

Estrategias de apareamiento para optimizar el progreso genético y la consanguinidad del peso al sacrificio en el ganado ovino

M.A. Jiménez*, M. Izquierdo**

*Departamento de Mejora Genética y Animal. INIA. Carretera de La Coruña, Km. 7. 28040 Madrid.

**Instituto de Investigación y Desarrollo Tecnológico. Consejería de Infraestructura y Desarrollo Tecnológico. Junta de Extremadura. Finca La Orden. 06701 Guadajira. Badajoz.

Resumen

Datos de pesos tipificados a 70 días de edad (PT70) de animales pertenecientes al esquema de selección de la raza Ile de France, han sido utilizados para realizar un estudio de simulación. Se han comparado diversas estrategias de apareamiento de los machos utilizados en las pruebas de descendencia, con el objeto de optimizar el esquema de selección de dicha raza. Para un número de hembras constante, las estrategias simuladas (5 machos en prueba de descendencia con 60 hembras cada uno, 10 machos con 30 hembras, y 20 machos con 15 hembras cada uno) se han comparado en función de la ganancia genética y la consanguinidad alcanzada al final del proceso selectivo. El progreso genético alcanzado al final de las 18 generaciones simuladas ha sido ligeramente superior cuando se ha considerado un mayor número de hembras por macho (5 machos con 60 hembras cada uno). Sin embargo, no se han encontrado diferencias significativas en ganancia genética entre las tres estrategias testadas. Teniendo en cuenta que el criterio que considera 5 machos en prueba ha obtenido valores de consanguinidad significativamente más elevados (8%) frente a las otras estrategias (6%), se establecen como opciones más adecuadas para la optimización del esquema de selección, las alternativas que incluyen un mayor número de machos con un menor número de hembras en prueba de descendencia.

Palabras clave: Ile de France, pruebas de testaje, ganancia genética, simulación

Summary

Mating strategy to optimize genetic progress and inbreeding for slaughtering weight in sheep

Lamb data of 70-day live weights from the breeding program of the Ile de France breed have been used to perform a Monte-Carlo simulation study. Different mating strategies of the number of females per male used in progeny test have been compared, to optimise the genetic progress of the breed for this trait. For a constant female number, the simulated strategies have been: 5 males mated with 60 females each, 10 males mated with 30 females each, and 20 males with 15 females each. Genetic gain and inbreeding coefficient at the end of the process have been compared for each strategy. Genetic gain at the end of 18 generation simulated have been larger for the strategy of 5 males with 60 females than for the other strategies. However, not significant differences for genetic gain have been found among the three strategies. Considering that 5 males with 60 females has been the strategy with a larger inbreeding gain (8%), in relation to the other strategies (6%), the options that used a large amount of males are more convenient than the strategy with only 5 males.

Key words: Ile de France, progeny tests, Genetic gain, Monte-Carlo simulation

Introducción

La selección de una raza basada en los métodos actuales de evaluación (BLUP), supone un aumento de la precisión y de la magnitud de la respuesta de la selección. Sin embargo, el uso de estas metodologías, que utilizan toda la información familiar, conduce a un incremento de los niveles de consanguinidad (Wray y Thompson, 1990; Villanueva *et al.*, 1995; Fernández *et al.*, 1998), dada la tendencia a escoger un mayor número de animales de un menor número de familias (Quinton *et al.*, 1992). La relación entre el aumento progresivo de los niveles de consanguinidad y el descenso de los valores fenotípicos ha sido analizado y caracterizado en diversos estudios (Lamberson y Thomas, 1984; Wiener *et al.*, 1992; Burrow, 1993; Van Wyk *et al.*, 1993; Analla *et al.*, 1998; Pariacote *et al.*, 1998), y ha permitido reorganizar las tácticas de estructuración de las poblaciones (López y Silió, 1992) con el objetivo final de evitar fuertes impactos de la depresión por consanguinidad.

Formando parte de la dinámica de un esquema de selección, el uso de machos de IA (en prueba de testaje y mejorantes) permite la disminución de los niveles de consanguinidad de la población al evitar el apareamiento entre parientes. Estos machos de referencia son valorados, principalmente, por la información genética de sus descendientes, encontrando mayor precisión en la estimación de los valores genéticos (Hudson *et al.*, 1980; Lewis y Simm, 2000), y en la difusión y progreso genético alcanzado (Nimbkar y Wray, 1991; Lewis y Simm, 2000) cuando mayor es el número de hembras con las que se cruza un macho. Establecer la cantidad de información necesaria para valorar un semental y maximizar el progreso genético, es por tanto, una cuestión a considerar en la mejora del proceso selecti-

vo (Analla y Serradilla, 1996; Analla *et al.*, 1997), junto con el desarrollo de apropiadas políticas de apareamiento que eviten el excesivo aumento de los niveles de consanguinidad de la población (Villanueva *et al.*, 1995; Caballero *et al.*, 1996; Lewis y Simm, 2000).

