ITEA (2000), Vol. **96A N.° 3,** 261-269

LA FUERZA DEL MESTIZO: ESTIMACIÓN DE LA HETEROSIS EN EL CRECIMIENTO DE CERDOS IBÉRICOS EN MONTANERA

A. Fernández, M.A. Toro, J. Rodrigáñez, M.C. Rodríguez, L. Silió

Departamento de Mejora Genética y Biotecnología, SGIT-INIA, Madrid, España

RESUMEN

A partir de 1917 registros de peso de 579 animales procedentes de los 16 cruces posibles entre cuatro estirpes de cerdo Ibérico, se ha realizado un análisis dialélico para la estima de los parámetros de cruzamiento en dos caracteres de crecimiento: peso a los 14 meses (P_{14M}) y ganancia media diaria (GMD) en ceba. Se ha comparado un modelo de efectos fijos con un modelo animal bivariante, empleando para la resolución de este último tres procedimientos diferentes: a) máxima verosimilitud restringida, b) análisis bayesianos de funciones lineales de crecimiento sin y c) con información a priori. Los errores de los parámetros estimados se subestiman con el modelo de efectos fijos y aumentan con el grado de incertidumbre atribuido a los componentes de varianza. Ello unido al uso más eficiente de la información que permiten las técnicas bayesianas, hace que las inferencias respecto a algunos parámetros se modifiquen en función del procedimiento utilizado. Los resultados mostraron una heterosis media significativa para ambos caracteres que expresados como porcentaje de la media de las estirpes puras oscilan entre 9,8 y 16% (P_{14M}) y 5,5 y 10% (GMD) para la ganancia media diaria. Estos valores confirman el interés del cruzamiento entre líneas como una herramienta simple en la mejora genética de crecimiento de cerdos Ibéricos.

Palabras clave: Cruce dialélico, Heterosis, Crecimiento, Cerdos Ibéricos.

SUMMARY

A datafile of 1917 weigth records of 579 animals from the 16 possible crosses among 4 strains of iberian pigs was analyzed in order to estimate crossbreeding parameters for two growth traits: weigth at 14 m. (P_{14M}) and average daily gain during the final fattening (GMD). A fixed model was compared with a bivariant animal model solved using three alternative methods: restricted maximum likelihood and a bayesian analysis of intercept and slope of linear growth function including or not a priori information about (co)variance components. The standard errors of the estimated parameters are underestimated with the fixed model and increase with the uncertainty of the variance components. The most efficient use of data allowed by the bayesian techniques also contributes to modify the inferences about some parameters according the used procedure. The results show a significant mean heterosis for both traits with values, expressed as percentage of the average of the pure strains, ranging from 9.8 to 16% (P_{14M}) and from 5.5 to 10% (GMD). These values validate the interest of the crossbreeding between lines as a useful tool to improve growth rates in the final fattening of Iberian pigs.

Key words: Diallel cross, Heterosis, Growth traits, Iberian pigs.

Introducción

Los diseños de cruce dialélico, en los que a partir de N parentales se obtienen los N^2 cruzamientos posibles, se han utilizado ampliamente en plantas como un procedimiento de identificar variación genética aditiva y no aditiva en caracteres de interés. Por diversas razones su empleo en animales domésticos ha sido más limitado aunque existen ejemplos incluso en vacuno de carne (COMERFORD y col., 1988). Las poblaciones ganaderas parentales no pueden considerarse muestras aleatorias de genotipos y el interés de estos diseños en mejora animal se restringe a la identificación de las combinaciones genéticas de mayor interés productivo. Asimismo, excepto en casos excepcionales de líneas consanguíneas, en general se trata de poblaciones genéticamente no homogéneas. Los diseños alélicos suponen una no asociación entre genotipos y cruces de difícil realización en animales domésticos en los que es casi inevitable disponer de datos desequilibrados. Por ello se ha recomendado el uso del modelo animal en el análisis de cruces dialélicos que presenta claras ventajas respecto a los modelos de efectos fijos. Como han indicado KOMENDER y HOESCHELE (1989), el empleo del modelo animal requiere disponer de estimas adecuadas de los componentes de varianza, cuya estimación a partir de la información obtenida en el dialélico es en ocasiones imprecisa.

