

Departamento de Ganadería Tropical

Capítulo 23. INDICES DE SELECCION

Traducido de: J.L. Lush  
The Genetics of Population

Definición y objetivo. Necesidad de un índice de selección. Tipos de características incluidas. Métodos y principios biométricos. Causas y significación de las correlaciones genéticas. Características indicadoras del ambiente. Ejemplos de índice de selección. La selección secuencial. Interacciones no lineales entre los genes o con el ambiente.

Un índice de selección es un número elaborado para que sea proporcional al valor de cría de un animal y, por lo tanto, útil como un criterio para la selección o desecho de un individuo. Dicho número está determinado por un conjunto de puntos positivos para los méritos del individuo y de puntos negativos para sus deficiencias. El índice  $I$ , debe ser preparado de tal forma que su correlación con el valor génico  $G$  (valor de cría neto) del individuo sea el máximo posible, en función de las características  $X_1, X_2, \dots, X_n$ , usadas en su elaboración. Estas son sencillamente las bases estadísticas para el desarrollo de una ecuación de regresión múltiple para predecir  $G$  en función de  $X_1, X_2, \dots, X_n$ . Las únicas dificultades especiales están relacionadas con la definición de  $G$  y con la estimación de su correlación con  $X_1, X_2, \dots$  y  $X_n$ .

Necesidad de un Índice de Selección

El mérito neto de un individuo depende de muchas cosas. Cuando la selección para cada uno de estos rasgos se efectúa separadamente, el resultado de la selección se reduce considerablemente por dos causas. Primero, siempre e inconscientemente se pone más énfasis en algunas características que en otras hasta desbalancear sus planes y objetivos. Segundo, la eliminación independiente para diferentes características no da oportunidad para la compensación de un mérito alto en una característica para balancear el mérito bajo en otra característica. (J. Heredity 33:393-399).

No es práctico económicamente, y a veces es hasta imposible, seleccionar solamente para una característica porque la utilidad y el valor económico de una planta o un animal siempre dependen de varias cosas. La literatura antigua sobre cría animal y fitomejoramiento tiene varias referencias sobre el peligro de selección para una característica solamente --"Einseitige Zuchtwahl"-- se llama en la literatura alemana. La evidencia de esto está por aportarse y aparentemente es inadecuada, o por lo menos no está detallada, pero el hecho que estas opiniones son casi universales merece algo de consideración.

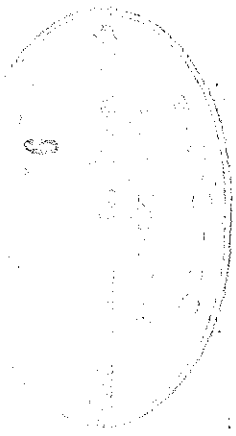
Tipos de Características Incluidos

Los méritos o fallas de uno o más parientes pueden ser incluidos en un índice como si fueran características adicionales del mismo individuo. Por ejemplo, los índices para toros lecheros ampliamente discutidos, generalmente incluyen apenas dos cosas, la producción de las hijas del toro y la producción de las madres de estas hijas.

Las características a incluirse en la selección no son de igual importancia económica. Por lo tanto, se necesita efectuar alguna ponderación. Al contrario, algunas características pueden resultar enfatizadas en exceso mientras que otras resultan subvaloradas.

Las características tampoco son igualmente heredables. Para las características más altamente heredables se logra una fracción más alta de su alcance. Consecuentemente, la ponderación o énfasis aplicada a las varias características debe reflejar parcialmente la  $h^2$  de cada una. Vale más obtener 50% de algo cuyo precio es de 20 centavos que obtener 20% de algo cuyo precio es de 40 centavos! Las ponderaciones correctas para darse a cada característica en la selección dependen de ambas, su heredabilidad y su importancia económica.

Las características no siempre son independientes entre sí. Factores genéticos o factores ambientales, o los dos combinados, pueden causar una correlación fenotípica positiva o negativa entre dos características del mismo individuo. Cuando hay una correlación fenotípica entre dos características, el grado en que tal correlación es un reflejo de la correlación genética es una indicación del grado en que la selección para una será incrementada o disminuida por los cambios en las frecuencias de los genes que afectan a la otra. El



grado en que la correlación fenotípica entre ellas sea un reflejo de influencias del mismo ambiente, hará que la selección en favor o en contra de la primera pueda ser una forma útil para descontar los efectos de tal ambiente sobre la segunda.

