ITEA (1998), Vol. **94A N.° 3,** 316-324

LA HUELLA DE RUPERTA

J. Rodrigáñez
M. Toro
C. Rodríguez
L. Silió

Departamento de Mejora Genética
y Biotecnología, INIA
Ctra. de La Coruña km 7
28040 Madrid

España

RESUMEN

La información genealógica registrada en poblaciones ganaderas es aplicable a la medida de su variabilidad genética, de la endogamia de sus individuos o del efecto de ésta sobre caracteres de interés. Con este enfoque se han analizado tres poblaciones de cerdo ibérico (*Guadyerbas*, *Gamito* y *Torbiscal*) que comparten algunos de sus animales fundadores. Los resultados indican la importancia genética de una fundadora (*Ruperta*), con una contribución proporcional a las poblaciones estabilizada en valores respectivos de 0,18, 0,29 y 0,09, siendo el número medio de alelos fundadores supervivientes en las últimas cohortes respectivas 4,04, 4,21 y 9,90, de los que 0,70, 1,07 y 0,77 proceden de *Ruperta*. La proporción, atribuible a esta fundadora, de la consanguinidad media de las camadas nacidas en estas poblaciones es 0,19, 0,33 y 0,10, respectivamente. El análisis de depresión consanguínea del tamaño de camada en *Torbiscal* indica una disminución de -0,13 lechones vivos por cada 10% de aumento de la consanguinidad de la camada, sin que sea significativo el efecto de la consanguinidad materna. En las otras estirpes, se ha analizado el efecto sobre el tamaño de camada del componente de consanguinidad atribuible a *Ruperta*, pero las inferencias obtenidas a partir de los datos disponibles presentan una gran incertidumbre.

Palabras clave: Análisis genealógico, Coeficientes parciales de consanguinidad, Depresión consanguínea.

SUMMARY
THE TRACE OF RUPERTA

Pedigree information from livestock populations may be used to evaluate their genetic variability, the inbreeding of their individuals or the inbreeding depression on traits of interest. Three Iberian pig strains (*Guadyerbas*, *Gamito* y *Torbiscal*), sharing a common group of the animal founders, have been analyzed with this approach. The results evidence the genetic importance of a founder sow (*Ruperta*), with a proportional contribution to the populations stabilized in respective values 0,18, 0,29 and 0,09, being 4,04, 4,21 and 9,90 the mean number of surviving founder alleles in the respective last cohorts and 0,70, 1,07 and 0,77 those coming from *Ruperta*. The proportion of inbreeding due to this founder, measured over the litters born in the three strains, is 0,19, 0,33 and 0,10. The analysis of inbreeding depression on litter size in *Torbiscal*

indicates a disminution of -0,13 liveborn piglets per each 10% increase of litter inbreeding, not being significant the effect of dam inbreeding. The effect on the litter size of the component of litter inbreeding due to *Ruperta* was studied in the other strains, but the inferences obtained from the available data present a great uncertainity.

Key words: Pedigree analysis, Partial inbreeding coefficients, Inbreeding depression.

Introducción

El análisis de la información genealógica de una población permite describir el proceso de cambios en variabilidad genética a lo largo de su historia. Recientemente, se han aplicado en algunas poblaciones de animales domésticos diversos métodos desarrollados por especialistas en conservación de poblaciones de animales salvajes mantenidas en cautividad (LACY y col., 1995). Estos trabajos abordan el balance de la gestión de programas de conservación (RODRIGÁÑEZ y col., 1997a), el efecto sobre la variación genética de la estructura de grandes poblaciones (SÖLLKNER y FILIPCIC, 1997), la contribución de grupos genéticos bien definidos (GANDINI y col., 1997) o la identificación del número efectivo de ascendientes y de cuellos de botella en poblaciones con diverso uso de inseminación artificial (BOICHARD y col., 1997). A partir de estas técnicas, se ha implementado una partición del coeficiente de consanguinidad en componentes atribuibles a los diferentes fundadores o a agrupaciones de éstos, que ha permitido analizar la variación de depresión consanguínea entre linajes de fundadores (LACY y col., 1996; RODRIGÁÑEZ y col., 1998).

