

Parámetros genéticos en líneas maternales de conejos para carne: Revisión

Eduardo Fernández, Cinthia González, María Soledad Rovegno, Rubén Martínez

Facultad de Ciencias Agrarias UNLZ.

Introducción

El conejo (*Oryctolagus cuniculus*) es una de las especies animales con mayor eficacia productiva, estimándose que una hembra puede producir al año entre 16 y 18 veces su propio peso en gazapos (Rosell, 2000). A esta característica biológica diferencial, debe sumarse que la carne de conejo posee elevado contenido proteico, un perfil de aminoácidos de alto valor biológico, presenta niveles de grasa y colesterol bajos y contiene una composición lipídica con alto contenido de ácidos grasos poliinsaturados n-3 y n-6 (ParigiBini *et al.*, 1992; Lebas *et al.*, 1997; Dalle Zotte, 2002). Todos estos factores contribuyen a que la producción de carne de conejo sea una propuesta atractiva, especialmente cuando el objetivo es producir proteína animal de buena calidad con alta eficiencia energética (Ragab, 2012).

Uno de los pilares fundamentales de la producción cunícola moderna y que ha contribuido de manera decisiva al incremento de la producción de carne de conejo a nivel mundial, es la organización de la mejora genética y la implementación de programas de mejora adecuados a cada necesidad. Estos, se iniciaron en la década del 70 en el INRA de Francia y luego a partir de 1980, en la Universidad Politécnica de Valencia y en el IRTA de Cataluña, España (Blasco, 2002). Los programas tienen por objeto producir el material genético que luego es difundido a los productores (Rochambeau, 1988). Como es difícil conjugar en una misma línea los rasgos deseables en hembras reproductoras con los pretendidos en los gazapos destinados al engorde, en el caso del conejo y al igual que en otras especies, los planes de mejora combinan selección dentro de líneas y cruzamientos entre líneas. La organización es de tipo piramidal, en el vértice se encuentran los núcleos de selección, encargados de seleccionar líneas maternales y paternales especializadas. El esquema clásico de la mejora de conejos implica un cruzamiento de tres vías: en una primera etapa se cruzan dos líneas maternales que producen hembras cruzas, que luego en la siguiente etapa, son apareadas en criaderos comerciales con machos provenientes de una línea paterna (Matheron y Rouvier, 1977; Rochambeau, 1988; Blasco, 1996; Baselga, 2004; Antonini *et al.*, 2010 y Lavara *et al.*, 2011). La utilización de hembras cruza en este proceso se debe a que se espera un mejor desempeño reproductivo respecto a hembras puras, debido a la manifestación de heterosis, la complementariedad entre líneas y una disipación de la consanguinidad acumulada dentro de líneas (Baselga *et al.*, 2003; Piles *et al.*, 2006).

Un objetivo común en el desarrollo de líneas maternales es el relacionado con el tamaño de camada al nacimiento (NT), al destete (ND), al sacrificio (NS) y nacidos vivos (NV), siendo los criterios de selección más importantes NT y ND (Baselga *et al.*, 2003; Argente *et al.*, 1997). Estos caracteres pueden seleccionarse de manera directa o indirecta (Estany *et*

al., 1989; Garreau *et al.*, 2004) y la consecución de este objetivo constituye un punto crucial para el desarrollo de programas de mejora de conejos para carne (Ragab *et al.*, 2011).

En este trabajo se presenta una revisión de los criterios y métodos de selección empleados en la mejora de líneas maternas de conejos, haciendo hincapié en las estimaciones de la heredabilidad, repetibilidad, depresión consanguínea y la respuesta a la selección, elementos claves para el desarrollo y monitoreo de líneas.