El objetivo del presente trabajo es mostrar una aplicación de las técnicas bayesianas de análisis de funciones de producción (VARONA y col., 1997), que permiten el uso mas eficiente de la información disponible, a la estimación de parámetros de cruzamiento a partir de registros de crecimiento obtenidos en un cruce dialélico entre cuatro antiguas estirpes de cerdo Ibérico.

Material

Los datos analizados en el presente estudio se registraron en la piara experimental de cerdos ibéricos de "El Dehesón del Encinar" (Oropesa, Toledo). En el periodo inicial de esta piara se ensayaron cruzamientos entre sus cuatro estirpes fundadoras, *Ervideira* (1), *Campanario* (2), *Caldeira* (3) y *Puebla* (4), una parte de ellos de acuerdo con un diseño de cruce dialélico completo. En este trabajo se ha utilizado un total de 1917 pesadas, registradas durante la ceba en montanera de 579 cerdos ibéricos, 287 machos castrados y 292 hembras, nacidos en tres años consecutivos (1951-1953). La edad media de los animales al comienzo de la montanera era de 356 días con una edad y peso medio al sacrificio de 461 días y 155,8 kg. El número de pesadas utilizado osciló de 1 a 4 registros por individuo. En el cuadro 1 se muestra el número de animales con datos correspondientes a cada uno de los 16 tipos de cruces así como el número de verracos y cerdas madres utilizados como reproductores. La distribución de las progenies de estos reproductores por tipo de cruzamiento esta lejos de ser equilibrada. El análisis de la correspondiente tabla de contingencia (32 x 4), muestra una asociación entre verracos y estirpe materna ($\chi^2_{93} = 420{,}5$). Esta asociación se confirma en el análisis separado de las tablas de contingencia en los verracos de cada estirpe con valores de χ^2 todos ellos significativos.

Métodos

Parámetros de cruzamiento

Para el análisis de este cruce dialélico completo se utilizó el modelo de EISEN y

Cuadro 1
Número de animales con registros de cada tipo de cruce entre las estirpes *Ervideira* (1), *Campanario* (2), *Caldeira* (3) y *Puebla* (4)
Table 1
Number of animals with records of each cross between the Ervideira *(1),* Campanario *(2),* Caldeira *(3) and* Puebla *(4) lines*

	Estirpe materna				Total
Estirpe paterna	1 (48)	2 (54)	3 (48)	4 (58)	(208)
1 (8)	64	31	31	30	156
2 (7)	29	70	18	28	145
3 (9)	26	24	71	29	150
4 (8)	18	18	25	67	128
Total (32)	137	143	145	154	579

Entre paréntesis: n.º de verracos y cerdas madres utilizados como reproductores.

col. (1983) que describe la media del cruce de las líneas i x i' mediante la ecuación:

$$\mu + \frac{1}{2}(l_i + l_{i'}) + m_{i'} + k(\bar{h} + h_i + h_{i'} + s_{ii'} + r_{ii'}) + e_{ii'}$$

siendo μ = media de las estirpes puras; l_i = efecto directo de la línea i; m_i = efecto materno de la línea i; $k = 0$ si $i = i'$ y $k = 1$ si $i \neq i'$; h = heterosis media; h_i = heterosis media de la línea i; $s_{ii'}$ = heterosis específica del cruce i x i'; $r_{ii'}$ = efecto reciproco debido a la diferencia entre el cruce i x i' y el cruce i' x i.

