

ESTUDIO DE LA PROLIFICIDAD EN LOS CRUZAMIENTOS REALIZADOS ENTRE LINEAS DIVERGENTES DE SELECCION EN EL RATON

(STUDY OF THE LITTER SIZE IN CROSSES BETWEEN DIVERGENTLY SELECTED LINES OF MICE)

Por Y. Bayón *
F. Fuente *
y F. San Primitivo *

Palabras clave: prolificidad, cruzamientos, ratón.
Keywords: litter size, crosses, mice.

SUMMARY

A study of litter size traits in crosses between divergently selected lines of mice was performed. Two lines had been selected for increased (W+) and decreased (W-) 6-week body weight. Two lines had been selected for large (L+) and small (L-) size of the first three litters.

Direct and maternal genetic effects, as well as heterosis were analyzed for the traits first litter size and size of the first three litters (TN-3). Results indicate that additive and non-additive genetic effects estimated for the trait TN-3 are in agreement with those usually obtained for first litter size.

RESUMEN

Se realizó un estudio de la prolificidad en los cruzamientos programados entre líneas de ratón seleccionadas en dirección divergente. Dos líneas habían sido seleccionadas para aumentar (W+) y disminuir (W-) el peso corporal a los 42 días. Otras dos líneas habían sido seleccionadas para aumentar (L+) y disminuir (L-) el tamaño de las tres primeras camadas.

* Dpto. Producción Animal. Universidad de León.

An. Fac. Vet. León. 1989, 35, 15-29

Se analizaron los efectos genéticos directo, materno y de heterosis para los caracteres tamaño de la primera camada y tamaño de las tres primeras camadas (TN-3). Los resultados parecen indicar que los efectos genéticos aditivos y no aditivos para el carácter TN-3 se encuentran en la línea de los obtenidos generalmente para el tamaño de la primera camada.

INTRODUCCION

Según indican la mayoría de los autores el tamaño de la camada en las especies polítopas está determinado fundamentalmente por el genotipo de la madre y en menor medida por el genotipo de los componentes de la camada, mientras que el padre parece tener poca influencia sobre este carácter. La descomposición de los efectos genéticos del tamaño de la camada en sus componentes directo y materno corroboran esta afirmación. Por otra parte los análisis de la heterosis indican la existencia de un cierto efecto no aditivo para este carácter.

Se habían obtenido cuatro líneas seleccionadas en dirección divergente para el peso corporal y para la prolificidad en el ratón. A partir de una población inicial se diferenciaron cinco líneas de las cuales dos fueron seleccionadas para incrementar (W+) y disminuir (W-) el peso corporal a los 42 días, dos fueron seleccionadas para incrementar (L+) y disminuir (L-) el tamaño de las tres primeras camadas (TN-3) y una línea, C, fue mantenida como testigo, sin seleccionar. Las características experimentales, así como los resultados obtenidos en el proceso de selección han sido descritos en trabajos anteriores^{3, 4}.

A partir de estas líneas se programaron una serie de cruzamientos que nos permitieran analizar los efectos genéticos directo, materno y de heterosis para los caracteres tamaño de la primera camada y tamaño de las tres primeras camadas. La principal característica diferencial del experimento se centra en el carácter analizado y objeto de selección (TN-3) frente a los experimentos de selección llevados a cabo generalmente en base al tamaño de la primera camada.

MATERIAL Y METODOS

Metodología experimental

Una vez detenido el proceso de selección se realizaron una serie de cruzamientos entre las líneas que se habían diferenciado mediante selección divergente. Por una parte se efectuaron cruzamientos entre las líneas L+ y L- y por otro lado se cruzaron las líneas W+ y W-. Dadas las características peculiares de ambos caracteres los cruzamientos programados fueron algo diferentes en ambos casos, tal y como se describe a continuación.

1.- Líneas seleccionadas para prolificidad

Después de trece generaciones de selección para el carácter TN-3 se realizó el cruzamiento recíproco de ambas líneas ascendente y descendente. Cada tipo de cruzamiento (L- x L+ y L+ x L-) estuvo formado por 40 parejas. La elección de los machos y las hembras se realizó al azar, procurando que cada camada estuviera representada por un

macho y una hembra. Paralelamente se mantuvieron sin seleccionar las líneas L+ y L- (veinticinco parejas por línea), así como la línea testigo, C (40 parejas).

