

Mejora genética de los caracteres reproductivos en el porcino

■ José Luis Noguera

Imágenes Suis

► Resumen

Este artículo revisa el estado de conocimiento sobre la mejora genética de los caracteres reproductivos en la especie porcina. La productividad numérica, como medida de la eficiencia reproductiva, puede mejorarse a través de la acción sobre sus componentes: edad a la pubertad, fertilidad, prolificidad y tiempos improductivos. En el proceso de mejora de dichas variables caben dos estrategias complementarias: por una parte, la mejora de las prácticas de manejo, la alimentación, la sanidad, las instalaciones y el bienestar animal, y, por otra, la selección y mejora genética de dichos caracteres. La prolificidad es el carácter más importante desde el punto de vista genético y económico, por su impacto sobre la productividad.

En las últimas décadas, la aplicación de nuevas estrategias de selección de la prolificidad (BLUP; intensidad de selección) han producido importantes tasas de respuesta genética. La aplicación de los nuevos conocimientos aportados por la investigación del genoma porcino y de la genética cuantitativa probablemente permitirá el desarrollo y aplicación de nuevas estrategias de selección mucho más eficientes, como la recientemente propuesta "selección genómica".

Palabras clave: Porcino, genética, selección, mejora, reproducción

► Summary

Genetic improvement of genetic traits in pigs

This paper reviews and discusses the state of the art of genetic improvement of reproductive traits in pigs. The productivity (pigs weaned/sow/year) is a measure of the reproductive efficiency. This productivity could be improved through its components: age at puberty, fertility, prolificacy, and unproductives waste of time. In the improvement process of these traits two complementary strategies are possible: on the one hand, the improvement of the pig management practices, feeding, health, facilities, and animal welfare, and on the other hand, the selection and genetic improvement of the mentioned traits. Prolificacy is the most important trait from a genetic and economic point of view, because of the positive impact on productivity. In the last two decades, the implementation of new strategies of selection for prolificacy (BLUP; selection intensity) has produced important genetic response rates. The new knowledge obtained by pig genome and quantitative genetics research will contribute to new selection strategies, which will be more efficient than the classical one, as the recently proposed "genomic selection".

Key words: pig, genetics, selection, improvement, reproduction

Contacto con el autor: Genética y Mejora Animal - IRTA - Alcalde Rovira Roure, 191 - 25198 Lleida

La productividad numérica (P_n), definida como el número de lechones destetados por cada cerda a lo largo de su vida, es un criterio sintético de estimación de la eficiencia reproductiva, la cual tiene un creciente interés tanto para las empresas del sector porcino, por su incidencia directa en los costes de producción, como desde el punto de vista científico, por los retos que plantea el conocimiento de su determinismo genético.

La P_n es el resultado de la interacción de diferentes componentes reproductivos de los animales (Legault, 1985):

- Edad a la pubertad.
- Prolificidad (número de lechones nacidos por parto).
- Fertilidad.
- Duración de la lactación.
- Tasa de supervivencia de los lechones.
- Duración de la vida reproductiva de la cerda.

Una forma de estimar la productividad numérica es mediante la siguiente expresión matemática:

$$P_n = \frac{365 \times N \times NT \times (1 - T_m)}{I_1 + (N-1)(G + L + IDF) + I_2}$$

En dicha expresión:

- N: número de partos por cerda dada de baja.

- NV: número total de lechones nacidos por parto.
- Tm: tasa de mortalidad.
- I_1 : intervalo entre el fin del engorde y el primer parto.
- G: duración de la gestación.
- L: duración de la lactación.
- IDF: intervalo destete-cubrición fértil.
- I_2 : intervalo último destete-reposición.

MEJORA GENÉTICA DE LA PRODUCTIVIDAD NUMÉRICA

Como se puede deducir de la ecuación, la mejora de la productividad se puede obtener interviniendo sobre sus componentes. Mediante la mejora de las prácticas de manejo, alimentación, sanidad e instalaciones se pueden obtener incrementos substanciales de la Pn. Por otra parte, existen evidencias de que la mejora genética de la productividad numérica puede lograrse actuando sobre sus componentes (Rothschild y Bidanel, 1998). El propósito del presente artículo es hacer una revisión sobre la mejora genética de los caracteres reproductivos en el porcino, el estado de conocimiento y su aplicación en los planes de mejora.