El modelo incluye las siguientes restricciones ($n = 4$):

$$\sum_{i=1}^{n} l_i = \sum_{i=1}^{n} m_i = \sum_{i=1}^{n} h_i = \sum_{i=1}^{n} r_{ii'} = \sum_{i'=1}^{n} r_{ii'} =$$

$$= \sum_{i=1}^{n} s_{ii'} = \sum_{i=1}^{n} s_{ii'} = 0; \quad s_{ii'} = s_{i'i}; \quad r_{ii'} = -r_{i'i}$$

En un dialélico completo 4 x 4 solo son estimables 16 de los 26 parámetros del modelo anterior siendo los otros 10 combinaciones lineales. En nuestro caso el vector p de parámetros estimables incluye los siguientes: (μ, l_2, l_3 l_4, m_2, m_3, m_4, $\bar{h}$, h_2, h_3, h_4, s_{24}, s_{34}, r_{12}, r_{14}, r_{24}). El modelo y las restricciones anteriores pueden expresarse en forma matricial mediante la matriz S (26 x 26) que se estructura de la forma siguiente:

$$S = \begin{bmatrix} S_{11} & S_{12} \\ S_{21} & S_{22} \end{bmatrix}$$

siendo S_{11} = matriz de 16 x 16 que relaciona los cruces con los parámetros estimables; S_{12} = matriz 16 x 10 que relaciona los cruces con los parámetros no estimables; S_{21} = matriz de 10 x 16 que describe las restricciones de los parámetros estimables; S_{22} = matriz de 10 x 10 que describe las restricciones de los parámetros no estimables.

La reparametrización del modelo supone la obtención de una matriz S* (16 x 16) que relaciona cruces y parámetros estimables con las restricciones absorbidas. Se calcula mediante $S^* = S_{11} - \left(S_{12}S_{22}^{-}S_{21}\right)$. De acuerdo con el procedimiento de estimación directa

de parámetros de cruzamiento propuesto por KOMENDER y HOESCHELE (1989), los elementos de esta matriz se incluyen como covariables en los modelos de análisis de las observaciones individuales.

Modelos

Se emplearon los modelos siguientes, que comparten los mismos efectos fijos y covariables:

Modelo I. Modelo unicarácter de efectos fijos

$$y = X\,\beta + Q\,(S^*\,p) + e$$

siendo y = vector de observaciones (P_{14M} o GMD), X = matriz de incidencia de los efectos fijos en β (año y sexo), Q = matriz de incidencia que relaciona individuos y tipo de cruce, S* y p los descritos en el anterior apartado y e = vector de errores aleatorios con $E(e)= 0$ y $var(e)= I\sigma^2_e$.

Modelo IIa. Modelo animal bivariante

$$Y = X\,b + Q\,(S^*\,p) + Z\,u + e$$

donde Y = matriz de observaciones (P_{14M}, GMD), X, β, Q, S* y p ya descritos, Z = matriz de incidencia de u, u = efectos aleatorios de los animales con distribución N(0, $A\otimes\Sigma u$) siendo A y Σ_u las matrices de relaciones de parentesco y de (co)varianzas genéticas aditivas y e = matriz de los errores aleatorios con distribución N(0, $I\otimes\Sigma_e$), siendo Σ_e la matriz de (co)varianzas residuales.

Modelo IIb. Modelo animal bivariante con análisis bayesiano

En este enfoque se ha aplicado el procedimiento propuesto por VARONA y col. (1997)