El presente trabajo es una aplicación de estos métodos al análisis de la variación genética y de la depresión consanguínea en tres poblaciones de cerdo ibérico emparentadas, que comparten un destacado animal fundador, la cerda *Ruperta*, cuyas huellas intentaremos rastrear por diversas vías en estas poblaciones.

CUADRO 1
RESUMEN DE INFORMACIÓN GENEALÓGICA Y DE PROLIFICIDAD EN LAS TRES ESTIRPES

	Guadyerbas	Gamito	Torbiscal
Nº de fundadores	23	14	71
Nª de animales en genealogía	1.020	793	3.489
Nº de verracos	243	196	761
Nº de madres con datos	670	458	1.453
Nº de camadas	2.020	1.308	5.562
Lechones nacidos por camada	7,36 (2,29)	7,81 (1,99)	8,38 (2,30)
Lechones nacidos vivos por camada	7,02 (2,18)	7,48 (1,94)	8,00 (2,22)

Material y métodos

Tres poblaciones cerradas

Las poblaciones consideradas en este estudio (*Guadyerbas*, *Gamito* y *Torbiscal*) forman parte de la piara experimental de cerdos ibéricos establecida desde 1944-45 en la finca *Dehesón del Encinar* (Oropesa, Toledo). La formación de esta piara se realizó a partir de animales de cuatro estirpes representativas de los principales tipos de cerdo ibérico existentes en la amplia y heterogénea población de la época: dos portuguesas coloradas: *Ervideira* y *Caldeira* y dos extremeñas negro lampiñas: *Campanario* y *Puebla* (ODRIOZOLA, 1976).

Guadyerbas es la actual denominación de la estirpe negro lampiña *Puebla*, que aun se conserva como población cerrada (RODRIGÁÑEZ y col., 1997b). Entre las cerdas fundadoras de ésta, se identificó una de ellas heterocigota para el par de alelos *Ee* (Negro/colorado). A partir de esta cerda, de nombre *Ruperta*, se formó una línea colorada (*ee*), derivada exclusivamente de *Puebla* mediante tácticas de infiltración progresiva del gen recesivo en cuestión. La línea *Gamito*, colorada lampiña, fue el resultado de este proceso. Por último, *Torbiscal* es una línea compuesta, que procede de la fusión de las cuatro estirpes fundadoras realizada lentamente entre 1961 y 1963 para que pudieran contribuir a la misma el mayor número posible de reproductores. Se dispone de la genealogía completa y registros reproductivos de todas estas poblaciones. La información utilizada en el presente trabajo se presenta en el cuadro 1.

Análisis genealógico

Para el análisis genealógico, los reproductores de cada población se agruparon, de acuerdo con su fecha de nacimiento, en cohortes trianuales. Un fundador se define como un animal sin relación genética conocida con ningún otro de la genealogía, exceptuados sus descendientes. La contribución genética esperada de cada fundador a un animal determinado se mide mediante los coeficientes de parentesco entre el animal y la población de fundadores (James, 1972). La contribución genética proporcional de cada fundador a la población (cohorte) analizada se calcula mediante la expresión

$$p_i = \sum_{j=1}^{N} a_{ij} / N$$

donde a_{ij} es el coeficiente de relación aditiva entre el fundador i y el animal j, siendo N el número de animales de la cohorte considerada. Los valores de p_i se denominan también probabilidades de origen genético y permiten calcular el número efectivo de fundadores

$$N_{fe} = 1 / \sum_{i=1}^{n} p_i^2$$

siemdo n el número de fundadores (LACY, 1989). Otro parámetro es el número efectivo de ascendientes N_{fa}, basado en las contribuciones marginales de los antepasados necesarios para explicar la diversidad genética de la población, y que identifica los posibles cuellos de botella en la genealogía (BOICHARD y col., 1997).