Modelo para la expresión de caracteres

Considerando un modelo simplificado, a la expresión fenotípica de un carácter (P) la podemos expresar como la suma de una componente genética (G), más otra ambiental (E) (Falconer y Mackay, 1996). Es posible reconocer dos tipos de causas ambientales que afectan a un carácter: las aleatorias, que no podemos controlar y las sistemáticas, con acción reconocida sobre el carácter y cuyo efecto debe ser considerado en las evaluaciones genéticas. Los factores ambientales sistemáticos más comúnmente empleados en las evaluaciones de líneas maternas son el año-estación (AE) y el estado fisiológico de la hembra al momento de la monta (EF). La componente genética puede partirse en una componente genética aditiva (A) conocida como valor de cría y otra no aditiva (D) que incluye a los efectos dominantes y epistáticos. El valor promedio de un carácter en una población es función de todos estos factores y de las frecuencias de los genes, de manera que puede cambiarse modificando estas frecuencias por medio de la selección. La variación observada sobre un carácter (V(P)), puede explicarse en función a este modelo como la suma de la variación de los valores de cría (V(A)) y de la variación de la componente no aditiva (V(D)). La presencia de dominancia y consanguinidad en una población produce cambios en el valor promedio (depresión por consanguinidad) y en las componentes de varianzas y covarianzas, estas últimas raramente estimadas en la bibliografía consultada.

En las evaluaciones genéticas, es de un interés especial estimar la componente genética A, debido a que, del valor genético aditivo de un animal depende la performance promedio de su progenie. Sin embargo, cuando los efectos de dominancia están presentes, su exclusión del modelo podría potencialmente provocar un sesgo en la estimación de la varianza aditiva y conducir a una sobrevaloración de la estimación de la respuesta a la selección (Mizstal *et al.*, 1996). Además, Uimari y Kennedy (1990), mostraron que la no inclusión de la componente dominante, cuando realmente existe, provoca una subestimación en la estimación de los valores genéticos aditivos, al no contemplar el efecto de la depresión endogámica. Algunas líneas maternas han mostrado importantes efectos dominantes en caracteres de interés, como las líneas Pannon White para NT (Nagy *et al.*, 2013), Hy LP en los caracteres NVy ND (Fernández, 2016).

Métodos de evaluación y criterios de selección

Como hemos mencionado, los caracteres más relevantes en la mejora de líneas maternas son los vinculados al tamaño de camada. Estos son en general de baja heredabilidad (V(A)/V(P)), lo que indica que la mayor parte de la variación observada no es debida a efectos aditivos transmisibles a la siguiente generación. Además, los machos no expresan

estos caracteres de manera directa, lo que hace más compleja la selección de los animales (Baselga *et al.*, 2003). En contraparte, son fáciles de medir a un costo bajo (Santacreu, 2002; Sorhue, 2013). Estas particularidades de los caracteres de tamaño de camada, requiere de la utilización métodos adecuados, de manera de poder predecir los valores genéticos de los animales con alta precisión y lograr respuestas a la selección razonables.

Se han desarrollado índices de selección que utilizan como criterios, la información de la hembra a evaluar, la de su madre, y la de un número fijo de hermanas y medio hermanas de la hembra (Matheron y Rouvier, 1977). Posteriormente, Baselga *et al.* (1984) ampliaron este índice para permitir considerar una cantidad variable de información y, además, valorar genéticamente a los machos. En 1983 comenzó a utilizarse, para la evaluación de reproductores en cunicultura, la metodología de modelos mixtos – BLUP (Henderson, 1975). Se trataba de un modelo animal, con medidas repetidas, que valoraba la componente genética aditiva en ambos sexos y el efecto permanente de las conejas, sobre la base de la información fenotípica de tamaño de camada y el registro genealógico. Incluía como efectos fijos al AE y al EF de la hembra (Estany *et al.*, 1989).

A la selección basada sobre los registros de tamaño de camada se la conoce como selección directa. Blasco *et al.* (1994), sugirieron que la selección por capacidad uterina, empleando hembras unilateralmente ovariectomizadas, podría ser una manera más eficiente de mejorar el tamaño de camada respecto a la selección directa. Argente *et al.* (1997), encontraron una alta correlación genética y fenotípica entre la cantidad de embriones implantados y el tamaño de camada (0,71 y 0,6 respectivamente) y postularon la factibilidad de seleccionar tamaño de camada a través de la capacidad uterina, aunque expresan que la ventaja sobre la selección directa requería ser investigada. En tal sentido, Blasco *et al.* (2005) concluyeron, sobre la base de un experimento con conejas ovariectomizadas unilateralmente, que la respuesta lograda es similar a la obtenida con selección directa.