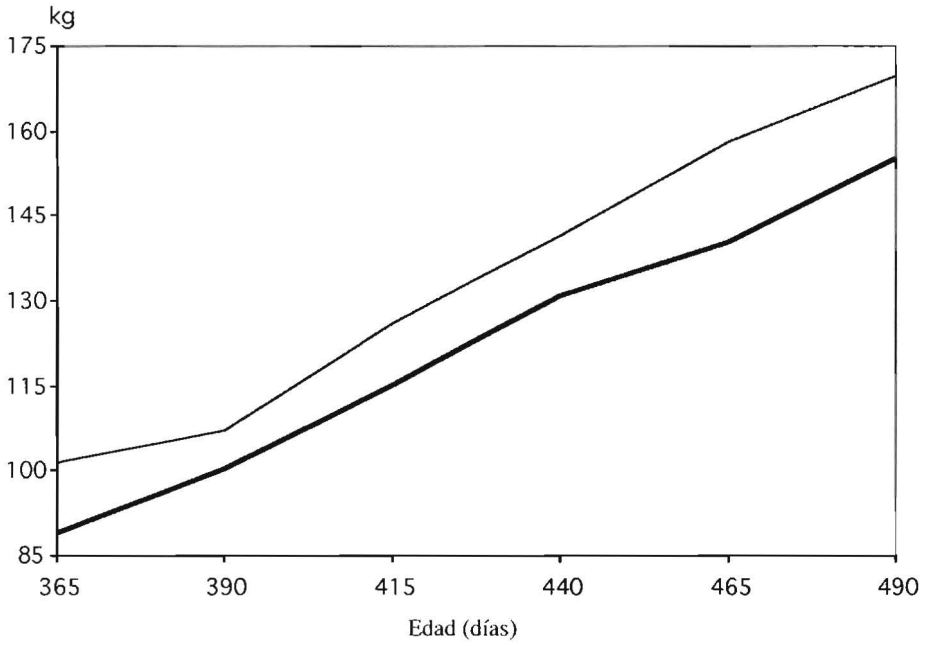


Figura 1. Peso medio en función de la edad de animales procedentes de líneas puras (—) y de cruces entre líneas (—)

Figure 1. Average weight by age of pure (—) and crossbred (—) pigs

que posibilita el ajuste de los parámetros de la función lineal de crecimiento (intercepto y pendiente) de forma conjunta a la estimación de los restantes parámetros. Intercepto y pendiente corresponden a los caracteres (P_{14M} y GMD) estimados mediante ajuste previo en los procedimientos anteriores. La elección de una función lineal para la descripción de crecimiento en montanera puede justificarse de acuerdo a los datos presentados en la figura 1. Se ha diferenciado la evolución del crecimiento de los animales puros y procedentes del cruce entre líneas para representar gráficamente el efecto de la heterosis media, uno de los parámetros que pretendemos estimar en este trabajo.

Modelo IIc. Modelo animal bivariante con análisis bayesiano y utilización de información *a priori*.

Mientras en el modelo IIb se asume una situación de máxima incertidumbre previa sobre los componentes de varianza de intercepto y pendiente, en este método se ha utilizado la información obtenida sobre (co)varianzas genéticas y residuales de los parámetros de la función lineal de crecimiento en montanera de cerdos ibéricos en un trabajo anterior (FERNÁNDEZ y col., 2000a). A partir de los coeficientes de variación de las correspondientes estimas, se calcularon los valores de los parámetros v_i que expresan el grado de incertidumbre de las mismas de acuerdo con el procedimiento propuesto por WANG y col. (1994). Entre los valores obtenidos para las (co)varianzas genéticas y residuales, se eligió en cada caso el menor que corresponde al mayor grado de incertidumbre.

Algoritmos

Para el análisis con los modelos I y IIa se utilizaron, respectivamente el procedimiento GLM de SAS y el programa VCE que estima componentes de varianza por maxima verosimilitud restringida y estima posteriormente los efectos fijos y covariables.

En el caso de los modelos IIb y IIc, las distribuciones marginales posteriores de los parámetros de interés se obtuvieron mediante el algoritmo de muestreo de Gibbs. Los detalles sobre este procedimiento pueden encontrarse en VARONA y col. (1997) y FERNÁNDEZ y col., (2000a). La longitud total de

Cuadro 2
Estimas de heredabilidad (h^2) y correlación genética (r_u) y residual (r_e) para el peso a los 14 meses (P_{14M}) y ganancia media diaria (GMD)
Table 2
Estimates of heritability (h^2) and genetic (r_u) and residual (r_e) correlation for the weight at 14 months (P_{14M}) and average daily gain (GMD)

	Modelo IIa		Modelo IIb		Modelo IIc	
Parámetro	Media	d.t.	Media	d.t.	Media	d.t.
h^2_{P14M}	0,199	0,059	0,166	0,075	0,105	0,031
h^2_{GMD}	0,066	0,045	0,206	0,110	0,247	0,037
r_u	0,354	0,348	0,619	0,241	0,242	0,113
r_e	0,396	0,042	0,844	0,033	0,864	0,018

muestreo fue en ambos casos de 1.500.000 muestras, descartándose las 500.000 primeras y guardando una de cada 100 iteraciones sucesivas. Se verificó la convergencia a la distribución diana duplicando el muestreo desde diferentes valores iniciales.