Prolificidad

La prolificidad es el carácter más importante, tanto desde el punto de vista económico como genético, para mejorar la productividad numérica (Legault, 1978; Smith, 1983). Tradicionalmente, la prolificidad se ha considerado un carácter difícil de mejorar genéticamente. Sin embargo, la selección para incrementar la prolificidad en el porcino se ha llevado a cabo desde hace cientos de años con relativo éxito. Desde la domesticación del cerdo en el Neolítico (hace unos 8.000 años), a partir del jabalí, con 6-7 crías por parto, hasta la obtención de las líneas hiperprolíficas chinas, con más de 14 crías por parto, es evidente que se ha realizado un gran progreso genético, doblándose biológicamente su prolificidad. A pesar del desconocimiento de las leyes de la herencia y de las bases genéticas del carácter, durante centurias este progreso genético se obtuvo muy lentamente eligiendo, probablemente, hijas de las cerdas con el tamaño de camada mayor. Aunque la tasa anual de mejora genética resultara casi inapreciable, sí resultaba ser acumulativa en el tiempo. En las últimas décadas, con el mayor conocimiento de las leyes de la herencia y de las bases genéticas que rigen los distintos caracteres de interés económico, se han desarrollado metodolo-

gías y esquemas de mejora genética que han aumentado sustancialmente las tasas anuales de progreso genético. La prolificidad es un carácter cuantitativo complejo, que está regulado por un gran número de genes. Presenta, como características, una baja heredabilidad, en torno a 0,10, su expresión está limitada a un sexo y, además, se manifiesta a edades no tempranas (en torno al año de vida). Todo ello dificultó la obtención de una rápida mejora a través de la selección basada en los métodos clásicos de selección y utilizando únicamente la información individual de la cerda (Haley *et al.*, 1988). Sin embargo, el empleo de toda la información familiar disponible y la estimación de los valores genéticos de los animales a través de la metodología BLUP (siglas en inglés de *Best Linear Unbiased Prediction*, mejor predicción lineal sin sesgo), en las dos últimas décadas, ha contribuido a mejorar de manera sustancial los resultados de la selección. El empleo de esta metodología de evaluación genética (BLUP) junto a nuevas estrategias de selección, como la aplicación de elevadas intensidades de selección (selección hiperprolífica), han permitido la obtención de respuestas significativas a la selección por prolificidad (Wang *et al.*, 1994; Noguera *et al.*, 2002). Esta nueva situación, en el contexto de la mejora genética de la prolificidad, ha posibilitado la creación de líneas hiperprolíficas occidentales, que hoy compiten en el mercado, con una prolificidad que iguala, o incluso supera, los valores de las "afamadas" cerdas hiperprolíficas chinas (Meishan: 15,97 nacidos totales; 14,39 nacidos vivos. Fuente: Bidanel *et al.*, 1989). Esta revolución en cuanto a la selección de la prolificidad en porcino, junto a la masiva utilización, de manera estructurada y sistemática, del cruzamiento entre líneas seleccionadas de alta prolificidad, para obtener hembras cruzadas F_1 y sacar provecho de la heterosis (en torno al 10%) y complementariedad de las líneas, ha tenido como efecto el aumento sistemático del tamaño de camada en las dos últimas décadas. Como ejemplo, en la *figura 1* se muestra la evolución del número de lechones nacidos vivos en España en los últimos veinte años.

ARTÍCULOS

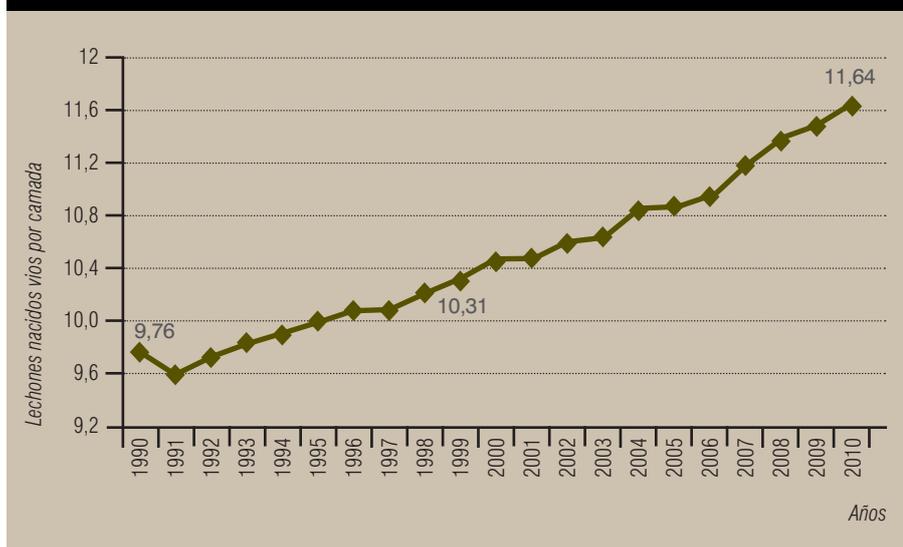
Si observamos la evolución de la productividad numérica en ese mismo periodo en España (figura 2), veremos que sigue la misma pauta que la evolución de la prolificidad, teniendo en cuenta, no obstante, que en este caso se refleja también las mejoras en las técnicas de producción (manejo, alimentación, sanidad, medio ambiente, etc.). La mejora de la productividad en el periodo 1990-2010, 5,7 lechones destetados más por cerda y año, supone una tasa anual de aproximadamente 0,3 lechones destetados más por cerda.