Las características se manifiestan en tiempos distintos. Algunas son observables en la época de germinación o nacimiento. Otras se desarrollan más tarde, pero es posible medirlas antes de la edad adulta. Pero hay otras que sólo es posible ver en la edad adulta o incluso hasta bien viejos; o en aquellos otros casos como característica de la canal, sólo es posible medirlas después que el individuo es sacrificado. Además, hay otras características como la producción de leche o de huevos, que se manifiestan solamente en un sexo y es imposible seleccionar directamente con el otro sexo. Por razones económicas es aconsejable practicar las selecciones tan temprano como sea posible, siempre y cuando la exactitud o precisión sea cercana al máximo. Sin embargo, si la selección para cada característica es efectuada tan pronto que se pueda observar, se introduce una ineficiencia de selección para características independientes. En los casos en que se usa un índice de selección para guiar en la cantidad de selección que debe ser efectuada en cada etapa, siempre hay algo de peligro en eliminar demasiados individuos en base a las características reconocidas temprano y como consecuencia se pierde la flexibilidad para selecciones posteriores en base a otras características importantes.

#### Métodos y Principios Biométricos

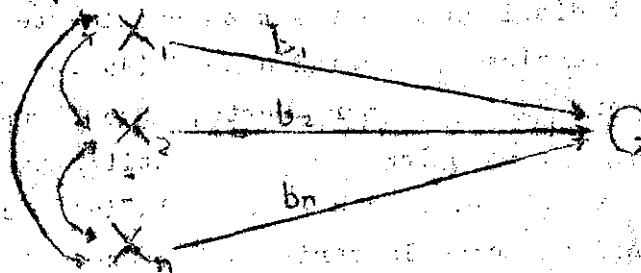
Los métodos estadísticos a usar son esencialmente de correlaciones múltiples o "funciones discriminantes" (Ann. Eugenics 7:179-189). Se desarrollará cada paso por aparte, pero algunos comentarios generales y algunos ejemplos puede ser útil señalarlos aquí.

En la primera etapa está la cuestión de la definición de mérito neto el cual se considera como la variable "dependiente". En términos generales, esto se puede escribir como:  $G = f(G_1, G_2 \dots G_n)$  donde cada  $G$  con subíndice es el valor génico (aditivamente genético) del individuo para una característica suficientemente importante para considerarla en el índice. Por simplicidad y por razones prácticas se necesita expresarlo en la forma aditiva:  $G = a_1 G_1 + a_2 G_2 + \dots + a_n G_n$ ; donde cada  $a$  es proporcional al valor económico relativo de

la característica correspondiente en el índice. Lógicamente, habrá algo de discrepancia entre el valor de G calculado de esta manera aditiva y el valor real de G en los casos en los cuales las características combinan sus efectos de una manera no lineal, por ejemplo, si un mismo aumento en la característica No. 1 tiende a elevar G más cuando la característica No. 2 es grande que cuando es pequeña. Probablemente, tales discrepancias debidas a falta de linealidad resultarán inapreciablemente pequeñas, pero en algunas ocasiones pueden ser importantes.

El índice debe ser una función de las características observadas y en su forma más sencilla se expresa como una función aditiva:  $I = b_1 X_1 + b_2 X_2 + \dots + b_n X_n$ . Cada  $b$  tiene que tomar cualquier valor que resulte en un  $r_{IG}$  máximo. Consecuentemente, esto provoca un máximo mejoramiento en G por generación de selección, porque  $\Delta G = r_{IG} z / b \sigma_G$ , cuando I tiene una distribución normal y la selección es por truncamiento. Los parámetros  $b$  y  $z$  están determinados por la naturaleza biológica y física de la población, como la necesidad de reemplazos; mientras  $\sigma_G$  resultará independiente de I. Por lo tanto,  $r_{IG}$  es el único factor en  $\Delta G$  que se puede modificar por cambios en la composición de I.

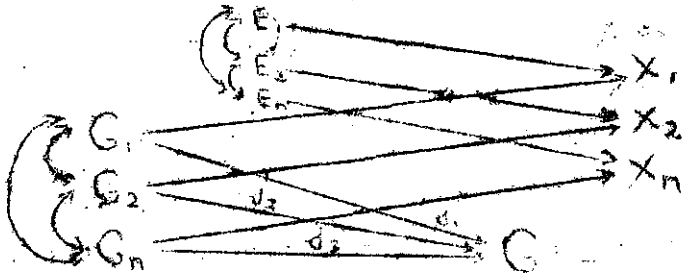
El problema para la predicción de G en base de  $X_1, X_2, \dots, X_n$ , es esencialmente de correlación múltiple como se muestra en la siguiente figura. El valor estimado de G es I, o sea el índice de selección. Los coeficientes de regresión netos (los  $b$ ) tienen que tomar valores por los cuales resultará la mejor predicción de G en base a estos  $X$ .



