ITEA (2000), Vol. **96A N.° 3,** 370-378

ESTIMACIÓN DEL PARENTESCO EN CERDOS IBÉRICOS UTILIZANDO MARCADORES MOLECULARES

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

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

RESUMEN

Se han comparado distintos estimadores del parentesco obtenidos a partir de información molecular de 63 cerdos ibéricos procedentes de las estirpes Torbiscal y Guadyerbas para las que existen datos genealógicos desde 1945. Los marcadores utilizados fueron 32 microsatélites distribuidos entre los 18 autosomas. Los estimadores calculados fueron los siguientes: 1) L&H1 y L&H2 propuestos por LI y HORVITZ (1953); 2) L&R propuesto por LYNCH y RITLAND (1999); 3) Q&G propuesto por QUELLER y GOODNIGHT (1989); 4) RIT, propuesto por RITLAND (1996). Asimismo, se calculó el parentesco molecular y el genealógico, este último a partir del pedigree completo. Se detectaron fuertes discrepancias entre las estimaciones obtenidas a partir de la información molecular y las obtenidas en el análisis genealógico siendo los valores de las primeras mucho menores. También se evaluó la correlación entre los estimadores y los valores genealógicos. Esta correlación fue alta, entre 0,91 y 0,74 para los distintos estimadores, si se consideran los 63 animales que muestran un rango de parentescos muy extremo, pero disminuye hasta alcanzar valores de 0,60 y 0,30 para las poblaciones Guadyerbas y Torbiscal, respectivamente, cuando se analizan por separado. Por últimos se discuten las posibles causas de las discrepancias observadas.

Palabras clave: Microsatélites. Cerdo ibérico, Parentesco.

SUMMARY

Several estimators of coancestry from molecular information were compared. The data came from 63 iberian pigs of the strains Guadyerbas and Torbiscal with the complete genealogy known since 1945. The markers used were 32 microsatellites distributed among the 18 autosomes. The estimators calculated were: 1) L&H1 y L&H2 proposed by LI and HORVITZ (1953); 2) L&R proposed by LYNCH and RITLAND (1999); 3) Q&G proposed by QUELLER and GOODNIGHT (1989); 4) RIT, proposed by RITLAND (1996). Besides, the molecular and the genealogical coancestry was also calculated, the last one using the complete pedigree. Important discrepancies were found between the estimations obtained with molecular information and the coancestries calculated in the genalogical analysis, being the first much smaller. The correlation between the estimations and the genealogical values was also calculated. This correlation was high, between 0.91 and 0.74 for the different estimators when all the animals were considered and therefore a wide range of coancestries ocurred. However, the correlation decreases until values of 0.60 and 0.30 for the Guadyerbas and Torbiscal populations, respectively when they were analysed separately. Finally, the possible causes of the discrepancies are also discussed.

Key words: Microsatellites, Iberian pig, Coancestry.

Introducción

Los conceptos de consanguinidad de un individuo y de parentesco entre dos individuos juegan un papel de primordial importancia en las aplicaciones prácticas de la Genética cuantitativa. Así, dichos coeficientes se requieren tanto para estimar los parámetros genéticos como para realizar evaluaciones del mérito genético de aplicación en la Mejora. En Sociobiología son también importantes para interpretar la evolución de los comportamientos sociales. Y por último, en la Genética de la conservación constituyen la herramienta fundamental para la toma de decisiones tanto respecto a los individuos que han de contribuir genes a la siguiente generación como respecto a la forma en que deben ser apareados (CABALLERO y TORO, 2000).

El espectacular desarrollo de los marcadores moleculares ocurrido en los últimos años ha motivado un creciente interés en utilizarlos para determinar el parentesco (AVISE, 1994). Se han publicado ya varias aplicaciones en la estimación de parámetros genéticos en poblaciones naturales de plantas (RITLAND, 1996) y en la estimación del parentesco entre colonias en los insectos sociales (QUELLER y GOODNIGHT, 1989).

Se han propuesto numerosos estimadores del parentesco a partir de la información proporcionada por los marcadores la mayoría de los cuales se describen en la reciente revisión de LYNCH y RITLAND (1999). Su calidad como estimadores del verdadero parentesco se ha establecido fundamentalmente mediante simulación concluyéndose que proporcionan estimas razonables. Sin embargo estas simulaciones suponen una estructura de parentesco muy sencilla, básicamente padres e hijos, hermanos y medios hermanos.

