética teórica para cada uno de los animales merinos estudiados, se representa en un diagrama de colores individual la pureza o la influencia estimada de otras poblaciones para cada genoma.

1.4 Resultados y Discusión

Los resultados obtenidos se exponen en cuatro niveles; primero, la caracterización genética; en segundo y tercer lugar, se presenta la diferenciación y las distancias genética entre las poblaciones, y, por último, se establece el agrupamiento que define la estructura de las poblaciones y se analiza la composición genética individual.

Estos cuatro niveles se estudian y analizan, por un lado, desde una perspectiva inter racial, comparando entre razas ovinas envueltas en el estudio, incluyendo el merino cooperativo muestreado, y por otro lado centrándonos en el estudio de las ganaderías merinas con una visión intraracial.

1.4.1 Caracterización y Diversidad genética

1.4.1.1 Caracterización y Diversidad genética entre razas y entre ganaderías merinas

A la vista de los resultados de los parámetros obtenidos para estos 38 microsatélites se puede decir que estos marcadores detectan una diversidad genética elevada entre las razas.

La heterocigosidad esperada (H_e) más alta se observó para las muestras de merino autóctono con valor de 0.7437 y la más baja fue merino de pozoblanco con un valor de 0.4866. Los valores de Heterocigosidad observada (H_o), estaban en el rango que va entre 0.6937 para Merino Negro de máximo y un mínimo de 0.4722 para Merino de Pozoblanco (**Tabla 2**). Nuestros valores de heterocigosidad por lo general son más bajos comparándolos con los obtenidos en razas internacionales (Blackburn et al., 2011) así como por Diez-Tascón *et al.* (2000), para el propio Merino Español y las razas francesas y alemanas mejoradas por el merino, o con otro estudio anterior realizado con otras razas españolas (Arranz et al., 1998). Si bien están claramente por encima de los publicados por Gutiérrez-Espeleta *et al.* (2000) en un grupo de razas en peligro de extinción sometidas a programas de conservación.

Estos resultados apoyan la hipótesis de que el Merino de Pozoblanco es una población ancestral dentro del Merino, que ha estado sometida a un largo periodo de aislamiento reproductivo, tal y como se sugería desde la historia contada y la morfología de la población. Por otro lado, el alto nivel de heterocigosidad observada y esperada en el Merino de OVISO, nos pone sobre aviso sobre la alta diversidad genética de la población, que podría ser debida a alto grado de migración sufrido en el pasado reciente.

El número medio de alelos (N_a) obtenido en merino autóctono (13.61), seguido de la Lojeña 9.68 y el Merino Negro 7.45 refuerza en cierta manera lo comentado anteriormente sobre la variabilidad genética de la población de OVISO, mostrando el valor más alto de todas las razas muestreada. Este resultado es más elevado que el obtenido por Azor *et al.* (2004) de 10.63 para la propia raza Merina muestreada en el contexto del Libro Genealógico, si bien los niveles descritos son también excesivamente

elevados, con respecto a otras razas españolas, y podría indicar que el propio Libro Genealógico está absorbiendo cierto grado de migración en los Merinos considerados puros.

Por otro lado, destaca en un contexto de alta variación en el Merino, el extremadamente bajo valor obtenido para Merino de Pozoblanco, en el un número medio de alelos, valores de 3.9, lo que refuerza la hipótesis de aislamiento reproductivo y genuinidad de la población, pero a la vez advierte del peligro de los efectos de la endogamia que se cierne sobre la población.

Las razas Berrinchon du Cher, Merino Precoz e Ile de France presentaron bajos valores en el número medios de alelos. Este menor número de alelos encontrado en estas razas, podría deberse al tipo de cría cerrada de los rebaños y censos pequeño-medio de las ganaderías donde se tomaron las muestras, aunque también es posible un efecto de cuello de botella acontecido sobre estas razas en España, con amplias multiplicaciones desde un reducido número de efectivos importados desde sus países originarios.

Tabla 2. *Parámetros de diversidad genética de todas las razas analizadas.*

Raza	N	Loci	He	Ho	Na	NASD	RA
Merino Autóctono	491	38	0.7437	0.6837	13.61	4.66	3.61
Ile de France	32	38	0.6606	0.6101	5.82	1.94	3.08
Berrinchon du Cher	33	38	0.5743	0.5263	5.18	2.41	2.72
Fleischschaf	51	37	0.6685	0.6276	7.16	2.60	3.88
Lacaune	27	37	0.6978	0.6547	7.11	2.74	4.04
Merino Pozoblanco	35	34	0.4866	0.4784	3.91	1.40	5.28
Merino Precoz	32	35	0.6174	0.5769	5.46	1.99	5.14
Merino Negro	39	33	0.7122	0.6937	7.45	2.73	7.47
Lojeña	94	34	0.7111	0.6790	9.68	4.35	6.68
MEDIA	92.67	36.00	0.65	0.61	7.26	2.76	4.66

N, Número de muestras; Loci, válidos en el estudio; He, Heterocigosidad esperada; Ho, Heterocigosidad por recuento directo; Na, número medios de alelos; NASD, desviación estándar del número medio de alelos; y RA, riqueza alélica.

La riqueza alélica es el número medio de alelos por locus y cuantifica el número total de alelos diferentes detectado en cada uno de los loci de una población. Por tanto, la riqueza alélica (RA) de las distintas razas indica la diversidad promedio encontrada dentro de las series alélicas de cada locus, así una alta riqueza alélica en una población indica una alta repercusión en la variación total de la especie y por lo tanto las altas riquezas alélicas, en general indican una mayor importancia desde el punto de vista de la conservación de la variación genética de la especie. Sorprendentemente, en este parámetro (RA) observamos el menor valor obtenido para la raza merino (3.61), encontrándose por debajo del valor medio de la población general estudiada (4.66). A diferencia del Merino negro que fue el que presentó el valor más alto (7.47). Valores similares de riqueza alélica menciona Pons Barro (2016), para Merino (3.97) y Fleischschaf (3.81), mientras que en Merino Precoz (3.78) en nuestro estudio obtuvimos un valor superior de 5.14, probablemente debido a una mayor extensión del muestreo.

Esto se justifica por ser el Merino la base de la formación de muchas de las razas muestreadas en este estudio, habiendo incorporado el resto de razas otras influencias genéticas que han aportado nuevas formas alélicas resultantes de mutaciones agregadas a los respectivos genomas originales. El Merino de OVISO con esto parece manifestar, una gran originalidad de base histórica y en contraste importantes migraciones recientes.

Utilizando el muestreo realizado en el Merino de OVISO para el estudio inter racial, implementamos un análisis de diversidad dentro de la misma población, segmentando el muestreo en grupos de individuos determinados por la ganadería de origen. A pesar del gran desequilibrio entre ganaderías y la escasa representatividad de algunas, esto nos permitió investigar de forma preliminar la diversidad intra racial del Merino de OVISO.

En la **Tabla 3** se presentan los resultados de caracterización en el nivel intra racial del Merino de OVISO obtenidos del mismo panel de 38 microsatélites utilizados en el nivel inter racial.

En este caso también se puede decir que estos marcadores detectan una diversidad genética elevada en las ganaderías muestreadas, además mostrando una gran homogeneidad entre ellas. Las heterocigosidades esperadas en las ganaderías que aportaron un número significativo de individuos al experimento estuvieron en un rango de 0.7040 y 0.7374, mientras que las observadas estuvieron entre 0.6712 y 0.7031.

Tabla 3. *Parámetros de diversidad genética para todas las ganaderías de raza Merina incluidas en el estudio.*

Ganaderías	N	Loci	He	Ho	Na	NASD	AR	AP
CE	16	35	0.7296	0.6960	6.63	2.60	3.65	3
VO	72	35	0.7235	0.6712	8.74	3.30	3.64	12
CG	53	38	0.7350	0.6593	9.08	2.97	1.74	8
CC	46	38	0.7338	0.6751	8.39	2.84	1.73	11
DH	3	38	0.7105	0.7193	3.39	1.26	1.71	
CR	31	38	0.7105	0.6808	7.37	2.63	1.71	3
FF	36	37	0.7040	0.6742	7.89	3.12	2.40	7
HF	1	34	0.6176	0.6176	1.62	0.49	5.24	1
HR	1	37	0.7297	0.7297	1.73	0.45	2.42	
HP	1	37	0.6757	0.6757	1.68	0.47	2.37	
CL	2	37	0.7568	0.7297	2.78	0.71	2.45	1
FC	44	38	0.7205	0.6874	8.05	3.43	1.72	9
FL	35	38	0.7306	0.7020	7.55	2.98	1.73	4
AG	88	38	0.7243	0.6839	9.37	3.54	1.72	14
AP	62	38	0.7374	0.7031	9.21	3.28	1.74	11

N, Número de muestras; Loci, válidos en el estudio; He, Heterocigosidad esperada; Ho, Heterocigosidad por recuento directo; Na, número medios de alelos; NASD, desviación estándar del número medio de alelos; RA, riqueza alélica y AP, Alelos privados.

Cabe destacar el bajo grado de heterocigosidad media (0.4511) obtenido por de la Haba Giraldo *et al.* (1990), en su estudio comparativo de cinco líneas de Merino Español, de la reserva del Merino en Hinojosa del Duque, utilizando polimorfismos bioquímicos.

Este valor más bajo puede deberse, al hecho de tener este rebaño un sistema reproductivo cerrado dentro de las distintas líneas conservadas y un bajo censo de animales.

Centrándonos en los resultados de las ganaderías con más de 30 individuos aportados al estudio observamos un rango entre 6.63 y 9.37 para el número medio de alelos. Estos valores fueron superiores a los aportados en estudios previos sobre el Merino Español con muestreos de menores efectivos, como los realizados por Landi *et al.* (2005) y Pons *et al.* (2015). Sin embargo, Valle *et al.* (2004) aportó valores superiores a los nuestros, en su estudio sobre un amplio muestreo del Merino Español registrados en el Libro Genealógico. De cualquier modo, nuestro estudio es el primero que se introduce en el plano intra racial.

Los niveles de heterocigosidad siguieron la misma tónica del número medio de alelos, mostrando un comportamiento bastante homogéneo entre las distintas ganaderías. Los rangos obtenidos para las heterocigosidades observadas y esperadas fueron bastante estrechos con 0.6593-0.7031 para la primera y 0.7040-0.7374 para la segunda. Así mismo estos valores estuvieron próximos, aunque ligeramente por encima de los apuntados en la raza Merina por Diez-Tascón *et al.* (2000), Landi *et al.* (2005) y Pons *et al.* (2015) y por debajo de los publicados por Valle *et al.* (2004), en la misma tónica de lo discutido para los valores de los números medios de alelos.

En cuanto a la riqueza alélica, podemos decir que se puso de manifiesto una homogeneidad general en torno a 1.7, si bien algunas ganaderías se alejaron de esta tónica mostrando valores muy superiores 2.4-5.24, que parecen avisar de influencias exóticas que más tarde fueron confirmadas con otras técnicas. En las ganaderías de Merino de OVISO calculamos también el número de alelos privados (AP) en cada población, que se entiende como los alelos exclusivos encontrados en cada ganadería, con respecto al total de la población estudiada. En general, este parámetro nos indica los niveles de relación entre las ganaderías; cabe esperar que las ganaderías que más han influido en las demás cuenten con un reducido número de alelos exclusivos y viceversa; aunque hay otros factores que influyen en este valor como es el nivel de migración desde otras razas. Vemos en la **Tabla 3** como las ganaderías más representativas tienen valores de 3-4 alelos privados y las menos influyentes de 7-14. Por supuesto las ganaderías con menos de 30 representantes no se han tenido en cuenta.

Antes de pasar al estudio de la diferenciación genética entre las poblaciones estudiadas, debemos hacer unos breves comentarios sobre la situación en la que se encuentran las mismas, inferidas desde los test de equilibrio de Hardy-Weinberg.

En primer lugar, en la **Tabla 4**, presentamos los resultados de dichos test de equilibrio en el nivel inter racial, aportando los valores obtenidos para cada raza teniendo en cuenta los resultados de toda la batería de marcadores, así como desglosados para cada marcador dentro de cada raza.

En tal sentido, todas las razas estudiadas resultaron estar fuera del equilibrio de Hardy-Weinberg, si bien observando el número de marcadores desequilibrados en cada una de ellas, podemos ver que mientras que el Merino presentaba una mayoría de marcadores fuera de equilibrio, el resto de poblaciones mostraban el desequilibrio acumulado en un reducido número de marcadores, con la excepción de Ile de France. De tal forma, el desequilibrio general puede atribuirse a efectos inherentes a la población, como pueden ser la selección, migración, mutación y deriva; mientras que los

desequilibrios aislados en algunos marcadores concretos pueden atribuirse al propio marcador, como puede ser por efecto de la mutación, la presencia de alelos nulos y exclusivos, entre otros efectos.

Por tanto, la raza Merina de OVISO puso de manifiesto un desequilibrio claro, muy diferente de lo encontrado en otros estudios realizados sobre la raza como los de Uzun *et al.* (2006), Azor *et al.* (2008), Ceccobelli *et al.* (2009) y Szabó *et al.* (2016).

Tabla 4. Resultados de los test de equilibrio de Hardy-Weinberg a nivel inter racial, para las distintas razas estudiadas y para cada uno de los marcadores en cada raza.

Microsátelites	MERAUT	ILFRA	BERR	FLEICH	LACAU	MERPZ	PRECOZ	MERNE	LOJA
CSRD247	0.0000	0.8967	0.0228	0.9343	0.0018	0.0001	0.4357	0.2105	0.1567
D5S2	0.0434	0.6816	0.0202	0.9760	0.2759	10.0000	0.7937	0.6024	0.6559
HSC	0.0047	0.1252	0.0000	0.3405	0.0173	0.6275	0.0491	0.0233	0.8097
ILSTS011	0.0000	0.0437	0.0001	0.0008	0.0344	0.2836	0.0843	0.2787	0.3550
INRA005	0.0000	0.1269	0.9751	-	-	-	-	-	-
INRA006	0.0000	0.0000	0.0457	0.9087	0.3117	-	-	-	-
INRA063	0.0000	0.1494	0.0133	0.1858	0.5660	0.2359	0.9004	0.8501	0.9421
MAF214	0.0000	0.1635	0.0000	0.7924	0.0525	0.0139	0.0211	-	-
MAF65	0.0044	0.1831	0.5550	0.0002	0.1137	0.0355	0.1543	0.5255	0.1498
McM42	0.0648	0.1640	0.1949	0.2031	0.8127	0.0663	0.0978	0.6367	0.8278
McM527	0.3072	0.8599	0.0272	0.8294	0.2505	10.0000	0.5869	0.8430	0.9714
OarAE0129	0.2146	0.0978	0.0000	0.4746	0.9862	0.8691	0.2944	0.7707	0.6588
OarFBC20	0.0000	0.1063	0.0892	0.0008	0.0140	-	-	0.7014	0.4522
SPS113	0.0000	0.8970	0.5216	0.9306	0.8229	10.0000	0.1297	0.5523	0.6808
SPS115	0.0000	0.0740	0.4728	0.1829	0.2030	-	0.0702	-	-
CD5	0.0022	0.4702	0.0000	0.0556	0.0298	0.0244	0.4808	0.3483	0.4096
ILSTS008	0.0000	10.0000	10.0000	0.1631	0.0216	0.7066	10.0000	0.1693	0.1106
INRA049	0.0114	0.2750	0.0100	0.6650	0.3750	0.7437	0.8109	0.5764	0.1633
INRA132	0.5377	0.0574	0.2777	0.0394	0.0294	0.4989	0.0072	0.3008	0.5849
INRA172	0.0282	10.0000	10.0000	0.1093	0.5281	0.0297	10.0000	0.5289	0.1018
INRA23	0.3763	0.0169	0.0000	0.9319	0.4208	10.0000	0.8136	0.8648	0.1779
OarCP049	0.0000	0.1256	0.0034	0.0722	0.8275	0.0000	0.1186	0.2854	0.2696
OarCP20	0.0142	0.3625	0.1751	0.0078	0.1815	0.6364	0.5188	0.4615	0.1633
RM006	0.0047	0.3579	0.2617	0.1293	0.1065	0.2275	0.9209	0.0136	0.0230
BM8125	0.0239	0.2036	10.0000	0.5641	0.4970	0.1834	0.4980	0.1872	0.3873
BM1818	0.4051	0.0210	0.8738	0.0449	0.2760	0.0068	0.0746	0.0588	0.2189
BM1824	0.1403	0.0215	10.0000	0.6505	0.2527	0.0047	0.7835	0.8253	0.3679
BM6506	0.0000	0.0721	0.8096	0.1363	0.0379	0.0163	0.0015	0.093	0.1774
ETH10	0.0000	0.0000	-	0.0099	10.0000	0.0839	0.0147	0.0005	0.0036
OarCP34	0.6046	0.4519	0.2435	0.6519	0.3782	0.7642	0.5557	0.6008	0.5681
OarFCB304	0.0000	0.2988	0.0176	0.4164	0.8631	0.0106	0.1915	-	-
TGLA126	0.0000	0.8365	0.0477	0.0085	0.0736	0.4522	0.3967	0.1924	0.0000
TGLA53	0.1078	0.0466	0.7494	0.3496	0.3617	10.0000	0.1835	0.8348	0.2614
BM6526	0.0124	0.7184	0.4776	0.8224	0.5214	0.7552	0.3567	0.3478	0.0436
CSSM66	0.0000	0.0392	0.0000	0.0000	0.0193	0.0591	0.0000	0.0000	0.0112
ETH225	0.0000	0.6494	0.8685	0.3480	0.8420	0.8744	0.2934	0.1116	0.0373
INRA35	0.5215	0.7295	10.0000	0.4725	0.3176	0.0783	0.6318	0.8438	0.4460
OarFCB11	0.0000	0.4850	0.8192	0.0557	0.2686	0.5090	0.9625	0.6659	0.1707
Rango	***	***	***	***	***	***	***	***	***

MERAUT, Merino autóctono; ILFRA, Ile de France; BERR, Berrinchon du Cher; FLEICH, Fleischschaf; LACAU, Lacaune; MERPZ, Merino Pozoblanco; PRECOZ, Merino Precoz; MERNE, Merino Negro; LOJA, Lojeña. Valor de significación: ns-no significativo, * P< 0.05, ** P< 0.01, *** P< 0.001.

Por ello, fue importante la realización de los test de equilibrio en el nivel intra racial para comprobar la situación en las ganaderías que formaron la muestra del Merino de OVISO, cuyos resultados aportamos en la **Tabla 5**.

Tabla 5. Resultados de los test de equilibrio de Hardy-Weinberg a nivel intra racial en el Merino, para las distintas explotaciones estudiadas y para cada uno de los marcadores en cada explotación.

Microsátelites	CE	VO	CG	CC	DH	CR	FF	FC	FL	AG	AP
BM1818	0.768-	0.000-	0.938-	0.866-	0.579-	0.559-	0.876-	0.626-	0.812-	0.396-	0.931-
BM1824	1.000-	0.001-	0.631-	0.952-	0.256-	0.533-	0.006-	0.385-	0.010-	0.027-	0.139-
BM6506	0.880-	0.024-	0.464-	0.468-	0.226-	0.852-	0.119-	0.674-	0.116-	0.000-	0.110-
BM6526	0.985-	0.000-	0.061-	0.504-	0.094-	0.107-	0.245-	0.915-	0.967-	0.928-	0.200-
BM8125	0.933-	0.572-	0.069-	0.222-	0.487-	0.727-	0.174-	0.844-	0.841-	0.237-	0.980-
CD5	0.236-	0.000-	0.634-	0.099-	0.007-	0.675-	0.519-	0.217-	0.865-	0.205-	0.689-
CSR247	0.541-	0.891-	0.011-	0.147-	0.950-	0.021-	0.579-	0.027-	0.966-	0.647-	0.392-
ETH225	0.244-	0.000-	0.000-	0.044-	0.004-	0.090-	0.335-	0.615-	0.521-	0.000-	0.058-
ETH10	1.000-	1.000-	0.000-	0.011-	0.009-	0.000-	1.000-	1.000-	0.000-	0.011-	0.022-
HSC	0.562-	0.520-	0.089-	0.020-	0.092-	0.625-	0.212-	0.804-	0.753-	0.275-	0.280-
ILSTS008	0.016-	0.607-	0.571-	0.725-	0.382-	1.000-	0.228-	1.000-	1.000-	0.243-	0.625-
INRA049	0.180-	0.535-	0.419-	0.002-	0.040-	0.133-	0.940-	0.122-	0.343-	0.565-	0.235-
INRA063	0.070-	0.435-	0.037-	0.027-	0.122-	0.734-	0.786-	0.534-	0.423-	0.012*	0.747-
INRA132	0.323-	0.073-	0.721-	0.978-	0.712-	0.106-	0.505-	0.624-	0.231-	0.133-	0.508-
INRA172	1.000-	0.415-	0.010-	0.208-	1.000-	1.000-	0.366-	0.278-	0.633-	0.125-	0.219-
INRA23	0.893-	0.351-	0.413-	0.646-	0.399-	0.938-	0.696-	0.594-	0.968-	0.064-	0.918-
INRA35	0.663-	0.244-	0.166-	0.598-	0.263-	0.643-	0.019-	0.127-	0.370-	0.131-	0.124-
MAF214	0.077-	0.007-	0.015-	0.824-	0.735-	0.231-	0.845-	0.178-	0.387-	0.120-	0.444-
MAF65	0.090-	0.010-	0.112-	0.160-	0.450-	0.600-	0.040-	0.115-	0.831-	0.332-	0.020-
McM42	0.000-	0.501-	0.208-	0.367-	0.382-	0.081-	0.636-	0.503-	0.478-	0.654-	0.259-
McM527	0.772-	0.000-	0.059-	0.303-	0.635-	0.606-	0.682-	0.789-	0.230-	0.012-	0.611-
OarAE0129	0.297-	0.540-	0.039-	0.194-	0.727-	0.211-	0.346-	0.547-	0.768-	0.768-	0.404-
OarCP20	0.058-	0.347-	0.209-	0.875-	0.093-	0.125-	0.063-	0.011-	0.357-	0.578-	0.728-
OarCP34	0.790-	0.399-	0.096-	0.366-	0.569-	0.951-	0.004-	0.008-	0.420-	0.219-	0.181-
OarFCB11	0.603-	0.447-	0.718-	0.008-	0.544-	0.794-	0.011-	0.412-	0.670-	0.000-	0.750-
OarFCB304	1.000-	0.400-	0.015-	0.715-	0.195-	0.231-	0.085-	0.574-	0.441-	0.428-	0.338-
RM006	0.884-	0.727-	0.510-	0.568-	0.969-	0.322-	0.032-	0.943-	0.895-	0.089-	0.093-
SPS113	0.875-	0.030-	0.567-	0.028-	0.067-	0.030-	0.933-	0.327-	1.000-	0.067-	0.845-
SPS115	0.195-	0.042-	0.000-	0.000-	0.817-	0.000-	1.000-	0.593-	0.000-	0.000-	0.001-
TGLA126	0.396-	0.214-	0.018-	0.085-	0.743-	0.190-	0.767-	0.215-	0.004-	0.079-	0.447-
TGLA53	0.393-	0.758-	0.144-	0.010-	0.411-	0.090-	0.829-	0.542-	0.445-	0.584-	0.005-
Rango	ns	***	***	***	*	***	**	ns	***	***	*

CE, VO, CG, CC, DH, CR, FF, FC, FL, AG y AP, ganaderías Merinas; Valor de significación: ns-no significativo, * P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001.

Aquí podemos apreciar como CE y FC, se encontraban en equilibrio, y DH y AP presentaban un escaso desequilibrio, al igual que FF, aunque en menor medida. Las otras seis ganaderías que ofrecieron resultados válidos, por el tamaño de sus muestras,

resultaron altamente desequilibradas, si bien estos desequilibrios estuvieron focalizados en pocos marcadores. Teniendo en cuenta la historia reciente y el manejo zootécnico y reproductivo de estas ganaderías, debemos contemplar diversas causas que justifiquen dichos desequilibrios, ya que en algunos casos puede deberse a un cierto efecto de deriva por aislamiento reproductivos, mientras que en otras predominan los efectos de las migraciones desde otras ganaderías Merinas, o desde otras razas introgridas, pero estas causas serán abordadas minuciosamente más adelante, desde los estudios de asignación individual.

1.4.2 Diferenciación genética

1.4.2.1 Diferenciación genética entre razas

El Análisis Factorial de Correspondencia es un método multivariante que permite simplificar la presentación de los resultados de los análisis filogenéticos. Este método utiliza las distancias no euclídeas para establecer un reducido número de factores (ejes) que ubican los agrupamientos de las razas en el espacio determinado por los propios ejes χ^2 . Este análisis nos ha permitido condensar la información de un gran número de alelos en tres variables sintéticas que representaron en el caso del estudio inter racial el eje 1, un 28.21%, el eje 2, 21.14% y el eje 3, 15.65%. Mientras que en el estudio intra racial del Merino supuso para el eje 1, 17.07%, para el eje 2, 12.41% y para el eje 3, 11.01%.

En ambos casos la variabilidad definida por los tres ejes fue suficiente para acercarnos a conclusiones importantes sobre las relaciones genéticas entre las poblaciones estudiadas tanto a nivel inter como intra racial, mucho más allá de los árboles de vecindad y de relación que se quedan en dimensiones más restringidas al no tener en cuenta las relaciones que puedan existir entre las ramas de los árboles.

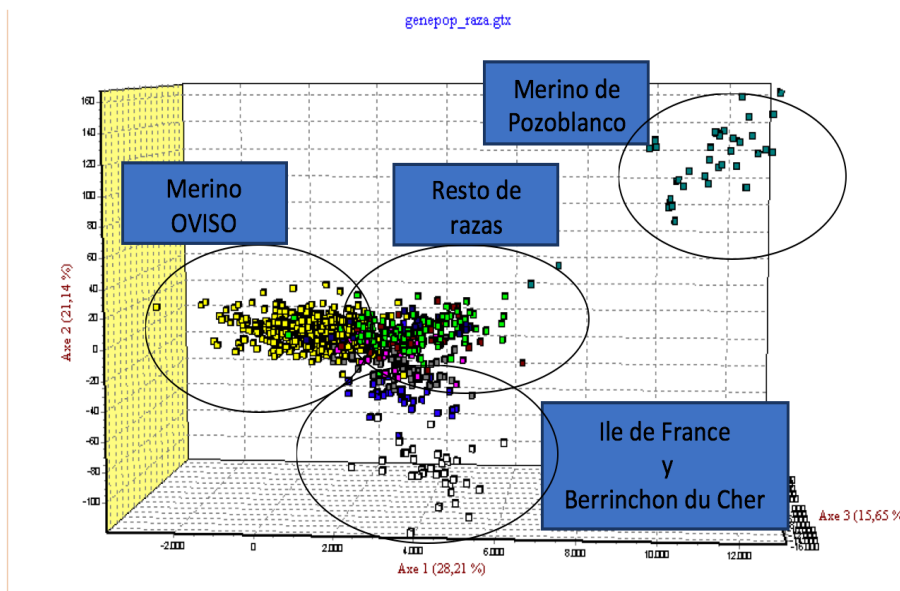
Las representaciones gráficas de estos resultados son muy elocuentes ya que expone una topografía definida por los ejes (en nuestro caso tridimensional) de los puntos que son exponentes de los individuos o de las poblaciones, estos objetos representados, son por tanto un vector de sus frecuencias alélicas (Gardyn et al., 2008).

En nuestro caso, hemos representado con un código de colores a los animales atribuidos a cada raza de las estudiadas en el estudio inter racial; así como los individuos merinos atribuibles a cada ganadería en el estudio intraracial.

En la **Figura 1** se representan los resultados del análisis factorial de correspondencia inter racial. Es este gráfico se resaltan cuatro grandes grupos. El Merino (amarillo) toma posiciones cercanas a la ordenada en el origen del eje 2, con núcleos muy diferenciados, pero que se va prolongando hacia los valores muy positivos del eje 1, mezclándose con las otras razas con que más se han relacionado como son Fleischschaf, Precoz, Lacaune, Merino Negro y Lojeña, que han formado el segundo gran grupo. La interfase de estos dos grupos la forman las ganaderías Merinas más hibridadas. Un tercer grupo de razas exóticas menos influyentes formado por Ile de France y Berrinchone du Cher, queda algo separado. Y finalmente destaca la posición del Merino de Pozoblanco, formando un grupo definido y distante, confirmando su aislamiento reproductivo durante

muchas generaciones. Destacamos las eficiencias de este estudio al definir los tres primeros ejes más de un 65% de la variación total.

Figura 1. Representación gráfica del Análisis Factorial de Correspondencia de las 9 poblaciones comparadas en función de los tres primeros componentes principales VI, V2 y V3.



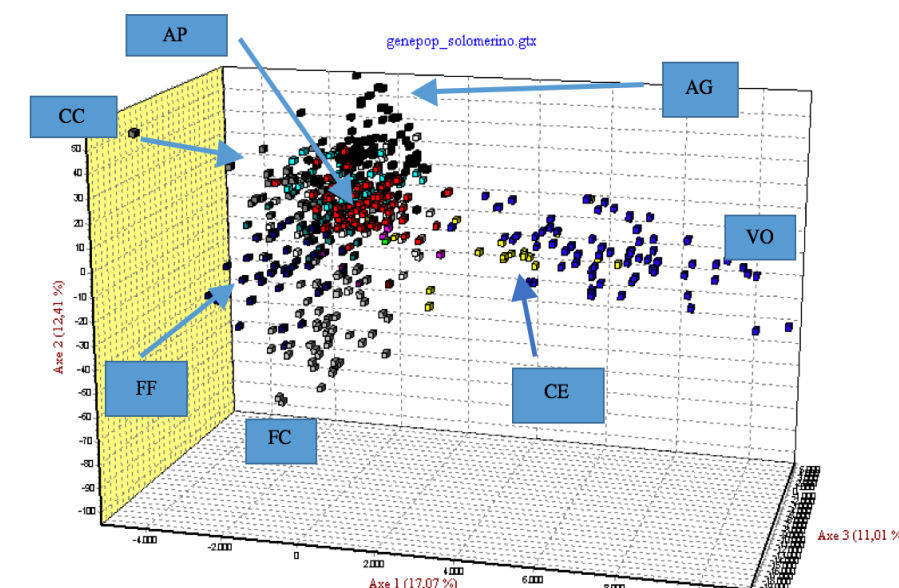
1.4.2.2 Diferenciación genética en las ganaderías de Merino

En la **Figura 2** se representan los resultados obtenidos para el análisis factorial de correspondencia de las ganaderías de merino. En este caso la definición de la representación ofrecida, ya que sus tres ejes solo fueron capaces de explicar algo más del 40% de la varianza producida por los marcadores. Pero, de cualquier forma y a pesar de alto grado de agrupamiento de los individuos, pudimos alcanzar conclusiones interesantes con este análisis.

Observamos como las ganaderías VO y CE se ubican en una posición claramente separa del resto, lo que es indicativo de que en cada una de ellas se ejecutan programas reproductivos propios y diferentes de los llevados a cabo en el resto de ganaderías, además de intercambiar sementales algunos años.

El resto de ganaderías mantienen un vínculo muy fuerte de relación entre ellas, quizás con la excepción de FC, FF y AG que mantienen una cierta separación. Todas las demás ganaderías forman un único núcleo liderado por AP.

Figura 2. Representación gráfica del Análisis Factorial de Correspondencia de las 15 poblaciones merinas en función de los tres primeros componentes principales VI, V2 y V3.



1.4.3 Distancia genética

Siguiendo la tónica general del presente trabajo, el estudio de distanciamiento genético se desarrolló en dos etapas. En la primera abordamos las relaciones de los Merinos de OVISO con respecto al resto de razas de su contexto tenidos en cuenta en este estudio.

En la segunda etapa, no introdujimos en el ámbito intra racial del Merino estudiando las diferencias genéticas entre explotaciones de la raza muestreadas en el presente trabajo, pero usando como referencia de posibles migraciones el resto de razas en su contexto.

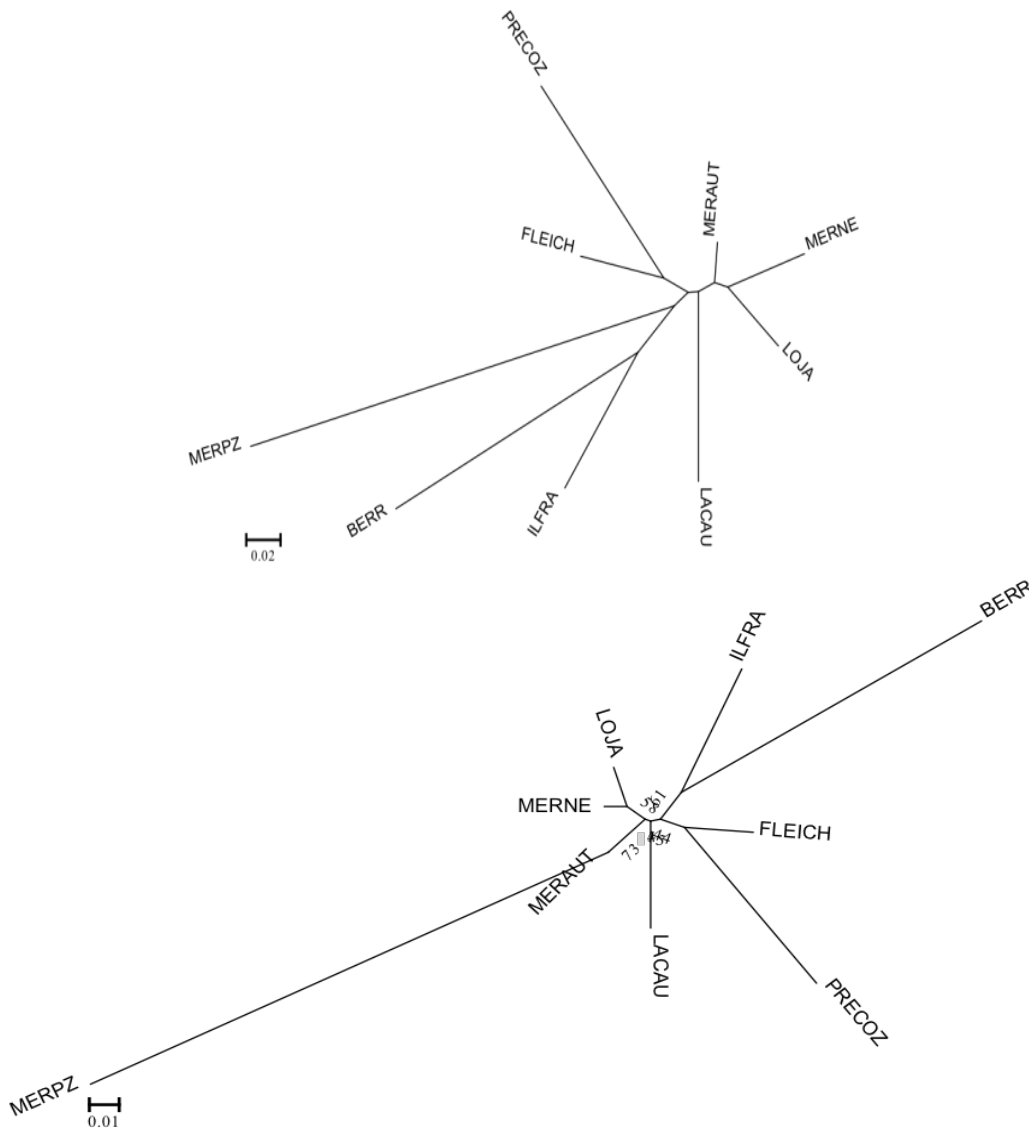
1.4.3.1 Distancia genética entre razas

A continuación se presentan los resultados de la comparación entre los árboles de vecindad construidos con las distancias genéticas obtenidas con los algoritmos D_A de Nei (Nei et al., 1983; Takezaki and Nei, 1996) y de Reynolds (Reynolds et al., 1983) que nos ha permitido observar las relaciones entre las poblaciones estudiadas de forma global y gráfica desde dos perspectivas complementarias. Tras el cálculo de 1000 remuestrados en cada modelo se construyeron los árboles respectivos expresados en su forma más repetida.

En la **Figura 3** presentamos ambos árboles de distancias, siendo los números en la base de las ramas los valores de bootstrapping sobre 1000 remuestreos y que indican la robustez de los mismos.

En primer lugar, debemos destacar la posición de alta definición y ancestralidad del Merino de Pozoblanco (MERPZ) apoyada en la gran longitud de su eje en ambas representaciones. Así mismo, esta población siempre aparece vinculada directamente al Merino (MERAU), demostrando así la alta relación filogenética existente entre ellos con un valor de fiabilidad de 73%.

Figura 3. *Árbol de distancias genéticas entre razas según el modelo de distancia Da de Nei (1983), arriba y el algoritmo de Reynolds, abajo. En escalas de distancia de (0.02) y (0.01), respectivamente.*



MERAUT, Merino autóctono; ILFRA, Ile de France; BERR, Berrinchon du Cher; FLEICH, Fleischschaf; LACAU, Lacaune; MERPZ, Merino Pozoblanco; PRECOZ, Merino Precoz; MERNE, Merino Negro; LOJA, Lojeña.

Así mismo en ambas representaciones las razas más distantes fueron el Berrinchon (BERR), Ile de France (ILFRA) ocuparon un cluster común distante del resto de razas, lo que indica una gran relación entre ellas y también una escasa influencia sobre el Merino. Del mismo modo, el Merino Precoz (PRECOZ) y la raza Fleischschaf (FLEICH) forman otro cluster importante, pero esta vez mucho más influyente sobre el Merino. En este sentido, Azor *et al.* (2004), también encontró que la raza Ile de France se encuentra bien diferenciada del Merino y en menor medida el Fleischschaf y el Merino Precoz. Al igual que Diez-Tascón *et al.* (2000) indican la diferencias con los Merinos Alemanes y Franceses, y una gran proximidad al Merino portugués.

Sin embargo Pons Barro (2016), obtuvieron la formación de un gran cluster formado por el Merino y algunos de sus derivados (Merino Precoz y Fleischschaf) con respecto al resto de raza estudiadas por ellos, pertenecientes a otros troncos de lana basta y entrefina.

Destaca también en nuestro estudio la agrupación de Merino Negro (MERNE) y la raza Lojeña (LOJA) con un valor del 58%, cuestión que puede sorprender, pero que se aprecia en el campo con una alta frecuencia de animales con lana relativamente fina en el Lojeño. Finalmente, sólo decir que la raza Lacaune (LACAU) (45), forma una rama propia bien diferenciada, al ser una raza de un tronco no influido significativamente por el Merino, y por su reciente irrupción en España.

1.4.3.2 Distancia genética en las ganaderías de Merino

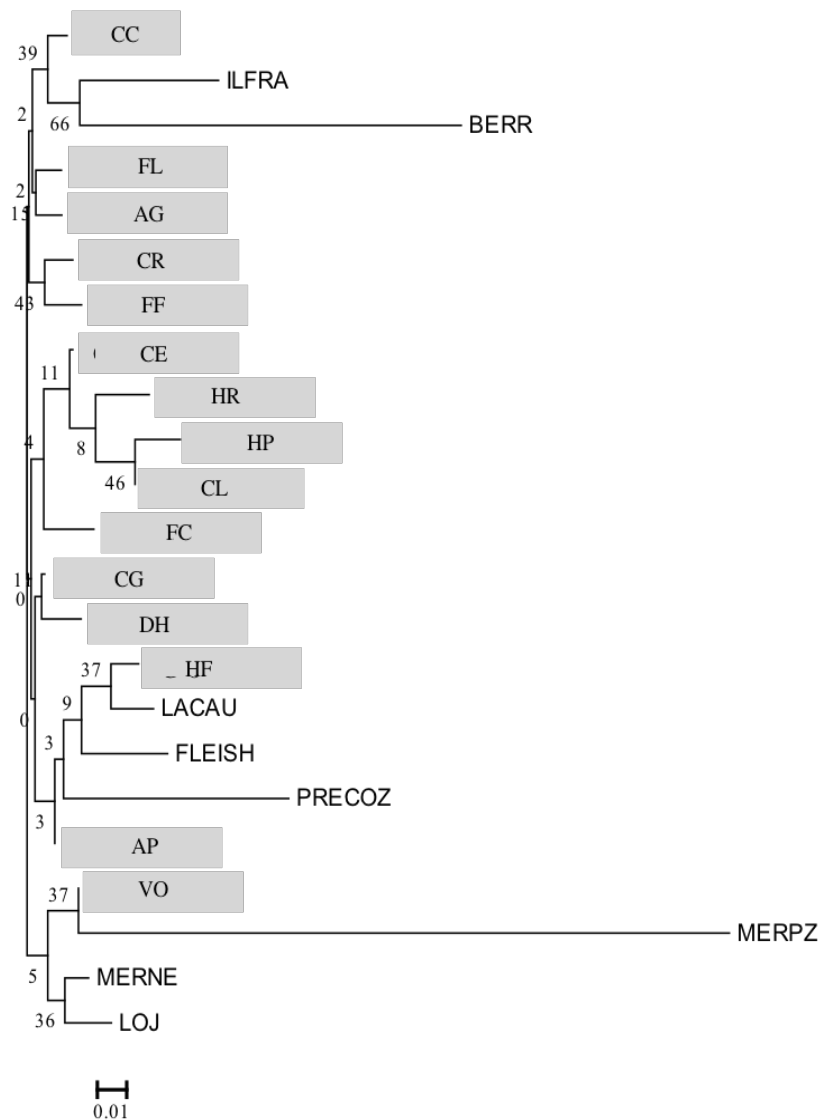
Con respecto en la **Figura 4**, se muestran las distancias genéticas entre las ganaderías de merino y el resto de razas, en un árbol de distancias genéticas obtenido utilizando las Distancias genéticas D_A representadas con el software TreeView (Page, 1996).

En líneas generales las ganaderías Merinas de OVISO se ubicaron en cinco Clusters bien definidos y centrales, en lo que podríamos entender como explotaciones puras modernas, pero en algunas ganaderías se evidenció la influencia genética recibida desde otras razas. En un Cluster inicial se aprecia como la ganadería CC ha estado influida por Ile de France y Berrinchon.

En el otro extremo, las ganaderías HF y AP, forman un Cluster con Lacaune, Merino Precoz y Fleischschaf, siendo las dos últimas de las más influyentes en los cruzamientos de la raza, siendo, por tanto, esto es el reflejo de la realidad de las prácticas de cruzamientos, llevada a cabo en los años 50-60, con el fin de mejorar las aptitudes cárnicas de las hembras merinas.

Finalmente se forma un Cluster muy interesante que tiene al Merino de Pozoblanco y su presumible ancestralidad como referente, junto a él aparece la explotación VO.

Figura 4. *Árbol de distancias genéticas entre las poblaciones de merino las distintas según el modelo de distancia D_a de Nei (1983). Escala de distancia de (0.01).*



1.4.4 Estructura genética

Como último paso en el presente estudio se desarrolló un análisis de la estructura poblacional tanto en el nivel inter racial, como dentro de la raza Merina, basándonos en los niveles de adscripción individual a las distintas poblaciones preestablecidas en uno y en otro caso. Los resultados obtenidos con el programa STRUCTURE v. 2.4.3 (Pritchard et al., 2000) se presentan a continuación. Este programa trabaja con un algoritmo bayesiano que calcula la distribución a posteriori de cada coeficiente de mezcla de cada individuo (q). La media de esta distribución representa una estimación de la proporción que el genoma de cada individuo tiene de las poblaciones originales.

1.4.4.1 Estructura genética entre razas

Con este diseño se pretendió alcanzar dos objetivos fundamentales, por una parte, conocer si existía subestructura interna dentro de las razas, como líneas, ecotipos o cualquier otra forma subracial; y, por otra parte, evaluar la eficacia de este método para asignación objetiva de individuos a poblaciones. Este último objetivo es fundamental para inferir posibles cruzamientos con animales de otras razas, una herramienta muy ilustrativa, cuando perseguimos la merinización de toda la base materna de OVISO.

En la **Figura 5** comenzamos presentando en un diagrama de color los resultados de adscripción individual a las razas incluidas en el presente estudio. Tengamos en cuenta que las asignaciones individuales son identificables con la coloración de cada columna, teniendo en cuenta que cada una representa un genotipo individual y puede dividirse en segmentos dentro de cada columna (probabilidades) que indican un origen genético diverso probable en el individuo.

Destacando la gran representación de la raza Merina, al introducirse a los animales de todas las explotaciones como pertenecientes a una sola población. En dicha figura se presentan los resultados progresivos desde que se lanza la hipótesis de dos poblaciones originales ($k=2$) hasta nueve ($k=9$), siendo este último número el total de las razas estudiadas.

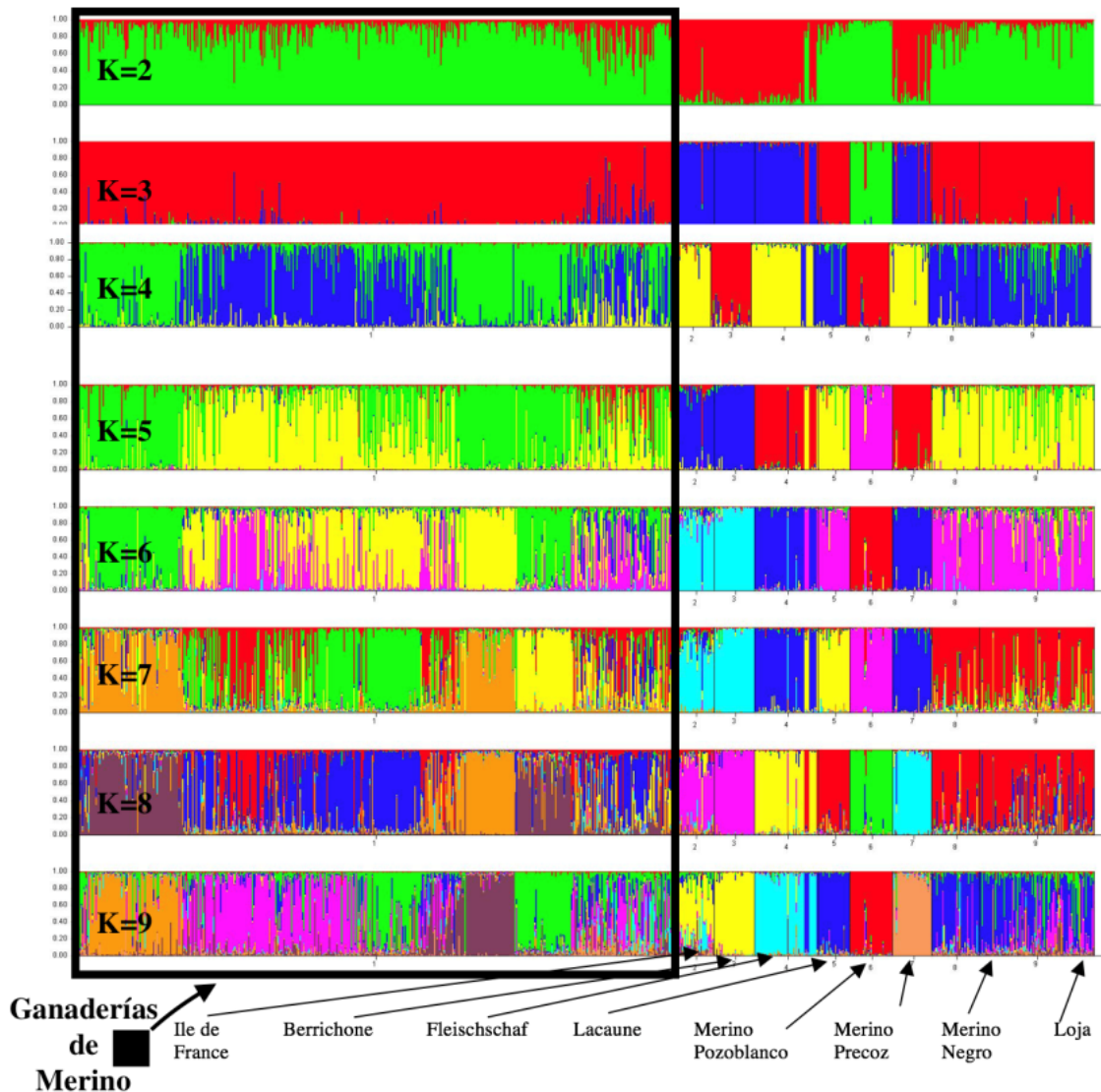
Podemos apreciar que desde el $k=2$ ya se empieza a apreciar una definición del Merino, incluyendo a los Merinos de Pozoblanco y Merino Negro, y Lojeña, en torno al color verde, formando así un Cluster geográfico, que podríamos llamar “español”, diferenciado del resto de razas internacionales. Ya en $K=4$ empiezan a diferenciarse las ganaderías Merinas, apreciándose cierta estructura interna en la raza que se va incrementando hasta hacerse máxima en el $K=9$, diversidad que en este punto no podemos discernir si se trata de una subestructura evolutiva propia desarrollada en aislamiento, o si es debida a las influencias recibidas desde las razas internacionales, pero esto lo analizaremos en detalle posteriormente.

De cualquier forma, en este $K=9$ se aprecia una completa definición de las razas extranjeras, con la excepción de Ile de France, que presenta una estructura algo más heterogénea. En las razas Merino Negro, Lojeña y la población Merina de Pozoblanco nos encontramos dos comportamientos distintos, mientras que el último presenta una gran definición motivada por su aislamiento reproductivo, las otras dos muestran una gran heterogeneidad interna relacionada con su historia reciente, ya que el Merino Negro se reconstruyó desde una recopilación de individuos de capa negra procedentes de distintas ganaderías merinas convencionales, e incluso la introducción de Merinos Pretos portugueses, sobre una pequeña base de explotaciones merinas negras originales.

La Lojeña, por su parte, tiene acreditados numerosos cruzamientos indiscriminados recientes de los que se está recuperando con su programa de mejora, además de la ya mencionada influencia Merina ancestral.

Dentro del Clúster Merino, se percibe también ese doble comportamiento, Mientras que algunas ganaderías presentan una gran definición y homogeneidad, otras ganaderías que demuestran su adscripción al cluster, manifiestan una extraordinaria heterogeneidad interna, fruto de las interacciones con otras ganaderías Merinas y con razas cosmopolitas.

Figura 5. Representación gráfica de la estructura genética de las razas con el método bayesiano. Propuesta de clusters $k=2$ a $k=9$.

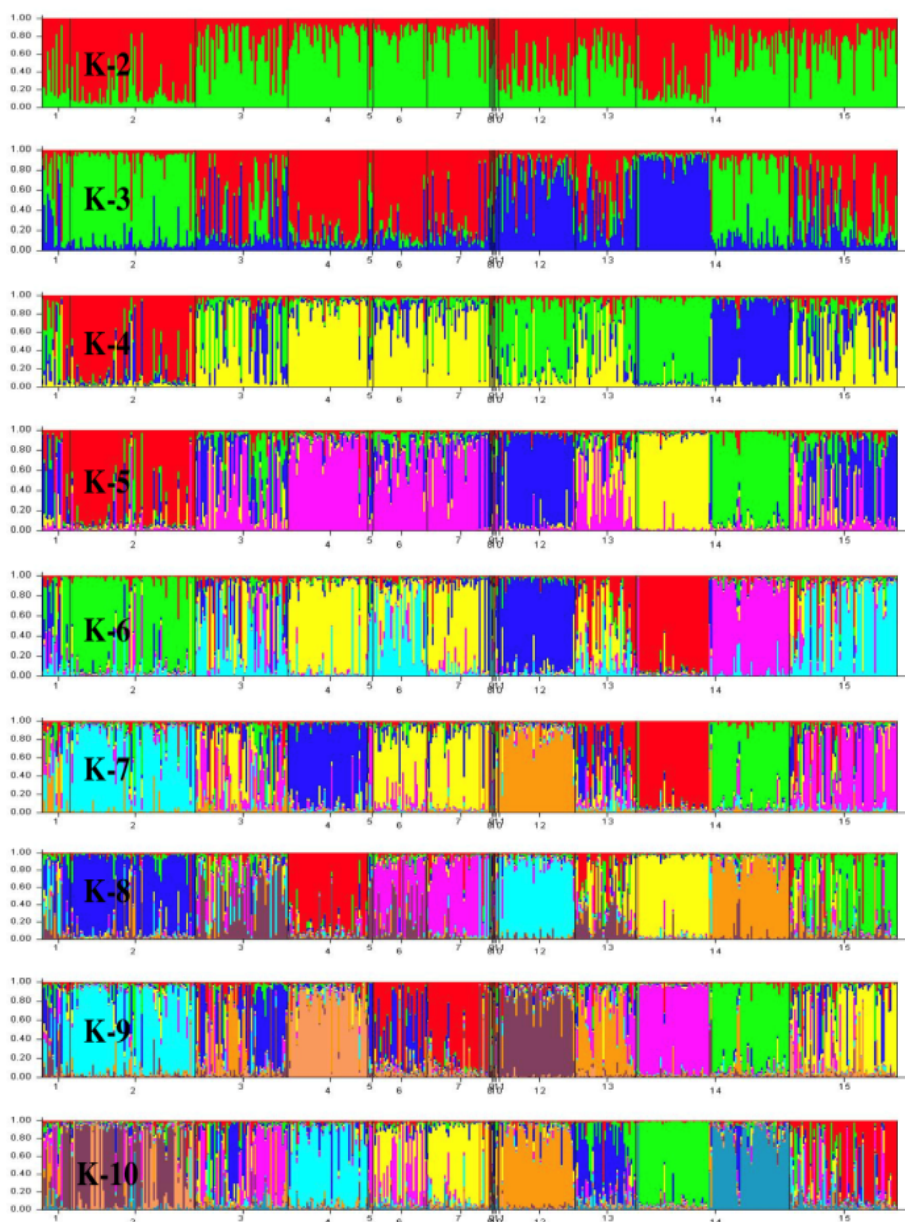


1.4.4.2 Estructura genética en las ganaderías de Merino

En el siguiente paso del estudio, nos centramos en la estructura interna de la población Merina muestreada en las ganaderías de OVISO. En la **Figura 6** mostramos los resultados que nos ofreció el programa STRUCTURE a este nivel, pudiendo observarse la evolución de la estructura desde la hipótesis de existencia de dos subpoblaciones ($k=2$), hasta la existencia de diez subpoblaciones ($k=10$), que es el número de ganaderías representativas por aportar más de 30 individuos al experimento.

En esta figura observamos como la estructura que se evidencia desde el K=2, se mantiene evidente hasta la presunción de 10 subpoblaciones (k=10), esto parece indicar una doble base genética de partida, a las que se tienden a adscribir las ganaderías muestreadas, casi a partes iguales, destacando la ganadería AG (ganadería 14 en el gráfico) en la que aparecen animales pertenecientes a ambos bloques filogenéticos ordenados de una manera muy definida, como discutiremos más adelante.

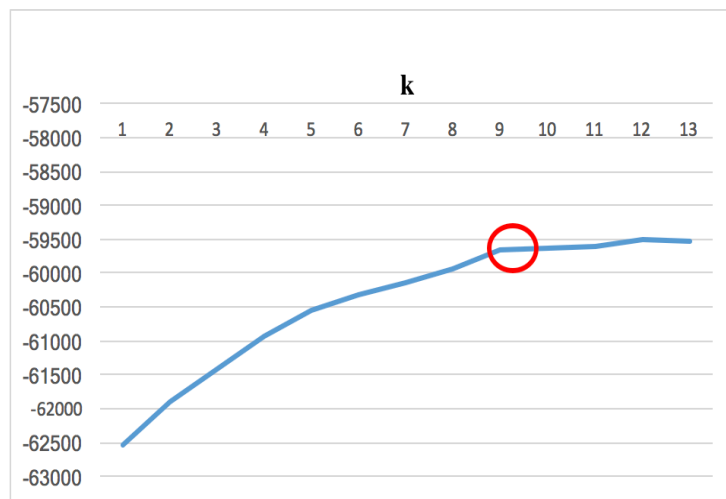
Figura 6. Representación gráfica de la estructura genética de las ganaderías de Merino con el método bayesiano.



Así mismo, corroboramos en esta parte del estudio lo ya adelantado en el estudio inter racial, dentro del Merino, encontramos ganaderías muy definidas y estables, pero otras manifiestan una diversidad genética interna extrema, tanto con la presencia de animales puros de diversos orígenes, que se aprecian como individuos con colores netos diferentes dentro del mismo grupo; como con la existencia de animales que portan en sí mismos influencias genéticas diversas, apreciándose con una diversa coloración sobre la misma barra individual.

En este punto, realizamos un análisis de la estructura más probable para observar cual era el número de poblaciones bien definidas que encontraba STRUCTURE dentro del Merino. Esto, de alguna forma nos fijaba el plano de las ganaderías que mantenían cierto aislamiento reproductivo entre ellas. Los resultados nos dijeron que lo más probable era la existencia de 9 subgrupos dentro del Merino, como puede apreciarse en el punto de inflexión destacado en la **Figura 7**. Por esta razón fijamos el foco en el $K=9$ para estudiar en detalle dicha estructura, como podemos ver en la **Figura 8**.

Figura 7. Representación gráfica del punto de inflexión según el método Pritchard et al (2000).



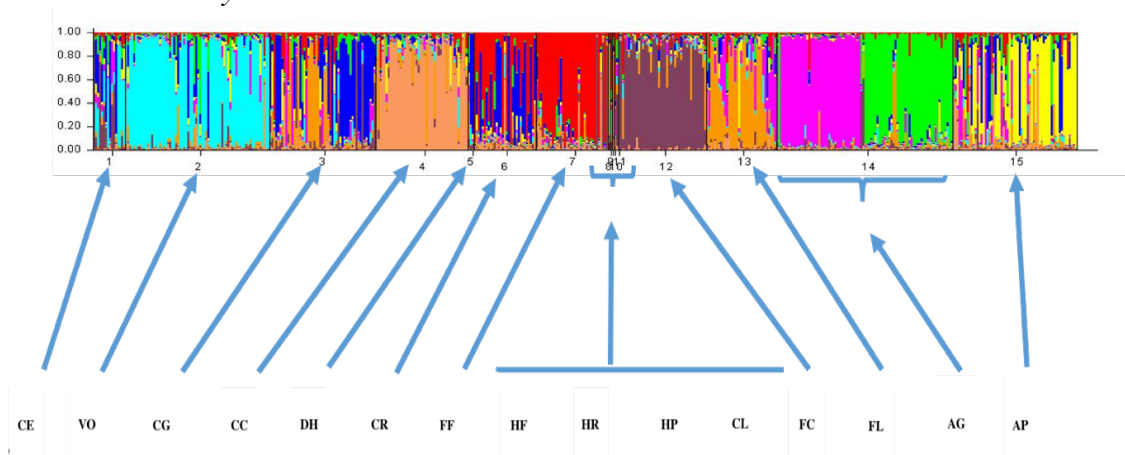
En esta **Figura 8** podemos observar como las ganaderías: VO, CC, FF y FC destacan por su homogeneidad interna, que las define con claridad frente al resto. Por otro lado, las ganaderías CE, CG, CR y AP, resaltan justo, por lo contrario, manifestando una gran heterogeneidad interna. En algunos casos esta diversidad se debe a que se trata de ganaderías muy abiertas al resto de la raza, como es la situación en CE, donde se desarrollan los test de conexión genética de los rebaños en el esquema de la asociación de criadores, recibiendo cada año sementales en prueba de distintas ganaderías; o CG, que repone sistemáticamente con sementales de otras ganaderías por manejo reproductivo. En otros casos puede deberse a introgresiones de razas exóticas. En estos casos, el presente estudio nos marca el procedimiento “merinizador”.

Por otra parte, como ya mencionamos anteriormente, llama la atención en la ganadería AG la separación de sus animales muestreados en dos poblaciones distintas

muy homogéneas. Estos resultados corroboran el hecho de que en la ganadería coexisten dos formatos de merino manejados reproductivamente por separado.

Debemos destacar que todas estas apreciaciones se corresponden con las observaciones de campo sobre la historia y manejo zootécnico de las ganaderías. Por tanto, podemos concluir que estos métodos serán extremadamente útiles en la toma de decisiones en el programa genético de OVISO, sobre todo, en el proceso merinizador de la base materna Merina que se ha puesto en marcha, si bien, debemos destacar, que la situación genética encontrada es mucho más favorable de la esperada, en términos de pureza racial de partida.

Figura 8. Representación gráfica de la estructura genética de las ganaderías de Merino con el método bayesiano cuando $K=9$.



De forma general, las asignaciones individuales a los nueve grupos definidos por el $K=9$ nos ofrece la siguiente distribución de los animales de las ganaderías estudiadas:

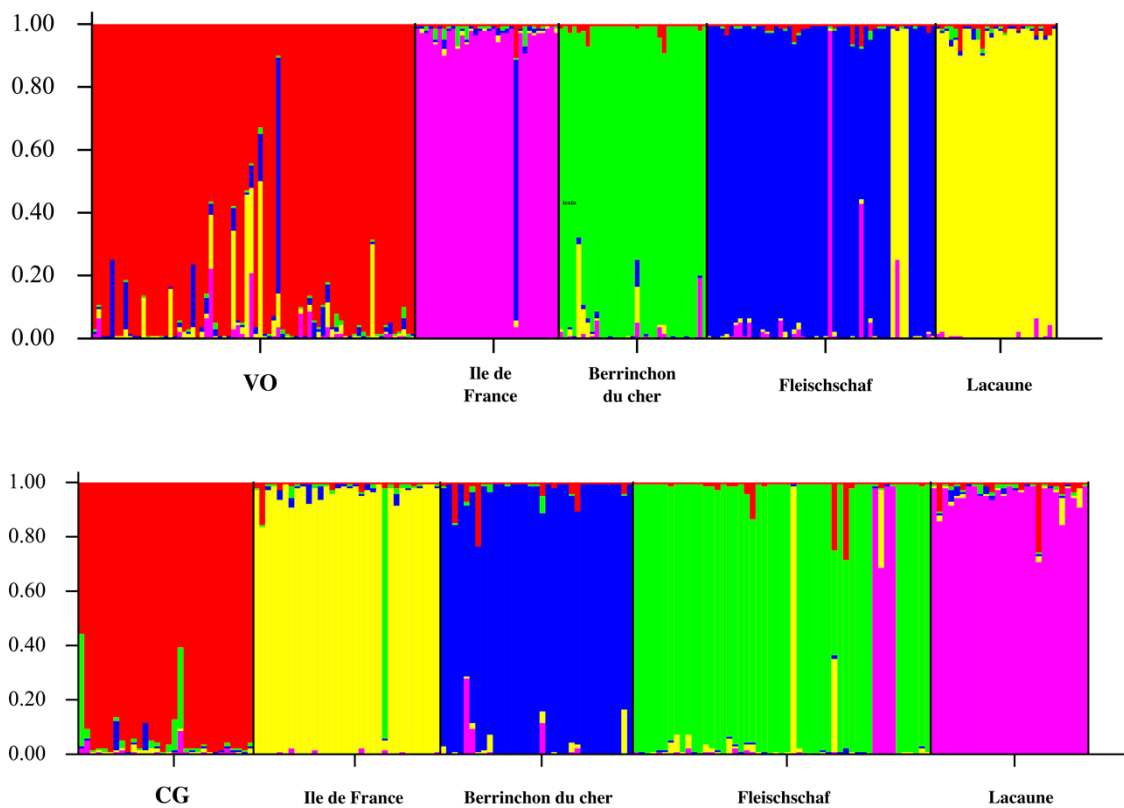
- I. Agrupamiento de la mayoría de genotipos de CE y VO.
- II. Agrupamiento de la mayoría de genotipos VO y CG.
- III. Agrupamiento de la mayoría de genotipos CG y CC.
- IV. Agrupamiento de la mayoría de genotipos CC, DH y CR.
- V. Agrupamiento de la mayoría de genotipos CR y FF.
- VI. Agrupamiento de la mayoría de genotipos FF, HF, HR, HP, CL y FC.
- VII. Agrupamiento de la mayoría de genotipos FC, FL y AG.
- VIII. Agrupamiento de la mayoría de genotipos AG.
- IX. Agrupamiento de la mayoría de genotipos AG y AP.

Como vemos, la gran mayoría de las fincas presentaron animales de al menos dos clústers de agrupamientos. Como ejemplo VO, presentó animales de genotipos asociados al Grupo I y Grupo II. Las ganaderías muestreadas con uno o dos animales (HF, HR, HP, CL), se mantuvieron en el mismo grupo (Grupo VI), por el propio efecto del muestreo.

Por otro lado, las ganaderías CE, DH y FL presentaron a todos sus animales en un solo grupo genético como fueron los grupos I, IV y VII, respectivamente.

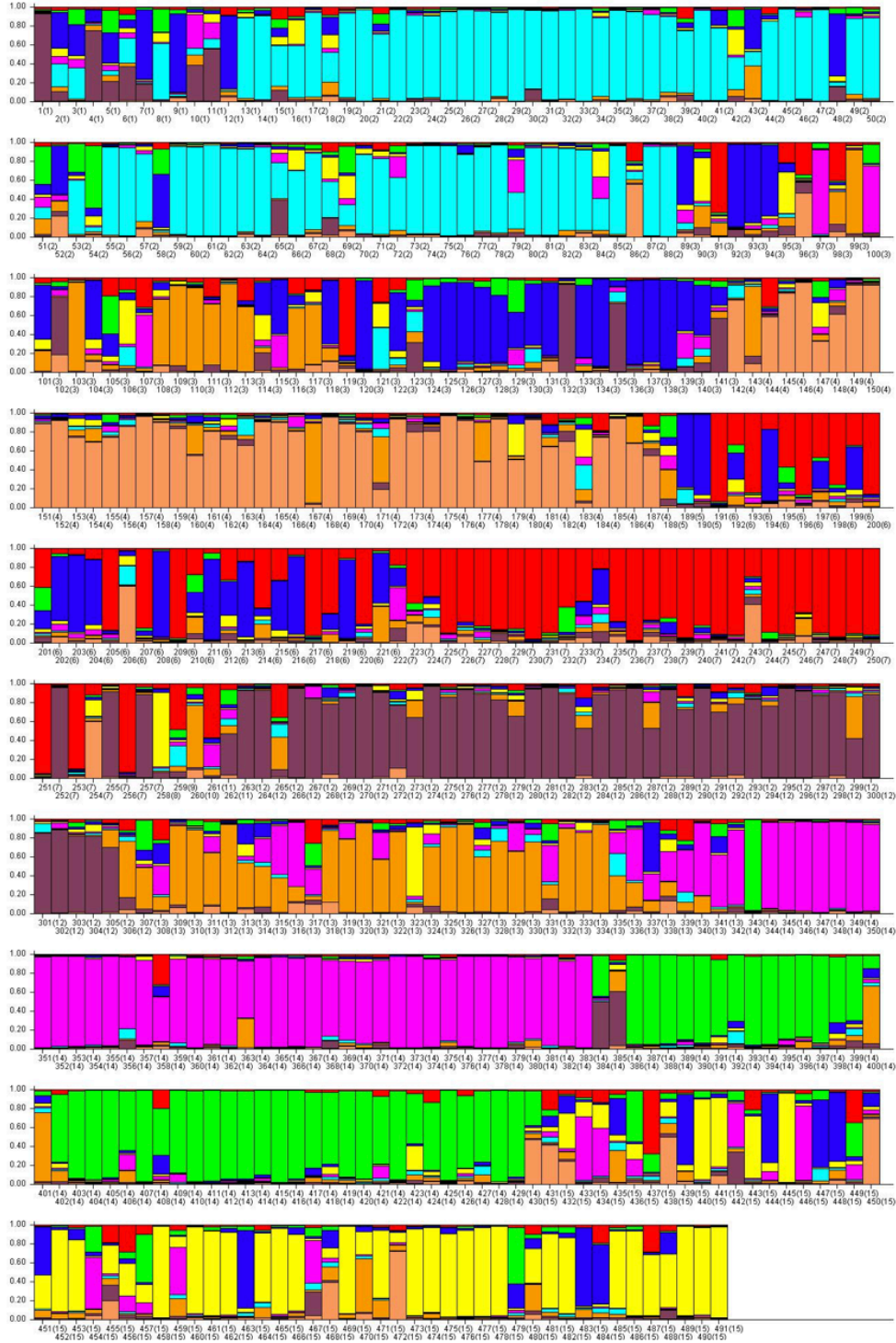
En la **Figura 9** a modo de ejemplo nos hemos centrado en dos ganaderías, VO y CG para comprobar gráficamente la subestructura interna dentro de las ganaderías, identificando en ellas los animales influidos por otras razas. En la ganadería VO se identifican animales con proximidad genética a Fleischschaf y Lacaune, mientras que CG un par de animales se identifican con la raza Fleischschaf. Este ejercicio práctico ilustra el procedimiento para identificar los animales merinizables dentro de cada ganadería para proceder sobre ellos con los métodos que se recomienden desde el programa genético cooperativo.

Figura 9. Representación gráfica de la asignación de la individual de la estructura genética de las ganaderías: VO y CG.



Para apoyar la metodología propuesta para el diagnóstico individual en el proceso “merinizador”, en la **Figura 10** se aporta una ampliación de los resultados obtenidos desde STRUCTURE para la asignación de los individuos a los distintos grupos genéticos establecidos. Destaca en el diagrama como algunos individuos manifiestan un elevado grado de pureza o de pertenencia a un determinado grupo genético, disponiendo prácticamente de un solo color en toda su barra, mientras que, en otros casos, apreciamos barras multicolores que evidencian una gran diversidad de influencias genéticas en el genoma de los animales. Todo esto se plasma en valores probabilísticos de asignación que nos ayudarán en la toma de decisiones.

Figura 10. Representación gráfica de la asignación individual de la estructura genética de individuos merinos con el método bayesiano.



1.5 Conclusiones

- El muestreo realizado y el panel de los 38 microsatélites analizados han sido adecuados, permitiéndonos alcanzar los objetivos planteados.

- Todas las razas estudiadas se mostraron en desequilibrio de Hardy-Weinberg, si bien la raza Merina fue la única en la que el desequilibrio fue generalizado en la mayoría de los marcadores, aspecto justificable por una estructura interna debida a la diversa gestión reproductiva de sus ganaderías, al aislamiento de alguna de ellas y a las migraciones exóticas en otras.

- Fleischschaf y Merino Precoz resultaron ser las razas cárnicas más influyentes sobre el grupo formado por el Merino, el Merino Negro y Lojeño. Mientras que Ile de France y Berrinchon fueron poco influyentes.

- El Merino de Pozoblanco ofreció unos resultados que refuerza la hipótesis de su ancestralidad.

- Los resultados muestran la gran variabilidad genética intra racial de la raza Merina es comparación con las otras razas estudiadas, con una heterocigosidad de 0.68. Probablemente favorecido por su amplia distribución geográfica, ecológico, pero también por la introgresión de razas exóticas en su pasado reciente.

- Las explotaciones Merinas estudiadas mostraron un doble patrón genético. Mientras que algunas mantenían una alta definición y homogeneidad interna fruto de su genuinidad y aislamiento reproductivo, otras mostraron una alta diversidad interna justificable por su apertura reproductiva en algunos casos, y por cruzamientos recientes con otras razas en otros casos.