Para el cálculo de estos  $b$  se necesitan las correlaciones entre cada pareja de  $X$  y entre G y cada  $X$ . Las correlaciones entre los  $X$  se pueden calcular directamente. Se puede ver en la siguiente figura la naturaleza de las correlaciones entre los  $X$  y G por medio de un diagrama de caminos (o rutas) de las relaciones causales responsables de las correlaciones entre los  $X$ . También se indican los  $d_i$

determinados en base al valor económico y desviación típica de su correspondiente  $G_i$  y en base a la desviación típica de  $G$ . En otras palabras,  $d_i = a_i \frac{\sigma_{G_i}}{\sigma_G}$ . Todas las causas de variación de cada  $X$ , aparte

de su valor génico, son incluidas con los verdaderos factores ambientales en  $E$ . (Ref: Genetics 28:479. Fig. 1).

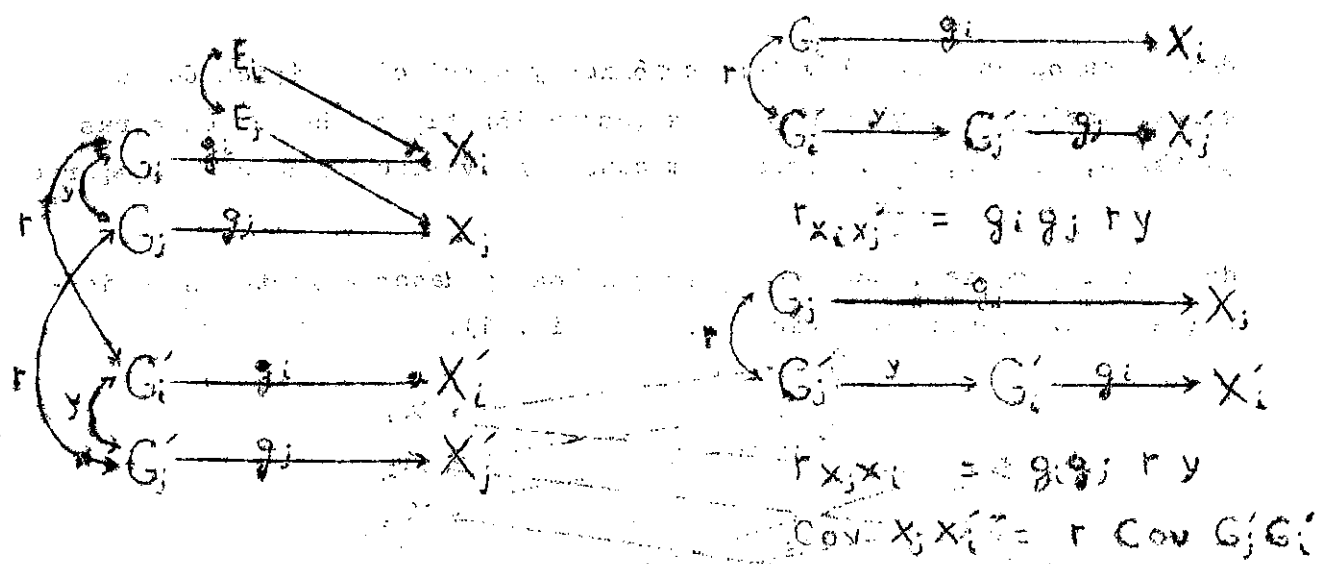


La correlación entre cada  $X_i$  y  $G$  es similar a la siguiente entre  $X_1$  y  $G$ :  $r_{X_1 G} = r_{G_1 X_1} [d_1 + d_2 r_{G_2 G_1} + \dots + d_n r_{G_n G_1}]$ .

El término  $r_{G_1 X_1}^2$  es la heredabilidad de  $X$  en sentido estricto;

es decir, la proporción de la varianza de  $X$  que se puede definir como génica (aditivamente genética). Ya se han discutido antes los métodos de estimación de heredabilidad.

Las distintas  $r_{G_i G_j}$  son las correlaciones genéticas entre los juegos de genes que son responsables para la parte génica de la varianza en los correspondientes  $X$ . La manera más aconsejable para estimar estas correlaciones genéticas es a partir de las correlaciones o regresiones entre  $X_i$  en un individuo con  $X_j$  en un pariente. Lo más influyente es el grado de parentesco entre dos individuos, y lo más pequeño es el error de muestreo siempre y cuando los ambientes de los dos individuos no estén correlacionados. La correlación entre  $X_i$  y  $X_j$  en el mismo individuo no es útil porque la probabilidad de que contenga un gran componente ambiental es alta. En el lado izquierdo de la próxima figura se indican las relaciones biométricas entre  $X_i$  y  $X_j$  en el mismo individuo, y en dos individuos con un grado de parentesco  $r$ . En el lado derecho se indica como se pueden visualizar las relaciones involucradas en  $r_{X_i X_j}$  y en  $r_{X_j X_i}$ .