Debido al número finito de descendientes de cada reproductor, existe el riesgo de extinción de genes en la transmisión de padres a hijos. Mediante la técnica de goteo de genes (MACCLUER y col., 1986), que simula la segregación mendeliana a través de la genealogía, es posible estimar la proporción de alelos de cada fundador (r_i) reteni-

da en el censo de cada cohorte, así como el número esperado de alelos de cada fundador ($2r_i$) y de todos los fundadores ($\Sigma 2r_i$). Estos análisis se realizaron con 250.000 iteraciones por estirpe. El número equivalente de genomas fundadores

$$N_{ge} = 1/\sum_{i=1}^{n} p_i^2 / r_i$$

es otro parámetro, originalmente propuesto por Lacy (1989), que mide la diversidad genética preservada en la población. Con el mismo objetivo BOICHARD y col. (1997) han propuesto el número efectivo de genomas fundadores.

El coeficiente de consanguinidad (F) puede descomponerse en coeficientes parciales (F^i), que miden las probabilidades de que un animal sea homocigoto para un alelo descendiente de cada fundador específico. Estos coeficientes se han calculado usando una modificación del método clásico de cálculo de coeficientes de consanguinidad (LACY y col., 1996; LACY, 1997). Dado el número de fundadores, la descomposición de la consanguinidad realizada en cada estirpe fue algo más simple, reflejando las características de su origen. Así en *Guadyerbas* y *Gamito* se consideraron dos componentes: F^R, consanguinidad debida a la fundadora *Ruperta* y F^{NR}, contribución del resto de los fundadores de la estirpe *Puebla* a la consanguinidad del individuo. En *Torbiscal*, junto a estos dos componentes de la consanguinidad se consideraron separadamente las sumas de los coeficientes parciales debidos a los fundadores de las otras tres estirpes *Ervideira* (F^A), *Campanario* (F^B) y *Caldeira* (F^C). A efectos del análisis de depresión consanguínea, se realizó el cálculo de estos coeficientes tanto para las cerdas con registros de prolificidad (F_m) como para las camadas nacidas (F_c).

Análisis de depresión consanguínea

El análisis de los registros de tamaño de camada fue realizado, separadamente en cada población, mediante un modelo animal con repetibilidad:

$$y = Xb + Z_1u + Z_2p + e$$

siendo como es habitual **y**, el vector de observaciones; **b**, el vector de efectos sistemáticos estación (4 niveles), ordinal de parto (5 niveles) y los coeficientes de regresión de los correspondientes coeficientes de consanguinidad (b_{Fm} y b_{Fc}, en *Torbiscal* y b_{Fc}^R y b_{Fc}^{NR}, en las otras dos estirpes); **u**, **p** y **e**, son los vectores de efectos genéticos aditivos, de ambiente permanente y de residuos; **X**, $\mathbf{Z_1}$ y $\mathbf{Z_2}$ son matrices de incidencia que relacionan **u**, **p** y **e** con las observaciones en **y**.

La implementación del análisis bayesiano de este modelo mediante muestreo de Gibbs ha sido descrita por WANG y col. (1994), precisamente con una aplicación a registros procedentes de la estirpe *Gamito*. Otros aspectos relativos a las características del muestreo y análisis post-Gibbs son similares a los descritos por RODRIGÁÑEZ y col. (1998).

Resultados y discusión

El número de cohortes trianuales analizadas ha sido 18 en *Guadyerbas* (1945-1997), 13 en *Gamito* (1945-1983) y 12 en *Torbiscal* (1963-1997). Entre todos los animales fundadores, la cerda *Ruperta* es la de mayor contribución a las tres poblaciones. En la figura 1 se representa su contribución proporcional a las tres estirpes, que tras fluctuaciones iniciales se estabilizó con

valores respectivos de 0,18, 0,29 y 0,09. A lo largo de los períodos analizados, el número efectivo de fundadores N_{fe} pasó de valores iniciales de 11,54, 8,00 y 22,29, en *Guadyerbas*, *Gamito* y *Torbiscal* a valores finales de 10,35, 6,81 y 35,53.