Una vez obtenidos los descendientes (F1), de esta primera generación de cruzamientos, se programó un sistema de apareamientos en el que ambos tipos de hembra híbrida L-L+ y L+L- fueron apareados con todos los tipos genotípicos existentes de machos. Los cruzamientos programados fueron:

Padre		Madre	Padre		Madre
L-L+	x	L-L+	L-L+	x	L+L-
L+L-	x	L-L+	L+L-	x	L+L-
L+	x	L-L+	L+	x	L+L-
L-	x	L-L+	L-	x	L+L-

Cada uno de los tipos de apareamiento citados estuvo constituido por diez parejas. El número de hembras utilizadas de cada tipo fue, pues, 40 hembras híbridas L+L- y 40 hembras L-L+. En esta generación se mantuvieron, además, las líneas L+ y L-, sin seleccionar (veinticinco parejas por línea) y la línea C (40 parejas).

2.- Líneas seleccionadas para peso

Después de quince generaciones de selección para el carácter peso corporal a los 42 días, se procedió a efectuar el cruzamiento recíproco de ambas líneas W+ y W-. Cada uno de los dos cruzamientos (W- x W+ y W+ x W-) estuvo representado por 40 parejas. De forma simultánea se mantuvieron sin seleccionar ambas líneas W+ y W- (veinticinco parejas por línea), así como la línea testigo (40 parejas).

Utilizando los descendientes híbridos F1, así como los pertenecientes a ambas líneas W+ y W- se programó un sistema de cruzamientos que permitiera el mayor número posible de combinaciones genéticas. Los apareamientos realizados fueron:

Padre		Madre	Padre		Madre
W+W-	x	W-W+	W+W-	x	W+
W-W+	x	W+W-	W-	x	W-W+
W+	x	W-W+	W-W+	x	W-
W-W+	x	W+	W-	x	W+W-
W+	x	W+W-	W+W-	x	W-

Cada tipo de apareamiento estuvo constituido por un total de quince parejas. Simultáneamente, se mantuvieron sin seleccionar las líneas W+ y W-, así como la línea C, con quince parejas por línea.

Metodología estadística

Se llevó a cabo la descomposición de los distintos tipos genéticos obtenidos mediante los cruzamientos, en función de los efectos genéticos definidos por Dickerson⁷, tal y como figura en la tabla 1.

TABLA 1
Descomposición de los tipos genéticos según los parámetros de Dickerson ⁷

Tipo genético		Parámetros						
Padre	Madre	μ	g (D)		g (M)		h (D)	h (M)
			+	-	+	-		
+	+	1	1	0	1	0	0	0
-	-	1	0	1	0	1	0	0
-	+	1	1/2	1/2	1	0	1	0
+	-	1	1/2	1/2	0	1	1	0
(-+)	(+-)	1	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1
(+-)	(-+)	"	"	"	"	"	"	"
(-+)	(+-)	"	"	"	"	"	"	"
(+-)	(-+)	"	"	"	"	"	"	"
+	(+-)	1	3/4	1/4	1/2	1/2	1/2	1
+	(+-)	"	"	"	"	"	"	"
-	(+-)	1	1/4	3/4	1/2	1/2	1/2	1
-	(+-)	"	"	"	"	"	"	"
(-+)	+	1	3/4	1/4	1	0	1/2	0
(+-)	+	"	"	"	"	"	"	"
(-+)	-	1	1/4	3/4	0	1	1/2	0
(+-)	-	"	"	"	"	"	"	"

Los efectos genéticos directos, g(D), y maternos, g(M), así como los de heterosis directa, h(D) y heterosis materna, h(M), fueron estimados igualando los valores medios observados en los diferentes cruzamientos a su descomposición teórica siguiendo la metodología de Foulley y Lefort ¹², con las limitaciones adecuadas para los parámetros que se calculan: $\sum g(D) = 0$ y $\sum g(M) = 0$.

El análisis realizado fue ligeramente distinto entre las líneas seleccionadas para el peso y las seleccionadas para prolificidad, dadas las peculiaridades propias de cada uno de los caracteres, que motivaron la diferente estructuración de los cruzamientos realizados. Los tipos genéticos incluidos en cada uno de los dos tipos de análisis se presentan en la tabla 2.

RESULTADOS

Se analizan, a continuación, los efectos genéticos en la primera y segunda generación de cruzamientos (F1 y F2), para los caracteres de prolificidad que se indican:

- Tamaño de las tres primeras camadas (TN-3).
- Tamaño de la primera camada.