- El análisis de la distancia, la estructura, como asignación individual, demostraron un grado de migración desde otras razas mucho menor a lo esperado, aunque en algunos individuos y explotaciones estas influencias son claras y justifican el proceso de “merinización” comenzado.

- El análisis general de los resultados intra raciales del Merino obtenidos en este trabajo puede sugerir la existencia de subgrupos genéticos dentro de la raza.

- Nuestros resultados han mostrado la eficiencia de estos métodos en la asignación de individuos a poblaciones, una herramienta que será de gran utilidad en el programa genético de OVISO, aplicable al estudio más amplio de todas las ganaderías cooperativas de la raza merina para llevar a cabo un cuadro completo y exhaustivo de la estructura genética del Merino en el contexto comercial de la empresa cooperativa.

1.6 Bibliografía

- Álvarez, I. et al. 2012. Genetic relationships of the Cuban hair sheep inferred from microsatellite polymorphism. *Small Ruminant Research* 104: 89-93.
- Álvarez, I. et al. 2005. Testing the usefulness of the molecular coancestry information to assess genetic relationships in livestock using a set of Spanish sheep breeds. *Journal of animal science* 83: 737-744.
- Álvarez, I. et al. 2008. Relationship between genealogical and microsatellite information characterizing losses of genetic variability: Empirical evidence from the rare Xalda sheep breed. *Livestock Science* 115: 80-88.
- Álvarez*, I. et al. 2009. Microsatellite analysis characterizes Burkina Faso as a genetic contact zone between Sahelian and Djallonké sheep. *Animal Biotechnology* 20: 47-57.
- Arora, R., and S. Bhatia. 2006. Genetic diversity of Magra sheep from India using microsatellite analysis. *Asian Australasian Journal of Animal Sciences* 19: 938.
- Arora, R., S. Bhatia, B. Mishra, and B. Joshi. 2011. Population structure in Indian sheep ascertained using microsatellite information. *Animal genetics* 42: 242-250.
- Arranz, J.-J., Y. Bayón, and F. S. Primitivo. 1998. Genetic relationships among Spanish sheep using microsatellites. *Animal Genetics* 29: 435-440.
- Arranz, J.-J., Y. Bayón, and F. San Primitivo. 2001. Differentiation among Spanish sheep breeds using microsatellites. *Genetics Selection Evolution* 33: 529.
- Avellanet Torres, R., and J. i Vidal. 2007. Conservación de recursos genéticos ovinos en la raza xisqueta. *Universitat Autònoma de Barcelona*.
- Azor, P. et al. 2004. Estimación del nivel de diferenciación genética de la raza merina mediante ADN Microsatélite.
- Azor, P. J. et al. 2008. Análisis preliminar de la estructura genética del Merino: situación de las estirpes tradicionales mediante análisis genealógico y molecular.
- Balloux, F., and N. Lugon-Moulin. 2002. The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular ecology* 11: 155-165.
- Barro, A. L. P. 2016. Caracterización genética del ovino de las Islas Baleares, Universidad de Córdoba.
- Barton, N., and M. Slatkin. 1986. A quasi-equilibrium theory of the distribution of rare alleles in a subdivided population. *Heredity* 56: 409-415.
- Baumung, R., H. Simianer, and I. Hoffmann. 2004. Genetic diversity studies in farm animals—a survey. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 121: 361-373.
- Blackburn, H. et al. 2011. Genetic structure and diversity among sheep breeds in the United States: identification of the major gene pools. *Journal of animal science* 89: 2336-2348.
- Boman, I., G. Klemetsdal, T. Blichfeldt, O. Nafstad, and D. Våge. 2009. A frameshift mutation in the coding region of the myostatin gene (MSTN) affects carcass conformation and fatness in Norwegian White Sheep (*Ovis aries*). *Animal genetics* 40: 418-422.
- Botstein, D., R. L. White, M. Skolnick, and R. W. Davis. 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *American journal of human genetics* 32: 314.
- Bozzi, R. et al. 2009. Genetic characterization and breed assignment in five Italian sheep breeds using microsatellite markers. *Small Ruminant Research* 85: 50-57.

- Buchanan, F. C., L. J. Adams, R. P. Littlejohn, J. F. Maddox, and A. M. Crawford. 1994. Determination of evolutionary relationships among sheep breeds using microsatellites. *Genomics* 22: 397-403.
- Buduram, P. 2004. Genetic characterization of Southern African sheep breeds using DNA markers, University of the Free State.
- Calvo, J., J. Alvarez-Rodriguez, A. Marcos-Carcavilla, M. Serrano, and A. Sanz. 2011. Genetic diversity in the Churra tensina and Churra lebrijana endangered Spanish sheep breeds and relationship with other Churra group breeds and Spanish mouflon. *Small ruminant research* 95: 34-39.
- Calvo, J., J. Bouzada, J. Jurado, and M. Serrano. 2006. Genetic substructure of the Spanish Manchega sheep breed. *Small ruminant research* 64: 116-125.
- Carrión Bonilla, C. A. 2012. Estudio de la diversidad y relaciones genéticas de seis razas ovinas pirenaicas orientales, ESPAÑA/Universidad Autónoma de Barcelona/2012.
- Ceccobelli, S., E. Lasagna, V. Landi, A. M. Martínez, and F. M. Sarti. 2009. Genetic diversity and relationships among Italian Merino derived breeds assessed by microsatellites. *Italian Journal of Animal Science* 8: 83-85.
- Ciani, E. et al. 2013. Analysis of genetic variability within and among Italian sheep breeds reveals population stratification and suggests the presence of a phylogeographic gradient. *Small Ruminant Research* 112: 21-27.
- Ciani, E. et al. 2014. Genome-wide analysis of Italian sheep diversity reveals a strong geographic pattern and cryptic relationships between breeds. *Animal genetics* 45: 256-266.
- Ciani, E. et al. 2015. Merino and Merino-derived sheep breeds: a genome-wide intercontinental study. *Genetics Selection Evolution* 47: 64.
- Činkulov, M. et al. 2008. Genetic diversity and structure of the West Balkan Pramenka sheep types as revealed by microsatellite and mitochondrial DNA analysis. *Journal of animal breeding and genetics* 125: 417-426.
- Crawford, A. M. et al. 2006. Discovery of quantitative trait loci for resistance to parasitic nematode infection in sheep: I. Analysis of outcross pedigrees. *BMC genomics* 7: 178.
- D'Angelo, F. et al. 2009. Genetic variability of the Gentile di Puglia sheep breed based on microsatellite polymorphism. *Journal of animal science* 87: 1205-1209.
- Daetwyler, H., K. Kemper, J. Van der Werf, and B. Hayes. 2012. Components of the accuracy of genomic prediction in a multi-breed sheep population. *Journal of animal science* 90: 3375-3384.
- Dalvit, C. et al. 2008. Genetic diversity and variability in Alpine sheep breeds. *Small Ruminant Research* 80: 45-51.
- De la Haba Giraldo, M., A. Rodero Franganillo, A. Moreno, and D. Llanes Ruiz. 1990. Evolución de una población de merino español con marcadores genéticos.
- De Vicente, M. C., and T. Fulton. 2004. Análisis de la diversidad genética utilizando datos de marcadores moleculares: Módulo de aprendizaje. Instituto Internacional de Recursos Fitogénéticos (IPGRI), Roma, Italia.
- Diez-Tascón, C., R. Littlejohn, P. Almeida, and A. Crawford. 2000. Genetic variation within the Merino sheep breed: analysis of closely related populations using microsatellites. *Animal genetics* 31: 243-251.
- Falush, D., M. Stephens, and J. K. Pritchard. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164: 1567-1587.

- FAO. 1998. Secondary guidelines for development of national farms animal genetic resources management plans. Management of small populations at risk. . FAO. Rome. Italy.
- FAO. 2004. Secondary Guidelines for development if natural farm animals genetic resources management plans: measurement of domestic animal diversity (MoDAD): recommended microsatellite markers, Home page address <http://dad.fao.org/>.
- FAO. 2010. La situación de los recursos zoogenéticos mundiales para la alimentación y la agricultura. Parte 4, seccion C. Marcadores moleculares: una herramienta para explotar la diversidad genetica. . Roma
- Farid, A., E. O'reilly, C. Dollard, and C. Kelsey Jr. 2000. Genetic analysis of ten sheep breeds using microsatellite markers. Canadian Journal of Animal Science 80: 9-17.
- Ferrando, A. et al. 2014. Genetic relationships between six eastern Pyrenean sheep breeds assessed using microsatellites. Spanish Journal of Agricultural Research, 2014, vol. 12, núm. 4, p. 1029-1037.
- Fésüs L, S. L., Hajduk P, Székely P. . 2002. The determining role of Merino in Hungarian sheep breeding. In: Proceedings of the 6th Merino World Conference: 29 April – 1 May 2002; Budapest.
- Gardyn, O. C., D. J. C. Ferreras, and D. S. D. Boxberger. 2008. Análisis de la variabilidad genética en la raza bovina de lidia utilizando información molecular.
- Girish, H., S. Sivaselvam, S. Karthickeyan, and R. Saravanan. 2007. Molecular characterisation of Nilagiri sheep (*Ovis aries*) of south India based on microsatellites. Asian Australasian Journal of Animal Sciences 20: 633.
- Glowatzki-Mullis, M., J. Muntwyler, and C. Gaillard. 2007. Cost-effective parentage verification with 17-plex PCR for goats and 19-plex PCR for sheep. Animal genetics 38: 86-88.
- Goldstein, D., A. R. Linares, L. L. Cavalli-Sforza, and M. Feldman. 1995. Genetic absolute dating based on microsatellites and the origin of modern humans. Proceedings of the National Academy of Sciences 92: 6723-6727.
- Guo, S. W., and E. A. Thompson. 1992. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles. Biometrics: 361-372.
- Gutiérrez Gil, B. et al. 2011. Análisis de la utilidad para estudios genómicos del 'Illumina Ovine SNP50BeadChip' en razas ovinas españolas.
- Gutiérrez-Espeleta, G. A., S. T. Kalinowski, W. M. Boyce, and P. W. Hedrick. 2000. Genetic variation and population structure in desert bighorn sheep: implications for conservation. Conservation Genetics 1: 3-15.
- Gutiérrez-Gil, B. et al. 2008. A male linkage map constructed for QTL mapping in Spanish Churra sheep. Journal of Animal Breeding and Genetics 125: 201-204.
- Handley, L. L. et al. 2007. Genetic structure of European sheep breeds. Heredity 99: 620.
- Hayes, B., and M. Goddard. 2001. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. Genetics 157: 1819-1829.
- Hodges, J. 2002. Conservation of farm animal biodiversity: history and prospects a. Animal Genetic Resources/Resources génétiques animales/Recursos genéticos animales 32: 1-12.
- Jarne, P., and P. J. Lagoda. 1996. Microsatellites, from molecules to populations and back. Trends in ecology & evolution 11: 424-429.
- Jeffreys, A. J., V. Wilson, and S. L. Thein. 1985. Hypervariable 'minisatellite' regions in human DNA. Nature 314: 67-73.

- Jordana, J., and O. Ribo. 1991. Relaciones filogenéticas entre razas ovinas españolas obtenidas a partir del estudio de caracteres morfológicos. *Investigación Agraria: Producción y Sanidad Animales* 6: 225-237.
- Jyotsana, B., S. Jakhesara, V. Prakash, D. Rank, and P. Vataliya. 2010. Genetic features of Patanwadi, Marwari and Dumba sheep breeds (India) inferred by microsatellite markers. *Small ruminant research* 93: 57-60.
- Kalinowski, S. T. 2004. Counting alleles with rarefaction: private alleles and hierarchical sampling designs. *Conservation genetics* 5: 539-543.
- Kijas, J. W. et al. 2012. Genome-wide analysis of the world's sheep breeds reveals high levels of historic mixture and strong recent selection. *PLoS biology* 10: e1001258.
- Kumarasamy, P., S. Prema, P. Ganapathi, S. Karthikeyan, and P. Kanakaraj. 2009. Molecular characterization of Coimbatore breed of sheep (*Ovis aries*) in South India. *The IUP J. Genet. & Evol* 2: 56-65.
- Landi, V. et al. 2005. Estudio de distancias genéticas entre Merinos italianos y el Merino autóctono español mediante microsatélites. In: VI Simposio Iberoamericano sobre Conservación y Utilización de Recursos Zoogenéticos. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México
- Langela, O. 1999. Populations 1.2. 28 CNRS UPR9034. <http://www.Cnrs-gif.fr/pge/bioinfo/populations/index.Php>. Acceso el 14.
- Langella, E., N. Rega, R. Improta, O. Crescenzi, and V. Barone. 2002. Conformational analysis of the tyrosine dipeptide analogue in the gas phase and in aqueous solution by a density functional/continuum solvent model. *Journal of computational chemistry* 23: 650-661.
- Lasagna, E. et al. 2011. Genetic relationships and population structure in three Italian Merino-derived sheep breeds. *Small Ruminant Research* 96: 111-119.
- Legaz, E. et al. 2008. Genetic relationships between Spanish Assaf (Assaf. E) and Spanish native dairy sheep breeds. *Small Ruminant Research* 80: 39-44.
- Lenstra, J. et al. 2012. Molecular tools and analytical approaches for the characterization of farm animal genetic diversity. *Animal Genetics* 43: 483-502.
- Leroy, G. et al. 2015. How do introgression events shape the partitioning of diversity among breeds: a case study in sheep. *Genetics Selection Evolution* 47: 48.
- Maddox, J. F. et al. 2001. An enhanced linkage map of the sheep genome comprising more than 1000 loci. *Genome research* 11: 1275-1289.
- Martínez Martínez, A. et al. 2007. Resultados del control de filiación en la raza ovina Segureña.
- Mukesh, M., M. Sodhi, and S. Bhatia. 2006. Microsatellite-based diversity analysis and genetic relationships of three Indian sheep breeds. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 123: 258-264.
- Mullis, K. et al. 1986. Specific enzymatic amplification of DNA in vitro: the polymerase chain reaction. In: Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology. p 263-273.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *The American Naturalist* 106: 283-292.
- Nei, M., F. Tajima, and Y. Tateno. 1983. Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. *Journal of molecular evolution* 19: 153-170.
- Ocampo, R. J., R. A. Martínez, J. F. Rocha, and H. Cardona. 2017. Genetic characterization of Colombian indigenous sheep. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias* 30: 116.

- Olufunmilayo, A., J. Williams, S. Blott, and B. Urquhart. 2004. Genetic relationships between native sheep breeds in Nigeria based on microsatellite DNA polymorphisms. *Animal Genetic Resources/Resources génétiques animales/Recursos genéticos animales* 34: 27-39.
- Pablo, M., V. Landi, A. Martínez, C. Lara, and J. Delgado. 2013. CARACTERIZACIÓN GENÉTICA DE LA OVEJA LOJEÑA MEDIANTE MARCADORES MICROSATÉLITES. *Actas Iberoamericanas de Conservación Animal AICA* 3: 194-200.
- Page, R. 1996. TREEVIEW, tree drawing software for Apple Macintosh and Microsoft Windows. *Comput Appl Biosci* 12: 357-358.
- Pariset, L., M. Savarese, I. Cappuccio, and A. Valentini. 2003. Use of microsatellites for genetic variation and inbreeding analysis in Sarda sheep flocks of central Italy. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 120: 425-432.
- Park, S. D. E. 2001. Trypanotolerance in West African cattle and the population genetic effects of selection. University of Dublin.
- Pereira, F. et al. 2006. Genetic signatures of a Mediterranean influence in Iberian Peninsula sheep husbandry. *Molecular Biology and Evolution* 23: 1420-1426.
- Peter, C. et al. 2007. Genetic diversity and subdivision of 57 European and Middle-Eastern sheep breeds. *Animal genetics* 38: 37-44.
- Pons, A., V. Landi, A. Martinez, and J. Delgado. 2015. The biodiversity and genetic structure of Balearic sheep breeds. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 132: 268-276.
- Pons Barro, Á. L. 2016. Caracterización genética del ovino de las Islas Baleares, Universidad de Córdoba.
- Pritchard, J. K., M. Stephens, and P. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- Quiroz, J. et al. 2008. Genetic characterization of the autochthonous sheep populations from Chiapas, Mexico. *Livestock Science* 116: 156-161.
- Rendo, F. et al. 2004. Tracking diversity and differentiation in six sheep breeds from the North Iberian Peninsula through DNA variation. *Small Ruminant Research* 52: 195-202.
- Reynolds, J., B. S. Weir, and C. C. Cockerham. 1983. Estimation of the coancestry coefficient: basis for a short-term genetic distance. *Genetics* 105: 767-779.
- Rischkowsky, B., and D. Pilling. 2010. La situación de los recursos zoogenéticos mundiales para la alimentación y la agricultura. FAO.
- Rousset, F. 1995. GENEPOP (Version 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenicalism. *J. Hered.* 83: 239.
- Saitou, N., and M. Nei. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular biology and evolution* 4: 406-425.
- Sánchez, A., and M. Sánchez. 1986. Razas ovinas españolas. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- Sanz Pascua, A. et al. 2012. cArActerIzAcIón, conservAcIón Y PromocIón de recursos genéTlcos de Interés AgroAlImentArIlo: cAso PrÁctIco de lA churrA tensInA, rAzA ovInA esPAñolA en PellIgro de extInCIón. Ediciones de la Universidad Autónoma de Yucatán.
- Sevilla, A. Á. et al. 2004. Conservación de la oveja Xalda de Asturias. *Animal Genetic Resources/Resources génétiques animales/Recursos genéticos animales* 34: 41-49.

- Slatkin, M. 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139: 457-462.
- Soma, P., A. Kotze, J. Grobler, and J. Van Wyk. 2012. South African sheep breeds: Population genetic structure and conservation implications. *Small Ruminant Research* 103: 112-119.
- Sunnucks, P. 2000. Efficient genetic markers for population biology. *Trends in ecology & evolution* 15: 199-203.
- Szabó, M., I. Monori, and S. Kusza. 2016. Insertion of Hungarian Merino Sheep Breed into the European Merino Group according to Maternal Origin (mtDNA CR). *Scientific Papers: Animal Science & Biotechnologies/Lucrari Stiintifice: Zootehnie si Biotehnologii* 49.
- Takezaki, N., and M. Nei. 1996. Genetic distances and reconstruction of phylogenetic trees from microsatellite DNA. *Genetics* 144: 389-399.
- Uzun, M. et al. 2006. Genetic relationships among Turkish sheep. *Genetics Selection Evolution* 38: 513.
- Valle, J., P. Azor, M. Valera Córdoba, J. Arranz, and A. Molina Alcalá. 2004. Análisis de la variabilidad genética de la raza montesina mediante marcadores de ADN.
- Vignal, A., D. Milan, M. SanCristobal, and A. Eggen. 2002. A review on SNP and other types of molecular markers and their use in animal genetics. *Genetics Selection Evolution* 34: 275.
- Weir, B., and C. Basten. 1990. A Biometrics Invited Paper with Discussion. Sampling Strategies for Distances between DNA Sequences. *Biometrics*: 551-582.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eu-genics* 15: 323-354.
- Wright, S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* 19: 395-420.

Capítulo 2

Efectos de los factores no genéticos sobre los rasgos de crecimiento en corderos producidos en el contexto cooperativo de OVISO

2.1 Resumen

Para evaluar los factores no genéticos que afectan a la producción extensiva ovina desde el nacimiento hasta el postdestete, se evaluaron los registros productivos de corderos de tres grupos genéticos de corderos (Merino y Fleischschaf puros, y corderos cruzados procedentes del cruce de Merino*Fleischschaf). El crecimiento se valoró en cuatro etapas, relacionadas con la fecha en la que se realizó el control de cada pesada en campo, siendo; P0) el peso controlado al nacimiento, P1) peso intermedio o destete temprano, P2) destete o tardío, P3) peso de salida de los corderos de la finca al cebadero. Este estudio se realizó con 18123 observaciones de pesos realizadas sobre 6885 corderos pertenecientes a 14 ganaderías socias de Oviso SCL durante 6 años. Los análisis estadísticos univariantes y multivariantes se realizaron con el software de IBM SPSS V.21.

El modelo de estudio consideró siete factores no genéticos; año de nacimiento (A), época de nacimiento (E), ganadería (H), tipo de cubrición (M), grupo genético (B), sexo del cordero (S) y tipo de parto (T), del mismo modo se incluyeron cuatro interacciones dobles H*A, H*E, M*B y B*T, como covariable se consideró la edad del cordero. Los resultados mostraron que los factores E, H, S, B, T y la interacción doble H*E, presentan diferencias altamente significativas en todas las etapas de pesos y en las ganancias medias diarias para el tramo P0-P3 (GMD_{0.3}).

Palabras clave: control de rendimientos, efectos fijos, Merino español, cruzado, oveja

Abstract:

We assessed the productive records of lambs of three genetic groups (pure Merino and Fleischschaf, and crossbred lambs (Merino * Fleischschaf cross) to evaluate the non-genetic factors that affect sheep extensive production from birth until the post weaning stage. Growth was evaluated in four stages, relating it to the date on which each weight measure was taken in field, with P0) being the weight registered at the birth, P1) intermediate weight or early weaning, P2) weaning or late weight, P3) the weight of lambs when they leave the farm to start the feedlot stage. This study was conducted with 18123 observations of AV performed on 6885 lambs belonging to 14 farms that had been partners of Oviso SCL for 6 years. Univariate and multivariate statistical analyses were performed with IBM SPSS V.21 software.

The study model considered seven non-genetic factors; year of birth (A), season of birth (E), farm (H), breeding type (M), genetic group (B), sex (S) and type of delivery (T). It also included four double interactions H * A, H * E, M * B and B * T. The age of the lamb was included as a covariate. Results showed that factors E, H, S, B, T and double interaction between H* E highly significantly differed at all weight stages and in the daily average gain for the P0-P3 (GMD_{0.3}) section.

Keywords: Performance control, fixed effects, Spanish Merino, crossed, sheep

2.2 Introducción

En la actualidad, el valor de lana es bajo en comparación con la carne, y existe un mayor potencial para incrementar la eficiencia económica de la producción a través de la mejora de la producción de carne. Como causa de la pérdida del valor y los precios bajos de la lana en los últimos años (Arrebola Molina, 2004), en general, las ganaderías de razas ovinas merinas y sus cruces se han enfocado en mejorar la tasa de fertilidad y prolificidad de las ovejas, así como la tasa de crecimientos en los corderos.

La producción ovina busca mejorar el crecimiento y la ganancia media diaria, en algunos casos, a través del cruzamiento con razas paternas mejoradas para la producción cárnica. Sin embargo, si las condiciones del rebaño no son las adecuadas no se manifestará el vigor híbrido en los corderos, o de forma análoga, en el caso de la cría en pureza no desarrollará el máximo potencial de los corderos puros. Es decir, si un animal se desarrolla en un ambiente poco favorable, independientemente del grupo genético y su potencial propio genético, lo más probable es que crezca menos y tarde más en llegar al peso comercial o adulto (Lambe et al., 2006; Loaiza-Echeverri et al., 2013).

El crecimiento del cordero es el resultado de una serie de factores genéticos y no genéticos, que se valoran mediante los controles de pesos a distintas edades. La evaluación y comparación del crecimiento, ya sea entre corderos de una misma o de diferentes razas, se ve dificultada al estar influido por un conjunto de factores, en su mayoría, no genéticos, que afectan al desarrollo del potencial genético de los individuos (Webster, 1986; Taylor et al., 1989).

Lo que se observa y se cuantifica de un animal es el fenotipo, es la manifestación visible y medible de un carácter, pero no depende solo de su constitución genética sino también de su medio ambiente o medio de producción (Minvielle, 1990). Del mismo modo, la expresión de un carácter está influida por factores genéticos y factores ambientales, por lo que, para predecir el valor genético de una característica productiva, es indispensable conocer previamente que tipos de efectos la determinan. La problemática se agrava al tener en cuenta el elevado número de factores que intervienen, así como las interacciones que se establecen entre ellos, de forma que es difícil determinar el peso relativo de cada factor sobre las distintas etapas del crecimiento.

Para predecir el valor genético de una característica productiva Bertrand (1996) identifica tres tipos de efectos; *fijos* (son factores que pueden ser identificados y cuantificados independientemente y que afectan directamente en la producción de un grupo de individuos), *aleatorios genéticos* (indican los valores aditivos de los animales), *aleatorios no genéticos* (indican los efectos ambiental materno permanente, interacción genotipo-ambiente, error residual).

Al respecto Torrent (1982), dentro de los efectos fijos considera dos grupos de factores que afectan el crecimiento: *factores intrínsecos*; genéticos, especie, raza y sexo, y *factores extrínsecos*; alimentación, clima y manejo. Por lo cual, determinar los efectos no genéticos que afectan al peso permitirá estimar los parámetros genéticos y el valor genético predictivo del posible potencial del animal (Rashidi et al., 2008), contribuyendo en el progreso de gestión y mejora genética en los programas de cría (McManus et al., 2003).

Puede establecerse que en casi todas las referencias bibliográficas referida a la producción ovina consideran el estudio de estos efectos no genéticos como paso previo a la estimación de valores genéticos. De forma genérica, parece predominar en la bibliografía como principales factores no genéticos: el rebaño, el año, la época, el tipo de nacimiento y el sexo del cordero, así como el número de parto y la edad de la madre del cordero en crecimiento. No obstante, los factores más estudiados son el sexo, el tipo y año de nacimiento de los corderos por diversos autores (Assan and Makuza, 2005; Bela and Haile, 2009; Macedo et al., 2010; Akhtar et al., 2012), al ser factores altamente significativos sobre el crecimiento en la mayoría de las razas y sistemas de producción.

Otros autores realizan un análisis más completo al incluir más factores, tales como época de nacimiento, ganadería (Dixit et al., 2001; Gbangboche et al., 2006a; Kittelsen, 2008; Lupi et al., 2015) y grupo genético o raza del cordero (Bianchi et al., 1999; Dimsoski et al., 1999; Benyi et al., 2006; Forero et al., 2017). Sin embargo, la interacción dobles y triples entre los factores año-época ó ganadería-año-época/tipo de parto son las más comunes (Baneh and Hafezian, 2009; Lupi et al., 2015; Forero et al., 2017). Para que se pueda realizar correctamente la corrección estadística, es necesario contar con un número suficiente de observaciones en cada uno de los niveles de los factores interactuados (Vázquez, 1998).

En cuanto a los estudios realizados en razas ovinas españolas encontramos al menos una referencia por raza autóctona sobre el control de rendimientos (Falagan and García de Siles, 1986; Cabrero, 1991; Molina et al., 1991; Analla, 1996), algunos más recientes en la raza Merina variedad negra (Barajas et al., 2006) y Pelibuey (Rigazio et al., 2007), y los trabajos más actuales de los autores: Lupi *et al.* (2015) en la raza Segureña y por Forero *et al.* (2017) en su comparativa de corderos merinos y cruzados de padres Ile de France. De igual forma, encontramos una gran variedad de citas a nivel mundial sobre el efecto de los factores no genéticos sobre el crecimiento de diversas razas ovinas (Dixit et al., 2001; Thiruvankadan et al., 2008; Akhtar et al., 2012; Momoh et al., 2013).

Por tanto, conocer el efecto que tienen los diversos factores no genéticos en la producción de carne es de gran importancia (Gaskins et al., 2005), no solo para los programas de mejora genética de estas razas sino también porque se constituye en la principal fuente de ingreso de una ganadería, siendo superior al que obtienen por la producción de lana hoy en día (Arrebola Molina, 2004; Juárez Dávila and Horcada Ibáñez, 2010).

Los factores no genéticos pueden ser identificados y cuantificados independientemente, provocando diferencias sistemáticas de crecimientos entre ganaderías dentro una misma raza de producción, situación derivada de los diferentes manejos dados en las ganaderías. Por ello, el productor debe tener presente unos indicadores que les señale un avance en la producción y los factores que les afectan a dichos indicadores, con el objetivo de tomar decisiones sobre el manejo del rebaño (Hinojosa-Cuéllar et al., 2009). Una de las principales decisiones es elegir la raza de producción acorde con el sistema de manejo, pues de esto depende gran parte del éxito de la ganadería.

Los programas de mejora de las razas ovinas orientados hacia la producción de carne se basan en la recogida de información productiva, principalmente pesadas y controles genealógicos de la descendencia, manteniendo sus características raciales. La información productiva principalmente se basa en el control de los pesos al nacimiento,

predestete y posdestete, y la ganancia media diaria, ya que son las primeras medidas que se pueden registrar del animal vivo después del nacimiento. De la cantidad y la calidad de la información disponible dependerá la mejora de la producción de la raza (Maria et al., 1993).

El peso al nacimiento de los corderos, es una variable de importancia económica en la producción ovina, está relacionada positivamente con la supervivencia y con el crecimiento de los corderos durante la lactación (Forero et al., 2017), ya que afecta a alcanzar antes el peso al destete. Algunos autores (Daza Andrada, 1997, 2002) proponen que el peso del cordero al nacimiento se ve afectado por los siguientes factores: grupo genético, sexo, tipo de nacimiento (simple o múltiple), época y año de nacimiento, edad de la oveja, así como factores de manejo de las madres; alimentación durante la gestación, manejo y estado sanitario de las reproductoras.

Otro rasgo a tener en cuenta del nacimiento, es el bajo peso de los corderos al nacimiento procedente de parto gemelares o superior, puesto que está asociado negativamente con la supervivencia del cordero y el peso al destete (Willingham and Waldron, 2000). El grupo genético ejerce un efecto positivo sobre el peso de los corderos al nacimiento y sobre el crecimiento durante la lactancia (Daza Andrada, 2002), aunque la mayoría de referencias encontradas al respecto han observado una mayor influencia del cruzamiento a partir de peso de destete (Forero et al., 2017) y se acentúa aún más durante el periodo de cebo (Albardonedo, 1986).

De igual forma, los factores involucrados en el peso predestete, que reflejan el crecimiento de los corderos durante la lactancia serían: tipo genético del cordero, sexo, tipo de parto, alimentación y producción de leche de la madre, condiciones ambientales, manejo y estado sanitario tanto de la oveja como del cordero (Daza Andrada, 2002).

Cuando los animales son seleccionados en el peso postdestete, Peeters *et al.* (1996) propusieron tener en cuenta las influencias maternas y ambientales, mencionando como factores ambientales la edad de madre, ganadería, raza, el sexo, época, el tipo de nacimiento y el año de nacimiento, puesto que influirán en la estimación del valor de la cría. Otro indicador productivo que merece la mayor atención es la ganancia media diaria de los corderos correlacionada con el índice de conversión, por su influencia en el tiempo de engorde y los costos de producción (Peeters et al., 1996; Rashidi et al., 2008).

Como resultado, Snowden (2002) establece que el peso de la camada al destete es una combinación de varios aspectos, unos relacionados con los factores reproductivos asociados a las madres (fertilidad y prolificidad), y otros con el crecimiento del cordero (capacidad maternal, producción lechera, supervivencia del cordero y tasa de crecimiento del cordero).

Los efectos del peso-edad del cordero y el desarrollo del animal hasta la cría tiene implicaciones en la futura eficiencia reproductiva (Momoh et al., 2013). El rápido crecimiento de los corderos influye sobre el posterior potencial de fertilidad y prolificidad en las hembras (Peeters et al., 1996; Gootwine et al., 2007). De igual forma el desarrollo sexual de los machos parece estar más estrechamente relacionado con el crecimiento corporal que con la edad cronológica (Dyrmundsson, 1973).

León Jurado et al. (2006) propone que en cualquier raza de ganado en situación de fomento que posea un programa de selección en activo, el control de rendimientos es fundamental, para conseguir el objetivo final de la obtención de los valores de cría de los

animales integrados en el núcleo de selección. Es necesario contar con la mayor calidad de la información productiva y genealógica cara a la obtención de una buena fiabilidad de los resultados (Puntas et al., 2003).

Debe indicarse que en este estudio estrictamente fenotípico se ha incluido un efecto fijo poco estudiado en ovino de carne en general y en la raza Merina en particular, se trata del efecto denominado *forma de cubrición* y con ello se trata de valorar su influencia en el crecimiento de los corderos según procedan de partos derivados de la monta natural o de inseminación artificial. Las inseminaciones artificiales fueron realizadas dentro del programa de mejora cooperativo con un doble objetivo, por un lado valorar los sementales de los centros de inseminación colaboradores y, por otro, conectar genéticamente las ganaderías (Gourley and Riese, 1990).

En este capítulo se analiza la influencia de los factores no genéticos como el año y la época de parto, ganadería, forma de cubrición, sexo del cordero, tipo de parto, y del grupo genético del cordero en las distintas etapas de crecimiento de los animales. Para ello se ha contado con la colaboración de 14 ganaderías socias de la cooperativa Oviso S.C.L durante 6 años, cuyo principal objetivo reside en conocer y caracterizar como influyen los factores no genéticos sobre los crecimientos de corderos de tres grupos genéticos que son la raza Merina, raza Fleischschaf y un tercer grupo constituido por animales resultantes del cruce de Merino por Fleischschaf durante las primeras fases de vida en las ganaderías previamente a la entrada en los cebaderos comunitarios del grupo.

2.3 Material y Métodos

Para este estudio productivo realizado en un contexto cooperativo se empleó la base de información generada a partir de controles genealógicos y productivos en 14 ganaderías socias del grupo cooperativo, durante el periodo 2011 a 2016. Para desarrollar este análisis productivo han sido planteadas tres fases en el diseño; la primera centrada en el cálculo de los estadísticos descriptivos de los caracteres de pesos y crecimientos con el fin de conocer el comportamiento productivo de la población para cada una de las fuentes de variación estudiadas; la segunda dedicada a la evaluación de los efectos fijos de factores e interacciones que afectan a las variables analizadas a través de la aplicación de modelos multifactoriales de niveles fijos. Finalmente, en la tercera fase se han desarrollado análisis de la varianza simple para cada uno de los factores fijos que resultaron significativos.

Sobre la base de datos inicial se llevó a cabo una depuración estadística, eliminándose aquellos pesos que se encontraban fuera de rango en cada tramo de edad considerado. Como criterio de depuración se aplicó la media del peso más menos dos desviaciones estándar, lo que resultó en un total de 6.885 corderos y 18.123 pesadas utilizadas en el análisis.

Los animales controlados fueron criados bajo las condiciones normales de producción de cada ganadería, con sistemas de tres partos en dos años, y se realizaron cubriciones controladas mediante lotes de monta natural y/o inseminación artificial con sementales Merinos y/o Fleischschaf. Las inseminaciones artificiales fueron realizadas con las colaboraciones del Centro de Selección y Reproducción Animal de Extremadura (CENSYRA) y el Centro Agropecuario Provincial de la Diputación de Córdoba. Los partos se desarrollaron durante todo el año, procediéndose a continuación a la identificación de los corderos, registrándose en cada uno de ellos la siguiente información; fecha de nacimiento, número de identificación provisional del cordero, año, sexo, tipo de parto del que proceden, época de nacimiento, ganadería, peso al nacimiento, así como la identificación del padre y de la madre. Además, las variables tipo de cubrición y grupo genético del cordero se identificaron en cada individuo, es decir se controló si provenían de partos de monta natural (MN) o de inseminación artificial (IA), y se asignó a uno de tres posibles grupos genéticos de corderos: Merino puro (Me), Fleischschaf puro (Flei) y los procedentes del cruce de Merino x Fleischschaf (C).

En la **Tabla 1** se muestra los controles realizados en cada ganadería participante para esta parte del estudio. Cabe mencionar que cada ganadería se seleccionó según su manejo reproductivo, el tipo de cubrición (MN/IA) y el grupo genético de control (Me/Flei/C).

Tabla 1. Distribución de los controles realizados en cada ganadería en función del manejo reproductivo.

Tipo de Cubrición Ganaderías	Monta Natural (MN)			Inseminación Artificial (IA)		
	Me	C	Flei	Me	C	Flei
AG**	X			X	X	
AR*		X				
CM*				X		
CR*	X			X		
CH*	X					
DC**	X			X	X	
DH*	X					
DI*	X			X		
DL*	X			X		
FC*	X			X		
FL***	X	X	X	X	X	X
HF**				X	X	
HM*				X		
VO**	X			X	X	

Controles según grupo genético: * Cruzado; * Merino; ** Merino puro y Cruzado; *** Merino y Fleischschaf en pureza y Cruzado

Los corderos procedentes de partos triples o superiores se agruparon en un solo grupo denominado triple o superior debido a su baja frecuencia, por lo que la clasificación de tipos de parto se estableció en tres niveles: simple, doble y triple o superior. Las fechas de nacimiento se agruparon en cuatro épocas del año siguiendo estos rangos: del 21 de marzo al 20 de junio (primavera); del 21 de junio al 22 de septiembre (verano); del 23 de septiembre al 20 de diciembre (otoño) y del 21 de diciembre al 20 de marzo (invierno).

En cuanto a la alimentación de las madres, estas fueron suplementadas en cubrición, último tercio de gestación y durante la lactancia, siendo el sistema de cría al aire libre o en establos, en función de la época del año. Los corderos fueron amantados por sus madres desde el nacimiento hasta los 30 días mediante una lactancia completa (24 horas al día), donde se valoró la capacidad maternal. A partir de los 30 días y hasta los 45 días se comenzó con una lactancia parcial (5 horas al día con las madres), realizándose un destete progresivo combinándolo el resto de horas, en los que los corderos se encuentran separados de las madres, con el suministro de un pienso de iniciación de destete precoz. Al mes y medio de vida, se produce el destete total, en el que los corderos tenían a libre disposición un pienso concentrado de arranque suministrado junto con paja y agua *ad libitum*, hasta que alcanzan los 21 kg de peso medio a una edad mínima de 90 a 120 días de vida, según el grupo genético de los corderos, para ser llevados a los centros de tipificación de la cooperativa donde comienza el periodo de cebo hasta el sacrificio.

Para la evaluación del carácter del peso vivo se consideró dividir la información de peso y edades en cuatro etapas de desarrollo: Peso 0 -P0- que incluye los pesos de los corderos tomados entre los 0 a los 15 días de vida, con 6885 observaciones; Peso 1 -P1- es el conjunto de pesos controlados entre los 16 y los 35 días de vida, con 3453 observaciones; Peso 2 -P2- que comprende los controles de peso realizados entre los 36 y los 60 días de vida, con 5742 observaciones y Peso 3 -P3- que corresponden a los controles realizados entre los 61 y los 100 días de vida con 2043 observaciones en este intervalo. Como último carácter se consideró la ganancia media diaria expresada en gramos por día, entre el peso 0 y el peso 3 (GMD₀₋₃), con 1793 observaciones.

En primera instancia se calcularon los estadísticos descriptivos de tendencia central y dispersivos para los caracteres de peso (P0, P1, P2 y P3) y crecimiento ($GMD_{0.3}$) para cada uno de los niveles de los siguientes factores de variación: año de parto, época de parto, ganadería, forma de cubrición, grupo genético del cordero, sexo del cordero y tipo de parto. Los cálculos fueron realizados con el procedimiento PROC MEANS del paquete estadístico SAS en su versión 9.0 (SAS, 2002).

A continuación, se desarrolló un análisis multifactorial de efectos fijos. En el modelo se incluyeron siete variables independientes: año de parto (6 niveles), época de parto (4 niveles), ganadería (13 niveles para P0 y P3, mientras para los intervalos de pesos P1 y P2 fueron 12 niveles), forma de cubrición (2 niveles), grupo genético del cordero (3 niveles), sexo del cordero (2 niveles) y tipo de parto (3 niveles), como covariable se consideró la edad del cordero.

El modelo de análisis considerado para los intervalos de pesos y su ganancia media diaria se denota mediante la siguiente ecuación:

$$Y = \mu + A + E + H + M + B + S + T + H * A + H * E + M * B + B * T + L + \varepsilon.$$

Donde;

Y = Observaciones para las variables dependientes de peso y crecimiento (P0, P1, P2, P3 y $GMD_{0.3}$).

μ = Media general de las variables dependientes.

A = Año de parto (2011 a 2016).

E = Época de parto (primavera, verano, otoño e invierno).

H = Ganadería (13 niveles para P0 y P3, 12 niveles para P1 y P2).

M = Forma de Cubrición (inseminación artificial y monta natural).

B = Grupo genético del Cordero (Merino, Fleischschaf, Cruzado).

S = Sexo del cordero (macho o hembra).

T = Tipo de parto (simple, doble y triple o superior).

H*A = Interacción doble entre rebaño y año de parto.

H*E = Interacción doble entre rebaño y época de parto.

M*B = Interacción doble entre la forma de cubrición y el grupo genético del cordero.

B*T = Interacción doble entre el grupo genético y el tipo de parto.

L = Covariable edad del cordero en días.

ε = Error residual

Cabe indicar que en nuestro caso se utilizó la edad del cordero en el momento de efectuarse la pesada expresada en días como covariable, si bien diversos autores establecen como covariable la edad de madre al parto al establecer evidentes diferencias de crecimiento en los corderos según sea su madre primípara o múltipara (Morris et al., 2000; Benyi et al., 2006).

La solución de estos modelos se obtuvo a través del Modelo Lineal General utilizando el procedimiento PROC GLM del paquete estadístico SAS en su versión 9.0 (SAS, 2002).

Igualmente se realizó el test “a posteriori” de homogeneidad de medias de Duncan para comprobar los grupos de homogeneidad que se establecían entre los distintos niveles de los factores estudiados que resultaron significativos en el modelo multifactorial (Liu et al., 2005).

Estos modelos fueron resueltos también haciendo uso del Modelo Lineal General en el procedimiento PROC.GLM del paquete estadístico SAS v. 8.2 (SAS, 2001).

En la tercera fase del análisis productivo se plantearon una serie de modelos univariados de análisis de la varianza para los efectos fijos del año de parto (A), época de parto (E) ganadería (H), forma de cubrición (M), grupo genético del cordero (B), sexo del cordero (S) y tipo de parto (T). Los modelos de análisis univariados tenían la estructura:

$$Y_{ij} = \mu + EFS_j + \varepsilon_{ij}$$

Donde;

Y_{ij} = Observación de la variable de pesos y crecimiento en el cordero “i” bajo el efecto simple del factor “j”.

EFS_j = Efecto fijo simple del factor “j”.

μ = Media general de las variables dependientes.

ε_{ij} = Error residual

Para cada uno de los modelos resueltos se obtuvo el coeficiente determinativo (R^2) para ser utilizado como criterio cuantitativo para evaluar los efectos simples de los factores, siguiéndose en este caso los criterios de Singh *et al.* (1970), para quienes la proporción de la varianza total del experimento explicada por un modelo simple era un fiel indicador de la intensidad del efecto del único factor incluido en el modelo.

2.4 Resultados y Discusión

2.4.1 Estadísticos descriptivos

En la **Tabla 2** se recogen los estadísticos descriptivos para el P0, P1, P2, P3 y GMD_{0-3} en función de cada uno de los factores incluidos en este análisis. Como puede observarse se trata de una base de datos heterogénea compuesta por información productiva de diferentes orígenes, donde claramente se aprecia un mayor número de controles en los años 2014 y 2015, aglutinando el 72.18% de las observaciones, situación debida que fue durante estos años cuando quedó afianzada de forma rutinaria el control de rendimientos, debiendo indicarse que en el año 2016 los datos que se disponían procedían de los partos acontecidos en el primer trimestre del año en el momento de la realización de los análisis estadísticos. De igual modo debe hacerse constar la existencia de una mayor concentración de partos y controles productivos debido en función de las épocas en las que tiene lugar la selección del ganado de renuevo de las ganaderías que tiene lugar en invierno y los controles de pesos procedentes de partos de inseminación artificial situación que tiene lugar en verano.

El volumen de controles realizados por cada ganadería estuvo en función de las posibilidades técnicas y de infraestructura disponible para el manejo del ganado, así como del grado de implicación del ganadero, el mayor número de controles se realizaron en las ganaderías de siglas AG, DI, FC, FL y VO, con 782, 1128, 611, 3884 y 9723 observaciones, respectivamente. De las catorce ganaderías participantes en este estudio, once realizaron lotes de IA, las once inseminaron con pajuelas procedentes de sementales merinos y seis de ellas además con pajuelas de sementales de raza Fleischschaf (**Tabla 1**), con la finalidad de testar el hibridaje de la hembra merina.

Para el factor forma de cubrición se observó un mayor número de controles de pesos procedentes de parto de MN (74.33%) frente a los controles derivados de IA (25.67%). Esta situación viene dada por el hecho de que la IA no fue introducida hasta el año 2014, implantándose desde este año como técnica reproductiva de elección en la conexión genética entre ganaderías.

En cambio, se presentó una lógica igualdad de observaciones en el caso del sexo del cordero para machos y hembras en las distintas etapas de desarrollo. Algo similar sucede en el factor tipo de parto, donde los corderos nacidos de partos simples y dobles presentan un número de observaciones próximas, con 3620 y 3105, respectivamente. Esta situación se debe a la todavía incipiente implantación de la IA, técnica que precisa de un tratamiento hormonal necesario para la sincronización del ciclo estral de las ovejas inseminadas, y que supondría una elevación de partos dobles y triples. En términos generales la oveja merina en condiciones normales no se caracteriza por un alto porcentaje de partos gemelares, triples o superior (Esteban Muñoz, 2003).

Mejora genética del Merino español en un contexto cooperativo

Tabla 2. Información estadística básica de cada factor que afecta al peso en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD₀₋₃), de los corderos.

Factor	P0				P1				P2				P3				GMD ₀₋₃			
	N	PM Kg	SD	CV	N	PM Kg	SD	CV	N	PM Kg	SD	CV	N	PM Kg	SD	CV	N	PM g	SD	CV
Año de parto (A)																				
2011	20	4.41	0.46	10.48	15	13.25	2.58	19.50	11	19.19	2.09	10.90	-	-	-	-	-	-	-	-
2012	848	4.65	1.00	21.52	472	10.22	2.48	24.25	727	14.82	3.57	24.11	70	15.15	3.17	20.91	60	180	40	24.93
2013	722	4.44	0.87	19.50	264	11.34	2.57	22.69	406	15.28	3.74	24.49	235	18.24	3.27	17.95	223	211	50	23.77
2014	1783	4.55	1.06	23.24	927	10.00	2.90	28.99	1557	15.51	4.31	27.75	625	20.27	4.57	22.55	499	229	60	26.43
2015	3187	4.21	1.07	25.36	1544	10.33	2.75	26.65	2898	15.59	4.43	28.42	1054	20.18	5.20	25.75	1054	237	70	29.84
2016	325	4.58	0.79	17.22	231	10.88	2.55	23.47	143	18.24	4.86	26.63	59	22.85	4.14	18.13	59	289	50	19.00
Época de parto (E)																				
Primavera	1521	4.51	0.73	16.14	604	10.94	2.71	24.77	1158	15.71	4.42	28.11	511	20.55	5.07	24.65	457	230	70	29.00
Verano	2094	4.03	1.15	28.60	777	9.54	2.67	27.98	1785	14.10	3.79	26.90	775	18.38	4.58	24.91	716	218	60	28.43
Otoño	1399	4.37	1.00	22.98	821	9.89	2.84	28.70	1144	16.23	4.29	26.44	447	21.01	4.78	22.75	324	244	70	29.80
Invierno	1871	4.73	1.02	21.50	1251	10.88	2.60	23.94	1655	16.44	4.31	26.21	310	20.98	4.46	21.27	296	252	60	24.55
Ganadería (H)																				
AG	298	3.48	1.04	29.87	200	8.15	2.34	28.67	23	15.02	3.85	25.62	261	21.08	3.77	17.88	136	226	30	14.76
AR	38	4.37	0.30	6.86	13	12.54	1.76	14.05	48	18.24	3.86	21.16	15	24.00	4.80	19.98	15	273	60	22.90
CM	38	4.37	0.30	6.86	39	8.13	2.03	25.02	-	-	-	-	49	18.17	5.70	31.36	49	212	80	36.62
CR	71	4.42	0.62	14.07	38	10.92	2.40	21.97	45	13.05	4.57	35.02	53	19.68	4.78	24.27	38	244	60	23.74
CH	190	3.72	1.05	28.35	139	10.50	3.08	29.30	86	16.88	4.03	23.84	40	18.56	4.50	24.26	40	210	60	30.42
DC	68	4.55	1.36	29.90	27	10.23	2.49	24.36	67	14.05	4.59	32.64	35	21.22	4.48	21.09	33	242	50	18.97
DH	102	4.19	0.26	6.31	72	10.50	2.97	28.26	70	14.79	3.88	26.21	40	19.90	4.21	21.15	40	236	60	27.19
DI	435	3.38	0.98	28.92	222	9.27	2.64	28.43	421	13.39	3.64	27.16	50	22.94	4.53	19.73	50	286	60	21.06
DL	32	4.25	0.23	5.38	2	10.50	1.41	13.47	37	14.99	3.82	25.51	27	17.98	4.67	25.98	26	206	80	36.44
FC	211	5.10	1.06	20.76	144	12.85	2.76	21.50	188	19.86	4.61	23.19	68	23.80	4.60	19.33	67	287	60	20.55
FL	1384	4.37	1.01	23.18	656	10.66	2.51	23.51	1429	16.88	4.44	26.31	415	20.92	4.50	21.50	410	266	60	23.03
HF	139	3.88	1.04	26.77	95	9.83	3.28	33.31	79	14.51	4.88	33.60	107	18.71	5.84	31.23	79	206	60	31.17
HM	23	4.55	1.04	22.85	-	-	-	-	23	13.85	2.55	18.42	23	21.22	3.45	16.26	19	251	40	14.94
VO	3831	4.61	0.93	20.22	1806	10.44	2.62	25.11	3226	15.00	3.92	26.14	860	18.76	4.85	25.83	791	209	60	30.00
Forma de cubrición (M)																				
IA	1767	4.17	1.08	25.97	901	10.28	2.99	29.07	1346	16.50	4.87	29.52	881	20.52	4.89	23.84	687	239	70	27.29
MN	5118	4.48	1.01	22.62	2552	10.38	2.67	25.76	4396	15.23	4.05	26.60	1162	19.42	4.81	24.80	1106	226	70	29.50
Grupo Genético (B)																				
Me	5578	4.40	1.03	23.51	2760	10.45	2.74	26.19	4624	15.20	4.15	27.28	1524	19.65	4.76	24.22	1414	228	60	27.82
Flei	478	4.57	1.14	24.89	225	10.21	2.74	26.79	436	17.26	4.39	25.45	165	22.97	4.96	21.58	165	287	70	23.01
C	829	4.27	1.00	23.39	468	9.84	2.84	28.89	682	16.62	4.72	28.41	354	19.49	4.86	24.94	214	208	60	30.46
Sexo (S)																				
Hembras	3475	4.29	0.98	22.93	1735	9.98	2.58	25.87	2840	14.95	4.07	27.25	1053	18.93	4.47	23.60	922	218	60	27.56
Machos	3410	4.51	1.08	24.03	1718	10.73	2.88	26.82	2902	16.08	4.42	27.49	990	20.92	5.08	24.30	871	246	70	28.45
Tipo de parto (T)																				
Simple	3620	4.77	1.08	22.56	1929	11.27	2.60	23.08	3051	17.04	3.90	22.90	968	21.90	4.71	21.51	856	254	70	25.82
Doble	3105	4.02	0.80	19.83	1456	9.22	2.53	27.45	2569	13.82	4.05	29.27	1024	18.18	4.32	23.76	889	210	60	28.73
Triple o superior	160	3.22	0.77	23.79	68	8.68	1.97	22.65	122	13.28	4.16	31.29	51	16.25	3.04	18.73	48	198	40	22.63

P0, corderos entre 0 a 15 días; P1, corderos entre 16 a 35 días; P2, corderos entre 36 a 60; P3, corderos entre 61 a 100 días; GMD₀₋₃, Ganancia media diaria desde P0 a P3; N, número de observaciones; PM, Peso medio (Kilogramos o gramos); SD, Desviación estándar; CV, Coeficiente de variación (%).

2.4.2 Análisis multifactorial de efectos fijos

Los resultados del análisis multivariado para las diferentes etapas de peso consideradas, así como para la ganancia media diaria total como puede observarse en la **Tabla 3** demuestran que los efectos simples de la época de parto, ganadería, sexo del cordero y tipo de parto resultaron significativos para todas las etapas de desarrollo. En cambio, no resultaron estadísticamente significativos los efectos del año de nacimiento para la etapa P0, el grupo genético del cordero para la GMD_{0.3} y el modo de cubrición para la etapa P3 y la GMD_{0.3}. Resultando significativos, no obstante, los efectos de A, B y M, en el resto de etapas de desarrollo. La covariable edad del cordero presentó una influencia altamente significativa para todas las etapas de pesos, excepto para la GMD_{0.3}.

La doble interacción H*E resultó significativa en todas las etapas de peso y en la GMD_{0.3}. En contraposición el resto de interacciones dobles H*A, M*B y B*T presentaron una influencia no significativa para algunas etapas de peso. En este sentido la interacción H*A no presentó influencia sobre la etapa P0 y si fue influyente en las etapas P1, P2, P3 y GMD_{0.3}. La interacción M*B no resultó significativa para las etapas P2, P3 y GMD_{0.3} y si lo fue para P0 y P1. Finalmente, la interacción B*T no fue significativa para P3 y GMD_{0.3}, pero si para P0, P1 y P2.

El coeficiente determinativo del modelo osciló para las etapas de pesos entre un 48.12% para el P3 y un 58.07% del P0. En tanto que para la GMD_{0.3} fue del 43.6%.

Tabla 3. Análisis de varianza en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD_{0.3}), de los corderos de grupo cooperativo.

Factor	P0			P1			P2			P3			GMD _{0.3}		
	GL	Valores de F	Pr>F	GL	Valores de F	Pr>F	GL	Valores de F	Pr>F	GL	Valores de F	Pr>F	GL	Valores de F	Pr>F
Año de parto (A)	5	0.42	0.8374	5	4.46	0.0005	5	7.10	<.0001	4	6.33	<.0001	4	7.69	<.0001
Época de parto (E)	3	5.96	0.0005	3	6.03	0.0004	3	5.35	0.0011	3	10.05	<.0001	3	5.78	0.0006
Ganadería (H)	13	48.27	<.0001	12	20.26	<.0001	12	10.86	<.0001	13	8.95	<.0001	13	7.19	<.0001
Forma de cubrición (M)	1	6.14	0.0132	1	15.01	0.0001	1	17.51	<.0001	1	0.48	0.4905	1	0.77	0.3818
Grupo Genético (B)	2	27.03	<.0001	2	11.69	<.0001	2	9.35	<.0001	2	4.49	<.0001	2	1.45	0.2358
Sexo (S)	1	138.84	<.0001	1	98.48	<.0001	1	203.80	<.0001	1	107.79	<.0001	1	87.54	<.0001
Tipo de parto (T)	2	649.34	<.0001	2	220.89	<.0001	2	404.35	<.0001	2	115.09	<.0001	2	68.01	<.0001
H*A	5	1.98	0.0780	3	4.22	0.0008	4	4.13	0.0024	3	3.17	0.0235	3	2.97	0.0309
H*E	12	17.95	<.0001	9	16.4	<.0001	11	5.05	<.0001	9	6.41	<.0001	9	3.68	0.0001
M*B	2	6.15	0.0021	2	3.48	0.0308	2	1.20	0.3005	2	1.93	0.1459	2	1.00	0.3673
B*T	4	17.98	<.0001	4	3.05	0.0161	4	2.42	0.0465	4	1.81	0.1248	4	1.97	0.0971
Edad del Cordero	1	3134.91	<.0001	1	649.68	<.0001	1	2510.04	<.0001	1	317.32	<.0001	1	0.03	0.8581
R ²		0.580708			0.482715			0.536193			0.481230			0.436195	

P0, corderos entre 0 a 15 días; P1, corderos entre 16 a 35 días; P2, corderos entre 36 a 60; P3, corderos entre 61 a 100 días; GMD_{0.3}, Ganancia media diaria desde P0 a P3; GL, Grado de libertad.

La edad del cordero resultó altamente significativa (P<0.001) en todas las etapas de pesos, excepto para la etapa de GMD_{0.3}. Por este motivo no se incluyeron los grupos de homogeneidad derivados del test de Duncan de homogeneidad de medidas a posterior que se establecieron entre los distintos niveles de los factores estudiados.

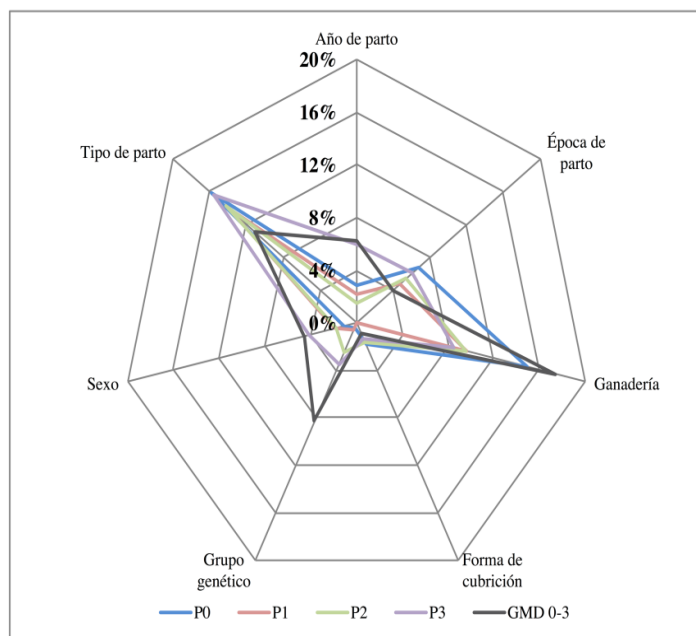
2.4.3 Análisis unifactoriales de efectos fijos

Los resultados de los análisis de la varianza simples realizados para los distintos efectos ejercidos sobre las diferentes etapas de pesos y ganancia media diaria se ofrecen en la **Figura 1**. Los efectos de grupo genético y sexo del cordero, aumentan su influencia sobre las etapas de peso a medida que el animal se desarrolla, evidenciándose la genética del animal y el dimorfismo sexual (Eltawil et al., 1970; Quesada et al., 2002; Rigazio et al., 2007; Macedo et al., 2010), a diferencia del estudio realizado por Forero *et al.* (2017), donde no se apreció diferencias de peso en las etapas iniciales de desarrollo entre los diferentes grupos (Merino y su cruce con razas precoces), pero si ciertas variaciones en el crecimiento a partir de los 45 días de los corderos cruzados de Merino x Ile de France.

Respecto a los efectos, tipo de parto y ganadería, presentaron fuertes influencias en todas las etapas de desarrollo (Baneh and Hafezian, 2009), disminuyendo el impacto del factor ganadería a medida que el cordero se desarrolla (14.9, 9.6, 9.6 y 8.5% para P0, P1, P2 y P3, respectivamente), comportándose de igual forma en los hallazgos de Lupi *et al.* (2015).

El factor con menor influencia sobre el peso fue la forma de cubrición, en cambio la época de parto y año de nacimiento presentaron efectos similares, siendo más acentuados en la primera (P0) y última etapa de desarrollo (P3).

Figura 1. Coeficiente de determinación (R^2) del efecto de cada factor en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3) y para la Ganancia Media Diaria (GMD_{0-3}), obtenidos con el modelo lineal general univariado.



P0, corderos entre 0 a 15 días; P1, corderos entre 16 a 35 días; P2, corderos entre 36 a 60; P3, corderos entre 61 a 100 días; GMD0-3, Ganancia media diaria desde P0 a P3.

- *Año de parto (A)*

El año de parto está muy relacionado con las condiciones climáticas, las cuales influyen sobre la disposición de pastos en las ganaderías. El primer momento de mayores necesidades nutricionales en las hembras corresponden al último tercio de la gestación, el cual tiene un efecto indirecto sobre el peso al nacimiento y por consiguiente un efecto directo sobre el crecimiento futuro de los corderos (Thiruvankadan et al., 2008; Baneh and Hafezian, 2009). El segundo momento de necesidades corresponde a la fase de lactación, cuyo efecto principal se muestra en la cantidad de leche producida (Baneh and Hafezian, 2009). Normalmente los ganaderos suplementan ambas circunstancias de máximas necesidades alimenticias de las hembras, para que no se vea comprometida la supervivencia de los corderos. Las razas maternas (Merino y Fleischschaf) usadas en nuestro estudio se caracteriza por una producción lechera baja, algo mejor la hembra merina, pero ambas razas se encuadran en una orientación productiva mixta de carne-lana (Sierra, 1998; Esteban Muñoz, 2003).

El año de parto (A) tuvo un efecto significativo en las etapas de desarrollo P1 a P3 (**Tabla 3**), excepto para la etapa inicial (P0). Bela and Haile (2009) obtuvieron resultados similares, siendo el efecto año no significativo en el peso al nacimiento, pero si en las demás etapas (60, 120 y 180 días). Los resultados obtenidos en el test de Duncan de comparación de medias a posteriori en función del año de parto para las diferentes etapas de crecimiento (**Tabla 4**), ponen de manifiesto para etapa P0, la formación de dos grupos de homogeneidad establecidos entre los años 2012, 2014 y 2016 el primero y entre los años 2011 y 2013 el segundo, alcanzándose las mayores medias de peso en esta etapa para el año 2012 con 4.64 kg y los más bajos en 2015 con 4.21 kg.

Tabla 4. Representación gráfica de la prueba de homogeneidad de medias “a posteriori” (test de Duncan) para el factor año de parto (A) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD_{0.5}).

Etapas	Año de parto					
	2012	2016	2014	2013	2011	2015
P0	A	A	A			
				AB	AB	B
P1						
	A	B	BC	C	C	C
P2						
	A	A	B	B	B	B
P3						
	A	B	B	C		D

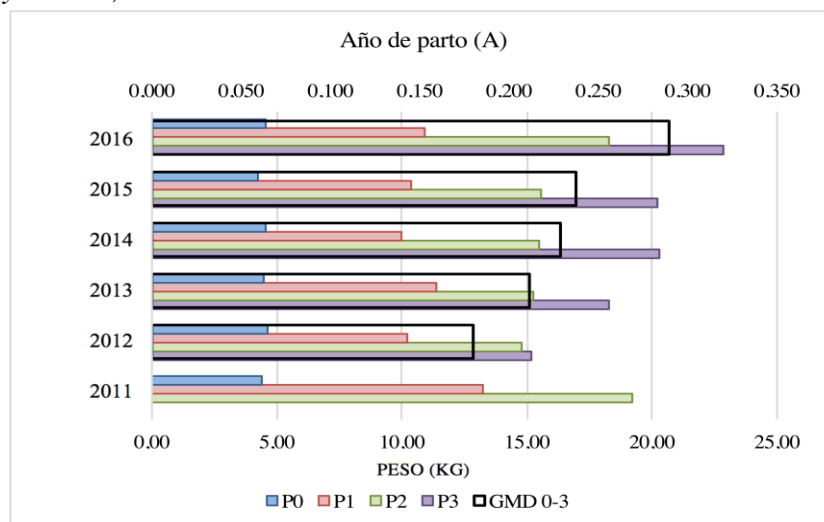
Para la etapa P1, el año de parto originó la formación de un único grupo de homogeneidad entre los años 2012, 2014 y 2015. En la etapa P2 se aprecia la formación de dos grupos de homogeneidad claramente diferenciados, uno constituido para los años 2011 y 2016 y con medias más elevadas (19.19 y 18.24 kg.); y otro para los años 2012, 2013, 2014 y 2015, correspondiendo con los años en los que se realizaron lotes de inseminación con merino y fleischschaf. En la etapa P3 se observa la formación de un grupo de homogeneidad entre los años 2014 y 2015, siendo el año 2016 el que registró el mayor peso con 22.85 kg. En términos generales puede establecerse que en el año 2016 se obtuvieron las mayores medias en las etapas finales de crecimiento.

Otros autores (Hassen et al., 2002; Mandal et al., 2003; Assan and Makuza, 2005; Gbangboche et al., 2006a; Thiruvengadan et al., 2008; Baneh and Hafezian, 2009; Lupi et al., 2015) también encontraron significativo el efecto del año de parto sobre el peso en distintas etapas de desarrollo. En contraposición Forero *et al.* (2017), obtuvieron un efecto no significativo del año de nacimiento sobre el peso de los corderos. Puede deberse que sus datos proceden de controles de monta natural de hembras merinas, y probablemente obtuvieran una prolificidad menor, pero mayores pesos de nacimiento y mayor número de partos simples.

Las diferencias de rendimiento observadas entre los distintos años de estudio, son en gran medida causadas por las condiciones climáticas (temperatura, pluviometría y humedad), las cuales se reflejan anualmente sobre la calidad y cantidad de los pastos extensivos. Ya que nuestros sistemas de producción son sistemas semi-extensivos, y que mayoritariamente dependen de las disponibilidades anuales de pastos. Los años o épocas con escasez de recursos pastables, principalmente verano, las ovejas son suplementadas con piensos concentrados (Lopez Carrion et al., 1982; Olea et al., 2011).

En la **Figura 2**, puede observarse como la variable GMD_{0-3} aumentó anualmente desde que se iniciaron los controles productivos.

Figura 2. Representación del efecto año de parto (A) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD_{0-3}).



P0, corderos entre 0 a 15 días; P1, corderos entre 16 a 35 días; P2, corderos entre 36 a 60; P3, corderos entre 61 a 100 días; GMD_{0-3} , Ganancia media diaria desde P0 a P3.

Los corderos mostraron ganancias medias diarias superiores a partir del 2014, año a partir del cual se comenzaron a realizar controles de peso derivados de partos de IA con

machos mejorantes merinos y por cruzamiento mediante inseminaciones con sementales Fleischschaf.

La interacción doble H*A manifestó un comportamiento parecido al análisis del efecto simple (A), siendo significativo para todas las etapas de crecimiento a excepción de la P0. Para la etapa P0 el efecto de la doble interacción H*A fue más marcado que el del efecto simple del año. En cambio, en el resto de etapas (P1, P2, P3) y en la GMD_{0,3} el grado de influencia de esta interacción fue menos marcada, situación que puede estar motivada por el mayor peso que ejerce la gestión y manejo de las ganaderías sobre el desarrollo de los corderos. Por su parte Baneh and Hafezian (2009) obtuvieron una influencia significativa de la interacción H*A para todos los rangos de crecimiento.

- *Epoca de parto (E)*

La época de parto (E) es otro factor a considerar dentro de la planificación del rebaño, ya que la fecha de parto determina los requerimientos alimenticios del ganado, las necesidades de mano de obra y de alojamiento, así como las fechas de venta del ganado en función de las demandas del mercado para de esta forma optimizar costes de producción. El sistema de la producción ovino más extendido en España es de tres partos en dos años. En épocas de anoestro (primavera) algunas ganaderías usan métodos hormonales para obtener corderos durante todo el año (Gibbons and Cueto, 1995). Las inseminaciones artificiales en este estudio se realizaron la gran mayoría aprovechando la época menos favorable de monta natural, es decir primavera.

El año se divide en cuatro estaciones durante las cuales la producción herbácea va cambiando a lo largo de los meses en cuanto a calidad y cantidad en nuestras condiciones, suplementándose con piensos compuestos a los animales durante las épocas de mayor escasez. Esta discontinuidad de producción herbácea se refleja en las necesidades metabólicas, siendo en ovino mayores en el último tercio de la gestación y en primeras fases de desarrollo del cordero, es decir en la fase de lactancia (de Brun, 2014). En relación Gootwine *et al.* (2007) mencionan en su estudio, que el desarrollo fetal se basa en una interacción entre la capacidad intrínseca del feto para el crecimiento y el ambiente materno, concordando con lo indicado por Mukandan and Rajagopalan (1971) que establecían que el peso al nacimiento se ve afectado por las condiciones ambientales.

El efecto época de parto mostró una influencia significativa en todas las etapas de desarrollo como se pone de relieve en la **Tabla 3**. Este efecto suele tener una influencia significativa sobre las variables de peso y crecimiento como refieren otros autores (Hinojosa-Cuéllar *et al.*, 2012; Momoh *et al.*, 2013; Lupi *et al.*, 2015), o altamente significativa como apreció en corderos Pelibuey (Rigazio *et al.*, 2007), con excepciones como las observadas por Assan and Makuza (2005), cuyos resultados revelaron una influencia no significativa de la época de parto sobre el peso al nacimiento en las razas Mutton Merino y Dorper.

Los resultados obtenidos en el test de Duncan de comparación de medias *a posteriori* en función de la época de parto para las diferentes etapas de crecimiento (**Tabla 5**), mostraron que para la etapa P0 no se generó la formación de grupos de homogeneidad, obteniéndose los mayores pesos en los partos de invierno con valores medios de 4.73 kg. Para la etapa P1, la época de parto supuso la formación de un grupo de homogeneidad para los partos de primavera e invierno que alcanzaron los pesos más altos (10.94 y 10.88 kg, respectivamente), seguido de los partos de otoño y, finalmente los de verano que

registró más medias más bajas (9.54 kg). En la etapa P2 el grupo de homogeneidad se formó para los partos de otoño e invierno, también en este caso el verano registró las medias de peso más bajas. Para la etapa P3 se observa la formación de un grupo de homogeneidad para las épocas de primavera, otoño e invierno y siguiendo la tónica general, el verano presentó los menores pesos. En base a estos resultados el factor época de parto solo afecta a los corderos nacidos en verano, con un menor desarrollo durante todas las fases, en cambio los corderos nacidos en el resto de estaciones presentan diferencias notables en sus pesos medios en las etapas iniciales, disminuyendo esta diferencia a medida que crecen los corderos.

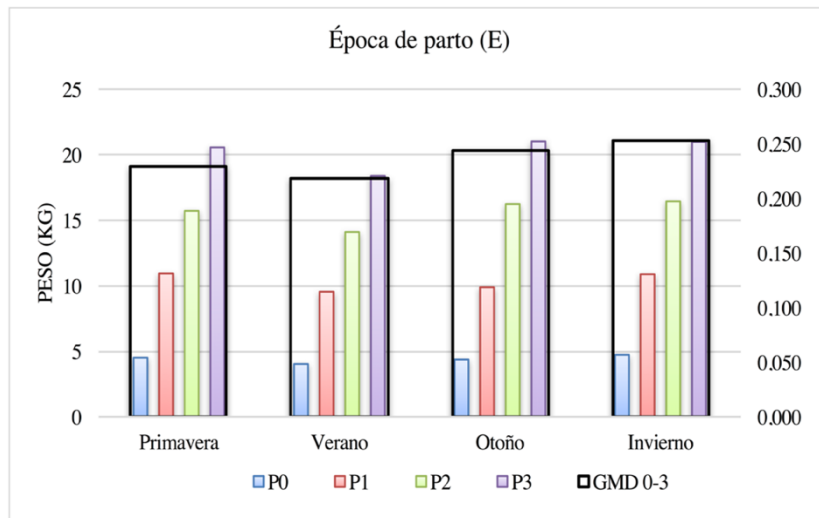
Tabla 5. Representación gráfica de la prueba de homogeneidad de medias “a posteriori” (test de Duncan) para el factor época de parto (E) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD_{0.3}).