Resultados y discusión

Las estimas de heredabilidad de los caracteres estudiados y de la correlación genética y ambiental junto a sus correspondientes desviaciones típicas obtenidas por los tres modelos que incluyen la matriz de parentesco se presentan en el cuadro 2. En la comparación de estos resultados debe advertirse que se basan en información parcialmente distinta. El ajuste previo de los datos de crecimiento que requiere el modelo IIa obliga a prescindir de 71 animales que cuentan con un solo registro disponible, lo que no permite establecer los valores de P_{14M} y GMD en estos individuos. Sin embargo, el procedimiento bayesiano utilizado en el modelo IIb permite el análisis de toda la información registrada en los datos, lo que constituye una de sus ventajas. El modelo IIc utiliza adicionalmente la información previa disponible respecto a los componentes de varianza de estos caracteres procedente de registros de montanera de 762 cerdos ibéricos.

En la figura 2 se presentan las distribuciones a priori de las heredabilidades del intercepto y de la pendiente, con valores de la media y desviación típica posteriores de 0,492 (0,119) y 0,617 (0,094) respectivamente, medias muy superiores a las inferidas a partir de los datos (modelos IIa y IIb). Por el contrario, la correlación genética *a priori*

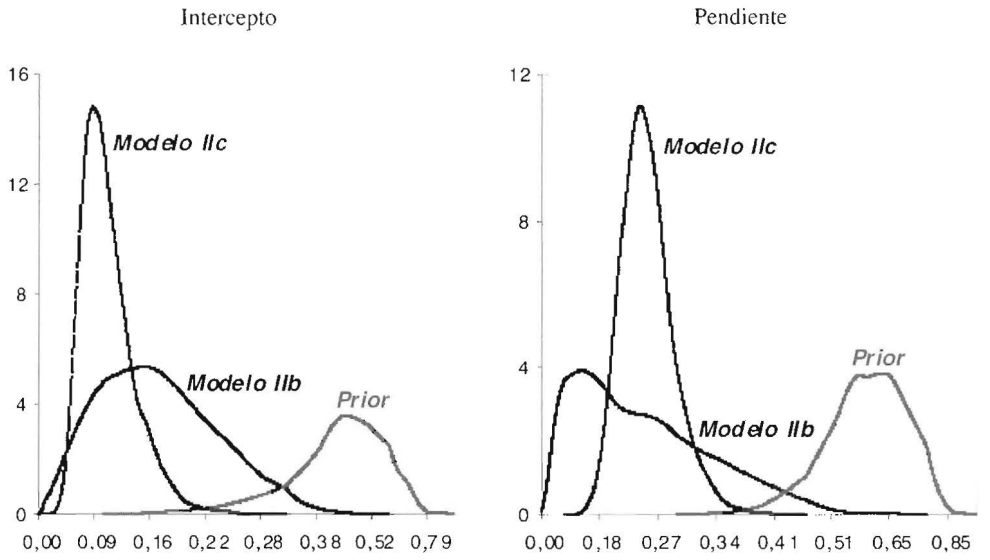


Figura 2. Distribución a *priori* y distribuciones marginales posteriores de la heredabilidad del intercepto y pendiente bajo los modelos IIb y IIc

Figure 2. A priori *distribution and marginal posterior distributions of heritability of intercept and slope under the models IIb and IIc*

entre ambos (distribución no representada) es superior a la inferida de los datos de este trabajo: 0,058 (0,172) (FERNÁNDEZ y col., 2000a). En dicha figura se representa adicionalmente la relación de las distribuciones a priori de h^2 con las distribuciones marginales posteriores de estos parámetros considerando además de los datos la citada información previa (modelo IIc). Para ambos caracteres se observó, como era de esperar, una drástica reducción de la dispersión. Existe asimismo un efecto sobre la media de las distribuciones de difícil interpretación al tratarse de un análisis bivariante.

