

## Parámetros genéticos en la varianza residual de variables de comportamiento en toros de lidia

Domínguez-Viveros, J.<sup>®</sup>

Facultad de Zootecnia y Ecología. Universidad Autónoma de Chihuahua. Chihuahua. México.

### RESUMEN

Los objetivos fueron analizar la presencia de varianza genética en la varianza residual de notas de comportamiento en Toros de Lidia. De una ganadería de lidia se analizó los residuales condicionales (RCON;  $\hat{\epsilon} = y - E[y|\alpha] = y - X\beta - Z\alpha$ ) y marginales (RMAR;  $\xi = y - E[y] = y - X\beta$ ), de las notas de tiente al caballo (n, 2369), tiente al torero (n, 1432), lidia al caballo (n, 792) y lidia al torero (n, 820); en dos bases de datos: BD1, transformación logarítmica; BD2, transformación logarítmica eliminando datos extremos ( $\bar{x} \pm 2\sigma$ ). Con el software MTDFREML se realizó un análisis multivariado (cuatro notas) dentro de tipo de residual y para cada base de datos; se calcularon las heredabilidades ( $h^2$ ) y las correlaciones genéticas (rg) a través de variables. Las  $h^2$  oscilaron entre 0.14 y 0.96, con un valor promedio de 0.58; las  $h^2$  de RMAR en la BD2 presentaron sobre estimaciones ( $> 0.78$ ). Estos resultados muestran variabilidad genética en la varianza residual y presentan la posibilidad de respuesta a la selección (canalización ambiental) para reducir la varianza ambiental. La selección para varianza residual puede mejorar la respuesta ante los conceptos de resiliencia, plasticidad, robustez y rusticidad. Las rg fueron positivas, en el intervalo de 0.01 a 0.99 y un valor promedio de 0.79; con estas rg puede haber una respuesta correlacionada en los residuales de las cuatro notas.

### Genetic parameters in the residual variance of behavioral variables in fighting bulls

### SUMMARY

The objectives were to analyze the presence of genetic variance in the residual variance of behavior notes in fighting bulls. From a livestock ranch, the conditional residuals were analyzed (RCON;  $\hat{\epsilon} = y - E[y|\alpha] = y - X\beta - Z\alpha$ ) and marginal (RMAR;  $\xi = y - E[y] = y - X\beta$ ), from the notes of horse tiente (n, 2369), foot tiente (n, 1432), horse bullfight (n, 792) and foot bullfighter (n, 820); in two databases: BD1, logarithmic transformation; BD2, logarithmic transformation eliminating extreme data ( $\bar{x} \pm 2\sigma$ ). With the MTDFREML software, a multivariate analysis (four notes) was performed within the residual type and for each database; heritability ( $h^2$ ) and genetic correlations (rg) were calculated through variables. The  $h^2$  ranged between 0.14 and 0.96, with an average value of 0.58;  $h^2$  of RMAR in BD2 presented above estimates ( $> 0.78$ ). These results show genetic variability in the residual variance and present the possibility of response to selection (environmental channeling) to reduce environmental variance. The selection for residual variance can improve the response to the concepts of resilience, plasticity, robustness and rusticity. The rg were positive, in the range of 0.01 to 0.99 and an average value of 0.79; with these rg there may be a correlated response in the residuals of the four notes.

### PALABRAS CLAVE

Canalización.  
Heredabilidad.  
Correlación genética.  
Interacción genotipo ambiente.  
Respuesta a la selección.

### ADDITIONAL KEYWORDS

Canalization.  
Heritability.  
Genetic correlation.  
Genotype environment interaction.  
Response to selection.

### INFORMATION

Cronología del artículo.  
Recibido/Received: 08.05.2019  
Aceptado/Accepted: 23.03.2019  
On-line: 15.04.2020  
Correspondencia a los autores/Contact e-mail:  
[jdominguez@uach.mx](mailto:jdominguez@uach.mx)

### INTRODUCCIÓN

En mejora genética animal, la varianza residual, así como la interacción genotipo medio ambiente, están relacionadas con la sensibilidad de los individuos para responder a los estímulos ambientales (Bodin et al., 2010). La sensibilidad macro ambiental se refiere a los cambios de la media fenotípica a través de diferentes ambientes; la sensibilidad micro ambiental se expresa por diferencias en la varianza residual, en el mismo

ambiente (SanCristobal-Gaudy et al., 1998; de Souza et al., 2018). Los factores macro ambientales suelen ser conocidos y evaluados a través de modelos estadísticos (Falconer y Mackay, 1996; Mulder, 2016); la sensibilidad micro ambiental se da por factores ambientales desconocidos, implica la modelización de la heterogeneidad de varianzas (Mulder et al., 2013) con la suposición de un control y efectos genéticos aditivos en la varianza residual (Sorensen y Waagepetersen, 2003; Hill y Mulder, 2010).