Tasa de ovulación y supervivencia prenatal

Hay que señalar que algunos autores (Johnson *et al.*, 1984) sugirieron que el rendimiento de la mejora genética de la prolificidad podría incrementarse seleccionando por sus componentes la tasa de ovulación y la supervivencia prenatal.

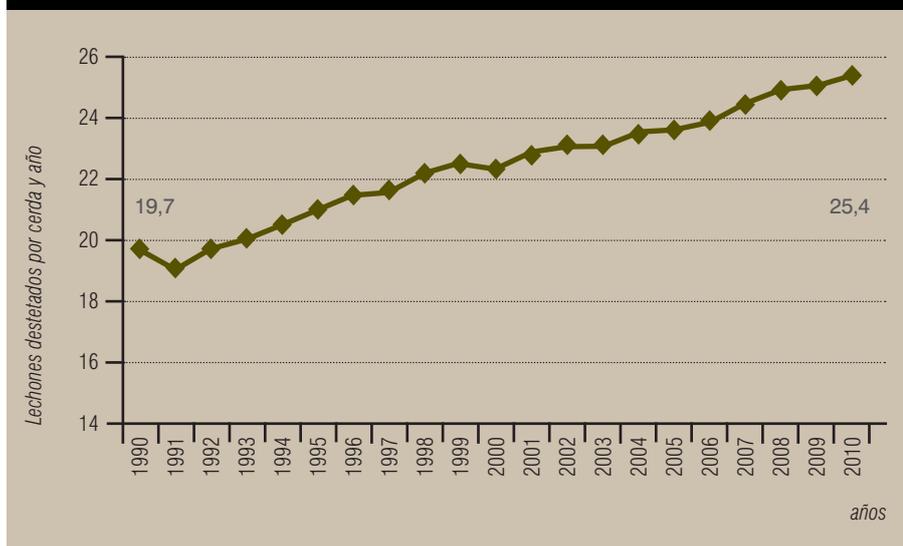
Después de seleccionar por tasa de ovulación, obtuvieron una respuesta significativa de 3,7 óvulos más, pero sin respuesta correlacionada en la prolificidad. Sin embargo, nueve generaciones posteriores de selección por tamaño de camada produjeron una respuesta significativa en este carácter (Lamberson *et al.*, 1991). Este resultado supone que la supervivencia embrionaria o fetal influye de una forma preeminente en la variación del tamaño de camada al nacimiento (Bidanel *et al.*, 1996).

Figura 1. Evolución del número de lechones vivos por camada en España durante el periodo 1990-2010.



Fuente: BDporc; datos correspondientes a la media de 550.000 de cerdas en 2010.

Figura 2. Evolución de la productividad numérica (lechones destetados por cerda y año) en España durante el periodo 1990-2010.



Fuente: BDporc.

Supervivencia de los lechones

Por otra parte, es importante señalar el aumento de la mortalidad perinatal y, en general, hasta el destete, como una posible consecuencia negativa del incremento del tamaño de camada. Si a ello le unimos las dificultades que plantea la selección convencional del carácter supervivencia de los lechones dada su baja heredabilidad (Knol *et al.*, 2002), esta cuestión se convierte en uno de los retos más interesantes de la investigación en el campo de la mejora genética de los caracteres reproductivos. Es decir, se trata de conseguir que un aumento de la prolificidad no conlleve un incremento de la mortalidad de los lechones (Ibáñez-Escriche *et al.* 2009a; 2009b).

Una alternativa que se podría barajar sería trabajar con variables relacionadas con la supervivencia, tales como la frecuencia cardíaca a los 60 minutos después del nacimiento o la temperatura rectal en el momento del nacimiento, ya que tienen una incidencia en la supervivencia de los lechones y presentan una heredabilidad moderada: de 0,29 y 0,40 respectivamente (Varona *et al.*, 2005). Sin embargo, en este caso se presentan otros problemas: los derivados de la dificultad y el coste de la toma de estos datos para utilizarlos como criterios de selección.

Otra alternativa que se está planteando, para abordar la mejora de la supervivencia de los lechones, es seleccionar por el carácter "homogeneidad de la camada". Es decir, el objetivo de selección sería disminuir la variabilidad del peso de los lechones al nacimiento, teniendo en cuenta que el peso es el factor principal en la supervivencia de los lechones. Estudios recientes en ratón (Ibáñez-Escriche *et al.*, 2007), nos indicarían el interés de aplicar esta estrategia de selección.