En el presente trabajo se comparan distintos estimadores del parentesco en una población de cerdos ibéricos de genealogía compleja y totalmente conocida, de forma que pueden compararse los resultados de los distintos estimadores entre sí y con los correspondientes valores obtenidos del pedigree.

Materiales y métodos

Poblaciones

Las dos poblaciones consideradas en este estudio Guadyerbas y Torbiscal forman parte de la piara experimental de cerdos ibéricos establecida desde 1944-1945 en la finca Dehesón del Encinar (Oropesa, Toledo). La formación de esta piara se realizó a partir de animales procedentes de cuatro estirpes representativas de los principales tipos de cerdo ibérico existentes en 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 *Puebla* mientras que *Torbiscal* es una línea compuesta que procede de la fusión de las cuatro estirpes fundadoras realizada lentamente entre 1961 y 1963 (RODRIGÁÑEZ y col. 2000). Por lo tanto, las dos poblaciones comparten genealogía hasta 1963. Desde entonces han permanecido aisladas genéticamente, conservándose en la actualidad con censos aproximados de 7 machos y 28 hembras (*Guadyerbas*) y 15 machos y 60 hembras (*Torbiscal*). Se dispone de la genealogía completa de todos los animales desde 1945, habiendo transcurrido unas 20 generaciones hasta los actuales animales genotipados (TORO y col., 2000).

Microsatélites

Se utilizaron 32 microsatélites distribuidos entre los 18 autosomas de la forma siguiente: uno en los cromosomas 1, 2, 3, 5, 7, 9, 10, 11, 13, 16, 17 y 18, dos en los cromosomas 8, 14 y 15, tres en los cromosomas 6 y 12 y ocho en el cromosoma 4. Los microsatélites, amplificados mediante PCR, se analizaron por electroforesis capilar en un ABI 310. El rango en el número de alelos/marcador fue 2-7 con un número medio de 4,2 y el rango de heterocigosidades 0,18-0,79 siendo la heterocigosidad media 0,48.

Estimación del parentesco: análisis genealógico

El parentesco de todas las posibles parejas de individuos se calculó a partir del pedigree utilizando el método tabular. Con objeto de homogeneizar los resultados en lugar de calcular también la consanguinidad de cada individuo se calculó el coeficiente de autoparentesco de un individuo consigo mismo. La relación entre el coeficiente de autoparentesco y el de consanguinidad es simplemente $f_{XX} = 0,50\,(1 + F_X)$.

Estimación del parentesco con marcadores: un sólo locus

Se denomina parentesco molecular (MOL) al obtenido aplicando la definición de parentesco de MALÉCOT (1948) al gen marcador. Según esto el parentesco molecular entre dos individuos X e Y es la probabilidad de que dos alelos tomados al azar, uno de cada individuo sean idénticos en estado. Esta probabilidad puede también calcularse para cada uno de los alelos involucrados y el parentesco para ese locus será la suma de todos ellos. Estos valores calculados para las distintas parejas posibles de individuos en un locus multialélico se dan en el cuadro 1.

La relación entre el parentesco molecular y el de identidad por descendencia se entiende fácilmente si se considera que

$$E(f_{Mi}) = p_i^2 + p_i(1 - p_i)f$$

siendo f el coeficiente de parentesco de identidad por descendencia de Malécot y p_i la frecuencia del alelo *i*.

Según esto, una estima del parentesco contribuido por el alelo i será

$$f = \frac{f_{Mi} - p_i^2}{p_i(1 - p_i)}$$

Cuadro 1
Parentesco molecular para distintas parejas de invidulos
Table 1
Pairwise molecular coancestry

Pareja	f_{Mi}	f_{Mj}	f_{Mk}	f_M
A_iA_i, A_iA_i	1,00	0,00	0,00	1,00
A_iA_i, A_iA_j	0,50	0,00	0,00	0,50
A_iA_i, A_jA_k	0,00	0,00	0,00	0,00
A_iA_j, A_iA_j	0,25	0,25	0,00	0,50
A_iA_j, A_iA_k	0,25	0,00	0,00	0,25

La información proporcionada por n alelos puede combinarse de varias formas dando lugar a distintos estimadores. Si se elige como factor de ponderación $w_i = p_i(1 - p_i)$ como sugieren LI y HORVITZ (1953) se obtiene

$$f = \frac{\sum_i^n f_{Mi} - \sum_i^n p_i^2}{\sum_i^n p_i(1 - p_i)} = \frac{f_M - \sum_i^n p_i^2}{1 - \sum_i^n p_i^2} \qquad [1]$$