En esta línea, existen desarrollos más recientes que maximizan el progreso genético restringiendo los niveles de consanguinidad. Estos métodos están basados en la optimización de las contribuciones (Meuwissen, 1997), algoritmos que mantienen constantes las tasas de consanguinidad actuando sobre el número de individuos a seleccionar en cada generación y el número de descendientes de los mismos (Meuwissen y Soneson, 1998; Grundy *et al.*, 2000; Soneson y Meuwissen, 2000).

La raza ovina Ile de France es una raza de aptitud cárnica utilizada en el cruzamiento industrial con razas autóctonas españolas, especialmente con ovejas Merinas (Sánchez Belda, 1986; Sierra, 1989). Su descendencia se caracteriza por tener buenos índices de crecimiento, y canales bien conformadas y poco engrasadas (Espejo *et al.*, 1996). La raza Ile de France, dentro de la agrupación de Ovinos Precoces, cuenta con el mayor censo de hembras reproductoras (mayores de un año) inscritas en el Libro Genealógico (13.511 individuos), así como el mayor número de ganaderías (35) y animales valorados genéticamente (11.200) (Espinosa de los Monteros y Jiménez, 2001), habiéndose incrementado su censo en unos 6.000 animales en los últimos años.

Dada la importancia de la raza, se pretende optimizar la estrategia de apareamiento de los machos sometidos a las pruebas de testaje, buscando un mayor progreso genético sin comprometer los rendimientos productivos de los animales por el aumento de la consanguinidad.

Material y métodos

Para el desarrollo de este estudio se ha simulado una población formada por 3.014 hembras y 154 machos de monta natural distribuidos en 24 ganaderías. Se han simulado un total de 18 generaciones, y se han

realizado 15 réplicas, utilizando una semilla distinta en el inicio de cada réplica.

El esquema de selección desarrollado ha tomado, como pautas, el Programa de Mejora y Selección puesto en marcha en la raza Ile de France (figura 1).

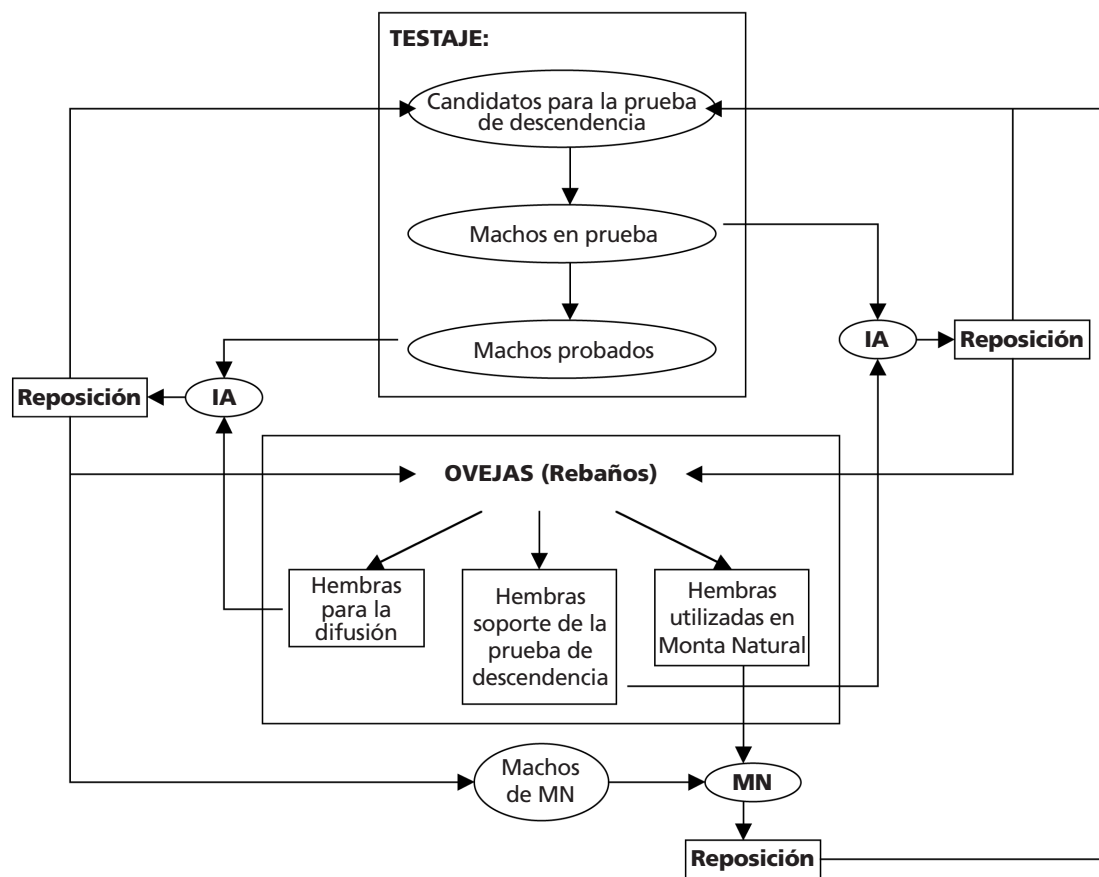


Figura 1. Esquema de Selección simulado.
 Figure 1. Breeding Program simulated.