La magnitud de  $y$  se puede estimar de la relación:

$$\frac{r_{X_1 X_2}}{r_{X_1 X_1} r_{X_2 X_2}} = \frac{g_1 g_2 r y}{g_1^2 r^2 g_2^2 r^2} = y^2$$

si las correlaciones están calculadas con una población no seleccionada y si se puede confiar en que  $r_{E_1 E_2}$  y  $r_{E_1 E_2'}$  sean cero. Los efectos de cualquier desviación al azar en el sistema de apareamientos se eliminan porque éstas están en el numerador y también en el denominador.

Cuando las correlaciones usadas son entre padres e hijos, que son frecuentemente las más convenientes, los padres probablemente representan un grupo seleccionado. Debido al hecho que la selección en base de una variable puede sesgar las correlaciones  $y$ , sin embargo, no provoca un sesgo en las regresiones sobre esta variable, es preciso usar las regresiones de hijos sobre padres en vez de las correlaciones. En conclusión, lo que realmente se necesita para computar  $y$  es:

$$\sqrt{\frac{(\text{Cov } X_1 X_2')(\text{Cov } X_2 X_1')}{(\text{Cov } X_1 X_1')(\text{Cov } X_2 X_2')}} = y$$

Desafortunadamente, los errores de muestreo sobre  $y$  son mayores y más complejos cuando se calculan así. En los casos en que los errores de muestreo son de mucha preocupación, como cuando los datos son escasos, es posible que resulte mejor la media aritmética de las dos covariancias (o regresiones o correlaciones) en el numerador, de preferencia a la media geométrica como se indica aquí. De esta manera, se pueden evitar las dificultades que nacen cuando una de las

Covarianzas observadas en el numerador es negativa y la otra positiva. Tal resultado puede ocurrir fácilmente debido a los errores de muestreo, cuando el valor verdadero de la población es ligeramente positivo o negativo y los datos en la muestra son pocos.

Las correlaciones genéticas aún no han sido estimadas con suficientes muestras de datos diferentes, ni bajo suficientes condiciones variables, ni para una gran variedad de características que permitan justificar amplias conclusiones sobre las maneras más adecuadas para su estimación. Para las especies en las que es práctica la reproducción con autofecundación y los números de progenies son numerosos, la regresión de medias de  $\{X_i\}$  de progenies  $F_3$  sobre  $\{X_j\}$  de los padres ofrece ciertas ventajas como la reducción notable de los errores de muestreo porque la regresión esperada de  $X_i$  sobre  $X_j$  parental dará la heredabilidad directamente en vez de su mitad.

Quando las correlaciones genéticas necesarias ( $r_{G_1 G_2} \dots r_{G_m G_n}$ ) están calculadas, entonces es posible calcular las correlaciones entre  $G$  y cada  $X$ . Las demás etapas del proceso para obtener el índice de selección son simplemente la rutina de hallar la ecuación de regresión múltiple para proporcionar la mejor predicción lineal de la variable dependiente  $G$  en base a todas las  $n$  variables independientes  $X_i$ . En el caso especial, pero poco probable, en que todas las  $n$  características no están correlacionadas, ni genéticamente ni ambientalmente, el coeficiente de regresión para cada característica resultará simplemente su heredabilidad multiplicada por su valor económico relativo; es decir, la regresión de  $G$  sobre  $X_i$  es simplemente  $(\sigma_G^2 / \sigma_{X_i}^2) a_i$ . La independencia entre las  $X$  es poco probable encontrarla pero se puede considerar esta aproximación burda mientras no se conozcan las correlaciones verdaderas.

#### Causas y Significación de las Correlaciones Genéticas

La causa más importante de las correlaciones genéticas es que algunos genes que afectan una característica también afectan otra. Esto es lo que se entiende como pleiotropía. Otras causas, normalmente menores, incluyen el ligamiento y los efectos de selección que posiblemente han sido practicados con énfasis distinto en los diferentes subgrupos de la población.

El ligamiento es normalmente una causa menor de correlaciones

genéticas porque el "crossing-over", en una población en libre cruzamiento reproductivo provoca la tendencia a balancear las fases de acoplamiento y repulsión de los dobles heterocigotos tal como fue discutido en el Capítulo 7. Sin embargo, la marcha hacia el equilibrio es asintótica. Si el ligamiento es fuerte, trazas de una correlación por esta causa pueden persistir por varias generaciones después de un cruce. Esto puede ser notable en las  $F_2$  y  $F_3$  resultantes de cruces entre variedades en especies de autofecundación o entre líneas consanguíneas. También tal correlación puede aparecer en una población compuesta de subgrupos no entremezclados pero analizados como si fueran una población homogénea. (Texas Sta. Bul. 310).