La importancia relativa de *Ruperta* se observa, aunque de forma algo más borrosa, si se utiliza un parámetro alternativo: el número efectivo de ancestros (fundadores o no). Pese a su elevada contribución a *Guadyerbas*, *Ruperta* no figura entre los 13 ancestros que explican la diversidad genética de la población actual (N_{fa} = 6,81). Ello puede atribuirse a un cuello de botella existente en la población hacia 1965. En *Gamito* son también 13 los ancestros (N_{fa} = 5,37) que explican la diversidad de la última cohorte. Aunque la contribución marginal de *Ruperta* es la décima en importancia, dos de sus hijos y uno de sus nietos ocupan los tres primeros puestos. Por último, 54 ancestros explican la diversidad actual de *Torbiscal* (N_{fa} = 14,45), siendo *Ruperta* la única fundadora, la principal hembra y el sexto ancestro en cuanto a contribución marginal.

En cuanto a los resultados obtenidos por goteo de genes, en el que se asignan dos alelos distintos a cada fundador, el número equivalente de genomas fundadores N_{ge} descendió de valores iniciales de 10,76, 5,85 y 11,59, en *Guadyerbas*, *Gamito* y *Torbiscal* a valores finales de 2,02, 2,04 y 4,92, reflejando el efecto de la deriva genética (LACY, 1989). Los respectivos valores del número efectivo de genomas fundadores (BOICHARD y col., 1997) fueron, en las

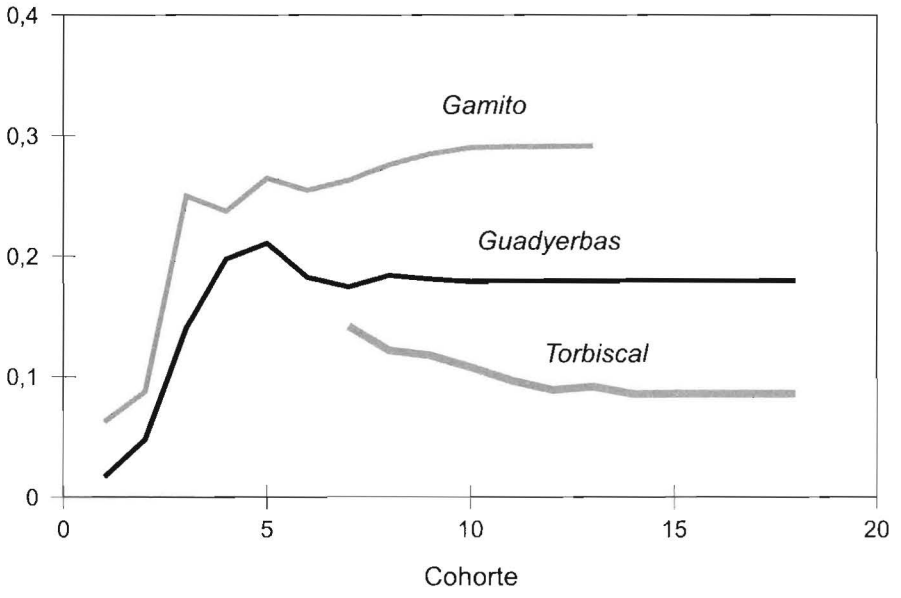


Figura 1. Contribución genética proporcional (p) de la fundadora Ruperta a las estirpes Guadyerbas, Gamito y Torbiscal

cohortes iniciales de cada estirpe: 9,71, 5,40 y 6,67, y en las finales: 1,38, 1,40 y 3,03.

Los cambios registrados en el número medio de alelos fundadores representados y en el número de alelos con origen en *Ruperta* se describen en la figura 2. El máximo de algunos de estos parámetros se observa en las cohortes 2ª ó 3ª, debido a que hasta ellas no se obtuvieron descendientes reproductores de todos los fundadores. Los valores finales respectivos son, en cuanto a alelos fundadores: 4,04 (d.t. 1,06), 4,21 (d.t. 1,12) y 9,90 (d.t. 1,73) y, en cuanto a alelos procedentes de *Ruperta*: 0,70, 1,07 y 0,77.