Los animales elegidos como candidatos para las futuras pruebas de descendencia han sido aquellos que han presentado los mejores valores BLUP, seleccionados entre todos los corderos de una misma paridera,

con el fin de evitar el incremento excesivo de la consanguinidad que se produciría al escoger únicamente a los animales nacidos de machos probados. Al finalizar las pruebas de descendencia, se han seleccionado

los cuatro mejores animales (machos probados o machos élite), que han pasado a formar parte del depósito de sementales de la raza, además de ser utilizados en las inseminaciones de difusión. La conexión de las ganaderías simuladas se ha efectuado con los machos de inseminación (probados y en prueba de descendencia), siguiendo el mismo esquema de conexión realizado por Analla (1996) en la raza Segureña.

Se ha considerado una reposición anual del rebaño de 20%. Al tratarse de un sistema de 3 partos cada 2 años, en cada época de parto (invierno, primavera y otoño) se renueva el 13% de las hembras, reponiéndose un total de 396 hembras para el conjunto de las ganaderías simuladas. El 25% de las hembras de reposición se utilizan para la difusión del progreso genético (se cruzan con los machos probados) y el 75% restante se utilizan como soporte de las pruebas de descendencia (se aparean con los machos en prueba), siendo empleadas 96 hembras para la difusión y 300 para las pruebas de testaje.

Las pruebas de descendencia realizadas en la raza Ile de France se basan, generalmente, en el cruce de 1 macho con 18-22 hembras, obteniendo una media de 33 hijos por macho. En concordancia con los datos reales de la Asociación y dado que el número de hembras soporte de la prueba de descendencia es constante (300 hembras), las estrategias simuladas y comparadas en este estudio han sido las siguientes: 5 machos en prueba de descendencia con 60 hembras cada uno, 10 machos con 30 hembras cada uno, y 20 machos con 15 hembras cada uno. La comparación de las estrategias simuladas se ha realizado tomando como referencia la ganancia genética alcanzada al final del proceso de selección (diferencia entre el valor aditivo medio de la población simulada en la primera y última generación), y aumento del coeficiente de consanguinidad

medio obtenido al final del proceso selectivo simulado.

El carácter simulado ha sido el peso tipificado a 70 días de edad (PT70), que representa el peso aproximado a partir del cual los animales son sacrificados. Además, es el carácter elegido como criterio de selección de entrada de los animales en el proceso de testaje realizado en esta raza. El modelo de simulación utilizado ha sido el siguiente:

$$y_{ijklmno} = \mu + TP_i + S_j + EM_k + R_l + A_m + E_n + a_o + e_{ijklmno}$$

donde y es el PT70, μ es la media general, TP_i es el tipo de parto, S_j es el sexo del cordero, EM_k es la edad de la madre, R_l es el rebaño, A_m es el año de parto, y E_n es la estación de parto; a es el valor aditivo y e es el valor ambiental temporal, para PT70. Para la simulación de PT70 se han usado las varianzas aditiva ($\sigma_a^2=5,40$) y ambiental temporal ($\sigma_e^2=16,50$) calculadas con un modelo animal simple. Los efectos fijos incluidos en el modelo influyeron de forma significativa sobre los caracteres de crecimiento de los animales de raza Ile de France (Jiménez *et al.*, 1998), habiendo sido incluidos de forma sistemática en los modelos de valoración y simulación del estudio.

La simulación de los valores a y e se ha llevado a cabo mediante el procedimiento de Box y Muller (1958) de generación de variables aleatorias. La población base ha sido generada extrayendo una muestra al azar de una población infinita, de la siguiente manera: $a_i = v_1 \cdot \sigma_a$ y $e_i = v_2 \cdot \sigma_e$, donde a es el valor aditivo y e es el valor residual del carácter PT70. v_1 y v_2 son los valores tomados al azar, y obtenidos de una distribución normal típica, y σ_a^2 y σ_e^2 son las varianzas del valor aditivo y residual, respectivamente. La simulación de los individuos nacidos en las generaciones siguientes se ha realizado a partir de los valores aditivos y de los coeficientes de consanguinidad de sus pa-

dres, calculándose ésta última a través de la matriz de parentesco (Quaas, 1976):

$$a_i = \frac{1}{2}(a_p + a_m) + \sqrt{\frac{1}{2} \left[1 - \frac{F_p + F_m}{2} \right]} \cdot v_1 \sigma_a$$

siendo los subíndices p, m, e i el padre, la madre y el individuo respectivamente, y F el coeficiente de consanguinidad del padre y la madre de cada individuo. Finalmente, la selección de los animales se ha basado en las valoraciones obtenidas utilizando la metodología BLUP. Se ha usado un modelo animal aditivo simple, con los mismos efec-

tos fijos y valores para las componentes de varianza que los usados en la simulación.