Etapas	Época de parto			
	Invierno	Primavera	Otoño	Verano
P0	A			
	B		C	D
P1	Primavera	Invierno	Otoño	Verano
	A		B	C
P2	Invierno	Otoño	Primavera	Verano
	A		B	C
P3	Otoño	Invierno	Primavera	Verano
	A			B

La interacción doble H*E también manifestó una influencia significativa en todas las etapas de crecimiento. Estos resultados demostraron que ambos efectos fijos tienen un papel importante en la expresión potencial del crecimiento.

Los corderos nacidos en las épocas de invierno, primavera y otoño son los que presentan los pesos y ganancias más altas en las distintas etapas de crecimiento como se puede apreciar en la **Figura 3**, mientras que los valores más bajos se observaron en los corderos nacidos en verano (P0: 4.03±1.15 kg, P1: 9.54±2.67 kg, P2: 14.10±3.79 kg, P3: 18.38±4.54 kg y GMD_{0.3}: 218±60 g).

Figura 3. Representación del factor época de parto (E) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD₀₋₃).



P0, corderos entre 0 a 15 días; P1, corderos entre 16 a 35 días; P2, corderos entre 36 a 60; P3, corderos entre 61 a 100 días; GMD0-3, Ganancia media diaria desde P0 a P3.

En otros trabajos realizados en corderos de raza Pelibuey (Hinojosa-Cuéllar et al., 2009; Hinojosa-Cuéllar et al., 2012) los menores pesos al destete fueron en las época lluviosa (Mayo a Octubre) mientras que los mayores pesos de dieron en la época seca (Febrero a Abril), y en la raza Djallonke (Gbangboche et al., 2006b), las menores ganancias medias diarias fueron detectados en las épocas de Junio a Agosto y de Septiembre a Noviembre, así mismo, los corderos más pesados fueron los nacidos en la estación seca (Diciembre a Febrero) y la época de transición entre estación seca y lluviosa (Marzo a Mayo).

De igual forma se observa en estudios realizados en España con corderos de raza Segureña (Lupi et al., 2015) y Merino y sus cruces (Forero et al., 2017) que los menores pesos registrados desde el nacimiento hasta el destete se producen en los corderos nacidos en verano. Gootwine *et al.* (2007) señalan que la temperatura elevada durante la gestación se traduce en un menor peso al nacimiento debido a una menor ingesta por parte de las madres y como consecuencia un menor desarrollo del feto.

Por lo tanto, el peso al nacimiento es el primer atributo observacional del que depende el crecimiento, producción y reproducción futura de los corderos, y debe hacerse hincapié en mejorarlo a través del manejo de las madres (Thiruvankadan et al., 2008).

En contraposición, los corderos Pelibuey criados en condiciones climáticas tropicales propias de las Islas Canarias, presentaron mayores pesos al nacimiento los corderos nacidos en verano. A partir del peso a 45 días y en ganancia media diaria destacan los corderos nacidos en primavera sobre el resto de corderos nacidos en épocas estivales (Rigazio et al., 2007).

- *Ganadería (H)*

No solo es importante el efecto ambiente desde el punto de vista climático, sino como aglutinador de las diferentes acciones que engloban el manejo de cría en la ganadería, entendiéndolo desde las condiciones de buenas instalaciones como el cuidado de mano de obra recibido en las primeras semanas de vida (Baneh and Hafezian, 2009). Autores como Hassen *et al.* (2002) y Lupi *et al.* (2015) encontraron diferencias significativas en los pesos de los corderos motivadas por las distintas formas de manejo.

La selección genética y las prácticas de manejo de la ganadería influyen sobre la supervivencia de los corderos como afirma Sawalha *et al.* (2007), ponderando sobre la viabilidad del desarrollo del mérito genético de los corderos, condicionado por las condiciones ambientales y de manejo en las cuales se desarrollen los animales.

El factor ganadería fue significativo ($P \leq 0.001$) en todas las etapas de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GDM_{0.3}), coincidiendo con los resultados obtenidos en otros estudios de corderos de raza Awassi (Hassen *et al.*, 2002), de raza Ghezel (Baneh and Hafezian, 2009) y raza Segureña (Lupi *et al.*, 2015). Igualmente, significativa fue la interacción doble H*E, mientras que la interacción doble con el año de parto (H*A) no fue significativa en el peso al nacimiento, pero si lo fue en el resto de las etapas P1, P2, P3 y GMD_{0.3}, como se observa **Tabla 3**. Esta situación puede deberse a que el peso al nacimiento (P0) es muy influenciado por las condiciones climáticas de cada año junto con el manejo de cada ganadería, principalmente en la fase final del desarrollo fetal (Gootwine *et al.*, 2007).

Los resultados obtenidos en el test de Duncan de comparación de medias *a posteriori* en función de la ganadería para las diferentes etapas de crecimiento (**Tabla 6**), mostraron que para la etapa P0 se generaron cinco grupos de homogeneidad, con un rango de pesos para esta etapa de crecimiento de 3.38 a 5.10 kg, situación que pone de manifiesto una marcada disparidad de manejo en el grupo de ganaderías analizadas.

Para las etapas P1, y P2 se originaron tres grupos de homogeneidad, mientras que para P3 fueron cuatro grupos de homogeneidad. Cabe indicar que las ganaderías incluidas en este estudio se encuentran dispersas por diferentes áreas geográficas de las provincias de Extremadura y Andalucía, y al igual que Baneh and Hafezian (2009) se obtuvieron valores de pesos y crecimiento diferentes y significativos debido a las diferencias existentes entre los distintos manejos y ambientes. Otros autores encontraron diferencias en el peso atribuibles a diferencias geográficas (Kittelsen, 2008) y otros por distintos manejos (Lupi *et al.*, 2015). En cambio Saghi *et al.* (2007), en su estudio de la oveja Baluchi no hallaron significativo el efecto ganadería sobre el peso al destete y la ganancia media diaria, pero sí sobre el peso al nacimiento.

Ahondando en lo señalado anteriormente, la mayor heterogeneidad de pesos se observó fue en la etapa inicial (P0) y en final (P3) del desarrollo, situación que puede verse motivada en el caso del peso inicial a las condiciones climáticas y al manejo preparto y postparto.

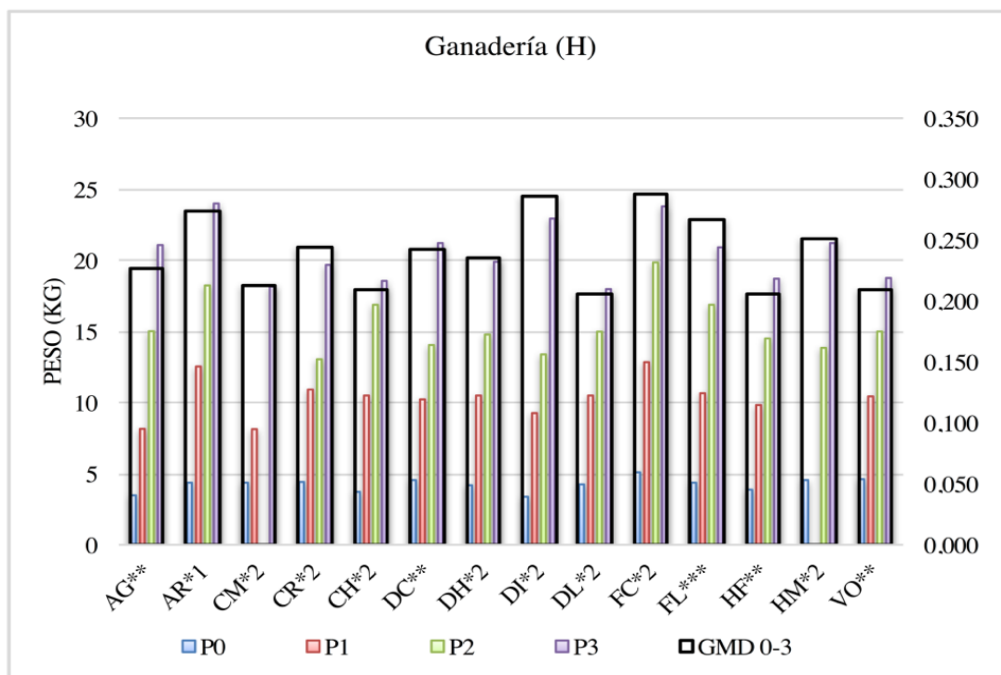
Tabla 6. Representación gráfica de la prueba de homogeneidad de medias “a posteriori” (test de Duncan) para el factor ganadería (H) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD_{0.3}).

Etapas	Ganadería																				
	FC	VO	DC	HM	CR	AR	FL	CM	DL	DH	HF	CH	AG	DI							
P0	A																				
		B	BC	BC	BCD			BCD	BCD	CD	D		D	E	FE	FG	G				
P1	FC AR CR FL DL DH CH VO DC HF DI CM AG																				
	A																				
P1		AB	BC	C						C	CD		CD	D		D					
	FC AR FL CH AG VO DL DH HF DC HM DI CR																				
P2	A																				
		B			B	B	C				C	C	C	CD				CD	CD	CD	D
P3	AR FC DI DC HM AG FL DH CR HF VO CH CM DL																				
	A																				
P3		AB		BC		BC	BCD		BCDE		CDEF		CDEF	DEF		EF	F			F	F

La ganadería que destacó por su mayor peso medio desde el nacimiento hasta la etapa P2, fue la “FC” de grupo genético Me con pesos de 5.10 kg, 12.85 kg y 19.86 kg, en tanto que en la fase final del desarrollo (P3), presentó crecimientos medios de 23.80 kg y una GMD_{0.3} de 287 g (**Figura 4**).

Como muestra en la **Figura 4**, la ganadería FC tuvo valores similares a otras ganaderías de grupo genético: merino (DI: 22.94 kg y 286 kg) y cruzado (AR: 24.00 kg y 273 kg). En cuanto al número de observaciones alcanzó el primer lugar “VO” con controles de Me y C, apreciándose como los corderos nacen con pesos superiores a las demás ganaderías de este estudio, pero a medida que los corderos se van desarrollando, su crecimiento se ralentiza, presentando una GMD_{0.3} de 209±60 g, siendo de los valores más bajos de esta etapa. En segunda posición en cuanto a número de observaciones se encuentra “FL” con corderos de tres tipos genéticos (Me, Flei, C), presentando valores de pesos más estables sin tantas fluctuaciones en el ranking de posiciones de las ganaderías en las distintas etapas de crecimiento (**Tabla 2**).

Figura 4. Representación del factor ganadería (H) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD₀₋₃).



P0, corderos entre 0 a 15 días; P1, corderos entre 16 a 35 días; P2, corderos entre 36 a 60; P3, corderos entre 61 a 100 días; GMD0-3, Ganancia media diaria desde P0 a P3. Controles según el grupo genético: *1 Cruzado; *2 Merino; **Merino puro y Cruzado; ***Merino y Fleischschaf en pureza, y Cruzado.

Como se indica en la **Tabla 1** y **Figura 4**, cuatro ganaderías realizaron controles de grupo genético cruzado obtenidos mediante monta natural en la AR, inseminación artificial en la AG, y FL y DC en monta natural e inseminación artificial, respectivamente. Se observó que en los corderos cruzados durante las primeras etapas de desarrollo (P0, P1 y P2) no era tan patente el potencial de hibridaje sobre los pesos controlados, a diferencia de lo observado en la etapa P3 (**Figura 4**), donde las ganaderías AR, AG, FL y DC ocuparon las siete primeras posiciones del ranking de pesos para esta última etapa de desarrollo. Esta situación coincide con la descrita por Albaronedo (1986), manifestándose el máximo potencial del cruzamiento industrial a partir del destete en la fase final del desarrollo.

A medida que los corderos se avanzaban en su desarrollando las diferencias entre los pesos medios máximos y mínimos se iban acentuando entre las ganaderías. A este respecto las diferencias en kilogramos fue 1.71 en P0 (entre FC-DI), 4.73 P1 (FC-AG), 6.84 P2 (FC-CR) y 6.02 P3 (AR-DL).

- *Forma de Cubrición (M)*

La utilización de la inseminación artificial (IA) es una herramienta esencial para la difusión de la genética de sementales con alto valor genético y el establecimiento de las conexiones entre las ganaderías (Gourley and Riese, 1990; Salaris et al., 2008). Actualmente los porcentajes de fertilidad de esta técnica en el ovino de carne no son tan exitosos como en otras especies. El factor ganadería (H) incide de forma directa sobre la fertilidad en la IA, situación también indicada por autores como Salvador *et al.* (2005) y Tejedor *et al.* (2016). Por consiguiente, sería ventajoso conseguir una mejora en el

porcentaje de fertilidad en IA actuando sobre los factores no genéticos que influyen sobre esta técnica reproductiva en ovino (Salaris et al., 2008).

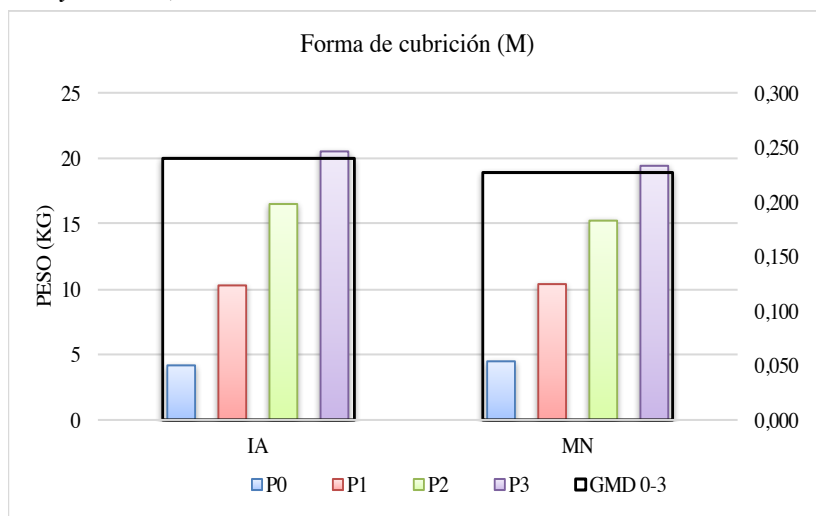
La influencia de la forma de cubrición (M) fue significativa desde las etapas iniciales hasta los 60 días de vida, es decir en las etapas P0, P1 y P2, pero no tuvo influencias significativas en P3 ni en la GMD_{0.3}. Por otro lado, la doble interacción con el grupo genético (M*B) fue sólo significativa para las primeras etapas P0 y P1, hasta los 35 días de vida que corresponde con la fase de lactación de los corderos. Siendo no significativa esta interacción cuando los corderos se inician en el consumo de pienso compuesto a partir de la etapa P2 y P3, así como para la GMD_{0.3}. Los resultados obtenidos en el test de Duncan de comparación de medias *a posteriori* en función de la forma de cubrición para las diferentes etapas de crecimiento (**Tabla 7**), pusieron de relieve que la etapa P0 no se generaron grupos de homogeneidad entre las dos formas de cubrición consideradas, IA y MN, mostrando una ligera superioridad los pesos medios registrados procedentes de partos de MN. Para la etapa P1, se agruparon ambas técnicas en el mismo grupo de homogeneidad, no encontrándose diferencias significativas en los pesos medidos. Para las etapas P2 y P3, tampoco se generaron grupos de homogeneidad, encontrándose en ambas etapas una superioridad más marcada en los pesos medios de los corderos nacidos de IA.

Tabla 7. Representación gráfica de la prueba de homogeneidad de medias “*a posteriori*” (test de Duncan) para el factor forma de cubrición (M) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD_{0.3}).

Etapas	Forma de Cubrición	
	MN	IA
P0	A	B
P1	A	A
P2	A	B
P3	A	B

Pocos estudios han incorporado el efecto tipo de cubrición de forma que se comparen estas dos técnicas reproductivas, la IA y la MN. En la **Figura 5**, se observa como los corderos nacidos de inseminación presentaron menor peso al nacimiento en comparación con los nacidos de monta natural (4.17 ± 1.08 kg vs 4.48 ± 1.01 kg), pero mayor peso en la etapa P2 (16.50 ± 4.87 kg vs 15.23 ± 4.05 kg), respectivamente. Presentado un valor significativo $P < 0.001$ el peso en P2.

Figura 5. Representación del factor forma de cubrición (M) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD_{0.3}).



P0, corderos entre 0 a 15 días; P1, corderos entre 16 a 35 días; P2, corderos entre 36 a 60; P3, corderos entre 61 a 100 días; GMD0-3, Ganancia media diaria desde P0 a P3; IA, Inseminación artificial; MN, Monta natural.

De igual manera, se observa en la **Tabla 2**, como los corderos nacidos de IA presentaron ganancias medias diarias superiores a los corderos procedentes de MN, con valores de 239 ± 70 kg y 226 ± 70 kg, respectivamente; a pesar de tener los corderos nacidos de IA pesos menores en las primeras etapas de crecimiento (P0 y P1). El peso al nacimiento de los corderos de IA estuvo influenciado por el tratamiento hormonal necesario para la sincronización del ciclo estral de las hembras inseminadas, hecho que motivó el incremento del porcentaje de partos dobles y triples, suponiendo esta situación un descenso del peso en el nacimiento de los corderos nacidos de partos múltiples.

En función de estos resultados se recomienda que en las futuras actuaciones de IA en ovejas merinas se reduzca la dosis de tratamiento hormonal con Gonadotropina Coriónica Equina (Pimentel and König., 2012) con el objetivo de minimizar la tasa de partos múltiples y mejorar de este modo la efectividad del crecimiento de los corderos nacidos de IA.

Estos resultados dejan entrever el amplio margen para la mejora genética de nuestras ganaderías, y como sugiere Salaris *et al.* (2008) podría conseguirse mediante la estrategia de aplicar la combinación de la técnica de inseminación artificial con monta natural controlada.

- *Grupo genético del Cordero (B)*

Un factor importante en la producción de carne es el fondo genético del cordero (puro o cruzado) heredada de sus progenitores e influenciada por las condiciones ambientales, condicionando por tanto su crecimiento desde la fase fetal (Gootwine *et al.*, 2007). Como también mencionan Baneh and Hafezian (2009), los factores ambientales tienen un papel importante en la expresión del potencial de los corderos.

El grupo genético del cordero tuvo efecto altamente significativo para las variables de pesos (**Tabla 3**), excepto para la variable de crecimiento diario (GMD_{0.3}), para la cual no fue significativo. De manera semejante Peeters *et al.* (1996) encontraron que a medida

que los corderos híbridos aumentaban en edad disminuía significativamente la influencia del grupo genético sobre el peso.

Diversos estudios realizados en ovino (Eltawil et al., 1970; Cambella et al., 1990; Quesada et al., 2002; Momoh et al., 2013) encontraron diferencias significativas en los pesos motivadas por la pertenencia a un grupo racial, ya sea cuando el factor padre es estudiado para un único grupo genético (Hinojosa-Cuéllar et al., 2012; Sánchez-Dávila et al., 2015) o cuando el mismo es comparado entre varios grupos genéticos (Bianchi et al., 1999; Hinojosa-Cuéllar et al., 2009; Schiller et al., 2015; Forero et al., 2017).

En cambio otros autores (Rodríguez et al., 1999; Unal et al., 2006), no hallaron efectos significativos del grupo genético sobre el peso. Del mismo modo Bianchi *et al.* (1999) tampoco observaron mejoras en las ganancias medias diarias durante la fase de lactación, como causa de los cruzamientos terminales sobre ovejas Corriedale. Así mismo Dimsoski *et al.* (1999), solo observaron el efecto significativo del efecto línea paterna sobre la ganancia media diaria previas al destete.

Como se observa en la **Tabla 2**, en general los corderos Fleischschaf crecieron más que los otros dos grupos de Merino y cruzados. A través de los análisis de comparación de medias *a posteriori* mediante la prueba de Duncan para las distintas etapas de crecimiento en función del grupo genético del cordero (**Tabla 8**). Se observó que en la etapa P0 no se generó ningún grupo de homogeneidad; destacando los corderos Fleischschaf con medias de 4.57 kg, sobre los merinos y cruzados. En cambio, para la etapa P1, correspondiente al período de edad comprendida entre los 16 y 35 días de vida, se generó un grupo de homogeneidad entre las razas Merino y Fleischschaf, con ligera preponderancia del grupo merino situándose en último término los corderos cruzados.

Tabla 8. Representación gráfica de la prueba de homogeneidad de medias “*a posteriori*” (test de Duncan) para el factor grupo genético del cordero (B) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD_{0.3}).

Etapas	Grupo genético		
	Flei	Me	C
P0	A	B	C
	Me	Flei	C
P1	A	A	B
	Flei	C	Me
P2	A	B	C
	Flei	Me	C
P3	A	B	C

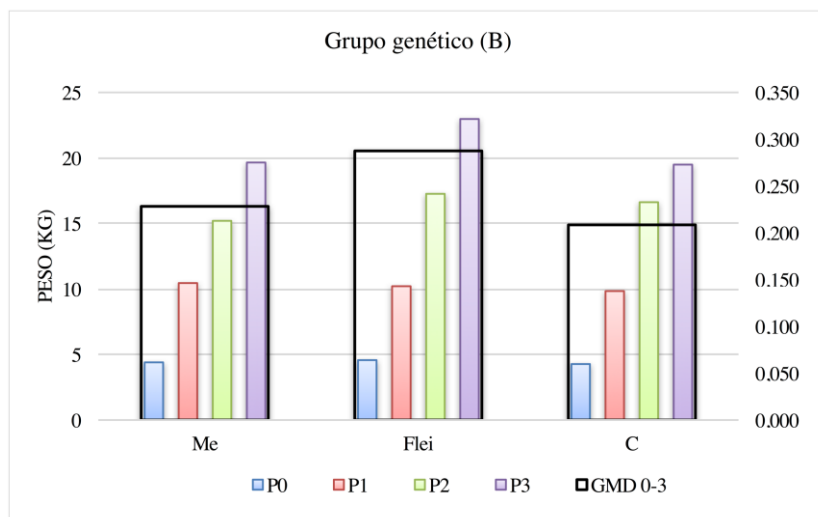
En este sentido Sierra (1998) señaló que el cruzamiento industrial de razas autóctonas con razas precoces aumenta significativamente el peso al nacimiento, y de Daza Andrada (2002) reseña además un efecto positivo en el crecimiento durante la fase de lactancia de corderos cruzados.

Resultados similares fueron obtenidos por Schiller *et al.* (2015) en corderos Landschaf puros y sus cruces, observaron mayores pesos al nacimiento y diferencias significativas en las ganancias medias diarias y en las edades de acabado en los corderos cruzados.

No obstante, la mayoría de los trabajos sobre el cruzamiento industrial indican un mayor crecimiento de corderos cruzados en las fases finales del crecimiento, tanto en la etapa de cebo como en la fase previa al sacrificio (Albardonedo, 1986; Alcalde Aldea and Sierra alfranca, 1993; Sierra, 1998). Concretamente Albardonedo (1986) contabiliza este aumento de peso en corderos de cruce de Merino x Ile de France frente a corderos merinos de un 9 %, al igual que Forero *et al.* (2017) que también reflejó este incremento aunque con menor porcentaje (3%).

Esta situación es contraria a la observada en nuestro estudio. En nuestro caso los corderos del grupo genético cruzado presentaron un 3% menos de peso al nacimiento que los corderos puros merinos. Este hecho puede deberse a que el 95 % de los corderos cruzados nacieron a partir de la técnica de inseminación artificial y que dio lugar a una mayor incidencia de parto dobles e incluso triples traduciéndose en uno menores pesos medios durante las primeras etapas de crecimiento (P0 y P1), presentando los corderos cruzados los menores crecimientos hasta la etapa P2. A partir de los 60 días los corderos cruzados superaron en un 9 % los pesos medios de los merinos (**Figura 6**).

Figura 6. Representación del factor grupo genético del cordero (B) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD₀₋₃).



P0, corderos entre 0 a 15 días; P1, corderos entre 16 a 35 días; P2, corderos entre 36 a 60; P3, corderos entre 61 a 100 días; GMD0-3, Ganancia media diaria desde P0 a P3, Me, Merino; Flei, Fleischschaf; C, Cruzado.

Por el contrario otros autores como Quesada *et al.* (2002) y Forero *et al.* (2017) encontraron crecimientos similares hasta los 30 días entre corderos puros merinos y cruzados, igualándose entre ambos grupos las ganancias medias diarias como causa del vigor híbrido y de la buena aptitud maternal de la raza Merina.

En la etapa P2 no se produjo la formación de grupos de homogeneidad, destacando la raza Fleischschaf con pesos medios de 17.25 kg, seguidas por el este orden del grupo cruzado y, en última instancia, del grupo merino.

En la etapa final del desarrollo P3 (**Tabla 8**), se aprecia la formación de un grupo de homogeneidad entre el grupo Merino y cruzado con pesos medios muy similares de 19.65 y 19.48 kg, respectivamente. Básicamente el cruzamiento industrial en nuestro estudio comenzó a evidenciarse en las fases de cebo en finca (P2 y P3). Similares resultados fueron observados por (Albardonedo, 1986; Sierra, 1998).

De igual modo Hinojosa-Cuéllar *et al.* (2009) en un estudio comparativo de tipos de corderos Pelibuey, Pelibuey*Dorper/Katahdin y Dorper, obtuvieron una superioridad en crecimiento de los corderos cruzados (Pelibuey*Dorper y Pelibuey*Katahdin) desde el nacimiento en comparación a los corderos puros Pelibuey, no siendo así frente a los corderos Dorper puros; prevaleciendo en esta raza su marcada aptitud cárnica. En nuestro estudio en cambio se aprecia la superioridad del grupo genético más cárnico Fleischschaf sobre los corderos merinos y cruzados, principalmente en las etapas finales de pesos (P2, P3) y en la GMD_{0.3}.

Por otro lado Rathie and Teasdale (1994) trabajando con ovejas de ascendencia 50% merina (Wiltshire Horn-Merino y Frontera Leicester-Merino) apareadas con Dorset Horn o Wiltshire Horn-Merino, obtuvieron crecimientos similares con independencia del efecto de la raza del padre en los corderos. En cambio, si apreciaron mejoras en la conformación de la canal a favor de los corderos cruzados. Hecho que no fue estudiado en nuestro trabajo.

En definitiva, en nuestro estudio, los corderos cruzados no mostraron la superioridad esperadas en todas las etapas de pesos como grupo genético mestizo con respecto a los merinos, pero si se observaron mejoras empíricas de alcanzar antes el peso de 21 kg con respecto a hermanos merinos de la misma paridera en los controles intra-ganadería.

No obstante, los resultados mencionados indican que, bajo las condiciones de este estudio, el grupo genético del cordero es menos importante que otros efectos como puede ser el factor ganadería. Finalmente cabe indicar que el análisis del efecto del grupo genético sobre los pesos y crecimientos de los corderos, se observan pronunciadas diferencias en la bibliografía en lo que a rendimientos se refiere, por lo que resulta difícil establecer comparativas, al verse influenciado este factor por las condiciones en las que se realice el estudio; es decir por efectos como el sistema de producción, número de observaciones, manejos, épocas y años de parto. Situaciones que condicionan la expresión del potencial genético de los corderos, ya sea asociados a una raza o al cruzamiento.

- *Sexo del cordero (S)*

En cuanto a la influencia del sexo sobre el peso de los corderos se detectó una influencia muy significativa sobre todas las etapas de desarrollo, como se muestra en la **Tabla 3**. El dimorfismo sexual fue patente, potenciándose esa diferencia de peso entre sexos a medida que los corderos aumentan en edad, siendo en la última etapa de desarrollo (P3) cuando las diferencias de peso entre machos y hembras fueron más marcadas, con pesos medios de 20.92 kg en machos y 18.92 kg hembras.

Son pocos los trabajos en los que el del sexo (S) no fue significativo sobre el peso, por ejemplo en los estudios realizado en corderos Blackbelly (Rastogi, 2001), en corderos cruzados (Benyi et al., 2006) o en corderos Pelibuey (Hinojosa-Cuéllar et al., 2012), Incluso algunos autores indican que para algunas razas y bajo diferentes sistemas de producción no se aprecian diferencias entre sexos en el peso al nacimiento de los corderos (Quintero et al., 2012), incluso presentando crecimientos similares para ambos sexos en las etapas de destete y postdestete (Gbangboche et al., 2006b; Quintero et al., 2012).

Sin embargo, el mayor número de referencias consultadas en diferentes razas (Rajab et al., 1992; Peeters et al., 1996; Rodríguez et al., 1999; Mandal et al., 2003; Assan and Makuza, 2005; Thiruvankadan et al., 2008; Hinojosa-Cuéllar et al., 2009; Ramirez-Tello et al., 2013; Lupi et al., 2015; Ciaran, 2016; Forero et al., 2017) indican un efecto significativo del sexo y reportan mayor peso de los machos sobre las hembras, tal y como sucedió en este estudio.

En este mismo sentido Assan and Makuza (2005), en su estudio comparativo de crecimiento de tres razas ovinas como la Sabi, Mutton Merino y Dorper, obtuvieron un efecto significativo del sexo y la superioridad del peso de los machos sobre las hembras en las tres razas en todas las etapas, por tanto indican que las variaciones se deben a la fisonomía entre sexos y no debido al tipo genético.

Al contrario de los observado en corderos merinos y cruzados (Forero et al., 2017), donde la interacción doble S*B con el grupo genético fue significativo.

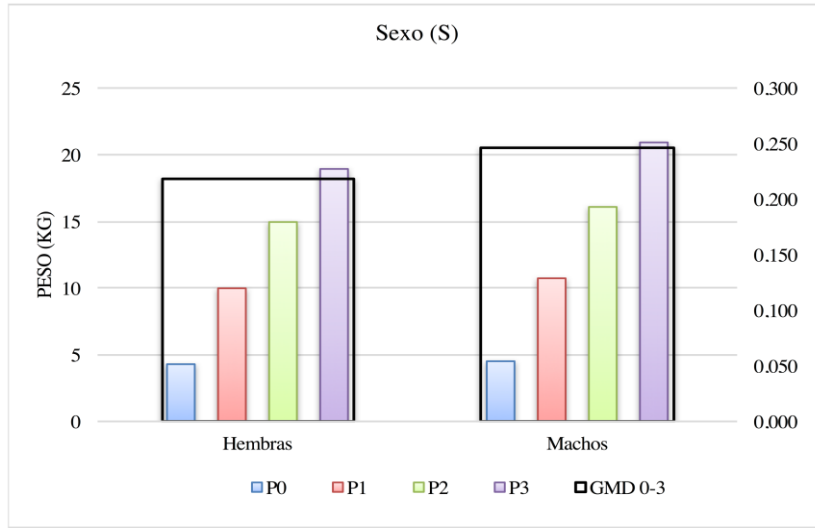
De igual forma, ciertos autores indican que el mayor crecimiento de los machos es causado por el efecto anabólico de las hormonas, manifestándose las diferencias entre sexos en las fases postnatales (Macedo et al., 2010), en cambio Quintero *et al.* (2012) proponen que se expresa a partir de los 70 días de vida.

Por su parte Hafez and Hafez (2013), afirman que el dimorfismo comienza a ser evidente desde la fase prenatal, distinción que se aprecia en nuestros resultados desde el peso al nacimiento entre machos y hembras (**Tabla 2**). Los machos fueron superiores a las hembras en un 2.20%, 7.50%, 11.30% y 19.90% por este orden en las etapas de peso (P0, P1, P2, P3) y 30 g respecto a la ganancia media diaria. Como se observa gráficamente (**Figura 7**) el dimorfismo sexual fue evidente en todas las etapas.

La diferencia de pesos entre sexos se pronuncia a medida que avanza la edad, este hecho también lo observaron Bela and Haile (2009). Estas diferencias en crecimientos presentes desde el nacimiento, vienen condicionado por la fase fetal, sobre todo por el último tercio de gestación (Gootwine et al., 2007; Momoh et al., 2013).

En el mismo sentido Rhind *et al.* (1980), explican que la superioridad de peso al nacimiento de los machos sobre las hembras, se debe al tamaño y no al número de cotiledones, provocando una mayor transferencia de nutrientes hacia el feto, y por tanto un mayor crecimiento de los machos sobre las hembras en el parto.

Figura 7. Representación del factor sexo del cordero (S) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD₀₋₃).



P0, corderos entre 0 a 15 días; P1, corderos entre 16 a 35 días; P2, corderos entre 36 a 60; P3, corderos entre 61 a 100 días; GMD0-3, Ganancia media diaria desde P0 a P3.

Un mayor peso de nacimiento en corderos, es una mayor garantía de supervivencia, sobre todo para los corderos machos los que tienen un mayor riesgo de mortalidad que las hembras (Rhind et al., 1980; Sawalha et al., 2007), suceso que no se observó en nuestro estudio, apreciándose porcentajes de bajas similares entre ambos sexos.

En el análisis de comparación de medias *a posteriori*, por medio del test de Duncan, para el efecto del factor sexo del cordero no se observó la formación de ningún grupo de homogeneidad entre sexos para las diferentes etapas de desarrollo (**Tabla 9**).

Tabla 9. Representación gráfica de la prueba de homogeneidad de medias “*a posteriori*” (test de Duncan) para el factor sexo del cordero (S) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD₀₋₃).

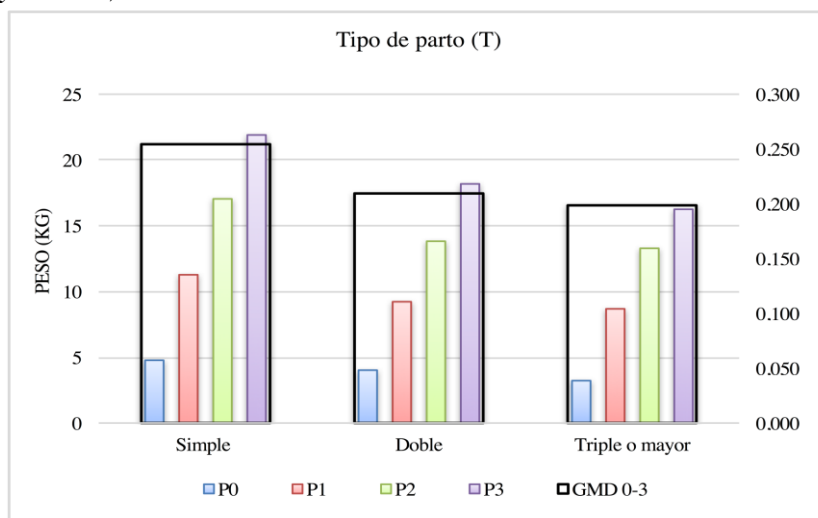
Etapas	Sexo	
	M	H
P0	A	B
	M	H
P1	A	B
	M	H
P2	A	B
	M	H
P3	A	B

- *Tipo de parto (T)*

Al igual que el sexo, el tipo de parto (T) tuvo un efecto altamente significativo sobre las distintas etapas de crecimiento, tal y como se pone de relieve en la **Tabla 3**.

Los corderos procedentes de parto simple pesaron 4.77 ± 1.08 kg al nacimiento, siendo mayores los pesos medios de los corderos nacidos de partos simples en todas las etapas (P0, P1, P2, P3) e incluso en la GMD_{0-3} , con una ganancia media desde el nacimiento hasta el destete de 245 ± 70 g (**Figura 8**). En comparación, los corderos de nacidos de parto doble, triple o superior presentaron menores pesos y crecimientos en todas las etapas. Esta diferencia de pesos según el tipo de parto en nuestros resultados estaría en concordancia con lo manifestado por Sawalha *et al.* (2007), que sugieren que cuando aumenta el número de corderos nacidos por parto disminuye el peso de nacimiento.

Figura 8. Representación del factor tipo de parto (T) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD_{0-3}).



P0, corderos entre 0 a 15 días; P1, corderos entre 16 a 35 días; P2, corderos entre 36 a 60; P3, corderos entre 61 a 100 días; GMD_{0-3} , Ganancia media diaria desde P0 a P3.

Por consiguiente, los corderos de parto doble tuvieron mayores pesos que los corderos nacidos de partos triples en las etapas (P0, P1 y P3), pero no en la etapa P2, donde se observaron valores similares de crecimiento. En el análisis de medias a posteriori no se apreció la formación, de un grupo de homogeneidad en la etapa P2 entre los corderos nacidos dobles y triples. (**Tabla 10**).

Los corderos nacidos de parto simple pesaron más que los de parto múltiple (doble, triple o superior). Estos resultados son similares a los hallazgos observados por otros autores (Quesada *et al.*, 2002; Macedo *et al.*, 2010; Hinojosa-Cuéllar *et al.*, 2012; Lupi *et al.*, 2015; Ciaran, 2016; Forero *et al.*, 2017). Este mismo hecho fue corroborado por Assan and Makuza (2005), que señalan un mayor crecimiento de los corderos nacidos de partos simples frente a los dobles, sin embargo obtuvieron que el efecto del tipo de parto no fue significativo sobre el peso en las razas Dorper y Mutton Merino, mientras que si fue significativo en ovejas de raza Sabi, situación que podría estar motivada bajo porcentaje de partos dobles que presentó su estudio.

Tabla 10. Representación gráfica de la prueba de homogeneidad de medias “a posteriori” (test de Duncan) para el factor tipo de parto (T) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD_{0.3}).

Etapas	Tipo de Parto		
	Simple	Doble	Tiple o Cuádruple
P0	A	B	C
	A	B	C
P1	A	B	C
	A	B	C
P2	A	B	B
	A	B	B
P3	A	B	C
	A	B	C

No obstante, existen variaciones particularidades para cada raza y sistema de producción: Citas en otros estudios en los cuales el tamaño de la camada no tiene efecto significativo sobre el peso al desdete (Quesada et al., 2002; Forero et al., 2017) o incluso después del destete, los corderos nacidos de parto doble alcanzaron ganancias medias diarias superiores a los corderos de parto sencillo por efecto de crecimiento compensatorio (Garduño et al., 2002; Gbangboche et al., 2006a).

Los corderos de parto simple mostraron un mayor peso en el nacimiento, hecho que algunos autores lo relacionan con una menor competencia por los nutrientes y el espacio uterino (Gootwine et al., 2007; Momoh et al., 2013; Ramirez-Tello et al., 2013) y por tanto una mejor oportunidad de supervivencia con respecto a los partos gemelares y trillizos (Sawalha et al., 2007; Bela and Haile, 2009). Por el contrario, en la **Tabla 2** observamos menores porcentaje de mortalidad en los corderos de partos múltiples respecto a los simples, al ser menor el descenso de número de observaciones de los corderos mellizos y trillizos, hecho que podría deberse al mejor cuidado de manejo que se les proporciona a las madres y corderos mellizos desde el nacimiento en las ganaderías.

Se ha indicado que la diferencia de crecimiento entre corderos simples y dobles durante la fase de lactancia se atribuye a que corderos de partos simple no tendrán competencia en la ingesta de leche (Ramirez-Tello et al., 2013), hecho que si sucede en los partos dobles, aunque las ovejas de partos dobles producen entre 40-50% más leche que las de parto simple (Daza Andrada, 2002), sin embargo la lactación de un cordero gemelo será significativamente más baja que uno simple (Forero et al., 2017).

Coincidiendo con (Lupi et al., 2015), no se observó crecimiento compensatorio en nuestros resultados, prevaleciendo siempre los corderos simples.

En términos generales, la gestación simple con respecto a la gemelar supone una ventaja para la cría, hecho manifestado por varios autores (Eltawil et al., 1970; Dimsoski

et al., 1999; Garduño et al., 2002; Gootwine et al., 2007; Momoh et al., 2013) pero sobre todo cuando hay restricciones nutricionales en las madres (Gootwine et al., 2007), impidiendo que los fetos expresen su potencial genético. Por lo tanto, debe prestarse especial atención nutricional a las ovejas que paren corderos doble o triple.

La doble interacción entre el tipo de nacimiento y la ganadería (B*T) fue significativo hasta los 60 días de vida (**Tabla 3**), presentando el mayor grado de significación en la etapa P0. En contraposición, a medida que el cordero fue creciendo, ambos efectos se fueron disipando; resultando no significativa esta interacción en las etapas finales P3 y GMD₆₃. Por el contrario, Lupi *et al.* (2015) obtuvieron influencias significativas de esta interacción en todas las etapas de crecimiento estudiadas.

2.5 Conclusiones

- De los siete factores no genéticos estudiados, se han identificado los más significativos sobre las distintas etapas de pesos y crecimientos de los corderos, como son: época de nacimiento (E), ganadería (H), sexo (S), grupo genético del cordero (B) y tipo de nacimiento (T), debido al gran volumen de variación explicada. Con respecto a las interacciones dobles, la única que manifestó un alto grado de significación en todas las variables fue H*E.

- Los efectos con mayores coeficientes determinativos (R^2) en el análisis de la varianza de efectos fijos durante todas las etapas de desarrollo fueron H y T, probablemente por tratarse de un conglomerado de efectos interrelacionados con son el manejo, instalaciones, alimentación, etc. Sin embargo, para S y B, los coeficientes R^2 aumentaron a medida que corderos ganaban peso, haciéndose más patente el dimorfismo sexual y el grupo genético de los corderos (vigor híbrido vs en pureza) conforme avanzaban en edad.

- En la población de corderos de la cooperativa se observó una elevada variabilidad fenotípica para todos los efectos estudiados, como demuestran los valores de los elevados coeficientes de variación medios de las diferentes etapas de pesos y crecimientos. La influencia del año de nacimiento fue relativamente escasa al igual que la época de parto. A pesar de ser sistemas de producción semiextensivos, cada vez es más común el empleo de técnicas de gestión y aprovechamiento de los recursos pastables, junto con la suplementación de piensos en épocas de escasez de alimento, que permiten mantener las ganaderías en plenas condiciones de producción, sin verse afectados por las condiciones climáticas. Por otro lado, los sistemas de cría implantados de tres partos en dos años son ventajosos para las demandas del mercado con una producción de cordero constante a lo largo del año, pero no para el crecimiento ralentizado de los corderos nacidos en la época de verano.

- El factor ganadería (H) acaparó la mayor proporción de la varianza explicada con respecto al resto de factores, pero su efecto sobre la variación disminuyó con la edad de los corderos. Posiblemente la principal causa de las diferencias de crecimiento de los corderos entre ganaderías, fuera las condiciones de manejo de preparto y postparto, principalmente en las primeras etapas de vida, sin verse reflejado en el peso *a priori* el grupo genético (B) del cordero. Sin embargo, en la etapa final del desarrollo, si se manifestó el vigor híbrido en las ganaderías con controles de corderos cruzados. La aptitud combinatoria del cruzamiento fue evidente en la fase final de los controles de campo e inicio de la fase de cebadero, donde comienza el interés comercial de la cooperativa.

- El tipo cubrición (M) presentó el menor coeficiente determinativo en todas las etapas, resultando siendo por tanto un efecto poco significativo. Pero a su vez, se puso de manifiesto el amplio margen de mejora que puede lograrse a través de la inseminación artificial con machos mejorantes, evidenciándose el mayor crecimiento a partir de la etapa P2 (de 36 a 60 días) y mejor GMD_{0.3} de los corderos procedentes de IA.

- Los corderos nacidos de partos simples y de sexo macho tuvieron mejor eficiencia productiva con respecto a los corderos nacidos de partos dobles/triples y a las hembras. Ambos factores, T y S tuvieron una gran influencia sobre el crecimiento, incrementándose las diferencias entre niveles de los factores, es decir machos respecto a hembras y simples y dobles/triple o superior, a medida que los corderos aumentaban su edad. El crecimiento compensatorio no neutralizó las diferencias de peso entre los partos simples y los múltiples. Esto nos lleva a cuestionarnos una práctica muy común de los ganaderos de ovino de

seleccionar o adquirir el renevo basado en su tipo de nacimiento, con el fin de incrementar la prolificidad, sin tener en cuenta el menor crecimiento derivado del parto múltiple.

- Estos hechos nos hacen reflexionar sobre posibles mejoras de producción en nuestras ganaderías. En primer lugar, el dimorfismo sexual fue evidente desde el nacimiento, por lo que sería conveniente una vez que los corderos están destetados realizar la separación por sexos, con el objetivo de mejorar el cebo en la ganadería y no esperar a ser realizada esta diferenciación de sexos en los cebaderos. En segundo lugar, la obsesión de los ganaderos de aumentar la prolificidad, puede ser un error bajo algunas condiciones de producción, puesto que los corderos de partos múltiples crecen menos y con ello alcanzan el peso comercial más tarde. Por tanto, esta práctica debe valorarse en función del sistema de manejo y para cada ganadería.

- Los resultados obtenidos demuestran el planteamiento inicial de existir una cabaña ovina muy heterogénea dentro del grupo cooperativo Oviso. No obstante, se observan posibilidades para la mejora genética del programa Interracial de cría, por un lado, mediante IA con machos mejorantes merinos, y por otro lado identificar las mejores líneas genéticas en sementales Fleischschaf en función a la aptitud combinatoria según la línea materna merina, para realizar el mejor hibridaje.

2.6 Bibliografía

- Akhtar, M., K. Javed, M. Abdullah, N. Ahmad, and M. Elzo. 2012. Environmental factors affecting preweaning growth traits of Buchi sheep in Pakistan. *The J. Anim. and Plant Sci* 22: 529-536.
- Albardonedo, D. 1986. Importancia de las razas ovinos precoces en España. *Monografías Ovino. Exclusivas ONE*, Barcelona.: 14-19.
- Alcalde Aldea, M., and I. Sierra alfranca. 1993. Acabado de corderos merinos extremeños en cebadero: pesos, crecimientos, rendimientos y valor del quinto cuarto. *Archivos de Zootecnia* 42: 161-172.
- Analla, M. 1996. Valoración genética y selección de reproductores de ovino segureño: un estudio de simulación, Universidad de Córdoba.
- Arrebola Molina, F. A. 2004. Caracterización genética de la aptitud lanera del merino autóctono español.
- Assan, N., and S. Makuza. 2005. The effect of non-genetic factors on birth weight and weaning weight in three sheep breeds of Zimbabwe. *Asian-Aust. J. Anim. Sci* 18: 151-157.
- Baneh, H., and S. H. Hafezian. 2009. Effects of environmental factors on growth traits in Ghezel sheep. *African Journal of Biotechnology* 8.
- Barajas, F. et al. 2006. Programa de Conservación del Merino Negro: Caracterización de la aptitud productiva y valoración genética para caracteres de crecimiento.
- Bela, B., and A. Haile. 2009. Factors affecting growth performance of sheep under village management conditions in the south western part of Ethiopia. *Livestock research for rural development* 21: 1-8.
- Benyi, K., D. Norris, N. Karbo, and K. Kgomo. 2006. Effects of genetic and environmental factors on pre-weaning and post-weaning growth in West African crossbred sheep. *Tropical Animal health and production* 38: 547-554.
- Bertrand, K. a. B., R. 1996. National cattle evaluation. In *beef improvement federation guidelines for uniform beef improvement programs*. Editor. Curtis Bailey. Seventh Edition.: 160-181.
- Bianchi, G. et al. 1999. Cruzamientos terminales sobre ovejas Corriedale en el Uruguay: Velocidad de crecimiento, grado de terminación y dimensiones del M. Longissimus dorsi en corderos livianos y pesados. *ITEA* 95.
- Cabrero, M. 1991. Efecto de la edad y el sexo sobre algunos componentes de la canal en corderos de Raza Gallega. *ITEA*, Zaragoza.
- Cambella, J., N. Martinaz, and J. Gonzalez. 1990. Study of some factors affecting birth and weaning weights of lambs. In: *Animal Breeding Abstract*
- Ciaran, M. 2016. Evaluation of the growing performance of rare breed sheep.
- Daza Andrada, A. 1997. Reproducción y sistemas de explotación del ganado ovino.
- Daza Andrada, A. 2002. Mejora de la productividad y planificación de explotaciones ovinas. *Agrícola Española*.
- De Brun, V. 2014. Efecto de la subnutrición materna sobre la gestación temprana en ovinos: énfasis endócrino-metabólico, Tesis de Maestría, Facultad de Veterinaria, Udelar.
- Dimoski, P., J. Tosh, J. Clay, and K. Irvin. 1999. Influence of management system on litter size, lamb growth, and carcass characteristics in sheep. *Journal of animal science* 77: 1037-1043.
- Dixit, S., J. Dhillon, and G. Singh. 2001. Genetic and non-genetic parameter estimates for growth traits of Bharat Merino lambs. *Small Ruminant Research* 42: 101-104.

- Dyrmundsson, O. 1973. Puberty and early reproductive performance in sheep rams lambs. *Animal Breeding Abstracts (RU)* v. 41 (9) p. 419-430.
- Eltawil, E., L. Hazel, G. Sidwell, and C. Terrill. 1970. Evaluation of environmental factors affecting birth, weaning and yearling traits in Navajo sheep. *Journal of animal science* 31: 823-827.
- Esteban Muñoz, C. 2003. Razas ganaderas españolas ovinas. Madrid: MAPA. FEAGAS.
- Falagan, A., and J. García de Siles. 1986. Influencia de la raza paterna en la producción de corderos procedentes de cruzamientos industriales con “rasa Aragonesa”. I. Características de crecimiento. *Investigación Agraria, Producción y Sanidad Animales* 1: 11-23.
- Forero, F., M. Venegas, M. Alcalde, and A. Daza. 2017. Peso al nacimiento y al destete y crecimiento de corderos Merinos y cruzados con Merino Precoz y Ile de France: Análisis de algunos factores de variación. *Archivos de zootecnia* 66: 89-97.
- Garduño, R. G., G. T. Hernández, and M. C. Álvarez. 2002. Crecimiento de corderos Blackbelly entre el nacimiento y el peso final en el trópico húmedo de México Growth of Blackbelly lambs between birth and final weight in the humid tropics of Mexico. *Vet. Méx* 33: 443.
- Gaskins, C., G. Snowden, M. Westman, and M. Evans. 2005. Influence of body weight, age, and weight gain on fertility and prolificacy in four breeds of ewe lambs. *Journal of animal science* 83: 1680-1689.
- Gbangboche, A. et al. 2006a. Non-genetic factors affecting the reproduction performance, lamb growth and productivity indices of Djallonke sheep. *Small Ruminant Research* 64: 133-142.
- Gbangboche, A. et al. 2006b. Examination of non-genetic factors affecting the growth performance of djallonke sheep in soudanian zone at the Okpara breeding farm of Benin. *Tropical Animal Health and Production* 38: 55-64.
- Gibbons, A., and M. Cueto. 1995. Manual de inseminación artificial en la especie ovina. INTA Bariloche: 6-9.
- Gootwine, E., T. Spencer, and F. Bazer. 2007. Litter-size-dependent intrauterine growth restriction in sheep.
- Gourley, D., and R. Riese. 1990. Laparoscopic artificial insemination in sheep. *Veterinary Clinics of North America: Food Animal practice* 6: 615-633.
- Hafez, E. S. E., and B. Hafez. 2013. Reproduction in farm animals. John Wiley & Sons.
- Hassen, Y., J. Sölkner, S. Gizaw, and R. Baumung. 2002. Performance of crossbred and indigenous sheep under village conditions in the cool highlands of central-northern Ethiopia: growth, birth and body weights. *Small ruminant research* 43: 195-202.
- Hinojosa-Cuéllar, J. et al. 2012. Factores que afectan el crecimiento predestete de corderos Pelibuey en el trópico húmedo de México. *Universidad y ciencia* 28: 163-171.
- Hinojosa-Cuéllar, J. A., F. d. M. Regalado-Arazola, and J. Oliva-Hernández. 2009. Crecimiento prenatal y predestete en corderos Pelibuey, Dorper, Katahdin y sus cruces en el Sureste de México. *Revista Científica* 19: 522-532.
- Juárez Dávila, M. M., and A. L. Horcada Ibáñez. 2010. La producción de carne ovina en Andalucía. *La Producción de carne en Andalucía*.
- Kittelsen, E. 2008. Geographical and management related factors affecting lambs of outwintered sheep along the west coast of Norway. A baseline study in the research project feral sheep in coastal heats-developing a sustainable local industry in vulnerable cultural landscapes, The University of Bergen.

- Lambe, N., E. Navajas, G. Simm, and L. Bünger. 2006. A genetic investigation of various growth models to describe growth of lambs of two contrasting breeds. *Journal of animal science* 84: 2642-2654.
- León Jurado, J., J. Quiroz, J. Puntas, G. García, and J. Delgado-Bermejo. 2006. Análisis de la situación actual en el control de rendimientos en la raza ovina Segureña.
- Liu, W., Y. Zhang, and Z. Zhou. 2005. Adjustment for non-genetic effects on body weight and size in Angora goats. *Small Ruminant Research* 59: 25-31.
- Loaiza-Echeverri, A. et al. 2013. Use of nonlinear models for describing scrotal circumference growth in Guzerat bulls raised under grazing conditions. *Theriogenology* 79: 751-759.
- Lopez Carrion, T., M. Martin Bellido, M. Espejo Diaz, M. Mora Seco de Herrera, and J. Gonzalez Crespo. 1982. estudio de los sistemas de produccion animal en el Suroeste espanol. Planteamiento general y diagrama del agrosistema productivo. In: *Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias. Serie. Ganadera*
- Lupi, T. M., S. Nogales, J. M. León, C. Barba, and J. V. Delgado. 2015. Analysis of the non-genetic factors affecting the growth of Segureño sheep. *Italian Journal of Animal Science* 14: 3683.
- Macedo, R., V. Arredondo, J. Rodríguez, J. Ramírez, and B. López. 2010. EFECTO DEL SISTEMA DE PRODUCCION, DE LA EPOCA DE NACIMIENTO Y DEL SEXO SOBRE LA MORTALIDAD NEONATAL DE CORDEROS PELIBUEY [EFFECT OF PRODUCTION SYSTEM, SEASON OF LAMBING AND SEX ON NEONATAL MORTALITY OF PELIBUEY LAMBS]. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 12: 77-84.
- Mandal, A., K. Pant, D. Nandy, P. Rout, and R. Roy. 2003. Genetic analysis of growth traits in Muzaffarnagari sheep. *Tropical animal health and production* 35: 271-284.
- Maria, G., K. Boldman, and L. D. Van Vleck. 1993. Estimates of variances due to direct and maternal effects for growth traits of Romanov sheep. *Journal of animal science* 71: 845-849.
- McManus, C. et al. 2003. Curvas de Crescimento de Ovinos Bergamácia Criados no Distrito Federal. *R. Bras. Zootec* 32: 1207-1212.
- Minvielle, F. 1990. Principes d'amélioration génétique des animaux domestiques. *Quae*.
- Molina, A., L. Gallego, J. Perez, and R. Bernaéu. 1991. Crescimento de corderos de raza Manchega según la condición corporal da las ovejas, la época del parto, el tipo de parto y el sexo. *Avances en Alimentación y Mejora Animal* 31: 198.
- Momoh, O., E. Rotimi, and N. Dim. 2013. Breed effect and non-genetic factors affecting growth performance of sheep in a semi-arid region of Nigeria. *Journal of Applied Biosciences* 67: 5302-5307.
- Morris, C., S. Hickey, and J. Clarke. 2000. Genetic and environmental factors affecting lamb survival at birth and through to weaning. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 43: 515-524.
- Mukandan, G., and T. Rajagopalan. 1971. An evaluation of dam on the frequency of multiple births in Malabari goats. *Kerala. J. of Vet. Sci* 2: 95-98.
- Olea, L., M. P. Verdasco, and J. Paredes. 2011. Características y producción de los pastos de las dehesas del SO de la Península Ibérica. *Pastos* 2021: 131-156.
- Peeters, R., G. Kox, and J. Van Isterdael. 1996. Environmental and maternal effects on early postnatal growth of lambs of different genotypes. *Small Ruminant Research* 19: 45-53.
- Pimentel, E., and S. König. 2012. Genomic selection for the improvement of meat quality in beef. *Journal of animal science* 90: 3418-3426.

- Puntas, J. et al. 2003. El control de rendimientos del ganado ovino de raza segureña. *Ovis*: 9-38.
- Quesada, M., C. McManus, and F. A. D. Couto. 2002. Estimation of genetic and phenotypic parameters for Brazilian hair sheep in Central Brazil. *Revista Brasileira de Zootecnia* 31: 342-349.
- Quintero, R. F. B., P. A. V. Madrazo, and M. Heredia. 2012. Evaluación de razas terminales en esquemas de cruce comercial con ovejas de pelo F1. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias* 40.
- Rajab, M., T. Cartwright, P. Dahm, and E. Figueiredo. 1992. Performance of three tropical hair sheep breeds. *Journal of animal science* 70: 3351-3359.
- Ramirez-Tello, J. A., G. Torres-Hernández, L. de la Cruz-Colín, M. A. Ochoa-Cordero, and J. Suárez-Espinosa. 2013. Evaluación de factores ambientales que influyen en características de crecimiento del nacimiento al destete de corderos Hampshire. *Revista mexicana de ciencias pecuarias* 4: 117-125.
- Rashidi, A., M. S. Mokhtari, A. S. Jahanshahi, and M. M. Abadi. 2008. Genetic parameter estimates of pre-weaning growth traits in Kermani sheep. *Small Ruminant Research* 74: 165-171.
- Rastogi, R. 2001. Production performance of Barbados blackbelly sheep in Tobago, West Indies. *Small Ruminant Research* 41: 171-175.
- Rathie, K., and C. Teasdale. 1994. Assessing Wiltshire Horn-Merino crosses. 3. The 50% Wiltshire Horn as a prime lamb producer. *Animal Production Science* 34: 733-739.
- Rhind, S., J. Robinson, and I. McDonald. 1980. Relationships among uterine and placental factors in prolific ewes and their relevance to variations in foetal weight. *Animal Production* 30: 115-124.
- Rigazio, L. et al. 2007. Estudio de los efectos no genéticos sobre los caracteres de peso y crecimiento en el ovino de pelo canario.
- Rodríguez, M., N. Huerta, M. Ventura, J. Rivero, and D. Esparza. 1999. Factores que afectan el comportamiento productivo de corderos mestizos mantenidos bajo condiciones semi-intensivas de explotación en el trópico muy seco venezolano. *Revista de la Facultad de Agronomía* 16.
- Saghi, D., H. Khadivi, M. Navidzadeh, and M. Nikbakhti. 2007. Study on influence of environmental effect on birth weight, weaning weight and daily growth of Baluchi sheep. *Pakistan Journal of Nutrition* 6: 436-437.
- Salaris, S., S. Casu, P. Fresi, and A. Carta. 2008. Effect of combining controlled natural mating with artificial insemination on the genetic structure of the flock book of Sardinian breed sheep. *Proc. 36th Biennial Session of the International Committee for Animal Recording (ICAR)*, Niagara Falls, NY. ICAR technical series: 113-122.
- Salvador, I., M. Viudes-de-Castro, J. Bernacer, E. Gómez, and M. Silvestre. 2005. Factors Affecting Pregnancy Rate in Artificial Insemination with Frozen Semen During Non-Breeding Season in Murciano–Granadina Goats: a Field Assay. *Reproduction in domestic animals* 40: 526-529.
- Sánchez-Dávila, F. et al. 2015. Environmental factors and ram influence litter size, birth, and weaning weight in Saint Croix hair sheep under semi-arid conditions in Mexico. *Tropical animal health and production* 47: 825-831.
- SAS. 2001. SAS® 8.2. Copyright (c) 1999-2001 by SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- SAS, S. 2002. User's Guide: Statistics. Ver. 9.1, SAS Institute. Inc, Cary, NC.
- Sawalha, R., J. Conington, S. Brotherstone, and B. Villanueva. 2007. Analyses of lamb survival of Scottish Blackface sheep.

- Schiller, K., V. Grams, and J. Bennewitz. 2015. Analysis of growth and feed conversion in purebred and crossbred German Merinolandschaf lambs. *Archiv fuer Tierzucht* 58: 177.
- Sierra, I. 1998. Razas ovinas de carne en España y sus cruces. In: *Ovino de carne: aspectos claves*. p 99-118.
- Singh, R., R. Acharya, and D. Biswas. 1970. Evaluation of genetic and non-genetic factors affecting some economic traits in goat. *Acta Agriculturae Scandinavica* 20: 10-14.
- Snowder, G. 2002. Composite trait selection for improving lamb production. *Sheep Goat Res. J* 17: 42-48.
- Taylor, C., J. Murray, and M. Thonney. 1989. Breed and sex differences among equally mature sheep and goats 4. Carcass muscle, fat and bone. *Animal Science* 49: 385-409.
- Tejedor, M., L. Monteagudo, A. Laviña, and A. Macías. 2016. Factores ambientales que influyen en el éxito de la inseminación artificial en la raza ovina Rasa Aragonesa. *Archivos de zootecnia* 65: 321-325.
- Thiruvankadan, A., K. Chinnamani, J. Muralidharan, and K. Karunanithi. 2008. Effect of non-genetic factors on birth weight of Mecheri sheep of India. *Livestock Research for Rural Development* 20: 2008.
- Torrent, M. 1982. *Zootecnia básica aplicada*. Ed. Aedos. Barcelona. España.
- Unal, N., H. Akcapinar, F. Atasoy, and M. Aytac. 2006. Some reproductive and growth traits of crossbred genotypes produced by crossing local sheep breeds of Kivircik x White Karaman and Chios x White Karaman in steppe conditions. *ARCHIV FUR TIERZUCHT* 49: 55.
- Vázquez, A. C. S. 1998. Estudio de la variabilidad fenotípica y genética de los criterios de selección en el ovino merino autoctono español, Universidad de Córdoba.
- Webster, A. F. 1986. Factors affecting the body composition of growing and adult animals. *Proceedings of the Nutrition Society* 45: 45-53.
- Willingham, T., and D. Waldron. 2000. A brief review of the potential use of the Booroola allele (FecB) in the United States. *Sheep & Goat Research Journal* 16: 20-25.

Capítulo 3

**Caracterización de las curvas de crecimiento comercial
de los corderos Merino, Fleischschaf y cruzados
en un contexto de economía asociativa**

3.1 Resumen

La producción ovina se ve afectada por factores genéticos y no genéticos. Por ello, conocer cómo afectan los factores a la producción es fundamental, para alcanzar una mejor comprensión de cómo influyen sobre la expresión de cría. El objetivo de este estudio fue evaluar los efectos que ejerce ciertos factores no genéticos sobre el crecimiento de tres grupos genéticos de corderos (Merino y Fleischschaf puros, y corderos cruzados procedentes del cruce de Merino*Fleischschaf).

Se examinaron las curvas de crecimiento comercial de tres razas de ovejas en un contexto cooperativo de segundo grado, con el Merino español utilizado como base materna, Fleischschaf utilizado como base paterna, y el cruzado 50% de corderos como producto comercial. Se incluyeron los datos de peso-edad recogidos durante 2013-2016, de 9846 corderos de ambos sexos pertenecientes a 14 ganaderías a través de los tres grupos genéticos. Se estudiaron cinco de los modelos más citados (Brody, von Bertalanffy, Verhulst, Logistic y Gompertz), utilizando el coeficiente determinante, el error cuadrático medio, el número de iteraciones, el coeficiente de información Akaike y la coherencia biológica de los parámetros estimados como mejores criterios de ajuste. El conjunto de datos incluye pesos de cordero en diferentes edades y sexos, agrupados en 9 niveles de edad, para un total de 23.299 registros de peso. Los modelos fueron ajustados de acuerdo con la regresión no lineal. El modelo de von Bertalanffy fue el que mejor se ajustó a los corderos de ambos sexos para la raza Merina, mientras que el modelo de Verhulst se adaptó mejor a los corderos Fleischschaf y cruzados. Se estimaron los parámetros de la curva de ajuste óptimo y los parámetros derivados (edad y peso de inflexión, valor asintótico, tasa de crecimiento, grado de madurez) para todos los grupos genéticos sexuales con el fin de examinar las capacidades de uso como criterios de selección complementarios en el programa de mejoramiento, rasgos prometedores para este propósito. Nuestros hallazgos demuestran que las estrategias de cruzamiento implementadas en el programa de mejoramiento buscando complementariedades y / o heterosis no están logrando los resultados esperados, lo que nos lleva a recomendar probablemente una nueva estrategia en el programa de mejoramiento genético. También se encontró que los corderos Merino españoles concebidos mediante inseminación artificial exhibían un mejor rendimiento que los concebidos naturalmente debido a la genética superior de los sementales cuidadosamente seleccionados.

Palabras clave: oveja, Modelos no lineales, métodos de cubrición, función de crecimiento

Abstract:

We examined commercial growth curves of three sheep breeds in a second-grade cooperative context, with Spanish Merino used as maternal base, Fleischschaf used as paternal base, and crossbred 50 % lambs as commercial product. We included weight-age data collected over 2013-2016, from 9846 lambs of both sexes belonging to 14 herds across the three breeds. Five of the most often-cited models (Brody, von Bertalanffy, Verhulst, Logistic, and Gompertz) were studied, using the determinative coefficient,

mean square error, number of iterations, Akaike information coefficient, and the biological coherence of the estimated parameters as best fitting criteria. The dataset included lamb weights at different ages and sexes, grouped across 9 age levels, for a total of 23.299 weight records. Models were fitted according to non-linear regression. The von Bertalanffy model was found to best fit lambs of both sexes for the Spanish Merino breed, whereas the Verhulst model best fit Fleischschaf and crossbreed lambs. Parameters of the best fit curve and derived parameters (inflection age and weight, asymptotic value, growth rate, maturity degree) were estimated for all sex-genetic groups in order to examine capacities for use as complementary selection criteria in the breeding program, resulting in promising traits for this purpose. Our findings demonstrate that the crossbreeding strategies implemented in the breeding program seeking complementarities and/or heterosis are not achieving the expected results, leading us to probably recommend a new strategy in the breeding program. We also found that Spanish Merino lambs conceived using artificial insemination exhibited better performance than those conceived naturally likely due to superior genetics of carefully selected sires.

Keywords: sheep; non-linear models; breeding methods; growth function.

3.2 Introducción

El merino español es el origen de todas las razas derivadas de Merino en el mundo y una de las razas más emblemáticas de España (Barajas et al., 2007). A pesar de su notable censo y distribución, la raza experimentó una considerable erosión genética en el pasado reciente. La caída de los precios de la lana durante la segunda mitad del siglo XX obligó a los criadores a cambiar a un doble propósito de carne y lana.

Un intenso cruzamiento con razas Precoces especializadas en carne colocó a la raza Merino original cerca de la extinción. Los criadores desarrollaron estrategias para conservar la raza e implementar mejoras genéticas para satisfacer las demandas actuales (Barajas et al., 2007; MAPAMA, 2011). Simultáneamente, la Cooperativa de Segundo Grado (OVISO) se enfocó en la producción extensiva de corderos cruzados, se cría utilizando el Merino español como base materna y razas Precoces como fuente paterna, implementando su propio programa genético. Las complementariedades entre las razas llevaron a la estandarización de un producto final que consistía en corderos cruzados de 60 a 140 días de 21 kg de peso vivo al final de la etapa de crecimiento en las ganaderías, para terminar en estaciones de engorde. Una de las iniciativas de selección de este programa genético es la caracterización productiva del crecimiento del cordero mediante el estudio de su curva de crecimiento comercial (Loaiza-Echeverri et al., 2013).

En general, las curvas de crecimiento representan el comienzo de la etapa de autoaceleración donde la tasa de crecimiento aumenta y una segunda etapa de desaceleración donde la tasa de crecimiento disminuye (Brody, 1945). Las curvas de crecimiento se han estudiado y aplicado para muchos animales domésticos, especialmente aquellos destinados a la producción de carne. En el ganado, se han descrito varios modelos matemáticos, pero la exactitud de ajuste de curvas de estos modelos difiere entre las razas. Varios estudios de razas de ovejas (Topal et al., 2004; Hamouda and Atti, 2011; Tariq et al., 2013; Lupi et al., 2015) proponen modelos no lineales como Brody, von Bertalanffy, Verhulst, Logistic, and Gompertz como los más representativos del crecimiento de las ovejas.

Lambe et al. (2006) detalló el crecimiento del cordero desde el nacimiento hasta el sacrificio en dos razas y encontró que el crecimiento temprano de los corderos jóvenes es casi lineal. Como tal, hay algunos puntos cuando se recomienda la instalación de modelos lineales. Sin embargo, *Lupi et al. (2015)* demostraron que las curvas lineales y polinomiales se ajustan mal para describir la raza Segureña, con una capacidad inadecuada para predecir aspectos fisiológicos con interés productivo.

La definición de una función matemática adecuada que describa las curvas de crecimiento de los corderos es un desafío importante en la caracterización funcional de las poblaciones y que esta función debe ajustarse a los datos recogidos en varios rebaños representativos de la población estudiada (Goonewardene et al., 1981; León et al., 2012). Estas curvas proporcionan parámetros biológicamente interpretables relacionados con las características de producción asociadas, que pueden utilizarse como alternativas para los programas de selección que buscan rasgos que son difíciles de medir directamente, como la precocidad o el peso y la calidad de la canal (Souza et al., 1994; Ulutaş et al., 2010).

A pesar de la reciente investigación en razas locales de ovejas centradas en el crecimiento, por ejemplo, Hossein-Zadeh (2015), Lupi et al. (2015), Waheed et al. (2016), Zamani et al. (2016), estos tipos de estudios carecen de razas derivadas de

Merino, con investigaciones publicadas limitadas a Konya Merino, en donde Keskin *et al.* (2009) encontraron el modelo de Gompertz y modelos cuadráticos para predecir mejor el crecimiento, mientras que en Merino Landschaf, Schiller *et al.* (2015) caracterizaron el crecimiento con un modelo lineal y el modelo de Gompertz.

El objetivo de nuestro estudio es la definición y análisis de la curva de crecimiento comercial mejor adaptada en Merino, Fleischschaf y corderos cruzados para caracterizar y comparar sus capacidades de crecimiento, y usarlos para detectar posibles rasgos de selección relacionados con la fisiología. Estudiamos el aumento de peso de los animales durante la etapa de crecimiento en las ganaderías para evaluar la inclusión de parámetros de curva comerciales en el programa de selección con fines de cría y económicos. Según nuestro conocimiento, este es el primer estudio para evaluar la curva de crecimiento comercial de los corderos Merino y Fleischschaf de raza pura y cruzados en un contexto cooperativo.

3.3 Material y Métodos

Se recogieron datos de la edad-peso durante 2013 a 2016 de 9846 corderos de ambos sexos pertenecientes a tres grupos genéticos diferentes: 458 Fleischschaf (1457 registros); 8575 Merino español (19506 registros) y 813 cruzados Merino x corderos Fleischschaf (2336 registros). Estos animales pertenecen a 14 ganaderías involucrados en el núcleo de selección de la cooperativa Oviso SCL.

Los conjuntos de datos incluyeron información sobre pesos de cordero, dando un total de 23299 registros de peso. Después de purgar, el 0.13% de los datos se consideró anómalo y se eliminó. Las causas de la eliminación fueron valores imposibles, fecha de peso incorrecta y dispersión (dos desviaciones estándar por encima o por debajo de la media). Además, los registros individuales incluyen ganadería, fecha de nacimiento, genealogía y otra información contextual. Los modelos se ajustaron utilizando múltiples observaciones de peso como variable dependiente y edad como variable independiente. Los modelos de Brody (Brody, 1945), von Bertalanffy (Von Bertalanffy, 1957), Verhulst (Verhulst, 1838), Logistic (Blumberg, 1968) y Gompertz (Winsor, 1932) son los más utilizados para este propósito en animales rumiantes. El ajuste se llevó a cabo utilizando una regresión no lineal en IBM SPSS Statistics v.21. Las expresiones matemáticas de los modelos y parámetros biológicos utilizados en nuestro estudio se pueden observar en la **Tabla 1**.