El tercero de los aspectos respecto al que podemos examinar el rastro de los fundadores, y de *Ruperta* entre ellos, es el de su contribución a la consanguinidad de las estirpes. En el cuadro 2 se sintetizan los valores de los componentes parciales de la consanguinidad , de acuerdo con las agrupaciones previamente descritas, de las 8.890 camadas nacidas en las tres estirpes. La proporción de la consanguinidad media que puede atribuirse a *Ruperta* es 0,193 en *Guadyerbas*, 0,329 en *Gamito* y 0,101 en *Torbiscal*.

En el análisis de la depresión consanguínea del tamaño de camada se obtuvieron resultados relativos a parámetros genéticos de este carácter en las estirpes estudiadas que se resumen en el cuadro 3. Los resultados de *Gamito* concuerdan con los obtenidos por WANG y col. (1994) y los de *Torbiscal* con los obtenidos mediante DFREML en un análisis anterior a partir de una mues-

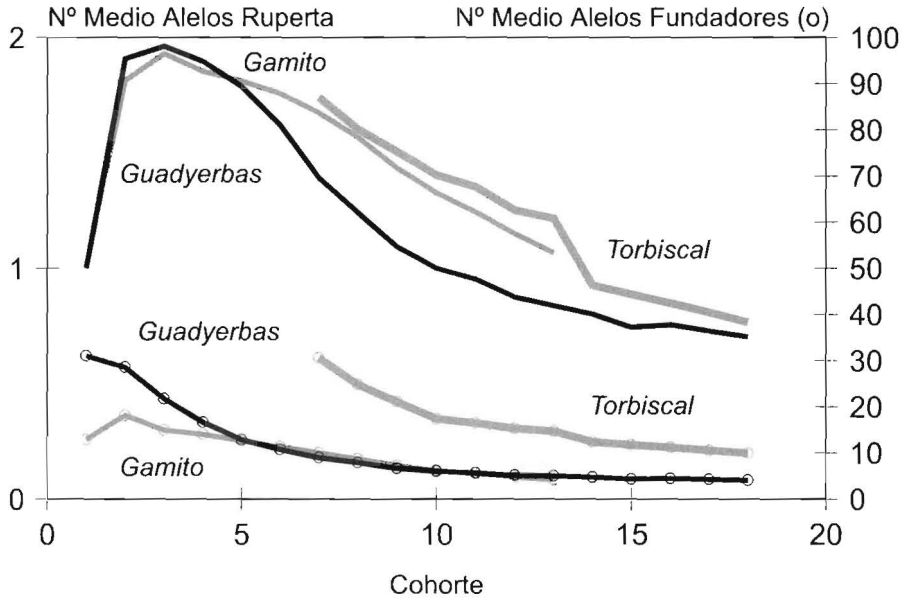


Figura 2. Número medio de alelos de Ruperta y Número medio de alelos fundadores ($\Sigma 2r_i$) en las estirpes Guadyerbas, Gamito y Torbiscal

CUADRO 2
COMPONENTES PARCIALES DE LA CONSANGUINIDAD DE LAS CAMADAS.EN LAS TRES ESTIRPES: CONSANGUINIDAD DEBIDA A LA FUNDADORA RUPERTA (F_C^R) Y AL RESTO DE LOS FUNDADORES EN GUADYERBAS Y GAMITO (F_C^{NR}) Y EN TORBISCAL (F_C^A, F_C^B, F_C^C Y F_C^{FR})

Estirpe		Componentes parciales de consanguinidad de las camadas			
		Media	d.t.	Mínimo	Máximo
Guadyerbas	F_c^R	0,043	0,021	0,000	0,125
	F_c^{NR}	0,180	0,087	0,000	0,424
Gamito	F_c^R	0,097	0,022	0,042	0,183
	F_c^{NR}	0,198	0,055	0,060	0,420
Torbiscal	F_c^R	0,011	0,004	0,000	0,055
	F_c^{NR}	0,029	0,012	0,000	0,164
	F_c^A	0,027	0,014	0,000	0,205
	F_c^B	0,011	0,007	0,000	0,087
	F_c^C	0,025	0,012	0,000	0,113

tra más reducida de madres y camadas (RODRÍGUEZ y col., 1994).