En diversas especies de interés zootécnico se ha reportado evidencia de variabilidad genética en la varianza residual de características productivas; lo cual abre la posibilidad de controlar la varianza ambiental, y su posible disminución, a través de selección (SanCristobal-Gaudy et al., 2001; Ibáñez-Escriche et al., 2008; Mulder et al., 2009; Neves et al., 2011; Blasco et al., 2017; Lung et al., 2017). La selección para reducir la varianza, denominada canalización ambiental, se enfoca hacia un fenotipo óptimo y homogeneidad en la producción (Gutiérrez et al., 2006; Mulder et al., 2008; Fina et al., 2013); este tipo de selección ocurre en poblaciones naturales como un mecanismo de adaptación y evolución a los cambios ambientales (Wagner et al., 1997).

En la ganadería de lidia, los objetivos de selección están en función del desempeño del toro durante la lidia, valorando caracteres de comportamiento como agresividad y bravura, los cuales han diferenciado y caracterizado a esta raza de bovinos. A la lidia solo se envían los machos y los criadores evalúan el desempeño del toro con dos notas de comportamiento: la lidia al caballo, que se refiere a la embestida sobre el caballo y la respuesta a la pulla; y la lidia al torero, que resume el comportamiento y desenvolvimiento del toro con relación al torero (Domínguez-Viveros et al., 2018). Además, realizan una prueba de comportamiento en la ganadería, llamada tiente, donde evalúan el comportamiento de machos y hembras al caballo y al torero, seleccionan los futuros reproductores, así como los toros que enviarán a los diferentes festejos o corridas (Domínguez-Viveros et al., 2014).

La selección por canalización sería de trascendencia en la ganadería de lidia dado que: a) si la varianza residual está parcialmente bajo control genético, las predicciones de la respuesta a la selección basadas en los modelos clásicos pueden ser inexactas; b) solo se envían a las corridas aquellos individuos con notas sobre salientes, y gran cantidad de prospectos son desechados por no cumplir un comportamiento o fenotipo óptimo; c) el desempeño del toro puede estar influenciado por factores genéticos o ambientales no incluidos en los modelos estadísticos; d) la selección para reducir la variación ambiental produciría animales que se adapten mejor a su entorno, que es una definición de bienestar animal. Con base en lo anterior, los objetivos del presente estudio fueron analizar la presencia de varianza genética en la varianza residual de las notas de tiente y de lidia.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizó los residuales de las notas de tiente al caballo (TC), tiente al torero (TT), lidia al caballo (LC) y lidia al torero (LT) de una ganadería de lidia mexicana (Los Encinos) ubicada en el estado de Querétaro. Datos de origen, ubicación, sistema de producción, estructura de la población y de la base de datos, fueron reportados por Domínguez-Viveros et al. (2010) y Domínguez-Viveros et al. (2014). Para cada nota de tiente y de lidia se estimaron dos tipos de residuales (Singer et al., 2018): condicionales (RCON;  $\hat{e} = y - E[y|a] = y - X\beta - Za$ ) y marginales (RMAR;  $\hat{\zeta} = y - E[y] = y - X\beta$ ). Se editaron dos bases de datos: BD1, transformación con base en el logaritmo ( $\log(\hat{e}^2)$  y  $\log(\hat{\zeta}^2)$ ); BD2, a partir de la transfor-

mación logarítmica, se descartó los datos que estuvieran fuera del intervalo  $\bar{x} \pm 2\sigma$ . La BD2 se generó dado que la transformación logarítmica presentó distribuciones asimétricas; en el **Tabla I**, se presentan los estadísticos descriptivos para las bases de datos analizadas. Bajo ciertas condiciones un toro de lidia puede presentar un comportamiento extremo, asociado a su potencial o efectos genéticos no contemplados en los modelos, lo cual sugiere el uso de residuos con distribución normal asimétrica (Stranden y Gianola, 1999; Varona et al., 2006), motivo por el cual se analizó la BD1.