Cuando la selección se aplica sobre el tamaño de camada, pero con altas presiones de selección, del orden del 0.05 o inferiores, se está seleccionando por un criterio diferente, denominado hiperprolificidad (Cifre *et al.*, 1998). Una hembra se considera hiperprolífica cuando cumple al menos uno de los siguientes criterios: a) tiene 17 o más gazapos nacidos vivos (criterio puntual), o cuando tiene un número de nacidos vivos acumulado para el conjunto de partos conocidos igual o superior a los siguientes umbrales: 16; 28; 41; 53; 66; 78; 90; 102; 115; 127; 139 (Cifre, 1997).

Algunas líneas se han fundado considerando como criterio, el de la longevidad de las hembras. En experimentos de selección por este carácter, se ha demostrado que no afectó al tamaño de camada y ambos criterios pueden emplearse en programas de mejora (Sánchez *et al.*, 2006). Además, la selección por longevidad puede mejorar de manera indirecta la fertilidad y la condición de salud de los animales (Saviato, 2013).

Heredabilidad y repetibilidad del tamaño de camada

La estimación de la heredabilidad nos provee información acerca de variabilidad de los valores de cría ($V(A)$), en relación con la variación total observada ($V(P)$). Este parámetro está íntimamente vinculado al progreso genético que se espera de una población bajo

selección. Su valor depende de las distintas componentes de varianza y por lo tanto del carácter y la población en donde se estima. Como las varianzas (por ejemplo $V(A)$) son función de las frecuencias génicas, la heredabilidad puede verse modificada por la selección. En general, las estimaciones de la heredabilidad para tamaño de camada son bajas, aunque son variadas en la literatura, inclusive debido a la evolución de los métodos estadísticos para su determinación (Rochambeau, 1997). La repetibilidad representa una medida de asociación lineal entre las distintas observaciones repetidas de un animal, en una población determinada. Su valor es siempre mayor o igual al de la heredabilidad. En la Tabla 1, se presenta una revisión de las estimaciones promedio de heredabilidad y repetibilidad reportadas por diferentes autores para caracteres relacionados al tamaño de camada.

Tabla 1. Estimaciones promedio de heredabilidad (h^2) y repetibilidad (r) para tamaño de camada. (Fuente: Fernández, 2016)

Carácter	Número de trabajos revisados	h^2	r
Nacidos Totales	26	0.09	0.24
Nacidos Vivos	25	0.08	0.21
Nacidos Muertos	2	0.04	----
Vivos a los 21 días	2	0.05	0.17
Número de destetados	22	0.08	0.16
Número de Sacrificados	2	0.10	0.16

En algunas circunstancias estas estimaciones pueden variar en función del modelo empleado en la evaluación genética, del cual dependen las estimaciones de las varianzas (ver apartados acerca de la heredabilidad y repetibilidad del tamaño de la camada y el efecto de la consanguinidad). Por otro lado, debe tenerse presente que, en una población cerrada reproductivamente y sometida a un proceso selectivo a través del tiempo, las varianzas genéticas pueden decrecer y deben ser estimadas teniendo en cuenta el aumento de las relaciones de parentesco (Legarra, 2016). Por ejemplo, Fernández *et al.*, (2017a), mostraron que en la línea A, la estimación de la $V(A)$ en la población base utilizando los datos de las 43 generaciones, fue de 0.53, en tanto que la estimada para los animales de las generaciones 40 a 43 se redujo a 0.34.

El efecto de la consanguinidad sobre el tamaño de camada

La endogamia se produce en cualquier población de tamaño finito, pudiendo disminuir su incremento si se toman medidas específicas para evitar el apareamiento entre individuos emparentados (Miglior *et al.*, 1992). El aumento de la consanguinidad es generalmente considerado indeseable porque conduce a una disminución de la variación genética dentro de una población, y a una reducción en el rendimiento en rasgos asociados con la aptitud: la salud, la fertilidad, la supervivencia (Toit *et al.*, 2012). Este fenómeno de disminución del valor medio de los caracteres cuantitativos debido a la consanguinidad se conoce como depresión consanguínea y su magnitud depende de las propiedades genéticas de la población y del carácter medido.