Los resultados de los parámetros de cruzamiento estimados mediante el modelo genético propuesto por EISEN y col. (1983) se resumen en los cuadros 3 y 4 para el peso a los 14 meses y ganancia media diaria, respectivamente. En ellos se incluye junto a las estimas de la media de las estirpes puras y los efectos de líneas estimables, los efectos de aquellos parámetros significativamente diferentes de cero con alguno de los modelos analizados.

Como ya indicaron KOMENDER y HOESCHELE (1989), el modelo de efectos fijos subestima los errores de los parámetros estimados con respecto a los modelos que incluyen la matriz de parentesco. Del mismo modo el grado de incertidumbre de los componentes de varianza que asumen los análisis bayesianos también influye en las estimas de los errores siendo menores en el modelo IIc que en el IIb , y estos a su vez mayores a los obtenidos en IIa que supone el conocimiento de los verdaderos valores de los componentes de varianza.

La disparidad entre los diferentes modelos en los valores estimados de los parámetros de cruzamiento, tanto para P_{14M} como para GMD puede explicarse en parte por la diferente información utilizada en los modelos I y IIa y en los modelos IIb y IIc, así como por los diferentes valores de heredabilidad asumidos en cada uno de ellos, dado que la distribución de las progenies de los reproductores por tipo de cruzamiento no fue equilibrada (KOMENDER y HOESCHELE, 1989).

Cuadro 3
Estimas de los parámetros de cruzamiento más relevantes para el peso a los 14 meses (kg)
Table 3
Estimates of the most relevant crossbreeding parameters for weight at 14 months (kg)

	Modelo I	Modelo IIa	Modelo IIb	Modelo IIc
Parámetro	Media (d.t.)	Media (d.t.)	Media (d.t.)	Media (d.t.)
μ	126,95 (1,10)	123,88	121,13 (2,80)	120,88 (2,47)
l_2	-7,31 (2,67)	-7,29 (3,50)	-11,61 (5,47)	-11,83 (4,69)
l_3	-2,16 (2,67)	-2,32 (3,78)	1,35 (5,93)	2,11 (5,19)
l_4	1,80 (2,71)	0,19 (3,60)	1,51 (5,92)	1,82 (5,05)
$\bar{h}$	12,39 (1,42)	14,74 (1,85)	19,35 (3,05)	19,32 (2,90)
h_4	-3,55 (1,65)	-2,21 (1,56)	-5,11 (2,58)	-5,09 (2,42)
r_{24}	-2,63 (1,62)	-2,93 (1,54)	-5,15 (2,56)	-5,17 (2,43)

Los resultados obtenidos con el modelo de efectos fijos reflejan una aparente ventaja de la línea 4 (*Puebla*) para ambos caracteres, así como un posible efecto materno de la misma sobre el crecimiento diario. Este último resultado es difícil de explicar en términos biológicos y la supuesta superioridad de *Puebla* contradice estudios más amplios de comparación de estas mismas líneas (GARCÍA-CASCO, 1993). Ambos efectos no fueron detectados cuando se utiliza el modelo animal, especialmente con un enfoque bayesiano.

Cabe destacar el alto grado de significación estadística de la heterosis media en todos los casos y para los dos caracteres analizados. Este parámetro representa la diferencia entre la media de los individuos cruzados y la media de los individuos puros por lo que indicaría las diferencias en el crecimiento de ambos tipos de animales. El valor obtenido para crecimiento diario es equivalente al promedio descrito de heterosis entre razas de cerdos (GUNSET y ROBINSON, 1990). Si expresamos la heterosis como porcentaje de la media de las estirpes puras, los valores estimados con los diferentes modelos para el peso a los 14 meses de edad oscilan entre 9,8 y 16,0%, y para la ganancia media diaria entre 5,5 y 10,0%.