TABLA 2
Tipos genéticos incluidos en cada análisis

A) Líneas seleccionadas para el peso corporal		B) Líneas seleccionadas para prolificidad corporal	
Tipo genético		Tipo genético	
Padre	Madre	Padre	Madre
+	+	+	+
-	-	-	-
(-+)	(+-)	-	+
(+-)	(-+)	+	-
(-+)	(+-)	(-+)	(+-)
(+-)	(-+)	(-+)	(+-)
+	(+-)	(-+)	(+-)
+	(+-)	(-+)	(+-)
-	(+-)	+	(+-)
-	(+-)	+	(+-)
(-+)	+	-	(+-)
(+-)	+	-	(+-)
(-+)	-	(-+)	(+-)
(+-)	-	(-+)	(+-)

TABLA 3
Medias del tamaño de las tres primeras camadas en las líneas L+, L- y sus cruzamientos

Padre	Madre	Gen. P	Gen. F1	Gen F.2
L+	L+	34,73	34,61	34,33
L-	L-	27,53	25,94	28,23
L-	L+		37,19	
L+	L-		27,77	
L-L+	L-L+			35,80
L+L-	"			38,50
L+	"			33,89
L-	"			34,56
L-L+	L+L-			31,00
L+L-	"			34,50
L+	"			34,56
L-	"			31,63

1.- Líneas L+ y L-

1.a.- Tamaño de las tres primeras camadas

Las medias del tamaño de las tres primeras camadas en las líneas L+ y L-, al término del proceso de selección, así como las de sus cruzamientos, se incluyen en la tabla 3 y se representan en la figura 1. Para todos los cruzamientos que se indican, el tipo genético que se incluye en primer lugar representa al padre, correspondiendo el segundo a la madre.

En la tabla 4 se muestran los efectos genéticos directo, materno y de heterosis estimados en la primera y segunda generación de cruzamientos. Los valores estimados para el efecto genético directo, g(D), genético materno, g(M), de heterosis directa, h(D), y de heterosis materna, h(M), se indican tanto en unidades absolutas como porcentualmente, expresados en ambos casos como desviación de la media poblacional. Los valores estimados en cada caso, para los efectos genéticos directo y materno presentan un signo positivo o negativo, según que favorezcan a la línea ascendente o descendente, respectivamente.

TABLA 4
Efectos genéticos calculados para el tamaño de las tres primeras camadas en los cruzamientos de las líneas L+ y L-

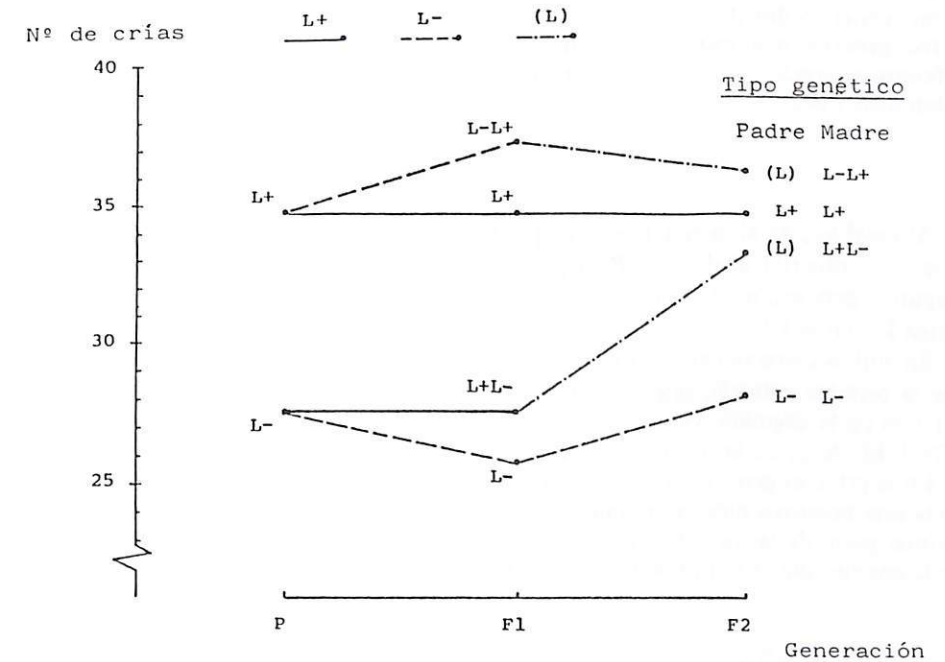
	Gen. F1		Gen. F2	
	N.º crías	%	N.º crías	%
Media	30,28	-	31,28	-
Efec. genético directo	-0,37	-1,24%	1,13	3,61%
Efec. genético materno	4,71	15,56%	4,71	15,06%
Heterosis directa	2,20	7,28%	2,20	7,05%
Heterosis materna	-	-	-0,02	-0,07%

Los valores obtenidos del efecto genético materno para este carácter fueron 15,56% y 15,06% en la F1 y la F2, respectivamente, muy superiores a los correspondientes para el efecto genético directo.