Resultados y discusión

Los valores aditivos medios simulados (a) del peso tipificado a 70 días de edad (PT70) y la consanguinidad media simulada de la última generación aparecen en la tabla 1, junto con el error estándar para el conjunto de las 15 réplicas simuladas y el valor fenotípico del carácter obtenido al final del proceso selectivo.

Tabla 1. Valor aditivo, fenotipo y consanguinidad media simulada de la última generación del carácter peso tipificado a 70 días de edad (PT70), en cada uno de los criterios estudiados
Table 1. Additive, phenotypic and mean inbreeding value for the character 70-day weight in the last simulated generation for each studied criteria

Criterio simulado	Valor aditivo medio a	e.s.	Fenotipo PT70	Consanguinidad F
1 (5-60)	9,97 (8,81-10,67)	0,15	32,89 (31,68-33,63)	8,16
2 (10-30)	9,82 (9,10-10,81)	0,11	32,76 (32,22-33,77)	5,94
3 (20-15)	9,84 (9,09-10,77)	0,12	32,78 (32,00-33,79)	5,63

PT70: Peso tipificado a 70 días de edad (kg); a: valor aditivo de PT70 (kg); F: Consanguinidad de los animales nacidos en la última generación (%); e.s.: error estándar; Criterio simulado: 1-5 machos en prueba de descendencia con 60 hembras cada uno; 2-10 machos en prueba de descendencia con 30 hembras cada uno; 3-20 machos en prueba de descendencia con 15 hembras cada uno.

Aunque no se han detectado diferencias significativas entre las tres estrategias testadas, el criterio que considera 5 machos en prueba de descendencia con 60 ovejas cada uno (criterio 1) ha dado lugar a los mejores valores aditivos simulados al final del proceso selectivo (9,97 kg en la generación 18), alcanzando un progreso genético mayor. Los errores estándar obtenidos al final del proceso de selección y para el conjunto de las réplicas simuladas, se han encontrado en el rango de valores comprendido entre 0,11

y 0,15, correspondiendo los valores más bajos a las estrategias que han incluido un mayor número de machos en la prueba.

Sin embargo, considerando como criterio de comparación el nivel de consanguinidad alcanzado en la última generación simulada, se observa que los valores más elevados han correspondido a la estrategia que ha alcanzado los mayores valores aditivos (criterio 1) con porcentajes superiores al 8%, estando la consanguinidad próxima al 6%

(5,94 y 5,63%) en los criterios 2 y 3 respectivamente.

Tal y como ha ocurrido en los resultados obtenidos en la raza Ile de France, Villanueva *et al.* (1995) y Lewis y Simm (2000) encuentran altos índices de ganancia genética y grandes incrementos de la consanguinidad al utilizar estrategias que combinan un mayor número de hembras por macho. En la

raza Segureña (Analla y Serradilla, 1996; Analla *et al.*, 1997), donde los resultados descritos han sido similares a los obtenidos en este estudio, concluyen que las estrategias que utilizan un menor número de machos en prueba producen mayores niveles de consanguinidad dado que las hijas de estos machos son utilizadas como hembras de reposición, estando más emparentadas entre sí.

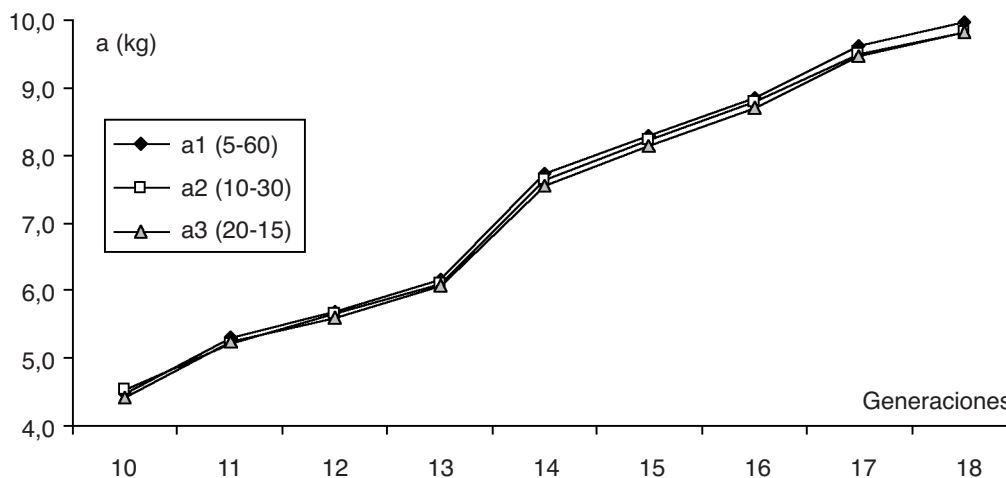


Figura 2. Evolución de los valores aditivos (a) medios simulados del carácter peso tipificado a 70 días de edad (PT70) en cada generación, y para los criterios: a1- 5 machos en prueba de descendencia con 60 hembras cada uno, a2- 10 machos en prueba de descendencia con 30 hembras cada uno, y a3- 20 machos en prueba de descendencia con 15 hembras cada uno.