Si el factor de ponderación fuera $w_i = (1 - p_i)/(n - 1)$ como sugiere RITLAND (1996) suponiendo que las estimas son independientes, se obtiene

$$f = \sum_i^n \frac{f_{Mi} - p_i^2}{(n-1)p_i} = \frac{1}{(n-1)} \sum_i^n \frac{f_{Mi} - p_i^2}{p_i} \qquad [2]$$

Recientemente, LYNCH y RITLAND (1999) han propuesto el siguiente estimador de "regresión" (que llamaremos L&R) entre un individuo de referencia X (con alelos a y b) y un individuo probando Y (con alelos c y d).

$$f_{XY} = \frac{p_a(S_{bc} + S_{bd}) + p_b(S_{ac} + S_{ad}) - 4p_a p_b}{2(1 + S_{ab})(p_a + p_b) - 8p_a p_b}$$

siendo S_{uv} una variable auxiliar que toma el valor 1 si $u = v$ y 0 si $u \neq v$. Las dos estimas obtenidas para cada pareja f_{XY} y f_{YX} se promedian aritméticamente para obtener la estima final f.

Otro estimador relacionado con el anterior es el de QUELLER y GOODNIGHT (1989) que tiene la siguiente expresión:

$$f_{XY} = \frac{0,5(S_{ac} + S_{ad} + S_{bc} + S_{bd}) - p_a - p_b}{1 + S_{ab} - p_a - p_b},$$

y presenta la limitación de no estar definido para loci bialélicos.

Estimación del parentesco con marcadores: varios loci

A partir del estimador de LI y HORVITZ (1953) calculado para cada locus puede promediarse sin más para todos los N loci

$$f = \frac{\sum_l^N f_l}{N}$$

estimador que denominaremos L&H1 o bien promediarse primero el parentesco molecular de todos los loci y posteriormente aplicar (1) obteniéndose

$$f = \frac{\sum_l^N f_{Ml} - \sum_l^N \sum_{li}^n p_{li}^2}{1 - \sum_l^N \sum_{li}^n p_{li}^2}$$

estimador que denominaremos L&H2 y que, como indica RITLAND (1996) asume implícitamente que la correlación entre las estimas de los distintos loci es la unidad. Si por otra parte, se asumiera que dicha correlación es cero, la ponderación para cada locus sería $1/(n_l - 1)$ que aplicado sobre la ecuación (2) daría lugar al estimador que denominamos RIT:

$$f = \frac{\sum_l^N \sum_{li}^n \frac{f_{li} - p_{li}^2}{p_{li}}}{\sum_l^N (n_l - 1)}$$

En el caso del estimador de LYNCH y RITLAND (1999), que denominaremos L&R el parentesco multilocus se obtiene ponderando por el inverso de las varianzas unilocus:

$$f = \frac{1}{\sum_l^N w_l} \sum_l^N w_l f_l$$

$$\text{con } w_l = \frac{(1 + S_{ab})(p_a + p_b) - 4p_a p_b}{8p_a p_b}$$

Por último el estimador multilocus de QUELLER y GOODNIGHT (1989) es el promedio aritmético de las estimas unilocus y lo designaremos como Q&G.

Resultados

En el cuadro 2 se presentan una descripción de los coeficientes estudiados. Se ha distinguido entre los coeficientes de parentesco dentro de cada una de las dos poblacio-

Cuadro 2
Estadísticos de los estimadores del coeficiente de parentesco (f_{xy}) y autoparentesco (f_{xx}) calculados para individuos pertenenecientes a las líneas *Torbiscal* y *Guadyerbas*
Table 2
Statistics of the estimators of the coancestry coefficient (f_{xy}) and self-coancestry (f_{xx}) calculated for the individuals belonging to the Torbiscal *y* Guadyerbas *strains*