Estos últimos mostraron una dirección opuesta en ambas generaciones, detectándose un efecto a favor de la línea L- o de la L+ según que la estimación se efectuase en la F1 o en la F2. Así, el efecto genético directo fue de -1,24% en la F1 y de 3,61% en la F2.

El elevado efecto genético materno detectado para el tamaño de las tres primeras camadas, aparece reflejado en la figura 1. En ella se puede observar cómo el cruzamiento recíproco de las líneas L+ y L- apenas redujo, en la primera generación de hibridación, la divergencia existente para este carácter entre las líneas seleccionadas. De esta forma, el tamaño de las tres primeras camadas pareció estar determinado más por el genotipo de la hembra que por el de las crías.

En ambas generaciones se encontró efecto de heterosis directa para el carácter TN-3, con unos valores de 7,28% y 7,05% en la F1 y F2, respectivamente. Esta heterosis directa se puede apreciar en la Figura 1. Así, en la primera generación se observa que el tamaño de la camada de las hembras de línea pura (L+ y L-) es más elevado cuando



(1).- El punto de origen de cada recta indica la clase genética de la madre y el tipo de trazo la que corresponde al padre.
(L).- Representa el promedio obtenido para los tipos genéticos: L+, L-, L-L+ y L+L-.

Fig. 1.- Medias del tamaño de las tres primeras camadas en las líneas L+, L- y sus cruzamientos.

los descendientes son híbridos que cuando no lo son. Por lo que se refiere a la heterosis materna, no se detectó efecto alguno sobre este carácter.

1.b.- Tamaño de la primera camada

Las medias del número de ratones nacidos en el primer parto en las líneas L+, L- y sus cruzamientos se representan en la figura 2. Los efectos genéticos directo, materno y de heterosis se presentan en la tabla 5, para la primera y segunda generación de cruzamientos.

TABLA 5
Efectos genéticos calculados para el tamaño de la primera camada en los cruzamientos de las líneas L+ y L-

	Gen. F1		Gen. F2	
	N.º crías	%	N.º crías	%
Media	10,58	—	10,18	—
Efec. genético directo	0,63	5,91%	-0,45	-4,42%
Efec. genético materno	0,95	9,03%	0,95	9,39%
Heterosis directa	1,14	10,73%	1,13	11,11%
Heterosis materna	—	—	0,09	0,88%

Al igual que en el caso del carácter TN-3, el efecto genético materno (9,03% y 9,39%) fue muy superior al directo. Para este último se obtuvieron valores muy diferentes según la generación, de manera que este efecto favoreció a la línea L+ en la F1 y a la línea L- en la F2.

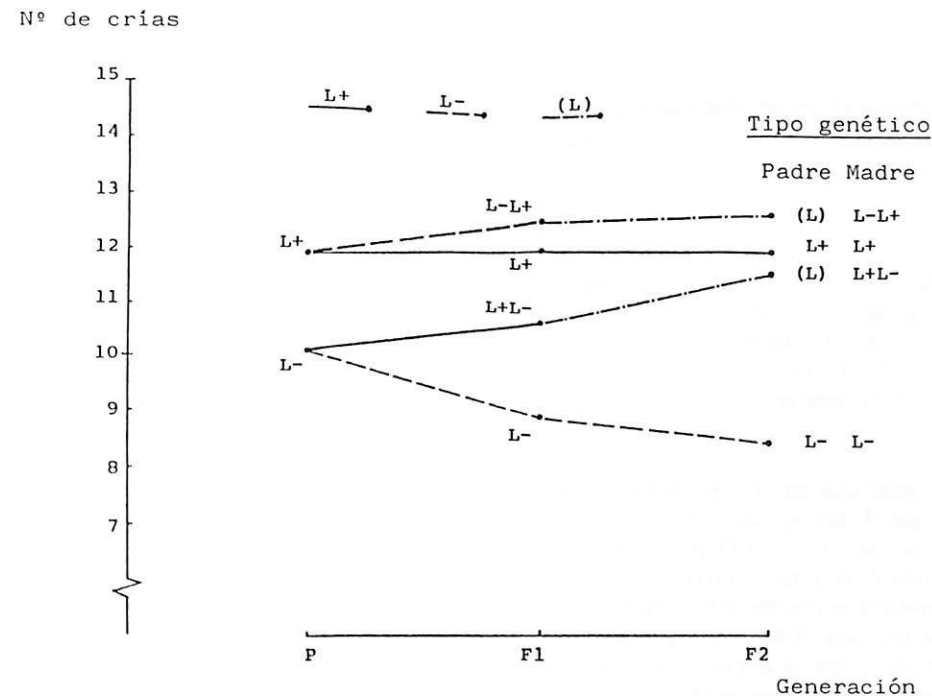
En ambos casos se detectó un considerable grado de heterosis directa para el tamaño de la primera camada, que se estimó en un 10,73% en la primera generación y un 11,15% en la segunda, valores ligeramente superiores a los obtenidos para el carácter TN-3. El efecto de la heterosis materna fue muy pequeño (0,88%).

