ITEA (2002), Vol. 98A N.° 2, 251-255

EPISTASIA PARA ASIMETRÍA FLUCTUANTE EN EL NÚMERO DE MAMAS EN CERDOS

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

Departamento de Mejora Genética Animal, INIA,
Carretera de La Coruña, km 7, 28040 Madrid, España

Introducción

En el desarrollo de caracteres morfológicos bilaterales, algunos individuos resultan incapaces de realizar una idéntica expresión del carácter a ambos lados de su eje de simetría. Cuando estas pequeñas desviaciones de la simetría perfecta son aleatorias, con distribución normal de media cero, se las denomina asimetría fluctuante (VAN VALEN, 1962). Este parámetro se considera una medida de la inestabilidad del desarrollo ante el estrés ambiental o genético (PALMER y STROBECK, 1986). Mediante el metaanálisis de 34 trabajos previos, MØLLER y THORNHILL (1997) han mostrado evidencia significativa de variación genética aditiva para asimetría fluctuante de diversos caracteres morfológicos en 17 especies. Sin embargo, otros investigadores consideran la asimetría fluctuante como un fenómeno esencialmente no aditivo afectado por dominancia y epistasia (CLARKE *et al.*, 1992). En este sentido, se considera que la hibridación de poblaciones genéticamente aisladas puede originar un desarrollo inestable y una mayor asimetría fluctuante, debido a la ruptura de complejos de genes coadaptados en las poblaciones originales (MØLLER y SWADDLE, 1997).

El estudio de la asimetría fluctuante ha suscitado interés en animales domésticos particularmente aves, por su posible relación con el proceso de domesticación y con el bienestar animal, como puso de manifiesto la revisión presentada por CAMPO *et al.* (2001) en la pasada Reunión Nacional de Mejora Genética Animal. El número de mamas en cerdos es un importante carácter bilateral que presenta asimetría fluctuante. Un reciente análisis ha permitido estimar valores de la heredabilidad y del coeficiente de ambiente común de este carácter (h^2_{AF} = 0,10; c^2_{AF} = 0,04) de pequeña magnitud aunque significativamente distintos de cero, sin que se hayan apreciado efectos significativos de la consanguinidad sobre el mismo (FERNÁNDEZ *et al.*, 2002). El objetivo del presente trabajo es estimar posibles efectos no aditivos de heterosis y epistasia sobre la asimetría fluctuante del número de mamas en datos procedentes de cruces de dos poblaciones de cerdos de origen europeo y asiático, genéticamente muy distantes.

Material y métodos

Datos

Los registros analizados proceden de un ensayo de cruzamiento entre cerdos Ibéricos de la línea *Torbiscal* (P_1) y animales de la raza china *Jiaxing* (P_2) del grupo Taihu de razas hiperprolíficas, en el que se obtuvieron individuos del cruce F_1 = *Jiaxing x Ibé-*

rico y de dos retrocruces sucesivos sobre la línea *Torbiscal*: B_1 = *Ibérico x* (*Jiaxing x Ibérico*) y P_1 *x* B_1 = *Ibérico x* [*Ibérico x* (*Jiaxing x Ibérico*)].

El número de mamas en los lados izquierdo (*I*) y derecho (*D*) fue registrado por separado a los 21 días de edad en un total de 8.779 lechones de ambos sexos nacidos en 1.119 camadas de este ensayo y de animales *Torbiscal* contemporáneos. Para cada individuo *i* se ha calculado el valor de la asimetría direccional (AD_i) como la diferencia de las medidas a ambos lados ($D_i - I_i$) y el de la asimetría fluctuante (AF_i) como el valor absoluto de esta diferencia $|D_i - I_i|$. Las respectivas medias de estas medidas de asimetría: 0,010 (e.t. = 0,006) y 0,255 (e.t. = 0,004) confirman en este material biológico la presencia de asimetría fluctuante para el número de mamas. La información registrada en las distintas líneas y cruces se resume en el cuadro 1. Las relaciones genealógicas entre todos los animales eran conocidas, con un total de 9.966 entradas animal-padre-madre.

Métodos estadísticos

Para el análisis de los valores individuales de asimetría fluctuante se utilizó un modelo animal univariante que incorpora como covariables tres parámetros del modelo de DICKERSON (1969) para el análisis de cruces entre lineas:

$$y = X\beta + Z_1u + Z_2c + e$$

donde y es un vector de los valores de AF_i; X, Z_1 y Z_2 son matrices de incidencia que relacionan los registros en y con los vectores β, de efectos sistemáticos, *u*, de valores genéticos aditivos y *c*, de efectos de ambiente común de camada; siendo *e* el vector de residuos. Los efectos sistemáticos incluidos en β fueron la media, el sexo (2 niveles), el periodo de partos (23 niveles) y los coeficientes de regresión lineal de tres covariables que modelizan la diferencia genética entre las líneas parentales (*g*), la heterosis (*h*) y la pérdida por recombinación de interacciones genéticas no alélicas (*r*). Los valores en *X* de estas covariables en los animales de las diferentes lineas y cruces analizados se presentan en el cuadro 2.