En particular, este efecto se observa en caracteres que están sujetos a un control genético no estrictamente aditivo, por lo tanto, apreciar depresión consanguínea es una consecuencia indirecta de un determinismo genético dominante o epistático en el carácter objeto de estudio. Por otro lado, la varianza genética y la covarianza entre parientes en poblaciones consanguíneas y con acciones genéticas dominantes, se ven modificadas. La consideración de estos efectos genéticos en modelos de evaluación genética implica, evaluar el efecto de la consanguinidad, tanto sobre la media como sobre la varianza.

Ferraz *et al.* (1991) estudiaron el efecto de la consanguinidad de las madres y de la camada en las razas Neozelandesa Blanca y Californiana de conejo para carne sobre las variables: duración de la gestación, porcentaje de muerte fetal, porcentaje de mortalidad predestete, tamaños de camada y pesos (al nacimiento, 21 y 28 días de vida). Los autores concluyeron que la consanguinidad de las conejas madres afectó negativamente el peso de la camada al destete, el tamaño de la camada a los 21 y 28 días y el peso de la camada a los 21 días; por el contrario la consanguinidad de la camada no afectó significativamente a ningún carácter. En la raza Botucatu se observó una asociación lineal negativa del coeficiente de consanguinidad de las madres, con NV, ND y el peso de la camada al destete (PCD) estimándose, para un 10 % de incremento de la consanguinidad en las madres, una reducción de 0.805 gazapos nacidos, 0.589 gazapos destetados, 211 gr. en PCD, mientras que la consanguinidad de la camada no afectó a ninguno de los caracteres estudiados (Moura *et al.*, 2000). En ciertas circunstancias el efecto de la consanguinidad puede ser mal estimado. Un ejemplo de esto es cuando la consanguinidad de las conejas se encuentra confundido con otro efecto fijo del modelo como el AE. Soluciones para este problema fueron propuestas por Ragab y Baselga (2010), quienes propusieron considerar clases de niveles de consanguinidad en los efectos fijos del modelo y por Fernández *et al.* (2017b), quienes consideraron al AE como un efecto aleatorio y a la consanguinidad como una covariable en el modelo. Con ambos enfoques se detectaron depresiones consanguíneas en los caracteres relacionados al tamaño de la camada.

Tendencias genéticas para caracteres de tamaño de camada

La estimación de la respuesta a la selección (directa o indirecta) para tamaño de camada en conejos fue realizada en distintas oportunidades y por diversos autores. Estany *et al.* (1989), estimaron para la línea A (seleccionada por ND) una tendencia genética de 0.05 gazapos destetados por generación, tras siete generaciones de selección. En el mismo trabajo, se destaca que la selección por ND conduce también a encontrar respuestas genéticas correlacionadas: 0.04 para NT, 0.05 para NV y 0.06 para NS. García y Baselga (2002), condujeron un experimento para evaluar la respuesta a la selección en ND, comparando un grupo selecto y otro control (crioconservado nueve generaciones antes) en la línea materna A. La respuesta a la selección directa por tamaño de camada fue de 0.085 gazapos destetados por generación cuando se estimó por diferencias con el grupo control y de 0.175 cuando se estimó como tendencia genética usando las predicciones de los modelos mixtos. Este resultado tan disímil, condujo a los autores a cuestionar el modelo aditivo con repetibilidad y especular que la inclusión de la dominancia y un tratamiento adecuado de la consanguinidad podrían hacer concordar las estimas de la respuesta por ambos métodos. Cabe aclarar que la respuesta hallada empleando una línea control, fue compatible con la tendencia fenotípica manifestada por el carácter a través de las generaciones. En este estudio se encontró una respuesta correlacionada

positiva y significativa entre ND con NT (0.855 ± 0.025) y NV (0.934 ± 0.014). Mínguez *et al.* (2012), encontraron correlaciones genéticas positivas (aunque bajas) entre ND y el peso al destete (0.29), el peso al sacrificio (0.13), y la ganancia media diaria (0.15).