En la primera generación de cruzamientos, representada en la Figura 2, queda reflejada esta heterosis directa. Se puede observar que el número de ratones nacidos en el primer parto de las hembras L+ y L-, fue más elevado cuando éstos procedían de un cruzamiento que en el caso en que ambos padres pertenecían a la misma línea.

2.- Líneas W+ y W-

2.a.- Tamaño de las tres primeras camadas

Las medias del número de descendientes nacidos en los tres primeros partos, para las líneas W+, W- y sus cruzamientos se incluyen en la Tabla 6 y se representan en la Figura 3. Los efectos genéticos directo, materno y de heterosis estimados en la primera y segunda generación de cruzamientos se presentan en la Tabla 7.



(1).- Ver figura 1.

(L).- Representa el promedio obtenido para los tipos genéticos: L+, L-, L-L+ y L+L-.

Figura 2.- Medias del tamaño de la primera camada en las líneas L+, L- y sus cruzamientos.

TABLA 6

Medias del tamaño de las tres primeras camadas en las líneas W+, W- y sus cruzamientos

Padre	Madre	Gen. P	Gen. F1	Gen. F2
W+	W+	36,44	35,00	36,38
W-	W-	21,59	24,06	24,38
W-	W+		36,33	
W+	W-		28,00	
W+W-	W-W+			32,37
W-W+	W+W-			32,91
W+	W-W+			35,17
W-W+	W+			34,78
W+	W+W-			31,38
W+W-	W+			31,75
W-	W-W+			31,70
W-W+	W-			26,67
W-	W+W-			33,78
W+W-	W-			23,00

TABLA 7

Efectos genéticos calculados para el tamaño de las tres primeras camadas en los cruzamientos de las líneas W+ y W-

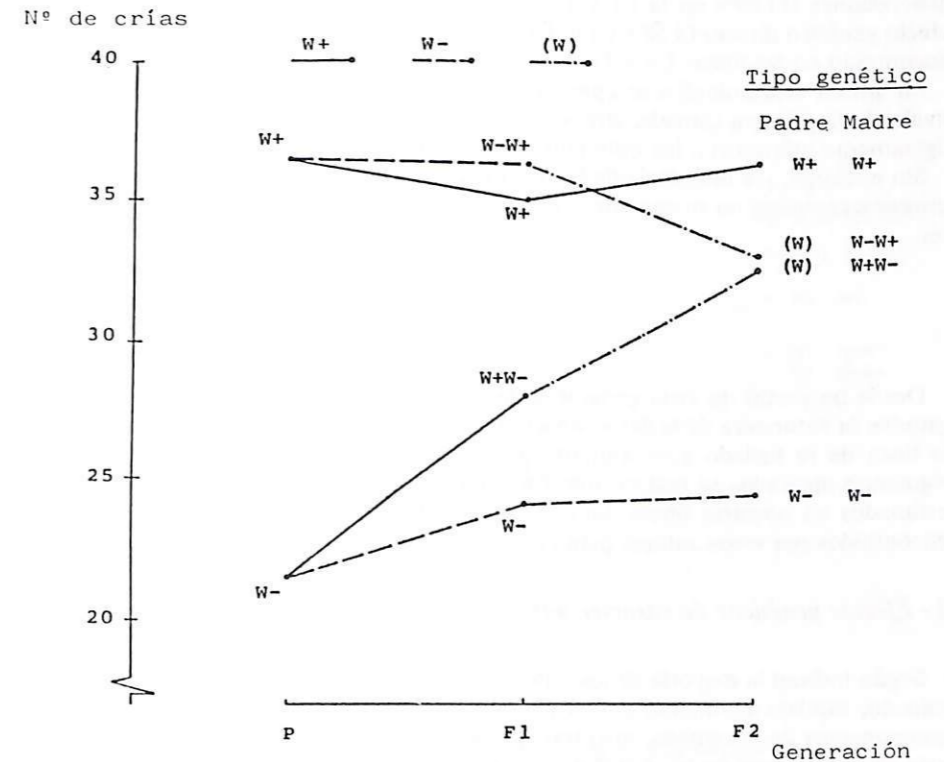
	Gen. F1		Gen. F2	
	N.º crías	%	N.º crías	%
Media	29,53	—	30,38	—
Efec. genético directo	1,31	4,42%	0,53	1,74%
Efec. genético materno	4,17	14,10%	4,17	13,71%
Heterosis directa	2,64%	8,92%	2,64	8,67%
Heterosis materna	—	—	1,72	5,67%

Al igual que en el caso de las líneas L+ y L-, el efecto genético materno fue muy superior al directo para este carácter. En la primera generación el efecto genético materno se estimó en un 14,10%, siendo en la segunda de un 13,71%. Los valores del efecto genético directo fueron más variables: 4,42% y 1,74% en la F1 y F2, respectivamente.