Figure 2. Evolution of mean additive simulated values (a) of 70-day weight in each generation for the three criteria: a1. five males with 60 females each; a2. ten males with 30 females each; and a3. twenty males with 15 females each.

La evolución de los valores aditivos (a) simulados en cada una de las estrategias estudiadas (figura 2), ha resultado ascendente y paralela en los tres casos, no observándose diferencias significativas al final del periodo de selección, contrariamente a los resultados presentados por Analla y Serradilla (1996) donde se establece la posibilidad de

que métodos que no resultaron distintos en un número determinado de generaciones, realmente si lo sean si continúa la selección a lo largo del tiempo. En la raza Segureña se simularon 21 generaciones y se detectaron diferencias al final del proceso entre varios criterios, siendo posible observar nuevas variaciones con un par de genera-

ciones más. En la población de Ile de France, aunque la evolución ha sido paralela en las tres estrategias simuladas, en la generación 14 se observan variaciones que se acentúan a partir de la generación 16, por lo que la simulación de un mayor número de genera-

ciones podría suponer un aumento de las diferencias entre los distintos criterios. Sin embargo y dado que las variaciones entre los criterios han resultado pequeñas, sería necesario un alto número de generaciones más para apreciar estas diferencias.

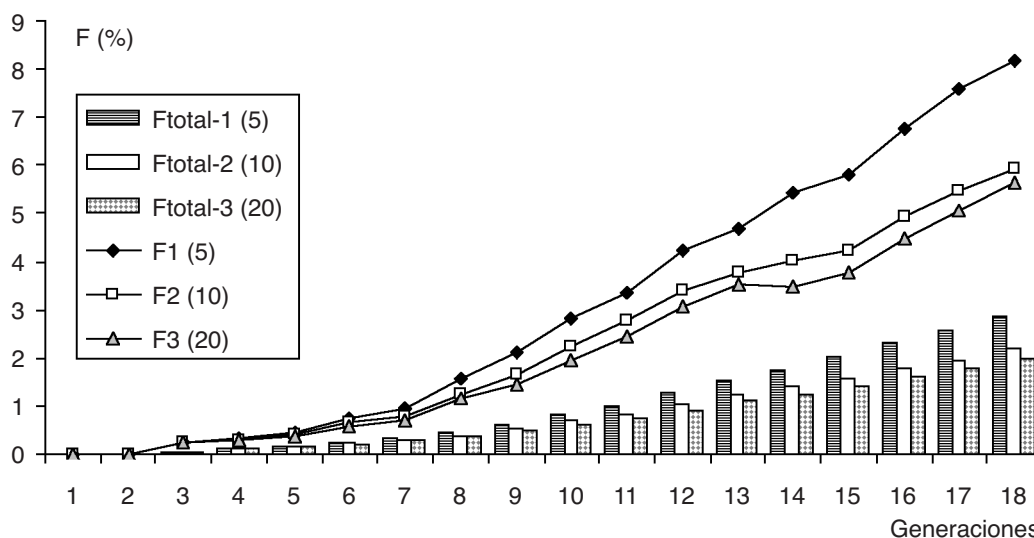


Figura 3. Evolución del coeficiente de consanguinidad medio de los animales nacidos (F) y presentes (Ftotal) en cada generación, y para los criterios: 1- 5 machos en prueba de descendencia con 60 hembras cada uno, 2- 10 machos en prueba de descendencia con 30 hembras cada uno, y 3- 20 machos en prueba de descendencia con 15 hembras cada uno.

Figure 3. Mean inbreeding coefficient evolution of animals born (F) and present (Ftotal) in each generation for the three criteria: 1. five males with 60 females each; 2. ten males with 30 females each; and 3. twenty males with 15 females each.

La evolución del coeficiente de consanguinidad medio de los animales simulados en cada generación (F) se representa en la figura 3. Se han encontrado diferencias altamente significativas ($P < 0,0001$) entre el criterio 1, que ha dado lugar a los niveles más elevados de consanguinidad, y los criterios 2 y 3, con valores para la consanguinidad inferiores, no detectándose diferencias entre estas dos últimas estrategias. Estos resultados han estado acordes a los obteni-

dos por Analla y Serradilla (1996), que no encontraron diferencias entre los métodos que utilizaron un menor número de hijas para las pruebas de testaje (32 y 42 hijas por macho). La evolución de la consanguinidad ha sido paralela en las tres estrategias simuladas, comenzando a detectarse diferencias entre ellas tras la generación 7, momento a partir del cual la consanguinidad ha experimentado una tendencia ascendente hasta el final de la selección.