Cuando la selección anterior fue fuerte para  $X_i$  y débil para  $X_j$  en unos hatos, probablemente resultó que  $\bar{X}_i$  estaba aumentando pero  $X_j$  cambió poco en comparación a los niveles originales en estos hatos. Si la selección en otros hatos fue débil o cero para  $X_i$  y fuerte para  $X_j$ , probablemente resultó lo contrario. Cuando estudiamos la población combinada, sin desglosamiento de los hatos de origen, probablemente encontremos alguna correlación negativa entre  $X_i$  y  $X_j$ . Si ha ocurrido que en las diferentes clases de hatos se ha dado igual énfasis relativo a las dos características, pero la selección fue intensa en unos hatos y débil en otros, etc., esto puede provocar alguna correlación positiva entre  $X_i$  y  $X_j$  en la población en general, sencillamente porque los promedios han aumentado en los hatos en donde la selección fue exitosa aunque los promedios de las dos características quedan casi igual en los hatos donde se practicaron selecciones débiles.

En referencia a los verdaderos efectos pleiotrópicos, no es de ninguna significación si éstos se deben a efectos primarios de cada gen completamente distintos o a efectos de un gen que causa un efecto principal, lo cual inicia una cadena de consecuencias secundarias, que afectan dos o más características, tal vez en maneras opuestas. Como un ejemplo probablemente sobresimplificado de lo último, asuma que una vaca tiene la capacidad para metabolizar y secretar en su leche una cantidad relativamente constante de energía. La modificación de su genotipo por sustitución de un gen, lo cual provoca procesos que resultan en más de tal energía acumulada en grasas, causará automáticamente menos energía disponible para la formación de otros



sólidos no grasosos en la leche. Por lo tanto, tal situación implica que los genes que causan la producción de leche más rica (en grasa) también tienden a resultar en menos cantidad de leche. El efecto primario de tal gen (asumido) en cambiar energía desde un producto a otro producto, provoca varios resultados finales distintos. Algo parecido a este caso teórico es, por lo menos, una explicación razonable para las correlaciones negativas menores frecuentemente observadas entre por ciento de grasa en la leche y cantidad de leche producida.

Cuando la población ha sufrido la selección por largo tiempo, los genes que afectan a ambos  $X_i$  y  $X_j$  en el lado favorable, ya tienen frecuencias altas y consecuentemente éstos no contribuyen mucho a la varianza total para estas características en la población. En el caso en que un gen afecta una característica favorablemente y desfavorece la otra característica, la selección simultánea o selección tandon para las dos características probablemente ha resultado en poca presión de selección neta para dicho gen. La frecuencia de tal gen probablemente queda cercana a la media del rango en donde puede contribuir bastante a la varianza de cada característica. Tal efecto de la selección causa una correlación genética negativa que es especialmente marcada si los efectos favorables muestran dominancia en ambas características. En realidad, tal situación es de sobredominancia para el mérito neto, aunque no necesariamente existe sobredominancia para los componentes básicos del mérito neto.

Lo anterior parece una explicación razonable para la paradoja de dos o más características cada una con heredabilidad relativamente apreciable y bajo selección intensa, y en que la media de la población ha cambiado poco, inclusive después de varias generaciones. Hay evidencias de que tales resultados están pasando a menudo en muchas características con plantas y animales domésticos.

La discusión anterior y su razonamiento puede llevar a pensar que los efectos pleiotrópicos negativos deben ocurrir con más frecuencia que los positivos y que también éstos proveen la mayor parte de la varianza genética en las características que han sufrido la selección por muchas generaciones. Hasta el momento hay pocas evidencias detalladas y aún no han sido analizadas para demostrar si esto es realmente así o no. Aparentemente, esto corresponde a la interpretación de Haldane cuando (discutiendo algunos aspectos de la evolución)

dice que en la mayor parte del tiempo muchas especies están "en un estado de equilibrio semiestable" (meta-estable equilibrium). La historia de la evolución sugiere que cada especie frecuentemente sufre largos periodos de estabilidad comparativamente con raros y bastantes abruptos o caleidoscópicos cambios, que pueden resultar como consecuencia en una rápida ruptura de tal equilibrio.