También se detectó un cierto nivel de heterosis directa, para el carácter TN-3, similar en la primera (8,92%) y segunda (8,66%) generación de cruzamientos; valores muy cercanos a los obtenidos para las líneas L+y L-. A diferencia de las líneas seleccionadas para prolificidad, se encontró además heterosis materna en este carácter que se calculó en un 5,67%.

2.b.- Tamaño de la primera camada

En la Figura 4 se representan las medias del número de ratones nacidos en el primer parto para las líneas W+, W- y sus cruzamientos. Los valores del efecto genético directo, materno y de heterosis se dan en la Tabla 8 para la primera y segunda generación de hibridación.



(1).- Ver figura 1.

(W).- Representa el promedio obtenido para los tipos genéticos: W+, W-, W-W+ y W+W-.

Fig. 3.- Medias del tamaño de las tres primeras camadas en las líneas W+, W- y sus cruzamientos.

TABLA 8
Efectos genéticos calculados para el tamaño de la primera camada en los cruzamientos de las líneas W+ y W-

	Gen. F1		Gen. F2	
	N.º crías	%	N.º crías	%
Media	9,50	—	10,47	—
Efec. genético directo	0,53	5,58%	0,71	6,78%
Efec. genético materno	1,13	11,89%	1,13	10,79%
Heterosis directa	0,60	6,32%	0,60	5,73%
Heterosis materna	—	—	-0,02	-0,19%

El efecto genético materno estimado para el tamaño de la primera camada en ambas generaciones (11,89% en la F1 y 10,79% en la F2), fue superior al calculado para el efecto genético directo (5,58% en la F1 y 6,78% en la F2). Este modelo coincide con lo encontrado en las líneas L+ y L-.

En ambos cruzamientos se apreció un cierto grado de heterosis directa para el tamaño de la primera camada, cuyos valores (6,32% en la F1 y 5,73% en la F2) fueron ligeramente inferiores a los obtenidos para el carácter TN-3.

Sin embargo, y a diferencia de los resultados correspondientes al tamaño de las tres primeras camadas, no se encontró efecto alguno de heterosis materna sobre este carácter.

DISCUSION

Desde un punto de vista general podemos indicar que los resultados obtenidos al estudiar la naturaleza de la determinación genética del carácter TN-3, se encuentran en la línea de lo hallado generalmente para el tamaño de la primera camada. En los siguientes apartados se realiza una contrastación de los efectos aditivos y no aditivos estimados en nuestras líneas para el tamaño de las tres primeras camadas, con los encontrados por otros autores para el primer parto.

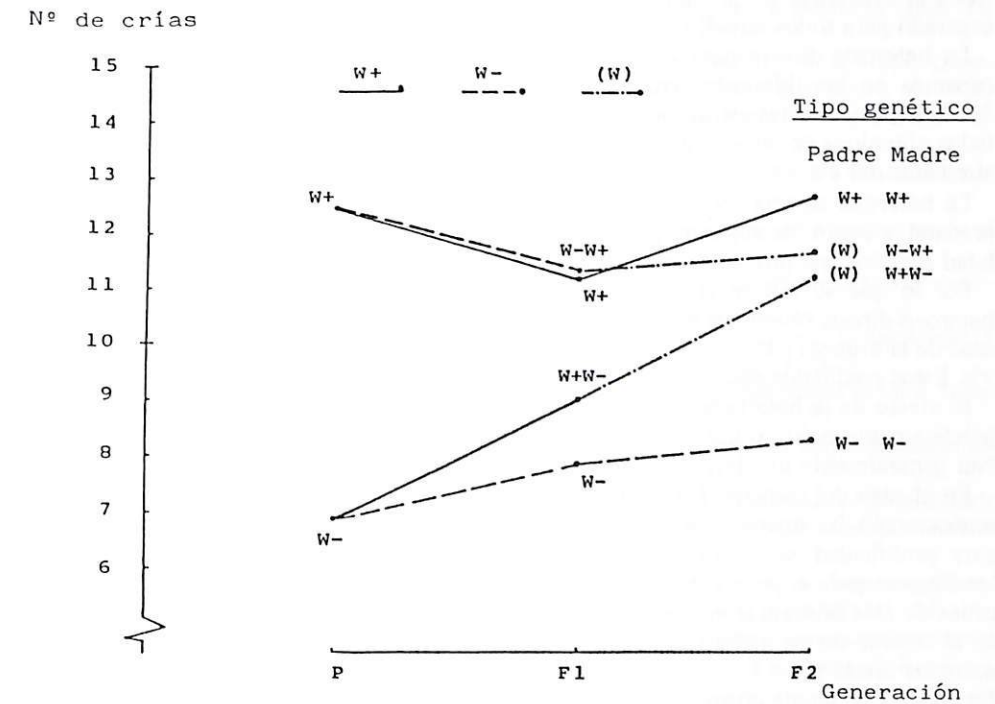
1.- Efectos genéticos de carácter aditivo