ARTÍCULOS

Capacidad maternal

Uno de los aspectos importantes que habrá que considerar en el futuro, si se quiere seguir incrementando la prolificidad y, por ende, la productividad numérica, son las limitaciones que podemos tener en la capacidad maternal para amamantar más lechones. En este sentido, en los objetivos de selección deberán contemplarse otros caracteres tales como la capacidad lechera de las cerdas o el incremento del número de tetinas (Rodríguez *et al.*, 2005).

Fertilidad

Otro carácter fundamental a tener en cuenta en la producción porcina es la fertilidad, por su incidencia en la economía de la explotación. Un bajo porcentaje de fertilidad en el rebaño ocasiona un elevado número de días improductivos y, como consecuencia, una pérdida importante en la eficiencia de la producción, con aumento de los costes económicos.

La fertilidad es un carácter complejo y su expresión la podemos definir como discreta, con dos categorías:

- 1 = cubrición positiva, da lugar a una preñez.
- 0 = cubrición negativa, no da lugar a preñez.

El porcentaje de cubriciones positivas (concepciones) depende de un gran número de factores. Entre éstos están la aptitud reproductiva tanto del macho como de

la hembra, y diversos factores conocidos (por ejemplo, la época del año, el tipo de monta, la edad del animal, la raza, etc.) y otros no conocidos. La selección de machos de acuerdo con su capacidad para fertilizar hembras en monta natural o en inseminación artificial puede tener un enorme interés económico.

Por otra parte, la evaluación genética tanto de machos como de hembras, basada en el carácter fertilidad de la hembra, puede proporcionarnos una herramienta muy útil para seleccionar a la progenie. De ahí que el conocimiento de las heredabilidades y de la correlación genética existente entre la fertilidad del macho y la de la hembra sea de capital importancia para los programas de mejora de dicho carácter.

Considerando la fertilidad como carácter binario (1, 0), Varona y Noguera (2001) obtuvieron una baja heredabilidad tanto paterna (0,028) como materna (0,038), y la correlación genética estimada entre los efectos genéticos maternos y paternos fue alta y negativa (-0,513). Holm *et al.*, (2005) obtuvieron resultados muy similares, estimaron heredabilidades bajas tanto para fertilidad de las nulíparas (0,03) como de las primíparas (0,03). Como consecuencia de su baja heredabilidad, cabe esperar que la eficiencia de la selección directa para fertilidad será pequeña. De hecho, la fertilidad no se ha incluido como objetivo en la mayoría de los programas de selección.

Sería conveniente, por lo tanto, el conocimiento de las correlaciones genéticas con otros caracteres de interés con el fin de determinar alternativas para realizar selección indirecta de la fertilidad. En este sentido, Smital *et al.*, (2005) señalan una correlación positiva y moderada (0,35) entre la motilidad de los espermatozoides (MO) y la fertilidad (porcentaje de concepciones), y una heredabilidad de MO de 0,38. Basándonos en estos valores, sería razonable concebir un modelo de evaluación genética donde se considerara como objetivo de selección la fertilidad y MO como criterio de selección.

Edad a la pubertad

La edad temprana a la pubertad puede ser, también, un factor de progreso en la eficiencia económica de la producción porcina. Una pubertad tardía incrementa la duración de los tiempos improductivos hasta la primera cubrición y complica el manejo del rebaño (Rydhmer, 1993). Por otra parte, edades tempranas a la pubertad pueden mejorar el progreso genético al disminuir el intervalo generacional (Hixon *et al.*, 1987). Lamberson *et al.* (1991) demostraron que la edad a la pubertad puede ser disminuida por selección. La respuesta que obtuvieron después de ocho generaciones de selección fue de -15,7 días y la heredabilidad realizada de 0,25.



El cruce de Cerdo Ibérico con Meishan proporciona un material biológico excelente al ser dos razas extremas en cuanto a prolificidad.

NUEVAS POSIBILIDADES DE MEJORA DE LOS CARACTERES REPRODUCTIVOS

En general, la mejora de todos estos caracteres se realiza sin conocer los genes que los rigen. La metodología cuantitativa utilizada, hasta ahora, en los programas de selección y mejora, no requiere ninguna información específica sobre la arquitectura genética de los caracteres bajo selección. Básicamente se asume que el carácter productivo está afectado por multitud de genes de efecto pequeño. Tradicionalmente, la mejora genética animal se ha llevado a cabo estimando valores mejorantes con los registros de producción y genealógicos de los animales.

Sin embargo, los recientes progresos de la biología molecular están permitiendo la descripción del genoma animal mediante la localización de marcadores genéticos y la creación de mapas genéticos, convirtiéndose en una fuente importantísima de información para la mejora genética animal. El conocimiento de los genes responsables permitiría la selección directa de éstos, aprovechando la gran variabilidad existente en las poblaciones porcinas, con el consiguiente incremento de la tasa de mejora. Las investigaciones actuales tratan de localizar e identificar genes con efectos en los caracteres de interés económico, entre ellos los reproductivos.