Características Indicadoras del Ambiente

Existe la posibilidad que  $X_i$  es más útil como un indicador del tipo de ambiente que afecta a  $X_j$  que directamente como un indicador de  $G_i$  mismo, y por tanto, se necesita corregirlo. Tal inversión de signo (+, -) puede ocurrir como resultado del componente ambiental, en  $r_{X_i X_j}$ , pudiendo resultar mayor que su componente genético:

$$r_{X_i X_j} = g_i g_j r_{G_i G_j} + e_i e_j r_{E_i E_j} \text{ o } \text{Cov } X_i X_j = \text{Cov } E_i E_j + \text{Cov } G_i G_j.$$

Ahora bien, si  $g_i$  o  $\sigma_{G_i}$  son pequeños de tal manera que el énfasis en

$X_i$  en la selección no resultara en mucho mejoramiento directo en  $G_i$ , o si  $X_i$  es económicamente de poca importancia, entonces su mejoramiento vale poco, y solamente se puede justificar un énfasis débil en  $X_i$  por sí mismo. Si  $X_i$  y  $X_j$  están fuertemente correlacionadas a través de causas ambientales, es decir, si  $e_i e_j r_{E_i E_j}$  es grande, y si

$X_j$  es una característica de importancia económica, entonces  $X_i$  posiblemente vale más como una medida para obtener algunas correcciones en  $X_j$  ajustando variaciones no medibles en  $E_j$  que provocan cambios en  $X_j$  y causan poca correspondencia a  $G_i$  en casos individuales. Con que frecuencia existen tales casos o qué importancia general tienen, es difícil de determinar hasta que se hagan más análisis de datos reales con este punto de vista. Las razones para la especulación de que tales casos pueden ocurrir frecuentemente, parece suficientemente importante para aconsejar cuidado sobre la confiabilidad que merecen los índices construidos bajo la suposición que  $X_i$  y  $X_j$  son independientes, sea genéticamente o fenotípicamente.

Ejemplos de Índices de Selección

Hazél (Genetics 28:476-490 y Tesis Ph.D., Iowa State Univ., 1941) ha construido un índice para máxima eficiencia en la selección de

cerdos cuando se desea mejorar la tasa de crecimiento, productividad de las madres y calidad para el mercado representada como una calificación o puntaje. También se incluyen como características cuarta y quinta en el índice la tasa promedio (de ganancia en peso) y el puntaje promedio de los contemporáneos de la misma camada. Fueron calculadas eficiencias de los varios índices bajo la definición de eficiencia como el mejoramiento esperado por generación resultante de la aplicación del índice. Tal eficiencia fue expresada como la fracción del mejoramiento posible si se tienen disponibles las fórmulas Mendelianas para cada cerdo y se conocen exactamente los efectos aditivos de cada gen. Las eficiencias derivadas fueron las siguientes:



El índice empírico desarrollado a priori de los datos resultó moderadamente efectivo; aunque fue posible un mejoramiento del 10% en la eficiencia, a través de una revisión del índice ajustándolo correctamente por las correlaciones entre las X. En muchos negocios un aumento del 10% en el rendimiento de un proceso puede resultar en la diferencia entre ganancias o pérdidas.

Con el uso solamente de puntaje el resultado calculado es positivo, pero bajo en eficiencia. El uso de puntaje en combinación con su peso del coeficiente de ponderación resulta negativo. La interpretación tentativa de esto es que el puntaje, más que todo, es un indicador del ambiente específico de los cerdos en comparación con todos los ambientes del grupo. Por lo tanto, el puntaje resulta un pobre indicador para evaluar los genotipos que afectan deseabilidad para el mercado. Probablemente, los cerdos que han recibido los mejores ambientes tuvieron crecimiento más rápido, los más sanos y con pelaje más liso y, como consecuencia, los más altos en calificación. Los cerdos sujetos a los peores ambientes crecieron lentamente, fueron

más flacos y fueron calificados más bajos. Esta clase de efectos ambientales frecuentemente produjeron una amplia divergencia entre el fenotipo para crecimiento del animal y el genotipo para el mismo. Las diferencias observadas en puntaje han resultado menos heredables que las diferencias para crecimiento y también de menor valor económico. Además, las correlaciones ambientales entre puntaje y crecimiento fueron altas debido a la respuesta en forma similar de condiciones ambientales específicas. Por lo tanto, el puntaje resulta más útil como un indicador para ajustes que se necesitan aplicar para los efectos sobre tasa de crecimiento y de menor valor para indicar diferencias en puntaje mismo.