Tabla 1. Expresiones matemáticas y parámetros de las funciones de crecimiento estudiadas.

Modelos	Expresión Matemática	Punto de Inflexión	Edad de Inflexión	Tasa de crecimiento	Valor Asintótico	Grado de madurez
Logistic	$y = a(1 + e^{-kt})^{-m}$	$y_i = \frac{a}{2}$	$t_i = \frac{-\ln(2^{1/m} - 1)}{k}$	$v_c = \frac{mky}{2} \left(\frac{e^{-kt}}{1 + e^{-kt}} \right)$	$-\frac{\ln \left[\left(\frac{a}{y} \right)^{1/m} - 1 \right]}{k}$	
Von Bertalanffy	$y = a(1 - be^{-kt})^3$	$y_i = \frac{8a}{27}$	$t_i = \frac{\ln(3b)}{k}$	$v_c = 3ky \left[\left(\frac{a}{y} \right)^{1/3} - 1 \right]$	$-\frac{\ln \left(\frac{1 - \sqrt[3]{\frac{y}{a}}}{b} \right)}{k}$	
Verhulst	$y = \frac{a}{(1 + be^{-kt})}$	$y_i = \frac{a}{2}$	$t_i = \frac{\ln(b)}{k}$	$v_c = ky \left(1 - \frac{y}{a} \right)$	$-\frac{\ln \left(\frac{a-y}{y-b} \right)}{k}$	$u = \frac{y}{a}$
Brody	$y = a(1 - be^{-kt})$	-	-	$v_c = ka \left(1 - \frac{y}{a} \right)$	$-\frac{\ln \left(\frac{a-y}{ba} \right)}{k}$	
Gompertz	$y = a(-be^{-kt})$	$y_i = \frac{a}{e}$	$t_i = \frac{\ln(b)}{k}$	$v_c = ky \ln \left(\frac{a}{y} \right)$	$-\frac{\ln \left(\frac{\ln \left(\frac{a}{y} \right)}{-b} \right)}{k}$	

Y, peso (kg) a la edad t (días), con a, b, k y m como parámetros.

La distribución por sexo fue equilibrada, con 50.03% de los registros pertenecientes a machos y 49.97% a hembras. Se analizó la homogeneidad de las varianzas y las medias entre machos y hembras para decidir si un solo análisis del conjunto de datos era suficiente o si se requerirían dos análisis separados.

Se realizó una prueba F de homogeneidad de varianza y una prueba T de homogeneidad de las medias utilizando IBM SSPS v.21. Dado que un solo análisis no fue suficiente, añadimos el sexo como un segundo factor como fuente de variación junto con el grupo genético (Merino español, Fleischschaf, Cruzado), para producir modelos más específicos.

Realizamos un estudio simultáneo que evalúa las diferencias de crecimiento empíricas entre la inseminación artificial y el apareamiento natural de los corderos Merinos puros que previamente se habían observado durante el registro de las mediciones del peso del cordero. Esto sugirió una posible diferencia en el comportamiento de crecimiento de ambos grupos.

Para decidir qué función se ajusta mejor a cada grupo genético, nos centramos en cinco criterios, según las tendencias en los artículos recientes (por ejemplo, Gbangboche *et al.* (2008), Loaiza-Echeverri *et al.* (2013), Tariq *et al.* (2013), Lupi *et al.* (2015)). Para ello, elegimos cuatro parámetros objetivos o cuantitativos, el primero incluido fue el menor número de iteraciones, que indicaron la facilidad para encontrar soluciones. El segundo de los tres parámetros restantes fue el mayor coeficiente determinante no lineal (Pseudo R^2), que es un indicador de la fracción de la varianza explicada por la función, y se describe mediante la siguiente ecuación.

$$\text{Pseudo } R^2 = 1 - (\text{SS}_{\text{Residual}} / \text{SS}_{\text{TotalCorregido}})$$

El tercero fue el error cuadrático medio más bajo (m.s.e.), que es indicativo de la varianza mínima excluida en el control de la función. El cuarto fue el criterio de información Akaike más bajo (AIC) (Thomas *et al.*, 2009), que considera los cambios en el estado físico relacionados con las diferencias en el número de parámetros entre las curvas comparadas (Posada and Rosero Noguera, 2007). El AIC se define mediante la siguiente ecuación:

$$\text{AIC} = n \times \ln(\text{SSE}/n) + 2p$$

Donde;

p = número de parámetros + 1.

SSE = indica la suma de los cuadrados de los residuos.

n = el número de observaciones.

Luego, calculamos la coherencia biológica de los parámetros de la curva, que es subjetiva. El parámetro a representa el peso asintótico del animal. El parámetro b permite el cálculo de la edad de inflexión. El parámetro k representa la tasa de crecimiento relativo (tasa de crecimiento exponencial); este parámetro está relacionado con la madurez, con valores altos que indican precocidad y valores bajos que indican maduración lenta. El parámetro m representa la forma de la curva de crecimiento, determinando su punto de inflexión (McManus *et al.*, 2003).

Debido a que las curvas comerciales no importan la edad de sacrificio, nuestro estudio se centró en los parámetros de interés comercial como el punto de inflexión, que representa el inicio de la etapa de auto-desaceleración hasta que el animal llega a la edad de sacrificio (alrededor de 120 días (McManus *et al.*, 2003; Loaiza-Echeverri *et al.*, 2013; Lupi *et al.*, 2015)); y la tasa de crecimiento, que representa el aumento de peso diario estimado (de Freitas, 2005).

Estos parámetros, derivados de la información de la curva, se centraron en la función de mejor ajuste para cada grupo genético, y se calcularon de acuerdo con los algoritmos definidos por el punto de inflexión (peso y edad), la velocidad de crecimiento, el valor asintótico y el grado de madurez (**Tabla 1**). Todos estos parámetros tienen significados fisiológicos importantes en la producción animal y la cría.

Después de definir la función de mejor ajuste y los parámetros fisiológicos mencionados anteriormente, los pesos pronosticados se estimaron según el mejor modelo para cada sexo y grupo genético. Comparamos los pesos pronosticados, a través de representaciones gráficas, con los pesos observados para las mismas edades para todos los grupos genéticos y ambos sexos.

3.4 Resultados y Discusión

Se detectaron diferencias estadísticas entre los grupos genéticos y los sexos en las distribuciones de datos, por lo tanto, realizamos curvas de crecimiento específicas para cada grupo y desarrollamos pruebas separadas para los criterios de selección de mejor ajuste.

La **Tabla 2** proporciona los valores para los parámetros de curva de cada grupo de genético y sexo, junto con los valores para los criterios de selección de mejor ajuste. (pseudo R^2 , error cuadrático medio, número de iteraciones y criterios de información de Akaike).

Los valores marcados en negrita, representan la función de mejor ajuste para cada grupo, teniendo en cuenta las combinaciones de los cuatro criterios y el descarte subjetivo anterior, para parámetros de curva incongruentes.

Todos los modelos probados en el presente estudio proporcionan información adecuada sobre los parámetros presentados en la **Tabla 2**, con la excepción del modelo Brody (Brody, 1945), que no alcanzó la convergencia para ningún grupo genético-sexo, y se eliminó del experimento. Aguilar *et al.* (1983) señaló que este modelo puede ser inexacto durante los primeros períodos de crecimiento, aunque mejora en períodos posteriores (Blasco, 1999); por lo tanto, este modelo puede ser más adecuado en bovinos (DeNise and Brinks, 1985; Souza *et al.*, 1994) o en corderos a partir de los seis meses (Brown *et al.*, 1976; Bilgin and Esenbuga, 2003; Gbangboche *et al.*, 2008; Bahreini Behzadi *et al.*, 2014), en las que todas las medidas de pesos son más altas.

En los grupos genéticos Merinos y cruzados, todos los modelos mostraron parámetros estimados coherentes. Sin embargo, según los mejores criterios de ajuste, el modelo de von Bertalanffy demostró ser óptimo, tanto en las hembras Merinas como en los machos Merinos. Para los machos y hembras de raza Fleischschaf, sólo el modelo de Verhulst mostró parámetros de curva razonables.

Los valores de los parámetros de crecimiento de los corderos cruzados fueron cercanos a los de los corderos Fleischschaf, siendo el modelo de Verhulst el que mejor se ajustaba en ambos sexos. En general, las hembras mostraron mejores criterios de ajuste que los machos en todos los grupos genéticos.

El resto de modelos obtuvieron en general buenos ajustes, de acuerdo con los criterios de evaluación (Topal *et al.*, 2004; Lambe *et al.*, 2006; Malhado *et al.*, 2009). Esto es probable que ocurra debido a similitudes de crecimiento entre los corderos especializados en carne, con ligeras diferencias justificando la mejor selección de curva de ajuste en cada caso.

Tabla 2. *Parámetros estimados de curvas de crecimiento para cada modelo en estudio, para las diferentes clases de sexo-raza.*

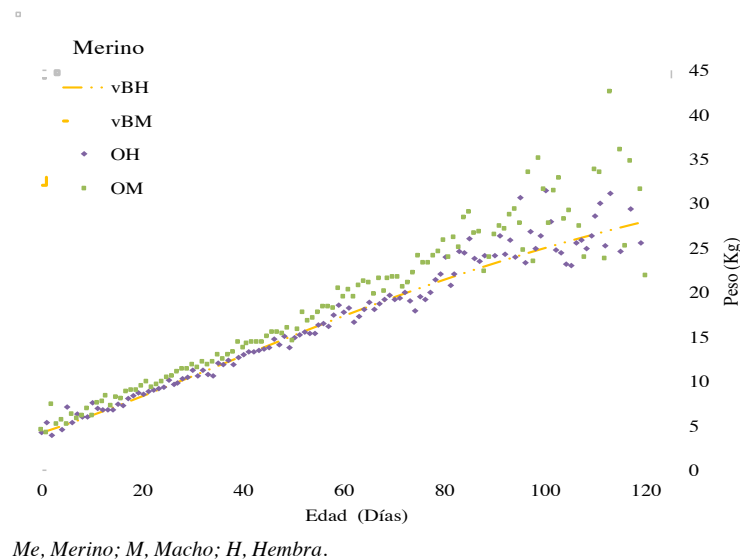
Grupos Genéticos	Sexo	Modelo	<i>a</i> (SEM)	<i>b/m</i> (SEM)	<i>k</i> (SEM)	Pseudo R ²	m.s.e.	Número de iteraciones	AIC
Me	H	G	33.903 (0.586)	2.068 (0.016)	0.019 (0.000)	0.839	6.170	8	17763.31
		L	30.500 (0.429)	2.816 (0.020)	0.026 (0.000)	0.839	6.184	10	17786.28
		V	27.222 (0.279)	5.154 (0.064)	0.038 (0.000)	0.837	6.238	12	17870.09
		VB	39.991 (0.974)	0.526 (0.004)	0.013 (0.000)	0.839	6.168	13	17759.96
	M	G	42.061 (0.950)	2.232 (0.021)	0.017 (0.000)	0.839	7.348	10	19542.89
		L	36.651 (0.662)	3.008 (0.024)	0.024 (0.000)	0.838	7.372	10	19574.91
V		31.319 (0.385)	5.727 (0.079)	0.037 (0.000)	0.837	7.446	12	19672.31	
	VB	53.762 (1.859)	0.563 (0.005)	0.011 (0.000)	0.839	7.335	14	19524.64	
Flei	H	G	102.587 (39.876)	3.190 (0.365)	0.011 (0.002)	0.824	9.097	44	1420.29
		L	65.623 (17.684)	3.951 (0.360)	0.018 (0.003)	0.824	9.087	13	1419.60
		V	37.956 (4.354)	7.986 (0.870)	0.037 (0.002)	0.825	9.061	10	1417.74
		VB	633.424 (975.602)	0.812 (0.095)	0.003 (0.002)	0.824	9.110	127	1421.22
	M	G	164.048 (83.531)	3.565 (0.486)	0.009 (0.002)	0.824	10.780	54	1583.79
		L	94.396 (33.584)	4.346 (0.481)	0.015 (0.003)	0.824	10.774	32	1583.38
V		46.965 (6.446)	9.087 (1.191)	0.035 (0.002)	0.825	10.755	10	1582.26	
	VB	4929.103 (18900.945)	0.902 (0.125)	0.001 (0.002)	0.824	10.791	290	1584.43	
C	H	G	26.979 (0.917)	1.931 (0.038)	0.024 (0.001)	0.809	7.878	12	2547.98
		L	25.069 (0.699)	2.669 (0.051)	0.032 (0.001)	0.811	7.800	16	2535.68
		V	23.245 (0.501)	4.830 (0.177)	0.045 (0.001)	0.813	7.715	15	2522.23
		VB	29.711 (1.322)	0.491 (0.008)	0.018 (0.001)	0.807	7.965	25	2561.48
	M	G	29.953 (1.216)	2.008 (0.043)	0.024 (0.001)	0.801	10.244	12	2785.35
		L	27.540 (0.901)	2.769 (0.057)	0.032 (0.001)	0.803	10.133	19	2772.35
V		25.188 (0.610)	5.192 (0.208)	0.046 (0.002)	0.806	9.987	20	2755.04	
	VB	33.639 (1.849)	0.507 (0.009)	0.017 (0.001)	0.798	10.364	28	2799.25	

Me, Merino; Flei, Fleischschaf; C, Cruzado; H, hembra; M, macho; G, Gompertz; L, Logistic; V, Verhulst; VB, Von Bertalanffy.

La **Figura 1, 2 y 3** muestra una comparación gráfica de los pesos pronosticados y los observados para grupo genético y sexo. Hubo claras diferencias en el crecimiento entre los diferentes grupos, incluso manteniendo un paralelismo de desarrollo entre los sexos.

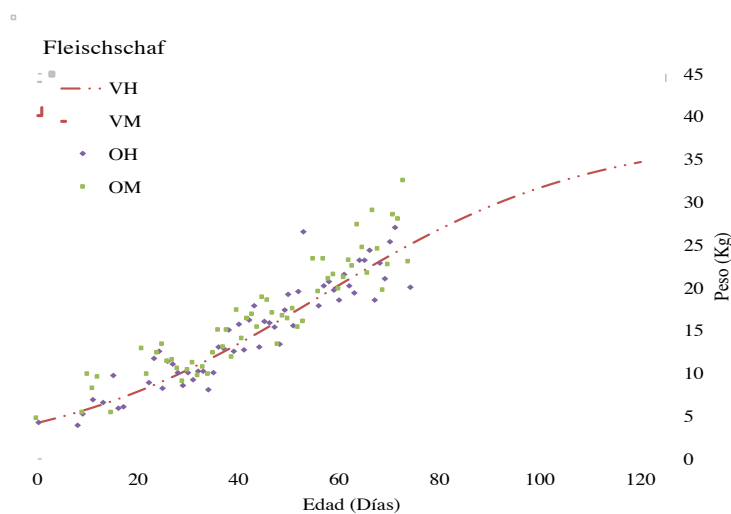
La **Figura 1** muestra las curvas de von Bertalanffy para machos y hembras Merinos españoles, en comparación con los pesos observados en las mismas edades. En esta raza, se detectó homogeneidad y cierta linealidad en el crecimiento de ambos sexos hasta los 20 días de edad, momento en el que los sexos divergieron; esto continuó hasta el final del experimento a los 120 días. Los pesos observados fueron muy cercanos a las predicciones de los primeros 90 días, con ligeramente más variabilidad en los últimos 30 días.

Figura 1. Representación gráfica de la curva de crecimiento de corderos Merino (*Me*) según, el modelo de von Bertalanffy (*vB*), en comparación con los pesos observados (*O*).



Mientras tanto, la **Figura 2** muestra las curvas de crecimiento de los corderos de la raza Fleischschaf. La homogeneidad entre los sexos se mantiene hasta 40 días, después de lo cual diverge. Debido a la precocidad, los corderos Fleischschaf alcanzaron el máximo peso alrededor de los 80 días, por lo que los 40 días restantes deben inferirse de las proyecciones. El paralelismo entre machos y hembras Fleischschaf es claro, pero el crecimiento no es tan constante y fue en última instancia mayor que en los corderos Merinos.

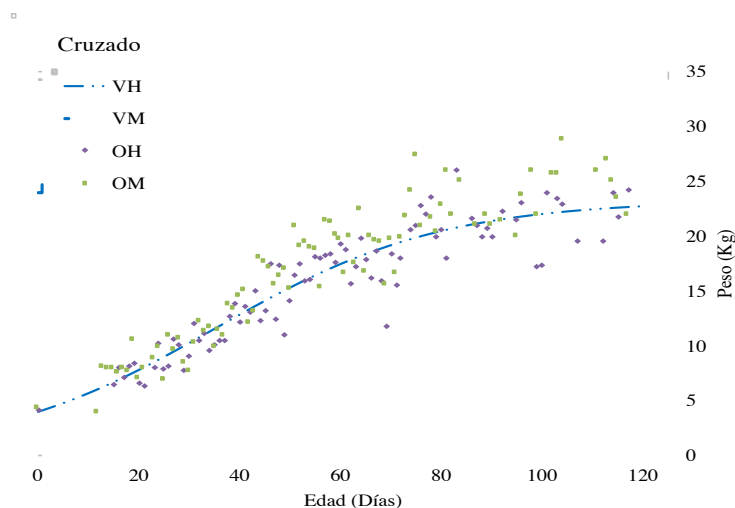
Figura 2. Representación gráfica de la curva de crecimiento de corderos *Fleischschaf* (Flei) según el modelo de Verhulst (V) en comparación con los pesos observados (O).



Flei, *Fleischschaf*; M, Macho; H, Hembra.

Finalmente, las representaciones de los animales cruzados se dan en la **Figura 3**. Los días 1-60 mostraron características de crecimiento similares a los corderos Merinos en las primeras fases de desarrollo, después de ese punto presentaron mayor similitud a los corderos de raza *Fleischschaf*, con un único punto empírico de inflexión alrededor de los 80 días de edad. Este grupo mostró un extraordinario aumento de peso dimórfico sexual durante todo el período.

Figura 3. Representación gráfica de la curva de crecimiento de corderos Cruzado (C) según el modelo de Verhulst (V), en comparación con los pesos observados (O).



C, Cruzado; M, Macho; H, Hembra.

Se ha informado un dimorfismo sexual similar en las curvas de crecimiento del cordero (por ejemplo, Gbangboche *et al.* (2011), McManus *et al.* (2003), Ulutaş *et al.* (2010), y Lupi *et al.* (2015)). Los corderos machos y hembras siguieron patrones de crecimiento similares en todos los grupos genéticos durante un cierto período de tiempo,

luego divergieron entorno a los 20 días de edad en corderos Merinos y cruzados, y alrededor de 40-50 días de edad en corderos Fleischschaf. Esto indica que un crecimiento más rápido está inversamente relacionado con la madurez sexual, es decir, que los animales con pubertad tardía mantienen períodos más largos de crecimiento (Dyrmundsson, 1973), mientras que en los animales rústicos donde la reproducción tiene lugar antes, el período de crecimiento es más corto.

Von Bertalanffy fue el modelo más adecuado para los corderos de raza Merina, mientras que Verhulst se adaptó mejor a la raza Fleischschaf. Los corderos cruzados eran muy similares a los corderos Fleischschaf en relación con los patrones de crecimiento. Las características rústicas y la escasa selección del Merino no sólo afectaron el nivel de crecimiento, sino también la forma de su curva.

Aunque los mejores modelos de curvas de crecimiento se citan en la literatura para diversas razas (Bathaei and Leroy, 1998; Topal et al., 2004; Noguera et al., 2008; Malhado et al., 2009; Tariq et al., 2013; Hossein-Zadeh, 2015; Lupi et al., 2015), una de las referencias encontrada para la raza derivada del Merino presenta modelos cuadráticos y de Gompertz que demuestran la mejor aptitud en Konya Merino (Keskin et al., 2009).

Mientras que Schiller *et al.* (2015) informaron del buen ajuste del modelo lineal como el modelo de Gompertz para describir el crecimiento en corderos cruzados y puros de Merino Landschaf, siendo Gompertz el modelo que ajustó ligeramente mejor (R^2 promedio fue levemente más alto y el error cuadrático medio promedio fue levemente menor).

En la **Figura 4** se muestra para cada grupo genético, la curva de mejor ajuste según el modelo no lineal y la recta de regresión lineal, así como el coeficiente de determinación (R^2) para ambos sexos. Todas las ecuaciones lineales obtuvieron una buena calidad de ajuste, presentado valores $R^2 > 0.90$.

Los corderos Merinos y Fleischschaf presentaron R^2 más altos en ambos sexos con respecto a los corderos cruzados. La ecuación lineal en las hembras cruzadas (R^2 0.9061) fue ligeramente superior a los machos (R^2 0.9007) de su mismo grupo genético, obteniendo buenos coeficientes de determinación.

Los machos y hembras merinos fueron los que obtuvieron los valores R^2 más alto, resultados lógico al ser los que representan el mayor número de registros en la base de información analizada en este estudio.

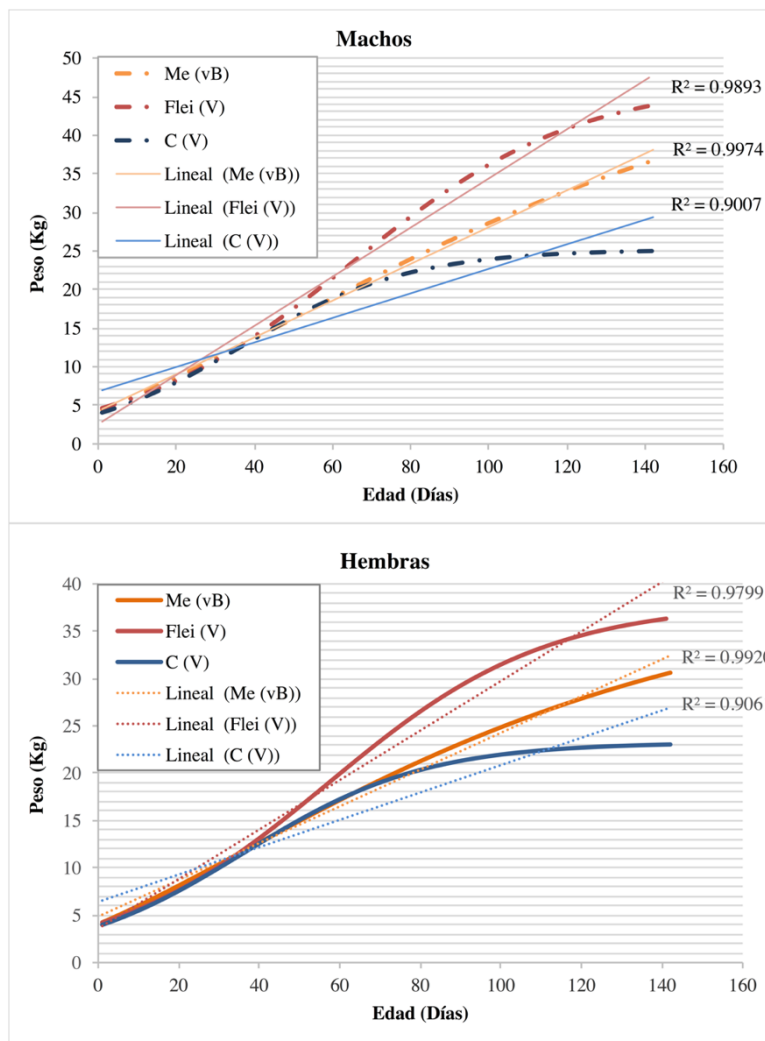
En general, el buen ajuste obtenido en nuestro estudio principalmente en las razas Merina y Fleischschaf con el modelo lineal, podría indicar que los individuos evaluados se encontraban en la fase inicial de crecimiento siendo casi lineal, similares resultados reportan Schiller *et al.* (2015) para corderos cruzados y puros de Merino Landschaf.

Por otro lado, corderos Merinos Españoles Menéndez-Buxadera *et al.* (2003), obtuvieron un curva de crecimiento casi lineal mediante un análisis de regresión aleatorio explicando un 81.1% de la variación. Describieron una curva de crecimiento dividida en tres etapas; una primera etapa con un fuerte crecimiento hasta los 14 días, posteriormente la tasa de crecimiento aumenta, pero a un menor ritmo hasta los 35 días de edad, y en la tercera etapa manifestaron una mayor tasa de crecimiento hasta los 75 días.

Sin embargo, Schiller *et al.* (2015) también menciona en su estudio la ventaja del uso del modelo de Gompertz frente al modelo lineal, proporcionando algunas ideas biológicas interesantes sobre las diferencias de crecimiento de los corderos entre los diferentes cruces evaluados, a pesar de que los corderos fueron sacrificados antes de

alcanzar su peso corporal maduro, al igual que sucedió en nuestro estudio. Por tanto, coincidimos que es una de las ventajas el uso de modelos no lineales con el fin de obtener interpretaciones fisiológicas del crecimiento.

Figura 4. Comparación según grupo genético y sexo de modelos Lineal y No lineal de mejor ajuste: el modelo von Bertalanffy (vB) para Merino y el modelo de Verhulst (V) para Fleischschaf y Cruzados.



Me, Merino; Flei, Fleischschaf; C, Cruzados.

Con respecto a los parámetros biológicos obtuvimos que el parámetro a mostró diferencias estadísticas entre razas y sexos. Los corderos cruzados mostraron un patrón cercano a los corderos merinos, pero muy diferente de los corderos de Fleischschaf. En todos los grupos genéticos, las hembras mostraron valores más bajos que los machos. Estas diferencias fueron mayores en los corderos Merinos con machos que pesaban casi 10 kg más. Mientras que Lupi *et al.* (2015) reportaron altos valores estimados en las ovejas de Segureño, alrededor de 96.67 kg en machos y 46.61 kg en hembras, Topal *et al.* (2004) encontraron valores más bajos en la raza Awasi con el modelo de von Bertalanffy. Sin embargo Waheed *et al.* (2016) en corderos Thalli, obtuvieron un rango de variación de 27.1 a 33.1, por debajo de nuestros valores encontrados en corderos Merinos y Fleischschaf pero superior a los corderos cruzados.

Nuestros hallazgos apoyan las variaciones entre grupos genéticos, con un rango de 53.76 kg en machos y 39.99 kg para hembras en Merino y 25.18 kg en machos y 23.24 kg en hembras de la población cruzada (**Tabla 2**). Además, el dimorfismo sexual mencionado por otros autores se encontró en el presente estudio.

El parámetro b se relaciona con el punto de inflexión de la curva, como el parámetro m en el modelo de Verhulst, ya que estos parámetros dan la forma de la curva (McManus et al., 2003; Loaiza-Echeverri et al., 2013; Tariq et al., 2013). Los valores de los parámetros b y m fueron muy homogéneos entre los sexos dentro de cada grupo genético, mostrando algunas diferencias entre los grupos genéticos. Sin embargo, los corderos Fleischschaf fueron los que presentaron mayor diferencia entre sexo, con valores de 9.087 y 7.986 para machos y hembras, respectivamente.

Los valores altos del parámetro k indican la precocidad y los valores bajos indican maduración lenta (Brown et al., 1976; Carolino and Gama, 1993; McManus et al., 2003).

En el presente estudio, los valores máximos fueron presentados por ambos sexos de los animales cruzados y no por los corderos Fleischschaf, la población más precoz *a priori*. La heterosis significativa para el parámetro k , es posible debido a los efectos de dominancia. El dimorfismo sexual en este parámetro fue evidente para las razas puras, pero no para los corderos cruzados.

La información fisiológica más informativa extraída de estos parámetros es la relación entre los parámetros a y k . Una correlación negativa entre a y k indica que los animales maduros tempranos tienden a presentar pesos maduros más pequeños (Brown et al., 1976; Bathaei and Leroy, 1998; McManus et al., 2003).

En el presente estudio, las relaciones a/k fueron de -0.987, -0.937 y -0.817, en los machos Merino, Fleischschaf y cruzados, respectivamente y -0.937, -0.936 y -0.797 en las hembras Merino, Fleischschaf y cruzadas, respectivamente. Los valores fueron mayores que los valores mencionados normalmente en la literatura (Lupi et al., 2015; Waheed et al., 2016), a excepción del valor estimado en ovejas Iranís de -0.99 (Hosseinzadeh, 2015). Este hallazgo indica que los corderos de raza Merina mostraron la tasa de crecimiento más lenta en ambos sexos y los mayores pesos para adultos; los corderos Fleischschaf cayeron en medio; mientras que los corderos cruzados presentaron una madurez más lenta y mayores tasas de crecimiento, lo que indica un crecimiento más precoz.

La **Tabla 3** muestra el punto de inflexión (edad y peso), el valor asintótico y el grado de madurez estimado con el modelo de von Bertalanffy para corderos Merinos y con el modelo de Verhulst para los corderos Fleischschaf y cruzados, con la mejor curva de ajuste de cada clase. Para la raza Merina, la edad de inflexión fue de 47.7 días de edad en machos y 35.4 días en hembras, con pesos de inflexión de 15.93 kg y 11.85 kg, respectivamente. Los animales cruzados presentaron una edad de inflexión similar en ambos sexos a los 35.5 días de edad, y los pesos de inflexión fueron ligeramente diferentes para los machos y hembras a 12.59 y 11.65 kg, respectivamente.

Los corderos Fleischschaf mostraron la edad de inflexión más alta, a los 63.9 y 56.2 días de edad para los machos y hembras, ya que esta raza mantiene una fase más larga de rápido crecimiento. Esto produce pesos de inflexión mucho más altos de 23.49 y 18.98 kg para machos y hembras.

Tabla 3. Resultados de los parámetros fisiológicos de la curva en ambos sexos de los tres grupos genéticos.

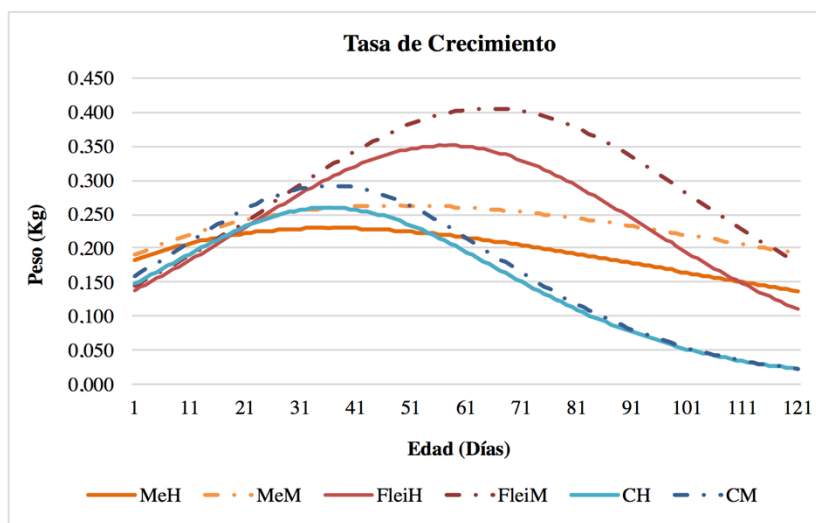
Grupos genéticos (Modelo)	Sexo	Peso de inflexión (Kg)	Edad de inflexión (Días)	Valor Asintótico	Grado de madurez
Merino (VB)	H	11.85	35.36	321	0.975
	M	15.93	47.69	434	0.986
Fleischschaf (V)	H	18.98	56.18	92	0.975
	M	23.48	63.93	106	0.979
Cruzado (V)	H	11.62	35.27	96	0.989
	M	12.59	35.54	100	0.993

VB, Von Bertalanffy, V, Verhulst, H, hembra; M, macho.

Los valores de los parámetros para la edad y el peso de inflexión para los animales cruzados fueron muy similares a las hembras Merinas, lo que implica evidencia no obvia de heterosis. Solo los corderos Fleischschaf alcanzaron el punto de inflexión justo a la edad de la transferencia a la estación de engorde cooperativo, mientras que los otros grupos genéticos alcanzarían el punto de inflexión en la estación de engorde. Por lo tanto, los corderos Fleischschaf mantienen la rentabilidad por presentar el período más corto. En contraste, las prácticas de cruzamiento no producen ninguna mejora evidente en la complementariedad y / o heterosis. Los grupos de Fleischschaf y cruzados mostraron una precocidad similar, que difería de los corderos Merinos, lo que sugiere que los efectos de dominancia también mostraron cierto nivel de heterosis.

Por otro lado, la **Figura 5** muestra las correspondientes tasas de crecimiento en diferentes puntos a lo largo de las curvas. Los corderos Merinos de ambos sexos mantuvieron una tasa de crecimiento estable durante todo el estudio.

Figura 5. Representación gráfica de la tasa de crecimiento de machos y hembras en Merino, Fleischschaf y cordero cruzados.



Me, Merino; Flei, Fleischschaf; C, Cruzados, M, Macho; H, Hembra.

Los corderos de Fleischschaf mantuvieron tasas de crecimiento en forma de media luna, alcanzando una tasa máxima entre 60 y 65 días, y luego desaparecieron rápidamente. Los animales cruzados mostraron tasas de crecimiento con un período de aumento más corto (hasta los 30 días de edad) y una disminución más suave hasta el final del período.

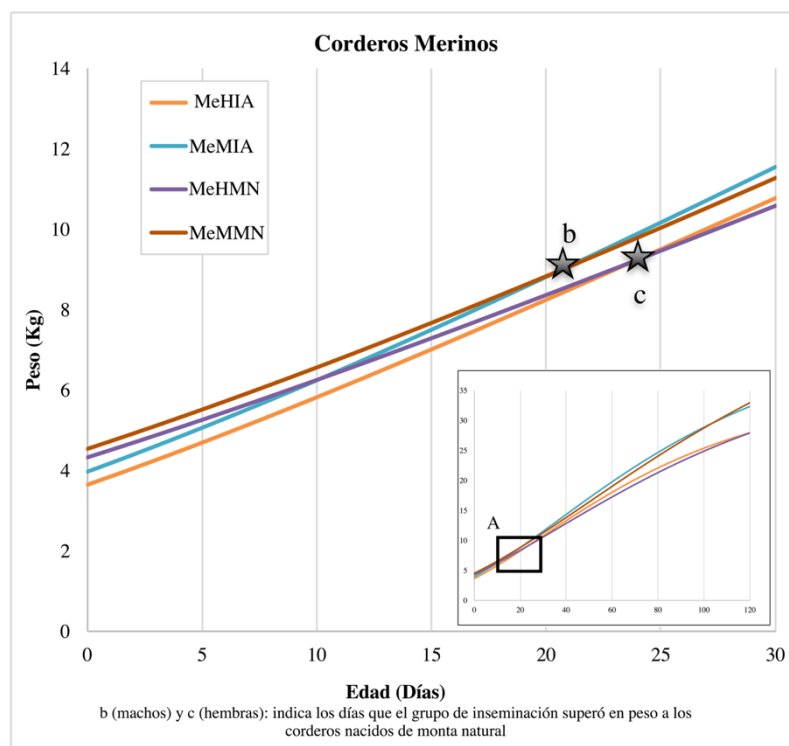
Observamos un aumento en el peso por unidad de tiempo. Esto no respalda los hallazgos previos (de Freitas, 2005; Gbangboche et al., 2008), las mayores tasas de crecimiento se observaron en los corderos de Fleischschaf hasta 60 días, mientras que los animales cruzados solo mantuvieron un crecimiento rápidamente creciente hasta 30 días, un valor inferior al encontrado tanto para poblaciones puras. Por tanto, teniendo en cuenta la estabilidad del crecimiento de los corderos Merinos, el gran aumento en el crecimiento de los corderos jóvenes de Fleischschaf y la tasa de crecimiento más baja de los animales cruzados, no se recomienda el cruzamiento para mejorar la tasa de crecimiento.

El grado de madurez fue ligeramente superior en los animales cruzados. Esta es una medida del cambio de peso en relación con el peso en la edad adulta, e indica el tiempo requerido para alcanzar el tamaño adulto (Fitzhugh, 1976; Gbangboche et al., 2008). Se observaron patrones similares en animales Fleischschaf y cruzados, lo que sugiere que el cruce no afectó el tiempo para llegar a la edad adulta.

Generalmente el crecimiento cuantitativo de cada población se caracteriza por los parámetros del modelo de ajuste óptimo y por todos los demás parámetros calculados con la información básica de los parámetros de la curva (Brown et al., 1976; Hamouda and Atti, 2011).

En la **Figura 6** se muestra una comparación del crecimiento de los corderos Merino concebidos mediante inseminación artificial y apareamiento natural. Utilizando el modelo de von Bertalanffy para corderos Merinos de ambos sexos, observamos que tanto los machos como las hembras pertenecientes al grupo de apareamiento de forma natural nacieron con mayor peso al nacimiento, pero dentro de los 21-24 días (indicados en la **Figura 6** con las letras b y c), tanto los machos como las hembras del grupo de inseminación artificial superaron el peso de los corderos naturalmente concebidos, alcanzando valores significativamente superiores al final del período de crecimiento.

Figura 6. Comparación de las curvas de crecimiento de machos y hembras de corderos Merinos concebidos mediante inseminación artificial y monta natural con pesos predichos por el modelo de von Bertalanffy. (A) muestra la sección de la curva expandida en la figura.



Me, Merino; H, hembra; M, macho; IA, Inseminación artificial; MN, Monta natural.

A continuación, se calcularon los parámetros fisiológicos (**Tabla 4**) utilizando las curvas de mejor ajuste con el modelo von Bertalanffy, según fuesen concebidos los corderos merinos mediante inseminación artificial (IA) y apareamiento natural (MN).

Los corderos merinos concebidos a través del apareamiento natural tenían pesos al nacer más altos, pero los corderos concebidos artificialmente mostraron un mayor crecimiento compensatorio y un mejor rendimiento. Esto contrastó los resultados obtenidos por Ilić *et al.* (2013), quienes informaron mayores tasas de crecimiento corporal para los corderos de apareamiento naturales en todas las edades. Esto fue apoyado por el punto y la edad de inflexión más bajo de los corderos concebidos artificialmente y la mayor edad de madurez de los corderos concebidos naturalmente.

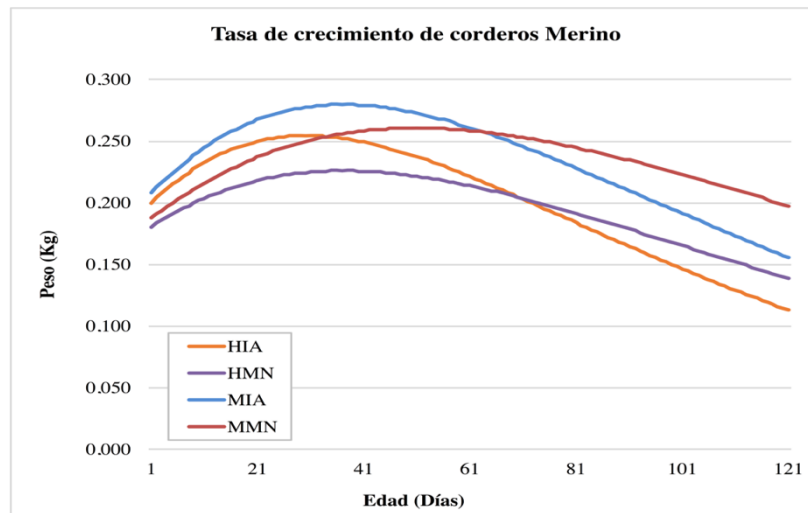
Tabla 4. Parámetros fisiológicos predichos por la curva de los corderos Merinos españoles obtenidos con inseminación artificial y monta natural, para ambos sexos.

Sexo-Tipo de Cubrición	Peso de Inflexión (kg)	Edad de Inflexión (días)	Edad de madurez	Grado de madurez
MeHIA	10.55	29.10	284	0.983
MeHMN	11.99	36.20	390	0.988
MeMIA	13.24	36.20	333	0.985
MeMMN	16.38	49.80	549	0.995
MeMMN	16.38	49.80	549	0.995

Me, Merino; H, hembra; M, macho; IA, Inseminación artificial; MN, Monta natural.

En la misma comparativa, la **Figura 7** se muestra las tasas de crecimiento encontradas en los corderos Merinos (machos y hembras) concebidos mediante inseminación artificial (IA) o monta natural (MN). Los animales concebidos con inseminación artificial mostraron las tasas de crecimiento máximo dentro de cada sexo, alcanzando valores máximos anteriores. Los machos concebidos a través de la monta natural mostraron la tasa de crecimiento más estable a lo largo del período de crecimiento.

Figura 7. *Tasas de crecimiento de corderos Merino (Me) concebidos mediante inseminación artificial y monta natural.*



H, hembra; M, macho; IA, Inseminación artificial; MN, Monta natural.

La tasa de crecimiento difirió entre los grupos en favor de la inseminación artificial. Esto sugiere que, a pesar de que el programa de cría todavía está en una fase inicial, los corderos concebidos artificialmente se seleccionaron de acuerdo con los criterios relacionados con el crecimiento. Los animales son elegidos para la reproducción asistida a través de un complejo proceso de selección, mientras que los carneros utilizados en el apareamiento natural solo se someten a un proceso de reemplazo dentro de cada rebaño. Este mayor crecimiento y rendimiento compensatorio puede convertirse eventualmente en una alternativa para mejorar el programa genético de cría Merina en el contexto cooperativo de OVISO.

3.5 Conclusiones

- Cuatro de los cinco modelos de curva de crecimiento probados en el presente estudio (Von Bertalanffy, Verhulst, Logistic y Gompertz) fueron adecuados para el estudio de crecimiento comercial en los tres grupos genéticos criados en un contexto cooperativo de OVISO (Merino español, Fleischschaf y corderos cruzados de Merino × Fleischschaf a 50%). Un quinto modelo (Brody) no convergió para ningún grupo.

- Las funciones más apropiadas para la cría comercial fueron el modelo von Bertalanffy para corderos Merino y el modelo Verhulst para corderos Fleischschaf y cruzados.

- A diferencia de las razas puras, los corderos cruzados no mostraron dimorfismo sexual en todos los parámetros derivados de las curvas, mostrando cierta proximidad entre sexos para algunos de ellos.

- Encontramos los mejores rendimientos de crecimiento en corderos Fleischschaf, seguidos por el Merino español. Por lo tanto, las mejoras genéticas pretendidas buscadas por cruzamiento (por ejemplo, complementariedades entre valores aditivos y / o heterosis basadas en el diferente grado de dominancia) no aparecen evidenciadas en todos los parámetros estimadas en este trabajo para corderos cruzados. Sugerimos que se recomiende una nueva estrategia de mejoramiento en el programa de mejoramiento y cría OVISO.

- El mejor rendimiento de los corderos Merinos concebidos artificialmente (IA) debería impulsar a los ganaderos a utilizar esta herramienta para promover la difusión genética de sementales mejorados, lo que demuestra la eficacia del programa genético en pureza.

- Los parámetros de curva podrían usarse como criterios de selección en el programa de cría. La edad de la inflexión, la tasa de crecimiento del peso, el valor asintótico y el grado de madurez tienen implicaciones importantes en la fisiología productiva de todos los grupos genéticos estudiados.

3.6 Bibliografía

- Aguilar, C., C. Friedli, and R. Canas. 1983. The growth curve of animals. *Agricultural Systems* 10: 133-147.
- Bahreini Behzadi, M., A. Aslaminejad, A. Sharifi, and H. Simianer. 2014. Comparison of mathematical models for describing the growth of Baluchi sheep. *Journal of Agricultural Science and Technology* 16: 57-68.
- Barajas, F. et al. 2007. Genetic improvement of Merino sheep: 25 years of selection in purity. In: Congreso Nacional de Zootecnia, 1., Madrid (España), 25-26 Oct 2007
- Bathaei, S. S., and P. L. Leroy. 1998. Genetic and phenotypic aspects of the growth curve characteristics in Mehraban Iranian fat-tailed sheep. *Small Ruminant Research* 29: 261-269.
- Bilgin, O., and N. Esenbuga. 2003. Parameter estimation in nonlinear growth models. *Hayvansal Üretim* 44: 81-90.
- Blasco, A. 1999. La descripción del crecimiento. Informe técnico.
- Blumberg, A. 1968. Logistic growth rate functions. *Journal of Theoretical Biology* 21: 42-44.
- Brody, S. 1945. Bioenergetics and growth; with special reference to the efficiency complex in domestic animals.
- Brown, J., H. Fitzhugh, and T. Cartwright. 1976. A comparison of nonlinear models for describing weight-age relationships in cattle. *Journal of Animal Science* 42: 810-818.
- Carolino, R., and L. Gama. 1993. Análise do crescimento corporal nas espécies pecuárias. *Veterinária Técnica Ano 3n 2*: 14-21.
- de Freitas, A. R. 2005. Curvas de crescimento na produção animal. *R. Bras. Zootec* 34: 786-795.
- DeNise, R., and J. Brinks. 1985. Genetic and environmental aspects of the growth curve parameters in beef cows. *Journal of Animal Science* 61: 1431-1440.
- Dyrmundsson, O. 1973. Puberty and early reproductive performance in sheep rams lambs. *Animal Breeding Abstracts (RU)* v. 41 (9) p. 419-430.
- Fitzhugh, H. 1976. Analysis of growth curves and strategies for altering their shape. *Journal of animal Science* 42: 1036-1051.
- Gbangboche, A. et al. 2011. Growth pattern of purebred West African Dwarf sheep and its crosses with the West African long legged. *Research Journal of Animal Sciences* 5: 6-13.
- Gbangboche, A., R. Glele-Kakai, S. Salifou, L. G. d. Albuquerque, and P. Leroy. 2008. Comparison of non-linear growth models to describe the growth curve in West African Dwarf sheep. *Animal* 2: 1003-1012.
- Goonewardene, L., R. Berg, and R. Hardin. 1981. A growth study of beef cattle. *Canadian Journal of Animal Science* 61: 1041-1048.
- Hamouda, M. B., and N. Atti. 2011. Comparison of growth curves of lamb fat tail measurements and their relationship with body weight in Babarine sheep. *Small ruminant research* 95: 120-127.
- Hossein-Zadeh, N. G. 2015. Modeling the growth curve of Iranian Shall sheep using non-linear growth models. *Small Ruminant Research* 130: 60-66.
- Ilić, Z. et al. 2013. Effect of mating method, sex and birth type on growth of lambs. *Biotechnology in Animal Husbandry* 29: 277-286.

- Keskin, I., B. Dag, V. Sariyel, and M. Gokmen. 2009. Estimation of growth curve parameters in Konya Merino sheep. *South African Journal of Animal Science* 39: 163-168.
- Lambe, N., E. Navajas, G. Simm, and L. Bünger. 2006. A genetic investigation of various growth models to describe growth of lambs of two contrasting breeds. *Journal of animal science* 84: 2642-2654.
- León, J. M., N. P. P. Macciotta, L. T. Gama, C. Barba, and J. V. Delgado. 2012. Characterization of the lactation curve in Murciano-Granadina dairy goats. *Small Ruminant Research* 107: 76-84.
- Loaiza-Echeverri, A. et al. 2013. Use of nonlinear models for describing scrotal circumference growth in Guzerat bulls raised under grazing conditions. *Theriogenology* 79: 751-759.
- Lupi, T., S. Nogales, J. León, C. Barba, and J. Delgado. 2015. Characterization of commercial and biological growth curves in the Segureña sheep breed. *animal* 9: 1341-1348.
- Malhado, C., P. Carneiro, P. Affonso, A. Souza, and J. Sarmento. 2009. Growth curves in Dorper sheep crossed with the local Brazilian breeds, Morada Nova, Rabo Largo, and Santa Inês. *Small Ruminant Research* 84: 16-21.
- MAPAMA. 2011. Programa de mejora de la raza ovina merina y merina (variedad negra) http://www.mapama.gob.es/es/ganaderia/temas/zootecnia/Programa_Mejora_Raza_Merina_Definitivo_tcm7-293460.pdf.
- McManus, C. et al. 2003. Curvas de Crescimento de Ovinos Bergamácia Criados no Distrito Federal. *R. Bras. Zootec* 32: 1207-1212.
- Menéndez-Buxadera, A., M. Valera, J. Serradilla, and A. Molina. 2003. Factores ambientales que afectan a la curva de crecimiento de corderos de la raza Merina. *Proc. X Jornadas sobre Producción Animal, Zaragoza, Spain*: 555-557.
- Nogueira, R., R. L. Pereira, and C. E. Solarte. 2008. Comparación de modelos no lineales para describir curvas de crecimiento en cuyes (*Cavia porcellus*) desde el nacimiento hasta la edad de sacrificio. *Livestock Research for Rural Development* 20.
- Posada, S. L., and R. Rosero Nogueira. 2007. Comparison of mathematical models: an application for evaluation of animal food. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias* 20: 141-148.
- Schiller, K., V. Grams, and J. Bennewitz. 2015. Analysis of growth and feed conversion in purebred and crossbred German Merinolandschaf lambs. *Archiv fuer Tierzucht* 58: 177.
- Souza, J., S. E. Bianchini, and E. SOBRINHO. 1994. Estimativa do peso de bovinos de corte, aos 24 meses, da raça Nelore, usando curvas de crescimento. *Revista Brasileira de Zootecnia* 23: 85-91.
- Tariq, M. M. et al. 2013. Comparison of non-linear functions to describe the growth in Mengali sheep breed of Balochistan.
- Thomas, M. S. et al. 2009. Using developmental trajectories to understand developmental disorders. *Journal of speech, language, and hearing research* 52: 336-358.
- Topal, M., M. Ozdemir, V. Aksakal, N. Yildiz, and U. Dogru. 2004. Determination of the best nonlinear function in order to estimate growth in Morkaraman and Awassi lambs. *Small Ruminant Research* 55: 229-232.
- Ulutaş, Z. et al. 2010. The effect of birth types on growth curve parameters of Karayaka lamb.
- Verhulst, P.-F. 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. correspondance mathématique et physique publiée par a. Quetelet 10: 113-121.

- Von Bertalanffy, L. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *The quarterly review of biology* 32: 217-231.
- Waheed, A. et al. 2016. Comparison of the non-linear models defining the growth of Thalli sheep under desert conditions. *Pakistan J. Zool* 48: 423-426.
- Winsor, C. P. 1932. The Gompertz curve as a growth curve. *Proceedings of the national academy of sciences* 18: 1-8.
- Zamani, P., M. Moradi, D. Alipour, and F. Ghafouri-Kesbi. 2016. Combination of B-Spline and Legendre functions in random regression models to fit growth curve of Moghani sheep. *Small Ruminant Research* 145: 115-122.

Capítulo 4

Cálculo de parámetros genéticos, estimación de valores de cría y valoración de tendencias genéticas en el programa interracial de mejora de OVISO

4.1 Resumen

En el presente capítulo se abordan tres objetivos relacionados con el desarrollo del programa de mejora genética interracial de la cooperativa OVISO, que son la estimación de parámetros genéticos de los criterios de selección cárnicos en la población; el cálculo de valores genéticos en los candidatos a reproductores para esos criterios y finalmente el estudio de tendencias genéticas y fenotípicas en el programa.

Se calcularon los parámetros genéticos y componentes de (co) varianza en los rasgos de pesos al nacimiento (PN), 30 días (P30), 45 días (P45) y 60 días (P60) de edad, y para las ganancias medias diarias desde el nacimiento hasta 30 (GMD_{0.30}), 45 (GMD_{0.45}) y 60 días (GMD_{0.60}) de la población Interracial ovina de la cooperativa OVISO. Los registros individuales de 9030 corderos de las poblaciones Merinas (7279), Fleischschaf (965) en pureza y cruzados de madre Merina y Padre Fleischschaf (786), fueron recolectados durante un período de 17 años en 25 ganaderías. Los componentes de (Co) varianzas y los parámetros genéticos correspondientes se estimaron con un Modelo Animal incluyendo efectos maternos y ambientales permanentes bajo el método de Máxima Verosimilitud Restringida utilizando el programa MTDFREML. Las estimaciones de heredabilidad directa (h^2_d) para PN, P30, P45, P60, GMD_{0.30}, GMD_{0.45} y GMD_{0.60} fueron de 0.14, 0.26, 0.46, 0.49, 0.52, 0.63 y 0.52, respectivamente. Las estimaciones de heredabilidad materna (h^2_m) fueron 0.12, 0.14, 0.12, 0.16, 0.13, 0.28 y 0.16, respectivamente. Las correlaciones entre efectos directos y maternos (r_{dm}) fueron negativas para pesos y ganancias, excepto para los pesos PN y P30. Los efectos ambientales permanentes (C_p) representaron el 18% de la varianza fenotípica para PN, para el resto de rasgos de pesos y ganancias no fueron significativos. Los resultados mostraron que las influencias maternas sobre los rasgos estudiados aumentaron a medida que el cordero avanzaba en edad. Como segundo objetivo, se estimó los valores genéticos (VG) de la población, además de elaborar los rankings de sementales de Merino y Fleischschaf calculados a partir de un índice genético combinado (ICO_{Me} y ICO_{Flei}) para cada raza pura.

Y, por último, son estimadas las tendencias genéticas y fenotípicas para los caracteres de pesos. Las tendencias genéticas directas para PN, P30, P45 y P60 fueron -0.001, 0.038, 0.018, -0.010 kg/año, respectivamente. Las tendencias genéticas directas fueron significativas ($P < 0.001$) para todos los rasgos con la excepción de P60. Las tendencias genéticas maternas para PN, P30, P45 y P60 fueron -0.000, 0.007, 0.002, 0.003 kg por año, respectivamente. La tendencia genética materna solo fue significativa ($P < 0.001$) para P30. Las tendencias fenotípicas para PN, P30, P45 y P60 fueron 0.058, 0.059, 0.036 y 0.226 kg/año, respectivamente. Las tendencias fenotípicas fueron todas significativas ($P < 0.001$). En esta primera evaluación genética, las ganancias genéticas anuales para los efectos genéticos aditivos directos y maternos de los rasgos estudiados fueron bajas. Por lo tanto, identificando como principal causa la falta de selección adecuada, basada principalmente en características fenotípicas. Con lo que el grupo cooperativo OVISO ha puesto en marcha su programa interracial de mejora y cría, mediante la selección de machos mejorantes Merinos y Fleischschaf.

Palabras clave: heredabilidad, tendencias, peso corporal, Merino, Oveja,

Abstract:

This chapter addresses three objectives related to the development of the interracial breeding program of the OVISO cooperative, which are the estimation of genetic parameters of meat selection criteria in the population; the calculation of genetic values in the stud candidates for such criteria and, finally, the study of genetic trends and phenotypes in the program.

We calculated genetic parameters and components of (co) variance from the features of weight at birth (PN), at 30 days (P30), at 45 days (P45) and at 60 days (P60) of age, and for the daily average gains from birth to 30 (GMD_{0-30}), to 45 (GMD_{0-45}) and to 60 days (GMD_{0-60}) in the Interracial sheep population of the cooperative OVISO. Individual records of 9030 lambs from the Merino (3269), Fleischschaf (365) in purity and Merino mother and Fleischschaf father crossed (5396) populations, were collected over a period of 17 years at 25 farms. The components of (Co) variances and corresponding genetic parameters were estimated with an Animal model including maternal and permanent environmental effects under the method of maximum restricted likelihood using the program MTDFREML. Estimates of direct heritability (h^2_d) for PN, P30, P45, P60, GMD_{0-30} , GMD_{0-45} and GMD_{0-60} were 0.14, 0.26, 0.46, 0.49, 0.52, 0.63 and 0.52, respectively. Estimates of maternal heritability (h^2_m) was 0.12, 0.14, 0.12, 0.16, 0.13, 0.28 and 0.16, respectively. Correlations between direct and maternal effects (r_{am}) were negative for the different weight measures and gains, except for PN and P30 weight. Permanent environmental effects (C^2) represented 18% of the phenotypic variance for PN, for the rest of features of weight measures and gains were non-significant. The results showed that maternal influences on the studied traits increased as the lamb progressed in age.

As second and third objective, estimated breeding values (BV) of the population, as well as the development of stud rankings of the Merino and Fleischschaf rams calculated from a combined genetic index (ICO_{ME} and ICO_{Flei}) for each purebred.

And, finally, genetic and phenotypic trends for characters of weights are estimated. For PN, P30, P45 and P60 direct genetic trends were - 0.001, 0.038, 0.018, - 0.010 kg/year, respectively. Direct genetic trends were significant ($P < 0.001$) for all traits except for P60. Maternal genetic trends for PN, P30, P45 and P60 were -0.000, 0.007, 0.002, 0.003 kg per year, respectively. The maternal genetic trend was significant ($P < 0.001$) for P30. Phenotypic trends for PN, P30, P45 and P60 were 0.058, 0.059, 0.036 and 0.226 kg/year, respectively. Phenotypic trends were all significant ($P < 0.001$). In this first breeding evaluation, annual genetic gains for direct and maternal additive genetic effects of the studied traits were low, what highlighted the lack of adequate, mainly based on phenotypic characteristics selection as the main cause. Hence, the OVISO cooperative group has launched its interracial of breeding, through the selection of Merino and Fleischschaf breeding males.

Keywords: heritability, trends, bodyweight, Merino, Sheep,

4.2 Introducción

El mejoramiento genético animal consiste en la identificación de individuos superiores para unas características de interés económico dentro de las poblaciones para ser utilizados como los reproductores responsables de producir la siguiente generación, induciendo así un progreso genético continuo. Por lo tanto, la mejora utiliza la variación genética existente para aumentar la presencia de los genes de interés, llevando así a la población en la dirección deseada mediante una correcta selección.

El interés de evaluar genéticamente a los individuos de una población se debe a que un animal mejorante va a transmitir sus características a la descendencia, siendo por tanto la identificación de aquellos individuos superiores genéticamente, la que nos permite mejorar la eficacia de producción de nuestra población generación tras generación.

Por ello, para incrementar la eficiencia del crecimiento de los corderos, es indispensable como primer paso en un programa de mejora, identificar a los sementales sobresalientes genéticamente en caracteres de crecimientos (Hinojosa-Cuéllar et al., 2009) con el fin de obtener avances de la productividad.

No obstante, el principal problema que existe en la selección, es la identificación de los individuos genéticamente superiores, puesto que el mérito genético no se puede apreciar a simple vista en poblaciones especializadas, y es difícil realizar pruebas de progenie individuales de los progenitores (Rashidi et al., 2008).

En España, la mejora genética de las poblaciones de raza pura se produce a través de programas específicos que son aprobados y controlados por la Administración, y desarrollados por las pertinentes asociaciones de criadores reconocidos. Estableciéndose por tanto un modelo de gestión privada con supervisión de la administración. Cuatro razas autóctonas y una asociación compuesta por varias razas foráneas, tienen aprobados sus programas de mejora genética en el ovino cárnico Español, siendo las razas autóctonas la Merina, Rasa Aragonesa, Segureña y Navarra. Por su parte la Asociación de Ovinos Precoces está compuesta por las razas foráneas Merino Precoz, Landschaf, Merino Fleischschaf, Ile de France, Berrichon du Cher y Charmoise.

La última actualización de los planes de mejora, corresponde al Real Decreto 2129/2008, de 26 de diciembre, por el que se establece el Programa Nacional de Conservación, Mejora y Fomento de las razas Ganaderas de aplicación nacional de la directiva comunitaria europea, Decisión de la Comisión 90/256/CEE, de 10 de Mayo de 1990. En esta legislación se establecen los métodos de control de los rendimientos y de evaluación del valor genético de los reproductores. Con estas decisiones se pretende homologar los métodos de valoración de reproductores de raza pura existentes en los estados miembros. Los programas de mejora de la raza Merina (MAPAMA, 2011) y de las razas de ovinos precoces (MAPAMA, 2012), fueron aprobados el 11 y 9 de abril del 2012, respectivamente.

Los programas de mejoras de las razas ovinas de carne, persiguen la predicción de valores genéticos aditivos de los criterios de selección vinculados a la carne, dentro de cada objetivo de mejora, siendo la base de todo y una etapa indispensable de procesos de selección, la recogida de información productiva y genealógica, (Gama, 2002). La selección en pureza es la que centra toda la base de selección en el control de los

individuos y/o familiares dentro de una población determinada (Wei and Van der Steen, 1991).

Actualmente está bien establecido como método de evaluación genética el BLUP modelo animal (BLUP-MA), basado en la mejor predicción lineal insesgada (Simianer, 1994). La utilización del método BLUP-Modelo Animal, es la metodología estándar de evaluación genética en todas las especies y tipos de producción (Da Gama, 2002), porque tiene en cuenta conjuntamente factores genéticos y no genéticos que determinan los efectos que influyen sobre la producción, por medio de los modelos lineales mixtos (Carabano and Alenda, 1990; Wiggans, 1990).

El progreso genético se consigue aplicando selección a partir de valores genéticos estimados mediante el método BLUP, en combinación con altas tasas de reposición (Olivier et al., 1995). De igual forma, Synman *et al.* (1996) indica que, la respuesta a la selección puede aumentarse sustancialmente, si la selección se basa en los valores genéticos de los reproductores obtenidos con la misma metodología BLUP. Al igual que abalan algunos trabajos publicados en raza Merino con este método (de Klerk and Heydenrych, 1990; Jurado et al., 1994; Olivier et al., 1995; Wuliji et al., 2001; Ozcan et al., 2005).

Tanto el programa de mejora del Merino Español como el de los Ovinos Precoces, realizan sus evaluaciones genéticas con metodología BLUP-Modelo Animal, valorando los mismos factores no genéticos, a saber:; ganadería, año de nacimiento, época, sexo, tipo de parto, y edad de la madre; sin embargo, difieren en cuanto a los criterios de selección, ya que los criterios del programa de mejora oficial de la raza Merina se basan en el peso a los 75 días y las ganancias medias diarias de 30 a 75 días y de 0 a 30 días, esta última como indicadora de la capacidad maternal (MAPAMA, 2011); mientras que en los ovinos precoces los criterios de selección son el peso a los 30 días y la ganancia media diaria 30-70 días, valorando con este último la aptitud para cruzamiento en rebaños testigos (Espinosa de los Monteros E., 2001; MAPAMA, 2012). La raza merina prima los valores genéticos directo y materno, mientras que las razas precoces se centran en los valores genéticos aditivos directos.

La intención con la evaluación con la metodología BLUP-Modelo Animal según la FAO (FAO, 2010), es emplear toda la información funcional disponible, incluyendo registros diarios individuales, registros de animales cruzados y correspondientes a un amplio abanico geográfico, para valorar a todos los animales presentes en el pedigree.

Algunos autores (Fogarty et al., 1994; FAO, 2010) aconsejan incluir en las evaluaciones varias poblaciones, para proporcionar valores de parámetros más fiables que las obtenidas de evaluar genéticamente una sola población, siempre que haya estabilidad entre las poblaciones y buenas conexiones genéticas. Y en este sentido Fogarty *et al.* (2003), afirma que las poblaciones de ovejas Australianas pueden tener diferentes parámetros genéticos.

Sin embargo, una de las principales limitaciones de los programas de cría de ganado ovino cárnico en pureza es que, la selección se realiza en poblaciones puras (Ibáñez-Escriche et al., 2009), pero el objetivo real es mejorar el rendimiento de los animales cruzados.

A finales del siglo XIX algunos autores (Wei and Van der Steen, 1991; Lo et al., 1993; Elzo, 1994) ya propusieron que, para obtener un progreso genético en el

cruzamiento, debe hacerse la selección combinada de animales puros y cruzados. Es siempre más óptima que la selección independiente de las poblaciones puras (Wei and Van der Steen, 1991), y dando como resultado mayores respuestas en el rendimiento de los animales cruzados (Bijma and Van Arendonk, 1998). Cabe destacar que, dentro del programa de mejora de ovinos precoces se realizan valoraciones de la aptitud del cruzamiento en rebaños testigos de raza Merina (Espinosa de los Monteros E., 2001; MAPAMA, 2012), basándose en simples controles de rendimientos del hibridaje, sin incluir esta información fenotípica en las evaluaciones genética.

En España, la práctica de cruzamientos principalmente de hembras merinas con machos precoces es una realidad instaurada, aunque Hernández and Cuéllar (2015) indican que para que sea efectiva la mejora de la productividad mediante el cruzamiento, es indispensable identificar individuos mejorantes en ambas razas mediante la estimación de parámetros genéticos de crecimiento, con el objetivo de que se produzca la máxima manifestación de la heterosis y complementariedad aditiva entre las características de las razas, idea que comparte el grupo OVISO, incluyendo por tanto en la matriz de evaluación genética información productiva y genealógica de individuos adultos y corderos Merinos y Fleischschaf en pureza, y de corderos cruzados.

En los programas de mejora es necesario el conocimiento de los parámetros genéticos propios de la población, para planificar los objetivos de cría efectivos e integrarlos dentro de una planificación eficaz del mejoramiento (Bolormaa et al., 2017).

Los objetivos de cría para razas derivadas del Merino de aptitud maternal y de doble propósito (Fogarty et al., 1992; Fogarty and Gilmour, 1993) se basan en la mejora de los rasgos de reproducción, el crecimiento y la producción de lana (Brash et al., 1994).

Se podría objetar que para la estimación de estos parámetros genéticos y, en particular, las correlaciones genéticas se requieren grandes volúmenes de datos. De la cantidad y calidad de los registros de rendimientos disponibles dependerá la precisión de las estimaciones.

Por la evaluación de la heredabilidad, la variación genética y la covarianza, los genetistas pueden determinar si un rasgo en particular se puede mejorar por la selección, por la mejora de las prácticas en el programa, o ambos. En concreto, la estimación de covarianza con el tiempo de inicio del programa es necesario, para verificar la influencia del conjunto de actuaciones como pueden ser: cambio de directiva, gestión, aumentó del número de ganaderías y su tamaño, la importación de nuevas sementales en los centros de inseminación, y puedan haber provocado una desviación del progreso genético. Parra-Bracamonte *et al.* (2007) mencionan que conocer la tendencia genética de la población, nos ayuda a entender el progreso genético conseguido a lo largo de los años, así como la tasa de mejora genética desde la aplicación del programa de mejora (Bosso et al., 2007), y corregir si fuese necesario cualquier desviación del objetivo inicial.

Los avances en los procedimientos de cálculo y el desarrollo de paquetes de software que aplican modelos animales en ovino, han dado lugar a una amplia gama de trabajos de estimación de parámetros genéticos. Además de permitir la estimación de parámetros adicionales como componentes de la varianza, la heredabilidad materna, los efectos ambientales permanentes y la correlación entre los efectos genéticos directos y maternos (Fogarty, 1995).

El primer trabajo de revisión de parámetros genéticos en el ovino fue realizado por Fogarty (1995), para una amplia gama de características productivas. Posteriormente, dos informes más recientes han recopilado estimaciones genéticas de Merinos australianos especializados en rasgos de lana (Ponzoni and Fenton, 2000) y carne (Clarke et al., 2003). Y las revisiones más reciente de Safari and Fogarty (2003) y Safari *et al.* (2005), quienes examinaron y agruparon las estimaciones de los parámetros genéticos para los rasgos de producción en diferentes razas ovinas, informando sobre medias ponderadas de estimaciones de heredabilidad, así como correlaciones genéticas y fenotípicas recogidas de la literatura.

En estas revisiones se aprecia que muchos autores aconsejan aplicar en las estimaciones del ovino de carne, un Blup modelo animal con efectos maternos, al existir una marcada influencia materna sobre el carácter de peso a evaluar, puesto que las estimaciones se miden a edades muy tempranas en los individuos. Teniendo en cuenta solamente los factores genéticos, el peso hasta el destete de un cordero es función de la propia habilidad del individuo para crecer, expresada en el Componente Directo, y la producción de leche y habilidad materna de la madre, ambas características determinantes en el Componente Materno.

Las características maternas, están correlacionadas genéticamente con la viabilidad de los corderos, la duración y dificultad del parto, la capacidad de lactación y de la habilidad de cría (Hinch, 1997), Por tanto, si tenemos en cuenta que algunas de las conductas maternas que desempeñan un papel en la supervivencia del cordero estén bajo control genético (Cloete et al., 1998a), comprendemos que varios estudios confirmen la importancia de incluir el efecto materno en el modelo genético (Mortimer and Atkins, 1995; Maniatis and Pollott, 2003; Safari et al., 2007), con la intención de que no se produzca una sobreestimación de los parámetros y valores genéticos en el componente genético directo. No obstante, existe variación en la expresión de la habilidad materna dentro y entre razas, reportándose heredabilidades de bajas a moderadas en las distintas poblaciones (Ahlberg, 2016).

En España, el carácter maternal, se selecciona por parte de los ganaderos de forma subjetiva a nivel intra-rebaño, eliminando directamente las madres negativas y las de menor aptitud lechera, lo que valoran indirectamente teniendo en cuenta la ganancia media diaria del cordero desde el nacimiento hasta el destete. Con respecto a esta etapa Sierra *et al.* (1998), en Merino Español encontraron una heredabilidad de 0.38 para el peso a 30 días, mientras que para el carácter ganancia media diaria de 30 a 60 días, fue de 0.40. Años posteriores igualmente en Merino Español, se reportan valores de heredabilidades para efectos directos de 0.106 a 0.154 y para efectos maternos de 0.042 a 0.110 (Molina Alcalá et al., 2008). Mientras que en razas doble propósito (carne-lana), se informan valores medios de heredabilidades de caracteres de crecimiento de 0.25, 0.31 y 0.57 (Fogarty, 1995).

A nivel mundial gran parte de la bibliografía Merina, es referente al Merino Australiano, mencionándose estimaciones de parámetros genéticos (Fogarty, 1987; Ponzoni and Fenton, 2000; Pitchford et al., 2003; Safari et al., 2007), con respecto a las heredabilidades informan de un rango de heredabilidad directa 0.42 a 0.60 y de 0.01 a 0.08 heredabilidad materna para rasgos de vellón, y para caracteres de peso al nacer, al destete y a edades cercanas al año de vida oscilan entre 0.18 a 0.36 y 0.07 a 0.19, respectivamente.

Dwyer and Lawrence (1998) sugirieron que enfocar la selección exclusivamente para las características del crecimiento y la producción en sí, conduciría a una reducción en la capacidad materna, a menos que estos efectos estén incluidos en los objetivos de mejora. En relación a esto, Ahlberg (2016), indica que las razas criadas en sistemas de producción intensificados han perdido más habilidad materna que aquellas que han sido criadas extensivamente. Por tanto, esto podría implicar que nuestros sistemas de crías actuales intensificados para los rasgos de producción y crecimiento, sin incluir el comportamiento materno, podrían provocar un declive en la aptitud materna de las ovejas.

En el presente capítulo se llevó a cabo un profundo estudio de Genética Cuantitativa sobre los caracteres de peso y crecimiento observados en los individuos incluidos en el núcleo de control productivo de OVISO incluidos en su programa de mejora cooperativa.