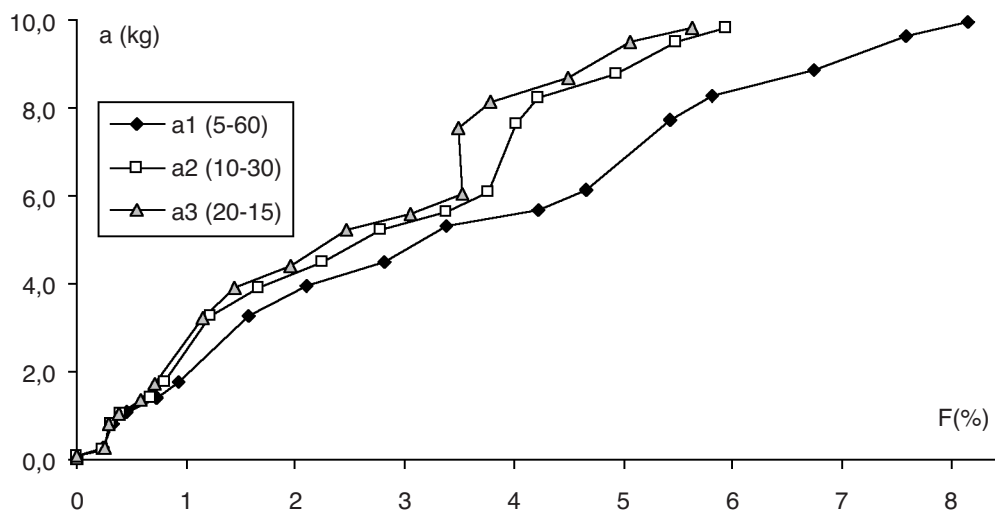


Figura 4. Evolución de los valores aditivos (a) medios simulados del carácter peso tipificado a 70 días de edad (PT70), en función del nivel de consanguinidad (F) y para los criterios: a1- 5 machos en prueba de descendencia con 60 hembras cada uno, a2- 10 machos en prueba de descendencia con 30 hembras cada uno, y a3- 20 machos en prueba de descendencia con 15 hembras cada uno.

Figure 4. Simulated mean additive values (a) of 70-day weight in relation to the inbreeding value (F) for the three criteria: a1. five males with 60 females each; a2. ten males with 30 females each; and a3. twenty males with 15 females each.

Comparando los valores aditivos simulados del peso tipificado a 70 días de edad obtenidos en las tres estrategias testadas y para los mismos niveles de consanguinidad (figura 4), no se han detectado diferencias importantes hasta niveles comprendidos entre el 1% y el 1,5% de consanguinidad, momento en el que comienzan a apreciarse algunas variaciones. Los criterios que consideran 10 y 20 machos en prueba de descendencia (criterios 2 y 3), han obtenido los mejores valores aditivos para el carácter simulado con niveles de consanguinidad inferiores al 6%. El método que ha considerado el mayor número de hembras (criterio 1) se ha encontrado en todo momento por debajo de los criterios 2 y 3, dando lugar a los menores valores aditivos en el rango comprendido entre el 1% y 6% de la consanguinidad. Tal y como se ha descrito anteriormente, la

estrategia 1 tiende a un mayor progreso genético al final del proceso selectivo, aunque con aumentos importantes de la consanguinidad (valores superiores al 8%).

Muchos de los estudios encaminados a optimizar la respuesta genética de los caracteres de importancia económica mediante técnicas de simulación (Quinton *et al.*, 1992; Villanueva *et al.*, 1995; Analla *et al.*, 1997; Díaz *et al.*, 1999; Lewis y Simm, 2000) han encontrado, al comparar diversas estrategias de optimización, que los aumentos deseados en las ganancias genéticas han venido acompañados de aumentos importantes de los niveles de consanguinidad. Por tanto, parece necesario establecer un compromiso entre selección y consanguinidad. Controlar los incrementos de consanguinidad provocados por las diversas políticas de selección resulta importante y beneficioso

para los objetivos del sistema, si se logra sin afectar en demasía las ganancias genéticas deseadas o buscadas.

En este sentido, las estrategias y metodologías propuestas por diversos autores con el objetivo final de mantener o reducir los niveles de consanguinidad han ido evolucionado. Así, se ha pasado de estudios en los se han observado disminuciones de la respuesta a la selección (Nicholas y Smith, 1983; Goddard, 1987; Toro y Pérez-Enciso, 1990), a los que han conseguido reducciones de la consanguinidad con efectos mínimos sobre la ganancia genética (Brisbane y Gibson, 1994; Wray y Goddard, 1994). Lewis y Simm (2000) pudieron obtener niveles aceptables de consanguinidad (1% por generación o menos) cuando los esquemas se planificaron evitando cruces entre parientes, y se aumentó el número de ovejas en selección dentro de los rebaños. Villanueva *et al.* (1995) encontraron reducciones importantes de la consanguinidad actuando sobre las políticas de apareamiento de los machos y sobre la metodología de valoración de los mismos, sin comprometer en exceso las ganancias genéticas.