**Estimación de componentes de varianza y parámetros genéticos.** Los análisis estadísticos se realizaron con la metodología de modelos mixtos utilizando el software MTDFREML, a través de máxima verosimilitud restringida, sin uso de derivadas y multivariado (Boldman et al., 1995). Se realizó un análisis multivariado (las cuatro notas a la vez) dentro de tipo de residual, y para cada base de datos, a partir del siguiente modelo mixto:  $y = Xb + Za + e$ ; donde  $y$  es el vector de residuales para cada nota de tiente o de lidia;  $b$  es el vector de efectos fijos, que incluyó los grupos contemporáneos definidos por la combinación de sexo, año y época de nacimiento, más la covariable lineal y cuadrática de edad del individuo a la tiente o lidia;  $a$  es el vector de efectos aleatorios, genéticos aditivos directos;  $e$  es el vector de residuales aleatorios;  $X$  y  $Z$  son matrices de incidencia que relacionan a las observaciones en  $y$  con los respectivos efectos. Las suposiciones del modelo fueron:  $E[y]=X\beta$ ,  $E[a]=0$  y  $E[e]=0$ ; la matriz de varianzas y covarianzas fue:

$$\begin{bmatrix} \alpha_i \\ \alpha_j \\ e_i \\ e_j \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_{ai}^2 & A\sigma_{aiaj} & 0 & 0 \\ A\sigma_{aiaj} & A\sigma_{aj}^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \sigma_{ei}^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \sigma_{ej}^2 \end{bmatrix}$$

donde:  $A$  = matriz de parentesco entre los animales del pedigrí, conformada por 6542 individuos;  $\sigma_{ai}^2$  = varianzas de efectos genéticos aditivos directos;  $\sigma_{aiaj}$  = covarianzas entre efectos genéticos aditivos directos;  $\sigma_{ei}^2$  = varianzas residuales; se calcularon las heredabilidades ( $h^2$ ) directas para cada variable, así como las correlaciones genéticas ( $r_g$ ).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el **Tabla II** se presentan las estimaciones de  $h^2$  y  $r_g$  para las dos bases de datos a través de las cuatro variables analizadas. Las  $h^2$  oscilaron entre 0.14 y 0.96, con un valor promedio de 0.58; las  $h^2$  de los RMAR en la BD2 presentaron sobre estimaciones, con valores superiores a 0.78. Estos resultados muestran variabilidad genética en la varianza residual y presentan la posibilidad de plantear esquemas de selección canalizada en las variables analizadas. Los residuos muestran la variabilidad de la variable respuesta que no explica el modelo; lo RMAR, presentan la variabilidad de la variable respuesta dado los efectos fijos no considerados en el modelo; los RCON, están en función de los efectos fijos y aleatorios no considerados en los modelos (Singer et al., 2018); ambos, identifican datos extremos en función de las variables analizadas.

Las  $r_g$  del presente estudio (Tabla II) fueron positivas, en el intervalo de 0.01 a 0.99 y un valor promedio de 0.79; con las  $r_g$  del presente análisis, puede haber una respuesta correlacionada en los residuales (canalización genética) de las cuatro notas de comportamiento evaluadas. No se observó una directriz, o patrón de diferenciación, en la estimación de parámetros genéticos (Tabla II) a través de las bases de datos analizadas. El uso de distribución asimétrica puede afectar la predicción de valores genéticos y jerarquización de la población, pero no influye en la estimación de parámetros genéticos (Varona et al., 2006).