Se realizó un primer análisis de la depresión consanguínea en *Torbiscal* para determinar la importancia relativa del efecto de la consanguinidad de la madre (F_m) y de la camada (F_c) sobre el tamaño de ésta. Los resultados obtenidos (cuadro 4) indican un efecto negativo de la consanguinidad de la camada, con una disminución de -0,13 lechones vivos/camada por cada 10% de incremento de F_c, mientras que el efecto de F_m no es significativo. Un resultado similar se ha obtenido en el análisis de la depresión consanguínea del tamaño de camada realizado en otra piara cerrada (RODRIGÁÑEZ y col., 1998). Por ello, en el modelo de análisis de la depresión consanguínea mediante componentes parciales de consanguinidad, se ha contemplado únicamente la consanguinidad de las camadas.

Los resultados correspondientes a *Guadyerbas* y *Gamito*, se incluyen asimismo en el cuadro 4. Para el rastreo de la huella de *Ruperta*, la partición realizada de la depresión consanguínea distingue un componente atribuible a esta cerda (F_c^R) y otro al resto de los fundadores (F_c^{NR}). En *Guadyerbas*, las medias posteriores de los coeficientes de regresión de ambos componentes ($b_{F_c}^R$ y $b_{F_c}^{NR}$) sobre el número total de nacidos y el de nacidos vivos presentan valores negativos, indicativos de depresión consanguínea. Los valores de las desviaciones típicas posteriores reflejan las limitaciones de la información disponible, en particular la escasa dispersión de F_c^R (cuadro 2). El problema se acentúa en *Gamito*, donde son todavía menores tanto el número de animales y de registros como los coeficientes de variación de los componentes parciales de consanguinidad. Aunque los valores positivos de las medias posteriores de $b_{F_c}^R$ para ambos caracteres resultan sugestivos, los

CUADRO 3
MEDIA Y DESVIACION TÍPICA POSTERIOR DE HEREDABILIDAD (h^2), COEFICIENTE DE AMBIENTE PERMANENTE (p^2) Y REPETIBILIDAD DEL TAMAÑO DE CAMADA EN LAS TRES ESTIRPES

	Guadyerbas	Gamito	Torbiscal
Nacidos			
h^2	0,10 (0,04)	0,08 (0,04)	0,07 (0,02)
p^2	0,07 (0,03)	0,04 (0,03)	0,10 (0,02)
Repetibilidad	0,17 (0,03)	0,12 (0,03)	0,17 (0,02)
Nacidos vivos			
h^2	0,06 (0,03)	0,08 (0,04)	0,06 (0,02)
p^2	0,08 (0,03)	0,03 (0,02)	0,08 (0,02)
Repetibilidad	0,13 (0,03)	0,11 (0,03)	0,14 (0,01)

CUADRO 4
MEDIA Y DESVIACION TÍPICA POSTERIOR DE LOS EFECTOS DE LOS COEFICICIENTES DE CONSANGUINIDAD DE LA MADRE (F_{im}) Y DE LA CAMADA (F_c) Y DE LOS COMPONENTES PARCIALES DE ÉSTA (F_c^i, i= R, NR) SOBRE EL NÚMERO DE LECHONES NACIDOS Y NACIDOS VIVOS EN LAS TRES ESTIRPES

Estirpe	Efecto coeficiente consanguinidad	Nacidos por camada	Nacidos vivos por camada
Guadyerbas	F_c^R	-3,70 (5,35)	-1,64 (5,07)
	F_c^{NR}	-1,49 (1,61)	-1,94 (1,48)
Gamito	F_c^R	8,36 (13,20)	3,97 (12,93)
	F_c^{NR}	-4,70 (5,20)	-3,38 (5,09)
Torbiscal	F_{im}	-0,98 (1,00)	-0,51 (0,92)
	F_c	-0,72 (0,82)	-1,31 (0,80)