Con un procedimiento equivalente al modelo IIb, FERNÁNDEZ y col. (2000b) analizaron datos de crecimiento anterior a la ceba en animales procedentes del cruce dialélico de estas mismas estirpes, sometidos a dos planos de alimentación diferentes: alimentación fuertemente restringida y *ad libitum*. En los primeros la heterosis media fue 15,9% mientras en los segundos fue solo de 10,7%. Si asimilamos estos niveles de alimentación a un medio adverso en el primer caso y óptimo en el segundo, estos resultados junto a los obtenidos en este trabajo para el periodo final de ceba *ad libitum*, son congruentes con la hipótesis que relaciona heterosis y resistencia al medio adverso. Antecedente ilustre de esta relación es el libreto de *La forza del destino*, ópera de Verdi basada en una tragedia del duque de Rivas. Su protagonista, don Álvaro, es un mestizo hijo de hidalgo español e india americana, que supera con éxito a lo largo de los cuatro actos todo tipo de calamida-

Cuadro 4
Estimas de los parámetros de cruzamiento más relevantes para la ganancia media diaria (kg/d)
Table 4
Estimates of most relevant crossbreeding parameters for average daily gain (kg/d)

	Modelo I	Modelo IIa	Modelo IIb	Modelo IIc
Parámetro	Media (d.t.)	Media (d.t.)	Media (d.t.)	Media (d.t.)
μ	0,583 (0,007)	0,527	0,519 (0,016)	0,518 (0,017)
l_2	-0,009 (0,017)	0,009 (0,020)	-0,021 (0,031)	-0,013 (0,031)
l_3	-0,037 (0,018)	-0,054 (0,021)	-0,033 (0,034)	-0,035 (0,037)
l_4	0.038 (0,018)	0,031 (0,021)	0,041 (0,033)	0,042 (0,033)
m_4	-0.031 (0,013)	-0,021 (0,014)	-0,033 (0,019)	-0,034 (0,018)
$\bar{h}$	0,055 (0,009)	0,029 (0,013)	0,052 (0,016)	0,052 (0,016)
h_4	-0,024 (0,011)	-0,019 (0,010)	-0,032 (0,014)	-0,030 (0,014)

des: exilios, guerras, duelos con el bajo y el barítono y la muerte final de su amada Leonora. No parece, por tanto, exagerado reivindicar la expresión *fuerza del mestizo* en lugar del descafeinado vigor híbrido adecuado en todo caso a las mazorcas de maíz del Medio Oeste americano.

Agradecimientos

El presente trabajo se ha realizado en el marco del proyecto 1FD97-0772.

Bibliografía

COMERFORD J.W., BENYSHECK L.L., BERTRAND J.K. y JHONSON M.H., 1988. Evaluation of performance characteristics in a diallel among Simmental, Limousin, Polled Hereford and Brahman beef cattle. I. Growth, hip height and pelvic size. J. Anim. Sci. 66, 293-

EISEN E.J., HÖRSTGEN-SCHAWARK G., SAXTON A.M. y BANDY T.R., 1983. Genetic interpretation and analysis of diallelic crosses with animals. Theor. Appl. Genet. 65, 17-23.

FERNÁNDEZ A., SILIÓ L. y RODRÍGUEZ M.C., 2000a. Análisis genético del crecimiento en montanera de cerdos ibéricos. ITEA 96(1). 77-89.

FERNÁNDEZ A., RODRÍGUEZ M.C., RODRIGAÑEZ J., SILIÓ L. y TORO M.A., 2000b. Use of Bayesian *analysys* of growth functions to estimate crossbreeding parameters in Iberian pigs. 51th Annual Meeting of the European Association of Animal Production (EAAP). La Haya.

GARCÍA-CASCO J.M, 1993. Aspectos genéticos de la mejora de caracteres de crecimiento en cerdos Ibéricos. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.

GUNSET F.C. y ROBISON O.W., 1990. Crossbreeding effects on reproduction, growth and carcass traits. En Genetics of swine (Ed L.D. Young), USDA, Nebraska, 110-118.

KOMENDER P. y HOESCHELE I., 1989. Use of mixed-model methodology to improve estimation of cross-breeding parameters. Livest. Prod. Sci. 21, 101-113.

VARONA L., MORENO C., GARCÍA-CORTÉS L.A. y ALTARRIBA J., 1997. Multiple trait genetic analysis of underlying biological variables of production functions. Livest. Prod. Sci. 47, 201-209.