Dicho de otra manera, si es necesario escoger entre dos cerdos que tienen pesos iguales para su edad, es aconsejable seleccionar el que tiene el puntaje (de conformación) peor. En promedio, el de menor puntaje indica que este cerdo ha alcanzado al otro a pesar de las condiciones más desfavorables y merece crédito positivo por crecer así porque esto es más importante o se recompensa más que su ligera inferioridad genética de calificación para el mercado. Esto es verdad, aunque preferimos definitivamente puntajes más altos cuando estamos seleccionando solamente para puntaje. En este caso específico el cambio de signo (+ por - y viceversa) para puntaje realmente no modifica mucho el resultado porque la eliminación del puntaje (Índice No. 2) ha reducido muy poco la eficiencia. Esta, lógicamente, no es siempre la situación. Este caso de puntajes es una buena demostración de las complejas interrelaciones posibles entre variables "independientes". Tales correlaciones ambientales y efectos pleiotrópicos entre diferentes características probablemente son más importantes que el ligamiento (Capítulo 7), con respecto a la utilidad de la selección en base a una característica con el fin del mejoramiento en otra característica.

Smith (1936) ha discutido la teoría de los índices de selección y su aplicación a dos ensayos de variedades de trigo Australiano. En los dos años, los coeficientes de regresión más altos en la selección de plantas con mayores genotipos para rendimiento en granos por planta, fueron coeficientes que usaban el promedio de peso por grano. En el año en que él consideró confiable los datos de peso de paja por planta, la regresión (de rendimiento?) fue ligeramente negativa. El número de espigas por planta fue negativamente

correlacionado genéticamente con el peso del grano por planta y con el número de granos por espiga y también con el peso promedio por grano, pero correlacionado positivamente con el peso de paja por planta en dicho experimento. Encontró que fue más útil usar el peso del grano y el peso de la paja que usar la relación entre los dos. En general, concluyó que el uso de relaciones (proporciones) contribuye poco o nada en información útil cuando sus ingredientes primarios fueron también incluidos.

Winters (1940) ha mencionado algunas consideraciones aparentemente importantes cuando se usa uno o varios criterios en la selección animal. Como un ejemplo en la determinación de los valores  $a$ , Winters y Christgau han encontrado que los precios a largo plazo en los E.U.A. han resultado tales que una libra de lana vale más o menos igual a 3.4 libras de carne de oveja. Este dato fue usado en la construcción de un índice de selección para ovejas. Winters previno contra la selección en base del índice solamente porque éste posiblemente puede resultar en la intensificación de debilidades en algunos de los  $X$ . Como alternativa, se puede usar el índice como el criterio primario y más adelante usar apareamientos compensatorios, por ejemplo, cruces entre fenotipos opuestos dentro de los grupos seleccionados, de tal manera, que un individuo débil en  $X_1$  puede cruzarse con otro individuo débil en  $X_2$ , pero nunca con otro débil en  $X_1$ . Si el uso de índice permite inadvertidamente que el promedio de una característica baje seriamente, esto debe provocar automáticamente una modificación en el valor de  $a$  tan pronto como tal hecho se advierte.

Panse (1940) ha demostrado que la efectividad de la selección en el largo del capullo de algodón puede ser mejorada a través del énfasis en los promedios de todas las plantas en la misma parcela. En efecto, este es un índice de selección en el cual  $X_1$  es el fenotipo de la planta individual y  $X_2$  es el promedio fenotípico de la parcela. Lush (1947) ha discutido en detalle un problema estadísticamente igual, con la excepción de que  $X_2$  es el promedio fenotípico de la familia de la que el individuo es miembro y, consecuentemente, la mayor parte de la correlación fenotípica entre los dos  $X$  es de origen genético como el caso de Panse. (Ver Capítulo 24 para detalles).

Panase (1946) en base a una cantidad limitada de datos ha construido un índice de selección para usarse en aves. Los X incluidos fueron el número y peso de los huevos, peso de la gallina, y edad al inicio de la puesta. Enfatizó la dificultad sobre la confiabilidad en los valores a calculados. Los varios índices de selección indican aumentos desde 5 hasta 33% en la tasa de mejoramiento genético, en comparación con los mejoramientos esperados en la selección en base al mérito neto determinado con ecuaciones que ignoran las correlaciones entre los X (correlaciones genéticas y fenotípicas).

Lerner et al. (1947) han estudiado el peso corporal, largo de las patas, largo del cuello y anchura del pecho a las 12 semanas de edad en un lote de gallinas New Hampshire. Las correlaciones genéticas entre las primeras tres características fueron altas, el rango observado fue desde 0.71 hasta 0.87, pero las correlaciones genéticas entre anchura del pecho con las otras tres fueron como aproximadamente. Las correlaciones ambientales entre las primeras tres características fueron ligeramente menores que las genéticas, pero la correlación ambiental entre largo de patas con anchura del pecho fue 0.52. Aunque los autores encuentran que el uso del índice de selección puede aumentar la tasa de mejoramiento hasta 10 ó 14%, ellos subrayan las dificultades de determinar los valores a más adecuados.