Según indican la mayoría de los autores el tamaño de la camada se encuentra determinado, fundamentalmente por el genotipo de la madre y por el de los individuos componentes de la camada, mientras que el padre parece tener poca influencia sobre este carácter aparte de su contribución genética a la descendencia^{9, 13, 14}.

Por otra parte los estudios destinados a establecer la importancia relativa de estos dos componentes han concluido que es el genotipo de la madre el principal determinante del tamaño de la camada, teniendo los descendientes una influencia menor^{2, 5, 16}.

Finalmente, otros autores han realizado la descomposición de los efectos genéticos que determinan el tamaño de la camada, en función de sus componentes directo y materno, mediante cruzamientos entre diferentes líneas, obteniendo unos resultados que concuerdan con los citados^{1, 8, 17}.

Por lo que se refiere a los resultados obtenidos en nuestro experimento, se encuentran en la línea de los ya expuestos. En efecto, el cruzamiento de las dos líneas se-



(1).- Ver figura 1.

(W).- Representa el promedio obtenido para los tipos genéticos: W+, W-, W+W+ y W+W-.

Fig. 4.- Medias del tamaño de la primera camada en las líneas W+, W- y sus cruzamientos.

leccionadas en dirección divergente para el carácter TN-3, permitió comprobar que las diferencias obtenidas en el mismo, mediante selección, se debieron fundamentalmente a los efectos genéticos de la madre, g(M), detectándose también, aunque en menor grado, una cierta diferencia en los efectos genéticos que tenían su origen en la progenie, g(D).

En las líneas seleccionadas para el peso corporal, el estudio de la respuesta correlacionada en el carácter TN-3 originó unos resultados comparables a los ya indicados para las líneas L+ y L-, con un componente importante debido a los g(M) y otro componente menor debido a los g(D).

El análisis de las diferencias en el tamaño de la primera camada, tanto en el caso de las líneas seleccionadas para prolificidad como en las seleccionadas para el peso corporal, dio unos resultados semejantes a los indicados para el carácter TN-3.

2.- Efectos genéticos de carácter no aditivo (heterosis)

Los valores obtenidos para la heterosis del carácter TN-3 son comparables, en líneas generales, a los detectados para el tamaño de la primera camada, indicando en ambos casos la existencia de un cierto efecto no aditivo. Estos resultados coinciden con lo esperado para todos aquellos caracteres relacionados con el proceso reproductivo.

La heterosis directa para el tamaño de la primera camada presentó unos valores cercanos en los diferentes cruzamientos, siendo los valores extremos encontrados 5,73% y 11,11%. Estas estimaciones son ligeramente superiores a la media de los resultados obtenidos en otros experimentos realizados en el ratón, y que parece encontrarse alrededor del 4%^{5, 6, 14, 18}.

La heterosis directa refleja el efecto de la heterosis de las crías sobre la viabilidad prenatal, y según fue sugerido por McCarthy¹⁴ se debería a una reducción en la mortalidad embrionaria post-implantación.

Por lo que se refiere al carácter TN-3, la variabilidad de las estimaciones de la heterosis directa obtenidas en los diferentes cruzamientos, fue incluso menor que en el caso de la primera camada, encontrándose todos los valores dentro del rango del 7% al 9%. Estos resultados coinciden pues con los correspondientes a la primera camada.

El efecto de la heterosis materna para el tamaño de la primera camada, resultó ser prácticamente nulo, lo que difiere de lo obtenido en otros experimentos que detectaban generalmente un cierto grado de heterosis materna^{5, 10, 11, 15}.