Cuadro 1. Número de animales, media y error típico del número de mamas registrado en el lado izquierdo y derecho, asimetrías direccional y fluctuante en diversos cruces de dos poblaciones de cerdos Ibéricos (P_1) y Jiaxing (P_2)

Línea / Cruce	N	Mamas Lado Izquierdo	Mamas Lado Derecho	Asimetría Direccional	Asimetría Fluctuante
P_1	5.713	5,12 (0,01)	5,12 (0,01)	-0,01 (0,01)	0,17 (0,01)
P_2	5	10,00 (0,32)	9,80 (0,20)	0,20 (0,20)	0,20 (0,20)
F_1	98	7,33 (0,06)	7,21 (0,07)	0,11 (0,07)	0,40 (0,06)
B_1	2.230	6,33 (0,01)	6,27 (0,01)	0,05 (0,01)	0,42 (0,01)
P_1 x B_1	733	5,64 (0,02)	5,64 (0,02)	-0,01 (0,02)	0,41 (0,02)

Cuadro 2. Parametrización en el modelo de análisis de las diferentes líneas y cruces de acuerdo con Dickerson (1969)

Línea / Cruce	Diferencia entre líneas parentales (g)	Heterosis (h)	Pérdida por recombinación (r)
P_1	0	0	0
P2	1	0	0
F1	1/2	1	0
B1	1/4	1/2	1/4
P1 x B1	1/8	1/4	3/16

Un procedimiento Bayesiano con empleo del algoritmo de muestreo de Gibbs (WANG *et al.*, 1994) fue utilizado para obtener las distribuciones marginales posteriores de los parámetros de interés: heredabilidad (h^2), coeficiente de ambiente común (c^2) y de los coeficientes de regresión lineal correspondientes a los efectos g, h y r. Estas distribuciones posteriores se basan en la información de los datos, al asumirse a priori planos para todos los parámetros, representando la gran incertidumbre previa respecto a los mismos. Las primeras 10.000 iteraciones de una cadena Gibbs de 1,010.000 fueron descartadas, salvándose una de cada 100 iteraciones con un total de 10.000 muestras de cada parámetro. A partir de estas muestras de las distribuciones marginales posteriores (d.m.p.) se calcularon para cada parámetro los estadísticos usuales de posición (media y mediana) y de dispersión (desviación típica e intervalo del 95% de mayor densidad posterior).

Resultados y discusión

Los resultados más interesantes de este análisis genético se resumen en el cuadro 3. El número efectivo de muestras para las medias de estas distribuciones osciló entre 1.157 (h^2) y 9.681 (r). Los siguientes aspectos merecen ser destacados:

- Los estadísticos de la d.m.p. de h^2 confirman la presencia de efectos genéticos aditivos sobre la *AF* del número de mamas significativamente distintos de cero, aunque de magnitud relativamente pequeña. Las medias (y desviaciones típicas) posteriores de las varianzas aditiva (σ_U^2) y fenotípica (σ_P^2) de la asimetría fluctuante son respectivamente 0,008 (0,002) y 0,200 (0,003). Los resultados correspondientes a c^2 también confirman un pequeño pero significativo efecto sobre *AF* del ambiente común compartido por los embriones de cada camada. La media (y desviación típica) posterior de este componente de varianza (σ_C^2) es 0,004 (0,001).

- No hay evidencia significativa de diferencias genéticas entre las líneas parentales (g) ni de heterosis entre las mismas (h), aunque estos resultados están fuertemente condicionados por la gran dispersión de las correspondientes distribuciones posteriores atribuible a la escasa información disponible de animales puros *Jiaxing* (P_2).

- El efecto sobre *AF* de la pérdida por recombinación de interacciones entre loci (r) es el de mayor importancia y es indicativo de la influencia de estas interacciones epistáticas sobre la estabilidad del desarro-

Cuadro 3. Principales estadísticos de las distribuciones marginales posteriores de la heredabilidad (h^2), coeficiente de ambiente común (c^2), diferencia entre las líneas parentales (g), heterosis (h) y pérdida por recombinación (r) de la asimetría fluctuante para el número de mamas.