Se han tenido en cuenta ciertas premisas o recomendaciones citadas en esta introducción; en primer lugar, contempla el fenotipo de corderos cruzados para valorar genéticamente las reproductoras merinas especialmente por su habilidad materna y su complementariedad con la raza Fleischschaf, en segundo lugar, tiene en cuenta la mejora genética de ambas razas puras con distintos índices de selección combinados, uno para la población Merina y otro para población Fleischschaf. Y por último lugar, se utiliza la inseminación artificial con sementales Merinos y Fleischschaf como herramienta de conexión genética entre ganaderías y entre razas, comparando controles productivos de la descendencia pura y cruzada. En este estudio se contemplan tres fases; la primera estima los parámetros genéticos en la población; la segunda se centra en la obtención de valores genéticos; y la tercera hace una evaluación retrospectiva de tendencias genéticas y fenotípicas, para comprobar el comportamiento de la población bajo la selección masal aplicada hasta el inicio del presente programa cooperativo inter-rebaño.

4.3 Material y Métodos

El conjunto de los datos incluidos en el presente estudio fue de 12466 animales desde el 2000 hasta el 2017, pertenecientes a 25 ganaderías involucrados en el núcleo de selección de Ovis SCL (**Tabla 1**). Los registros individuales de 9030 corderos de las poblaciones Merinas (7279), Fleischschaf (965) en pureza y cruzados de madre Merina y Padre Fleischschaf (786). Los registros individuales incluyeron: la ganadería, la fecha de nacimiento, la genealogía, y la información productiva. En el programa cooperativo se ha empleado la inseminación artificial en las ganaderías del núcleo, con sementales Merinos y Fleischschaf, con el objetivo de establecer conexiones genéticas inter-rebaño, realizando personalmente un total de 4420 Inseminaciones.

Tabla 1. Poblaciones controladas en cada ganadería teniendo en cuenta el sistema de cubrición.

Ganaderías	Monta			Inseminación		
	Natural (MN)		Flei	Artificial (IA)		
	Me	C		Me	C	lei
AG**	X			X		X
AR*		X				
AL*	X					
AP*	X			X		
CA*				X		
CC*	X			X		
CG*	X					
CH*				X		
CJ*				X		
CM*				X		
CR*	X			X		
CH*	X					
DC**	X			X		X
DH*	X			X		
DI*	X			X		
DL*	X			X		
FC*	X			X		
FF**	X			X		X
FH*				X		
FL***	X	X	X	X	X	X
HC*				X		
HF**				X		X
HM*				X		
HR*				X		
VO**	X			X		X

Controles según grupo genético: *Cruzado; *Merino; **Merino puro y Cruzado; ***Merino y Fleischschaf en pureza, y Cruzado.

Un total de 12466 animales estaban presentes en el pedigree y por tanto formaron la matriz de parentesco, de los cuales 3926 no tenían genealogía conocida y eran considerados fundadores, 2341 individuos disponían de información de padre y madre, 6193 animales únicamente disponían información de madre y 9 tenían solamente padre conocido.

Los controles individuales de peso, presentaron mucha variación entre ganaderías por lo que se corrigió mediante la tipificación de los pesos de los corderos al nacimiento (PN) y a los 30 (P30), 45 (P45) y 60 (P60) días de edad, considerados como pesos al nacimiento, destete precoz, destete tardío y sacrificio. Las pesadas en fechas reales fueron tipificadas a los días mencionados utilizando el método de normalización de pesos ajustados a edad fija (Gama et al., 2004), que permite convertir el peso de los animales a una edad determinada (*IDP*), admitiendo que los animales tienen un peso medido a una determinada edad (*PDO*), que la edad del animal en el peso medido es (*IDD*) y que existe un peso medido en el control anterior (*IDPA*) obtenido a la edad en el control anterior (*IDPA*). La expresión sería de la siguiente forma:

$$\text{Peso ajustado a una edad: } PDO + \frac{PDO - PDA}{IDD - IDPA} * (IDP - IDD)$$

Donde:

- *PDO*: Peso medido a una determinada edad
- *PAD*: Peso medido en el control anterior
- *IDPA*: Edad en el control anterior
- *IDP*: Edad en la que se quiere tipificar

Las ganancias medias diarias de crecimiento; $GMD_{0,30}$, $GMD_{0,45}$ y $GMD_{0,60}$, estimadas a partir de los pesos PN, P30, P45 y P60, han sido calculadas restando los pesos respectivos y dividiendo la diferencia obtenida por el número de días entre pesos. De acuerdo con Salah and Galal (1968) esta expresión sería de la siguiente manera:

$$\text{Ganancia Media Diaria (Gmd): } \frac{Peso_2 - Peso_1}{Día_2 - Día_1}$$

Donde los Días,- Días, representa el intervalo en días entre las dos pesadas.

4.3.1 Estimación de los parámetros genéticos

Los pesos y crecimientos se analizaron mediante un modelo animal, con efectos maternos, que incluye los efectos fijos x combinación ganadería-año-época; grupo genético del cordero, tipo de parto, sexo del cordero y edad de la madre en el parto (covariable lineal y cuadrática) además de los siguientes efectos aleatorios: el efecto genético aditivo directo (σ_a^2), el efecto genético aditivo materno (σ_m^2), y efecto ambiental permanente (σ_c^2).

La ecuación del modelo mixto que incluye efectos fijos y aleatorios, queda representada como:

$$Y_{ijklmnopqs} = \mu + rHAE_{ijk} + M_l + B_m + T_o + S_p + b * Ed_{ijklmnopqs} + \beta * N_{ijklmnopqs} * a_q + m_r + c_s + E_{ijklmnopqs}$$

Donde;

$Y_{ijklmnopqs}$ = peso y/o crecimiento del cordero n , que nació en la ganadería i , el año j , en la época de nacimiento k , según forma de cubrición l , el grupo genético de cordero m , en un tipo de parto o y que es de sexo p .

μ = la media de todos los pesos y/o crecimientos estudiados.

$rHAE_{ijk}$ = efecto de la interacción ganadería-año-época (25 ganaderías, 17 años y 4 estaciones).

M_l = efecto Forma de Cubrición (2 niveles: Inseminación artificial y Monta Natural)

B_m = efecto Grupo genético del cordero (3 niveles: Merino, Cruzado, Fleischschaf).

T_o = efecto Tipo de parto (3 niveles: simple, doble y triple o más).

S_p = efecto Sexo del cordero. (2 niveles: machos y hembras).

$b * Ed_{ijklmnopqs}$ = efecto de la regresión lineal con la edad de la madre.

$\beta_2 Ed_{ijklmnopqs}$ = efecto de la regresión cuadrática con la edad de la madre.

a_n = efecto genético aditivo directo del cordero n , con media = 0 y varianza = σ_a^2 .

m_n = efecto genético aditivo materno de la madre del cordero n , con media = 0 y varianza = σ_m^2 .

c_p = efecto ambiental permanente que es común a todos los corderos n destetados por la misma oveja p , con media = 0 y varianza = σ_c^2 .

$E_{ijklmnopqs}$ = al efecto aleatorio residual de todos los factores no explicados por el modelo, con media = 0 y varianza = σ_e^2 .

Por otra parte, se utilizó la ecuación del modelo mixto de Henderson (1975), para realizar la evaluación genética y el cálculo de los valores genéticos individuales, que se describe a continuación:

$$y = Xb + Za + Zm + Zc + e,$$

Donde;

Y = vector de observaciones ($n \times 1$) que contiene los pesos y crecimientos de todos los corderos.

b = vector que contiene todos los efectos fijos citados anteriormente; b : vector de soluciones para efectos fijos (año y época de nacimiento, sexo, número de parto que para efectos de la evaluación genética se agruparon como 1, 2, y 3 ó más partos).

X = matriz de incidencias que relaciona el dato de un determinado cordero con los efectos fijos.

Z y Z = matrices de incidencia de los efectos aleatorios, que relacionan el dato con el valor genético directo del cordero y el valor genético materno de su madre respectivamente.

a y m = vectores de soluciones para los efectos genéticos directos y maternos respectivamente donde se incluyen todos los individuos a evaluar.

Z = matriz de incidencias de los efectos permanentes, que relaciona los efectos ambientales permanentes con corderos pesados.

c = vector de soluciones para los efectos ambiente permanente.

e = valores residuales.

Las ecuaciones del Modelo Mixto (EMM) (Henderson, 1963; Henderson, 1973; Henderson, 1984), que se encuentran ligando al modelo BLUP-MA, derivaron como resultado del análisis de varianza y covarianza de acuerdo con el modelo animal con efectos maternos descrito anteriormente, se expresan de la siguiente manera:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Za & X'Zm & X'Zc \\ Z'aX & Z'aZa + A^{-1}\alpha_1 & Z'aZm + A^{-1}\alpha_2 & Z'aZc \\ Z'mX & Z'mZa + A^{-1}\alpha_2 & Z'mZm + A^{-1}\alpha_3 & Z'mZc \\ Z'cX & Z'cZa & Z'cZm & Z'cZc + 1\alpha_4 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b \\ \hat{a} \\ m \\ \hat{c} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'ay \\ Z'my \\ Z'cy \end{bmatrix}$$

Matriz de Coeficientes Incógnitas

Donde $X'X$ y $Z'X$ representan a la matriz de incidencia de los efectos fijos, $X'Z$ y $Z'Z$ a la matriz correspondiente a efectos aleatorios; A^{-1} es la inversa de la matriz de covarianzas de u (matriz de parentesco inversa); las alfas (α); representan el cociente de las varianzas del error y la varianza aditiva directa (α_1), la covarianza genética entre efecto directo y materno (α_2), la varianza aditiva materna (α_3), y la varianza del efecto permanente o ambiental materno (α_4)., b y \hat{u} son los vectores para las predicciones de los efectos fijos y aleatorios respectivamente y, $X'Y$, $Z'Y$ representan la matriz correspondiente a los valores fenotípicos. A continuación, se predicen los valores reales aleatorios (\hat{u}), a partir de una función lineal con datos y , de modo que la diferencia que se obtenga entre el verdadero valor y el valor predicho sea la mínima. Resuelto el sistema de ecuaciones con el mínimo error, obtenemos como resultado el BLUP y el BLUE para los valores de \hat{u} y b , respectivamente.

La estructura empleada en el estudio de la (co)varianza de los efectos aleatorios respecto de las características de crecimiento evaluadas fue de la siguiente forma:

$$V \begin{bmatrix} a \\ m \\ c \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & A\sigma_{am} & 0 & 0 \\ A\sigma_{am} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I_{pe}\sigma_c^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I_n\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

Donde;

A = numerador de la matriz de parentesco genético aditivo.

I_{pe} y I_n = matrices de identidad de tamaño igual al número de madres (c) y registros (n).

σ_a^2 = varianza genética aditiva directa.

σ_m^2 = varianza aditiva genética materna.

σ_{am} = covarianza entre los efectos genético aditivo directo y materno.

σ_c^2 = varianza ambiental permanente.

σ_e^2 = varianza residual.

La resolución de este sistema de ecuaciones y la estimación de los parámetros genéticos se ha efectuado, a través de los componentes de varianza calculados para cada rasgo por separado, con procedimientos de máxima verosimilitud restringida sin derivativos (REML) utilizando el programa MTDFREML (Boldman, 1995).

4.3.2 Evaluación genética

4.3.2.1 Predicción de los valores genéticos (VG)

Una vez estimados los parámetros genéticos se procedió a la estima de los valores genéticos (VG) de la población.

El modelo aplicado fue el mismo aplicado anteriormente; un Modelo Animal con efectos Maternos, donde se consideró los efectos Aleatorios: valores genéticos directos y maternos, efecto ambiental permanente, junto con los efectos Fijos: Combinación ganadería-año-época; grupo genético del cordero, tipo de parto, sexo del cordero y edad de la madre en el parto (covariable lineal y cuadrática).

Mediante el modelo mencionado anteriormente aplicado para cada una de las variables de pesos y ganancias medias diarias, se ha obtenido un valor genético directo (VGD) y valor genético materno (VGM), con sus correspondientes fiabilidades. Las variables consideradas fueron las siguientes:

Variables de Pesos (P):

- VGDPN y VGMPN – Valor genético directo y materno de peso al nacimiento.
- VGPD30 y VGMP30 – Valor genético directo y materno de peso a los 30 días.
- VGDP45 y VGMP45 – Valor genético directo y materno del peso a los 45 días.
- VGDP60 y VGMP60 - Valor genético y materno del peso a los 75 días.

Variables de Ganancia media diaria (G):

- VGDG0-30 y VGMG0-30: Valor genético directo y materno del crecimiento de 0 a 30 días.
- VGDG0-45 y VGMG0-45: Valor genético directo y materno del crecimiento de 0 a 45 días.
- VGDG45-60 y VGMG45-60: Valor genético directo y materno del crecimiento de 45 a 60 días.
- VGDG0-60 y VGMG0-60: Valor genético directo y materno del crecimiento de 0 a 60 días.

El valor genético directo (VGD), hace referencia al valor de cría del animal, informando de la superioridad o inferioridad de su potencial genético aditivo de crecimiento propio y en relación de la descendencia de ese semental con respecto a otros sementales evaluados. Sin embargo, el valor genético materno (VGM), nos informa de la capacidad que tiene el semental de transmitir a sus hijas unas capacidades genéticas aditivas maternas, como por ejemplo aptitud maternal, producción y calidad lechera, persistencia en días de lactación, ect...

Se estimó la precisión (correlación entre el valor genético aditivo real y el predicho, RAP) de los valores genéticos, para las variables de pesos (RAPVGDPN, RAPVGMPN, RAPVGPD30, RAPVGMP30, RAPVGDP45, RAPVGMP45, RAPVGDP60 y RAPVGMP60), y para las ganancias medias diarias (RAPVGDG0-30, RAPVGMG0-30, RAPVGDG0-45, RAPVGMG0-45, RAPVGDG45-60, RAPVGMG45-60, RAPVGDG0-60 y RAPVGMG0-60).

La fiabilidad refleja la precisión de los valores genéticos obtenidos. Este valor presenta un rango de 0 a 1, y cuanto mayor valor se corresponde con mayor precisión en la predicción del valor genético. Este valor depende de algunos factores como son: cantidad y calidad de la información, número de descendientes del semental y número de ganaderías en las que ha tenido descendencia, valoración genética del padre, madre, hermanas/os, ect., además de la heredabilidad del carácter (directo o materno). Por tanto, la fiabilidad mide esta cantidad y calidad de la información, y proporciona un valor máximo de 1.

4.3.2.2 Ranking de Sementales según índice genético combinado (ICO)

Una vez realizada la evaluación genética global de los reproductores utilizando la metodología BLUP modelo animal, se han identificado los mejores sementales para cumplir los objetivos del programa de cría y mejora del grupo cooperativo.

La selección de los sementales fue realizada por medio de un índice genético combinado (ICO) que recoge los criterios de selección deseados por la cooperativa, y definido por el grupo de investigación (AGR-218) del Departamento de Genética de la Facultad de Veterinaria de la Universidad de Córdoba.

El índice genético combinado recoge de forma ponderada el mérito genético de los animales, estableciéndose un ICO para la población de sementales Merinos (1) y otro para la población de sementales Fleischschaf (2). Para el cálculo del valor del índice, se combinan las variables de componente materno a los 45 días (VGMP45) y componente de crecimiento directo a los 60 días (VGDP60), y que se desarrolla atendiendo a la siguiente estructura:

$$ICO_{Merino} = a * VGMP45 + b * VGP60 \quad (1)$$

$$ICO_{Fleischschaf} = b * VGMP45 + a * VGP60 \quad (2)$$

Los coeficientes de ponderación a y b , se considera que recogen los objetivos de selección deseados para cada raza dentro del Programa Interracial. Con estos índices se pretende realizar una selección moderada para el carácter de crecimiento donde no se produzca un detrimento de la actitud maternal en ambas razas, dada su asociación genética negativa.

Para evitar este problema, se consideró adecuado invertir los coeficientes para potenciar el crecimiento y la aptitud maternal en ambas razas, dando un mayor coeficiente (a) al componente materno en los sementales Merinos y al componente directo en los sementales Fleischschaf, favoreciendo así su complementariedad.

4.3.3 Estimación de tendencias genéticas y fenotípicas

La tendencia genética depende, de varios factores como son: el método de valoración genética utilizado, el tipo de información incluida en el modelo, el método de agrupar los animales por su base genética, y los valores de los componentes de la varianza que se utilizan en el análisis. Parra-Bracamonte *et al.* (2007) mencionan que conocer la tendencia genética de la población, nos ayuda a entender el progreso genético conseguido en la mimas a lo largo de los años, y corregir si fuese necesario cualquier desviación de lo esperado. Así mismo la tendencia genética, puede calcularse promediando los valores genéticos de los animales que han nacido en un año específico, mediante la regresión de estas medias anuales sobre cada uno de los periodos de tiempo (año), obteniéndose el cambio medio anual (Robinson, 1991).

Nuestra intención con el presente análisis es utilizar la información del promedio de los valores genéticos aditivos agrupados por año de nacimiento de los animales evaluados, para hacer una evaluación retrospectiva de los efectos de la selección masal ejercida por los ganaderos, antes de la puesta en marcha del programa cooperativo de OVISO.

A partir de los valores genéticos calculados en el programa cooperativo se ha obtenido las tendencias genéticas, utilizando los valores genéticos predichos directos y maternos, de cada rasgo de peso al nacimiento, 30, 45 y 60 días, con respecto al año de nacimiento de los animales en los años 2000 al 2017. Simultáneamente, las tendencias fenotípicas estimadas para los mismos caracteres de pesos que las genéticas, se ha obtenido para los animales con información productiva conocida, tomando en cuenta los valores fenotípicos medios obtenidos entre los años 2011 al 2017.

La ganancia genética anual se estimó calculando el coeficiente de regresión de los valores genéticos aditivos (directos y maternos) de cada animal en su año de nacimiento utilizando el procedimiento PROC. REG del paquete estadístico SAS en su versión 9.0 (SAS, 2002).

Mientras que las tendencias genéticas nos informaron retrospectivamente de la respuesta a la selección masal directa y materna, las tendencias fenotípicas nos dieron información, de otros efectos interanuales sobre la producción además de los genéticos.

4.4 Resultados y Discusión

4.4.1 Estimación de los parámetros genéticos

En la **Tabla 2 y 3** se presentan, los valores calculados para los componentes de (co)varianza y parámetros genéticos, como heredabilidades directa y materna, la correlación entre efectos maternos y directos, además de la contribución a la variación debido a los efectos de ambiente permanente como proporción de la varianza fenotípica, para los rasgos de pesos y ganancias medias diarias.

Las estimaciones acerca de parámetros genéticos del ovino de carne presentadas en la literatura han sido revisadas por algunos autores (Snyman et al., 1995; Näsholm and Danell, 1996; Safari et al., 2005). Además, encontramos en la bibliografía, diversos estudios que estiman parámetros genéticos para los rasgos de crecimiento en corderos (Ligda et al., 2000; Ekiz et al., 2004; Mohammadi et al., 2010). Teniendo en cuenta toda esta información revisada, podemos afirmar que nuestros resultados se encuadran en el contexto de los valores referidos para la especie y la función.

Se ha informado en la literatura que la estructura de los datos, en cuanto a número de registros individuales, afecta a la precisión de estima de los efectos genéticos y ambientales maternos (Maniatis and Pollott, 2003). Además, Heydarpour *et al.* (2008) sugirieron que se necesitan un conjunto de datos completos, relacionados los registros productivos de los individuos y la descendencia, así como genealogías lo más completas posible para conseguir estimaciones fiables de los parámetros genéticos maternos. Teniendo en cuenta que la estimación de parámetros maternos es muy sensible a la calidad de la información funcional y genealógica, podemos decir que nuestra base de datos ha ofrecido una buena estructura, que nos ha permitido acceder a valores fiables y precisos de este tipo de parámetros.

En la **Tabla 2** se exponen los parámetros genéticos obtenidos en el presente estudio **para los cuatro rasgos de pesos (PN, P30, P45 y P60)**. Conviene subrayar que, se han reportado en la literatura muchos resultados de parámetros genéticos para el peso al nacimiento y pesos en el entorno a los 90 días en ovinos, pero menos estudios han estimados para pesos intermedios a 30, 45 y 60 días (Maria et al., 1993; Naser et al., 2000; Kariuki et al., 2010; Boujenane et al., 2015).

En nuestro estudio, el motivo de estimar los parámetros genéticos en las edades de peso mencionadas anteriormente, se debe a cuestiones biológicas y de manejo. Considerando las primeras etapas de pesos; PN, P30 y P45 como forma más eficaz de evaluar la capacidad maternal a partir de las habilidades de gestación y lactancia de las madres. Además, el P45, en el sistema de manejo cooperativo es sumamente representativo del manejo predestete en las ganaderías, puesto que marca la fase final de la lactancia e inicio de cebo, coincidiendo con la práctica del destete de los corderos entorno a esta edad. Por último, el peso a los 60 días representa el inicio de salida de los corderos, desde las ganaderías hacia los centros de tipificación de la Cooperativa.

Tabla 2. *Parámetros genéticos para las cuatro etapas de pesos.*

Parámetros genéticos	PN	P30	P45	P60
Varianza Fenotípica	0.33930	456.392	745.343	1.290.584
Varianza Aditiva Directa (σ_d^2)	0.04838	120.924	345.047	632.827
Varianza Aditiva Materna (σ_m^2)	0.04124	0.64592	0.92414	204.224
Covarianza entre valores aditivos directos y maternos (COV _{dm})	0.00406	0.16056	-0.09749	-0.85403
Varianza Ambiental Permanente (σ_{pe}^2)	0.0619084	0.000435241	0.00133056	0.00004
Varianza Ambiental (σ_e^2)	0.18371	254.777	317.498	538.932
Heredabilidad Directa (h_d^2)	0.14±0.042	0.26±0.066	0.46±0.084	0.49±0.082
Heredabilidad Materna (h_m^2)	0.12±0.078	0.14±0.076	0.12±0.092	0.16±0.081
Repetibilidad Directa (R _d)	0.33±0.041	0.27±0.065	0.46±0.083	0.49±0.081
Repetibilidad Materna (R _m)	0.30±0.077	0.14±0.075	0.12±0.091	0.60±0.080
Correlación entre efectos directos y maternos (r_{dm})	0.09±0.033	0.18±0.079	-0.05±0.79	-0.24±0.078
Efecto Ambiental Permanente (C)	0.18±0.070	0.000095±0.053	0.00018±0.052	0.0000033±0.055

PN, peso al nacimiento; P30, 45, 60 peso a los 30, 45, 60 días de edad.

Para el peso PN las *heredabilidades directa y materna* fueron de 0.14 (h_d^2) y de 0.12 (h_m^2), valores que se consideran dentro de las referencias bibliográficas ovinas. Estos parámetros fueron similares a lo informado en la raza Baluchi (Yazdi et al., 1997) y Shal (Mohammadi et al., 2013), y superiores a lo indicado por Gamasaee *et al.* (2010) y Boujenane and Diallo (2017). Sin embargo, fueron inferiores a lo descrito por Rashidi *et al.* (2008), Akhtar *et al.* (2014) y Vikas bin Zaffer and Chakraborty (2015) en las razas Kermani, Buchi y en corderos cruzados de Dorper x Rambouillet, respectivamente. Igualmente, también se reportan valores de heredabilidades directa y materna superiores a nuestros valores en la raza Merina (Mortimer and Atkins, 1995; Wuliji et al., 2001; Duguma et al., 2002).

Algunos estudios para el peso nacimiento, reportan iguales heredabilidades (Vaez et al., 1996; Safari et al., 2005; Kushwaha et al., 2009), mientras que en otros superan las maternas a las directas (Analla and Serradilla, 1998; Ozcan et al., 2005; Safari et al., 2007; Jafaroghli et al., 2010; Kamjoo et al., 2014; Shahdadi and Saghi, 2016). Más aun con unas heredabilidades directas de 0.08 a 0.26 y maternas de 0.06 a 0.21 para el PN, Riggio *et al.* (2008) propone que es posible la mejora del peso al nacimiento simultáneamente con la heredabilidad para la supervivencia del cordero.

Las estimaciones de *heredabilidades directa y materna para el P30* fueron de 0.26 (h_d^2) y de 0.14 (h_m^2), siendo más altas que las estimaciones obtenidas por Analla and Serradilla (1998), Boujenane and Kansari (2002), Abegaz *et al.* (2005), Puntas *et al.* (2014) y Boujenane *et al.* (2015). Valores inferiores de heredabilidad directa fueron mencionadas de 0.11 en ovejas Sabi (Matika et al., 2003) y de 0.02 en Muzaffarnagari (Mandal et al., 2006a), pero un valor superior de heredabilidad directa h_d^2 (0.36) fue informado, por Kariuki *et al.* (2010) para el peso de 30 días.

Pero estimaciones más altas, en comparación con nuestros resultados son reportadas por El Fadili *et al.* (2000) y Neser *et al.* (2000), en Timahdit marroquí (0.31, (h_d^2); 0.34 (h_m^2)) y en Merino Africano (0.27, (h_d^2); 0.49 (h_m^2)), respectivamente.

Por otro lado, valores de heredabilidad promedio de 0.27 en Fleischschaf y de 0.26 en Ile de France fueron notificadas para el peso a 30 días, en el último programa de mejora de Ovinos Precoces Españoles (MAPAMA, 2012), siendo similares a nuestra heredabilidad directa en el mismo rasgo de peso (P30). Otras estimaciones de

heredabilidad media fueron publicadas para este primer mes de vida, de 0.08 en Sardi (Boujenane et al., 2011) y 0.09 en Merinos Españoles (Jurado et al., 1994).

Sin embargo, las *estimaciones de heredabilidades* ($0.46 h^2_d$; $0.12 h^2_m$) obtenidas para el peso a 45 días, la heredabilidad directa fue más alta que la estimaciones directas (0.37, 0.30) reportada por Naser et al. (2000) y Puntas et al. (2014), pero más baja en heredabilidad materna (0.25, 0.15), con respecto a estos mismo autores. El valor más bajo de heredabilidad directa (0.02) para P45 fue reportado por Mandal et al. (2006a).

Se han ilustrado muchos resultados para el peso al destete en ovinos, pero pocos han sido estimados para pesos de 30 días, 45 días y 60 días. Para el peso P60 la heredabilidad directa de $0.49 (h^2_d)$ y la materna de $0.16 (h^2_m)$, fueron superiores a las obtenidas en las razas: Buchi ($0.20 h^2_d$; $0.13 h^2_m$), Akhtar et al. (2014)), Dorper ($0.32 h^2_d$; $0.10 h^2_m$), Kariuki et al. (2010)), Merino ($0.09 h^2_d$; $0.17 h^2_m$), Analla and Serradilla (1998) y Romanov ($0.34 h^2_d$; $0.25 h^2_m$), Maria et al. (1993)). También, para este rasgo de peso a 60 días, Shaat et al. (2004) informaron de una heredabilidad total de 0.18, en Rahmani y 0.67, en Ossimi.

Boujenane and Kansari (2002) en el peso a 70 días y Puntas et al. (2014) en el de 75 días, mencionan valores más bajos a nuestros resultados (0.07 y $0.34 h^2_d$; 0.08 y $0.14 h^2_m$). Mientras que en las razas Fleischschaf e Ile de France a 70 días se informan de una heredabilidad media de 0.26 y 0.23, respectivamente (MAPAMA, 2012).

Greeff and Karlsson (1998) obtuvo una heredabilidad directa de 0.28 para peso de 90 días en corderos Merinos, en contraste en esta misma edad con la baja heredabilidad total (0.03) estimada por Jurado et al. (1994).

Las bajas estimaciones de heredabilidades directa y materna para el peso al destete, también son informadas en diferentes razas de ovejas (Abegaz et al., 2002; Safari et al., 2007; Jafaroghli et al., 2010; Mohammadi et al., 2013; Boujenane et al., 2015; Vikas bin Zaffer and Chakraborty, 2015; Kumar et al., 2017).

Igualmente para el peso al destete en Merino, Wuliji et al. (2001) obtuvieron valores de h^2_d , 0.34 y h^2_m , 0.14, inferiores a nuestras heredabilidades para P60. Y para el peso de 100 días, fueron notificados en Merinos Australianos valores altos de $0.76 (h^2_d)$ y de $0.23 (h^2_m)$, causa de no incluir un efecto ambiental materno (Huisman et al., 2008).

Fogarty (1995) informó en su revisión, de heredabilidades medias para pesos vivos en razas de carne, doble propósito y lana de 0.25, 0.31 y 0.57, respectivamente. Años después Safari et al. (2005) recopila valores medios de heredabilidades, mencionando un rango de variación entre 0.15 a 0.41, además de indicar la tendencia de heredabilidad (h) más alta para las razas de lana, que para las razas de doble propósito (carne y lana) y razas de carne, coincidiendo con Fogarty (1995).

Por otro lado, los altos valores de heredabilidad directa obtenidos en nuestro estudio para P45 (0.46) y P60 (0.49), son similares a valores mencionados en la raza Merina para pesos a edades superiores, de 9 a 12 meses de vida (Ponzoni et al., 1995; Brash et al., 1997; Purvis and Swan, 1997; Wuliji et al., 2001). Siendo por tanto nuestros estimas directas superiores en comparación a h^2_d para pesos predestete en la literatura Merina (Lewer, 1994; Olivier et al., 1995; Wuliji et al., 2001; Ozcan et al., 2005; Molina Alcalá et al., 2008), sin embargo encontramos referencias cercanas a nuestros valores en Merino Chino y Merino Australiano, obtenidos por Di et al. (2011) y por Safari et al. (2007).

Aunque generalmente muchos consideran que el peso de 45 días de un cordero es una indicación de la producción de leche de su madre, en nuestros resultados obtuvimos una heredabilidad materna superior en el P60 (0.16) y P30 (0.14), y podría ser una indicación de que esta suposición es errónea. Naser *et al.* (2000) indicó que el peso a 30 días (P30) podría ser mejor indicador de capacidad maternal, al encontrar en su estudio mejor valor heredabilidad materna en el P30 que en el peso a 45 días, algo similar sucedió en nuestro estudio para el peso a 30 días, pero mayor aún fue el efecto materno para el peso a 60 días.

Synman *et al.* (1996) enfatizó que los efectos maternos en los mamíferos disminuyen con la edad de medición. En este sentido, Mandal *et al.* (2006b) y Bahreini Behzadi *et al.* (2007) obtuvieron que la influencia materna sobre el peso del cordero disminuyó desde el nacimiento hasta el destete. Además, en la literatura se informa que el efecto remanente del componente genético materno, persiste durante períodos más largos en un rango de 6 a 12 meses (Wuliji et al., 2001; Kamjoo et al., 2014; Gholizadeh and Ghafouri-Kesbi, 2015) y mayor aún de 12 a 22 meses (Vaez et al., 1996; Matika et al., 2003).

En nuestra investigación, la magnitud de la heredabilidad materna no disminuyó en el periodo postdestete, lo mismo que reportaron Synman *et al.* (1996) sugiriendo que el efecto materno tiende a disminuir en la etapa de post-destete. Esta disminución, es el hecho de que a medida que aumenta la edad de medición, reducirán gradualmente a medida que se distancie del parto, las relaciones ambientales entre los rasgos del cordero y las habilidades maternas de la madre (Maria et al., 1993), como la producción de leche y la capacidad de maternal.

Por otro parte, Fogarty (1995) afirma que las heredabilidades tienden a incrementarse con el aumento de edad, desde el nacimiento hasta el destete y pesos posteriores. Y acorde con esta afirmación, algunos autores observaron mayores estimas de las heredabilidades directas (h^2_d), que maternas (h^2_m), aumentado las directas desde el nacimiento hasta el destete (Synman et al., 1996; Yazdi et al., 1997; Mandal et al., 2006a; Di et al., 2011; Akhtar et al., 2014; Puntas et al., 2014), del mismo modo que observamos en nuestros resultados.

Sin embargo, Analla and Serradilla (1998) en Merino Español y Duguma *et al.* (2002) en Merino Africano, obtuvieron mayores heredabilidades maternas desde el nacimiento hasta los 90 y 120 días respectivamente, a partir de dichas edades el componente directo superó al materno, sin embargo Vaez *et al.* (1996) en Merino Australiano, informó de iguales valores en las heredabilidad directa y materna (0.25) en el nacimiento, pero a las 11 semanas obtuvo una mayor heredabilidad materna (0.38 (h^2_m) y 0.27 (h^2_d)).

Y otros autores (Mandal et al., 2006a; Bahreini Behzadi et al., 2007; Kushwaha et al., 2009) indican que ignorar los efectos maternos en el modelo causa una sobreestimación de la heredabilidad directa para todos los rasgos. En nuestros resultados aparecen altos valores de heredabilidad directa (**Tabla 2 y 3**), pero en nuestro caso podría deberse a la información productiva y genealógica interracial utilizada en la evaluación, y no por ignorar el efecto materno que si fue incluido en el modelo.

Normalmente las heredabilidades obtenidas en razas consideradas selectas a nivel internacional tienden a proporcionar valores en los límites inferiores de la especie,

mientras que los obtenidos en razas locales tienden a situarse en los límites superiores (Puntas et al., 2014), hecho que se apreció de cierta forma en nuestros resultados. Esto se justifica por el efecto que la respuesta a la selección tiene sobre la variabilidad genética en general y en la aditiva en particular, haciéndola disminuir y afectando con ello a la magnitud del parámetro.

Como se observa en la **Tabla 2**, nuestras heredabilidades para efectos directos y maternos aumentaron en función de la edad, lo que se puede explicar porque el Merino Español al ser una raza muy ambiental ligada al extensivo, ha recibido los efectos intensos de la selección natural en las primeras etapas de vida en las que los animales son más vulnerables, mientras que en edades más avanzadas esa presión natural se relaja.

Llama la atención la *correlación positiva encontrada entre ambos efectos genéticos* (r_{m}) en las primeras etapas de vida (0.09 y 0.18 para PN y P30), ya que parecen unos incongruentes con el equilibrio hipofisario entre el crecimiento y la reproducción, pero puede justificarse porque el significado de genes adaptativos en ambos aspectos fisiológicos imponen sus efectos pleiotrópicos sinérgicos, frente a los efectos antagónico de los genes que actúan con exclusividad sobre las funciones reproductivas y de crecimiento. En los pesos P45 y P60 estas correlaciones mostraron valores negativos de -0.05 y -0.24, respectivamente, como corresponde al patrón fisiológico esperado. Hanford *et al.* (2002) para el PN, reportaron el mismo valor (0.09) en corderos Targhee, sin embargo, en el peso a 120 días obtuvieron un valor negativo (-0.04) parecido a nuestro P45, mostrando por tanto un patrón similar al encontrado por nosotros.

Los valores de las estimaciones de Merino Australiano de Safari *et al.* (2007), con valores negativos para PN (-0.15) y al destete (-0.21), y positivo (0.07) para el peso de un año de vida, así como el comportamiento reportado en Merino Español en estudios clásicos (Analla and Serradilla, 1998), obteniendo una correlación negativa hasta los 60 días de edad, y también los estudios Safari *et al.* (2005) en razas de lana, informando de correlaciones de -0.31 para PN y valores positivos para pesos posteriores, ponen de manifiesto la gran heterogeneidad reportada para los valores de esta correlación en la especie, probablemente debido a la gran variación de los métodos empleados para su cálculo y a la diversidad en la calidad de las fuentes de información.

Otros valores encontrados en la literatura apoyan la afirmación anterior. Como los de algunos autores como, Näsholm and Danell (1996), Yazdi *et al.* (1997), Kesbi *et al.* (2008) y Kumar *et al.* (2017), en las razas Nelore, Baluchi, Mehraban y Swedisch Finewool, informando de estimaciones positivas ascendentes desde el nacimiento hasta los 6 o 12 meses de edad, al igual que Kamjoo *et al.* (2014), que informan de altos valores positivos ascendentes desde el nacimiento hasta el año de vida (0.36 ± 0.27 a 0.99 ± 0.98), pero sin ser significativos. Así mismo numerosos estudios han informado de una correlación r_{m} , con valores extremadamente altos y negativos que van desde -0.13 a -1.00 (Maria et al., 1993; Tosh and Kemp, 1994; El Fadili et al., 2000; Duguma et al., 2002; Hanford et al., 2002; Ozcan et al., 2005; Mandal et al., 2006b; Huisman et al., 2008; Di et al., 2011; Akhtar et al., 2014). De igual manera, en razas españolas se reportan estimaciones negativas decrecientes en la medida que aumenta la edad de los corderos (Vaez et al., 1996; Naser et al., 2000; Molina Alcalá et al., 2008; Puntas et al., 2014).

La baja correlación genética (r_{m}) observada entre ambos componentes para el peso al nacimiento PN en nuestro estudio, puede indicar que las contribuciones entre los efectos directos y maternos difieren durante la gestación, de igual forma a lo que fue

observado por Kesbi *et al.* (2008). Esta correlación positiva indica, la posibilidad de realizar una selección para aumentar el componente directo en los corderos que también mejorará la capacidad maternal de las ovejas (Näsholm and Danell, 1996), si bien, el peso al nacimiento no es un criterio de selección recomendable para una selección directa, ya que el aumento de los pesos al nacimiento repercuten en un incremento de las distocias, siendo mucho más deseable el trabajo sobre el crecimiento compensatorio tras el parto.

Las características de crecimiento temprano en ovino están asociadas con estimaciones negativas de la correlación entre los componentes directo y materno r_{m} (Duguma *et al.*, 2002). No obstante, no son explicadas de forma concluyente en la bibliografía, y valores extremadamente altos de este parámetro, parecen biológicamente improbables (Kesbi *et al.*, 2008). Sin embargo, Cundiff (1972) mencionó que estimaciones negativas, desde un punto de vista evolutivo evita que las especies sean cada vez más grandes, pero las dependencias entre efectos directo y materno están determinados por la raza (Dodenhoff *et al.*, 1999).

La estimación correspondiente del *efecto ambiental permanente* (C_2) fue mayor que la heredabilidad directa y materna en el presente estudio, obtuvimos un valor de 0.18 para el peso al nacimiento. Valores similares de 0.17 fue informado en razas Chios, Mutton Merino y Kermani por Ligda *et al.* (2000), Cloete *et al.* (2001) y Mokhtari and Rashidi (2010), respectivamente. No obstante, valores superiores fueron informados en razas Hampshire, Polled Dorset y Romanov de 0.37, 0.27 y 0.32 (Tosh and Kemp, 1994), respectivamente. Otros autores indican valores inferiores en PN, como por ejemplo Nesar *et al.* (2001) (0.12) y Roshanfekar (2014) (0.11), Safari *et al.* (2005) (0.06) y aun menor por Puntas *et al.* (2014) (0.02).

La proporción de la varianza total obtenida para PN fue relativamente alta, que Synman *et al.* (1996) y Cloete *et al.* (2001) justifican que puede ser debida a la influencia del efecto del ambiente uterino y al efecto de nacimientos múltiples.

Para los pesos P30, P45 y P60 obtuvimos valores de C_2 próximo a cero, y son similares a lo reportado por Puntas *et al.* (2014) (P45, 0.00000017; P75, 0.0000001) y Boujenane and Kansari (2002), de 0.0 en pesos a P30 y 70 días. Así mismo en Merino español, Analla and Serradilla (1998), informó de estimas próximas con valores C_2 de 0.01 (P30) y de 0.03 (P60).

Además, para el peso de destete el efecto ambiental permanente, se informó que va de 0.00 a 0.20 (Maria *et al.*, 1993; Tosh and Kemp, 1994; Analla and Serradilla, 1998; Nesar *et al.*, 2000; Boujenane and Kansari, 2002; Hanford *et al.*, 2003; Abegaz *et al.*, 2005; Kesbi *et al.*, 2008; Ghafouri-Kesbi and Baneh, 2012). En relación, Puntas *et al.* (2014) explica que los estudios que se realizan con pocos datos o en estaciones de prueba, podrían presentar valores de C_2 superiores a 0, y no aquellos que se realicen en un núcleo de selección multirebaño, al igual que sucedió en nuestro caso.

En el caso de ovejas negras de Irán (Kamjoo *et al.*, 2014), obtuvieron valores de C_2 que representaron del 6% al 15% de la varianza total de todos los rasgos de pesos estudiados hasta el año de edad.

De forma general, podemos admitir que los efectos ambientales permanentes sólo parecen tener algún significado en edades muy tempranas, probablemente debido a factores relacionados con el parto, mientras que al avanzar la vida de los animales la vinculación permanente de estos efectos sobre la expresión del carácter parece

desaparecer. Todo esto tiene una expresión especial en las estimas de las repetibilidades, las cuales, a excepción del peso al nacimiento, se igualan al valor de las heredabilidades.

Con respecto a las *varianzas aditivas directas maternas y fenotípicas*, como se aprecia en la **Tabla 2**, mostraron unos valores sobrestimados en algunas etapas de peso, probablemente debido a que se trata de una población multirracional incluyendo a los animales cruzados, lo que hace que los niveles de variabilidad estén muy por encima de otros estudios realizados sobre poblaciones puras, a lo que podemos unir la variabilidad intrínseca encontrada en la población de Merino de OVISO, encontrada en los análisis moleculares de biodiversidad desarrollados en la presente tesis. La *varianza aditiva directa* (σ_d^2) de 0.048 y *aditiva materna* (σ_m^2) de 0.041 para PN, fueron similares a Ozcan *et al.* (2005), Gamasaee *et al.* (2010) y Akhtar *et al.* (2012). Sin embargo, se informan valores inferiores (Boujenane and Kansari, 2002; Boujenane *et al.*, 2015) y muy superiores (Rashidi *et al.*, 2008). No obstante, para las *varianzas aditivas maternas*, valores muy inferiores son notificados para P30 (Boujenane and Kansari, 2002; Kariuki *et al.*, 2010; Puntas *et al.*, 2014; Boujenane *et al.*, 2015; Boujenane and Diallo, 2017) y para P45 (Puntas *et al.*, 2014). Y para las *varianzas aditivas directa y materna* en el P60, todas las estimas informadas en la literatura son muy inferiores a nuestros resultados.

La *varianza fenotípica* del peso corporal aumento desde el nacimiento hasta el P60, alcanzado los máximos valores en P30, P45 y P60, siendo este comportamiento lógico por el efecto que tiene el valor basal de las variables, que arrastran los valores de las varianzas. En la literatura se informa de varianzas fenotípicas para PN de 0.19 (Ghafouri-Kesbi and Baneh, 2012) a 182.0 (Rashidi *et al.*, 2008); para P30 de 1.72 (Boujenane and Kansari, 2002) a 3.40 (Kariuki *et al.*, 2010); para P45 4.47 (Puntas *et al.*, 2014) y para P60 de 4.28 (Abegaz *et al.*, 2005) a 11.76 (Puntas *et al.*, 2014).

Para la *covarianza entre los valores aditivos directos y maternos* (COV_{dm}), obtuvimos valores positivos (PN, P30) y negativos (P45 y P60) en la misma línea de lo discutido para las correlaciones entre ambos componentes ya discutidos anteriormente.

La *varianza ambiental permanente* (σ_{pe}^2) fue de 0.061 en el PN y valores cercanos a cero para P30, P45 y P60. Boujenane and Kansari (2002) estimaron que la fracción de la varianza debida al efecto ambiental permanente maternal se acercaba a cero desde el nacimiento hasta los 60 días, pero para P90 obtuvieron un efecto de 0.19. Estando estos resultados en la misma tónica a lo discutido con anterioridad sobre el componente ambiental permanente.

Por último, *obtuvimos una variación ambiental* (σ_e^2) de 0.18 para el peso al nacimiento PN y valores más elevados en los rasgos de pesos superiores (P30, P45 y P60). Ozcan *et al.* (2005) informó de una varianza ambiental de 0.11 y 2.15 en el peso al nacimiento y al destete, mientras que Puntas *et al.* (2014) reportan una variación que aumentó a medida que el cordero gana peso, de 1.45 (P30), 3.24 (P45) y 10.59 (P75), pero evidentemente, estos valores son altamente sensibles a la naturaleza de las poblaciones, no existiendo generalizaciones posibles.

En la **Tabla 3**, se presentan las estimaciones de los componentes de (co) varianza y parámetros genéticos para las ganancias medias diarias de los tres rasgos estudiados. Cabe mencionar que, la bibliografía ovina de parámetros genéticos para ganancias medias

diarias, es menos extensa en comparación con otros rasgos como puede ser pesos, cortes de canal, parámetros de calidad y cantidad de lana.

Para las variables de **ganancias medias diarias (Gmd)** se encontraron en general valores altos de heredabilidad directa h^2_a (0.52 ± 0.08 , 0.63 ± 0.08 , 0.52 ± 0.08) y medios para la heredabilidad materna h^2_m (0.13 ± 0.09 , 0.28 ± 0.08 , 0.16 ± 0.09), lo que muestra una mayor susceptibilidad para la selección aditiva de los genes directos frente a los maternos en cada una de las etapas de ganancia media diaria calculadas.

Tabla 3. *Parámetros genéticos para las ganancias medias diarias.*

Parámetros genéticos	Gmd ₃₀	Gmd ₄₅	Gmd ₆₀
Varianza Fenotípica	0.00334	0.00786	0.00334
Varianza Aditiva Directa (σ^2_d)	0.00174	0.00499	0.00174
Varianza Aditiva Materna (σ^2_m)	0.00045	0.00216	0.00054
Covarianza entre valores aditivos directos y maternos (COV _{dm})	-0.00016	-0.00239	-0.00028
Varianza Ambiental Permanente (σ^2_p)	3.24726 10^{-6}	0.00310	2.00 10^{-6}
Varianza Ambiental (σ^2_e)	0.00131	254.777	0.00134
Heredabilidad Directa (h^2_d)	0.52±0.081	0.63±0.075	0.52±0.087
Heredabilidad Materna (h^2_m)	0.13±0.088	0.28±0.079	0.16±0.091
Repetibilidad Directa (R _d)	0.52±0.080	0.63±0.074	0.52±0.086
Repetibilidad Materna (R _m)	0.13±0.087	0.27±0.078	0.16±0.090
Correlación entre efectos directos y maternos (r_{dm})	-0.18±0.078	-0.73±0.081	-0.29±0.98
Efecto Ambiental Permanente (C _e)	9.70 10^{-6} ±0.050	6.00 10^{-6} ±0.050	0.60 10^{-6} ±0.053

Gmd_{30,45,60}, Ganancia media diaria de 0 a 30, 0 a 45 y 0 a 60 días de edad.

Para la ganancia media diaria en el primer mes de vida (Gmd₃₀), las magnitudes de *heredabilidad directa* (h^2_d , 0.52) y *materna* (0.13), fueron mayores a lo comunicado por El Fadili *et al.* (2000) y Puntas *et al.* (2014) de h^2_d 0.42 vs 0.21 y de h^2_m 0.08 vs 0.09. Igualmente, superior a lo informado por otros autores con respecto a la heredabilidad directa para Gmd₃₀ (Bosso *et al.*, 2007; Boujenane *et al.*, 2011; Boujenane and Diallo, 2017).

Así mismo, las estimaciones de *heredabilidad directa* (0.63) y *materna* (0.28) correspondientes para Gmd₄₅, fueron igualmente superiores a lo informado en la raza Segureña (Puntas *et al.*, 2014). Y Kariuki *et al.* (2010) obtuvieron una h^2_d de 0.12 para una Gmd₄₂, siendo por tanto un valor menor a nuestra efecto directo.

La *heredabilidad directa* obtenida para Gmd₆₀ fue nuevamente de 0.52, y muy superior a las estimaciones presentadas por Maria *et al.* (1993) (0.26) en raza Romanov y Maxa J. (2007) (0.14 a 0.30), en corderos Danish Texel, Shropshire, Oxford Down y Suffolk, en la misma etapa de ganancia media diaria hasta los 60 días. Valor similar a nuestro resultado fue reportado en corderos Djallonke para Gmd₁₂₀ (0.54, Bosso *et al.* (2007)).

Las valores de heredabilidad media obtenidas en raza Precoces Españolas (Fleischschaf, Ile de france y Merino precoz), para Gmd₃₀₋₇₀ varió de 0.23, 0.18 y 0.12 (MAPAMA, 2012).

En cuanto a las heredabilidad directa para ganancias medias hasta el destete (Gmd₉₀), es el rango de ganancia más registrados en la literatura y oscila entre 0.03 a 0.27 (Larsgard and Olesen, 1998; Duguma *et al.*, 2002; Matika *et al.*, 2003; Ghafouri-Kesbi *et al.*, 2009; Jafaroghli *et al.*, 2010; Mohammadi *et al.*, 2010; Ghafouri-Kesbi *et al.*, 2011;

Abbasi et al., 2012; Prakash et al., 2012; Mohammadi et al., 2013; Gholizadeh and Ghafouri-Kesbi, 2017). Mientras que en raza Merina, los valores más altos de h^2_d para Gmd_{0-120} son de 0.27 (Duguma et al., 2002). Estando en todos los casos nuestras estimaciones por encima de lo reportado en estos artículos.

El *efecto genético materno* se volvió menos importante en la ganancia media diaria desde el nacimiento hasta los 60 días, con un valor de 0.16. Esto nos indica que la etapa donde más diversidad genética materna manifestaron los corderos, fue desde el nacimiento hasta los 45 días (Gmd_{0-45}). Por otro lado, valores similares de h^2_m fueron informados para esta misma ganancia media por Maria *et al.* (1993) (0.17), Maxa J. (2007) (0.09 a 0.16) y Puntas *et al.* (2014) (0.14), pero inferior al valor de 0.04 informada en Merino por Ozcan *et al.* (2005).

Como ya argumentamos en apartados anteriores, los niveles más altos de variación genética observados en el presente estudio se deben al carácter multirracial de la población en estudio, la cual incluye información de dos razas puras, una de ellas con altos niveles de diversidad basal, y también individuos cruzados entre ambas.

Como se aprecia en la **Tabla 3**, las *correlaciones entre efectos directos y maternos* (r_{am}) obtenidas fueron negativos a todos los niveles (Gmd_{0-30} , -0.18, Gmd_{0-45} , -0.73, Gmd_{0-60} , -0.29), como corresponde al antagonismo fisiológico existente entre las funciones reproductiva y de crecimiento. Por ello valores igualmente altos se reportaron en la raza Segureña (Puntas et al., 2014), de -0.80 (Gmd_{0-30}), -0.82 (Gmd_{0-45}), y -0.89 (Gmd_{0-75}), y aún más altos (-0.99) fueron encontrados en corderos Romanov para una Gmd_{0-90} (Maria et al., 1993).

Además, en la raza Merina también se informa de valores extremadamente altos y negativos para r_{am} (Ozcan et al., 2005; Huisman et al., 2008; Di et al., 2011). Sin embargo, también en Merino son mencionados valores bajos de correlación, de -0.03 para una Gmd_{0-120} (Duguma et al., 2002), y de -0.02 en tasas de crecimiento (Safari et al., 2005).

En este sentido, Maria *et al.* (1993), indicó que las altas estimaciones negativas pueden deberse a la pequeña cantidad de datos y a la estructura de los mismos, hecho que pudo influir en nuestros resultados como causa del volumen de la base de datos evaluada. Por otro lado, Kumar *et al.* (2017), Rashidi *et al.* (2008), Synman *et al.* (1996) y Yazdi *et al.* (1997) informaron de estimaciones positivas en razas: Nellore, Kermani, Merino y Baluchi, respectivamente, pero este tipo de reportes son muy poco frecuentes.

El *efecto ambiental permanente* (C_2) en todas las ganancias medias de este estudio resultaron atípicas por su valor tan insignificante, de igual forma Di *et al.* (2011) y Puntas *et al.* (2014) mencionan valores cercanos a cero, similares a nuestros resultados. No obstante, las estimaciones del componente ambiental permanente de la literatura C_2 variaron entre 0.01 (Yazdi et al., 1997) y 0.20 (Tosh and Kemp, 1994), estando por tanto nuestros resultados dentro de lo admisible. Maria *et al.* (1993) mencionan que la varianza debida a los efectos ambientales permanentes, viene codificada como un efecto de la madre, al igual que Ozcan *et al.* (2005) indican que un alto valor de C_2 probablemente refleje las diferencias en la capacidad uterina, el nivel de alimentación al final de la gestación y el comportamiento de crianza de la oveja.

En la literatura Merina se indican valores de C_2 de 0.06 (Duguma et al., 2002) y 0.09 (Ozcan et al., 2005) para ganancias medias diarias desde el nacimiento hasta el

destete y en esta misma etapa en corderos cruzados, se mencionan un valor de 0.12 (Larsgard and Olesen, 1998), siendo por tanto valores superiores a nuestros resultados.

Estimaciones relativamente grandes de C_2 en pesos de destete y ganancias medias diarias, probablemente es el reflejo de diferencias en la capacidad de crianza que podrían estar influenciadas por los cambios ambientales entre años o su tipo de nacimiento (Cloete et al., 2001), si bien éstas son sólo entendibles en etapas próximas al parto en las que los corderos son más vulnerables para fijar los efectos ambientales para expresiones posteriores del carácter, y además el genotipo materno se comporta como un efecto ambiental sobre sus pesos tempranos.

Las estimas de (co)varianzas genéticas y fenotípica para las tres etapas de ganancias medias diarias fueron cercanos a cero, y similares a los informados en por Puntas *et al.* (2014) en Segureño, a excepción de la varianza ambiental ($Gmd_{0.45}$) en la etapa intermedia con un valor de 245.77, próximo al obtenido por Ozcan *et al.* (2005) de 271.71. Valores muy superiores a nuestros resultados son informados en los trabajos de Ozcan *et al.* (2005) y Kariuki *et al.* (2010). Con respecto a la *varianza fenotípica*, en la literatura encontramos estimaciones bajas (0.05, Prakash et al. (2012), 1.72, Maria et al. (1993)) a altas ((100.0, Rashidi et al. (2008); 771.1, Abegaz et al. (2005)). Mostrándose de nuevo aquí la gran heterogeneidad existente entre las razas en cuanto a niveles de diversidad genética y ambiental.

Los valores obtenidos de covarianza entre los componentes directo y materno (COV_{am}) fueron negativos y próximos, en la misma tónica a lo mencionado para las correlaciones entre ambos componentes genéticos. Las estimaciones de *varianza ambiental permanente* en nuestro estudio fueron muy bajas, sin embargo (Duguma et al., 2002) informaron de valores altos y positivas.

Se informa en numerosos estudios (Maria et al., 1993; Van Wyk et al., 1993; Näsholm and Danell, 1996; Cloete et al., 2001; Abegaz et al., 2005; Bahreini Behzadi et al., 2007), de la importancia y contribución de la varianza genética materna, la variación ambiental permanente y la covarianza genética de los componentes materno y directo para mejorar el ajuste de los modelos de crecimiento en ovino.

De manera general, en nuestros resultados apreciamos errores de estimación importantes para todos los parámetros de pesos y ganancias estimados (**Tabla 2 y Tabla 3**), pero teniendo en cuenta que se trata de un programa en inicio y, por tanto, la primera estimación que se realiza en la población, tenemos que estar muy satisfechos y optimistas para el desarrollo futuro del programa.

4.4.2 Evaluación genética

4.4.2.1 Predicción de los valores genéticos (VG)

Para los caracteres de pesos y crecimientos se evaluaron un total de 12466 animales presentes en la matriz de parentesco. La distribución de los animales evaluados fue la siguiente: 127 padres, 3508 madres y 8830 corderos.

La población de reproductores contó con 3269 animales de raza Merina y 365 animales Fleischschaf. Por otro lado, la distribución de grupo genético de los corderos de la base de datos del programa de cría y mejora Interracial fue; 7209 Merino, 721 Fleischschaf y 900 cruzados.

Los estadísticos descriptivos de los valores genéticos promedio y extremos del total de la población de reproductores (hembras y machos) se encuentran recogidos en la **Tabla 4**. Se muestran para cada una de las variables de pesos y ganancias medias diarias, los valores genéticos directos promedio (VGDPN, VGDP30, VGDP45 y VGDP60; VGDGMD0-30, VGDGMD0-45, VGDGMD45-60, VGDGMD0-60) y el valor genético materno (VGMPN, VGMP30, VGMP45 y VGMP60; VGMGMD0-30, VGMGMD0-45, VGMGMD45-60, VGMGMD0-60).

Tabla 4. Estadísticos descriptivos de los valores genéticos del total de la población de reproductores (machos y hembras).

Valor Genético	N	VGM	SD	CV	Máx	Mín
VGDPN	3635	-00002	0.07	0.00	0.5630	-0.4290
VGMPN	3635	0.0000	0.10	0.01	0.8620	-0.4780
VGDP30	3635	0.0077	0.45	0.21	3.2380	-1.8340
VGMP30	3635	0.0009	0.40	0.16	2.6590	-1.6390
VGDP45	3635	0.0195	1.15	1.32	14.4180	-7.9980
VGMP45	3635	-0.0007	0.56	0.32	7.7540	-2.8120
VGDP60	3635	0.0102	1.83	3.33	59.4550	-14.7050
VGMP60	3635	-0.0015	1.20	1.45	41.5710	-10.2820
VGDG0-30	3635	0.3724	18.56	344.65	137.0450	-96.5600
VGMG0-30	3635	-0.0396	8.98	80.58	66.3550	-33.6010
VGDG0-45	3635	0.3787	18.84	354.89	203.7410	-127.3070
VGMG0-45	3635	-0.0387	8.98	80.58	106.1750	-42.8340
VGDG45-60	3635	0.0708	15.41	237.39	388.9070	-299.6400
VGMG45-60	3635	-0.0294	30.24	914.32	769.7090	-248.3560
VGDG0-60	3635	0.2099	19.96	398.59	268.4850	-121.2720
VGMG0-60	3635	-0.0352	12.25	150.14	157.4000	-72.1800

N, número de observaciones; VGM, valor genético medio; CV, Coeficiente de variación; SD, Desviación estándar; Máx, Valor máximo; Mín; Valor mínimo.

En la **Tabla 5**, se presentan los estadísticos descriptivos de las precisiones de los valores genéticos (VG) promedio y extremos del total de la población de reproductores (hembras y machos). Se muestran para cada una de las variables de pesos y ganancias medias diarias, las fiabilidades de los valores genéticos directos (RAPVGDPN, RAPVGDP30, RAPVGDP45 y RAPVGDP60; RAPVGDGMD0-30, RAPVGDGMD0-45, RAPVGDGMD45-60, RAPVGDGMD0-60) y las fiabilidades de los valores

genéticos maternos (RAPVGMPN, RAPVGMP30, RAPVGMP45 y RAPVGMP60; RAPVGMGMD0-30, RAPVGMGMD0-45, RAPVGMGMD45-60, RAPVGMGMD0-60).

Las fiabilidades máximas, expresadas como la correlación entre el valor genético aditivo real y predicho, para el total de la población fueron de 0.98 para el componente directo y de 0.77 para el materno (**Tabla 5**). Se trata de valores medios debido a que, en el comienzo de un programa genético, la estructura y distribución de los datos no es perfecta. De cualquier modo, esta información nos da una base sólida para comenzar a trabajar en una selección eficiente de los reproductores, a nivel inter-rebaño.

Tabla 5. Estadísticos descriptivos de las fiabilidades de los valores genéticos del total de la población de reproductores (machos y hembras).

Fiabilidad	N	VGM	SD	CV	Máx	Mín
RAPVGDPN	3635	0.26	0.10	0.01	0.93	0.00
RAPVGMPN	3635	0.40	0.13	0.02	0.59	0.00
RAPVGDP30	3635	0.35	0.17	0.03	0.95	0.00
RAPVGMP30	3635	0.44	0.20	0.04	0.77	0.00
RAPVGDP45	3635	0.38	0.15	0.02	0.97	0.00
RAPVGMP45	3635	0.37	0.15	0.02	0.63	0.00
RAPVGDP60	3635	0.31	0.14	0.02	0.97	0.00
RAPVGMP60	3635	0.35	0.13	0.02	0.60	0.00
RAPVGDG0-30	3635	0.33	0.17	0.03	0.97	0.00
RAPVGMG0-30	3635	0.32	0.15	0.02	0.58	0.00
RAPVGDG0-45	3635	0.34	0.16	0.03	0.97	0.00
RAPVGMG0-45	3635	0.33	0.14	0.02	0.58	0.00
RAPVGDG45-60	3635	0.05	0.14	0.02	0.98	0.00
RAPVGMG45-60	3635	0.29	0.12	0.01	0.73	0.00
RAPVGDG0-60	3635	0.29	0.15	0.02	0.97	0.00
RAPVGMG0-60	3635	0.33	0.14	0.02	0.58	0.00

N, número de observaciones; VGM, valor genético medio; CV, Coeficiente de variación; SD, Desviación estándar; Máx, Valor máximo; Mín, Valor mínimo.

Tanto Sierra (1998) como Rodríguez Hernández (2005) informaron de valores genéticos de gran calidad y altas precisiones en las razas Merina y Segureña, respectivamente.

De manera general se apreció en casi todas las variables postdestete estudiadas un sesgo positivo de los valores genéticos promedios directos y un sesgo negativo de los correspondientes valores genéticos promedios maternos, esto nos lleva a pensar a priori que la selección masal aplicada hasta el inicio del presente programa ha favorecido el crecimiento frente a la maternalidad, comportamiento cuestionable en la población Merina autóctona, que deberá corregirse en el futuro. Rodríguez Hernández (2005) obtuvieron una mayor precisión en los valores genéticos directos.

Solo en el peso al nacimiento se apreció un ligero sesgo de los valores genéticos promedios maternos frente a los directos, siendo en este caso muy procedente este comportamiento, por favorecer la supervivencia y eficiencia de los corderos en esta primera fase. En los valores extremos se aprecia como los valores positivos en todos los casos estuvieron muchos más alejados de cero que los negativos, como consecuencia de la selección masal positiva aplicada de forma no organizada sobre todos los caracteres.

Con la excepción de la ganancia 45-60, el error estándar de las medias y el coeficiente de variación fue significativamente superior en los valores genéticos directos que, en los maternos, cuestión que pone de manifiesto una mayor dispersión de los valores genéticos directos, que coincide con lo apreciado en los valores de las heredabilidades, con una mayor diversidad genética aditiva del componente directo.

4.4.2.2 Ranking de Sementales según índice genético combinado (ICO)

A continuación, se procedió al estudio de los valores genéticos de los machos candidatos a sementales del programa, con el fin de ordenar la información de tal manera que fuera útil para la toma de decisiones selectivas, siguiendo un criterio favorable a los efectos directos en los machos Fleischschaf y a los maternos en los machos Merinos. Para ello se aplicaron los índices combinados correspondientes, con sus respectivas ponderaciones económicas.

Se evaluaron un total de 127 sementales, de los cuales, tras la aplicación de los índices de selección, 81 machos resultaron mejorantes, 17 de ellos pertenecían a la raza Fleischschaf y 64 eran Merinos.

En las **Tablas 6 y 7**, se presentan los Ranking de sementales Fleischschaf y Merino, ordenados según su valor de Índice genético combinado (ICO), teniendo en cuenta solo los sementales que presentaron una fiabilidad superior a 0.70 en RAPVGDP60. En estas tablas sólo los animales con signo positivo en el valor del índice, son considerados mejorantes.

Tabla 6. *Ranking de sementales Fleischschaf según índice genético combinado (Ico_{Fle}).*

Sementales	VGMP45	RAPVGMP45	VGDP60	RAPVGDP60	Ico_{Fle}	$RAP_{Ico_{Fle}}$
1022104	-0.076	0.04	5.735	0.75	14.28	1.90
43733*	-0.063	0.04	3.877	0.78	9.65	1.98
35713*	-0.057	0.05	2.831	0.96	7.04	2.44
2113735	-0.065	0.04	2.718	0.79	6.75	2.00
66194*	-0.060	0.04	2.625	0.75	6.52	1.90
87478*	0.192	0.19	2.508	0.96	6.40	2.53
3352121	-0.058	0.04	2.503	0.70	6.22	1.78
51740*	-0.025	0.05	2.213	0.90	5.52	2.29
51763*	-0.037	0.05	2.119	0.94	5.27	2.39
92647*	-0.031	0.05	1.992	0.92	4.96	2.34
1923409	-0.035	0.05	1.662	0.88	4.13	2.24
47756*	-0.060	0.05	1.377	0.95	3.40	2.41
87470*	-0.034	0.05	1.340	0.94	3.33	2.39
24500*	-0.008	0.05	1.057	0.94	2.64	2.39
92640*	-0.001	0.05	-0.109	0.93	-0.27	2.36
1466219	0.009	0.04	-1.641	0.71	-4.10	1.80
1466196	0.056	0.04	-4.318	0.80	-10.76	2.03

*Semental del Centro de IA; VGMP45 y RAPVGMP45, Valor genético Materno y fiabilidad del valor a los 45 días; VGDP60 y RAPVGDP60, Valor genético Directo y fiabilidad del valor a los 60 días; Ico_{Fle} , Índice genético combinado Fleischschaf.

Tabla 7. Ranking de sementales Merinos según índice genético combinado (Ico_m).

Sementales	VGM P45	RAPV GMP45	VGD P60	RAPV GDP60	Ico_m	RAP_ Ico_m	Sementales	VGM P45	RAPV GMP45	VGD P60	RAPV GDP60	Ico_m	Δ AP_ Ico_m
3591605	-0.292	0.04	16.549	0.81	10.85	0.67	4792117	-0.137	0.05	0.047	0.79	-0.31	0.68
2250001	-0.329	0.04	14.625	0.70	9.42	0.59	2531053	0.004	0.05	-0.499	0.92	-0.34	0.77
751131	-0.330	0.05	9.326	0.84	5.70	0.71	1309982	-0.094	0.19	-0.153	0.83	-0.34	1.06
2531059	-0.086	0.04	7.178	0.78	4.81	0.65	1089466	0.002	0.04	-0.528	0.75	-0.36	0.63
1309988	-0.087	0.05	4.154	0.90	2.69	0.76	2491637	-0.003	0.04	-0.517	0.70	-0.37	0.59
1870516	-0.084	0.04	3.990	0.70	2.58	0.59	2094812	0.009	0.05	-0.703	0.90	-0.47	0.76
753269	-0.070	0.05	3.397	0.89	2.20	0.75	2925764	0.026	0.05	-0.806	0.90	-0.50	0.76
753277	-0.068	0.04	3.212	0.82	2.08	0.67	2531059	-0.020	0.05	-0.702	0.93	-0.54	0.78
753295	-0.057	0.05	2.941	0.89	1.92	0.75	81474*	-0.010	0.05	-0.743	0.97	-0.55	0.80
3661184	-0.053	0.04	2.700	0.75	1.76	0.63	4792128	-0.107	0.04	-0.471	0.78	-0.60	0.65
2250003	-0.090	0.04	2.040	0.79	1.20	0.65	2925816	0.037	0.05	-1.259	0.88	-0.79	0.74
3661262	-0.040	0.04	1.821	0.76	1.17	0.63	35891*	0.004	0.04	-1.196	0.73	-0.83	0.61
31224*	-0.049	0.05	1.827	0.90	1.16	0.76	1309983	0.007	0.04	-1.291	0.81	-0.89	0.67
2250002	-0.068	0.05	1.787	0.95	1.08	0.79	31201*	0.025	0.05	-1.360	0.87	-0.89	0.73
1309987	-0.020	0.05	1.606	0.89	1.07	0.75	1214427	0.039	0.04	-1.636	0.80	-1.05	0.66
2250003	-0.037	0.05	1.613	0.96	1.04	0.80	38493*	0.012	0.05	-1.699	0.96	-1.16	0.80
751106	-0.028	0.05	1.540	0.85	1.01	0.72	81481*	0.018	0.05	-1.936	0.96	-1.31	0.80
228498	-0.026	0.05	1.518	0.89	1.00	0.75	2531058	0.007	0.05	-1.941	0.92	-1.34	0.77
2250001	0.091	0.37	0.933	0.94	0.88	1.58	31222*	0.040	0.04	-2.060	0.70	-1.34	0.59
2110435	-0.024	0.04	1.060	0.76	0.68	0.63	3661214	0.040	0.04	-2.093	0.75	-1.37	0.63
3607243	-0.024	0.04	1.010	0.75	0.65	0.63	31223*	0.039	0.05	-2.121	0.91	-1.39	0.76
1214434	-0.017	0.04	0.900	0.70	0.59	0.59	1962528	0.053	0.04	-2.429	0.72	-1.57	0.60
63843*	-0.020	0.05	0.791	0.89	0.50	0.75	1214417	0.055	0.04	-2.940	0.80	-1.92	0.66
50004*	-0.037	0.05	0.666	0.96	0.37	0.80	1309989	0.056	0.05	-2.953	0.90	-1.93	0.76
2250012	-0.036	0.05	0.571	0.94	0.31	0.78	3607241	0.062	0.04	-2.981	0.72	-1.93	0.60
1214425	-0.008	0.04	0.440	0.79	0.29	0.65	1461352	0.030	0.04	-3.033	0.83	-2.05	0.68
3607166	-0.013	0.04	0.354	0.81	0.22	0.67	50653*	0.041	0.05	-3.132	0.96	-2.09	0.80
228499	-0.011	0.05	0.193	0.91	0.11	0.76	4792124	-0.109	0.04	-2.964	0.76	-2.35	0.63
2531220	-0.062	0.05	0.321	0.79	0.07	0.68	2094772	0.062	0.04	-3.617	0.70	-2.38	0.59
32416*	-0.017	0.05	-0.033	0.97	-0.07	0.80	2282553	0.059	0.04	-4.836	0.78	-3.24	0.65
1309984	0.007	0.05	-0.306	0.89	-0.20	0.75	2531055	-0.028	0.04	-7.276	0.80	-5.16	0.66
2250000	-0.004	0.05	-0.277	0.93	-0.20	0.78	2531058	0.196	0.04	-10.868	0.73	-7.12	0.61

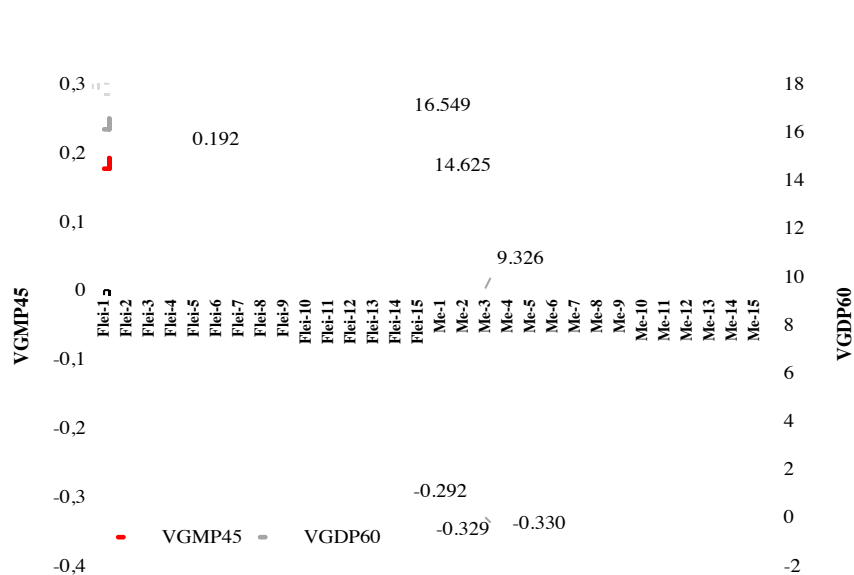
*Semental del Centro de IA; VGMP45 y RAPVGMP45, Valor genético Materno y fiabilidad del valor a los 45 días; VGDP60 y RAPVGDP60, Valor genético Directo y fiabilidad del valor a los 60 días; ICO_m , Índice genético combinado Merino.