## DISCUSIÓN

En estudios previos, Domínguez-Viveros et al. (2014) reportaron heredabilidades de 0.30, 0.32, 0.09 y 0.18 para TC, TT, LC y LT, respectivamente; con el planteamiento de una posible respuesta a la selección, o cambios genéticos, en función de las medias fenotípicas. Estimaciones de  $h^2$  para varianza residual: Mulder et al. (2009) reportaron estimaciones de 0.23 a 0.34 para peso vivo en aves; Gutiérrez et al. (2006) para variables reproductivas y de crecimiento en ratones, publicaron estimaciones de  $h^2$  en el intervalo de 0.03 a 0.14; para

**Tabla I.** Estadísticos descriptivos de los residuales analizados (Descriptive statistics of the residuals analyzed).

†Notas	§Item	Residuales de la BD1 <sup>¶</sup>		Residuales de la BD2 <sup>¶</sup>	
		*RCON	*RMAR	*RCON	*RMAR
TC	Med ± D.E.	-0.220 ± 0.88	-0.168 ± 1.40	-0.092 ± 0.66	0.434 ± 0.39
	Mín / Máx	-6.00 / 1.19	-3.24 / 1.21	-1.97 / 1.19	-0.02 / 1.21
	Simetría	-1.684	-1.567	-0.729	0.065
	n	2,369	2,369	2,257	1,981
TT	Med ± D.E.	-0.195 ± 0.94	0.095 ± 1.13	-0.043 ± 0.69	0.506 ± 0.39
	Mín / Máx	-5.39 / 1.32	-2.69 / 1.21	-2.06 / 1.32	-0.04 / 1.21
	Simetría	-1.563	-1.789	-0.763	-0.132
	n	1,432	1,432	1,355	1,248
LC	Med ± D.E.	-0.252 ± 0.89	0.061 ± 0.74	-0.129 ± 0.67	0.061 ± 0.74
	Mín / Máx	-5.39 / 1.19	-1.28 / 1.25	-2.02 / 1.19	-1.28 / 1.25
	Simetría	-1.694	-0.818	-0.720	-0.818
	n	792	792	757	792
LT	Med ± D.E.	-0.070 ± 0.86	0.167 ± 0.84	0.050 ± 0.64	0.473 ± 0.42
	Mín / Máx	-5.04 / 1.12	-1.67 / 1.23	-1.77 / 1.12	-0.13 / 1.24
	Simetría	-1.769	-1.244	-0.832	-0.252
	n	820	820	783	703

†Notas: TC, tiente al caballo; TT, tiente al torero; LC, lidia al caballo; LT, lidia al torero. \*RCON residuales condicionales, \*RMAR residuales marginales. §Item: Med ± D.E. valor promedio ± desviación estándar; Mín / Máx, valores mínimos y máximos; n, número de datos. Simetría, correspondiente a la distribución normal de los datos. ¶Base de datos: BD1, residuales ajustados con logaritmos; BD2, residuales ajustados con logaritmo en el intervalo de  $\bar{x} \pm 2\sigma$ .

**Tabla II.** Estimaciones de heredabilidad (sobre la diagonal) y correlaciones genéticas (bajo la diagonal) para las notas de tiente y de lidia evaluadas (Heritability estimates (on the diagonal) and genetic correlations (below the diagonal) for the grouping and dealing notes evaluated).

†Residuo	§Notas	¶BD1				¶BD2			
		TC	TT	LC	LT	TC	TT	LC	LT
RCON	TC	0.28				0.19			
	TT	0.95	0.81			0.92	0.34		
	LC	0.92	0.97	0.71		0.98	0.97	0.14	
	LT	0.77	0.86	0.71	0.53	0.85	0.99	0.93	0.63
RMAR	TC	0.32				0.95			
	TT	0.98	0.66			0.85	0.94		
	LC	0.98	0.99	0.71		0.26	0.02	0.95	
	LT	0.91	0.97	0.98	0.32	0.50	0.87	0.01	0.78

§Notas: TC, tiente al caballo; TT, tiente al torero; LC, lidia al caballo; LT, lidia al torero. †RCON, residuales condicionales y RMAR, residuales marginales. ¶Base de datos: BD1, residuales ajustados con logaritmos; BD2, residuales ajustados con logaritmo, en el intervalo de  $(x) \pm 2\sigma$ .

producción de leche de búfalas, Barrera-Rivera et al. (2017) obtuvieron  $h^2$  de 0.13; en 15 variables productivas de bovinos Nelore, Neves et al. (2011) reportaron estimaciones en el intervalo de 0.0042 a 0.099 y un valor promedio de 0.022; Fina et al. (2013) evaluando el peso al nacer en bovinos Pirineus publicaron  $h^2$  de 0.44 para varianza residual. Estos estudios afines, respaldan la existencia de efectos genéticos aditivos en la varianza residual.