Actualmente, existen metodologías que permiten, no sólo, alcanzar un compromiso entre la respuesta genética y la consanguinidad, sino maximizar el progreso genético restringiendo los niveles de consanguinidad. Son métodos que se basan en la optimización de las contribuciones (Meuwissen, 1997), optimizando el número de individuos seleccionados y su descendencia para un valor de consanguinidad predeterminado. Los beneficios derivados de este tipo de aplicación han sido descritos por Avendaño *et al.* (2003) al evaluar las ganancias genéticas esperadas en dos poblaciones de ovino y bovino inglesas, frente al uso convencional de la selección por BLUP.

Dado el problema que se plantea y tomado como referencia el aumento de los niveles de consanguinidad con la selección, en la población de Ile de France la estrategia que considera un mayor número de hembras por macho (criterio 1) puede reflejar más rápidamente los efectos de la depresión por consanguinidad al producir un mayor incremento de los índices de consanguinidad. Los criterios 2 y 3 aparecen como candidatos a conseguir la optimización del esquema de selección en su política de apareamientos, ya que los grados de consanguinidad alcanzados al final del estudio y los incrementos por generación han resultado significativamente menores. En un futuro, se podría pensar en la utilización de la metodología de optimización de las contribuciones (Meuwissen, 1997) como medio de asegurar la respuesta a lo largo de un mayor número de generaciones.

Conclusiones

Cuando se ha considerado un mayor número de hembras por macho (5 machos en prueba de descendencia con 60 hembras cada uno) el aumento de los niveles de consanguinidad de la población ha resultado mayor. Dado que no se han producido diferencias significativas con relación a la ganancia genética, los métodos en los que se han testado 10 y 20 machos en prueba de descendencia con un menor número de hembras (30 y 15 hembras por macho) se establecen como las estrategias más adecuadas para la optimización del esquema de selección, al alcanzar niveles de consanguinidad significativamente inferiores. La elección final entre uno u otro criterio podría venir dada por la conveniencia de tener un mayor número de machos en prueba de descendencia, puesto que participan en la conexión de los rebaños, contribuyendo a

mejorar la precisión de las estimaciones de los valores genéticos, y en la difusión de la mejora genética, si una vez probados resultan animales mejorantes.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido realizado gracias a la financiación recibida por parte del Servicio de Investigación y Desarrollo Tecnológico (S.D.I.T.) de la Junta de Extremadura y los fondos FEDER. Gracias a la Asociación Española de Criadores de Ovinos Precoces (A.E.C.O.P.) por aportar los datos para realizar este trabajo, y al Doctor Mohamed Analla por ceder generosamente los programas de simulación base para realizar este estudio.

Bibliografía

- Analla M, 1996. Valoración genética de reproductores y selección de ovino Segureño: un estudio de simulación. Ph. D. Thesis, University of Cordoba, Spain.
- Analla M, Montilla JM, Serradilla JM, 1998. Analyses of lamb weight and ewe litter size in various lines of Spanish Merino Sheep. *Small Rum. Res.*, 29, 255-259.
- Analla M, Muñoz-Serrano A, Serradilla JM, 1997. Note on the optimum number of daughters per sire to maximize the genetic progress for litter size in Segureña sheep. *Livest. Prod. Sci.*, 52, 229-232.
- Analla M, Serradilla JM, 1996. Mejora Genética del Ovino Segureño. *ITEA 92A(3)*, 57-74.
- Avenidaño S, Villanueva B, Woolliams JA, 2003. Expected increases in genetic merit from using optimized contributions in two livestock populations of beef cattle and sheep. *J. Anim. Sci.*, 81, 2964-2975.
- Box GEP, Muller ME, 1958. A note on the generation of random normal deviates. *Annals of Math. Stat*, 29, 610-611.
- Brisbane JR, Gibson JP, 1994. Balancing selection response and rate of inbreeding by including genetic relationships in selection decisions. *Proc. 5th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.*, 19, 135-138. Guelph.
- Burrow HM, 1993. The effects of inbreeding in beef cattle. *Anim. Breed. Abst.*, 61, 737-751.
- Caballero A, Santiago E, Toro MA, 1996. Systems of mating to reduce inbreeding in selected populations. *Anim. Sci.*, 62, 431-442.
- Díaz C, Toro MA, Rekaya R, 1999. Comparison of restricted selection strategies: an application to selection of cashmere goats. *Livest. Prod. Sci.*, 60, 89-99.
- Espejo M, Jiménez R, Izquierdo M, Costela A, 1996. Resultados de la primera prueba de valoración por descendencia (Progeny Test) realizada con las razas de Ovinos Precoces. *FEAGAS*, 10, 81-85.
- Espinosa de los Monteros E, Jiménez MA, 2001. Presentación del I Catálogo de Animales valorados genéticamente. *FEAGAS*, 19, 97-100.
- Fernández B, Toro M, Caballero A, 1998. Estrategias de selección para controlar la consanguinidad en programas de mejora. *ITEA*, 94A (3), 334-339.
- Goddard ME, 1987. Policy of selecting bulls to breed bulls. *Anim. Prod.*, 44, 29-38.
- Grundy B, Villanueva B, Woolliams JA, 2000. Dynamic selection for maximizing response with constrained inbreeding in schemes with overlapping generations. *Anim. Sci.*, 70, 373-382.
- Hudson GFS, Shaeffer LR, Wilton JW, 1980. Alternative progeny testing programs for weaning weight and ease of calving in beef cattle. *Can. J. Anim. Sci.*, 60, 609-620.
- Jiménez MA, Izquierdo M, Espejo M, Albardonedo D, 1998. Evolución del número de corderos y de ganaderías inscritos al esquema de selección de la raza Ile de France de 1992 a 1997, y