Estimadores Parentesco (f)	Guadyerbas		Torbiscal		Guad. vs Torb.
	fxy	*fxx*	*fxy*	*fxx*	*fxy*
(n)	(496)	(32)	(465)	(31)	(992)
Genealogía (PED)					
Media	0,390	0,677	0,163	0,574	0,047
Desviacion típica	0,032	0,061	0,030	0,010	0,0002
Min./ máx.	0,343/ 0,548	0,666/ 0,686	0,138/ 0,363	0,566/ 0,605	0,047/ 0,048
Molecular (MOL)					
Media	0,577	0,772	0,449	0,719	0,349
Desviacion típica	0,044	0,043	0,047	0,031	0,043
Min./ máx.	0,469/ 0,727	0,687/ 0,859	0.320- 0,711	0,641/ 0,766	0,242/ 0,492
Li y Horvitz (L&H1)					
Media	0,223	0,582	0,058	0,517	-0,156
Desviacion típica	0,091	0,090	0,088	0,055	0,076
Min./máx.	-0,061/ 0,516	0,416/ 0,764	-0,213/ 0,536	0,373/ 0,584	-0,458/ 0,158
Li y Horvitz (L&H2)					
Media	0,250	0,596	0,023	0,502	-0,153
Desviacion típica	0,078	0,076	0,084	0,056	0,076
Min./ máx.	0,058/ 0,515	0,446/ 0,751	-0,205/ 0,488	0,363/ 0,585	-0,343/ 0,100
Lynch y Ritland (L&R)					
Media	0,129	0,500	0,070	0,500	-0,113
Desviacion típica	0,072	0,000	0,057	0,000	0,036
Min./ máx.	-0,051/ 0,355	0,500/ 0,500	-0,048/ 0,426	0,500/ 0,500	-0,223/ -0,007
Queller y Goodnigth (Q&G)					
Media	0,222	0,500	0,011	0,500	-0,107
Desviacion típica	0,079	0,000	0,114	0,000	0,032
Min./ máx.	-0,015/ 0,418	0,500/ 0,500	-0,449/ 0,475	0,500/ 0,500	-0,299/ -0,006
Ritland (RIT)					
Media	0,094	0,396	0,091	0,683	-0,107
Desviacion típica	0,051	0,122	0,074	0,167	0,032
Min./ máx.	-0,036/ 0,289	0,252/	-0,068/ 0,519	0,394-1,107	-0,193/ 0,006

nes consideradas y el referido a individuos de poblaciones diferentes. Los coeficientes de autoparentesco genealógico medio son 0,677 y 0,574 que corresponden a coeficientes de consanguinidad promedio de 0,354 y 0,148 para *Guadyerbas* y *Torbiscal*, respectivamente. Los valores correspondientes de la homocigosidad (consanguinidad) molecular fueron 0,544 y 0,438. Los estimadores estudiados infraestiman en general el autoparentesco. Por otra parte tanto el estimador L&R como el Q&R asignan siempre un valor de 0,50 al autoparentesco. Los estimadores considerados también proporcionan un valor de

Cuadro 3

Correlación entre estimadores del coeficiente de parentesco (bajo la diagonal) y autoparentesco (sobre la diagonal) calculados para 63 individuos de las líneas *Guadyerbas* y *Torbiscal*

Table 3

Correlation among the estimators of coancestry coeffcint (below the diagonal) and self-coancestry (above the diagonal) calculated for 63 individuals of the Guadyerbas *y* Torbiscal *strains*

	PED	MOL	L&H1	L&H2	L&R	Q&G	RIT
Genealogía (PED)		0,581	0,394	0,581	0,000	0,000	-0,690
Molecular (MOL)	0,909		0,919	1,000	0,000	0,000	-0,249
Li and Horvitz (L&H1)	0,840	0,971		0,919	0,000	0,000	-0,125
Li and Horvitz (L&H2)	0,909	1,000	0,971		0,000	0,000	-0,249
Lynch y Ritland (L&R)	0,845	0,907	0,888	0,907		0,000	0,000
Queller y Goodnight (Q&G)	0,744	0,797	0,797	0,797	0,723		0,000
Ritland (RIT)	0,762	0,840	0,854	0,854	0,966	0,692	

Cuadro 4

Correlación entre estimadores del coeficiente de parentesco (bajo la diagonal) y autoparentesco (sobre la diagonal) calculados para 32 individuos de la línea *Guadyerbas*

Table 4

Correlation among the estimators of coancestry coefficient (below the diagonal) and self-coancestry (above the diagonal) calculated for 32 individuals of the Guadyerbas *strain*

	PED	MOL	L&H1	L&H2	L&R	Q&G	RIT
Genealogía (PED)		-0,216	-0,236	-0,216	0,000	0,000	-0,442
Molecular (MOL)	0,534		0,912	1,000	0,000	0,000	0,303
Li and Horvitz (L&H1)	0,431	0,899		0,912	0,000	0,000	0,247
Li and Horvitz (L&H2)	0,534	1,000	0,899		0,000	0,000	0,303
Lynch y Ritland (L&R)	0,625	0,735	0,600	0,735		0,000	0,000
Queller y Goodnight (Q&G)	0,438	0,593	0,523	0,593	0,649		0,000
Ritland (RIT)	0,646	0,739	0,593	0,739	0,946	0,635	

los coeficientes de parentesco muy inferior al valor obtenido en el análisis genealógico. Especialmente notable es el caso del parentesco entre animales de poblaciones diferentes para los que el promedio de las estimas es negativo e incluso para alguna de ellas todos los valores son negativos (L&R y Q&G).