La magnitud de la respuesta esperada a la selección puede depender del método empleado para la estimación de los valores genéticos. Armero *et al.* (1995) compararon tres métodos de predicción de la respuesta y diferentes tipos de apareamientos (dirigidos y aleatorio) en relación a la respuesta esperada para el carácter tamaño de camada al destete; los autores concluyeron que el empleo de BLUP completo (incluyendo los datos de todas las generaciones) aventaja en un 8 % en el valor de la respuesta esperada, al empleo de un Índice Familiar o el BLUP reducido (considerando datos de la generación actual y la anterior). En estudios realizados en líneas seleccionadas por tamaño de camada y ganancia de peso en simultáneo, Moura *et al.* (2001) estimaron una respuesta anual a la selección de 0.034 gazapos para NV y 0.039 para ND (ambas tendencias menos pronunciadas que las obtenidas para caracteres de crecimiento). En la línea Caldes, seleccionada hoy en día por la ganancia de peso diaria individual, no se encontró respuesta correlacionada con NT y NV, aunque sí se detectó una correlación genética de 0.65 entre el peso de la camada al destete y ND (Gómez *et al.*, 2000). Bolet y Saleil, (2002a y 2002b) informaron que las respuestas estimadas (gazapos por camada y generación) para NT y ND en la línea francesa INRA1077 fueron 0.11 y 0.08, en tanto que para la línea INRA2066 las estimaciones fueron 0.12 y 0.07, respectivamente. Ziadi *et al.* (2013) estimaron la respuesta directa y correlacionada sobre la tasa de ovulación y tamaño de camada en conejos. Hasta la generación 6, (primer período de selección) la selección se llevó a cabo por tasa de ovulación en la segunda gestación. Desde la generación 7 a la 13, se llevó a cabo una selección en dos estados. En el primer estado se seleccionaron las hembras con mayor tasa de ovulación en la segunda gestación y en el siguiente, a las hembras seleccionadas en el primer estado que mostraron mayor promedio de nacidos totales en los dos primeros partos. En el primer período se obtuvo una respuesta de 0.22 óvulos por generación, sin modificarse el número de gazapos nacidos, debido a una disminución de la supervivencia fetal. Los resultados del segundo período indicaron una mejora en la tasa de ovulación (0.19 óvulos por generación) y una respuesta correlacionada con el tamaño de camada (0.13 gazapos por generación), básicamente atribuible a una disminución de la mortalidad pre y pos implantación.

Fernández *et al.* (2010) incluyeron la componente dominante en el modelo, con el objeto de verificar si su consideración en la línea A podría justificar la sobreestimación de la respuesta estimada con modelos mixtos respecto a una línea control, reportada por García y Baselga (2002). Los autores obtuvieron una respuesta para ND de 0.1738 y concluyeron que incluir la dominancia no resolvió el problema planteado. Posteriormente, en el contexto de la ya mencionada asociación entre AE y la consanguinidad, Fernández *et al.* (2017b), propusieron incluir al AE como un efecto aleatorio en el modelo de análisis de ND en la línea A. La tendencia genética fue de 0.10 gazapos por generación (0.09 si se corrige por la depresión consanguínea), compatible con el resultado de 0.085 obtenido mediante una línea control (García y Baselga, 2002) y con la tendencia fenotípica (0.088) manifestada por el carácter ND, luego de 37 generaciones de selección. Los autores recomiendan que, en poblaciones cerradas reproductivamente, el efecto AE debe de considerarse como aleatorio ya mejora las estimaciones de la heredabilidad, depresión consanguínea y la tendencia genética. En las figuras 1 y 2, se presentan las tendencias

genéticas (aditivo), ambientales y fenotípicas de ND en la línea A, cuando el AE es incluido como fijo o aleatorio respectivamente.

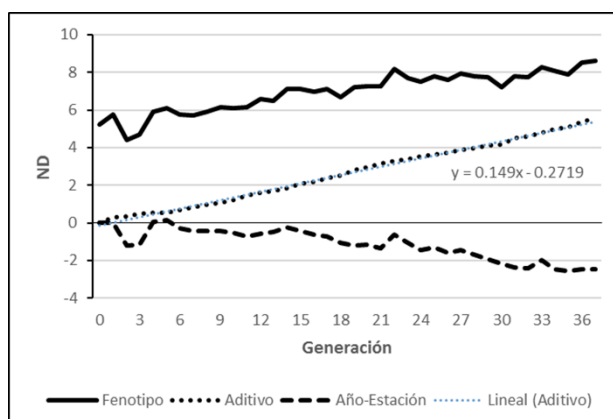


Figura 1. Tendencias fenotípica, ambientales (Año-Estación) y genética aditiva con ajuste lineal, para el carácter número de destetados (ND) en la línea A cuando el Año-Estación se considera un efecto fijo.