Búsqueda de genes y regiones cromosómicas o QTL

La información genómica mediante marcadores puede ayudar a descubrir regiones genómicas que contribuyen a la variabilidad genética subyacente de caracteres complejos, como son los reproductivos. Esta información ha permitido iniciar la búsqueda de genes y regiones cromosómicas o QTL (*Quantitative Trait Loci* en inglés) con efectos en caracteres de importancia económica, mediante diversas estrategias de cruzamiento de líneas divergentes, entre ellas el diseño F₂, y realizando barridos del genoma y aproximaciones de análisis de genes individuales relacionados funcionalmente con el carácter objeto de estudio.

Con estas estrategias se han podido localizar regiones del genoma asociadas a caracteres de interés. En particular, la búsqueda de QTL y genes relacionados con los caracteres reproductivos en porcino

ARTÍCULOS

ha generado un buen número de publicaciones, cuyos resultados más recientes se resumen en la *tabla 1*.

Identificación de genes responsables

El paso siguiente a la detección de QTL es la identificación de los genes responsables en las regiones cromosómicas donde se han

detectado dichos QTL. El camino más habitual, y una de las alternativas posibles, es analizar los genes candidatos funcionales, para esos caracteres que estén localizados en dichas regiones cromosómicas. Si el número de genes mapeados sobre esa región cromosómica es escaso, se puede utilizar el mapeo comparativo con humanos o ratón

para dichas regiones cromosómicas. Con estos genes candidatos se realizan posteriormente búsqueda de polimorfismos y asociación de los distintos alelos con los fenotipos de interés.

El análisis de genes candidatos ha revelado asociaciones favorables entre determinadas formas alélicas de un gen y caracteres de

Tabla 1. Resumen sobre la información que existe sobre QTL con efectos en los caracteres reproductivos.

Carácter	Cromosoma	Población	Referencia
Edad a la pubertad (d)	1	Meishan x Large White	Rohrer <i>et al.</i> 1999
	7	Cruzamientos divergentes	Cassady <i>et al.</i> 2001
	10	Meishan x Large White	Rohrer <i>et al.</i> 1999
	12	Cruzamientos divergentes	Cassady <i>et al.</i> 2001
Peso al nacimiento (g)	1	Jabalí x Large White	Knott <i>et al.</i> , 1998
	4	Cruzamientos divergentes	Paszek <i>et al.</i> 1999
	12	Jabalí x Large White	Knott <i>et al.</i> 1998
Duración de la gestación (d)	1	Meishan x Yorkshire	Wilkie <i>et al.</i> 1999
	9	Meishan x Yorkshire	Wilkie <i>et al.</i> 1999
	15	Meishan x Yorkshire	Wilkie <i>et al.</i> 1999
Tasa de ovulación (= número de cuerpos lúteos)	3	Meishan x Large White	Rohrer <i>et al.</i> 1999
	7	Meishan x Yorkshire	Wilkie <i>et al.</i> 1999
	8	Meishan x Large White	Rohrer <i>et al.</i> 1999
	8	Meishan x Yorkshire	Wilkie <i>et al.</i> 1999
	8	Cruzamientos divergentes	Rathje <i>et al.</i> 1997
	8	Meishan x Large White	Cambell <i>et al.</i> 2003
	9	Cruzamientos divergentes	Cassady <i>et al.</i> 2001
	9	Meishan x Large White	Rohrer <i>et al.</i> 1999
	10	Meishan x Large White	Rohrer <i>et al.</i> 1999
	15	Meishan x Large White	Rohrer <i>et al.</i> 1999
Número de tetinas	15	Meishan x Yorkshire	Wilkie <i>et al.</i> 1999
	1;6	Cruzamientos divergentes	Cassady <i>et al.</i> 2001
	2	Meishan x Large White	Hirooka <i>et al.</i> , 2001
	7	Cruzamientos divergentes	Cassady <i>et al.</i> 2001
	12	Meishan x Ibérico	Rodríguez <i>et al.</i> , 2005
	5	Meishan x Ibérico	Rodríguez <i>et al.</i> , 2005
	10	Meishan x Ibérico	Rodríguez <i>et al.</i> , 2005
	8	Meishan x Yorkshire	King <i>et al.</i> , 2003
Lechones nacidos vivos	11	Cruzamientos divergentes	Cassady <i>et al.</i> 2001
	16	Meishan x Yorkshire	Bidanel <i>et al.</i> 2000
Número de lechones nacidos muertos	13	Meishan x Ibérico	Noguera <i>et al.</i> 2010
	17	Meishan x Ibérico	Noguera <i>et al.</i> 2010
Capacidad uterina	4	Meishan x Yorkshire	Wilkie <i>et al.</i> 1999
	5	Cruzamientos divergentes	Cassady <i>et al.</i> 2001
	13	Cruzamientos divergentes	Cassady <i>et al.</i> 2001
Longitud del útero	8	Meishan x Large White	Rohrer <i>et al.</i> 1999
	5	Meishan x Yorkshire	Wilkie <i>et al.</i> 1999
	7	Meishan x Yorkshire	Wilkie <i>et al.</i> 1999
Peso de los ovarios (g)	8	Meishan x Yorkshire	Wilkie <i>et al.</i> 1996
	8	Meishan x Large White	Rohrer <i>et al.</i> 1999
Tracto genital de los machos	3	Meishan x Yorkshire	Bidanel <i>et al.</i> 2000
	7	Meishan x Yorkshire	Bidanel <i>et al.</i> 2000
Tracto genital femenino	1	Meishan x Yorkshire	Bidanel <i>et al.</i> 2000
	9	Meishan x Yorkshire	Bidanel <i>et al.</i> 2000
	13	Meishan x Yorkshire	Bidanel <i>et al.</i> 2000