En los cuadros 3, 4, 5 y 6 se presentan las correlaciones entre los valores de las distintas estimaciones tanto para el conjunto de todos los individuos como para cada población por separado. Para el conjunto de individuos la correlación más alta con el parentesco genealógico la presenta el parentesco molecular y el L&H2 del que difiere sólo en un cambio de escala siendo el valor de esta correlación próximo a 0,91. Con valores próximos a 0,85 se encuentran los estimadores L&H1 y L&R, mientras que los estimadores Q&G y RIT presentan los valores más bajos aunque todavía considerables, en torno a 0,75. También el autoparentesco genealógico presenta una correlación máxima con el molecular aunque el valor es más bajo (0,58). Los estimadores L&R y Q&G no proporcionan una estima y la que proporciona RIT esta correlacionada negativamente (-0,69).

Cuando se consideran las dos poblaciones por separado (cuadros 4 y 5) el orden de los estimadores respecto a su correlación con el parentesco genealógico es RIT,L&R, MOL = L&H2, Q&G yL&H1 en la población Guayerbas y L&R, RIT, MOL = L&H2, Q&G y L&H1 en Torbiscal. Sin embargo, llama la atención que incluso para los mejores estimadores los valores de la correlación son bastante más bajos, del orden de 0,60 y 0,30 en las poblaciones Guadyerbas y Torbiscal. Para el parentesco de animales de poblaciones distintas (cuadro 6) las correlaciones son próximas a cero y la mayoría negativas (de -0,045 a 0,038). Más paradójico todavía, el autoparentesco genealógico está negativamente correlacionado con todos los estimadores (~ -0,2) mientras que lo esta positivamente en Torbiscal (~ 0,3).

Cuadro 5
Correlación entre estimadores del coeficiente de parentesco (bajo la diagonal) y autoparentesco (sobre la diagonal) calculados para 31 individuos de la línea *Torbiscal*
Table 5
Correlation among the estiamators of coancestry coefficient (below the diagonal) and self-coancestry (above the diagonal) calculated for 31 individuals of the Torbiscal *strain*

	PED	MOL	L&H1	L&H2	L&R	Q&G	RIT
Genealogía (PED)		0,323	0,271	0,323	0,000	0,000	0,296
Molecular (MOL)	0,283		0,950	1,000	0,000	0,000	0,278
Li y Horvitz (L&H1)	0,265	0,972		0,950	0,000	0,000	0,273
Li y Horvitz (L&H2)	0,283	1,000	0,972		0,000	0,000	0,278
Lynch y Ritland (L&R)	0,329	0,769	0,704	0,770		0,000	0,000
Queller y Goodnight (Q&G)	0,268	0,564	0,563	0,564	0,568		0,000
Ritland (RIT)	0,301	0,690	0,622	0,690	0,966	0,532	

Cuadro 6
Correlación entre estimadores del coeficiente de parentesco calculados para 32 x 31 parejas de individuos de las líneas *Guadyerbas* y *Torbiscal*
Table 6
Correlation among the estimators of coancestry coefficient calculated for the 32 x 31 pairs of individuals of the Guadyerbas *y* Torbiscal *strains*

	PED	MOL	L&H1	L&H2	L&R	Q&G	RIT
Genealogía (PED)							
Molecular (MOL)	-0,035						
Li y Horvitz (L&H1)	-0,045	0,925					
Li y Horvitz (L&H2)	-0,035	1,000	0,925				
Lynch y Ritland (L&R)	-0,040	0,691	0,572	0,691			
Queller y Goodnight (Q&G)	0,038	0,413	0,371	0,413	0,200		
Ritland (RIT)	-0,042	0,878	0,744	0,878	0,827	0,396	

Discusión

El coeficiente de parentesco genealógico es un coeficiente que mide la probabilidad de identidad por descendencia relativo a una población de referencia (población base o fundadora) en la que se supone que todos los alelos de la misma son distintos. Por ello su valor es siempre mayor que cero. El coeficiente de parentesco molecular mide esencialmente desviaciones de las frecuencias genotípicas respecto al equilibrio de Hardy-Weinberg. La población de referencia, por tanto, sería una población hipotética con las mismas frecuencias génicas, pero en equilibrio de H-W.