- análisis de los factores ambientales que influyen en el peso y crecimiento de los corderos. Actas de las XXIII Jornadas Científicas de la Sociedad Española de Ovinotecnia y Caprinotecnia, 477-481, Diputación Foral de Álava, Vitoria (España).
- Lamberson WR, Thomas DL, 1984. Effects of inbreeding in sheep: A review. *Anim. Breed. Abst.*, 52, 287-297.
- Lewis RM, Simm G, 2000. Selection strategies in sire referencing schemes in sheep *Livest. Prod. Sci.*, 67, 129-141.
- López I, Silió L, 1992. Evolución del censo, de la estructura poblacional y de la consanguinidad de un núcleo cerrado de ganado porcino. *ITEA*, 88A(1), 76-87.
- Meuwissen THE, 1997. Maximizing the Response of Selection with a Predefined Rate of Inbreeding. *J. Anim. Sci.*, 75, 934-940.
- Meuwissen THE, Sonesson A, 1998. Maximizing the Response of Selection with a Predefined Rate of Inbreeding: Overlapping Generations. *J. Anim. Sci.*, 76, 255-2583.
- Nicholas FW, Smith C, 1983. Increased rates of genetic change in dairy cattle by embryo transfer and splitting. *Anim. Prod*, 36, 341-353.
- Nimbkar C, Wray N, 1991. An investigation of the use of sire referencing in genetic improvement in beef cattle. *Anim. Prod. Abst.*, 52, 567.
- Pariacote F, Van Vleck LD, Macneil MD, 1998. Effects of Inbreeding and Heterozygosity on Prewaning traits in a closed population of Herefords under selection. *J. Anim. Sci.* 76, 1303-1310.
- Quaas RL, 1976. Computation the diagonal elements and inverse of a large numerator relationship matrix. *Biometrics*, 32, 949-953.
- Quinton M, Smith C, Goddard ME, 1992. Comparison of Selection methods at the same level of Inbreeding. *J. Anim. Sci.* 70, 1060-1067.
- Sánchez Belda A, 1986. Merinos Precoces y Razas afines a España. *Asociación Española de Criadores de Ovinos Precoces*, 447 pp. Madrid (España).
- Sierra I, 1989. Cruzamiento en la especie ovina. III Mejora de la producción de carne. *OVIS*, 4, 47-73.
- Sonesson A, Meuwissen THE, 2000. Mating schemes for optimum contribution selection with constrained rates of inbreeding. *Genet. Sel. Evol.*, 32, 231-248.
- Toro MA, Pérez-Enciso M, 1990. Optimization of selection response under restricted inbreeding. *Genet. Sel. Evol*, 22, 93-107
- Van Wyk JB, Erasmus GJ, Konstantinov KV, 1993. Inbreeding in the Elsenburg Dormer sheep stud. *S. Afr. J. Anim. Sci*, 23, 77-80.
- Villanueva B, Simm G, Wooliams JA, 1995. Genetic progress and inbreeding for alternative nucleus breeding schemes for beef cattle. *Anim. Sci.*, 61, 231-239.
- Wiener G, Lee GJ, Woolliams JA, 1992. Effects of rapid inbreeding and of crossing of inbred lines on conception rate, prolificacy and ewe survival in sheep. *Anim. Prod.*, 55, 115-121.
- Wray NR, Goddard ME, 1994. Increasing long-term response to selection. *Genet. Sel. Evol*, 26, 431-451.
- Wray NR, Thompson R, 1990. Advances in selection theory. En: W.G. Hill, R. Thompson and J.A. Woolliams (Editor), *Proc. 4th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod.* XIII, 167-176. W.G. Hill.

(Aceptado para publicación el 7 de junio de 2005)