La selección para varianza residual mejora la respuesta ante perturbaciones ambientales, denominada resiliencia (Mulder, 2016; Blasco, 2017); en Toros de Lidia, la resiliencia puede definir la capacidad del toro para afrontar las perturbaciones en el ambiente durante la tiente o lidia, manteniendo un rendimiento o desempeño adecuado o sobre saliente. La interacción genotipo medio ambiente, denominada plasticidad, ha sido descrita y evaluada por Menéndez-Buxadera et al. (2017) con datos de bravura en ganaderías de lidia de España. La canalización ambiental puede ser una opción para esquemas de selección en atención a la plasticidad; a partir de un índice de selección con base en residuales se puede buscar un comportamiento óptimo en dos o más ambientes. La canalización ambiental también puede inferir en los conceptos de robustez y rusticidad (Sauvant y Martin, 2010); la rusticidad ha caracterizado al toro de lidia, con la capacidad de adaptarse y mantenerse en diferentes regiones agroecológicas de todo México, con el mínimo manejo y resistencia a enfermedades, lo cual lo posiciona como un recurso genético de importancia; la robustez se puede definir como la capacidad del toro de lidia para alcanzar un buen comportamiento soportando un cierto nivel de estrés, los criterios de selección incluyen características funcionales y de integridad física; la diferencia con rusticidad, señala que los individuos rústicos no tienen por qué mantener un elevado nivel productivo.

## CONCLUSIONES

Se evaluó la varianza genética en la varianza residual, los resultados sugieren la acción de efectos genéticos aditivos y dado la magnitud en las estimaciones de heredabilidad, puede ser utilizada en esquemas de selección; con base en las correlaciones genéticas, puede haber una respuesta correlacionada (canalización genética) a través de residuales. La uniformidad en las notas de comportamiento evaluadas puede definirse como un objetivo de selección, implementando criterios de selección con base en una varianza residual menor.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece al propietario de la ganadería Los Encinos, proporcionar la base de datos productiva y genética para este tipo de estudios.

## BIBLIOGRAFÍA

Barrera-Rivera, DC, Cerón-Rodríguez, MF & Corrales-Álvarez JD 2017, 'Parámetros genéticos asociados a la varianza residual de la producción de leche en búfalas de doble propósito en Colombia', *Livestock Research for Rural Development*, Vol 29, Article #200

Blasco, A, Martínez-Alvarado, M, García, M, Ibáñez-Escriche, N & Argente M 2017, 'Selection for environmental variance of litter size in rabbits', *Genetic Selection Evolution*, vol. 49, pp. 48-55.

Bodin, L, Bolet, G, Garcia, M, Garreau, H, Larzul, C & David, I 2010, 'Robustesse et canalisation: vision de généticiens', *INRA Productions Animales*, vol. 23, pp. 11-22.

Boldman, KG, Kriese, LA, Van Vleck, DL, Van Tassell, CP & Kachman, SD 1995, 'A Manual for use of MTDFREML. A set of programs to obtain estimates of variances and covariances (Draft)', USDA. ARS. USA. 114 p.

de Souza, ILH, Arend MH, de Rezende NHE & Carvalheiro, R 2018, 'Genomic regions underlying uniformity of yearling weight in Nellore cattle evaluated under different response variables', *Genomics*, vol. 19, pp. 619-631.

Domínguez-Viveros, J, Rodríguez-Almeida, FA, Núñez-Domínguez, R, Ramírez-Valverde, R, Ortega-Gutiérrez, JÁ & Ruiz-Flores, A 2010, 'Análisis del pedigrí y efectos de consanguinidad en el comportamiento del ganado de lidia mexicano', *Archivos de Zootecnia*, vol. 59, pp. 63-72.

Domínguez-Viveros, J, Rodríguez-Almeida, FA, Núñez-Domínguez, R, Ramírez-Valverde, R & Ruiz-Flores, A 2014, 'Parámetros genéticos y tendencias genéticas para características de comportamiento en ganaderías de lidia mexicanas', *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, vol. 5, pp. 261-271.

Domínguez-Viveros, J, Rodríguez-Almeida, FA, Callejas-Juárez, N, Aguilar-Palma, NG & Ortega-Gutiérrez JA 2018, 'Construcción de un índice de selección para rasgos de comportamiento en Toros de Lidia', *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, vol. 9, pp. 636-645.