interés económico. Se han descrito genes relacionados con los caracteres reproductivos, como el *RBP4*, localizado en el cromosoma porcino *SSC14* (Rothschild *et al.*, 2000), el gen *ESR* localizado en el *SSC1* (Rothschild *et al.*, 1999), y el *PRLR* localizado en el *SSC16* (Vincent *et al.*, 1997).

Sin embargo, existe controversia en la literatura científica respecto a estos genes, en cuanto a la importancia del efecto y su dirección, y en algunos casos se cuestiona que sean los genes causales responsables de la variabilidad fenotípica observada (Rohrer *et al.*, 1996; Linville *et al.*, 2001; Nogueira *et al.*, 2003). También se han descrito asociaciones de genes con otros caracteres, por ejemplo: *RYR1* –denominación actual del gen del halotano– con efectos sobre el estrés porcino y calidad de carne; *K88AB* para la diarrea neonatal; *RN* sobre la calidad de carne; *HFABP* y *AFA-BP* sobre grasa intramuscular e *IGF2* con efecto en un mayor crecimiento muscular.

Selección genómica

El rápido desarrollo de la genética molecular está aportando mucha información



ARTÍCULOS

sobre el genoma porcino. En estos momentos, la información genómica masiva que pueden proporcionar los chips disponibles en porcino de 60.000 marcadores SNP (siglas en inglés, correspondientes a “polimorfismos nucleótidos simples”), hacen posible pensar en su utilización para la llamada “selección genómica” (Meuwissen *et al.*, 2001), la cual es uno de los principales retos en selección y mejora animal.

La selección genómica se basa en la estimación de la contribución de las regiones genómicas de los cromosomas en la expresión de caracteres de interés económico. Hay un gran consenso científico sobre los beneficios de este nuevo enfoque, sobre todo para caracteres como la prolificidad, ya que acorta el intervalo generacional y permite la estima del valor genético directamente en ambos sexos, de manera que aumenta la precisión de la predicción del valor genético. Como consecuencia, su aplicación podría incrementar la tasa de mejora genética anual.

En un estudio reciente sobre selección genómica del tamaño de camada en cerdos, Forni *et al.* (2010) estimaron un incremento de la precisión de los valores genéticos de la población de un 68% sobre la selección mediante el ya clásico BLUP. Otra ventaja notable de esta estrategia de selección es la posibilidad de utilizar la información genómica de los animales cruzados para la selección de las líneas puras parentales (Hayes *et al.*, 2009; Ibáñez-Escriche *et al.*, 2009). No obstante, hay otros factores tales como el coste económico del genotipado frente al valor del candidato a la selección, que pueden limitar la implementación de la selección genómica en porcino, a diferencia del vacu-

Investigación internacional

En el ámbito internacional se han desarrollado un número significativo de proyectos de investigación de mapeo de QTL. La mayoría los han desarrollado organismos públicos de investigación y, en algún caso, lo han hecho empresas de selección de porcino. Los proyectos mas destacados están coordinados por la Universidad de Lieja en Bélgica, la Universidad de Agricultura de Uppsala en Suecia, el INRA en Francia, el USDA y la Universidad de Iowa en Estados Unidos, la Royal Vet-Agricultural University en Dinamarca, el Roslin Institute en el Reino Unido y la Universidad de Wageningen en Holanda.

no de leche. Además, si tenemos en cuenta que esta estrategia de selección se basa en aprovechar el desequilibrio de ligamiento que pueda existir entre los marcadores y la región genómica de interés, y que este desequilibrio tiende a desaparecer con el paso de las generaciones, de forma que con ello disminuye el valor de la precisión en la estima de los valores genéticos, y si tenemos en cuenta que el intervalo generacional en porcino es corto (≈ 2 años), obligaría a genotipar de nuevo la población de referencia al cabo de 6-8 años, con el coste económico que esto supone.