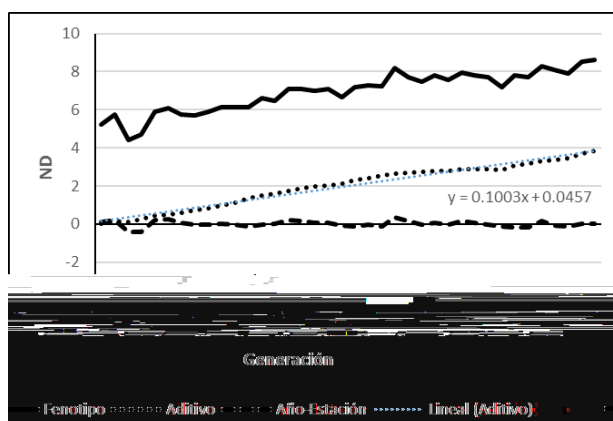


Figura 2. Tendencias fenotípica, ambientales (Año-Estación) y genética aditiva con ajuste lineal, para el carácter número de destetados (ND) en la línea A cuando el Año-Estación se considera un efecto aleatorio.

La tendencia negativa del AE en la figura 1, obedeció a que este modelo no pudo separar el efecto de este efecto con el de la consanguinidad y como consecuencia se sobreestimó la tendencia genética.

Consideraciones finales

En términos generales, la selección no es recomendada para la mejora de caracteres de baja heredabilidad. Sin embargo, las particularidades reproductivas de esta especie, sumadas a la implementación de programas de selección a largo plazo han permitido la mejora de caracteres reproductivos en líneas maternas de conejos. El desarrollo adecuado de estos programas descansa en la estimación y seguimiento a lo largo del tiempo de los parámetros genéticos abordados en este trabajo.

Bibliografía

Antonini AG, Cordiviola C. 2010. Mejoramiento genético en conejos para carne (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Basic and Applied Genetics*. 21(2):1-7

Argente MJ, Santacreu M A, Climent A, Bolet G, Blasco A. 1997. Divergent selection for uterine capacity in rabbits. *J. Anim. Sci.* 75:2350-2354.

Armero E, Baselga M, Cifre J. 1995. Selecting litter size in rabbits. Analysis of different strategies. *World Rabbit Sci.* 3:179-186.

Blasco A, Argente MJ, Haley CS, Santacreu MA. 1994. Relationships between components of litter Size in unilaterally ovariectomized and intact rabbit does. *J. Anim. Sci.* 72:3066-3072

Blasco A. 1996. Genetics of litter size and does fertility in the rabbit. En *Proc. 6th WorldRabbitCongr.*, Toulouse, France. 2:219-227.

Blasco A. 2002. La mejora genética del conejo en España en los últimos 25 años. En *XXVII Symposium de Cunicultura*, Reus, España.

Blasco A, Ortega JA, Climent A, Santacreu MA. 2005. Divergentselectionforuterinecapacity in rabbits. I. Genetic parameters and response to selection. *J. Anim. Sci.* 83:2297-2302.

Baselga M, Blasco A, Estany J. 1984. Índice de selección de caracteres reproductivos con información variable. En *Proc. 3rd World Rabbit Congr.*, Rome, Italy 1:62-65

Baselga M, García ML, Sánchez JP, Vicente JS, Lavara R. 2003. Analysis of reproductive traits in crosses among maternal lines of rabbits. *Anim.Res.* 52: 473-479.

Baselga M. 2004. Genetic improvement of meat rabbits. Programmes and diffusion. En *Proc. 8th World Rabbit Congr.*, Puebla, Mexico. 1-13.

Bolet G, Saleil G. 2002a. Strain INRA1077. En: Khalil MH, Baselga M. (Eds.). *Rabbit genetic resources in Mediterranean countries. Options méditerranéennes, SERIE B: Etudes et recherches*, Número 38, CIHEAM, Zaragoza, España. 109-116.