	Media	Mediana	Desviación Típica	Intervalo 95% MDP
h^2	0,042	0,042	0,011	0,022 / 0,062
c^2	0,022	0,021	0,007	0,007 / 0,036
g	0,026	0,027	0,218	-0,404 / 0,450
h	0.149	0,149	0,113	-0,073 / 0,369
r	0,723	0,723	0,114	0,502 / 0,948

llo del número de mamas en los tipos genéticos analizados.

Los cerdos de tipo asiático y europeo se domesticaron independientemente y la divergencia genética entre sus ascendientes se ha estimado mediante estudios de secuenciación de DNA mitocondrial en 500.000 años (GIUFFRA *et al.*, 2000), aunque otros estudios reducen este periodo de separación a 58.000 años (KIM *et al.*, 2002). En cuanto a los cerdos ibéricos, la secuenciación de la región *D-loop* y del gen *Citocromo B* ha permitido verificar su origen europeo, sin que se detecte introgresión siquiera parcial de genes asiáticos como ocurre en algunas razas británicas (CLOP *et al.*, 2002; ALVES *et al.*, 2002). Por tanto, puede asumirse que los ascendientes de los animales *Jiaxing* e *Ibérico* se mantuvieron genéticamente separados durante varias decenas de miles de años hasta la realización de los cruces aquí analizados.

Este largo periodo de aislamiento genético, en ambiente y condiciones de manejo dispares, de acuerdo con las clásicas ideas sobre evolución y domesticación de Sewall Wright posibilita la fijación de complejos de genes con interacciones favorables, separadamente coadaptados. Los resultados de este trabajo indican que la recombinación meiótica puede destruir, en los animales con varios cruces sucesivos (B_1 y $P_1 \times B_1$), algunas interacciones no alélicas favorables en estos complejos de genes, con aumento de la inestabilidad del desarrollo que registra la asimetría fluctuante.

Agradecimientos

La realización de los cruces con *Jiaxing* fue posible gracias a un acuerdo de colaboración INIA-INRA, que permitió disponer de las necesarias dosis seminales de la raza *Jiaxing* con la ayuda de C. Legault y J.C. Caritez (INRA) y de S. Martín-Rillo y E. Alía (INIA) para las inseminaciones iniciales. Los autores agradecen la colaboración de J. Zuzuárregui y del personal del CIA 'Dehesón del Encinar' (Oropesa, Toledo) en la obtención de los registros.

Bibliografía

ALVES E., OVILO C., RODRÍGUEZ C., SILIÓ L., 2002. Mitochondrial D-loop and cytochrome B gene sequences as a tool to preserve the genetic diversity in an Iberian pig population. *28th International Conference on Animal Genetics*, Göettingen (Alemania).

CAMPO J.L., GIL M.G., TORRES O., DÁVILA S.G., 2001. Utilización de la asimetría fluctuante en mejora genética. *ITEA*. 97(A): 5-10.

CLARKE G.M., OLDROYD B.P., HUUT P., 1992. The genetic basis of developmental stability in *Apis melifera*: heterozygosity vs. genetic balance. *Evolution* 46: 753-762.

CLOP A., FERNÁNDEZ A., AMILS M., CAPOTE J., RAMÓN C., ANDERSSON L., SÁNCHEZ A., 2002. Cytochrome B sequence variation as a tool for tracing the genetic origin of three local Spanish breeds. *28th International Conference on Animal Genetics*, Göettingen (Alemania).

DICKERSON G.E., 1969. Experimental approaches in utilizing breed resources. *Anim. Breed. Abstr.* 37: 191-202.

FERNÁNDEZ A., TORO M.A., RODRÍGUEZ C., SILIÓ L., 2002. Genetic analysis of fluctuating asymmetry for teat number in Iberian pigs. *7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Montpellier.

GIUFFRA E., KIJAS J.M.H., ARMAGER V., CARLBORG O., JEON J.T., ANDERSSON L., 2000. The origin of the domestic pig: independent domestication and subsequent introgression. *Genetics*, 154: 1875-1891.

KIM K.I., JEE J.H., LI K., ZHANG Y.P., LEE S., GONGORA J., MORAN C., 2002. Phylogenetic relationships of Asian and European pig breeds determined by mitochondrial DNA D-loop sequence polymorphism. *Anim. Genet.* 33: 19-25.

MØLLER A.P., SWADDLE J.P., 1997. *Asymmetry, Developmental Stability, and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.

MØLLER A.P., THORNHILL R., 1997. A meta-analysis of the heritability of developmental stability. *J. Evol. Biol.* 10: 1-16.

PALMER A.R., STROBECK C., 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 391-421.

VAN VALEN L., 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution*. 16: 125-142.

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