Otros problemas, como la estratificación de las poblaciones de selección, y de multiplicación, deberían tenerse en cuenta en los modelos de evaluación, cuestión todavía no resuelta en estos momentos (González-Recio *et al.*, 2011). A pesar de estas limitaciones, hay empresas comerciales de selección que han iniciado ya la selección genómica como estrategia de mejora, considerando muy ventajosa su utilización.

Investigación sobre QTL en España

En España, el Institut de Recerca i Tecnologia Agroalimentàries (IRTA), el Ins-

tituto Nacional de Investigaciones Agrarias (INIA) y la Universitat Autònoma de Barcelona (UAB) están colaborando desde hace diez años en varios proyectos de mapeo de QTL en porcino para caracteres reproductivos, utilizando un diseño F₂, basado en un cruzamiento de Ibérico x Meishan. Éste aporta un material biológico excelente para los objetivos del proyecto, al ser el producto de dos de las razas más extremas que existen en el mundo en cuanto a tamaño de camada: valores medios nacidos vivos para Meishan: 14,39 (Desprès *et al.*, 1992) y para Ibérico de la línea Guadyrbas 7,02 (Silió *et al.*, 2001). La mayoría de los resultados de este proyecto de investigación, que estudia las bases genéticas de los caracteres reproductivos, ya se han publicado. Los resultados obtenidos nos indican la detección de QTL altamente significativos, a nivel genómico, con efecto en los siguientes caracteres:

- En número de lechones nacidos vivos y totales en los cromosomas SSC13 y SSC17, nueve interacciones epistáticas entre QTL de las parejas de cromosomas porcinos SSC (4, 12); (2,10); (6, 7); (1, 7); (7-13); (8-14); (9, 13); (12-12); (14, 15) para le-



En los objetivos de selección deberán contemplarse caracteres tales como la capacidad lechera de las cerdas o el incremento del número de tetinas.

chones nacidos totales y otras nueve para el número de lechones nacidos vivos entre las parejas de cromosomas SSC (1-6); (5-18); (6, 14); (1,7); (6-7); (8-10); (9-13); (10, 15); (12-12) (Noguera *et al.*, 2009).

■ En el número de tetinas, en los cromosomas SSC5 y SSC10 (Rodríguez *et al.*, 2005).

■ En duración de la gestación, en el cromosoma SSC8 (Casellas *et al.*, 2008).

Algunas de estas regiones no habían sido todavía descritas en la literatura, haciendo mención especial, por su importancia, la detección de QTL en los cromosomas SSC13 y SSC17 para el número de lechones nacidos vivos y totales y las 18 epistasis detectadas entre parejas de cromosomas (Noguera *et al.*, 2009).

Además, se han encontrado también asociaciones significativas entre los genes y los caracteres reproductivos siguientes: la anhidrasa carbónica III para útero a los 45 días de gestación. Se observó que aumentaba el nivel de expresión significativamente con el número de embriones implantados, y se sugirió su implicación en la función reproductiva de la cerda durante este estadio de gestación. Se ha encontrado asociación significativa entre el gen VCAM1 y el número de lechones nacidos vivos, el número de cuerpos lúteos, y el ritmo cardíaco del lechón una hora después del parto; entre el gen DBH y el gen BMPR1B y la supervivencia de los lechones (Tomas *et al.*, 2006 a; b; c; Casellas *et al.*, 2008), y entre el gen MTNR1A y el número de lechones naci-



dos vivos y totales, con efecto estacional (Ramírez *et al.*, 2009).

CONCLUSIONES

Los futuros desarrollos que se vislumbran de la investigación del genoma porcino y de la genética cuantitativa probablemente acelerará el proceso de descubrir más genes y su uso en estrategias óptimas para la selección genómica (Meuwissen *et al.*, 2001). El conocimiento de los genes que afectan a caracteres cuantitativos (QTL) responsables de las diferencias fenotípicas (por ejemplo, en prolificidad) permitirá la selec-

ción directa para estos genes, o marcadores asociados, con el consiguiente incremento de la tasa de mejora.

Los caracteres con baja heredabilidad, como la prolificidad, la fertilidad o la supervivencia de los lechones son los más interesantes para ser utilizados en selección genómica, una estrategia nueva para incrementar la respuesta genética respecto a la selección tradicional.

Agradecimientos: A Noelia Ibáñez por sus valiosos comentarios al texto, y a Pedro López y Nuria Alòs por su colaboración técnica.

BIBLIOGRAFÍA

Bidanel JP, Caritez JC, Legault C. 1989. Estimation of crossbreeding parameters between Large White and Meishan porcine breeds. I. Reproductive performance. *Genetics, Selection, Evolution* 1989, 21:507-526.

Campbell, E. M.G., Nonneman D., Rohrer G. 2003. Fine mapping a quantitative trait locus affecting ovulation rate in swine on chromosome 8. *Journal of Animal Science* 81: 1706-1714.