Falconer, DS & Mackay TFC 1996, 'Introduction to quantitative genetics', Fourth edition. Prentice Hall. London, England. 450 p.

Fina, M, Ibáñez-Escriche, N, Piedrafita, J & Casellas, J 2013, 'Canalization analysis of birth weight in Bruna de los Pirineus beef cattle', *Journal of Animal Science*, vol. 91, pp. 3070-3078.

Gutiérrez, JP, Nieto, B, Piqueras, P, Ibáñez, N & Salgado C 2006, 'Genetic parameters for canalisation analysis of litter size and litter weight traits at birth in mice', *Genetic Selection Evolution*, vol. 38, pp. 445-462.

Hill, W & Mulder HA, 2010, 'Genetic analysis of environmental variation', *Genetic Research*, vol. 92, pp. 381-395.

Ibáñez-Escriche, N, Varona, L, Sorensen, D & Noguera, JL 2008, 'A study of heterogeneity of environmental variance for slaughter weight in pigs', *Animal*, vol. 2, pp. 19-26.

lung, LH, Neves, HHR, Mulder, HA & Carvalheiro, R 2017, 'Genetic control of residual variance of yearling weight in Nellore beef cattle', *Journal of Animal Science*, vol. 95, pp. 1425-1433.

Menéndez-Buxadera, A, Cortés, O & Cañón J 2017, 'Genetic (co) variance and plasticity of behavioural traits in lidia bovine breed', *Italian Journal of Animal Science*, vol. 16, pp. 208-216.

Mulder, HA 2016, 'Genomic selection improves response to selection in resilience by exploiting genotype by environment interactions', *Frontiers in Genetics*, vol. 7, pp. 178-188.

Mulder, HA, Ronnegard, L, Freddy FW, Veerkamp, RF & Strandberg E 2013, 'Estimation of genetic variance for macro and micro environmental sensitivity using double hierarchical generalized linear models', *Genetics Selection Evolution*, vol. 45, pp. 23-36.

Mulder, HA, Bijma, P & Hill, WG 2008, 'Selection for uniformity in livestock by exploiting genetic heterogeneity of residual variance', *Genetics Selection Evolution*, vol. 40, pp. 37-59.

Mulder, HA, Hill, WG, Vereijken, A & Veerkamp RF 2009, 'Estimation of genetic variation in residual variance in female and male broiler chickens', *Animal*, vol. 3, pp. 1673-1680.

Neves, HHR, Carvalheiro, R, Roso, VM & Queiroz SA 2011, 'Genetic variability of residual variance of production traits in Nellore beef cattle', *Livestock Science*, vol. 142, pp. 164-169.

SanCristobal-Gaudy, M, Elsen, JM, Bodin, L & Chevalet, C 1998, 'Prediction of the response to a selection for canalisation of a continuous trait in animal breeding', *Genetics Selection Evolution*, vol. 30, pp. 423-451.

- SanCristobal-Gaudy, M, Bodin, L, Elsen, JM & Chevalet, C 2001, 'Genetic components of litter size variability in sheep', *Genetics Selection Evolution*, vol. 33, pp. 249-271.
- Sauvant, D & Martin O 2010, 'Robustesse, rusticité, flexibilité, plasticité... les nouveaux critères de qualité des animaux et des systèmes d'élevage: définitions systémique et biologique des différents concepts', *INRA Productions Animales*, vol. 23, pp. 5-10.
- Singer, JL, Nobre, JS & Rocha, FM 2018, 'Análise de dados longitudinais', Versão parcial preliminar. São Paulo, Brasil. 312 p.
- Sorensen, D & Waagepetersen R 2003, 'Normal linear models with genetically structured residual variance: a case study', *Genetic Research*, vol. 82, pp. 202-222.
- Strandén, I & Gianola D 1999, 'Mixed effects linear models with t-distributions for quantitative genetic analysis: a Bayesian approach', *Genetics Selection Evolution*, vol. 31, pp. 25-42.
- Varona, L, Ibáñez, N, Pena, RN, Noguera, JL & Quintanilla R, 2006, '¿Es razonable un residuo simétrico?', *Información Técnica Económica Agraria*, vol. 102, pp. 98-102.
- Wagner, GP, Booth, G & Bagheri-Chaichian H 1997, 'A population genetic theory of canalization', *Evolution*, vol. 51, pp. 329-347.