La conversión de un coeficiente en otro, esto es la posibilidad de estimar el coefciente genealógico a partir de datos moleculares, requiere asumir que en la población fundadora considerada en el análisis genealógico los marcadores estaban tanto en equilibrio de H-W como en equilibrio de ligamiento y además con las mismas frecuencias que las que hemos observado en la población actual, esto es que no ha habido cambio en dichas frecuencias.

En una situación como la analizada en el presente trabajo no parece que pueda asumirse que las frecuencias actuales de alelos de los marcadores sean las mismas que las que había en la población base, debido al proceso de separación de las dos estirpes y a la deriva genética acumulada durante más de 40 años. Esta sería la explicación más plausible de las discrepancias entre las estimaciones obtenidas a partir de la información molecular y las obtenidas en el análisis genealógico. Las primeras son mucho menores y en muchos casos hay valores negativos, que indicarían una disminución de heterocigotos respecto a los que cabría esperar en el equilibrio. En el caso más extremo para el parentesco entre animales de distintas estirpes todos los valores de los estimadores L&R y Q&G son negativos.

En genética de la conservación el interés de utilizar información molecular está orientado a la elección de los animales menos emparentados para fundar un programa de

conservación o para tomar decisiones sobre la forma de aparearlos. En este contexto, es importante saber en que medida los estimadores basados en información molecular sirven como predictores de los parentescos genealógicos, esto es la magnitud de la correlación entre ambos. Los resultados de nuestro estudio indican que, para los 32 microsatélites utilizados, esta correlación es alta, entre 0,91 y 0,74 para los distintos estimadores si se consideran los 63 animales que muestran un rango de parentescos muy extremos (de 0,047 a 0,548). Sin embargo, si el rango de variación es menos extremo como en la población *Guadyerbas* (de 0, 343 a 0,548) o en la *Torbiscal* (de 0,138 a 0,363) el valor de la correlación es del orden de 0,60 y 0,30 respectivamente, llegando a ser negativa o próxima a cero cuando se consideran animales de poblaciones distintas. Lamentablemente la ordenación de los estimadores no fue siempre la mismo, ya que MOL fue el mejor en el conjunto de las dos poblaciones y RIT y L&R en las poblaciones *Guadyerbas* y *Torbiscal*, respectivamente.

A lo largo del trabajo hemos supuesto, al menos implícitamente, que el parentesco genealógico es el que mejor resume la verdadera variabilidad genética de todo el genoma y que el interés de los marcadores reside en proporcionar una estima, más o menos adecuada, del mismo. Obviamente conforme el abaratamiento y la robotización en la obtención de la información molecular facilite la obtención de marcadores, el parentesco molecular será en sí misma la medida más relevante.

Agradecimientos

Financiado por el INIA en el marco del proyecto SC98-083.

Bibliografía

CABALLERO A., TORO M.A., 2000. Interrelations between effective population size and other pedigree tools for the manegement of conserved populations. Genet. Res. 75: 331-343.

LI C.C., HORVITZ, D.G., 1953. Some methods of estimating the inbreeding coefficinent. Am. J. Hum. Genet. 5, 107-117.

LYNCH M., RITLAND K., 1999. Estimation of the pairwise relatedness with molecular markers. Genetics 152, 1753-1766.

MALECOT G., 1948. Les mathématiques de l'hérédité. Masson et Cie, Paris.

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

QUELLER D.C., GOODNIGHT K.F., 1989. Estimating relatedness using molecular markers. Evolution 43, 258-274.

RITLAND K., 1996. Estimators for pairwise relatedness and inbreeding coefficients. Genet. Res. 67, 175-186.

RODRIGÁÑEZ J., TORO M.A., RODRÍGUEZ C., SILIÓ L., 2000. Alleles survival from portuguese and spanish strains in a population of Iberian pig. Cahiers Options Mediteranéennés 41: 57-61.

TORO M.A., RODRIGÁÑEZ J., RODRÍGUEZ C., SILIÓ L., 2000. Genealogical analysis of a closed herd of black hairless Iberian pigs. Conservation Biology (en prensa).