Para la estima del ICO en cada raza, se utilizó el valor genético materno en P45 (VGMP45) y el valor genético directo en P60 (VGDP60), ponderándose cada valor por unos coeficientes según la raza, como se informa en el material y métodos

El ranking de sementales de raza Merina osciló entre un ICO de 10.85 a -7.12, mientras que el ranking de sementales Fleischschaf tuvo un rango mayor de 14.28 a -10.76. Igualmente, en ambos rankings, se aprecian sementales utilizados en las inseminaciones artificiales (*) para conectar genéticamente las ganaderías con sementales Merinos y testar el cruzamiento con los machos Fleischschaf. Sin embargo, percibimos que estos sementales de referencia no ocupan los primeros puestos en ambas tablas, como cabría de esperar, lo que evidenció que son seleccionados principalmente por características morfológicas-productivas, y no por su mérito genético, debiendo realizar los correspondientes ajustes en el programa para solucionar este aspecto, ya que los mejores sementales deben estar preparados para la inseminación artificial, para maximizar la difusión de la mejora.

En la **Figura 1**, se muestra la comparativa entre los quince primeros puestos de cada ranking de sementales Merino y Fleischschaf, con respecto a los componentes genéticos maternos VGMP45 y directos VGDP60.

Figura 1. Comparativa gráfica de los mejores sementales Merino y Fleischschaf, según valor genético materno (VGMP45) y directo (VGDP60).



VGMP45, Valor genético materno a los 45 días; VGDP60, Valor genético directo a los 60 días.

En la evaluación genética de los sementales para los componentes materno y directo, destacaron algunas individualidades; el macho *Flei-6* (87478) presentó un alto valor genético materno de 0.192, a pesar de pertenecer a la raza Fleischschaf destacaba sobre el resto de machos por componente materno. Por otro lado, se observó en los machos merinos *Me-1* (3591605), *Me-2* (2250001) y *Me-3* (751131), como sobresalían en el valor genético directo a los 60 días (16.549, 14.625 y 9.326), incluso por encima de los machos Fleischschaf, mostrando a la vez los valores más bajos para en el componente materno a los 45 días de -0.292, -0.329 y -0.330, respectivamente. Estas situaciones nos llaman la atención sobre la gestión genética incorrecta llevada a cabo hasta ahora bajo selección masal. Por un lado, se ha buscado una maternalidad en los sementales precoces cuando en un programa multirracial lo que se les pide es crecimiento directo, y por otro lado se ha buscado en los sementales merinos emular a las razas precoces, cuando la fortaleza de la raza está en su maternalidad y todas las características de adaptabilidad y rusticidad que ello conlleva. Esto nos reafirma en la necesidad de profundizar en el desarrollo del programa cooperativo, para poner orden en la anarquía provocada hasta ahora por la selección masal aplicada sin directrices concretas.

En términos generales, podemos decir que se observa un patrón más regular en los sementales Fleischschaf, a favor de los genotipos directos de crecimiento, con cierta mejora en el comportamiento materno. Mientras que, en la raza Merina, se observan dos patrones; animales con una tendencia mejorante de los genotipos directos, emulando los objetivos del Fleischschaf y otros a la mejora de los genotipos maternos, que siguen los objetivos planteados en el programa, para la mejora del Merino como raza materna.

4.4.3 Estimación de tendencias genéticas y fenotípicas

A continuación, se presentan las estimaciones de las tendencias genéticas y fenotípicas de 2011 a 2017, de los valores de pesos correspondientes del análisis de rasgos individuales para el total de la población a lo largo de los años de nacimiento. Con este estudio se pretendió hacer un análisis retrospectivo del comportamiento de la población bajo la selección masal aplicada de forma anárquica y atomizada por parte de los ganaderos de OVISO, carentes hasta el inicio del presente programa genético cooperativo, de directrices y de objetivos de selección claros, definidos y coordinados a nivel inter-rebaño.

Para cada uno de los rasgos de pesos estudiados (PN, 30, 45 y 60 días), se estimaron las tendencias Genéticas y Fenotípicas, diferenciándose en cada tendencia genética el correspondiente efecto directo y materno (**Figuras 2, 4, 6 y 8**), además de la tendencia fenotípica para cada rasgo de peso (**Figuras 3, 5, 7 y 9**).

En la **Tabla 8**, se muestran los valores de los coeficientes obtenidos en las ecuaciones lineales (b), los niveles de significancia y los coeficientes de determinación (R^2) de las tendencias genéticas maternas y directas en las cuatro etapas de pesos. En estos resultados destacamos que a pesar de resultar significativas ($P < 0.001$) cuatro ecuaciones lineales, en todos los casos se evidenció una baja respuesta a la selección masal, siendo corroborada por los bajos coeficientes determinativos obtenidos en nuestro estudio, que indicaron bajas tasas de cambio explicables por el efecto interanual de la selección. Por ello, partimos en este punto de una situación general de inmovilidad de las poblaciones, cosa que pone en peligro su rentabilidad y su competitividad, poniéndolas en situación de riesgo económico por su renuncia al progreso genético.

Tabla 8. Coeficientes de las regresiones lineales de los valores genéticos directo y materno para el total de la población.

Etapas de Pesos	Valores Genéticos	a	b	P<0.001	R ²
Peso de Nacimiento (PN)	VGDPN	2.0852	-0.00104	0.0014	0.0008
	VGMPN	0.2626	-0.00013	0.5489	0.0000
Peso a 30 días (P30)	VGDP30	-76.8110	0.03790	<.0001	0.0294
	VGMP30	-13.5273	0.00673	<.0001	0.0036
Peso a 45 días (P45)	VGDP45	-35.4785	0.01770	0.0008	0.0009
	VGMP45	-3.0143	0.00150	0.2821	0.0001
Peso a 60 días (P60)	VGDP60	19.1846	-0.00950	0.3095	0.0001
	VGMP60	-6.2938	0.00312	0.2898	0.0001

[—]VGDP, Valor genético directo; VGMP, Valor genético materno.

Así mismo, de forma general, a pesar de las bajas tasas de cambio, parece apreciarse una opción de la selección masal por la mejora del crecimiento compensatorio, ya que se aprecia una tendencia leve a la disminución del peso al nacimiento frente a un incremento de los pesos posteriores, especialmente los próximos al destete.

Posiblemente esta tendencia a la disminución del peso al nacimiento se esté viendo afectada por una selección masal dirigida al aumento de prolificidad, que no hemos contemplado aquí.

A partir del nacimiento, se manifiesta una tendencia directa positiva y significativa en las etapas VGDP30 ($P < 0.0001$) y VGDP45 ($P < 0.001$), en cuanto al valor genético directo para P60, se obtuvo una tendencia negativa, aunque no significativa ($P > 0.001$).

En relación a nuestros resultados mencionados en el párrafo anterior, Roshanfekar (2014) indica que fluctuaciones anuales en los pesos al nacimiento y en el destete probablemente sean debido a cambios climáticos repentinos, nivel de alimentación y nivel de sanidad del rebaño, por tanto antes de llevar a cabo programas de mejora y cría, se deben proporcionar condiciones ambientales óptimas para obtener el máximo potencial genético. Mientras que, Lasslo *et al.* (1985) contabilizó una mejora de 1.57% por año, como respuesta nutricional.

Por otro lado, las causas de baja respuesta genética se debe principalmente a un uso de carneros con bajo valor genético, elección de criterios de selección inadecuados, bajo número y/o inexactitud en el registro de rasgos, así como bajo porcentaje de reemplazo (Vatankhah *et al.*, 2004), a lo que podemos unir una descoordinación en la aplicación de la selección.

Igualmente, para los mismos rasgos de pesos (PN, 30, 45 y 60 días), se estimaron las regresiones lineales de las tendencias fenotípicas, resultando todas estas estadísticamente significativas ($P < 0.001$) y con unos coeficientes determinativos de 0.0117, 0.0008, 0.0002, 0.0045. Mostrándose en las **Figuras 3, 5, 7 y 9**, las representaciones gráficas y las ecuaciones lineales de ajuste de las tendencias fenotípicas en PN, P30, P45 y P60. Estos resultados indican la eficiencia alcanzada por OVISO en la mejora de los sistemas de explotación en los años en los que tenemos registros, por supuesto, si excluimos los aspectos genéticos. Por esta razón la cooperativa ha tomado la decisión de implementar su propio programa genético y poder avanzar así, también en estos aspectos.

Ya entrando en el análisis específico de cada rasgo de peso, tenemos que decir que la *estimación de la tendencia genética directa (VGD) para PN* en el presente estudio fue ligeramente decreciente y con un leve descenso (-1 g/año), coincidiendo este valor con lo informado ofrecida por Savar *et al.* (2010) y Di *et al.* (2014) en ovejas Moghani y Merinas superfinas chinas, respectivamente. Sin embargo, fue inferior a las estimaciones positivas próximas a cero reportadas en otras razas ovinas; Baluchi (0 g/año, Gholizadeh and Ghafouri-Kesbi (2015)), Rambouillet (0.4 g/año, Hanford *et al.* (2005)), Targhee (0.6 g/año, Hanford *et al.* (2003)) y Columbia (0.8 g/año, Hanford *et al.* (2002)).

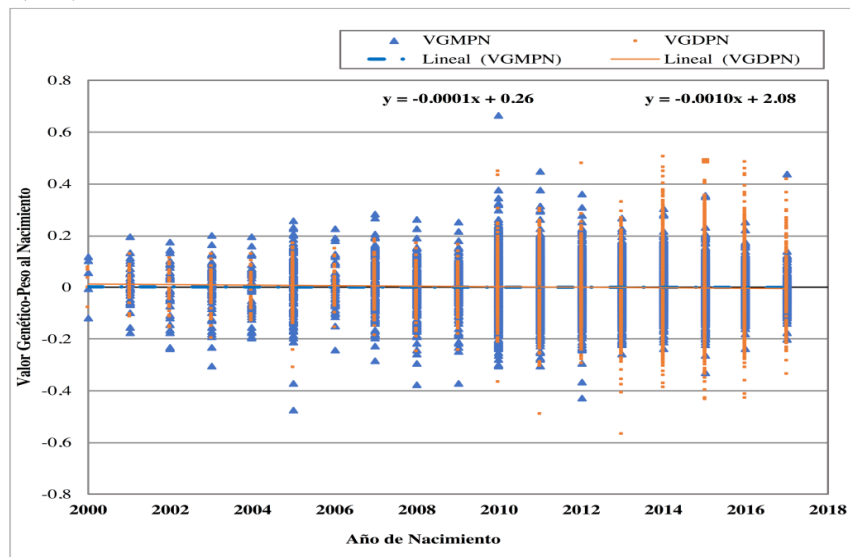
Por lo general, se informan de mayores ganancias genéticas al nacimiento, como por ejemplo de 2 g/año por Mokhtari and Rashidi (2010) en ovejas Kermani, de 5 g/año en Dohne Merino sudafricano (de Klerk and Heydenrych, 1990), de 6 g/año en ovejas Arabi (Roshanfekar, 2014) y 8 g/año por Roshanfekar *et al.* (2016) en raza Lori.

La tendencia genética directa más alta en el nacimiento fue informada por Hanford *et al.* (2005) con una estima de 1 kg/año. Sin embargo, una alta ganancia genética directa para el peso al nacimiento podría ser indeseables, porque podría tener consecuencias negativas, como es dificultad en el parto, por ello en general se mantiene una neutralidad selectiva sobre este carácter, pudiéndose justificar las tasas de cambio apreciada en algunas razas a una respuesta indirecta a la selección de otros pesos posteriores correlacionados genéticamente con el peso al nacimiento.

En la raza merina, Jurado *et al.* (1994) obtuvieron tendencias genéticas teóricas para el PN con altos coeficientes de regresión y valores significativos ($P < 0.001$), obteniendo valores de 0.043, 0.017, 0.031 en carneros, ovejas y corderos merinos, respectivamente.

La *estimación de tendencia genética materna (VGM)* para PN en el presente estudio (-0.13 g/año) fue mayor que la directa y no significativa ($P > 0.01$), pero inferior a lo reportado en la raza Kermani de 3 g/año (Rashidi *et al.*, 2008; Mokhtari and Rashidi, 2010), y de 5 g/año en ovejas Arabi (Roshanfeker, 2014). Sin embargo, destaca la mejora productiva del componente materno de 22 g/año obtenido en ovejas Arman por Farokhad *et al.* (2011). En resumen como se puede observar en la **Figura 2**, podemos decir que hubo poca diferencia entre las líneas de tendencias genéticas para PN, obteniendo ganancias genéticas directas y maternas cercanas a cero (Boujenane and Diallo, 2017; Gholizadeh and Ghafouri-Kesbi, 2017).

Figura 2. Tendencias genéticas de los valores directos y maternos para el peso al nacimiento (PN)



VGD, Valor genético directo; VGM, Valor genético materno.

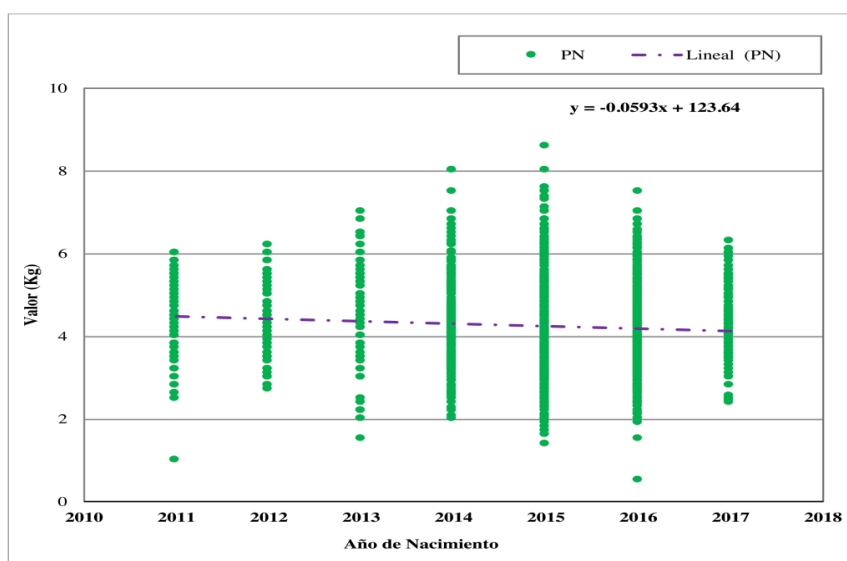
Por lo general en la literatura, las tendencias genéticas maternas y directas estimadas para el PN, aumentaban a lo largo de los periodos estudiados con ciertos descensos en algunos casos. Algunos autores en diferentes razas ovinas ((Rashidi *et al.*, 2008; Mokhtari and Rashidi, 2010; Farokhad *et al.*, 2011; Ahmadpanah *et al.*, 2016)) informaron de estimaciones más altas en las tendencias genéticas maternas que directas sobre el peso corporal. Esto puede deberse a que los efectos maternos en algunas razas de ovejas tienen una influencia más pronunciada sobre el peso al nacimiento que los efectos genéticos directos (Rashidi *et al.*, 2008). Sin embargo, otros estudios (Neser *et al.*, 2000; Duguma *et al.*, 2002; Roshanfeker, 2014; Roshanfeker *et al.*, 2016), indican lo contrario.

En nuestro estudio, para el PN los ajustes de las regresiones muestran bajos coeficientes de determinación (**Tabla 7**), muy diferente a los R^2 obtenidos en raza Merina por Mallick *et al.* (2016) de 55% en ovejas Bharat Merino y por Duguma *et al.* (2002) en Tygerhoek Merino de 51% (regresiones directa) y 58% (materna), respectivamente. Coeficientes de regresión más altos son reportados en otras razas ovinas en la literatura.

En la **Figura 3** se muestra *la tendencia fenotípica para PN*, con magnitud decreciente y obteniéndose un coeficiente de regresión lineal de -0.0593 kg/año, lo que posiblemente se deba a una búsqueda del crecimiento compensatorio posterior al nacimiento y al aumento de la prolificidad.

Nuestro resultado, es contrario a lo obtenido por Roshanfekar *et al.* (2016) y Jurado *et al.* (1994) con unos valores de mejora fenotípica de 0.016 kg/año y de 0.012 kg/año, respectivamente. Una mejora genética aún mayor fue informada para el PN en razas locales de otros países; por ejemplo de 0.2 en las razas Finnsheep y Outaouris, y de 0.3 kg en Canadian, Rideau y Suffolk (Shrestha *et al.*, 1996).

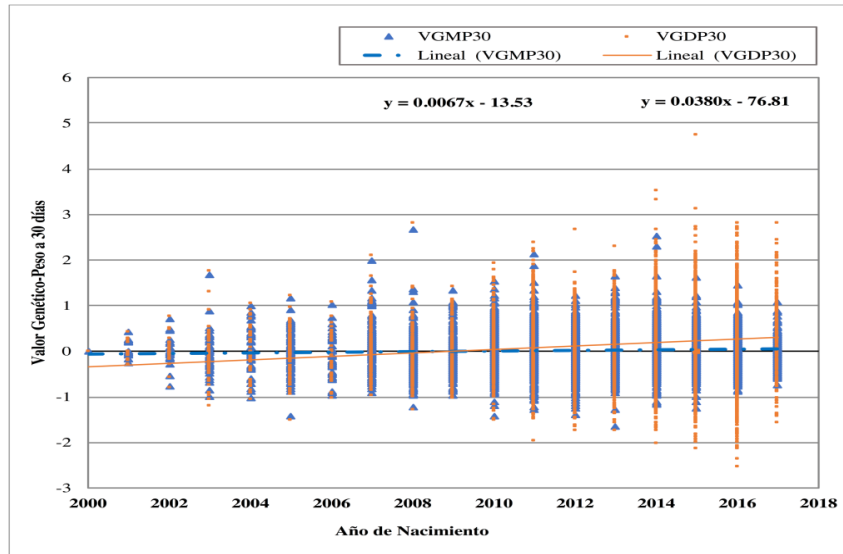
Figura 3. Tendencia fenotípica para el peso al nacimiento (PN).



Teniendo en cuenta las estimaciones de *las tendencias genéticas directas y maternas para el P30* obtenidas de 38 g/año y 6.7 g/año, hay evidencias de progreso genético en nuestros resultados para ambos componentes. Se evidenció un mayor interés por el crecimiento directo en esta etapa, a pesar de ser el criterio de selección que mejor potencialidad ofrece para el trabajo sobre la selección maternal. En otras razas, por el contrario se han encontrado valores inferiores para el componente directo y materno como los mencionados en las raza Segureña (3 g/año, -3 g/año, Rodríguez Hernández (2005)) y Sardi (0.17 g/año, -0.26 g/año, Boujenane and Diallo (2017)). Sin embargo, Kariuki *et al.* (2010) informaron de una ganancia genética directa superior a nuestro resultado, en ovejas Dorper (107 g/año) para este rasgo de peso de 30 días, siendo la naturaleza de esa raza muy diferente a la estudiada por nosotros.

Como se observa en la **Figura 4** y **Tabla 8**, ambas tendencias (VGDP30 y VGMP30) fueron ascendentes y muy significativas ($P < 0.0001$), coincidiendo con los resultados de Jurado *et al.* (1994), quienes reportan para el rasgo P30 una tendencia genética ascendente, pero en su estudio no diferencian entre las respuestas directas y maternas, siendo su progreso genético de 22 g/año. De igual manera, Alonso *et al.* (1991) en ovejas Merinas, encontró valores de progreso de 30 , 10 , 5 g en carneros, corderos y ovejas.

Figura 4. Tendencias genéticas de los valores directos y maternos para el peso a 30 días (P30).



VGDP, Valor genético directo; VGM, Valor genético materno.

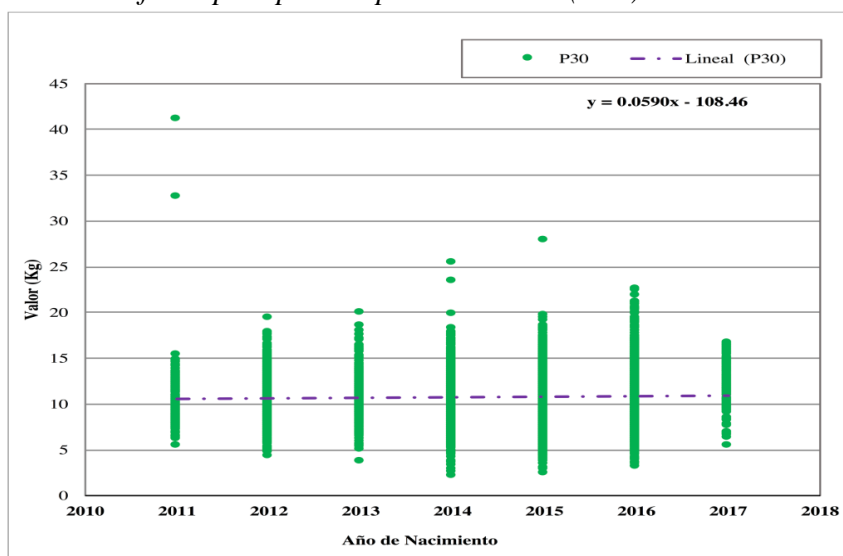
Para el rasgo de crecimiento de ganancia media diaria desde el nacimiento a 30 días, Delgado-Bermejo *et al.* (1997) informaron de una tendencia genética directa ascendente, pero descendente para los valores genéticos maternos en animales Merinos.

La *tendencia fenotípica para el peso a 30 días* se proporciona en la **Figura 5**, obteniéndose un incremento anual de 59 g, es baja en comparación con la mejora fenotípica de 198 y 240 g/año mencionada por Jurado *et al.* (1994) y Delgado-Bermejo *et al.* (1997), respectivamente en corderos Merinos Españoles, si bien estos valores de respuesta nos parecen desproporcionadamente altos.

En algunas razas como la Dorper se llegan a reportar incluso tendencias fenotípicas negativas de -117 g/año para este rasgo (Kariuki *et al.*, 2010).

Al igual que en el peso a 30 días (P30), en la literatura hay pocos estudios que aborden las tendencias genéticas y fenotípicas para el peso a 45 días, suele ser más frecuente las estimaciones de las tendencias genéticas para rasgos de pesos a mayores edades (3, 6, 9 y 12 meses) en diversas razas ovinas. Esto se debe a que pocas razas a nivel internacional son mejoradas por sus habilidades maternas, en general los programas de selección mundiales se han centrado en razas mejorantes paternas, destinadas a la exportación para la mejora de razas locales, olvidando el progreso maternal de estas últimas. En nuestro programa le damos mucho valor a los criterios cercanos al destete como el peso a los 45 días por ser una fuente de información indispensable para la mejora maternal.

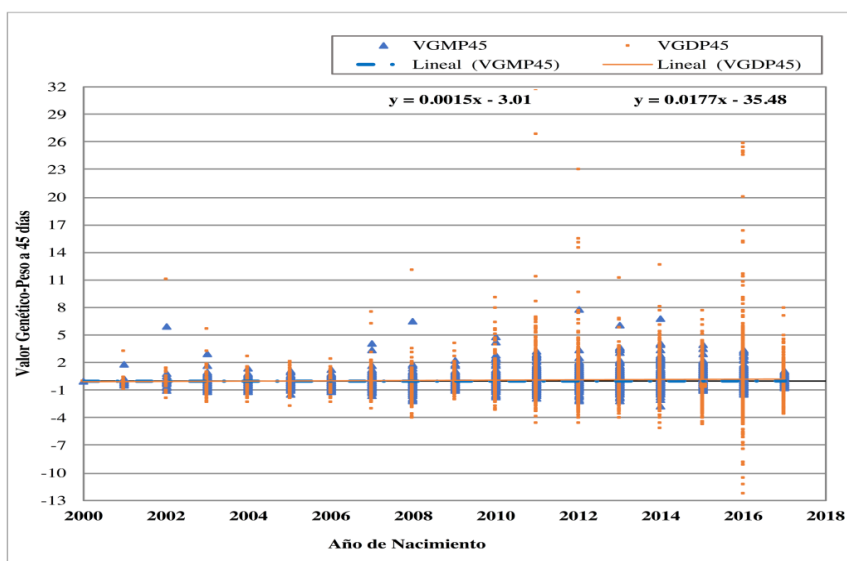
Figura 5. Tendencia fenotípica para el peso a 30 días (P30).



En nuestro estudio los valores de las tendencias genéticas directas y maternas para el P45 (VGDP45 y VGMP45), presentaron una leve tendencia ascendente (**Figura 6**), con un aumento anual bajo de 17.7 g/año en el componente directo ($P < 0.001$) y muy bajo de 1.5 g/año en el materno ($P > 0.001$), pero superiores a los mencionados por Rodríguez Hernández (2005) de 2 y -5 g, en la propia raza Merina.

Estos resultados son concordantes con lo expresado para el peso a 30 días, la selección masal parece haber puesto mucho interés en el progreso directo y materno en estas etapas tempranas dentro de la población de OVISO.

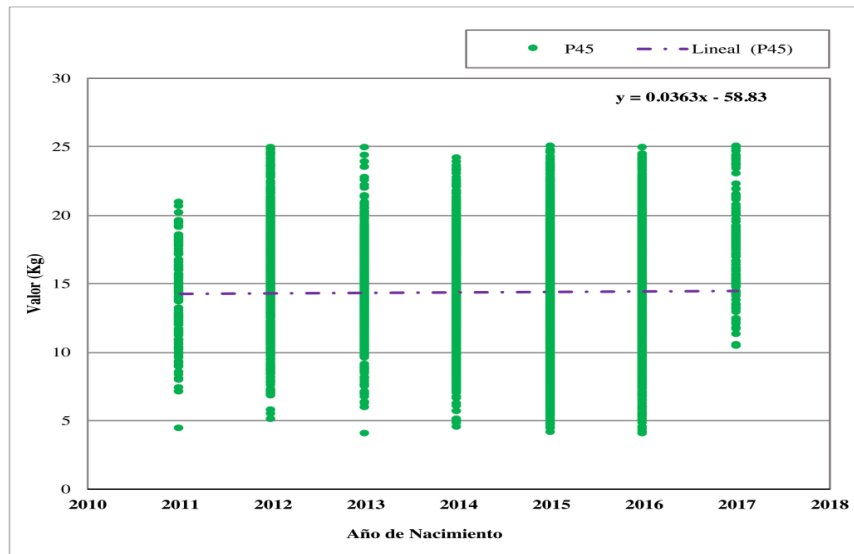
Figura 6. Tendencias genéticas de los valores directos y maternos para el peso a 45 días (P45).



VGDP, Valor genético directo; VGMP, Valor genético materno.

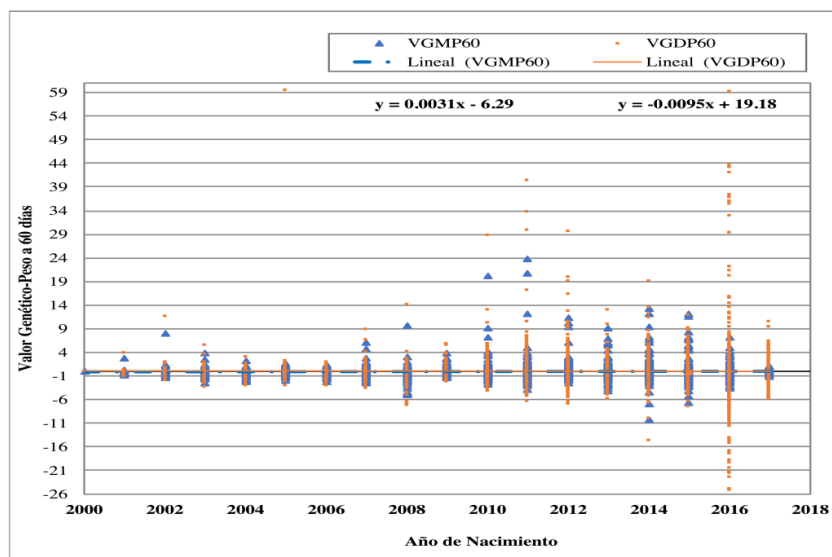
La *tendencia fenotípica del peso a 45 días* fue de 36.3 g/año, con una leve tendencia ascendente, aunque es un valor bajo, fue mayor que las mejoras genéticas obtenidas para esta misma etapa de peso. Rodríguez Hernández (2005) informó en su estudio de una ausencia de tendencia fenotípica clara para este rasgo de peso a 45 días. Además, cabe mencionar que aparte del estudio anterior para P45, se carece de más referencias bibliográficas sobre tendencias fenotípicas. De cualquier modo, esto indica que la mejora de los sistemas aplicada por OVISO en sus ganaderías tiene un fiel reflejo en el incremento fenotípico anual de los pesos tempranos.

Figura 7. *Tendencia fenotípica para el peso a 45 días (P45).*



La *estimación de la tendencia genética directa para P60 (VGDP60)* fue negativa y no significativa ($P > 0.001$), de -9.5 g/año (**Figura 8**). En la literatura hay pocos estudios para el rasgo de peso a 60 días. Encontramos tendencias genéticas muy diferentes, por ejemplo en ovejas Dorper la mejora fue de 139 g/año (Kariuki et al., 2010), mientras que en ovejas Bharat Merino, Mallick *et al.* (2016) informaron de un valor bajo (0.8 g/año). Sin embargo, para el peso de 75 días próximo a nuestro P60 estudiado, Rodríguez Hernández (2005) encontró un valor de 3 g/año, y Delgado-Bermejo *et al.* (1997) informaron de 0.68 Kg más con respecto al inicio del estudio en 1991.

De cualquier modo, lo que demuestran nuestros resultados es que la selección masal ha resultado del todo ineficiente en los pesos cercanos a la edad comercial, por tanto, la población ovina de OVISO ha permanecido inmóvil desde el punto de vista genético, perdiendo progresivamente competitividad en un mercado que si evoluciona.

Figura 8. Tendencias genéticas de los valores directos y maternos para el peso a 60 días (P60).

VGDP, Valor genético directo; VGM, Valor genético materno.

Por otra parte, en la literatura es más común la estima de la tendencia genética directa para el peso al destete, en el entorno a 90 días de vida, que en nada se corresponden con nuestro sistema de explotación. Las estimaciones de tendencias genéticas directas para el peso al destete fueron de 7 g/año en las razas Baluchi y Arman (Farokhad et al., 2011; Gholizadeh and Ghafouri-Kesbi, 2015), 9 g/año en ovejas Moghani (Savar et al., 2010), 38 y 20 g/año en las razas Rahmani y Ossimi (Shaht et al., 2004), 40.6 g/año en la raza Dormer (Zishiri et al., 2010), 44 g/año en ovejas Iran-Black (Ahmadpanah et al., 2016), 48 g/año en la raza Zandi (Mohammadi and Abdollahi-Arpanahi, 2014), de 23, 25, 68 y 76 g/año fueron informadas por Shrestha *et al.* (1996) en ovejas Suffolk, Finnsheep, Rideau y Outaouais, respectivamente.

Otros autores han informado de tendencias genéticas directas más altas para el peso al destete (Shrestha et al., 1996; Rashidi and Akheshi, 2007; Ghafouri-Kesbi et al., 2009; Kariuki et al., 2010; Mokhtari and Rashidi, 2010). Y aún mayores valores, son los obtenidas para pesos al destete por Mansour *et al.* (1977) en ovejas Barki (250 g/año) y Lax *et al.* (1979) en Hampshire (620 g/año).

Ciappesoni *et al.* (2011) en su estudio conjunto de varias razas ovinas, encontró una ganancia genética anual para corderos Corriedale, Ideal, Merino Australiano, de peso de destete de 0.83, 0.34 y 0.99% y de pesos a la primera esquila de 0.59%, 0.60% y 1.19% y 0.51%, respectivamente. Evidenciándose un mayor progreso para ambos pesos de la raza Merina.

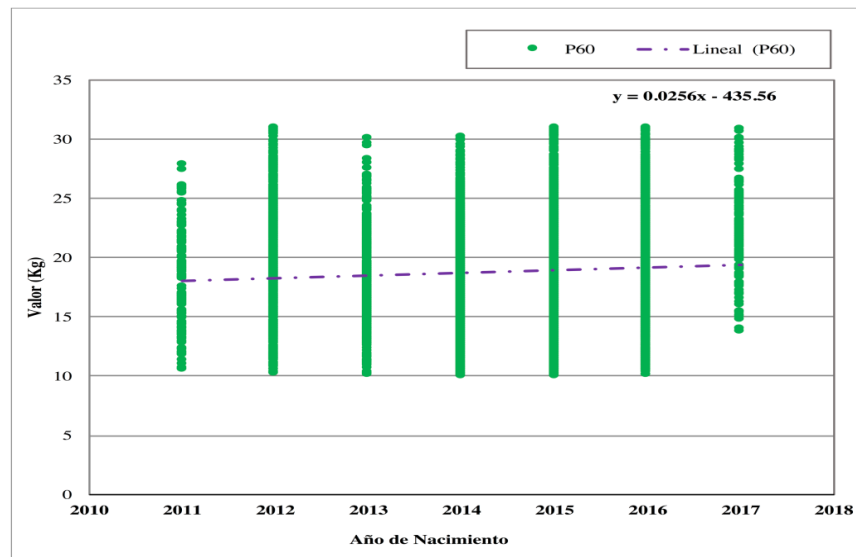
Así mismo, para rasgos de pesos a edades superiores, es muy variable el progreso genético referido a la raza Merina; para 100 días en Mutton Merino Sudafricano obtuvieron ganancia genética directa de 30 y 48 g/año, mientras que en Dohne Merino en pesos de 180 días se informó de un aumento de 59 g/año (de Klerk and Heydenrych, 1990). Así mismo para peso corporal maduro, Olivier *et al.* (1995) menciona una alta tendencia genética anual positiva ($b=0.6314$ kg) en Grootfentein Merino, mayor que la reportada por Cloete *et al.* (1998b) de $b=0.145$ kg, en Dohne Merino.

Por otro lado, *la tendencia genética materna (VGMP60)* fue positiva y no significativa ($P > 0.001$) de 3.1 g/año, valorando así la neutralidad de la selección masal en este aspecto, la cual se encuentra en concordancia con lo expresado para el componente directo. Valores más altos que los nuestros fueron informados en las razas locales Arman (7 g/año, Farokhad *et al.* (2011)), Arabi (15 g/año, Roshanfekar (2014)) y Zandi (48 g/año, Mohammadi and Abdollahi-Arpanahi (2014)), pero también encontramos una respuesta genética materna inferior a nuestro resultado, de 1 g/año en ovejas Lori (Roshanfekar *et al.*, 2016).

Además, cabe destacar en nuestro estudio que el valor genético materno para P60 fue mayor que el directo, lo que podría deberse a un efecto de arrastre ejercido por la respuesta indirecta a la selección materna ejercida por la selección masal en etapas más tempranas, efecto que no alcanza de igual modo al componente directo, como hemos visto anteriormente. Por tanto, observamos un efecto de la selección masal influyente sobre el componente genético materno del peso del cordero desde el nacimiento hasta los 60 días, resultado contrario de lo informado por Al-Shorepy and Notter (1996) y Näsholm and Danell (1996), quienes afirman un efecto materno decreciente sobre el peso del cordero a lo largo del tiempo.

En la **Figura 9**, se muestra *la tendencia fenotípica para el peso a 60 días*, con una magnitud creciente y significativa ($P < 0.001$). Así mismo, en el peso P60 al inicio de la investigación en 2011 era de 17.2 kg, y después de 7 años de estudio ha sido de 19.7 kg, por lo que se ha conseguido 2.5 kg más, maximizando los efectos positivos de la mejora de los sistemas de producción aplicada por OVISO, expresándose en su cenit en los pesos próximos a la edad comercial.

Figura 9. Tendencia fenotípica para el peso a 60 días (P60).



En otras razas, sin embargo se aportan respuestas fenotípicas muy inferiores a las nuestras como las reportadas por Roshanfekr (2014) de 24 g/año, correspondiente a 8 años de información genealógica y productiva.

La estimación del progreso fenotípico para el peso a 60 días fue de 25.6 g/año, superior a lo reportado por Mokhtari y Rashidi (2010) en la raza iraní Kermani (3 g/año), mientras que valores mayores fueron obtenidos por otros autores en otras razas; de 65 g/año (Roshanfekr et al., 2016), 129.5 g/año (Mohammadi and Abdollahi-Arpanahi, 2014), 198 g/año (Jurado et al., 1994), 310 g/año (Arora et al., 2010) y 380 g/año (Rashidi and Akheshi, 2007).

Nuestra respuesta fenotípica en los 7 años de estudio para los pesos a 30, 45 y 60 días fue de 2.9, 1.8 y 11.2 kg, siendo superior al progreso fenotípico de 2.4 kg para el peso al destete informado por Jurado *et al.* (1994) en Merino Español.

Para concluir, observamos que, en la literatura correspondiente a tendencias genéticas para rasgos de pesos, predominan valores positivos y significativos (de Klerk and Heydenrych, 1990; Shaat et al., 2004; Bosso et al., 2007; Mokhtari and Rashidi, 2010; Kamjoo et al., 2014), pero también se informan de tendencias positivas y no significativas (Farokhad et al., 2011; Mallick et al., 2016). Sin embargo, algunos autores como Boujenane and Diallo (2017) y Gholizadeh and Ghafouri-Kesbi (2017) indican ganancias genéticas anuales directas y maternas cercanas a cero, y en algunos estudios encontraron valores negativos (Savar et al., 2010; Di et al., 2014). Todo esto demuestra la extrema diversidad de los resultados obtenidos en los programas de mejora genética cárnica en el ovino mundial, por ello debemos acometer con suma prudencia los siguientes pasos a dar en nuestro programa, para lo que nos va a ayudar en gran medida las conclusiones de la presente tesis.

Las estimaciones de tendencias genéticas obtenidas en este estudio, muestran que ha habido, desde la selección masal, cierta mejora genética significativa y positiva en algunos de los rasgos estudiados.

Por otro lado, se aprecia que, por los signos de los coeficientes de regresión, la presión de selección masal ejercida por los ganaderos basada en criterios morfológicos y ciertos indicios productivos, ha mantenido un equilibrio en la población entre el genotipo materno y directo. Pero estas medidas selectivas han producido un tenue progreso genético reflejado en los bajos coeficientes determinativos obtenidos.

Al tratarse de las primeras evaluaciones genéticas inter-rebaño desarrolladas en esta población ovina en el seno de un programa de cría y mejora cooperativo y bajo evaluaciones BLUP, hemos podido utilizar las tendencias genéticas de los animales incluidos en el archivo productivo y genealógico, para evaluar principalmente la eficacia de la selección masal desarrollada por los ganaderos hasta el momento.

4.5 Conclusiones

- Los parámetros genéticos obtenidos en el presente estudio se encuentran dentro de los rangos de la especie, aunque algunos de los parámetros estimados presentaron valores en los límites inferiores y superiores destacado en la bibliografía, siendo justificables estos valores extremos al tratarse de una población multirracial.

- La alta heredabilidad directa obtenida nos hace pensar en un amplio margen de mejora del crecimiento directo. Por otro lado, teniendo en cuenta que la estimación de parámetros maternos es muy sensible a la calidad de la información funcional y genealógica, podemos decir que nuestra base de datos ha ofrecido una buena estructura, que nos ha permitido acceder a valores fiables y precisos de heredabilidades maternas, que si bien muestran valores más bajos que los directos, nos ofrecen un amplio margen de progreso para la habilidad materna desde el nacimiento hasta los 60 días de vida de los corderos.

- Sólo los pesos al nacimiento mostraron un papel importante de los efectos ambientales permanentes, el resto de caracteres no mostraron efecto alguno de ésta, lo que repercutió en los valores de sus repetibilidades que se igualaron a los valores de sus heredabilidades.

- Las correlaciones entre los componentes genéticos directo y materno fueron positivas en las edades más tempranas y negativos en las tardías, lo que mostró una sinergia entre ambos componentes cuando la influencia maternal es fuerte, y antagónica a medida que aumenta la independencia del cordero y se tiene que valer por su propio equilibrio hipofisario.

- Los resultados de la evaluación genética inter rebaño de los candidatos a reproductores nos permite ser muy optimistas al poder evaluar caso 12500 animales en una base multi racial, 127 de ellos eran sementales resultando 81 mejorantes, (17 Fleischschaf y 64 Merinos).

- A pesar de los valores de baja fiabilidad obtenidos, especialmente maternos, disponemos de una base sólida para comenzar a trabajar en una selección eficiente y moderna de los reproductores.

- De manera general y con la excepción del peso al nacimiento, se apreció en casi todas las variables post destete estudiadas un sesgo positivo de los valores genéticos promedio directos y un sesgo negativo de los correspondientes valores genéticos promedio maternos, esto nos lleva a pensar a priori que la selección masal aplicada hasta el inicio del presente programa ha favorecido el crecimiento frente a la maternalidad, comportamiento cuestionable en la población Merina autóctona, que deberá corregirse en el futuro.

- En el análisis individual de los resultados, percibimos que los sementales de referencia no ocupan los primeros puestos en los rankings, lo que evidenció que eran elegidos bajo criterios erróneos, por lo que debemos realizar los correspondientes ajustes, ya que los mejores sementales deben estar preparados para la inseminación artificial, para maximizar la difusión de la mejora.

- Con el estudio de las tendencias genéticas se pretendió hacer un análisis retrospectivo del comportamiento de la población bajo la selección masal aplicada de forma anárquica y atomizada hasta el inicio del presente programa, demostrándose en todos los casos una situación general de baja o nula respuesta a la selección masal y por tanto una inmovilidad que pone en peligro la rentabilidad y competitividad de las explotaciones.

- A pesar de las bajas tasas de cambio, parece apreciarse una opción de la selección masal por la mejora del crecimiento compensatorio, ya que se aprecia una tendencia leve a la disminución del peso al nacimiento frente a un incremento de los pesos posteriores, especialmente los próximos al destete. En los pesos cercanos a la edad comercial la respuesta fue totalmente nula a pesar de ser éste el punto más crítico para la rentabilidad de las explotaciones.

- Todas las tendencias fenotípicas indicaron la eficiencia alcanzada por OVISO en la mejora de los sistemas de explotación, excluyendo los aspectos genéticos, lo que justifica el desarrollo del presente programa.

- En nuestro programa le damos mucho valor a los criterios cercanos al destete como el peso a los 45 días por ser una fuente de información indispensable para la mejora maternal, pero nos llama la atención que pocas razas a nivel internacional son mejoradas por sus habilidades maternas, en general los programas de selección mundiales se han centrado en razas mejorantes paternas, destinadas a la exportación para la mejora de razas locales, olvidando el progreso maternal de estas últimas.

- Nuestros resultados demuestran que la selección masal ha resultado del todo ineficiente en los pesos cercanos a la edad comercial, por tanto, la población ovina de OVISO ha permanecido inmóvil desde el punto de vista genético, perdiendo progresivamente competitividad en el mercado.

- El programa de mejora genética de OVISO, ha demostrado su eficiencia y su capacidad para seguir implementando un progreso genético eficaz para sacar a su cabaña del inmovilismo genético y contribuir así a los excelentes logros de la cooperativa en la mejora de los sistemas de producción y comercialización.

4.6 Bibliografía

- Abbasi, M., R. Abdollahi-Arpanahi, A. Maghsoudi, R. V. Torshizi, and A. Nejati-Javaremi. 2012. Evaluation of models for estimation of genetic parameters and maternal effects for early growth traits of Iranian Baluchi sheep. *Small ruminant research* 104: 62-69.
- Abegaz, S., E. Negussie, G. Duguma, and J. Rege. 2002. Genetic parameter estimates for growth traits in Horro sheep. *Journal of Animal breeding and Genetics* 119: 35-45.
- Abegaz, S., J. Van Wyk, and J. Olivier. 2005. Model comparisons and genetic and environmental parameter estimates of growth and the Kleiber ratio in Horro sheep. *South African Journal of Animal Science* 35: 30-40.
- Ahlberg, C. 2016. Genetic analysis of maternal behavior and its effect on lamb survival.
- Ahmadpanah, J., H. Baneh, and C. Kohnepoushi. 2016. Direct and maternal genetic trend estimates for body weight traits of Iran-Black Sheep using multivariate animal models. *Songklanakarin Journal of Science & Technology* 38.
- Akhtar, M., K. Javed, and M. Abdullah. 2014. Single trait analysis for preweaning growth traits of Buchi sheep In Pakistan. *JAPS, Journal of Animal and Plant Sciences* 24: 693-699.
- Akhtar, M., K. Javed, M. Abdullah, N. Ahmad, and M. Elzo. 2012. Environmental factors affecting preweaning growth traits of Buchi sheep in Pakistan. *The J. Anim. and Plant Sci* 22: 529-536.
- Al-Shorepy, S., and D. Notter. 1996. Genetic variation and covariation for ewe reproduction, lamb growth, and lamb scrotal circumference in a Fall-lambing sheep flock. *Journal of Animal Science* 74: 1490-1498.
- Alonso, A., J. Jurado, and R. Alenda. 1991. Estima de los efectos ambientales en ovino de carne de la raza Merina ITEA. *VI Jornadas sobre producción animal* 11: 583-585.
- Analla, M., and J. M. Serradilla. 1998. Estimation of correlations between ewe litter size and maternal effects on lamb weights in Merino sheep. *Genetics Selection Evolution* 30: 493.
- Arora, A., G. Gowane, L. Prince, and V. Prakash. 2010. Genetic trends for performance traits of Malpura sheep. *Indian Journal of Animal Sciences* 80: 937.
- Bahreini Behzadi, M., F. E. Shahroudi, and L. D. Van Vleck. 2007. Estimates of genetic parameters for growth traits in Kermani sheep. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 124: 296-301.
- Bijma, P., and J. Van Arendonk. 1998. Maximizing genetic gain for the sire line of a crossbreeding scheme utilizing both purebred and crossbred information. *Animal Science* 66: 529-542.
- Boldman, K. G., L.A. Kriese, L.D. Van Vleck, C.P. Van Tassell y S.D. Kachman. 1995. *A Manual for Use of MTDFREML. A set of programs to obtain estimates of variances and covariances [DRAFT].* . USDA, ARS, Clay Center, NE, USA.
- Bolormaa, S. et al. 2017. Genomic prediction of reproduction traits for Merino sheep. *Animal Genetics* 48: 338-348.
- Bosso, N., M. Cisse, E. Van der Waaij, A. Fall, and J. Van Arendonk. 2007. Genetic and phenotypic parameters of body weight in West African Dwarf goat and Djallonke sheep. *Small Ruminant Research* 67: 271-278.

- Boujenane, I., A. Chikhi, M. Ibelbachyr, and F. Mouh. 2015. Estimation of genetic parameters and maternal effects for body weight at different ages in D'man sheep. *Small Ruminant Research* 130: 27-35.
- Boujenane, I., and I. Diallo. 2017. Estimates of genetic parameters and genetic trends for pre-weaning growth traits in Sardi sheep. *Small Ruminant Research* 146: 61-68.
- Boujenane, I., and J. Kansari. 2002. Estimates of (co) variances due to direct and maternal effects for body weights in Timahdite sheep. *Animal Science* 74: 409-414.
- Boujenane, I., S. M'Zian, and M. Sadik. 2011. Estimation des paramètres génétiques et phénotypiques de la croissance des ovins de race Sardi. *Revue Marocaine des Sciences Agronomiques et Vétérinaires* 21: 177-183.
- Brash, L., N. Fogarty, and A. Gilmour. 1994. Genetic parameters for Australian maternal and dual-purpose meatsheep breeds. II. Liveweight, wool and reproduction in Corriedale sheep. *Australian Journal of Agricultural Research* 45: 469-480.
- Brash, L., P. Taylor, and A. Gilmour. 1997. Estimates of genetic parameters and environmental effects for production traits in young Merino rams. In: *Proceedings of the Association for the Advancement of Animal Breeding and Genetics*. p 529-533.
- Carabano, M., and R. Alenda. 1990. Serving several species with animal models. In: *Proceedings of the 4th World Congress on Genetics applied to Livestock Production, Edinburgh 23-27 July 1990*. XIII. Plenary lectures, molecular genetics and mapping, selection, prediction and estimation. p 394-399.
- Ciappesoni, G., D. Gimeno, and F. Coronel. 2011. Evaluaciones genéticas en ovinos: situación actual y desafíos futuros. In: *XV Congreso Latinoamericano de Buiatría. XXXIX Jornadas Uruguayas de Buiatría*. Paysandú, Uruguay. p 197-201.
- Clarke, B., D. Brown, and A. Ball. 2003. Preliminary genetic parameters for live weight and ultrasound scan traits in Merinos. In: *Proceedings of the Association for the Advancement of Animal Breeding and Genetics*. p 326-330.
- Cloete, S., J. Olivier, M. Snyman, and E. Du Toit. 1998a. Genetic parameters and trends in a selection experiment for increased clean fleece weight involving South African Merinos. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 38: 427-432.
- Cloete, S., S. Schoeman, J. Coetzee, and J. d. V. Morris. 2001. Genetic variances for liveweight and fleece traits in Merino, Dohne Merino and South African Meat Merino sheep. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 41: 145-153.
- Cloete, S., A. J. Scholtz, and B. Aucamp. 1998b. Environmental effects, heritability estimates and genetic trends in a Western Cape Dohne Merino nucleus flock. *South African Journal of Animal Science* 28.
- Cundiff, L. V. 1972. The role of maternal effects in animal breeding: VIII. Comparative aspects of maternal effects. *Journal of animal science* 35: 1335-1337.
- Da Gama, L. T. 2002. Melhoramento genético animal.
- De Klerk, H., and H. Heydenrych. 1990. BLUP analysis of genetic trends in the Dohne Merino. In: *Proceedings of the 4th World Congress on Genetics applied to Livestock Production, Edinburgh 23-27 July, 1990*. XV. Beef cattle, sheep and pig genetics and breeding, fibre, fur and meat quality. p 77-80.
- Delgado-Bermejo, J., A. Molina Alcalá, A. Sierra Vázquez, and A. Rodero Franganillo. 1997. Valoración genética BLUP en el Merino Autóctono Español.
- Di, J. et al. 2014. Genetic trends for growth and wool traits of Chinese superfine Merino sheep using a multi-trait animal model. *Small Ruminant Research* 117: 47-51.

- Di, J. et al. 2011. Estimation of (co) variance components and genetic parameters for growth and wool traits of Chinese superfine merino sheep with the use of a multi-trait animal model. *Livestock Science* 138: 278-288.
- Dodenhoff, J., L. D. Van Vleck, and K. Gregory. 1999. Estimation of direct, maternal, and grandmaternal genetic effects for weaning weight in several breeds of beef cattle. *Journal of animal science* 77: 840-845.
- Duguma, G., S. Schoeman, S. Cloete, and G. Jordaan. 2002. Genetic parameter estimates of early growth traits in the Tygerhoek Merino flock. *South African Journal of Animal Science* 32: 66-75.
- Dwyer, C., and A. Lawrence. 1998. Variability in the expression of maternal behaviour in primiparous sheep: effects of genotype and litter size. *Applied Animal Behaviour Science* 58: 311-330.
- Ekiz, B., M. Özcan, A. Yilmaz, and A. Ceyhan. 2004. Estimates of genetic parameters for direct and maternal effects with six different models on birth and weaning weights of Turkish Merino lambs. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences* 28: 383-389.
- El Fadili, M., C. Michaux, J. Detilleux, and P. Leroy. 2000. Genetic parameters for growth traits of the Moroccan Timahdit breed of sheep. *Small Ruminant Research* 37: 203-208.
- Elzo, M. 1994. Restricted maximum likelihood procedures for the estimation of additive and nonadditive genetic variances and covariances in multibreed populations. *Journal of animal science* 72: 3055-3065.
- Espinosa de los Monteros E., J. M. A. 2001. Presentación del I Catálogo de Animales valorados genéticamente. . FEAGAS 19: 97-100.
- FAO. 2010. La situación de los recursos zoogenéticos mundiales para la alimentación y la agricultura. Parte 4, seccion D. Métodos de mejora genética en apoyo de una utilización sostenible. Roma.
- Farokhad, M. L., H. Roshanfekar, S. Amiri, K. Mohammadi, and K. Mirzadeh. 2011. Genetic trends estimation for some of the growth traits in Arman sheep. *Journal of Animal and Veterinary Advances* 10: 1801-1803.
- Fogarty, N. 1987. Breeding objectives for sheep: prime lamb dams. In: *Proceedings of the Australian Association of Animal Breeding and Genetics*. p 217-220.
- Fogarty, N. 1995. Genetic parameters for live weight, fat and muscle measurements, wool production and reproduction in sheep: a review. In: *Animal Breeding Abstracts*. p 101-143.
- Fogarty, N., R. Banks, A. Gilmour, and L. Brash. 1992. Enhancement of LAMBPLAN to incorporate maternal traits and eye muscle measurements. In: *Proceedings of the Australian Association of Animal Breeding and Genetics*. p 63-66.
- Fogarty, N., L. Brash, and A. Gilmour. 1994. Genetic parameters for reproduction and lamb production and their components and live weight, fat depth and wool production in Hyfer sheep. *Australian Journal of Agricultural Research* 45: 443-457.
- Fogarty, N., and A. Gilmour. 1993. Sensitivity of breeding objectives to prices and genetic parameters in Australian Corriedale and Polwarth dual-purpose sheep. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 33: 259-268.
- Fogarty, N., E. Safari, P. Taylor, and W. Murray. 2003. Genetic parameters for meat quality and carcass traits and their correlation with wool traits in Australian Merino sheep. *Australian Journal of Agricultural Research* 54: 715-722.

- Gama, L., C. Matos, and N. Carolino. 2004. Modelos mistos em melhoramento animal. *Arquivos Veterinários* 7.
- Gama, L. T. 2002. Melhoramento genético animal. Ed. Escolar Editora. Lisboa, Portugal.: 280.
- Gamasae, V. A. et al. 2010. Estimation of genetic parameters for body weight at different ages in Mehraban sheep. *African Journal of Biotechnology* 9: 5218-5223.
- Ghafouri-Kesbi, F. et al. 2011. Genetic analysis of growth rate and Kleiber ratio in Zandi sheep. *Tropical animal health and production* 43: 1153.
- Ghafouri-Kesbi, F., and H. Baneh. 2012. Genetic parameters for direct and maternal effects on growth traits of sheep. *Archiv Tierzucht* 55: 603-611.
- Ghafouri-Kesbi, F., M. Eskandarinasab, and A. Hassanabadi. 2009. Short-term selection for yearling weight in a small-experimental Iranian Afshari sheep flock. *Canadian journal of animal science* 89: 301-307.
- Gholizadeh, M., and F. Ghafouri-Kesbi. 2015. Estimation of genetic parameters for growth-related traits and evaluating the results of a 27-year selection program in Baluchi sheep. *Small Ruminant Research* 130: 8-14.
- Gholizadeh, M., and F. Ghafouri-Kesbi. 2017. Genetic analysis of average daily gain in Baluchi sheep. *Meta Gene*.
- Greeff, J., and L. Karlsson. 1998. The genetic relationship between faecal consistency, faecal worm egg counts and wool traits in Merino sheep. In: *Proceedings of the 6th world congress on genetics applied to livestock production*. p 63-66.
- Hanford, K., L. Van Vleck, and G. Snowder. 2005. Estimates of genetic parameters and genetic change for reproduction, weight, and wool characteristics of Rambouillet sheep. *Small Ruminant Research* 57: 175-186.
- Hanford, K. J., L. D. Van Vleck, and G. Snowder. 2002. Estimates of genetic parameters and genetic change for reproduction, weight, and wool characteristics of Columbia sheep. *Journal of animal science* 80: 3086-3098.
- Hanford, K. J., L. D. Van Vleck, and G. Snowder. 2003. Estimates of genetic parameters and genetic change for reproduction, weight, and wool characteristics of Targhee sheep. *Journal of Animal Science* 81: 630-640.
- Henderson, C. 1975. Rapid method for computing the inverse of a relationship matrix. *Journal of dairy science* 58: 1727-1730.
- Henderson, C. R. 1963. In. *Stat. Genet. In plant breed.* NAS-NRC. Publication. 982.
- Henderson, C. R. 1973. Sire evaluation and genetic trends. In *proceedings of the animal breeding and genetics symposium in honour of Jay Lush*. ASAS and American Dairy Science Association, Champaign, Ill.
- Henderson, C. R. 1984. *Application of linear models in animal breeding*. Univ. Guelph, Ontario, Canada.
- Hernández, J. O., and A. H. Cuéllar. 2015. FUNDAMENTO PARA LA SELECCIÓN DE LA PRIMALA DE REEMPLAZO. *Kuxulkab'* 14.
- Heydarpour, M., L. Schaeffer, and M. Yazdi. 2008. Influence of population structure on estimates of direct and maternal parameters. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 125: 89-99.
- Hinch, G. 1997. *Genetics of behaviour*.
- Hinojosa-Cuéllar, J. A., F. d. M. Regalado-Arrazola, and J. Oliva-Hernández. 2009. Crecimiento prenatal y predestete en corderos Pelibuey, Dorper, Katahdin y sus cruces en el Sureste de México. *Revista Científica* 19: 522-532.

- Huisman, A., D. Brown, A. Ball, and H.-U. Graser. 2008. Genetic parameters for bodyweight, wool, and disease resistance and reproduction traits in Merino sheep. 1. Description of traits, model comparison, variance components and their ratios. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 48: 1177-1185.
- Ibánñez-Escriche, N., R. L. Fernando, A. Toosi, and J. C. Dekkers. 2009. Genomic selection of purebreds for crossbred performance. *Genetics Selection Evolution* 41: 12.
- Jafaroghli, M., A. Rashidi, M. Mokhtari, and A. Shadparvar. 2010. (Co) Variance components and genetic parameter estimates for growth traits in Moghani sheep. *Small Ruminant Research* 91: 170-177.
- Jurado, J., A. Alonso, and R. Alenda. 1994. Selection response for growth in a Spanish Merino flock. *Journal of animal science* 72: 1433-1440.
- Kamjoo, B., H. Baneh, V. Yousefi, A. Mandal, and G. Rahimi. 2014. Genetic parameter estimates for growth traits in Iran-Black sheep. *Journal of applied animal research* 42: 79-88.
- Kariuki, C., E. D. Ilatsia, I. S. Kosgey, and A. K. Kahi. 2010. Direct and maternal (co) variance components, genetic parameters and annual trends for growth traits of Dorper sheep in semi-arid Kenya. *Tropical animal health and production* 42: 473-481.
- Kesbi, F. G., M. Eskandarinasab, and A. Hassanabadi. 2008. Estimation of genetic parameters for lamb weight at various ages in Mehraban sheep. *Italian Journal of Animal Science* 7: 95-103.
- Kumar, S., V. Kumar, G. Gangaraju, S. Nath, and A. Thiruvankadan. 2017. Estimates of direct and maternal (co) variance components as well as genetic parameters of growth traits in Nellore sheep. *Tropical Animal Health and Production*: 1-8.
- Kushwaha, B. et al. 2009. Direct and maternal (co) variance components and heritability estimates for body weights in Chokla sheep. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 126: 278-287.
- Larsgard, A. G., and I. Olesen. 1998. Genetic parameters for direct and maternal effects on weights and ultrasonic muscle and fat depth of lambs. *Livestock production science* 55: 273-278.
- Lasslo, L., G. Bradford, D. Torell, and B. Kennedy. 1985. Selection for weaning weight in Targhee sheep in two environments. I. Direct response. *Journal of animal science* 61: 376-386.
- Lax, J., A. Chapman, A. Pope, R. Baker, and B. Bradley. 1979. Comparison of single trait and index selection in sheep. *Journal of animal science* 48: 776-788.
- Lewer, R. W., RR; Howe, RR. 1994. Studies on Western Australian Merino sheep. II. Genetic and phenotypic parameter estimates for objectively measured traits on ram and ewe hoggets using different model types. *Aust. J. Agric. Res.* 45, : 829-840.
- Ligda, C., G. Gabriilidis, T. Papadopoulos, and A. Georgoudis. 2000. Investigation of direct and maternal genetic effects on birth and weaning weight of Chios lambs. *Livestock Production Science* 67: 75-80.
- Lo, L., R. Fernando, and M. Grossman. 1993. Covariance between relatives in multibreed populations: additive model. *TAG Theoretical and Applied Genetics* 87: 423-430.
- Mallick, P. et al. 2016. Genetic trend for growth and wool performance in a closed flock of Bharat Merino sheep at sub temperate region of Kodai hills, Tamil Nadu. *Veterinary world* 9: 276.

- Mandal, A., F. Naser, P. Rout, R. Roy, and D. Notter. 2006a. Estimation of direct and maternal (co) variance components for pre-weaning growth traits in Muzaffarnagari sheep. *Livestock Science* 99: 79-89.
- Mandal, A., F. Naser, P. Rout, R. Roy, and D. Notter. 2006b. Genetic parameters for direct and maternal effects on body weights of Muzaffarnagari sheep. *Animal Science* 82: 133-140.
- Maniatis, N., and G. Pollott. 2003. The impact of data structure on genetic (co) variance components of early growth in sheep, estimated using an animal model with maternal effects. *Journal of Animal Science* 81: 101-108.
- Mansour, H., E. Galal, E. Salah, G. Hassan, and Y. Ganem. 1977. Estimation of genetic trends in traits of a flock of Barki sheep. *Egyptian journal of genetics and cytology*.
- MAPAMA. 2011. Programa de mejora de la raza ovina merina y merina (variedad negra) http://www.mapama.gob.es/es/ganaderia/temas/zootecnia/Programa_Mejora_Raza_Merina_Definitivo_tcm7-293460.pdf.
- MAPAMA. 2012. Programa de mejora de las razas ovinas Berrinchon du cher, Charmoise, Fleischschaf, Ile de france, Landschaff y Merino precoz.
- Maria, G., K. Boldman, and L. D. Van Vleck. 1993. Estimates of variances due to direct and maternal effects for growth traits of Romanov sheep. *Journal of animal science* 71: 845-849.
- Matika, O., J. Van Wyk, G. Erasmus, and R. Baker. 2003. Genetic parameter estimates in Sabi sheep. *Livestock Production Science* 79: 17-28.
- Maxa J., N. E., Berg P., Pedersen J. 2007. Genetic parameters for growth traits and litter size in Danish Texel, Shropshire, Oxford Down and Suffolk. *Small Rumin. Res.*, 68, : 312-317.
- Mohammadi, H., M. M. Shahrehabak, H. M. Shahrehabak, A. Bahrami, and M. Dorostkar. 2013. Model comparisons and genetic parameter estimates of growth and the Kleiber ratio in Shal sheep. *Archiv Tierzucht* 56: 264-275.
- Mohammadi, K., and R. Abdollahi-Arpanahi. 2014. Genetic, phenotypic and environmental trends for growth and reproductive traits in Zandi sheep. *Global Journal of Animal Scientific Research* 3: 311-320.
- Mohammadi, K., M. Beigi Nassiri, J. Fayazi, H. Roshanfekar, and A. Aghaei. 2010. Estimates of phenotypic and genetic parameters for pre-weaning growth traits of Arabi lambs. *Journal of Animal and Veterinary Advances* 9: 1819-1823.
- Mokhtari, M., and A. Rashidi. 2010. Genetic trends estimation for body weights of Kermani sheep at different ages using multivariate animal models. *Small Ruminant Research* 88: 23-26.
- Molina Alcalá, A. et al. 2008. Desarrollo de la metodología de regresión aleatoria en la raza merina: II. Estimación de la función de parámetros genéticos.
- Mortimer, S., and K. Atkins. 1995. Maternal effects influence growth traits in Merino sheep. In: *Proceedings of the Australian Association of Animal Breeding and Genetics*. p 421-424.
- Näsholm, A., and O. Danell. 1996. Genetic relationships of lamb weight, maternal ability, and mature ewe weight in Swedish finewool sheep. *Journal of animal science* 74: 329-339.
- Naser, F., G. Erasmus, and J. Van Wyk. 2000. Genetic studies on the South African Mutton Merino: growth traits. *South African Journal of Animal Science* 30: 172-177.

- Neser, F., G. Erasmus, and J. Van Wyk. 2001. Genetic parameter estimates for pre-weaning weight traits in Dorper sheep. *Small Ruminant Research* 40: 197-202.
- Olivier, J., G. Erasmus, J. Van Wyk, and K. Konstantinov. 1995. Response to selection on BLUP of breeding values in the Grootfontein Merino stud. *South African Journal of Animal Science* 25: 13-15.
- Ozcan, M., B. Ekiz, A. Yilmaz, and A. Ceyhan. 2005. Genetic parameter estimates for lamb growth traits and greasy fleece weight at first shearing in Turkish Merino sheep. *Small Ruminant Research* 56: 215-222.
- Parra-Bracamonte, G. M. et al. 2007. Tendencias Genéticas y Fenotípicas de Características de Crecimiento en el Ganado Brahman de Registro de México. *Revista Científica* 17: 262-267.
- Pitchford, W., V. Ingham, R. Ponzoni, and A. Gilmour. 2003. Genetic parameters for weight, fat and eye muscle depth in South Australian Merino sheep.
- Ponzoni, R., and M. Fenton. 2000. Phenotypic and genetic parameters from fine, medium and strong wool Australian Merino strains. South Australian Research and Development & The Woolmark Company.
- Ponzoni, R. et al. 1995. The Turretfield sheep breeding project: messages on phenotypic and genetic parameters for South Australian Merino sheep. In: *Proceedings of the Australian Association of Animal Breeding and Genetics*. p 13.
- Prakash, V., L. Prince, G. Gowane, and A. Arora. 2012. The estimation of (co) variance components and genetic parameters for growth traits and Kleiber ratios in Malpura sheep of India. *Small ruminant research* 108: 54-58.
- Puntas, J., G. Angulo, J. Delgado, M. Gómez, and J. León. 2014. Estimación de parámetros genéticos para los caracteres de peso y crecimiento en el programa de mejora del ovino segureño. *Feagas*, ISSN 1887-4177, N°38: 88-92.
- Purvis, I., and A. Swan. 1997. Can follicle density be used to enhance the rate of genetic improvement in Merino flocks. In: *Proceedings of the Association for the Advancement of Animal Breeding and Genetics*. p 512-515.
- Rashidi, A., and H. Akheshi. 2007. Genetic and environment trends estimates of some growth traits in Kurdi sheep.
- Rashidi, A., M. S. Mokhtari, A. S. Jahanshahi, and M. M. Abadi. 2008. Genetic parameter estimates of pre-weaning growth traits in Kermani sheep. *Small Ruminant Research* 74: 165-171.
- Riggio, V., R. Finocchiaro, and S. Bishop. 2008. Genetic parameters for early lamb survival and growth in Scottish Blackface sheep. *Journal of Animal Science* 86: 1758-1764.
- Robinson, G. K. 1991. That BLUP is a good thing: the estimation of random effects. *Statistical science*: 15-32.
- Rodríguez Hernández, J. V. 2005. Evaluación fenotípica y genotípica de los caracteres de crecimiento en el esquema de selección del ovino segureño.
- Roshanfekr, H. 2014. Estimation of genetic parameters for Kleiber Ratio and trends for weight at birth and weaning in Arabi sheep. *International Journal of Advanced Biological and Biomedical Research* 2: 2830-2836.
- Roshanfekr, H., J. Fayazi, and M. Beyranvand. 2016. Estimation of genetic, phenotypic and environmental trends for body weights at different ages in Lori sheep. *Pizhūhishhā-yī ulum-i dāmī-i Īrān* 7: 364-372.
- Safari, A., and N. M. Fogarty. 2003. Genetic parameters for sheep production traits. *NSW Agriculture Technical Bulletin*.

- Safari, E., N. Fogarty, and A. R. Gilmour. 2005. A review of genetic parameter estimates for wool, growth, meat and reproduction traits in sheep. *Livestock Production Science* 92: 271-289.
- Safari, E. et al. 2007. Across population genetic parameters for wool, growth, and reproduction traits in Australian Merino sheep. 2. Estimates of heritability and variance components. *Australian Journal of Agricultural Research* 58: 177-184.
- Salah, E., and E. Galal. 1968. Estimates of genetic parameters of growth rate in sheep with reference to the method of estimation. *Animal Science* 10: 109-112.
- SAS, S. 2002. *User's Guide: Statistics*. Ver. 9.1, SAS Institute. Inc, Cary, NC.
- Savar, S. S., M. Abbasi, J. A. Nejati, T. R. Vaez, and M. Chamani. 2010. Parameters estimation and phenotypic and genetic trend for reproductive traits in Moghani sheep.
- Shaah, I., S. Galal, and H. Mansour. 2004. Genetic trends for lamb weights in flocks of Egyptian Rahmani and Ossimi sheep. *Small Ruminant Research* 51: 23-28.
- Shahdadi, A., and D. Saghi. 2016. Estimating Genetic Parameters of Body Weight Traits in Kourdi Sheep. *Iranian Journal of Applied Animal Science* 6: 657-663.
- Shrestha, J., H. Peters, D. Heaney, and L. V. Vleck. 1996. Genetic trends over 20 years of selection in the three synthetic Arcotts, Suffolk and Finnish Landrace sheep breeds. 1. Early growth traits. *Canadian Journal of Animal Science* 76: 23-34.
- Sierra, A. 1998. Estudio de la variabilidad fenotípica y genética de los criterios de selección en el ovino Merino autóctono español. Memoria para optar por el Grado de Doctor. Universidad de Córdoba, España.
- Sierra, A. et al. 1998. Evolución zootécnica del Merino español en tiempos recientes y futuros. *Arch. Zootec* 47: 255-258.
- Simianer, H. 1994. Current and future developments in applications of animal models. En *Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Guelph. Canadá. 18: 435-442.
- Snyman, M., G. Erasmus, J. Van Wyk, and J. Olivier. 1995. Direct and maternal (co) variance components and heritability estimates for body weight at different ages and fleece traits in Afrino sheep. *Livestock Production Science* 44: 229-235.
- Synman, M., J. Olivier, and W. Olivier. 1996. Variance components and genetic parameters for body weight and fleece traits of Merino sheep in an arid environment. *South African Journal of Animal Science* 26: 11-14.
- Tosh, J., and R. Kemp. 1994. Estimation of variance components for lamb weights in three sheep populations. *Journal of Animal Science* 72: 1184-1190.
- Vaez, T. R., F. Nicolas, and H. Raadsma. 1996. REML estimates of variance and covariance components for production traits in Australian Merino sheep, using an animal model. 1. Body weight from birth to 22 months. *Australian Journal of Agricultural Research* 47: 1235-1249.
- Van Wyk, J., J. Erasmus, and K. Konstantinov. 1993. Variance component and heritability estimates of early growth traits in the Elsenburg Dorner sheep stud. *South African Journal of Animal Science* 23: 72-76.
- Vatankhah, M., M. Moradi Sharebabak, A. Nejati Javarami, S. Miraei-Ashtiani, and R. Vaez Torshizi. 2004. A review of sheep breeding in Iran. *Proc. 1st Iranian Congr. Anim. Aqua. Sci.*, Tehran, Iran: 591-597.
- Vikas bin Zaffer, R., and D. Chakraborty. 2015. GENETIC STUDIES ON GROWTH AND WOOL PRODUCTION TRAITS IN DORPER X RAMBOUILLET CROSSBRED SHEEP. *Animal Science* 9.