Bolet G, Saleil G. 2002b. Strain INRA2066. En: Khalil MH, Baselga M. (Eds.). *Rabbit genetic resources in Mediterranean countries. Options méditerranéennes, SERIE B: Etudes et recherches*, Número 38, CIHEAM, Zaragoza, España. 117-124.

Cifre J. 1997. Interés de la selección por hiperprolificidad y la crioconservación de embriones en la fundación de líneas maternas en el conejo de carne. Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Valencia, España.

Cifre J, Baselga M, García-Ximénez F, Vicente JS. 1998. Performance of a hyperprolific rabbit line I. Litter size traits. *J. Anim. Breed. Genet.*, 115: 131–138.

DalleZotte A. 2002. Perception of rabbit meat quality and major factors influencing the rabbit carcass and meat quality. *Livest. Prod. Sci* 75: 11-32.

Estany J, Baselga M, Blasco A, Camacho J. 1989. Mixed model methodology for the estimation of genetic response to selection in litter size of rabbits. *Livest. Prod. Sci.* 21:67-76.

Falconer DS, Mackay TFC. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th ed. Longman Scientific & Technical, Burnt Mill, Harlow, England.

Fernández EN, Birchmeier AM, Baselga M, García ML. 2010. Estimation of genetic parameters for litter size at weaning, including dominance effects, in a maternal line of rabbits. En 4to Congreso de Cunicultura de las Américas, Córdoba, Argentina.

Fernández E N. 2016. Estimación de efectos genéticos aditivos y no aditivos en líneas maternas de conejos. Tesis Doctoral. Departamento de Ciencia Animal Universidad Politécnica de Valencia Enero. <https://riunet.upv.es/>

Fernández EN, Legarra A, Martínez R, Sanchez JP, Baselga M. 2017a. Pedigree-based estimation of covariance between dominance deviations and additive genetic effects in closed rabbit lines considering inbreeding and using a computationally simpler equivalent model. *J Anim Breed Genet.* 134: 184–195. <https://doi.org/10.1111/jbg.12267>.

Fernández EN, Legarra A, Martínez R, Sanchez JP, Baselga M. 2017b. Role of inbreeding depression, non-inbred dominance deviations and random year-season effect in genetic trends for prolificacy in closed rabbit lines. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 134: 441-452. <https://doi.org/10.1111/jbg.12284>

Ferraz JBS, Johanson RK, Eler JP. 1991. Effect of inbreeding on reproduction traits of Californian and New Zealand White rabbits. *J. Appl. Rabbit Res.* 14:211-216

García ML, Baselga M. 2002. Estimation of genetic response to selection in litter size of rabbits using a cryopreserved control population. *Livest. Prod. Sci.* 74:45-53.

Garreau H, Piles M, Larzul C, Baselga M, Rochambeau H. de. 2004. Selection of maternal lines: last results and prospects. En *Proc. 8th World Rabbit Congr.*, Puebla, Mexico. 14-25.

Gómez EA, Rafel O, Ramón J. 2000. Preliminary genetic analysis of Caldes line: a selection experiment for a global objective. En *Proc. 7th World Rabbit Congress*, Valencia, Spain. A:417-424. Henderson C.R. (1975); Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics* 31: 423.

Lavara R, Vicente JS, Baselga M. 2011. Genetic parameter estimates for semen productive traits and growth rate of a paternal rabbit line. *J. Anim. Breed. Genet.* 128: 44–51.

Lebas F, Coudert P, Rochambeau H. de, Thebault RG. 1997. *The rabbit husbandry, Health and Production*. Animal Production and Health Series Nro 21. Disponible en www.fao.org/docrep/tl690E/tl690e07

Legarra A. 2016. Comparing estimates of genetic variance across different relationship models. *Theoretical population biology*, 107, 26-30.

Matheron G, Rouvier R. 1977. Optimisation du progrès génétique sur la prolificité chez le lapin. *Ann. Génét. Sél. Anim.* 9:393-405.

Miglior F, Szkotnicki B, Burnside EB. 1992. Analysis of levels of inbreeding and inbreeding depression in Jersey cattle. *J. Dairy Sci.* 75: 1112-1118.

Mínguez C, Sanchez J P, Ragab M, El Nagar AG, Baselga M. 2012. Growth traits in four maternal rabbit lines. *En Proc. 10 th World Rabbit Congress Sharm El-Sheikh, Egypt*, 93-96.