En el caso del carácter TN-3, las estimaciones de la heterosis materna fueron diferentes según las líneas implicadas en los cruzamientos. Así, las líneas seleccionadas para prolificidad no originaron este tipo de heterosis, mientras que en las seleccionadas para el peso corporal se detectó un ligero efecto de la misma (5,73%). La causa de esta diferencia en los resultados, posiblemente se debe a que las diferencias en el tamaño de las tres primeras camadas fue superior entre las líneas W+ y W- que entre las líneas L+ y L-.

En general, se puede afirmar que los valores obtenidos para la heterosis del tamaño de la primera camada y para el carácter TN-3, son algo inferiores a lo esperado. Esto parece deberse fundamentalmente a que las líneas utilizadas procedían de una población común, con lo cual la divergencia conseguida entre ellas, mediante el proceso de selección, no fue muy elevada. Este efecto se vio agravado en el caso de la selección para el carácter TN-3 debido a las características del mismo:

La selección se efectuaba únicamente sobre aquellas hembras que habían originado tres partos en un período limitado de tiempo con lo cual se veía reducido el volumen de hembras sobre el cual se realizaba la selección.

En ambas líneas L+ y L- se realizaba una selección indirecta para fertilidad, lo que pudo impedir una mayor diferenciación genética entre ellas.

BIBLIOGRAFIA

- 1) BANDY, T.R. y EISEN, E.J. (1984). Direct and maternal genetic differences, between lines of mice selected for body weight and litter size: traits of dams. *J. Anim. Sci.*, 59: 630-642.
- 2) BATEMAN, N. (1966). Ovulation and post-ovulatory losses in strains of mice selected for large and small litters. *Genet. Res.*, 8: 229-241.
- 3) BAYON, Y., FUENTE, F. y SAN PRIMITIVO, F. (1987). Direct and correlated responses to selection for large and small 6-week body weight in mice. *Genét. Sél. Evol.*, 19: 445-458.
- 4) BAYON, Y., FUENTE, F. y SAN PRIMITIVO, F. (1988). Selection for increased and decreased total number of young born in the first three parities in mice. *Genét. Sél. Evol.*, 20: 259-266.
- 5) BRADFORD, G.E. y NOTT, C.F. (1969). Genetic control of ovulation rate and embryo survival in mice. II.- effects of crossing selected lines. *Genetics*, 63: 907-918.
- 6) BUTLER, L. (1958). The inheritance of litter size, body weight, and variability, in a cross between two inbred strains of mice. *Canad. J. Zool.*, 30: 154-171.
- 7) DICKERSON, G. (1969). Experimental approaches in utilising breed resources. *Anim. Br. Abst.*, 37: 191-202.
- 8) EISEN, E.J., HORSTGEN-SCHWARK, G., SAXTON, A.M. BANDY, T. R. (1983). Genetic interpretation and analysis of diallel crosses with animals. *Theor. Appl. Genet.*, 65: 17-23.
- 9) FALCONER, D.S. (1960). The genetics of litter size in mice. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 56: 153-167.
- 10) FALCONER, D.S. (1971). Improvement of litter size in a strain of mice at a selection limit. *Genet. Res. Camb.*, 17: 215-235.
- 11) FALCONER, D.S. y ROBERTS, R.C. (1960). Effect of inbreeding on ovulation rate and foetal mortality in mice. *Genet. Res.*, 1: 422-430.
- 12) FOULLEY, J.L. y LEFORT, G. (1978). Methodes d'estimation des effets directs et maternelles en selection animale. *Ann. Génét. Sél. Anim.*, 10: 475-496.
- 13) HANRAHAN, J.P. y EISEN, E.J. (1974). Genetic variation in litter size and 12 day weight in mice and their relationship with post-weaning growth. *Anim. Prod.*, 19: 13-23.
- 14) MCCARTHY, J.C. (1965). The effect on litter size of crossing inbred strains of mice. *Genetics*, 51: 217-222.
- 15) MCGLOUGHLIN, P. (1980). The relationship between heterozygosity and heterosis in reproductive traits of mice. *Anim. Prod.*, 30:69-77.
- 16) MOLER, T.L., DONAHUE, S.E., ANDERSON, G.B. y BRADFORD, G.E. (1980). Effects of maternal and embryonic genotype on prenatal survival in two selected mouse lines. *J. Anim. Sci.*, 51: 300-303.
- 17) NAGAI, J., BAKKER, H. y EISEN, E.J. (1976). Genetic analysis of nurse dams selected for six-week body weight or postweaning gain in mice. *Can. J. Genet. Cytol.*, 18: 611-623.
- 18) NIEUWENHUIZEN, J. Van den, BAKKER, H. y BUIS, R.C. (1982). Genetic differences in reproduction and growth rate between two lines of mice selected for litter size. *Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol.*, 99: 292-307.