- Wei, M., and H. Van der Steen. 1991. Comparison of reciprocal recurrent selection with pure-line selection systems in animal breeding (a review). In: Anim Breed Abstr. p 281-298.
- Wiggans, G. R. 1990. Breeding value prediction with the animal model. In proceedings of the 4th world congress on genetic applied to the livestock production. Edinburg, Scotland. 13: 355-356.
- Wuliji, T., K. Dodds, J. Land, R. Andrews, and P. Turner. 2001. Selection for ultrafine Merino sheep in New Zealand: heritability, phenotypic and genetic correlations of live weight, fleece weight and wool characteristics in yearlings. Animal Science 72: 241-250.
- Yazdi, M., A. Näsholm, K. Johansson, H. Jorjani, and L. E. Liljedahl. 1997. Population parameters for birth and ewe fleece weight at different parities in Baluchi sheep. Journal of Animal Breeding and Genetics 114: 323-332.

Capítulo 5

Detección de marcadores polimórficos relacionados con genes candidatos para la selección asistida en un programa de mejora de ovino de carne en un contexto cooperativo.

5.1 Resumen

Comprender cuáles son las variantes genéticas asociadas a rasgos de crecimiento y calidad de la carne de cordero, permitiría mejorar la rentabilidad de las ganaderías ovinas. Por tanto, el objetivo de este estudio fue investigar la asociación entre los datos fenotípicos de pesos controlados sobre 2404 corderos merinos y los genotipos paternos de marcadores SNPs relacionados con 9 genes relacionados con rasgos de crecimiento y calidad de la carne y canal. Se recogieron muestras de sangre de 35 sementales de raza Merina pertenecientes al programa de cría y mejora de la cooperativa OVISO. Se extrajo ADN genómico usando un kit de purificación comercial

Secuenciándose en ellas algunas regiones polimórficas de los genes implicados, utilizando los cebadores correspondientes, mediante el kit de PCR Platinum High Fidelity (LifeTechnology). El producto de las PCR se ha secuenciado por la técnica Sanger utilizando el servicio de Macrogen (Korea). Los fenogramas obtenidos se analizaron con el programa MEGA v. 7 para buscar y validar las mutaciones. Las rawdata de las muestras secuenciadas se han alineado primero entre ellas utilizando el algoritmo CLUSTALW con los parámetros de default y sucesivamente se ha repetido el proceso con el algoritmo BLAST que interroga las secuencias en análisis con la base de datos en Genebank. Una vez determinado el punto polimórfico la región de 100 bases ante y después de la mutación se ha exportado para el diseño del ensayo de genotipado con un ensayo de KASP (KompetitiveAlleleSpecific PCR) que consiste en dos primers específicos de cada alelo y de un sistema de detección FRET (fluorescenceresonanceenergy transfer). El proceso de genotipado se ha llevado a cabo en la empresa LGCgenomics. Los resultados finales se visualizaron y exportaron mediante el software Klustercaller.

El estudio de asociación se realizó mediante un análisis de efectos fijos, entre los que se incluía el factor genotipo paterno como fuente de variación para cada uno de los rasgos de crecimiento mencionados, empleándose para ello el procedimiento PROC GLM del paquete estadístico SAS v.9.0. Los pesos de los corderos para cada genotipo paterno se compararon mediante medias corregidas por mínimos cuadrados (LSM) para cada gen.

Los resultados mostraron que los genes GHRHR, GHR, CALP, CLPG y MSTN fueron polimórficos en la raza Merina. Mientras que, el CAST, IGF1 y LEP resultaron monomórficos y con bajas frecuencias en la raza, retirándose del análisis estadístico. El análisis multifactorial evidenció asociaciones significativas de los genes con ciertas etapas de peso: GHRHR (P45, P60), CLPG (P30) y MSTN (PN, P30). El análisis unifactorial presentó que los genes GHRHR, GHR, CAPN, CLPG y MSTN podría considerarse como genes candidatos de selección para los rasgos de crecimiento de los corderos merinos. Con una futura integración de esta metodología dentro del programa de cubriciones de la raza Merina de la cooperativa OVISO, podrían establecerse las bases para la puesta en marcha de una línea de mejora genética asistida por marcadores de los rasgos de pesos y crecimiento por vía paterna.

Palabras clave: SAM, SNP, peso, cordero, Merino

Abstract:

Understanding what genetic variants associated with traits of growth and quality of lamb, would make it possible to improve the profitability of sheep flocks. Therefore, the objective of this study was to investigate the association between the phenotypic controlled weight data from 2404 merino lambs and the paternal SNP marker related genotypes associated to 9 genes associated to growth and quality of the meat and carcass traits. We collected blood samples from 35 rams of Merino breed belonging to the breeding programme of the OVISO cooperative.

Genomic DNA was extracted using a commercial purification kit, sequencing some polymorphic regions of the genes involved, using the appropriate primers with the PCR Platinum High Fidelity (LifeTechnology). The PCR product has been sequenced with the Sanger technique using the Macrogen service (Korea).

The phenograms obtained were analysed with the MEGA software version 7 to find for and validate the mutations. The raw data of sequenced samples were first ranked using the CLUSTALW algorithm with default settings and the process was repeated with the BLAST algorithm which compares the sequences in the analysis with those of the database in Genbank. Once the polymorphic point was determined, a region of 100 bases before and after the mutation was exported for the design of the trial of genotyping with a KASP essay (KompetitiveAlleleSpecific PCR) consisting of two specific primers for each allele and of a FRET (fluorescenceresonanceenergy transfer) system of detection. The genotyping process was carried out by the LGCgenomics company. The final results were visualized and exported using the Klustercaller software. The study of association was performed using an analysis of fixed effects, among which we included the parental genotype factor as a source of variation for each of the above-mentioned growth traits, using the PROC GLM procedure of the statistical SAS v.9.0 package. Weights of the lambs for each parental genotype were compared using the means corrected by least squares (LSM) for each gene.

Results showed that the GHRHR, GHR, CALP, CLPG and MSTN genes were polymorphic in the Merino breed. While, the CAST, IGF1, and LEP were monomorphic and presented low frequencies in the breed, thus being discarded from the statistical analysis. The multifactorial analysis showed significant associations of genes with certain stages of weight: GHRHR (P45, P60), CLPG (P30), and MSTN (PN, P30). Univariate analysis showed that GHRHR, GHR, CAPN, CLPG and MSTN genes may be considered candidate genes for the selection of growth traits of Merino lambs. With a future integration of this methodology within the mating breeding program of the Merino breed of the OVISO cooperative, could lay the basis for the implementation of a genetic marker-assisted breeding line for weights and growth traits through sires.

Keywords: MAS, SNP, weight, lamb, Merino

5.2 Introducción

El aumento de la productividad es el principal objetivo de la producción animal. Los métodos de cría tradicionales han llevado a la mejora de algunos rasgos, pero cuando los rasgos tienen baja heredabilidad el progreso genético no es tan fácil de alcanzar. Así mismo, el mejoramiento genético se basa en seleccionar los genes más favorables para la expresión de características de interés económico que consecuentemente se refleja en cierta medida en los rasgos fenotípicos de la población. Este progreso genético se realiza mediante la identificación de individuos genéticamente superiores para una característica dentro de una población pura o cruzada (Snowder, 2002).

El principal problema que existe es la identificación de individuos superiores, puesto que la metodología de control individual de rendimiento fenotípico es difícil y costoso de medir (Simm et al., 2009; Lambe et al., 2015). Actualmente la información genealógica y productiva evaluada mediante metodología BLUP es la base de los programas de mejora de cría del ganado ovino (Olivier et al., 1995; Falconer et al., 1996).

Charlier *et al.* (2008) menciona que, en los últimos 50 años, la productividad ganadera ha mejorado notablemente, debido en gran parte a programas eficientes de mejoramiento basados en la genética cuantitativa. Sin embargo, para explotar los genotipos mejorantes genéticamente subyacentes en una población sin la necesidad de tener que evaluarlo mediante metodología BLUP a partir de datos genealógicos y productivos, deben conocerse antes las variantes genéticas positivas antes de su posible aplicación en un programa de cría.

Debido a la dificultad de recogida de información fenotípica, se proponen alternativas en la selección ovina, como es usar mediciones de variables morfométricas altamente correlacionada con el crecimiento futuro del cordero (Sarti et al., 2003; Yakubu, 2010) o predecir el posible crecimiento de las crías incluso antes de nacer, a partir de conocer el potencial genético de los progenitores (Bolormaa et al., 2017). Ambas alternativas crean la posibilidad de ejercer una fuerte selección sobre los individuos inmaduros incluso antes de que desarrollen el carácter para el que los adultos fueron seleccionados.

En los últimos años ha evolucionado notablemente la identificación de marcadores moleculares vinculados a rasgos de producción económicamente importantes, y según Hocquette *et al.* (2010) proporcionan una forma alternativa de conocer el mérito genético sin datos productivos, pero todavía hay un gran desafío para el futuro.

Hoy en día ya es una realidad el uso de metodología genómica en programas de mejoramiento bovino, que incorporan información molecular para incrementar la precisión del valor genético y reducir el intervalo generacional (Hayes and Goddard, 2010; Ciappesoni et al., 2011), y seleccionar directamente las variaciones genéticas beneficiosas que subyacen a esos rasgos complejos (Pimentel and König, 2012).

En un futuro inmediato la selección genómica (SG) rediseñará los programas de mejora y cría de todos los animales de producción (Hocquette et al., 2010). A pesar de que este tipo de enfoque genético actualmente está en fase de desarrollo en todas las especies, y necesita grandes y excelentes bases de información fenotípicas para el

descubrimiento, correlación y la validación de estas relaciones marcador/función (Visscher et al., 2008).

Actualmente no se conoce al completo el genoma ovino, a diferencia del genoma bovino, pero el mapa genético ovino contiene fuertes acoplamientos a los mapas del bovino y caprino (Maddox et al., 2001; Miller et al., 2011), indicando por tanto que la cobertura genómica es comparable entre especies (Hayes and Goddard, 2001). Por lo tanto, descubrimientos de rasgos productivos mediante polimorfismos (SNPs) son extrapolable entre especies.

En ovino ya existen experiencias, sobre la posición y efectividad de ciertos genes para la mayoría de las características de producción (prolificidad, reproducción, crecimiento, lana, leche). Según algunos autores, en consecuencia, la tendencia futura de las estimaciones genómicas del valor genético para la selección no se realizará en base a información fenotípica de los caracteres de producción, sino a partir de búsqueda de genes productivos mediante la herramienta de los marcadores genéticos (Swan et al., 2014; Van der Werf et al., 2014).

Sin embargo, la implementación práctica de las herramientas genómicas en poblaciones ovinas aún es limitada en comparación con el vacuno lechero, si bien en la literatura encontramos algunos estudios que han llevado a cabo evaluaciones genómicas piloto mediante el uso de SNPs (Daetwyler et al., 2010; van der Werf and Banks, 2010; Pickering et al., 2013; Auvray et al., 2014; Dodds et al., 2014). Por su parte Banks y Van Der Werf (2009) mencionan que la ganancia genética obtenida mediante SG actualmente, puede ser inferior que la estimada por selección cuantitativa, por lo que un comienzo alternativo en la utilización de marcadores genéticos podría ser el enfoque del gen candidato.

El enfoque del gen candidato es un método práctico para investigar la relación entre el fenotipo y el genotipo, mediante la búsqueda de posibles asociaciones entre los genes candidatos o loci con características cuantitativas (Rothschild and Soller, 1997; Crisà et al., 2010; Moradi et al., 2012).

La naturaleza genética subyacente es muy compleja, pero con la disponibilidad actual de polimorfismos neutros a lo largo del genoma es posible identificar las regiones cromosómicas que contienen genes productivos (Molaei et al., 2009). Estos polimorfismos genéticos, están siendo utilizados para estudios de asociación con rasgos económicamente importantes para la producción animal (Rothschild and Soller, 1997).

Para algunos genes se han identificado variaciones en el ADN y sus relaciones con la fisiología animal (Schwerin et al., 1995; Ibeagha-Awemu et al., 2008). Sin embargo, sólo unos pocos genes han sido confirmados con un determinado genotipo y en la mayoría de los casos los genes son sólo parcialmente investigados.

El reciente desarrollo de paneles de marcadores de alta densidad (SNP - single nucleotide polymorphism), está permitiendo identificar asociaciones con características de interés, muy interesantes para incorporar herramientas moleculares en los programas de mejora genética (Daetwyler et al., 2012; Goddard, 2012; Zhang et al., 2013).

No obstante, antes de su posible aplicación, primero se debe identificar un polimorfismo y su asociación con un rasgo o rasgos de producción (Ibeagha-Awemu et al., 2008). Como indican Grisart *et al.* (2002), se espera que las nuevas herramientas

generen nuevas perspectivas de selección: selección asistida por marcadores (SAM), selección asistida por genes (SAG) y selección genómica (SG).

El SAM comienza por identificar el SNP que localiza un gen productivo, seguido de una correlación entre el gen y la información fenotípica. Una vez establecida dicha relación se incluye la información del marcador en la evaluación genética con el fin de potenciar el mejoramiento de características de importancia económica (van der Werf and Banks, 2010).

Los caracteres de importancia productiva en ovejas tales como la ganancia media diaria, la composición corporal, fertilidad, producción lechera, resistencia a enfermedades y las características de la lana son controlados por múltiples *loci* de efectos pequeños y solo algunos de efectos grandes a moderados han sido descubiertos, pero aún queda mucho por hacer. Sin embargo, la accesibilidad a estas nuevas herramientas (SNPs) moleculares ha revolucionado la posibilidad de identificar caracteres simples y complejos, permitiendo hacer la selección teniendo en cuenta varios caracteres productivos a la vez, sin embargo están muy influenciados por una variedad de factores ambientales (Hocquette et al., 2012).

La primera aplicación tangible de estas tecnologías (SNPs) para el mejoramiento de rasgos productivos de crecimiento fue localizada en genes como, por ejemplo, el CAST (Calpastatina), CALP (Calpaína), GHR (Hormona del crecimiento), CLPG (Callipyge) y MSTN (Miostatina), cuyas variantes alélicas se asocian a crecimiento y composición corporal, suavidad y marmoleo de la carne, y grasa intramuscular, respectivamente (Gao et al., 2007).

Charlier *et al.* (2008) hacen mención a la importancia de elaborar paneles de SNPs de gran densidad eficientes para la selección asistida por genes/marcadores en el genoma, con el fin de acelerar notablemente la mejora genética y permitir la identificación posicional de las mutaciones que subyacen a los defectos hereditarios, y de este modo facilitar la selección contra ellos evitando el riesgo de apareamiento al azar dentro de una población.

Por tanto, la genética molecular puede integrarse con los métodos tradicionales de selección cuantitativa a partir de fenotipos mediante la selección asistida por marcadores SAM. En relación a ello varios autores como Soller y Genizi (1978) y Soller y Beckmann (1983) contabilizaron como positivo el progreso genético adicional esperado mediante el uso de la metodología BLUP con ayuda de la selección asistida por marcadores.

Por otro lado, los sistemas de producción españoles condicionados por las características agroclimáticas y de mercado han contribuido a configurar razas ovinas de maduración precoz, sacrificándose los corderos a edades tempranas (Buxadé, 1996). De igual manera el sistema de producción cooperativo de OVISO S.C.L, se basa en una selección temprana de los corderos en las ganaderías cuando alcanzan los 21 kg de peso, identificándose los corderos que serán para cría y los restantes serán llevados a los centros de tipificación del grupo hasta que alcancen el peso de sacrificio.

El objetivo de este capítulo es realizar una primera tentativa sobre la implementación de técnicas de selección asistida por marcadores (SNPs) en el contexto cooperativo de OVISO. Se plantea un primer estudio de asociación en la raza Merina entre los genotipos de marcadores SNPs vinculados a genes candidatos en los progenitores (sementales) y los fenotipos de características de crecimiento a partir de

datos fenotípicos en cuatro etapas de pesos (peso al nacimiento, 30, 45 y 60 días) en los descendientes.

Los resultados obtenidos en este capítulo serán tratados como un complemento de la selección obtenida mediante genética cuantitativa mencionado en el capítulo 4 de esta tesis doctoral. De esta forma, la información obtenida nos permitirá ir introduciendo herramientas moleculares en el programa de mejora genética interracial cooperativo de OVISO, identificando precozmente los mejores individuos merinos a edades tempranas incluso antes de que desarrollen el carácter para el que los adultos fueron seleccionados.

5.3 Material y Métodos

5.3.1 Material animal

El conjunto de datos evaluados incluía información productiva de 2.404 corderos merinos en pureza hijos e hijas de 35 sementales merinos del núcleo de selección de OVISO, nacidos desde el 2013 hasta el 2017. Todas las relaciones paterno-filiales fueron comprobadas con marcadores microsatélite, desde una sistemática de rutina descrita en capítulos anteriores.

Los sementales seleccionados para el genotipado fueron aquellos con mayor descendencia dentro del programa cooperativo, con el fin de tener mayor número de registros fenotípicos para establecer la asociación entre fenotipos y genotipos. Además, los machos pertenecientes a la ganadería CE (**Tabla 1**), corresponden a los machos empleados en programa de inseminación artificial usados para conectar genéticamente las ganaderías de OVISO.

Tabla 1. Número de sementales genotipados en cada ganadería.

Ganaderías	Número de sementales Genotipados
CE	11
DH	2
FC	3
FF	1
FL	2
VO	16

Los registros individuales incluyeron la ganadería (19 ganaderías), la fecha de nacimiento, la genealogía, y la información fenotípica (Pesos-edad de los corderos). Los controles individuales de peso, como presentaron variación con respecto a la edad de pesada entre ganaderías se corrigieron mediante la tipificación de controles individuales de peso de los corderos al nacimiento PN, y a los 30 (P30), 45 (P45) y 60 (P60) días de edad, de acuerdo a las directrices del programa cooperativo, considerados como pesos al nacimiento, destete precoz, destete tardío y sacrificio. Las pesadas en fechas reales fueron tipificadas a los días mencionados utilizando el método de normalización de pesos ajustados a edad fija (Gama et al., 2004), que permite convertir el peso de los animales a una edad determinada (*IDP*), admitiendo que los animales tienen un peso medido a una determinada edad (*PDO*), que la edad del animal en el peso medido es (*IDD*) y que existe un peso medido en el control anterior (*IDD*) obtenido a la edad en el control anterior (*IDPA*). La expresión es la siguiente:

$$\text{Peso ajustado a una edad: } PDO + \frac{PDO - PDA}{IDD - IDPA} * (IDP - IDD)$$

Donde;

- *PDO*: Peso medido a una determinada edad
- *PAD*: Peso medido en el control anterior
- *IDD*: Edad al peso medido
- *IDPA*: Edad en el control anterior
- *IDP*: Edad en la que se quiere tipificar

Para la evaluación del carácter del peso vivo se consideró dividir la información de peso y edades en cuatro etapas de desarrollo: Peso al nacimiento -PN- que incluye los pesos de los corderos tomados en el nacimiento, con 2246 observaciones; Peso 30 -P30- es el conjunto de pesos tipificados a 30 días de vida, con 2138 observaciones; Peso 45 -P45- que comprende los controles de peso tipificados a 45 de vida, con 2129 observaciones y Peso 60 -P60- que corresponden a los pesos tipificados a 60 días de vida con 2016 observaciones en este intervalo.

Una vez tipificada la información fenotípica se planteó un estudio de asociación entre dichos datos fenotípicos con genotipos de SNPs relacionados con 9 genes vinculados a características de crecimientos y calidad de la carne en la raza Merina.

Se pretendió estudiar si existe variación genómica a nivel de regiones cromosómicas que estén relacionadas de manera directa o indirecta con el crecimiento de corderos merinos. Desde el punto de vista productivo entendemos un mayor peso en kg en cada una de las etapas de control (PN, 30, 45 y 60 días).

5.3.2 Material genético: Genes y SNPs relacionados con características de crecimiento, calidad de la carne y canal

Se extrajeron muestras de sangre a los 35 sementales Merinos con mayor número de descendencia dentro del programa cooperativo.

Las muestras de sangre se obtuvieron mediante punción yugular con tubos de vacío Vacutainer® con EDTA-K3 como anticoagulante y agujas de un solo uso. Cada macho fue identificado con una etiqueta y se conservaron refrigeradas hasta su envío al laboratorio. Además, se recogió información precisa del animal al que pertenece cada muestra como la identificación del animal, ganadería y localidad. Esta información se envió en un fichero electrónico acompañando las muestras al Laboratorio de Genética Molecular Aplicada del Grupo de Investigación PAIDI-AGR-218 de la Universidad de Córdoba.

Cuando las muestras llegaron al laboratorio se les asignó un número y se colocaron en tubos de congelación etiquetados con el número de entrada al laboratorio. Esta numeración se relaciona con la identificación del animal y toda la información asociada al mismo. Todas las muestras se almacenaron en el banco de muestras del laboratorio para su posterior análisis.

La extracción del ADN de las muestras de sangre se realizó con el Kit BLOODCLEAN de purificación de ADN (BIOTOOLS - Biotechnological & Medical

Laboratories, S.A. Madrid, España) siguiendo las indicaciones del fabricante para este kit.

Una vez disponibilizadas las muestras, se realizó una selección de diez marcadores SNPs relacionados en la bibliografía consultada con nueve genes de acción mayor, potencialmente candidatos para la selección asistida en el ovino de carne, confeccionándose un panel de baja densidad con los mismos. Estos genes fueron los siguientes:

1. PPARGC1A - Peroxisomeproliferator-activated receptor gamma coactivator 1-alpha. Accedido con el *SNP rs420399267*.
2. LEP - Leptina, Accedido con los *SNPs rs409584889* y *rs428185456*.
3. GHRHR - Factor de liberación del receptor de la hormona de crecimiento, Accedido con el *SNP rs409504706*.
4. GHR - Receptor de la hormona de del crecimiento, Accedido con el *SNP rs55631463*.
5. CAST - Calpastatina, Accedido con el *SNP rs422618244*.
6. CAPN - Calpaína, Accedido con el *SNP rs428593688*.
7. IGF1 - Factor de crecimiento insulínico tipo 1, Accedido con el *SNP AY737509.C211T*.
8. CLPG – Callipyge, Accedido con el *SNP rs10721184*.
9. MSTN - Miostatina. Accedido con el *SNP rs428638621*.

1. El gen PPARGC1A (PeroxisomeProliferator-Activated Receptor Gamma, Coactivator 1 Alpha) está implicado en el metabolismo energético y la proliferación celular. Aunque no se conoce a fondo todos sus mecanismos, se piensa que está involucrado en el metabolismo y funciones biológicas de las mitocondrias (Sevane et al., 2013). En ovino solo se han reportado datos de polimorfismo pero sin datos de asociación fenotípicas clara, aunque se sabe que en vacuno lechero está asociado con el recuento de células somáticas, porcentaje de lactosa, y con el rendimiento de grasa láctea (Weikard et al., 2005), así como con los efectos aditivos significativos para el rendimiento de la leche y el porcentaje de proteína (Khatib et al., 2007). En vacuno y ovinos está relacionado con características cualitativa de la canal y el metabolismo del glucógeno. En bovino Soria *et al.* (2009), proponen que este gen controla el tipo de fibra muscular y la diferenciación de los adipocitos marrones; por lo tanto, es un gen candidato para rasgos de calidad de la carne (terneza y contenido de grasa). Igualmente se relaciona con el metabolismo de la grasa y la energía involucrados en la termogénesis adaptativa en bovinos de carne (Ryu et al., 2012). Se ha descrito que, en ovino, equinos y bovinos regula el metabolismo oxidativo, y en porcino es un gen candidato para la selección de rasgos de carne y calidad de la canal en la industria, asociado con características de grasa (Erkens et al., 2010). El *SNPs rs420399267* analizado en nuestro estudio se ha escogido por estar incluido en la plataforma Illumina.

2. El gen de la Leptina (LEP), hormona promotora del gen obeso que se manifiesta principalmente por adipocitos blancos. Funciona como una señal lipostática que regula el peso corporal, la ingesta de alimentos, el gasto energético, la reproducción y ciertas funciones del sistema inmunitario. Algunos estudios en bovino han identificado

polimorfismo en las regiones codificantes del gen de la Leptina que muestran asociaciones considerables con la ingesta de alimento, calidad y cantidad de leche y grasa de carcasa, la eficiencia del pastoreo y a aspectos reproductivos (Clarke et al., 2001; Ehrhardt et al., 2001; Henry et al., 2001; Yuen et al., 2002; Adam et al., 2003; Buchanan et al., 2003). En el ganado, la variación del gen de la leptina se ha caracterizado mayoritariamente en el bovino y porcino, pero en ovino se ha descrito polimorfismos y la asociación con rasgos de calidad de la carne (Zhou et al., 2009; Shojaei et al., 2011; Proskura and Szewczuk, 2014), no hay mucha divulgación en este sentido, por tanto, se podría extrapolar el mismo comportamiento que el encontrado en bovino. *En nuestro estudio hemos incluidos para el gen LEP los dos SNPs mayormente descritos en la bibliografía rs409584889 y rs428185456.*

3 y 4. El gen receptor de la hormona del crecimiento (GHR) y el gen factor de liberación del receptor de la hormona de crecimiento (GHRHR) (Pariset et al., 2006) han sido asociados positivamente al crecimiento, la calidad de la canal y de la carne, principalmente en el vacuno (Curi et al., 2005; Di Stasio et al., 2005; Cheong et al., 2006; Banos et al., 2008; Ardiyanti et al., 2009), sin embargo, menores referencias existen en porcino (Franco et al., 2005; Oczkowicz and Różycki, 2013; Hui et al., 2014), caprino (Malveiro et al., 2001; Gupta et al., 2007) y gallinas (Feng et al., 1997; Feng et al., 1998). En ovino aún son pocos los registrados de asociaciones positivas (Valeh et al., 2009; Mahrous et al., 2014; Sahu et al., 2017), por tanto, podrían ser utilizados como marcadores de selección los SNPs descritos para vacuno por sus homologías con la secuencia bovina. *En nuestro estudio hemos incluidos para los genes relacionados con la hormona del crecimiento los SNPs rs55631463 (GHR) y rs409504706 (GHRHR).*

5. EL gen de la calpastatína (CAST) codifica para una proteína (calpastatína) que ha demostrado tener un papel importante en el metabolismo de las proteínas. De hecho, es el inhibidor de la calpaína que se encarga de degradar las proteínas musculares *post mortem*. Algún alelo de la calpastatína tiene asociación significativa con la ternura de la carne (Barendse et al., 2007), además se relaciona significativamente con menor fuerza de tracción y pérdida de cocción, y mayor jugosidad (Ciobanu et al., 2004), por tanto son características favorables en términos de calidad de la carne. Concretamente en cuatro razas de ovejas Iraníes, Aali *et al.* (2014) encontraron ocho haplotipos diferentes de calpastatína, mencionando su posible influencia sobre la actividad de la calpaína, la ternura de la carne y la tasa de crecimiento. *Para el gen CAST el SNP analizado en nuestro estudio fue rs422618244.*

6. EL gen de la Calpaína (CAPN) codifica proteínas responsables de la proteólisis *post-mortem*, y afectan a la ternura de la carne en una variedad de especies. Las calpainas son inhibidas por la calpastatína (Goll et al., 2003), que se une directamente a la calpaína. En concordancia a esta relación entre CAPN y CAST en ganado bovino Barendse *et al.* (2007), describen las interacciones epistáticas de las mutaciones causales de los *loci* de rasgos cuantitativos (QTL) en la calpaína 1 (CAPN1), con mutaciones causales para la variación de QTL en calpastatína (CAST), en general la selección asistida por marcadores en bovinos de carne ya ha aumentado la frecuencia de alelos de los genes calpaína y calpastatína (Pollak, 2005). No hay muchas asociaciones descritas de este marcador en la bibliografía, pero sus características lo hacen un potencial predictor para futuros estudios. No obstante Nassiry *et al.* (2007), si encontraron genotipos heterocigotos para ambos

genes (CAPN y CAST) en ovejas Kurdi. La evidencia actual sugiere que el sistema proteolítico de la calpaína es un importante regulador de la degradación de la proteína muscular (Koochmaraie et al., 2002). Por otro lado, Thomson *et al.* (1996) sugieren posibles diferencias en el sistema calpaínico entre genotipos, al igual que la raza sería otro factor a considerar (Harris et al., 1995). *En nuestro estudio el SNP rs428593688 analizado para el gen CAPN.*

7. El gen factor de crecimiento insulínico tipo 1 o Insulin-like growth factor 1 (IGF1) es un gen que regula numerosos procesos metabólicos; por esta razón se ha asociado en la especie bovina y porcino (Kirkpatrick, 1992; Conde et al., 2001; Ge et al., 2003; Xiao-kai et al., 2014) con caracteres productivos, reproductivos o de calidad de las producciones (Pariset et al., 2006). Hasta ahora, hay pocos estudios sobre el gen IGF1 y su relación con crecimiento y desarrollo de los animales, especialmente para ovejas, sin embargo, ya existen algunas referencias bibliográficas (Yilmaz et al., 2000; Yilmaz et al., 2005; Negahdary et al., 2013; Proskura and Szewczuk, 2014). *En nuestro estudio el SNP analizado para IGF1 fue AY737509.C211T.*

8. El gen Callipyge (CLPG), cuando se expresa, causa hipertrofia muscular y aumento significativo en el peso de los músculos de las piernas y del lomo. Este gen puede ser uno de los genes de producción de carne con un mayor número de referencias bibliográficas en distintas especies de producción ganadera. Cockett *et al.* (1996) indican que se manifiesta como una sobredominancia polar es decir presenta un patrón no mendeliano. De igual se conoce que el fenotipo de Callipyge sólo se muestra en individuos heterocigotos que heredan la mutación de su padre, mientras que tanto en homocigosis, como individuos que heredan la mutación de su madre, tienen un desarrollo muscular normal. El uso de marcadores genéticos que localicen la mutación de callipyge, puede ayudar en la identificación temprana de individuos que tienen fenotipo normal. En ovino se han descrito algunas experiencias de este gen asociado al fenotipo con hipertrofia muscular en la raza Assaf (Gootwine et al., 2002), en corderos cruzados de Rambouillet x Dorset (Carpenter et al., 1996), Texel (Cockett et al., 2005), y en Merino Australiano (Bidwell et al., 2014). Aunque la mutación de este fenotipo es rara en razas españolas, este gen puede ser un candidato para mejorar la calidad de la carne y de la canal. *Se ha estudiado el SNPs rs10721184, en desequilibrio de ligamento con este gen.*

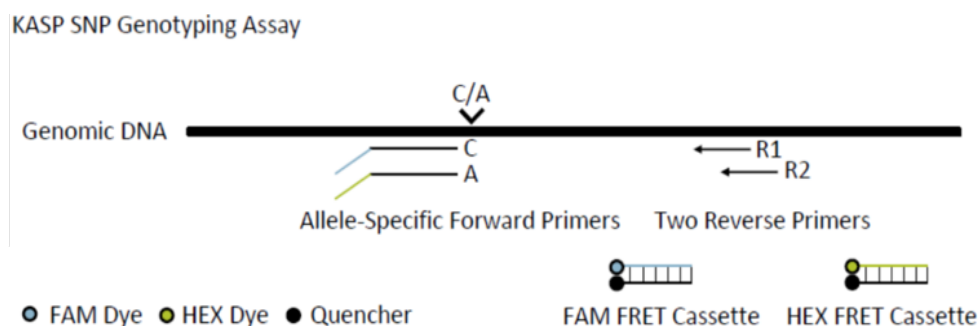
9. El gen de la miostatina (MSTN) o GDF-8 (Growth and Differentiation Factor - 8) está relacionado con la hipertrofia muscular hereditaria, manifestándose en el músculo en desarrollo y tejido esquelético (McPherron and Lee, 1997) sin embargo, existen muchos SNPs en el gen que pueden estar asociados a fenotipos musculares positivos, sin llegar a los extremos de la hipertrofia (Pariset et al., 2006). En algunas de las especies domesticas de producción se han observado mutaciones naturales para el MSTN, encontrándose algunos ejemplos en ganado vacuno (Marchitelli et al., 2003; Sellick et al., 2006; Sellick et al., 2007), porcino (Stinckens et al., 2008) y en ovino (Marcq, 1998; Laville et al., 2004; Clop et al., 2006). *En nuestro estudio el SNP rs428638621 analizado para el gen MSTN.*

Para el estudio de estos marcadores hemos secuenciado algunas regiones de los genes implicados escogiendo que se ha demostrado polimórficas en la bibliografía. Utilizando muestras de sangre de los sementales Merinos se han amplificado las regiones utilizando los cebadores correspondientes, mediante el kit de PCR Platinum High Fidelity (LifeTechnology) siguiendo las indicaciones del fabricante. El producto de las PCR se ha secuenciado por la técnica Sanger utilizando el servicio de Macrogen (Korea).

Los fenogramas obtenidos se analizaron con el programa MEGA versión 7 para buscar y validar las mutaciones. Las rawdata de las muestras secuenciadas se han alineado primero entre ellas utilizando el algoritmo CLUSTALW con los parámetros de default y sucesivamente se ha repetido el proceso con el algoritmo BLAST que interroga las secuencias en análisis con la base de datos en Genebank.

Una vez determinado el punto polimórfico la región de 100 bases ante y después de la mutación se ha exportado para el diseño del ensayo de genotipado. Para el genotipado de las mutaciones encontradas se ha procedido al diseño de un ensayo de KASP (Kompetitive Allele Specific PCR) que consiste en dos primers específicos de cada alelo y de un sistema de detección FRET (fluorescenceresonanceenergy transfer). Los primers específicos fueron amplificados mediante uno o dos primers reverse comunes, los primers forwards específicos contienen en su extremo 5 primero una cola complementaria a una sonda marcada FAM (azul) o HEX (verde) que permite, una vez terminada la amplificación, visualizar el resultado en un lector de microplaca por fluorescencia (**Figura 1**).

Figura 1. *Proceso de genotipado de polimorfismo de un nucleótido único mediante Kompetitive Allele Specific PCR (KASP).*



El proceso de genotipado se ha llevado a cabo en la empresa LGCgenomics. Los resultados finales se visualizaron y exportaron mediante el software Klustercaller.

Los genotipos obtenidos con los métodos anteriores fueron relacionados con los fenotipos funcionales de los descendientes de sus portadores, los cuales obraban en las bases de datos del programa genético de OVISO, realizándose en análisis estadístico siguiente.

5.3.3 Análisis estadístico

Solo se tuvieron en cuenta los genes que resultaron polimórficos, descartando aquellos genotipos monomórficos o con bajas frecuencias.

El desarrollo de los análisis estadísticos ha sido planteado en tres fases; la primera dedicada al cálculo de los estadísticos descriptivos de tendencia central y dispersivos de los caracteres de peso (PN, P30, P45 y P60) para cada uno de los niveles de los factores de variación constituidos por los SNPs relacionados con los genes: PPARGC1A, GHR, GHRHR, CAPN, CLPG y MSTN. Los cálculos fueron realizados con el procedimiento PROC MEANS del paquete estadístico SAS en su versión 9.0 (SAS, 2002).

A continuación, en la segunda fase, se desarrollaron sucesivos análisis multifactoriales de efectos fijos para cada uno de los marcadores relacionados con los genes mencionados anteriormente. En el modelo se incluyeron seis efectos fijos independientes: año de parto (7 niveles), época de parto (4 niveles), ganadería (19 niveles), sexo del cordero (2 niveles) y tipo de parto (3 niveles), y los genotipos de los marcadores relacionados con cada gen analizado (PARGC1A, GHRH, GHR, CAPN, CLPG, y MSTN), todos ellos con 3 niveles correspondientes a cada uno de los genotipos detectados. Como covariable se consideró la edad de la madre al parto.

Diversos autores también consideran como covariable la edad de madre al parto al establecer evidentes diferencias de crecimiento en los corderos según sea su madre primípara o multípara (Morris et al., 2000; Benyi et al., 2006).

El modelo de análisis considerado para los intervalos de pesos se denota mediante la siguiente ecuación:

$$Y_{ijklmnop} = \mu + A_i + E_j + H_k + S_l + T_m + Z_n + M_o + \epsilon_{ijklmnop}$$

Donde;

Y= Observaciones del individuo sobre el peso corporal para las variables dependientes (PN, P30, P45, P60).

μ = Media general de las variables dependientes.

A_i = Año de parto (2011 a 2017).

E_j = Época de parto (primavera, verano, otoño e invierno).

H_k = Ganadería (19 niveles).

S_l = Sexo del cordero (macho o hembra).

T_m = Tipo de parto (simple, doble y triple o superior).

Z_n = Marcador considerado (PARGC1A, GHRH, GHR, CAPN, CLPG, y MSTN, 3 niveles cada uno de ellos).

M_o = Covariable la edad de la madre en el parto.

$\epsilon_{ijklmno}$ = error residual.

El análisis multifactorial con los factores; A, E, H, S, T y M, se repitió 5 veces más para cada marcador “Z”; GHRH (3 niveles), GHR (3 niveles), CAPN (3 niveles), CLPG (3 niveles), y MSTN (3 niveles).

La solución de estos modelos se obtuvo a través del Modelo Lineal General utilizando el procedimiento PROC GLM del paquete estadístico SAS en su versión 9.0 (SAS, 2002).

Para comparar y analizar los distintos niveles del factor “marcador”, se llevó a cabo una comparación de medias corregidas por mínimos cuadrados (LSM). Se calcularon los correspondientes errores estándar y la probabilidad de la diferencia entre dos medias con respecto al peso para cada genotipo, utilizándose para ello el procedimiento PROC GLM del paquete estadístico SAS v.9.0 (SAS, 2002).

Considerando en cada variable $P < 0.05$ como diferencias significativas entre los genotipos, y para las interacciones no significativas con un valor de $P > 0.05$.

En la tercera fase del análisis estadístico se plantearon una serie de análisis de la varianza univariados para el efecto fijo “marcador”. Los modelos de análisis univariados tenían la siguiente estructura:

$$Y_{ij} = \mu + EFS_j + \varepsilon_{ij}$$

Donde;

Y_{ij} = Observación de la variable de pesos del cordero “i” bajo el efecto simple del factor “j”.

EFS_j = Efecto fijo simple del factor “j”, correspondiente a cada uno de los genotipos de los marcadores analizados.

μ = Media general de las variables dependientes.

ε_{ij} = Error residual

Se calculó para cada marcador, el coeficiente determinativo (R^2) como criterio indicador cuantitativo para evaluar la capacidad explicativa de la proporción de la varianza total de cada efecto simple de los factores sobre el modelo.

5.3.4 Análisis Funcional

El análisis funcional consistió en investigar el significado biológico de las asociaciones significativas obtenidas. Para esto, se realizó una búsqueda bibliográfica de los mismos genes estudiados en este trabajo, comparando los resultados principalmente con otras razas de la misma especie, seguido de otras referencias en otras especies (caprino, bovino, porcino y avícola).

5.4 Resultados y Discusión

El crecimiento es un proceso complejo que está influenciado por factores genéticos, nutricionales y ambientales. Los rasgos de crecimiento de pre-destete (PN, P30, P45) y post-destete (P60) tienen un impacto importante en la rentabilidad de las ganaderías cooperativas. Por lo tanto, obtener corderos con un crecimiento precoz y mayores ganancias medias diarias es una consideración importante en el programa de cría y mejora cooperativo.

En el presente estudio, a partir de los genes que resultaron polimórficos se pretendió estimar posibles asociaciones sobre las cuatro etapas de pesos tomadas en corderos Merinos, después de descartar del análisis estadístico los marcadores de tres genes que resultaron monomórficos o con bajas frecuencias (CAST, IGF1 y LEP) para la raza Merina.

A diferencia de lo obtenido en nuestros análisis, diversos estudios han informado de un alto grado de polimorfismo del locus de Calpastatina (CAST) en diversas razas ovinas (Palmer *et al.*, 1999; Chung *et al.*, 2002; Eftekhari *et al.*, 2006; Nassiry *et al.*, 2007; Azari *et al.*, 2012; Georgieva *et al.*, 2015). Más aún, Aali *et al.* (2014) informaron de 8 haplotipos diferentes en las razas Lori-Bakhtiari, Chall, Zel-Atabay cruzado y Zel, presentando todas las secuencias de las razas investigadas similitud con las secuencias de locus CAST de ovino, caprino, bovino y porcino publicadas en la literatura.

Del mismo modo resultó polimórfico el gen IGF1 en ovejas Iranian Zandi, pero Nazari *et al.* (2016) no encontraron influencia significativa de los tres genotipos obtenidos (AA, AB, BB) con ninguno de los rasgos de crecimiento temprano: peso al nacer, peso a los cinco meses de edad y ganancia media diaria desde el nacimiento hasta los cinco meses de edad, pero si apreciaron que el genotipo de los corderos AA se relacionó con los pesos de nacimiento más altos. Resultados similares reportaron Proskura y Szewczuk (2014) en ovejas de Pomeranian Coarsewool, dado que el análisis estadístico no mostró asociación de g.271C>T en el gen IGF1 con los parámetros de crecimiento (Pesos a 1, 33, 90 días), pero se vincularon los genotipos TT a los valores más altos y el CC a los valores más bajos, de todos los rasgos de pesos mencionados.

Mientras que en ovejas Makoei, una asociación significativa con rasgos de crecimiento fue informada por Negahdary *et al.* (2013), demostraron un mayor rendimiento de los animales de genotipo AA en el PN y en la ganancia media diaria, y los animales de genotipo AG en pesos al destete y a los 6 meses de vida. Y en corderos de pura raza Polypays y cruzados con razas Hampshire, Targhee, Rambouillet, Dorset y Suffolk, Yilmaz *et al.* (2005) informaron igualmente de tres genotipos (AA, AB, BB), obteniendo como conclusión de su estudio que la secuencia de la región 5' del gen de IGF1 y la ubicación de los promotores de IGF1 son similares en humanos y ovejas.

En vacuno de carne varios autores como Conde *et al.* (2001), Ge *et al.* (2001), Pereira *et al.* (2005); Islam *et al.* (2009) y Xue *et al.* (2009) encontraron asociaciones significativas ($P < 0.05$) de este gen polimórfico con parámetros de pesos y dimensiones corporales, además del mejor rendimiento de carne magra en relación con el porcentaje de grasa corporal.

En cuanto al gen LEP al igual que en nuestro estudio de raza Merina, en ovejas de Pomeranian Coarsewool fue monomórfico (Proskura and Szewczuk, 2014), y no presentó asociación significativa con los rasgos de pesos a 1, 33 y 90 días.

Por el contrario Boucher *et al.* (2006) en corderos Suffolk y Dorset informaron de dos genotipos (AA, AG) para el gen LEP, asociándose significativamente con ciertas características de calidad de la carne como son un reducido espesor muscular y el área del lomo, con mayor fuerza compartida, pH y área de sección transversal de las fibras oxidativas de contracción lenta del músculo L. Por otro lado, en ovejas Kermani se detectaron 10 patrones conformacionales significativos con alto nivel de polimorfismo en el fragmento del gen de la leptina (275 pb), mostrando que los genotipos influían sobre el peso corporal a los 3, 6, 9 y 12 meses de edad (Shojaei *et al.*, 2011), mientras que en ovejas Baluchi para el mismo fragmento se informaron de 3 patrones sin efecto significativo (Tahmures poor M., 2009).

No obstante, la variación del gen de la leptina se ha caracterizado principalmente en el ganado bovino, describiéndose asociaciones de este polimorfismo con los tenores productivos de leche y sus componentes, siendo por ejemplo los toros con genotipo AB superiores en la producción de grasa láctea, en relación con los AA homocigóticos en la raza Holstein iraní (Javanmard *et al.*, 2010), mientras que Schenkel *et al.* (2005) mencionan un menor rendimiento graso de animales con el alelo C en ganado bovino cruzado. Y Buchanan *et al.* (2003) mencionan la asociación del alelo T con el aumento de la producción de leche y el rendimiento de proteínas, sin cambiar el rendimiento de la grasa de la leche.

Por otro lado, esta gen también se identificó con caracteres relacionados con canales más grasa, asociada al alelo T mientras que el alelo C con canales más ligeras (Buchanan *et al.*, 2002). De igual manera Nkrumah *et al.* (2005) obtuvieron que los terneros con el genotipo TT homocigóticos presentaron una mayor concentración de leptina sérica y espesor de grasa, además de otros parámetros como son el puntaje de mármol, consumo de alimento, tasa de crecimiento, peso corporal metabólico y peso vivo al sacrificio en comparación con animales con genotipos CC y CT. También en cerdos Duroc se asoció significativamente con rasgos de crecimiento y carcasa (Urban *et al.*, 2002).

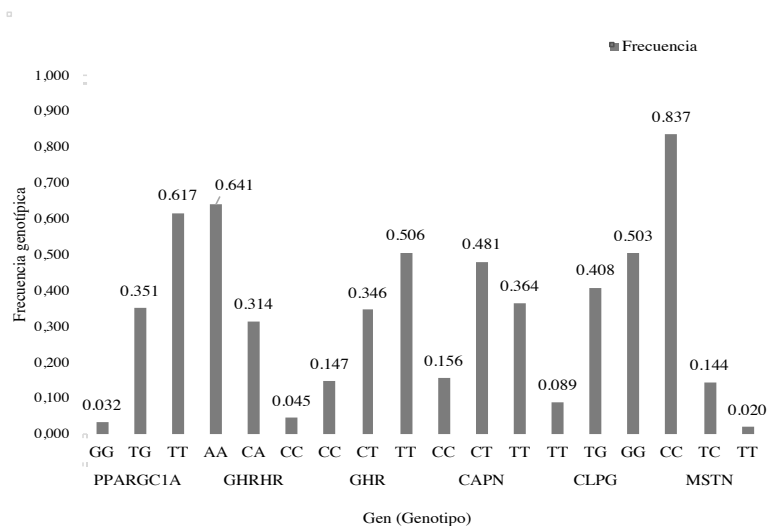
Como quiera que sea, al resultar monomórficos los marcadores vinculados a estos genes en nuestro estudio, ningún tipo de asociación con los fenotipos funcionales pudo ser determinadas, y por ello estos genes no pudieron ser considerados candidatos para la selección asistida en nuestro caso.

Por otro lado, en la **Figura 2** se presentan las frecuencias genotípicas de los marcadores que resultaron polimórficos en la raza Merina. Los genotipos más comunes en carneros Merinos para los genes PPARGC1A y GHR fue el genotipo TT con unas frecuencias de 0.617 y 0.506, respectivamente. Mientras que GHRHR se observa una dominancia del genotipo homocigóticos AA con una frecuencia de 0.641, y aun mayor se apreció la del gen MSTN con un valor de 0.837 de los padres CC.

Para la calpaína (CAPN) las frecuencias más influyentes fueron los genotipos CT y TT, siendo mayoritaria la frecuencia genotípica del genotipo heterocigótico CT (0.481). Así mismo, para el gen CLPG destacan las frecuencias de genotipo homocigoto GG (0.503) y heterocigótico TG (0.408), y reportando el homocigótico de doble alelo T una frecuencia de 0.089. De la misma manera obtuvimos frecuencias genotípicas menores al

10% para los genes PPARGC1A, GHRHR y MSTN, en los genotipos GG (0.032), CC (0.045) y TT (0.020), respectivamente.

Figura 2. Frecuencias genotípicas de los seis marcadores polimórficos obtenidos para la raza Merina.



5.4.1 Análisis multifactorial de efectos fijos

La base estadística de los diseños, consideraba las posibles diferencias significativas entre los pesos de los descendientes de los sementales portadores de los distintos genotipos de los marcadores SNP vinculados a cada gen candidato, considerando que las madres eran una representación aleatoria y simple de la población, estando por tanto las diferencias determinadas por los genotipos paternos, al estar corregidos por el modelo estadístico el resto de efectos fijos influyentes.

Los resultados del análisis multivariado para las diferentes etapas de peso consideradas, puede observarse en la **Tabla 2**, en ella se aprecia que los efectos del año de parto, época de parto, ganadería, sexo y tipo de parto, fueron altamente significativos en todas las etapas de pesos en los seis marcadores polimórficos estudiados (PPARGC1A, GHRHR, GHR, CAPN, CLPG, MSTN). La covariable edad de la madre presentó una influencia significativa en las etapas P30 y P60 en todos los modelos evaluados, mientras que en las etapas PN y P45 resultó no significativa.

Para el efecto fijo “marcador”, se muestran ciertas asociaciones significativas; para GHRHR en las etapas finales de crecimiento (P45 y P60), mientras que CLPG (P30) y MSTN (PN y P30) fueron significativos en las etapas iniciales del crecimiento. Por otro lado, los genes PPARGC1A y GHR fueron no significativos en todas de las etapas estudiadas. Igualmente, el gen CAPN no obtuvo valores significativos, pero en la etapa P60 mostró una influencia próxima a la significancia.

El coeficiente determinativo de los modelos (R^2) oscilaron entre el 35 y el 52%, obteniéndose el valor más alto para PN y P30. Por tanto, puede considerarse la obtención

de unos valores aceptables en este primer estudio de asociación fenotipo crecimiento-genotipo marcador en la raza Merina.

Tabla 2. Análisis de varianza multivariado en cada etapa de peso (PN, P30, P45, P60).

Modelo	Factores	PN			P30			P45			P60		
		GL	Valores de F	Pr>F	GL	Valores de F	Pr>F	GL	Valores de F	Pr>F	GL	Valores de F	Pr>F
PPARGC1A	Año	6	6.35	<.0001	6	25.90	<.0001	6	31.90	<.0001	6	57.04	<.0001
	Época	3	22.33	<.0001	3	27.02	<.0001	3	6.52	0.0002	3	8.90	<.0001
	Ganadería	18	42.98	<.0001	18	26.27	<.0001	18	28.33	<.0001	18	32.30	<.0001
	Sexo	1	72.32	<.0001	1	60.35	<.0001	1	15.47	<.0001	1	18.19	<.0001
	Tipo de parto	3	256.52	<.0001	3	229.24	<.0001	3	122.86	<.0001	3	105.05	<.0001
	PPARGC1A	2	0.55	0.5781	2	1.15	0.317	2	0.84	0.4306	2	0.55	0.5778
	Edad Madre	1	0.07	0.7941	1	5.64	0.0176	1	1.57	0.2103	1	4.21	0.0404
	R ²		0.526935			0.455292			0.350926			0.382319	
GHRHR	Año	6	6.33	<.0001	6	26.15	<.0001	6	32.22	<.0001	6	56.72	<.0001
	Época	3	22.71	<.0001	3	28.34	<.0001	3	7.23	<.0001	3	7.23	<.0001
	Ganadería	18	43.82	<.0001	18	26.49	<.0001	18	25.02	<.0001	18	27.92	<.0001
	Sexo	1	72.25	<.0001	1	60.39	<.0001	1	15.72	<.0001	1	18.63	<.0001
	Tipo de parto	3	256.43	<.0001	3	22.88	<.0001	3	123.95	<.0001	3	106.41	<.0001
	GHRHR	2	0.42	0.6553	2	0.69	0.5006	2	3.06	0.0473	2	6.09	0.0023
	Edad Madre	1	0.07	0.7863	1	5.60	0.018	1	1.54	0.2146	1	4.08	0.0436
	R ²		0.526881			0.455055			0.352293			0.385753	
GHR	Año	6	6.30	<.0001	6	25.07	<.0001	6	31.93	<.0001	6	55.21	<.0001
	Época	3	22.45	<.0001	3	27.58	<.0001	3	6.96	0.0001	3	8.75	<.0001
	Ganadería	18	43.87	<.0001	18	27.73	<.0001	18	29.80	<.0001	18	32.61	<.0001
	Sexo	1	72.69	<.0001	1	60.19	<.0001	1	15.17	0.0001	1	18.01	<.0001
	Tipo de parto	3	255.02	<.0001	3	230.13	<.0001	3	123.77	<.0001	3	105.12	<.0001
	GHR	2	0.85	0.4279	2	2.28	0.1021	2	1.80	0.1650	2	0.73	0.4803
	Edad Madre	1	0.07	0.7909	1	6.71	0.0096	1	2.05	0.1524	1	4.62	0.0317
	R ²		0.527063			0.455879			0.351520			0.382434	
CAPN	Año	6	6.26	<.0001	6	26.01	<.0001	6	29.3	<.0001	6	55.30	<.0001
	Época	3	20.67	<.0001	3	27.21	<.0001	3	7.04	0.0001	3	9.05	<.0001
	Ganadería	18	43.45	<.0001	18	27.21	<.0001	18	29.19	<.0001	18	33.08	<.0001
	Sexo	1	70.07	<.0001	1	59.41	<.0001	1	18.06	<.0001	1	22.80	<.0001
	Tipo de parto	3	247.20	<.0001	3	219.18	<.0001	3	118.63	<.0001	3	101.41	<.0001
	CAPN	2	0.58	0.5625	2	0.64	0.5253	2	0.6	0.5486	2	2.75	0.0640
	Edad Madre	1	0.00	0.9531	1	5.53	0.0188	1	1.23	0.2668	1	3.23	0.0424
	R ²		0.525542			0.455531			0.353399			0.390812	
CLPG	Año	6	6.23	<.0001	6	26.78	<.0001	6	31.92	<.0001	6	55.11	<.0001
	Época	3	22.38	<.0001	3	27.80	<.0001	3	6.89	0.0001	3	8.55	<.0001
	Ganadería	18	43.94	<.0001	18	27.72	<.0001	18	30.30	<.0001	18	33.59	<.0001
	Sexo	1	71.81	<.0001	1	60.18	<.0001	1	15.41	<.0001	1	18.00	<.0001
	Tipo de parto	3	256.06	<.0001	3	229.64	<.0001	3	123.26	<.0001	3	104.69	<.0001
	CLPG	2	0.25	0.7758	2	3.18	0.0417	2	2.59	0.080	2	0.03	0.9729
	Edad Madre	1	0.05	0.8226	1	5.64	0.0176	1	1.41	0.231	1	4.38	0.0364
	R ²		0.526809			0.456342			0.352005			0.381994	
MSTN	Año	6	6.50	<.0001	6	24.29	<.0001	6	32.34	<.0001	6	54.57	<.0001
	Época	3	20.45	<.0001	3	27.96	<.0001	3	6.85	0.0001	3	8.86	<.0001
	Ganadería	18	42.45	<.0001	18	24.12	<.0001	18	26.96	<.0001	18	28.24	<.0001
	Sexo	1	67.10	<.0001	1	55.30	<.0001	1	12.57	0.0001	1	16.71	<.0001
	Tipo de parto	3	254.75	<.0001	3	221.32	<.0001	3	119.11	<.0001	3	103.54	<.0001
	MSTN	2	3.71	0.0247	2	4.77	0.0086	2	0.79	0.4535	2	0.63	0.5324
	Edad Madre	1	0.00	0.9903	1	4.54	0.0332	1	1.36	0.2436	1	5.36	0.0207
	R ²		0.528388			0.456299			0.356899			0.388426	

PN, peso al nacimiento; P30, P45, P60, peso tipificados a 30, 45 y 60 días de vida.

5.4.2 Análisis unifactorial de efectos fijos

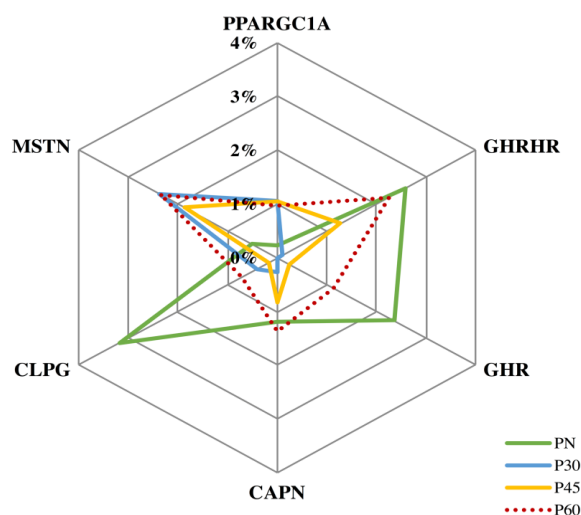
La intención de estos análisis era utilizar el valor del Coeficiente Determinativo, como un indicador de la varianza de los pesos justificada por el polimorfismo de los respectivos marcadores. De tal forma que los que más varianza explicaban, nos ofrecían unas mayores expectativas como candidatos para la selección asistida por marcadores.

Los resultados de los análisis de la varianza simples realizados para los distintos genes sobre las diferentes etapas de pesos se ofrecen en la **Figura 3**. Los seis factores no mostraron mayor influencia a medida que el animal se desarrollaba, sino que los efectos de los genes se manifestaron de manera independiente sobre las distintas etapas de peso. Se observó en todos los casos un bajo porcentaje de la variación explicada.

Para el peso al nacimiento (PN) destacaron los genes GHR (2.35%) y GHRHR (2.59%), seguido de CLPG (3.17%), mientras que para el peso a los 30 días los factores que más influencia manifestaron tuvieron fueron PPARGC1A (1.05%) y MSTN (2.37%). No obstante, en la etapa de inicio de destete (P45), predominaron GHRHR (1.27%) y MSTN (1.86%), de la misma manera en la etapa final (P60) volvieron a influir estos dos genes con valores de 2.26 y 2.36%, respectivamente.

Como se observa en la **Figura 3**, los genes GHRHR, GHR, CAPN y CLPG tuvieron una influencia más evidente sobre el peso al nacimiento, hecho que podría deberse a que estos genes expresados vía paterna, pueden tener efectos significativos sobre el crecimiento fetal en la etapa de gestación (Dunger et al., 2006).

Figura 3. Coeficiente de determinación del efecto de cada factor (genes) en cada etapa de desarrollo (PN, P30, P45, P60), obtenidos con el modelo lineal general univariado.



Mientras que los genes PPARGC1A y MSTN sus influencias aumentaron conforme los corderos se desarrollan, siendo PPARGC1A el factor que menor proporción de la variación explicó, a diferencia del gen MSTN que explicó la mayor proporción de la varianza.

El análisis de varianza se utilizó para evaluar la influencia de varias fuentes de variación genéticas sobre los diferentes estadios de desarrollo (PN, P30, P45 y P60), con vistas a conocer el acceso al crecimiento fisiológico de los corderos de Merinos bajo influencia de diferentes genes asociados principalmente a características de crecimiento y en posteriores estudios además con rasgos de calidad de la carne.

- *PPARGC1A*

El marcador vinculado al gen *PPARGC1A* en nuestro estudio resultó polimórfico. En la **Tabla 3** se muestran las probabilidades de diferencia entre medias de los descendientes de progenitores portadores de los tres genotipos (GG, TG y TT) para el gen *PPARGC1A*, corregidas por mínimos cuadrados y las probabilidades de diferencias entre ellas, respectivamente. La ausencia de diferencias entre genotipos en nuestro estudio podría deberse a que los pesos analizados corresponden a edades tempranas, por tanto las partes de mayor valor productivo en corderos como son el músculo o la grasa son de desarrollo más tardío (Owen, 1976). Sin embargo Juárez Dávila *et al.* (2009), informaron de valores porcentuales de componentes tisulares de la espalda, obteniendo un $57.55 \pm 1.421\%$ de componente muscular y de $20.33 \pm 1.085\%$ a la grasa total en corderos merinos de 22 kg (2 meses y medio de edad), próximos a nuestra etapa P60. De cualquier forma, para nosotros este marcador ofrece pocas posibilidades para la selección asistida.

Tabla 3. Probabilidad de diferencias de las medias de genotipos para el gen *PPARGC1A*.

PPARGC1A	PN			P30			P45			P60		
	GG	TG	TT	GG	TG	TT	GG	TG	TT	GG	TG	TT
GG		0.5744	0.3933		0.7071	0.3518		0.4981	0.2930		0.8863	0.7738
TG	0.5744		0.4669	0.7071		0.1845	0.4981		0.3600	0.8863		0.2983
TT	0.3933	0.4669		0.3518	0.1845		0.2930	0.3600		0.7738	0.2983	

PN, peso al nacimiento; P30, P45, P60, peso tipificados a 30, 45 y 60 días.

Li *et al.* (2014) encontraron una asociación del gen *PPARGC1A* con diferentes niveles de deposición de grasa y proteína en tres razas de cerdo. Igualmente en porcino, Erkens *et al.* (2010) encontraron relaciones significativas con diversos rasgos de la calidad muscular, de la canal y la carne, describiendo que para el SNP7 del gen *PPARGC1A* hubo una mejora significativa de la ganancia media diaria y de peso vivo en el sacrificio en cerdos con genotipo TC en comparación con los cerdos TT.

De igual manera en relación con el metabolismo de la grasa y energía, Ryu *et al.* (2012) en vacuno de carne encontraron interacciones individuales e interactivas significativas entre los genes *PPARGC1A*, *MAP2K6* y *UCP2* con fenotipos de canales específicos, además de obtener efectos epistáticos entre los dos primeros genes para el peso de canal y marmoleo. Y para el gen *PPARGC1A* mencionan que se asoció individualmente con el grosor de la grasa en la espalda y la puntuación de marmoleado. Como consecuencia de estimular en las células musculares la biogénesis mitocondrial mediante la regulación de factores respiratorios nucleares (Scarpulla, 2008).

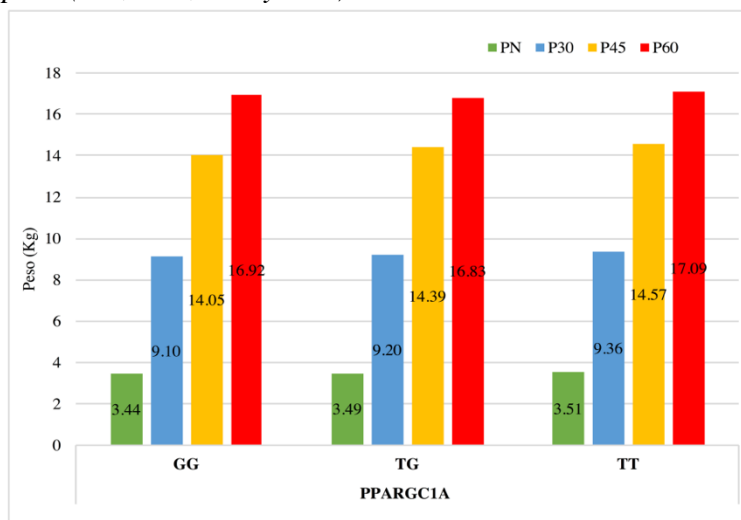
Sin embargo, Soria *et al.* (2009) con el SNP 1181 en las razas *Bos Taurus* y *Bos Indicus* no encontraron diferencias significativas ($P > 0.05$) entre genotipos GG y AG para

el peso corporal vivo antes del sacrificio, como tampoco lo fue para 7 rasgos más relacionados con características de canal y carne.

En humano la variación genética de este gen se asoció con la resistencia a la insulina, susceptibilidad a diabetes tipo II y alteración de la oxidación de lípidos (Esterbauer et al., 2002; Muller et al., 2003). Mientras que en ovejas fetales a los 140-145 días de gestación, Gentili *et al.* (2009) encontraron que pueden existir unas respuestas intrahepáticas a la restricción placentaria sobre el crecimiento hepático y la expresión hepática de ARNm de 11 genes entre ellos PPARGC1A, y por tanto una menor capacidad de respuesta a las acciones de la insulina en la vida posnatal de los corderos.

Los pesos corporales de los tres genotipos de PPARGC1A no fueron significativamente diferentes a ninguna edad. Sin embargo, como se observa en la **Figura 4**, los corderos procedentes de padres con genotipo TT registraron mayores pesos en cada una de las etapas, seguidos del genotipo TG y GG.

Figura 4. Representación de los valores medios de los genotipos del gen PPARGC1A en cada etapa de peso (PN, P30, P45 y P60).



- *Factor de liberación del receptor de la hormona de crecimiento (GHRHR) y Receptor de la hormona de crecimiento (GHR)*

La hormona liberadora de hormona de crecimiento (GHRHR), hormona del crecimiento receptor (GHR), y el factor de crecimiento similar a la insulina I (IGF1), codifican las enzimas del eje somatotrófico, que juegan un papel clave en el metabolismo y la fisiología del crecimiento de los mamíferos (Akers, 2002). Por lo que se ha decidido, exponer los resultados y discusión conjuntamente.

En nuestro estudio los SNPs vinculados a los genes GHR y GHRHR resultaron polimórficos, igual resultado informó Valeh *et al.* (2009) en ovejas Baluchi para el receptor de la hormona de crecimiento (GHR), sin embargo para el GHRHR resultó monomórfico.

En las **Tablas 4 y 5** se muestran las probabilidades de diferencias entre medias de los distintos genotipos para los genes GHRHR y GHR corregidas por mínimos cuadrados y las probabilidades de diferencias entre genotipos, respectivamente.

El gen GHRHR reporta diferencias estadísticamente significativas entre los corderos hijos de padres con genotipos AA y CA en las etapas P45 y P60 (**Tabla 4**). Franco *et al.* (2005) en cerdos Landrace obtuvieron una asociación significativa con la ganancia media diaria y diferencia de progenie para el grosor de la grasa. Al igual que Cheong *et al.* (2006) en vacuno informaron asociaciones significativas con el peso de la canal fría y el área del músculo longissimus, destacando los individuos de genotipo TT por presentar los valores más altos. No obstante, Oczkiewicz and Rózycki (2013) concluyeron que el gen GHRHR no estaba asociados directamente con los rasgos de calidad y de la canal en cerdos polacos.

Por tanto, podríamos decir que este gen presenta asociaciones muy dispares según la especie, mencionándose además diferencias entre raza de una misma especie. En este sentido Chen *et al.* (2011b) informan de una mutación para este gen (GHRHR) en la raza caprina Qianbeima, sin embargo en las razas Guanzhong y Cachemira en Mongolia Interior no se presentó.

Tabla 4. Probabilidad de diferencias de las medias de genotipos para el gen GHRHR.

GHRHR	PN			P30			P45			P60		
	AA	CA	CC	AA	CA	CC	AA	CA	CC	AA	CA	CC
AA		0.3734	0.8169		0.2418	0.9044		0.0180	0.4727		0.0006	0.5254
CA	0.3734		0.9278	0.2418		0.9416	0.0180		0.7573	0.0006		0.9934
CC	0.8169	0.9278		0.9044	0.9416		0.4727	0.7573		0.5254	0.9934	

PN, peso al nacimiento; P30, P45, P60, peso tipificados a 30, 45 y 60 días.

Como se observa en la **Tabla 5**, para GHR las cuatro etapas de pesos estudiadas no mostraron asociaciones significativas, pero los rasgos P30 y P45 se denotan una proximidad a la significación en los genotipos CC y CT. En ovejas Baluchi, Valeh *et al.* (2009) encontraron resultados estadísticamente significativos accediendo con la secuencia AY292283 en el Exon 10 (218 bp), sobre la ganancia media diaria desde el nacimiento hasta el destete entre individuos con genotipo AA y GG.

Tabla 5. Probabilidad de diferencias de las medias de genotipos para el gen GHR.

GHR	PN			P30			P45			P60		
	CC	CT	TT	CC	CT	TT	CC	CT	TT	CC	CT	TT
CC		0.8589	0.3304		0.0544	0.0677		0.0579	0.3245		0.5778	0.2287
CT	0.8589		0.3369	0.0544		0.3496	0.0579		0.1276	0.5778		0.8203
TT	0.3304	0.3369		0.0677	0.3496		0.3245	0.1276		0.2287	0.8203	

PN, peso al nacimiento; P30, P45, P60, peso tipificados a 30, 45 y 60 días.

La variación alélica de gen GHR (GG, GA y AA) en la secuencia del exón 10 (895 bp) en ovejas Nilagiri sobre los rasgos de crecimiento y de pesos al nacimiento, 3, 6, 9 y 12 meses no fueron significativos (Sahu *et al.*, 2017). Sin embargo, en ovejas de Pomeranian Coarsewool el gen GHR (g.122A> G) fue monomórfico (Proskura and Szewczuk, 2014). Igualmente en la especie ovina, Mahrous *et al.* (2014) exploraron la variación genética para el GHR en tres razas egipcias (Rahmani, Osseimi y Barki) y dos

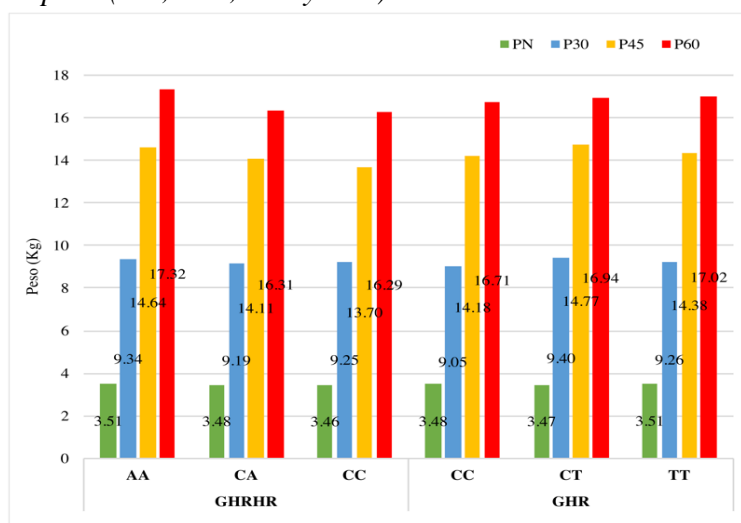
razas sauditas (Najdi y Harri), obteniendo el agrupamiento filogenético de las razas basado en las secuencias de nucleótidos del exón 10 del gen GHR.

Por otro lado, Hui *et al.* (2014), en cerdos cruzados, obtuvieron que los sitios de SNP G1248A y A1801G se expresaron como tres genotipos, AA, AG y GG, y mostraron asociaciones significativamente mayores del genotipo GG con los rasgos de crecimientos (circunferencias torácicas, pesos y alturas corporales). Mientras que en vacuno Sherman *et al.* (2008), encontraron que el alelo A tuvo un fuerte efecto de dominancia sobre G, y con el SNP A/G localizado en el intrón 4 del gen GHR tuvo efectos superiores sobre el peso al nacimiento de los terneros (efecto de dominancia $P < 0.01$).

El estudio de los polimorfismos de SNPs situados o ligados al gen GHR es de gran interés en la producción animal, ya que la mutación del gen puede afectar su capacidad de unión y vía de señalización, alterando así la actividad de la hormona de crecimiento en los tejidos diana (Di Stasio *et al.*, 2005), y por tanto afecta a los rasgos de producción de la leche y la carne. También encontramos asociaciones significativas de otros marcadores de este gen con rasgos de producción de lechera en otros trabajos de cabras (Malveiro *et al.*, 2001), vacas (Banos *et al.*, 2008) y ovejas (Crisà *et al.*, 2010).