amplios valores de las desviaciones típicas posteriores imposibilitan cualquier inferencia sobre estos parámetros. En este punto del análisis, la imagen que podemos obtener de la huella de *Ruperta* aparece muy difuminada. En *Torbiscal*, la huella de *Ruperta* en cuanto a su posible contribución a la depresión consanguínea se pierde por completo. Al reducido valor de F_c^R y de su dispersión en esta estirpe hay que añadir que, agrupado por estirpes el elevado número de fundadores, los cinco coeficientes resultantes F_c^A, F_c^B, F_c^C F_c^R y F_c^{NR} están fuertemente correlacionados lo que hace ilegítimo el análisis de sus efectos.

Las pesquisas en torno al rastro de *Ruperta* nos han proporcionado hallazgos muy dispares, aunque ninguno de gran mé-

rito. Nuestro propósito, más modesto, era ensayar nuevas herramientas de investigación, y en este sentido, creemos que la búsqueda realizada ha sido un ejercicio saludable.

Bibliografía

BOICHARD D., MAIGNEL L. y VERRIER E., 1997. The value of using probabilities of gene origin to measure genetic variability in a population. Genetics, Selection, Evolution, 29, 5-23.

GANDINI G.C., SAMORE A. y PAGNACCO G., 1997. Genetic contribution of the Arabian to the Italian Haflinger horse. J. Anim. Breed. Genet. 114, 457-464.

JAMES J.W., 1972. Computation of genetic contributions from pedigrees. Theor. Appl. Genet. 42, 272-273.

LACY R.C., 1989. Analysis of founder representation in pedigrees: founder equivalents and founder genome equivalents. Zoo Biology, 8, 111-123.

LACY R.C., BALLOU J.D., PRINCÉE F., STARFIELD A. y THOMPSON E.A., 1995. Pedigree analysis for population management. En Population management for survival and recovery. Analytical methods and strategies in small population conservation (ed. J.D. Ballou, M. Gilpin y T.J.R. Foose). 57-75. Columbia University Press, New York.

LACY R.C., ALAKS G. y WALSH A., 1996. Hierarchical analysis of inbreeding depression in Peromyscus polionotus. Evolution, 50, 2187-2200.

LACY R.C., 1997. Errata. Evolution 51, 1025.

MACCLUER J.W., VAN DER BERG J.L., READ B. y RYDER O.A., 1986. Pedigree analysis by computer simulation. Zoo Biology, 5, 147-160.

ODRIOZOLA M., 1976. Investigación sobre los datos acumulados en dos piaras experimentales, IRYDA, Madrid.

RODRIGÁÑEZ J., TORO M.A., SILIÓ L. y RODRÍGUEZ M.C., 1997a. Supervivencia de alelos en la piara Large White de la Misión Biológica de Galicia. ITEA Vol. Extra 18 (I), 351-353.

RODRIGÁÑEZ J., TORO M.A., SILIO L. y RODRÍGUEZ M.C., 1997b. Fifty years of conservation of a black hairless strain of Iberian pigs. International Symposium on Mediterranean Animal Germplasm and Animal Challenges. Benevento, 1995., E.A.A.P. Publication, 85, 183-186.

RODRIGÁÑEZ J., TORO M.A., RODRÍGUEZ M.C. y SILIÓ L., 1998. Founder allele survival and inbreeding depression on litter size in a closed line of Large White pigs. Animal Science , 67, 3, (en prensa).

RODRIGUEZ M.C., RODRIGÁÑEZ J. y SILIÓ L., 1994. Genetic analysis of maternal ability in Iberian pigs. J. Anim. Breed. Genet. 111, 220-227.

SÖLLKNER J. y FILIPCIC L., 1997. Genetic variability of population and similarity of subpopulations in cattle breeding evaluated by analysis of pedigrees. 48th Annual Meeting of the E.A.A.P., Viena.

WANG C.S., RUTLEDGE J.J. y GIANOLA D., 1994. Bayesian analysis in mixed linear models via Gibbs sampling with an application to litter size in Iberian pigs. Genetics, Selection, Evolution , 26: 91-115.