Misztal I, Fernando RL, Grossman M, Lawlor TJ, Lukaszewicz M. 1996. Nonadditive (nicking) effects in genetic evaluation. *Annual Report*. www.ads.uga.edu/annrpt/1996/96_121.htm

Moura ASAMT, Polastre R, Wechsler FS. 2000. Dam and litter inbreeding and environmental effects on litter performance in Botucatu rabbits. *World Rabbit Sci.* 8:151-157.

Moura ASAMT, Costa A RC, Polastre R. 2001. Variance components and response to selection for reproductive litter and growth traits through a multipurpose index. *World Rabbit Sci.* 9:77-86.

Nagy I, Gorjanc G, Curik I, Farkas J, Kiszlinger H, Szendrő Zs. 2013. The contribution of dominance and inbreeding depression in estimating variance components for litter size in Pannon White rabbits. *J. Anim. Breed. Genet.* 130: 303–311.

Parigi Bini R, Xicatto G, Cinetto M, Dalle Zotte A. 1992. Effetto dell'età e peso di macellazione e del sesso sulla qualità della carcassa e della carne cunicola. 2. Composizione chimica e qualità della carne. *Zoot.Nutr.Anim.* 18: 173-190.

Piles M, Sánchez JP, Orengo J, Rafel O, Ramon J, Baselga M. 2006. Crossbreeding parameter estimation for functional longevity in rabbits using survival analysis methodology. *J. Anim. Sci.* 84: 58–62.

Ragab M, Baselga M. 2010. Inbreeding effect on reproductive traits in four maternal lines of rabbits. *En Proc. 9th World Congr. on Genetics Applied to Livestock Production*. Leipzig, Germany. CD Com. No. 0083.

Ragab M, Baselga M. 2011. A comparison of reproductive traits of four maternal lines of rabbits selected for litter size at weaning and founded on different criteria. *Livest. Sci.* 136: 201–206.

Ragab Mohamed M 2012. Análisis Genético de Caracteres Reproductivos en Líneas Maternales de Conejo y en su Cruzamiento Dialélico. Tesis Doctoral Dpto Ciencia Animal UPV España.

Rochambeau H. de. 1988. Genetic of rabbit for wool and meat production. *En Proc. 4th World Rabbit Congr., Budapest, Hungary*. 1-68.

Rosell JM. 2000. Enfermedades del conejo Tomo I –Generalidades- Editorial Mundi Prensa Madrid. Rochambeau H. de. (1997); Genetic of the rabbit for meat production: what is new since the World Rabbit Congress held in Budapest in 1988: a review. *World Rabbit Sci.* 5:77-82.

Sánchez JP, Baselga M, Ducrocq V. 2006. Genetic and environmental correlations between longevity and litter size in rabbits. *J. Anim. Breed. Genet.* 123:180-185.

Santacreu MA. 2002. Estado y demandas actuales de los programas de mejora del conejo de carne. *I.T.E.A.* A:89-97.

Savietto D, Cervera C, Blas E, Baselga M, Larsen T, Friggens NC, Pascual JJ. 2013. Environmental sensitivity differs between rabbit lines selected for reproductive intensity and longevity. *Animal* 7:1969–1977

Sorhue GU, Akporhwarho PO, Udeh I, Mmereole FUC. 2013. Estimates of genetic parameters of litter size traits at birth and weaning in domestic rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) raised in Anwai community, South Nigeria. *Rabbit Gen.* 3(1): 7-14.

Toit J du, van Wyk JB, Maiwashe A. 2012. Assessment of inbreeding depression for functional herd life in the South African Jersey breed based on level and rate of inbreeding. *South African Journal of Animal Science* 42: No. 1.

Umari P, Kennedy BW. 1990. Mixed model methodology to estimate additive and dominance genetic values under complete dominance and inbreeding. En: *Proc. 4th World Cong. Appl. Livest. Prod.*, 13: 297-300.

Ziadi C, Mocé ML, Laborda P, Blasco A, Santacreu M A. 2013. Genetic selection for ovulation rate and litter size in rabbits: Estimation of genetic parameters and direct and correlated responses. *J. Anim. Sci.* 2013.91:3113–3120.