Como se puede observar en la **Figura 5**, los individuos de padres con genotipo AA para el gen GHRHR tuvieron un peso a los 45 y 60 días superior cuando se comparan con los corderos de otros genotipos. En el P45, la diferencia de pesos fue de 0.53 y 0.94 kg más de los corderos con genotipo AA con respecto CA y CC, respectivamente. Mientras que en el P60 la diferencia del genotipo AA fue de 1.01 y 1.03 kg más que CA y CC. Por todo ello, este marcador nos ofrece grandes posibilidades para ser contemplado desde la selección asistida, ya que el genotipo AA mostró una acción mayor sobre la expresión de los pesos tardíos, con una gran importancia comercial. Sin embargo, no se detectó asociación significativa de los diferentes genotipos de GHR con los rasgos de pesos ($P < 0.05$). Los tres genotipos de carneros merinos obtenidos para GHR presentaron hijos con pesos similares en las etapas PN y P60, no obstante, se apreció que los corderos de padres heterocigóticos (CT) despuntaron en los pesos intermedios a 30 y 45 días.

Figura 5. Representación de los valores medios de los genotipos del gen GHRHR y GHR en cada etapa de peso (PN, P30, P45 y P60).



- *Calpaína (CAPN)*

Como mencionamos al inicio de los resultados, la Calpastatina en nuestro estudio fue monomórfica, por tanto, no se continuó con su estudio. En la literatura, la gran mayoría de estudios asocian la actividad de la Calpaína con la proteólisis *post mortem* y la terneza de la carne (Koohmaraie, 1996; Geesink and Koohmaraie, 1999; Koohmaraie et al., 2002; Koohmaraie and Geesink, 2006; Cuetia et al., 2011). Se ha demostrado que la Calpaína desempeña el papel principal en el ablandamiento *post mortem* de la carne de ternero, cordero y cerdo al degradar proteínas estructurales musculares específicas (Koohmaraie, 1996; Nassiry et al., 2007).

En la **Tabla 6** se muestran las probabilidades encontradas de las diferencias entre los genotipos obtenidos para el gen CAPN corregidos por mínimos cuadrados. El marcador estudiado en relación con el gen de la Calpaína (CAPN), mostró diferencias significativas entre los genotipos CC y CT en la etapa de peso a 60 días.

Tabla 6. Probabilidad de diferencias de las medias de genotipos para el gen CAPN

CAPN	PN			P30			P45			P60		
	CC	CT	TT	CC	CT	TT	CC	CT	TT	CC	CT	TT
CC		0.5678	0.3331		0.3143	0.2572		0.2733	0.3534		0.0239	0.0987
CT	0.5678		0.4893	0.3143		0.8371	0.2733		0.7202	0.0239		0.1943
TT	0.3331	0.4893		0.2572	0.8371		0.3534	0.7202		0.0987	0.1943	

PN, peso al nacimiento; P30, P45, P60, peso tipificados a 30, 45 y 60 días.

En nuestro estudio obtuvimos frecuencias significativas para los tres genotipos del marcador SNP (CC, CT, TT) vinculado al gen CAPN, siendo por tanto polimórfico en la población Merina estudiada. Resultados similares son reportados por Tahmoospour (2005) y Azari *et al.* (2012) en ovejas Baluchi y Dalagh de Irán, respectivamente, quienes informaron también de 3 patrones diferentes para este gen.

En contraposición algunos autores obtuvieron que para la amplificación 192 bp de los exones 5 y 6 con otro marcador dos frecuencias de genotipo (AA, AB) del gen de la Calpaína, como por ejemplo en las razas de ovejas: Bandur (Kumar et al., 2015), Karakul (Eftekhari et al., 2006), Kurdi (Nassiry et al., 2007) y Zel (Dehnavi et al., 2012b).

En otra investigación llevada a cabo con ovejas Merinas Polacas por Grochowska *et al.* (2017), encontraron que el polimorfismo en el gen de la subunidad 1 de la Calpaína (CAPNS1) que tienen efectos altamente significativos en la pérdida de goteo natural y significativos en la terneza y el contenido de grasa intramuscular de la carne.

En vacuno las investigaciones van más allá, con respecto a la subunidad 1 de este gen, puesto que se han identificado marcadores que afectan a la morfología de CAPNS1. En relación a esto Page *et al.* (2004) y Casas *et al.* (2006) describieron dos (CAPN1-316 y CAPN1-530) y un (CAPN1-4751) SNP, que son responsables de la variación de la actividad del gen de μ -calpaína.

Para estas variaciones de la Calpaína, Barendse *et al.* (2007) observaron diferente segregación en distintas razas bovinas del SNP CAPN1-316, obteniendo dos genotipos (CG, GG) para las razas bovinas puras: Charoláis, Charbray, Brahman y animales

Cebuinos, siendo el genotipo GG el más frecuente, mientras que en raza Angus la frecuencia genotípica de CG y GG fueron iguales.

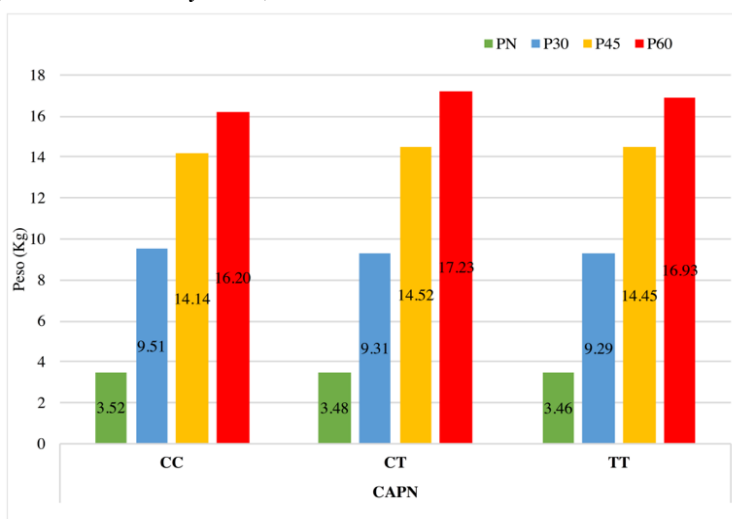
En cuanto a la CAPN1-4751, en las razas Brahman y Cebú no presentaron el genotipo CC, mientras que el genotipo TT se presentó en mayor proporción que el CT. El resto de razas mencionadas anteriormente presentaron todas las razas los genotipos (CC, CT, TT), siendo el genotipo CT el que más frecuencia presentó en todas las razas bovinas a excepción de la raza Charbray.

Diversas investigaciones (Page et al., 2004; White et al., 2005; Casas et al., 2006), han demostrado que CAPN1-316 se relaciona con variaciones en terneza de la carne de todas las subespecies bovinas, y Miquel (2007) encontró relación con características de ganancia en peso vivo y peso al sacrificio en animales de las razas Angus y Brangus. Por otro lado el marcador CAPN1-4751 ha sido asociado con diferencias en el grado de terneza de la carne (White et al., 2005), igualmente en las dos subespecies bovinas.

Los genotipos CC de ambos marcadores se asociaron con aquellos individuos con predisposición a producir carne de ternera más tierna (White et al., 2005; Casas et al., 2006), pero aparecen con menores frecuencias en las poblaciones bovinas. Algo semejante sucedió en la raza Merina (**Figura 2**) para el marcador del gen CAPN, observamos un menor porcentaje de padres con frecuencia genotípica de CC (0.156) frente a los CT (0.481) y TT (0.364).

Sin embargo, en nuestro estudio para la CAPN se obtuvo cierta relación con características de crecimiento como se puede observar en la **Figura 6**. Los corderos merinos mostraron asociación significativa del marcador en el P60 (**Tabla 6**), ganando los animales de padres con genotipo CT 1.03 kg más que los corderos homocigóticos CC.

Figura 6. Representación de los valores medios de los genotipos del gen CAPN en cada etapa de peso (PN, P30, P45 y P60).



- *Callipyge (CLPG)*

El Callipyge es un fenotipo documentado y bien estudiado en ovejas (Cockett et al., 1994; Carpenter et al., 1996; Freking et al., 1998a; Freking et al., 1998b; Freking et al., 2002). Según Cockett 2005, el *CLPG* es la mejor mutación documentada acerca del desarrollo muscular, que causa una hipertrofia muscular postnatal que se localiza en los miembros pélvicos y en el lomo.

Algunas de las ventajas que provoca esta hipertrofia muscular, es un mayor rendimiento de la canal, mayor área de costilla y pierna, mayor porcentaje de magro y un menor índice de conversión (Peso/Consumo diaria d pienso). Sin embargo algunos autores como Duckett *et al.* (2000), Georges *et al.* (2003) y Cockett *et al.* (2005) mencionan como inconvenientes de la hipertrofia, una mayor tenacidad del músculo Longissimus, reducción de la ternura y menor jugosidad de la carne, lo que anula parte de las ventajas por motivos comerciales.

Las diferencias de medias entre genotipos paternos con respecto al gen CLPG se presentan en la **Tabla 7** para las cuatro etapas de pesos de corderos estudiadas. Se observó una variación significativa ($P < 0.05$) entre los genotipos TG y TT del marcador estudiado, para los pesos a 30 (P30) y 45 días (P45). Estos resultados concuerdan con Jackson *et al.* (1997) que obtuvieron que la hipertrofia muscular de fenotipo Callipyge no fue evidente hasta aproximadamente 4 a 6 semanas de edad, rango similar a nuestros resultados. Sin embargo Gootwine *et al.* (2002) mencionan que la hipertrofia es evidente alrededor de las 3 semanas de edad (21 días).

Tabla 7. Probabilidad de diferencias de las medias de genotipos para el gen CLPG

CLPG	PN			P30			P45			P60		
	GG	TG	TT	GG	TG	TT	GG	TG	TT	GG	TG	TT
GG		0.5077	0.6910		0.0846	0.1528		0.3181	0.0747		0.8169	0.9316
TG	0.5077		0.9676	0.0846		0.0233	0.3181		0.0245	0.8169		0.9707
TT	0.6910	0.9676		0.1528	0.0233		0.0747	0.0245		0.9316	0.9707	

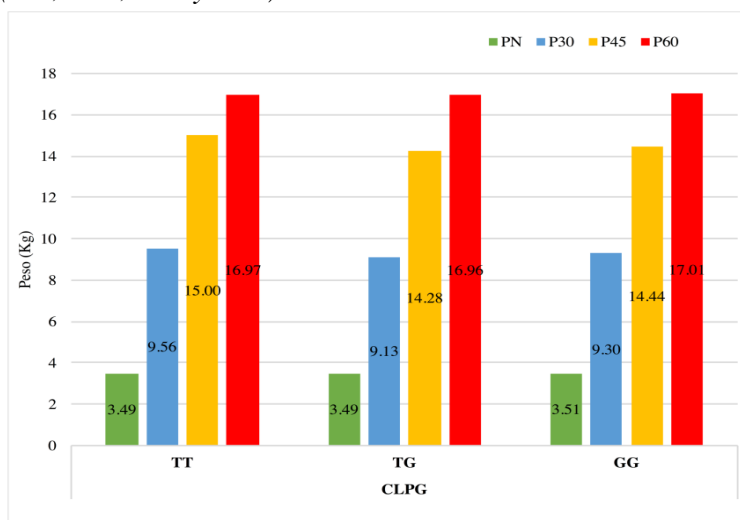
PN, peso al nacimiento; P30, P45, P60, peso tipificados a 30, 45 y 60 días.

En la **Figura 7** se muestran los pesos medios de los corderos según el genotipo paterno según el marcador del gen CLPG. Se evidenció que los corderos merinos procedentes de padres con genotipos homocigóticos TT y GG manifestaron mayores pesos en las etapas P30 y P45 que los corderos heterocigotos TG. Sin embargo, no se observaron diferencias de peso al nacimiento y a los 60 días entre los genotipos de carneros merinos. Por el contrario Freking *et al.* (1998b) en su estudio hallaron que los corderos con el gen CLPG no difirieron de los corderos normales para rasgos de crecimiento medidos desde el nacimiento hasta el sacrificio, sin embargo, si produjeron diferencias altamente significativas en cuanto a edad de sacrificio, el peso de la canal siendo canales más pesadas (4.1 kg) y la profundidad de la grasa de la costilla 12, con un 4.3% menos de grasa.

Tanto Georges *et al.* (2003) como Bidwell *et al.* (2014) mencionan que el patrón de herencia del fenotipo Callipyge es sobredominancia polar, caracterizado por un patrón de herencia no mendeliano (Cockett et al., 1996), por lo que la hipertrofia muscular solo ocurre en animales heterocigotos que reciben la mutación CLPG de su padre. No obstante,

en nuestro estudio como se aprecia en la **Figura 7**, obtuvieron mayores pesos los corderos de padres con genotipos homocigóticos, siendo significativos la diferencia entre el genotipo TT sobre TG en los pesos 30 y 45 días (**Tabla7**).

Figura 7. Representación de los valores medios de los genotipos del gen CLPG en cada etapa de peso (PN, P30, P45 y P60).



En la literatura encontramos otras publicaciones con el mismo objetivo que el nuestro, de estudiar los efectos del gen CLPG sobre los pesos corporales vivos en ovino, como por ejemplo en razas Rabouillet (Jackson et al., 1993), en corderos cruzados de madres Polypay y padres Dorset (Abdulkhaliq et al., 2002) o en cruzados procedentes de ovejas de varios tipos de razas (Hampshire, Coopworth × Polypay, Hampshire × Coopworth × Polypay y Hampshire × Polypay) apareadas con carneros de razas Dorset, Texel y Suffolk heterocigotos para el gen Callipyge (Abdulkhaliq et al., 2007), indican poco o ningún efecto del fenotipo CLPG sobre el crecimiento de corderos en comparación con individuos normales. Por otro lado en ganado Jiaxian, se identificaron los tres genotipos AA, AB y AC de CLPG, informando de que los bovinos con genotipos AA y AC mostraron mayor peso corporal ($P < 0.05$) y mayor longitud corporal ($P < 0.01$) que aquellos individuos con genotipo AB (Chen et al., 2011).

A su vez otros estudios que relacionan el gen CLPG con características de canal y carne como Srinivasan (1997) o Abdulkhaliq *et al.* (2007), informaron de pesos de canal caliente y en frío más grandes para los corderos CLPG. En la raza Assaf, Gootwine *et al.* (2002) informan de una mejor conformación de las canales procedentes de los corderos Callipyge, siendo significativamente mejores ($P < 0.01$) que las canales de corderos normales.

El aumento de la masa muscular y disminución de grasa que conlleva los fenotipos Callipyge aportan un medio genético óptimo de mejorar las características cualitativas de la canal de cordero (Cockett et al., 2005; Abdulkhaliq et al., 2007), ofreciendo a los consumidores un producto más magro y con menos grasa. En este sentido Freking *et al.* (1998b) proponen el uso del alelo CLPG en un sistemas de apareamiento controlados para aumentar sustancialmente la producción de carne de cordero magro.

- *Miostatina (MSTN)*

La Miostatina (MSTN o GDF8) desempeña un papel importante en el desarrollo muscular y en el tejido esquelético (McPherron and Lee, 1997; Feldman et al., 2006). Se sabe que las mutaciones en la región codificante del gen de la miostatina (MSTN) causan un aumento de la masa muscular en los fenotipo de varios mamíferos, incluidos los seres humanos (Boman et al., 2009).

En nuestro estudio, el gen MSTN en la raza Merina resultó polimórfico, detectándose los alelos T y C con los genotipos CC, TC y TT. Sin embargo, como se puede observar en la **Figura 2**, detectamos un alto porcentaje de frecuencia genotípica CC (0.837) en comparación con los otros genotipos (TC y TT) obtenidos con el marcador del gen.

De manera similar Soufy *et al.* (2009) informaron de polimorfismos para el gen de la miostatina en oveja Sanjabi, con frecuencias genotípicas de MM, MN y NN de 2.00%, 1.33% y 96.70%, respectivamente. Mientras que en la raza Mehraban iraní, Jamshidi *et al.* (2014) identificaron solo dos variantes MN y NN con frecuencia alélicas superiores para los homocigóticos (0.947) y menor en los heterocigóticos (0.053).

Los resultados obtenidos en esta investigación difieren de los informados en ovejas Dalagh (Azari et al., 2012), en la raza Zel (Dehnavi et al., 2012a), en razas egipcias Rahmani, Barki, Ossimi y sauditas Najdi y Harri (Elkorshy et al., 2013) y en carneros Merinos búlgaros (Dimitrova et al., 2016); todos los animales investigados fueron monomórficos para el gen de la miostatina.

Encontramos en nuestro caso que el genotipo del marcador SNP del gen MSTN tuvo un efecto significativo sobre los primeros pesos al nacimiento y a los 30 días (PN y P30). Como se observa en la **Tabla 8**, los genotipos TC con respecto a CC y TT, para el peso al nacimiento, mostraron diferencias significativas ($P > 0.05$), más aún para P30 fueron los tres genotipos diferentes estadísticamente entre sí (CC, TC, TT). Sin embargo, en la raza Zel no hubo efecto significativo de los marcadores del gen de la Miostatina sobre el peso de los individuos de un año (Dehnavi et al., 2012a). Lo mismo fue informado en la raza Romney por Hickford *et al.* (2010), quienes no observaron asociaciones significativa para el peso medio al nacer, el peso al destete, la tasa de crecimiento predestete y la edad de primera cubrición, pero si con rasgos de producción de carne como; un mayor rendimiento medio de la pierna, del lomo y el rendimiento total.

Tabla 8. Probabilidad de diferencias de las medias de genotipos para el gen MSTN.

MSTN	PN			P30			P45			P60		
	CC	TC	TT	CC	TC	TT	CC	TC	TT	CC	TC	TT
CC		0.0381	0.0783		0.0264	0.0323		0.7532	0.2237		0.4337	0.4217
TC	0.0381		0.0411	0.0264		0.0139	0.7532		0.2106	0.4337		0.3587
TT	0.0783	0.0411		0.0323	0.0139		0.2237	0.2106		0.4217	0.3587	

PN, peso al nacimiento; P30, P45, P60, peso tipificados a 30, 45 y 60 días.

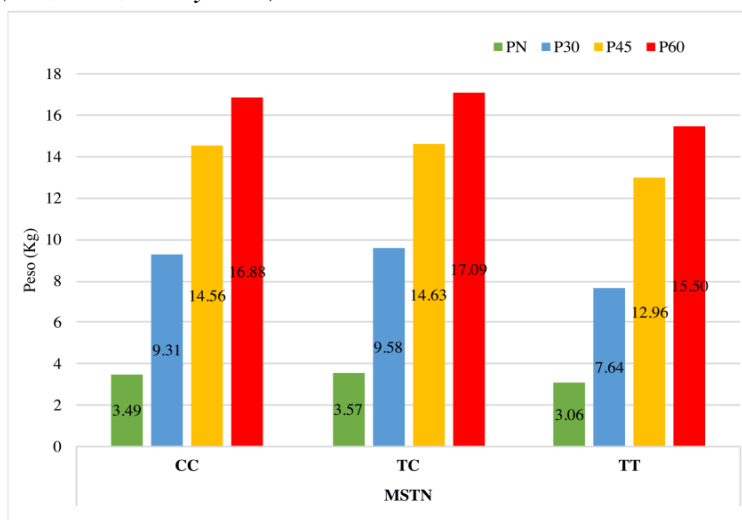
En la **Figura 8**, se muestra los valores medios de los pesos de los corderos merinos para los distintos genotipos paternos del marcador estudiado en el gen de la Miostatina. Se observa que los individuos con menores crecimientos en las cuatro etapas, fueron los

corderos merinos de padre homocigóticos TT, mientras que mayores pesos fueron registrados por hijos de padres heterocigóticos (TC). Como pudimos observar en la **Figura 2** para el genotipo CC fue el que presentó mayor frecuencia polimórfica para el marcador de MSTN.

Por otro lado en la raza Romney en su estudio con otro marcador para el gen MSTN, obtuvieron que los corderos que presentaron dos copias del alelo B se asoció con un aumento del rendimiento del lomo y el rendimiento total, en comparación con animales que presentaban el alelo A (Hickford et al., 2010).

Pothuraju *et al.* (2015) mencionan que las secuencias del gen MSTN en oveja y cabra están poco mutadas en comparación con otras especies como el ganado vacuno, el búfalo, el caballo y el cerdo. Por ejemplo, en el ganado vacuno, se sabe de distintas variantes de la Miostatina con diferentes asociaciones fenotípicas (McPherron and Lee, 1997; Marchitelli et al., 2003; Sellick et al., 2006).

Figura 8. Representación de los valores medios de los genotipos del gen MSTN en cada etapa de peso (PN, P30, P45 y P60).



Aparte de los hallazgos ya existentes en ovino (Clop et al., 2006; Kijas et al., 2007; Hadjipavlou et al., 2008; Boman et al., 2009; Hickford et al., 2010), sería necesario una mayor investigación de la variación de MSTN en la especie. Con el fin de obtener una mayor validación con mayores números de registros y diversas razas, que nos permita utilizar el gen de la Miostatina en la selección asistida por marcadores, especialmente si esa selección al igual que el gen Callipyge no muestra consecuencias negativas para las razas.

Las referencias bibliográficas ovinas con respecto a la doble musculatura asociada al gen MSTN recaen principalmente en la raza Texel. Además en la Miostatina ovina se conoce un sitio diana de microARN en la región 30-UTR que causa un fenotipo más musculado (Boman et al., 2009).

Clop *et al.* (2006) en la raza Texel Belga y Gan *et al.* (2008) en ovejas Beltex, Dorper y cruzadas de Beltex por Huyang, informan de la mutación 30-UTR mediante la

transición G-a-A con el SNP-6223 identificándose en todas las razas como nucleótido de rasgo cuantitativo (QTN) relacionado con animales con hipertrofia muscular.

Por otro lado, Hadjipavlou *et al.* (2008) obtuvieron que los alelos g.-2449C y g.+6723A para MSTN estaban casi fijados en la raza Texel, prácticamente ausentes en raza Suffolk, y segregados en Charollais, además informando para esta última raza de una asociación significativa con respecto a la profundidad muscular ($P < 0.001$) para ambos SNP, pero mencionan que el mayor impacto de selección para el alelo g + 6723A sería en Suffolk Blanco.

Igualmente para el SNP g.+6723G>A, Kijas *et al.* (2007) afirmaron el efecto significativos con parámetros de mediciones musculares y porcentaje de grasa en el sacrificio, pero sin ningún efecto sobre la calidad de la carne de animales Texel Australianos.

Los hallazgos para el gen de MSTN mencionados en el g.+6723G>A están confirmados en poblaciones de Texel belgas (Clop *et al.*, 2006; Hadjipavlou *et al.*, 2008) y australianas Kijas *et al.* (2007), obteniendo sólidas validaciones de los efectos de la mutación con datos fenotípicos. Sin embargo en ovejas blancas noruegas, Boman *et al.* (2009) indican que el efecto del fenotípico hipertrofiado fue causado por la delección de una base única en la región de codificación del gen de la Miostatina, y es más profundo que el de la mutación 30-UTR, causando canales con una conformación mejor y menor grasa, caracterizándose por tanto animales con una mayor masa muscular.

Otra investigación sobre la base genética del fenotipo con hipertrofia muscular, fue la llevada a cabo por Gan *et al.* (2008) con 7 razas ovinas puras y cruzadas. Obtuvieron 12 haplotipos accedidos con cuatro marcadores para el gen MSTN, de los cuales dos haplotipos (CGAA y TGAA) con efecto significativo ($P < 0.05$) sobre la ganancia media diaria, se asociaron con fenotipos musculados, mientras el resto de haplotipos presentaron baja puntuación fenotípica e insignificancia sobre el peso, estando presentes principalmente en las razas con menos hipertrofia muscular. Cabe destacar del estudio que, la mutación de SNP-781 solo estuvo presente en la raza ovina de lana fina Merina China multipropósito, pero no encontraron los dos haplotipos de doble musculatura y nula asociación significativa con la ganancia media diaria.

5.5 Conclusiones

- El enfoque del gen candidato realizado en este estudio parecen revelarse los primeros indicios de asociaciones entre los polimorfismos de algunos marcadores relacionados con genes funcionales y los rasgos de crecimiento de los corderos merinos de la población en estudio.

- En el presente estudio, los genes CAST, IGF1 y LEP resultaron monomórficos o con bajas frecuencias polimórficas en la población estudiada para la raza Merina y por tanto fueron descartados como genes candidatos en la población estudiada.

- Por otro lado, seis genes resultaron polimórficos con los marcadores utilizados en este estudio, presentado cinco de ellos en uno de sus genotipos una frecuencia polimórfica superior al 50%, PPARGC1A (TT), GHRHR(AA), GHR (TT), CLPG (GG) y MSTN (CC).

- El análisis multifactorial de la varianza entre los descendientes de sementales portadores de los distintos genotipos evidenció la influencia significativa del polimorfismo en ciertas etapas de peso para los genes GHRHR (P45, P60), CLPG (P30) y MSTN (PN, P30).

- Los mayores efectos sobre los pesos, cuantificados con los coeficientes determinativos (R^2) obtenidos en el análisis de la varianza unifactorial de efectos fijos, para el peso al nacimiento fue GHRHR, GHR y CLPG, para el peso a 30 y 45 días lo fue de MSTN, y en la fase final P60 fueron GHRHR, CAPN y MSTN. No todos los polimorfismos de los genes aumentaron su efecto a medida que los corderos crecían, excepto el gen de la Miostatina donde se hizo más patente el fenotipo hipertrófico.

- La mayoría de las asociaciones obtenidas mostraron un efecto medio-bajo, probablemente debido a que su estimación ha sido indirecta, desde la descendencia paterna. Muy probablemente con una estimación directa de las asociaciones desde animales con fenotipo propio, estas asociaciones se magnificarían, pero un estudio de esa naturaleza exigiría una inversión inasumible en la actualidad.

- Los resultados obtenidos en este estudio confirmaron que los genes GHRHR, GHR, CAPN, CLPG y MSTN podrían considerarse como genes candidatos de los rasgos de peso de los corderos merinos. Observándose amplias posibilidades de mejora en cuanto a crecimiento y aptitud cárnica de la raza dentro del programa de mejora genética multirracial de la cooperativa OVISO.

5.6 Bibliografía

- Aali, M., M. Moradi-Shahrbabak, H. Moradi-Shahrbabak, and M. Sadeghi. 2014. Detecting novel SNPs and breed-specific haplotypes at calpastatin gene in Iranian fat-and thin-tailed sheep breeds and their effects on protein structure. *Gene* 537: 132-139.
- Abdulkhaliq, A., H. Meyer, J. Busboom, and J. Thompson. 2007. Growth, carcass and cooked meat characteristics of lambs sired by Dorset rams heterozygous for the Callipyge gene and Suffolk and Texel rams. *Small ruminant research* 71: 92-97.
- Abdulkhaliq, A. et al. 2002. Callipyge gene effects on lamb growth, carcass traits, muscle weights and meat characteristics. *Small Ruminant Research* 45: 89-93.
- Adam, C., Z. Archer, and D. Miller. 2003. Leptin actions on the reproductive neuroendocrine axis in sheep. *REPRODUCTION-CAMBRIDGE-SUPPLEMENT-:* 283-297.
- Akers, R. M. 2002. Lactation and mammary gland. Iowa State Press, Ames, Iowa, USA.
- Ardiyanti, A. et al. 2009. Effects of GH gene polymorphism and sex on carcass traits and fatty acid compositions in Japanese Black cattle. *Animal science journal* 80: 62-69.
- Auvray, B., J. McEwan, S.-A. Newman, M. Lee, and K. Dodds. 2014. Genomic prediction of breeding values in the New Zealand sheep industry using a 50K SNP chip. *Journal of animal science* 92: 4375-4389.
- Azari, M. A., E. Dehnavi, S. Yousefi, and L. Shahmohamadi. 2012. Polymorphism of calpastatin, calpain and myostatin genes in native dalagh sheep in Iran. *Slovak J Anim Sci* 45: 1-6.
- Banks, R., and J. Van Der Werf. 2009. Economic evaluation of whole genome selection, using meat sheep as a case study. In: *Proc Assoc Advmt Anim Breed Genet.* p 430-433.
- Banos, G., J. Woolliams, B. Woodward, A. Forbes, and M. Coffey. 2008. Impact of single nucleotide polymorphisms in leptin, leptin receptor, growth hormone receptor, and diacylglycerol acyltransferase (DGAT1) gene loci on milk production, feed, and body energy traits of UK dairy cows. *Journal of dairy science* 91: 3190-3200.
- Barendse, W. et al. 2007. Epistasis between calpain 1 and its inhibitor calpastatin within breeds of cattle. *Genetics* 176: 2601-2610.
- Benyi, K., D. Norris, N. Karbo, and K. Kgomo. 2006. Effects of genetic and environmental factors on pre-weaning and post-weaning growth in West African crossbred sheep. *Tropical Animal health and production* 38: 547-554.
- Bidwell, C. et al. 2014. New insights into polar overdominance in callipyge sheep. *Animal genetics* 45: 51-61.
- Bolormaa, S. et al. 2017. Genomic prediction of reproduction traits for Merino sheep. *Animal Genetics* 48: 338-348.
- Boman, I., G. Klemetsdal, T. Blichfeldt, O. Nafstad, and D. Våge. 2009. A frameshift mutation in the coding region of the myostatin gene (MSTN) affects carcass conformation and fatness in Norwegian White Sheep (*Ovis aries*). *Animal genetics* 40: 418-422.
- Boucher, D., M. Palin, F. Castonguay, C. Gariépy, and F. Pothier. 2006. Detection of polymorphisms in the ovine leptin (LEP) gene: Association of a single nucleotide

- polymorphism with muscle growth and meat quality traits. *Canadian journal of animal science* 86: 31-35.
- Buchanan, F. et al. 2003. Hot topic: an association between a leptin single nucleotide polymorphism and milk and protein yield. *Journal of Dairy Science* 86: 3164-3166.
- Buchanan, F. C. et al. 2002. Association of a missense mutation in the bovine leptin gene with carcass fat content and leptin mRNA levels. *Genetics Selection Evolution* 34: 105.
- Buxadé, C. 1996. *Zootecnia. Bases de producción animal*.
- Carpenter, C. E., O. D. Rice, N. E. Cockett, and G. D. Snowder. 1996. Histology and composition of muscles from normal and Callipyge lambs. *Journal of animal science* 74: 388-393.
- Casas, E. et al. 2006. Testing for interactions between Calpastatin and M-Calpain markers in beef cattle on tenderness traits. *Journal of Animal Science* 84: 135-136.
- Charlier, C. et al. 2008. Highly effective SNP-based association mapping and management of recessive defects in livestock. *Nature genetics* 40: 449-454.
- Chen, F. et al. 2011a. Polymorphism of DLK1 and CLPG gene and their association with phenotypic traits in Chinese cattle. *Molecular biology reports* 38: 243-248.
- Chen, Z., L. Ruo-yu, W.-x. Luo, H.-f. Cai, and J.-r. Li. 2011b. Rapid Screening and Allelic Frequency Estimation of SNPs in GHRH-R Gene of Goat [J]. *Guizhou Agricultural Sciences* 9: 039.
- Cheong, H. S. et al. 2006. Growth hormone-releasing hormone (GHRH) polymorphisms associated with carcass traits of meat in Korean cattle. *BMC genetics* 7: 35.
- Chung, H., C. Kim, and C. Cho. 2002. Two-point linkage mapping of the ovine Calpain II regulatory gene.
- Ciappesoni, G., E. Navajas, and D. Gimeno. 2011. ¿ SNP o no SNP? ¿ Es esta la cuestión? *Archivos Latinoamericanos de Produccion Animal* 19.
- Ciobanu, D. C. et al. 2004. New alleles in calpastatin gene are associated with meat quality traits in pigs. *Journal of animal science* 82: 2829-2839.
- Clarke, I., B. Henry, J. Iqbal, and J. Goding. 2001. Leptin and the regulation of food intake and the neuroendocrine axis in sheep. *Clinical and experimental pharmacology & physiology* 28: 106-107.
- Clop, A. et al. 2006. A mutation creating a potential illegitimate microRNA target site in the myostatin gene affects muscularity in sheep. *Nature genetics* 38: 813.
- Cockett, N. E., S. P. Jackson, T. L. Shay, and F. Farnir. 1996. Polar overdominance at the ovine callipyge locus. *Science* 273: 236.
- Cockett, N. E. et al. 1994. Chromosomal localization of the callipyge gene in sheep (*Ovis aries*) using bovine DNA markers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91: 3019-3023.
- Cockett, N. E. et al. 2005. The callipyge mutation and other genes that affect muscle hypertrophy in sheep. *Genetics Selection Evolution* 37: S65.
- Conde, S., S. Guimarães, R. Euclides, L. Silva, and F. Euclides. 2001. Marcadores moleculares associados com crescimento em bovinos. *Revista Brasileira de Reprodução Animal* 25.
- Crisà, A. et al. 2010. Exploring polymorphisms and effects of candidate genes on milk fat quality in dairy sheep. *Journal of dairy science* 93: 3834-3845.

- Cuetia, J. et al. 2011. POLIMORFISMOS DE LOS GENES CALPAINA Y CALPASTATINA EN DIEZ RAZAS BOVINAS CRIOLLAS MEDIANTE SIETE MARCADORES DE POLIMORFISMO DE NUCLEÓTIDOS SIMPLE (SNPS). *Actas Iberoamericanas de Conservación Animal* 1: 191-194.
- Curi, R. A., H. d. Oliveira, A. C. Silveira, and C. Lopes. 2005. Effects of polymorphic microsatellites in the regulatory region of IGF1 and GHR on growth and carcass traits in beef cattle. *Animal genetics* 36: 58-62.
- Daetwyler, H. et al. 2010. Accuracy of estimated genomic breeding values for wool and meat traits in a multi-breed sheep population. *Animal Production Science* 50: 1004-1010.
- Daetwyler, H., K. Kemper, J. Van der Werf, and B. Hayes. 2012. Components of the accuracy of genomic prediction in a multi-breed sheep population. *Journal of animal science* 90: 3375-3384.
- Dehnavi, E. et al. 2012a. Polymorphism of myostatin gene in Intron 1 and 2 and Exon 3, and their associations with yearling weight, using PCR-RFLP and PCR-SSCP techniques in Zel sheep. *Biotechnology research international* 2012.
- Dehnavi, E. et al. 2012b. Association between yearling weight and calpastatin and calpain loci polymorphism in Iranian Zel sheep. *Iranian Journal of Applied Animal Science* 2.
- Di Stasio, L., G. Destefanis, A. Brugiapaglia, A. Albera, and A. Rolando. 2005. Polymorphism of the GHR gene in cattle and relationships with meat production and quality. *Animal Genetics* 36: 138-140.
- Dimitrova, I., M. Bozhilova-Sakova, N. Stancheva, and T. Tzonev. 2016. Molecular Analysis Of Ovine Myostatin Gene (MSTN) In Northeast Bulgarian Merino Sheep Breed Using PCR-RFLP. *Bulgarian Journal of Agricultural Science* 22: 000-000.
- Dodds, K., B. Auvray, M. Lee, S. Newman, and J. McEwan. 2014. Genomic selection in New Zealand dual purpose sheep. In: *Proceedings of the 10th world congress on genetetics applied to livestock production*. p 17-22.
- Duckett, S., G. Snowden, and N. Cockett. 2000. Effect of the callipyge gene on muscle growth, calpastatin activity, and tenderness of three muscles across the growth curve. *Journal of Animal Science* 78: 2836-2841.
- Dunger, D., C. Petry, and K. Ong. 2006. Genetic variations and normal fetal growth. *Hormone Research in Paediatrics* 65: 34-40.
- Eftekhari, S. F. et al. 2006. Genetic polymorphism at MTNR1A, CAST and CAPN loci in Iranian Kurakul sheep. *Iranian Journal of Biotechnology* 4.
- Ehrhardt, R., R. Slepatis, A. Bell, and Y. Boisclair. 2001. Maternal leptin is elevated during pregnancy in sheep. *Domestic animal endocrinology* 21: 85-96.
- Elkorshy, N., K. Mahrous, and L. Salem. 2013. Genetic polymorphism detection in four genes in Egyptian and Saudi sheep breeds. *World Appl. Sci. J* 27: 33-43.
- Erkens, T. et al. 2010. Association analysis of PPARGC1A mutations with meat quality parameters in a commercial hybrid pig population. *Czech Journal of Animal Science* 55: 200-208.
- Esterbauer, H. et al. 2002. Peroxisome proliferator-activated receptor- γ coactivator-1 gene locus. *Diabetes* 51: 1281-1286.
- Falconer, D. S., T. F. Mackay, and R. Frankham. 1996. *Introduction to quantitative genetics* (4th edn). *Trends in Genetics* 12: 280.

- Feldman, B. J., R. S. Streeper, R. V. Farese, and K. R. Yamamoto. 2006. Myostatin modulates adipogenesis to generate adipocytes with favorable metabolic effects. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 15675-15680.
- Feng, X., U. Kuhnlein, S. Aggrey, J. Gavora, and D. Zadworny. 1997. Trait association of genetic markers in the growth hormone and the growth hormone receptor gene in a White Leghorn strain. *Poultry science* 76: 1770-1775.
- Feng, X. et al. 1998. A genetic marker in the growth hormone receptor gene associated with body weight in chickens. *The Journal of heredity* 89: 355-359.
- Franco, M. M., R. C. Antunes, H. D. Silva, and L. R. Goulart. 2005. Association of PIT1, GH and GHRH polymorphisms with performance and carcass traits in Landrace pigs. *J. Appl. Genet* 46: 195-200.
- Freking, B. et al. 1998a. Evaluation of the ovine callipyge locus: I. Relative chromosomal position and gene action. *Journal of animal science* 76: 2062-2071.
- Freking, B., J. Keele, M. K. Nielsen, and K. A. Leymaster. 1998b. Evaluation of the ovine Callipyge locus: II. Genotypic effects on growth, slaughter, and carcass traits. *Journal of animal science* 76: 2549-2559.
- Freking, B. A. et al. 2002. Identification of the single base change causing the callipyge muscle hypertrophy phenotype, the only known example of polar overdominance in mammals. *Genome research* 12: 1496-1506.
- Gama, L., C. Matos, and N. Carolino. 2004. Modelos mistos em melhoramento animal. *Arquivos Veterinários* 7.
- Gan, S. et al. 2008. Association of SNP haplotypes at the myostatin gene with muscular hypertrophy in sheep. *Asian Austral J Anim* 21: 928-935.
- Gao, Y., R. Zhang, X. Hu, and N. Li. 2007. Application of genomic technologies to the improvement of meat quality of farm animals. *Meat Science* 77: 36-45.
- Ge, W., M. Davis, H. Hines, K. Irvin, and R. Simmen. 2001. Association of a genetic marker with blood serum insulin-like growth factor-I concentration and growth traits in Angus cattle. *Journal of Animal Science* 79: 1757-1762.
- Ge, W., M. Davis, H. Hines, K. Irvin, and R. Simmen. 2003. Association of single nucleotide polymorphisms in the growth hormone and growth hormone receptor genes with blood serum insulin-like growth factor I concentration and growth traits in Angus cattle. *Journal of animal science* 81: 641-648.
- Geesink, G. H., and M. Koohmaraie. 1999. Effect of calpastatin on degradation of myofibrillar proteins by mu-calpain under postmortem conditions. *Journal of animal science* 77: 2685-2692.
- Gentili, S., J. L. Morrison, and I. C. McMillen. 2009. Intrauterine growth restriction and differential patterns of hepatic growth and expression of IGF1, PCK2, and HSDL1 mRNA in the sheep fetus in late gestation. *Biology of reproduction* 80: 1121-1127.
- Georges, M., C. Charlier, and N. Cockett. 2003. The callipyge locus: evidence for the trans interaction of reciprocally imprinted genes. *Trends in Genetics* 19: 248-252.
- Georgieva, S., D. Hristova, I. Dimitrova, N. Stancheva, and M. Bozhilova-Sakova. 2015. Molecular analysis of ovine calpastatin (CAST) and myostatin (MSTN) genes in Synthetic Population Bulgarian Milk sheep using PCRRFLP. *Journal of BioScience & Biotechnology* 4.
- Goddard, M. 2012. Uses of genomics in livestock agriculture. *Animal Production Science* 52: 73-77.

- Goll, D. E., V. F. Thompson, H. Li, W. Wei, and J. Cong. 2003. The calpain system. *Physiological reviews* 83: 731-801.
- Gootwine, E. et al. 2002. Introgression of the callipyge mutation into the Assaf fat tail breed. *Options Méditerranéennes Série A, Séminaires Méditerranée* 55: 125-131.
- Grisart, B. et al. 2002. Positional candidate cloning of a QTL in dairy cattle: identification of a missense mutation in the bovine DGAT1 gene with major effect on milk yield and composition. *Genome research* 12: 222-231.
- Grochowska, E., B. Borys, E. Grześkowiak, and S. Mroczkowski. 2017. Effect of the calpain small subunit 1 gene (CAPNS1) polymorphism on meat quality traits in sheep. *Small Ruminant Research* 150: 15-21.
- Gupta, N. et al. 2007. Single nucleotide polymorphism in growth hormone gene exon-4 and exon-5 using PCR-SSCP in Black Bengal goats—A prolific meat breed of India. *Meat science* 76: 658-665.
- Hadjipavlou, G., O. Matika, A. Clop, and S. Bishop. 2008. Two single nucleotide polymorphisms in the myostatin (GDF8) gene have significant association with muscle depth of commercial Charollais sheep. *Animal genetics* 39: 346-353.
- Harris, A. L. et al. 1995. Characterization of a continuous fluorogenic assay for calpain I. Kinetic evaluation of peptide aldehydes, halomethyl ketones and (acyloxy) methyl ketones as inhibitors of the enzyme. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters* 5: 393-398.
- Hayes, B., and M. Goddard. 2001. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics* 157: 1819-1829.
- Hayes, B., and M. Goddard. 2010. Genome-wide association and genomic selection in animal breeding This article is one of a selection of papers from the conference “Exploiting Genome-wide Association in Oilseed Brassicas: a model for genetic improvement of major OECD crops for sustainable farming”. *Genome* 53: 876-883.
- Henry, B., J. Goding, A. Tilbrook, F. Dunshea, and I. Clarke. 2001. Intracerebroventricular infusion of leptin elevates the secretion of luteinising hormone without affecting food intake in long-term food-restricted sheep, but increases growth hormone irrespective of bodyweight. *Journal of Endocrinology* 168: 67-77.
- Hickford, J. et al. 2010. Polymorphisms in the ovine myostatin gene (MSTN) and their association with growth and carcass traits in New Zealand Romney sheep. *Animal genetics* 41: 64-72.
- Hocquette, J. et al. 2010. Intramuscular fat content in meat-producing animals: development, genetic and nutritional control, and identification of putative markers. *animal* 4: 303-319.
- Hocquette, J.-F. et al. 2012. Opportunities for predicting and manipulating beef quality. *Meat science* 92: 197-209.
- Hui, Y. et al. 2014. Correlation analysis on 2 SNPs sites polymorphism in GHR gene and corresponding growth traits of pig. *Journal of Southern Agriculture* 45.
- Ibeagha-Awemu, E. M., P. Kgwatalala, and X. Zhao. 2008. A critical analysis of production-associated DNA polymorphisms in the genes of cattle, goat, sheep, and pig. *Mammalian Genome* 19: 591-617.
- Islam, K. et al. 2009. Association analyses of a SNP in the promoter of IGF1 with fat deposition and carcass merit traits in hybrid, Angus and Charolais beef cattle. *Animal genetics* 40: 766-769.

- Jackson, S., R. Green, and M. Miller. 1997. Phenotypic characterization of rambouillet sheep expressing the callipyge gene: I. Inheritance of the condition and production characteristics. *Journal of animal science* 75: 14-18.
- Jackson, S., M. Miller, R. Green, and K. Brdecko. 1993. Carcass characteristics of Rabouillet ram lambs with the Callipyge. *Proc. Texas Technol. Univ. Agric. Rep.*
- Jamshidi, S., S. Karani, and M. Goudarzi. 2014. Study polymorphism myostatin gene in Mehraban's sheep using pcr-rflp method. *Science International* 26: 1129-1135.
- Javanmard, A., K. Khaledi, N. Asadzadeh, and A. Solimanifarjam. 2010. Detection of polymorphisms in the bovine leptin (Lep) gene: Association of single nucleotide polymorphism with breeding value of milk traits in Iranian Holstein cattle. *Journal of Molecular genetics* 2: 10-14.
- Juárez Dávila, M. M. et al. 2009. Efecto del destete sobre la calidad de la carne de corderos ternascos de raza merina española. *Feagas*, 35, 92-94.
- Khatib, H., I. Zaitoun, J. Wiebelhaus-Finger, Y. Chang, and G. Rosa. 2007. The association of bovine PPARGC1A and OPN genes with milk composition in two independent Holstein cattle populations. *Journal of dairy science* 90: 2966-2970.
- Kijas, J. W. et al. 2007. Evidence for multiple alleles effecting muscling and fatness at the ovine GDF8 locus. *BMC genetics* 8: 80.
- Kirkpatrick, B. 1992. Identification of a conserved microsatellite site in the porcine and bovine insulin-like growth factor-I gene 5' flank. *Animal genetics* 23: 543-548.
- Koohmaraie, M. 1996. Biochemical factors regulating the toughening and tenderization processes of meat. *Meat science* 43: 193-201.
- Koohmaraie, M., and G. Geesink. 2006. Contribution of postmortem muscle biochemistry to the delivery of consistent meat quality with particular focus on the calpain system. *Meat Science* 74: 34-43.
- Koohmaraie, M., M. P. Kent, S. D. Shackelford, E. Veiseth, and T. L. Wheeler. 2002. Meat tenderness and muscle growth: is there any relationship? *Meat science* 62: 345-352.
- Kumar, N. et al. 2015. Genetic polymorphism of ovine calpain gene in Bandur sheep. *Int. J. Sci. Environ. Technol.* 4: 804-812.
- Lambe, N. R., E. Krzeczio-Nieczyporuk, M. Kocwin-Podsiadła, and L. Bünger. 2015. 10 Influence of Major Genes on Meat Quality. *Meat Quality: Genetic and Environmental Factors*: 287.
- Laville, E. et al. 2004. Effects of a quantitative trait locus for muscle hypertrophy from Belgian Texel sheep on carcass conformation and muscularity. *Journal of Animal Science* 82: 3128-3137.
- Li, Q. et al. 2014. Single nucleotide polymorphism scanning and expression of the pig PPARGC1A gene in different breeds. *Lipids* 49: 1047-1055.
- Maddox, J. F. et al. 2001. An enhanced linkage map of the sheep genome comprising more than 1000 loci. *Genome research* 11: 1275-1289.
- Mahrous, K. F., N. M. Sabry, N. H. Altwaty, and L. M. Salem. 2014. Molecular comparative study of growth hormone receptor (GHR) gene in Egyptian and Saudi breeds of sheep (*Ovis aries*). *Int. J. Adv. Res* 2: 1102-1111.
- Malveiro, E. et al. 2001. Polymorphisms at the five exons of the growth hormone gene in the algarvia goat: possible association with milk traits. *Small Ruminant Research* 41: 163-170.
- Marchitelli, C. et al. 2003. Double muscling in Marchigiana beef breed is caused by a stop codon in the third exon of myostatin gene. *Mammalian Genome* 14: 392-395.

- Marcq, F. 1998. El Barkouki S, Elsen JM, Grobet L, Royo L, Leroy PL, Georges M. Investigating the role of myostatin in the determinism of double muscling characterizing Belgian Texel sheep. Proc XXVIth Intern Con! Anim Genet Auckland New Zealand: 75.
- McPherron, A. C., and S.-J. Lee. 1997. Double muscling in cattle due to mutations in the myostatin gene. Proceedings of the National Academy of Sciences 94: 12457-12461.
- Miller, J. M., J. Poissant, J. W. Kijas, and D. Coltman. 2011. A genome-wide set of SNPs detects population substructure and long range linkage disequilibrium in wild sheep. Molecular Ecology Resources 11: 314-322.
- Miquel, M., E. Villareal, C. Mezzadra, L. Melucci, L. Soria, P. Corva y A. Schor. 2007. Growth and carcass traits of steers on pasture discriminating genotypes of CAPNI 316 marker. . XX Reunión Asociación Latinoamericana de Producción Animal. Cusco, Perú. PB041.
- Molaei, V., R. Osfoori, M. E. Nasab, and S. Qanbari. 2009. Genetic relationships among six Iranian indigenous sheep populations based on microsatellite analysis. Small Ruminant Research 84: 121-124.
- Morris, C., S. Hickey, and J. Clarke. 2000. Genetic and environmental factors affecting lamb survival at birth and through to weaning. New Zealand Journal of Agricultural Research 43: 515-524.
- Muller, Y. L., C. Bogardus, O. Pedersen, and L. Baier. 2003. A Gly482Ser missense mutation in the peroxisome proliferator-activated receptor γ coactivator-1 is associated with altered lipid oxidation and early insulin secretion in Pima Indians. Diabetes 52: 895-898.
- Nassiry, M. R., F. E. Shahroudi, M. Tahmoorespur, and A. Javadmanesh. 2007. Genetic variability and population structure in beta-lactoglobulin, calpastain and calpain loci in Iranian Kurdi sheep. Pak. J. Biol. Sci 10: 1062-1067.
- Nazari, F., A. Noshary, and B. Hemati. 2016. Association between Insulin-Like Growth Factor I Polymorphism and Early Growth Traits in Iranian Zandi Sheep, Found Polymerase Chain Reaction Restriction Fragment Length Polymorphism (PCR-RFLP). Iranian Journal of Applied Animal Science 6: 665-669.
- Negahdary, M., A. Hajihosseini, and M. Ajdary. 2013. PCR-SSCP variation of IGF1 and PIT1 genes and their association with estimated breeding values of growth traits in Makoei Sheep. Genetics research international 2013.
- Nkrumah, J. et al. 2005. Polymorphisms in the bovine leptin promoter associated with serum leptin concentration, growth, feed intake, feeding behavior, and measures of carcass merit. Journal of Animal Science 83: 20-28.
- Oczkiewicz, M., and K. Ż. Różycki. 2013. Association study of PIT1 and GHRH SNPs with economically important traits in pigs of three breeds reared in Poland. Animal Science Papers and Reports 31: 303-314.
- Olivier, J., G. Erasmus, J. Van Wyk, and K. Konstantinov. 1995. Response to selection on BLUP of breeding values in the Grootfontein Merino stud. South African Journal of Animal Science 25: 13-15.
- Owen, J. B. 1976. Growth and 2 carcass quality. In: Sheep Production. . (Ed: Balliere Tindall). U.K.
- Page, B. et al. 2004. Association of markers in the bovine gene with meat tenderness in large crossbred populations that sample influential industry sires. Journal of animal science 82: 3474-3481.

- Palmer, B., J. Morton, and N. Roberts. 1999. Marker-assisted selection for meat quality and the ovine calpastatin gene
- Pariset, L. et al. 2006. Characterization of single nucleotide polymorphisms in sheep and their variation as evidence of selection. *Animal genetics* 37: 290-292.
- Pereira, A. P., M. M. d. Alencar, H. N. d. Oliveira, and L. C. d. A. Regitano. 2005. Association of GH and IGF-1 polymorphisms with growth traits in a synthetic beef cattle breed. *Genetics and Molecular Biology* 28: 230-236.
- Pickering, N., K. Dodds, B. Auvray, and J. McEwan. 2013. The impact of genomic selection on genetic gain in the New Zealand sheep dual purpose selection index. *Proc Adv Anim Breed Genet* 20: 175-178.
- Pimentel, E., and S. König. 2012. Genomic selection for the improvement of meat quality in beef. *Journal of animal science* 90: 3418-3426.
- Pollak, E. 2005. Application and impact of new genetic technologies on beef cattle breeding: a 'real world' perspective. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 45: 739-748.
- Pothuraju, M. et al. 2015. Polymorphism in the coding region sequence of GDF8 Gene in Indian Sheep. *Russian journal of genetics* 51: 1119-1122.
- Proskura, W. S., and M. Szewczuk. 2014. The polymorphism in the IGF1R gene is associated with body weight and average daily weight gain in Pomeranian Coarsewool ewes. *Pak. Vet. J* 34: 514-517.
- Riley, D. et al. 2003. Effect of sire on μ - and m-calpain activity and rate of tenderization as indicated by myofibril fragmentation indices of steaks from Brahman cattle. *Journal of animal science* 81: 2440-2447.
- Rothschild, M., and M. Soller. 1997. Candidate gene analysis to detect genes controlling traits of economic importance in domestic livestock. *Probe* 8: 13-20.
- Ryu, J., Y. Kim, C. Kim, J. Kim, and C. Lee. 2012. Association of bovine carcass phenotypes with genes in an adaptive thermogenesis pathway. *Molecular biology reports* 39: 1441-1445.
- Sahu, A. R., V. Jeichitra, R. Rajendran, and A. Raja. 2017. Polymorphism of growth hormone receptor (GHR) gene in Nilagiri sheep. *Tropical animal health and production* 49: 281-285.
- Sarti, F. M., L. Castelli, D. Bogani, and F. Panella. 2003. The measurement of chest girth as an alternative to weight determination in the performance recording of meat sheep. *Italian Journal of Animal Science* 2: 123-129.
- SAS. 2001. SAS® 8.2. Copyright (c) 1999-2001 by SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- SAS, S. 2002. User's Guide: Statistics. Ver. 9.1, SAS Institute. Inc, Cary, NC.
- Scarpulla, R. C. 2008. Nuclear control of respiratory chain expression by nuclear respiratory factors and PGC-1-related coactivator. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1147: 321-334.
- Schenkel, F. et al. 2005. Association of single nucleotide polymorphisms in the leptin gene with carcass and meat quality traits of beef cattle. *Journal of Animal Science* 83: 2009-2020.
- Schwerin, M., G. Brockmann, J. Vanselow, and H. Seyfert. 1995. Perspectives of molecular genome analysis in livestock improvement-an overview. *Anim. Res. Dev* 42: 14-26.
- Sellick, G., H. McGrice, A. Bouwman, B. Kruk, and C. Bottema. 2006. Polymorphisms within the cattle myostatin gene. In: *Proceedings of the 30th International Congress of Animal Genetics*. p A494.

- Sellick, G. S. et al. 2007. Effect of myostatin F94L on carcass yield in cattle. *Animal Genetics* 38: 440-446.
- Sevane, N. et al. 2013. Association of bovine meat quality traits with genes included in the PPARG and PPARGC1A networks. *Meat science* 94: 328-335.
- Sherman, E. et al. 2008. Polymorphisms and haplotypes in the bovine neuropeptide Y, growth hormone receptor, ghrelin, insulin-like growth factor 2, and uncoupling proteins 2 and 3 genes and their associations with measures of growth, performance, feed efficiency, and carcass merit in beef cattle¹. *Journal of Animal Science* 86: 1.
- Shojaei, M. et al. 2011. Association of growth trait and Leptin gene polymorphism in Kermani sheep. *Journal of Cell and Molecular Research* 2: 67-73.
- Simm, G., N. Lambe, L. Bünger, E. Navajas, and R. Roehe. 2009. Use of meat quality information in breeding programmes. Improving the sensory and nutritional quality of fresh meat: 264-291.
- Snowder, G. 2002. Composite trait selection for improving lamb production. *Sheep Goat Res. J* 17: 42-48.
- Soller, M., and J. Beckmann. 1983. Genetic polymorphism in varietal identification and genetic improvement. *TAG Theoretical and Applied Genetics* 67: 25-33.
- Soller, M., and A. Genizi. 1978. The efficiency of experimental designs for the detection of linkage between a marker locus and a locus affecting a quantitative trait in segregating populations. *Biometrics*: 47-55.
- Soria, L. et al. 2009. Association of a novel polymorphism in the bovine PPARGC1A gene with growth, slaughter and meat quality traits in Brangus steers. *Molecular and cellular probes* 23: 304-308.
- Soufy, B. et al. 2009. Evaluation of Myostatin gene polymorphism in Sanjabi sheep by PCR-RFLP method. *Animal Science Reserches* 19: 81-89.
- Srinivasan, H. 1997. Effect of callipyge gene on lamb growth, carcass characteristics, and meat quality.
- Stinckens, A. et al. 2008. Characterization of the complete porcine MSTN gene and expression levels in pig breeds differing in muscularity. *Animal genetics* 39: 586-596.
- Swan, A. et al. 2014. Genomic evaluations in the Australian sheep industry. In: 10th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production
- Tahmoorespour, M. 2005. Study on the calpain calpastatin gene polymorphisms by polymerase chain reaction-single strand conformation polymorphism and its relation to average daily gain in iranian baluchi sheep, Ph. D Thesis. Ferdowsi University, Mashhad, Iran.
- Thomson, B., P. Dobbie, K. Singh, and P. Speck. 1996. Post-mortem kinetics of meat tenderness and the components of the calpain system in bull skeletal muscle. *Meat science* 44: 151-157.
- Urban, T., J. Kuciel, and R. Mikolasova. 2002. Polymorphism of genes encoding for ryanodine receptor, growth hormone, leptin and MYC protooncogene protein and meat production in Duroc pigs. *Czech Journal of Animal Science* 47: 411-417.
- Valeh, M. V. et al. 2009. Association of growth traits with SSCP polymorphisms at the growth hormone receptor (GHR) and growth hormone releasing hormone receptor (GHRHR) genes in the Baluchi Sheep. *J Anim Vet Adv* 8: 1063-1069.

- van der Werf, J., and R. Banks. 2010. A genomic information nucleus to accelerate rates of genetic improvement in sheep. In: Proceedings of the Ninth World Congress on Genetics applied to Livestock Production: 1-6 August 2010; Leipzig
- Van der Werf, J. et al. 2014. Genomic selection in sheep breeding programs. In: Proceedings of the 10th world congress of genetics applied to livestock production. p 17-22.
- Visscher, P. M., W. G. Hill, and N. R. Wray. 2008. Heritability in the genomics era—concepts and misconceptions. *Nature Reviews Genetics* 9: 255-266.
- Weikard, R., C. Kühn, T. Goldammer, G. Freyer, and M. Schwerin. 2005. The bovine PPARGC1A gene: molecular characterization and association of an SNP with variation of milk fat synthesis. *Physiological Genomics* 21: 1-13.
- White, S. et al. 2005. A new SNP in CAPN1 extends the current tenderness marker test to include cattle of *Bos indicus*, *Bos taurus*, and crossbred descent. *J. Anim. Sci* 83: 2001-2008.
- Xiao-kai, L. et al. 2014. Relation analysis of SNPs of pig IGF-I gene and growth performance. *Journal of Southern Agriculture* 45.
- Xue, G. et al. 2009. Sequence variations in the bovine IGF-I and IGFBP3 genes and their association with growth and development traits in Chinese beef cattle. *Agricultural Sciences in China* 8: 717-722.
- Yakubu, A. 2010. Path coefficient and path analysis of body weight and biometric traits in Yankasa lambs. *Slovak J. Anim. Sci* 43: 17-25.
- Yilmaz, A., M. Davis, and H. Hines. 2000. A PCR-SSCP polymorphism detected in the 5 flanking regions of the ovine IGF1 gene. *Research and reviews: beef and sheep. Special Circular* 5: 170-199.
- Yilmaz, A., M. E. Davis, H. C. Hines, and H. Chung. 2005. Detection of two nucleotide substitutions and putative promoters in the 5'flanking region of the ovine IGF-I gene. *J. Appl. Genet* 46: 307-309.
- Yuen, B. S. J. et al. 2002. Circulating leptin concentrations are positively related to leptin messenger RNA expression in the adipose tissue of fetal sheep in the pregnant ewe fed at or below maintenance energy requirements during late gestation. *Biology of Reproduction* 67: 911-916.
- Zhang, L. et al. 2013. Genome-wide genetic diversity and differentially selected regions among Suffolk, Rambouillet, Columbia, Polypay, and Targhee sheep. *PloS one* 8: e65942.
- Zhou, H., J. G. Hickford, and H. Gong. 2009. Identification of allelic polymorphism in the ovine leptin gene. *Molecular biotechnology* 41: 22-25.

Anexo

Índice de Tablas**Capítulo 1:**

Tabla 1. <i>Número de muestras tomadas en cada ganadería</i>	40
Tabla 2. <i>Parámetros de diversidad genética de todas las razas analizadas</i>	44
Tabla 3. <i>Parámetros de diversidad genética para todas las ganaderías de raza Merina incluidas en el estudio</i>	45
Tabla 4. <i>Resultados de los test de equilibrio de Hardy-Weinberg a nivel inter racial, para las distintas razas estudiadas y para cada uno de los marcadores en cada raza</i>	47
Tabla 5. <i>Resultados de los test de equilibrio de Hardy-Weinberg a nivel intra racial en el Merino, para las distintas explotaciones estudiadas y para cada uno de los marcadores en cada explotación</i>	48

Capítulo 2:

Tabla 1. <i>Distribución de los controles realizados en cada ganadería en función del manejo reproductivo</i>	75
Tabla 2. <i>Información estadística básica de cada factor que afecta al peso en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD_{0.3}), de los corderos</i>	79
Tabla 3. <i>Análisis de varianza en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD0-3), de los corderos de grupo cooperativo</i>	80
Tabla 4. <i>Representación gráfica de la prueba de homogeneidad de medias “a posteriori” (test de Duncan) para el factor año de parto (A) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD0-3)</i>	82
Tabla 5. <i>Representación gráfica de la prueba de homogeneidad de medias “a posteriori” (test de Duncan) para el factor época de parto (E) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD_{0.3})</i>	85
Tabla 6. <i>Representación gráfica de la prueba de homogeneidad de medias “a posteriori” (test de Duncan) para el factor ganadería (H) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD_{0.3})</i>	88
Tabla 7. <i>Representación gráfica de la prueba de homogeneidad de medias “a posteriori” (test de Duncan) para el factor forma de cubrición (M) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD_{0.3})</i>	90
Tabla 8. <i>Representación gráfica de la prueba de homogeneidad de medias “a posteriori” (test de Duncan) para el factor grupo genético del cordero (B) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD_{0.3})</i>	92
Tabla 9. <i>Representación gráfica de la prueba de homogeneidad de medias “a posteriori” (test de Duncan) para el factor sexo del cordero (S) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD_{0.3})</i>	96
Tabla 10. <i>Representación gráfica de la prueba de homogeneidad de medias “a posteriori” (test de Duncan) para el factor tipo de parto (T) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y GMD_{0.3})</i>	98

Capítulo 3:

Tabla 1. <i>Expresiones matemáticas y parámetros de las funciones de crecimiento estudiadas</i>	111
Tabla 2. <i>Parámetros estimados de curvas de crecimiento para cada modelo en estudio, para las diferentes clases de sexo-raza</i>	115
Tabla 3. <i>Resultados de los parámetros fisiológicos de la curva en ambos sexos de los tres grupos genéticos</i>	121
Tabla 4. <i>Parámetros fisiológicos predichos por la curva de los corderos Merinos españoles obtenidos con inseminación artificial y monta natural, para ambos sexos</i>	123

Capítulo 4:

Tabla 1. <i>Distribución de los controles genéticos realizados en cada ganadería</i>	136
Tabla 2. <i>Parámetros genéticos para las cuatro etapas de pesos</i>	144
Tabla 3. <i>Parámetros genéticos para las ganancias medias diarias</i>	150
Tabla 4. <i>Estadísticos descriptivos de los valores genéticos del total de la población de reproductores (machos y hembras)</i>	153
Tabla 5. <i>Estadísticos descriptivos de las fiabilidades de los valores genéticos del total de la población de reproductores (machos y hembras)</i>	154
Tabla 6. <i>Ranking de sementales Fleischschaf según índice genético combinado (Ico_{Fle})</i>	155
Tabla 7. <i>Ranking de sementales Merinos según índice genético combinado (Ico_{Me})</i>	156
Tabla 8. <i>Coefficientes de las regresiones lineales de los valores genéticos directo y materno para el total de la población</i>	158

Capítulo 5:

Tabla 1. <i>Número de sementales genotipado en cada ganadería</i>	185
Tabla 2. <i>Análisis de varianza multivariado en cada etapa de peso (PN, P30, P45, P60)</i>	196
Tabla 3. <i>Probabilidad de diferencias de las medias de genotipos para el gen PPARGCIA</i>	198
Tabla 4. <i>Probabilidad de diferencias de las medias de genotipos para el gen GHRHR</i>	200
Tabla 5. <i>Probabilidad de diferencias de las medias de genotipos para el gen GHR</i>	200
Tabla 6. <i>Probabilidad de diferencias de las medias de genotipos para el gen CAPN</i>	202
Tabla 7. <i>Probabilidad de diferencias de las medias de genotipos para el gen CLPG</i>	204
Tabla 8. <i>Probabilidad de diferencias de las medias de genotipos para el gen MSTN</i>	206

Índice de Figuras**Capítulo 1:**

- Figura 1.** Representación gráfica del Análisis Factorial de Correspondencia de las 9 poblaciones comparadas en función de los tres primeros componentes principales VI, V2 y V3 **50**
- Figura 2.** Representación gráfica del Análisis Factorial de Correspondencia de las 15 poblaciones merinas en función de los tres primeros componentes principales VI, V2 y V3 **51**
- Figura 3.** Árbol de distancias genéticas entre razas según el modelo de distancia D_a de Nei (1983), arriba y el algoritmo de Reynolds, abajo. En escalas de distancia de (0.02) y (0.01), respectivamente **52**
- Figura 4.** Árbol de distancias genéticas entre las poblaciones de merino las distintas según el modelo de distancia D_a de Nei (1983). Escala de distancia de (0.01) **54**
- Figura 5.** Representación gráfica de la estructura genética de las razas con el método bayesiano. Propuesta de clusters $k=2$ a $k=9$ **56**
- Figura 6.** Representación gráfica de la estructura genética de las ganaderías de Merino con el método bayesiano **57**
- Figura 7.** Representación gráfica del punto de inflexión según el método Pritchard et al (2000) **58**
- Figura 8.** Representación gráfica de la estructura genética de las ganaderías de Merino con el método bayesiano cuando $K=9$ **59**
- Figura 9.** Representación gráfica de la asignación de la individual de la estructura genética de las ganaderías: VO y CG **60**
- Figura 10.** Representación gráfica de la asignación individual de la estructura genética de individuos merinos con el método bayesiano **61**

Capítulo 2:

- Figura 1.** Coeficiente de determinación (R^2) del efecto de cada factor en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3) y para la Ganancia Media Diaria ($GMD_{0.3}$), obtenidos con el modelo lineal general univariado **81**
- Figura 2.** Representación del efecto año de parto (A) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y $GMD_{0.3}$) **83**
- Figura 3.** Representación del factor época de parto (E) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y $GMD_{0.3}$) **86**
- Figura 4.** Representación del factor ganadería (H) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y $GMD_{0.3}$) **89**
- Figura 5.** Representación del factor forma de cubrición (M) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y $GMD_{0.3}$) **91**
- Figura 6.** Representación del factor grupo genético del cordero (B) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y $GMD_{0.3}$) **93**
- Figura 7.** Representación del factor sexo del cordero (S) en cada etapa de desarrollo (P0, P1, P2, P3 y $GMD_{0.3}$) **96**

Figura 8. Representación del factor tipo de parto (<i>T</i>) en cada etapa de desarrollo (<i>P0</i> , <i>P1</i> , <i>P2</i> , <i>P3</i> y <i>GMD_{0.3}</i>)	97
--	-----------

Capítulo 3:

Figura 1. Representación gráfica de la curva de crecimiento de corderos Merino (<i>Me</i>) según el modelo de von Bertalanffy (<i>vB</i>), en comparación con los pesos observados (<i>O</i>)	116
Figura 2. Representación gráfica de la curva de crecimiento de corderos Fleischschaf (<i>Flei</i>) según el modelo de Verhulst (<i>V</i>), en comparación con los pesos observados (<i>O</i>)	117
Figura 3. Representación gráfica de la curva de crecimiento de corderos Cruzado (<i>C</i>) según el modelo de Verhulst (<i>V</i>), en comparación con los pesos observados (<i>O</i>)	117
Figura 4. Comparación según grupo genético y sexo de modelos Lineal y No lineal de mejor ajuste: el modelo von Bertalanffy (<i>vB</i>) para Merino y el modelo de Verhulst (<i>V</i>) para Fleischschaf y Cruzados	119
Figura 5. Representación gráfica de la tasa de crecimiento de machos (<i>M</i>) y hembras (<i>H</i>) en Merino (<i>Me</i>), Fleischschaf (<i>Flei</i>) y cordero cruzado (<i>C</i>)	122
Figura 6. Comparación de las curvas de crecimiento de machos y hembras de corderos Merinos concebidos mediante inseminación artificial y monta natural con pesos predichos por el modelo de von Bertalanffy. (<i>A</i>) muestra la sección de la curva expandida en la figura	123
Figura 7. Tasas de crecimiento de corderos Merino (<i>Me</i>) concebidos mediante inseminación artificial y monta natural	124

Capítulo 4:

Figura 1. Comparativa gráfica de los mejores sementales Merino y Fleischschaf, según valor genético materno (<i>VGMP45</i>) y directo (<i>VGDP60</i>)	157
Figura 2. Tendencias genéticas de los valores directos y maternos para el peso al nacimiento (<i>PN</i>)	160
Figura 3. Tendencia fenotípica para el peso al nacimiento (<i>PN</i>)	161
Figura 4. Tendencias genéticas de los valores directos y maternos para el peso a 30 días (<i>P30</i>)	162
Figura 5. Tendencia fenotípica para el peso a 30 días (<i>P30</i>)	163
Figura 6. Tendencias genéticas de los valores directos y maternos para el peso a 45 días (<i>P45</i>)	163
Figura 7. Tendencia fenotípica para el peso a 45 días (<i>P45</i>)	164
Figura 8. Tendencias genéticas de los valores directos y maternos para el peso a 60 días (<i>P60</i>)	165
Figura 9. Tendencia fenotípica para el peso a 60 días (<i>P60</i>)	166

Capítulo 5:

Figura 1. <i>Proceso de genotipado de polimorfismo de un nucleótido único mediante Kompetitive Allele Specific PCR (KASP)</i>	190
Figura 2. <i>Frecuencias genotípicas de los seis marcadores polimórficos obtenidos para la raza Merina</i>	195
Figura 3. <i>Coefficiente de determinación del efecto de cada factor (genes) en cada etapa de desarrollo (PN, P30, P45, P60), obtenidos con el modelo lineal general univariado</i>	197
Figura 4. <i>Representación de los valores medios de los genotipos del gen PPARGC1A en cada etapa de peso (PN, P30, P45 y P60)</i>	199
Figura 5. <i>Representación de los valores medios de los genotipos del gen GHRHR y GHR en cada etapa de peso (PN, P30, P45 y P60)</i>	201
Figura 6. <i>Representación de los valores medios de los genotipos del gen CAPN en cada etapa de peso (PN, P30, P45 y P60)</i>	203
Figura 7. <i>Representación de los valores medios de los genotipos del gen CLPG en cada etapa de peso (PN, P30, P45 y P60)</i>	205
Figura 8. <i>Representación de los valores medios de los genotipos del gen MSTN en cada etapa de peso (PN, P30, P45 y P60)</i>	207