Hazel y Terril (1946) han construido un índice de selección para borregos Rambouillet bajo condiciones extensivas. Tal índice ha proporcionado un mejoramiento considerable en el caso de las hembras en la mayoría de las cuales se dejan como reproductoras. Sin embargo, el uso del índice puede mejorar muy poco la eficiencia en la selección de los machos de los que solamente se usaron una porción pequeña como reproductores.

#### La Selección Secuencial

Harland (1943) ha discutido la noción de que los recursos disponibles pueden ser más eficientemente utilizados cuando se comienza con un número grande de individuos y rápidamente se reduce su número con el resultado de que los costos totales para obtener las observaciones se reduce, considerando la selección temprana y rigurosamente en base a las características importantes que se manifiestan en edades jóvenes. Ejemplo: La tasa de germinación y crecimiento en plantas recién nacidas. Por lo tanto, quedan menos individuos

cuidar, desarrollar y tomar datos más costosos. Rasmusson (1930) y Neyman (?) han discutido algunos de los aspectos estadísticos de ideas similares a éstas. Es aconsejable tener mucho cuidado en la selección en las fases preliminares a las pruebas de progenie para asegurar que no se están sesgando las pruebas al seleccionar entre ellas. Las selecciones tempranas son un poco menos exactas y menos eficientes que las potenciales, asumiendo un conocimiento anterior de las características de estos individuos. Sin embargo, si las selecciones tempranas en edades jóvenes realmente ahorran suficiente trabajo y costos en observaciones, de tal forma que permita iniciar con suficientes números adicionales, las ganancias que resultan pueden compensar y balancear los errores de las selecciones tempranas, aunque sean más dudosas. Es preciso que no se seleccione tan exigente en las etapas tempranas en tal forma que no se deje alguna flexibilidad para selección en fases posteriores. Los requisitos para justificar este tipo de selecciones son: Las selecciones tempranas son baratas; tales selecciones deben ser para las características por lo menos moderadamente importantes; y que resulta posible comenzar con más individuos.

El problema es simplemente de distribución óptima de recursos limitados, de equipo y mano de obra. En principio, es muy similar al caso de un avicultor bajando su exactitud, apuntando las puestas de sus gallinas dos o tres días a la semana en vez de siete. Hasta qué punto es esto práctico, depende de cuánta sea la pérdida debida a la reducción en exactitud y también de cómo él aprovecha el equipo y mano de obra que está desocupando. Si de esa manera se pueden obtener datos con el doble de gallinas, las ganancias derivadas de una selección más intensa pueden fácilmente compensar lo perdido por la ligera reducción en exactitud.

#### Interacciones No Lineales

Debido al hecho de que los métodos de elaboración de los índices de selección son los de correlación múltiple se detectan solamente los efectos aditivos de los genes en el promedio de todos los ambientes reales. Si existen casos de no linealidad, pero es conocida su naturaleza, se puede ajustar con el uso de los cuadrados o recíprocos de las medidas o con alguna otra clase de transformación que resulte en la conversión a la linealidad (o próximo a ésta). Sin embargo,

la naturaleza de dicha no linealidad generalmente no es suficientemente conocida para permitir tales ajustes. Si la no linealidad es causada por factores umbrales, los valores de la variancia cambian con la media y se requiere que constantemente se revise y modifique el índice. Tales modificaciones son más indispensables en las poblaciones que cambian más rápido.

Generalmente, cuando son importantes los efectos no lineales producidos por sobredominancia, epistasis o interacciones desconocidas con el ambiente o con condiciones económicas, las ganancias al aplicar índices de selección son reducidas. En tales circunstancias, las decisiones en planes de cría deben ser orientadas hacia la producción de muchas variedades, razas o líneas tan rápido como sea posible, y luego efectuar su evaluación con la eliminación de las inferiores, realizar cruzamientos entre las superiores y luego repetir el proceso con nuevas líneas o variedades. Esto es lo contrario a la estrategia en la que es más útil el uso de los índices, es decir, la formación de planes específicos, con los tipos de líneas deseados para el mejoramiento de cada característica tan rápido y equilibrado como sea posible.

Si hay que usar los índices de selección cuando los factores no lineales son importantes, los procedimientos lógicos para incluir en el índice lógicamente deben estar relacionados con la habilidad combinatoria del individuo o líneas a ser cruzado, en vez de con su fenotipo propio. Esto es especialmente importante cuando una gran proporción de la variancia se debe a la interacción.

25 de marzo de 1976

CT/DG-957

OWD/jf.