Casellas J., Rauw W. M., Piedrafita P., Sánchez A., Arqué M., Noguera J. L. 2004. Viability of Iberian × Meishan F 2 newborn pigs. I. Analysis of physiological and vitality variables. *Journal of Animal Science* 82:1919-1924

Casellas J., Noguera J. L., Varona L., Sánchez A., Arqué M., Piedrafita J. 2004. Viability of Iberian × Meishan F 2 newborn pigs. II. Survival analysis up to weaning. *Journal of Animal Science* 82:1925-1930

Casellas, J., Varona, L., Muñoz G., Ramírez, O., Barra-

gán, C., Tomás, A., Martínez-Giner, M., Óvilo, C., Sánchez, A., Noguera, J.L., Rodríguez, M. C. 2008. Empirical Bayes factor analyses of quantitative trait loci for gestation length in Iberian × Meishan F2 sows. *Animal* 2 (2): 177-183

Cassady, J.P., Johnson, R.K., Pomp, D., Rohrer, G.A., Van Vleck, L.D., Spiegel, and Gilson E.K. 2000. *Journal of Animal Science*. 79: 623-633.

De Koning DJ, Rattin AP, Harlizius B, Groenen MAM, Brascamp EW, van Arendonk JAM: Detection and characterization of quantitative trait loci for growth and reproduction traits in pigs. 2001. *Livestock Production Science*, 72:185-198.

Forni S., Aguilar, I., Misztal, I. and N. Deeb. 2010. Genomic Relationships and Biases in the Evaluation of Sow Litter Size. 9th World Con-gress on Genetics Applied to Livestock Production. Leipzig, Germany. Proceedings, 266.

González-Recio O., Forni S., Gianola D., Rosa G. J. M.,

Weigel K. A. 2011. Predicción genómica en presencia de estratificación de poblaciones. XIV Jornadas sobre Producción Animal. Tomo II: 554-556.

Johnson R.K., Zimmerman, D.R., Kittok, R.J. 1984. Selection for components of reproduction in swine. *Livestock Production Science* 11: 541-558.

Haley, C. S., E. Avalos, and C. Smith. 1988. Selection for litter size in the pig. *Anim. Breed. Abstr.* 56:317-332.

Hixon A.L., Mabry J.W., Benyshek L. L. 1987. Estimates of genetic parameters for sexual and compositional maturity in gilts. *Journal of Animal Science* 64 : 977-982

Hirooka H., de Koning D. G., Harlizius B., van Arendonk J. A., Rattink A. P., Groenen M. A., Brascamp E. W., Bovenhuis H. 2001. A whole-genome scan for quantitative trait loci affecting teat number in pigs *Journal of Animal Science* 79:2320-2326.

Holm B., Bakken M., Vangen O., Rekaya R. Genetic analysis of age at first service, return rate, litter size, and

ARTÍCULOS

- weaning-to-first service interval of gilts and sows 2005. *Journal of Animal Science* 83:41-48.
- Ibañez-Escriche, N., Moreno, B., Nieto, P., Piqueras, C., Salgado, J.P., Gutiérrez. 2007. Genetic parameters related to environmental variability of weight traits in a selection experiment for weight gain in mice; signs of correlated canalised response. *Genetic Selection Evolution*. 40 279-293.
- Ibañez-Escriche N., Varona L., Quintanilla R., Casellas J., Noguera J.L. 2009 a. Bayesian threshold analysis of direct and maternal genetic parameters for mortality at farrowing in large white, landrace and pietrain populations. *Journal of Animal Science*. 87, 80-87.
- Ibañez-Escriche N., Rohan L.F., Toosi A., Dekkers J.M.C. 2009. Genomic selection of purebreeds for crossbred performance. *Genetic Selection Evolution*, 41, 1-12
- Ibañez-Escriche N., Lopez de Maturana E., Noguera J. L., Varona L. 2009 b. An application of change-point recursive models to the relationship between litter size and number of stillborns. *Journal of Animal Science*. 88: 3493-3503
- King AH, Jiang ZH, Gibson JP, Haley CS, Archibald AL: Mapping quantitative trait loci affecting female reproductive traits on porcine chromosome 8. *Biology of Reproduction* 2003, 68(6):2172-2179.
- Kirkpatrick B.W., Mengelt, A., Schulman N., Martin I.C.A. 1998. Identification of quantitative trait loci for prolificacy and growth in mice *Mammalian Genome* 9:97-102.
- Knol E.F., Leenhouwers J. I., van der Lende T. 2002. Genetic aspects of piglet survival. *Livestock Production Science* 78:47-55
- Knott SA, Marklund L, Haley CS, Andersson K, Davies W, Ellegren H, Fredholm M, Hansson I, Hoyheim B, Lundstrom K, Moller M, Andersson L 1998 Multiple marker mapping of quantitative trait loci in a cross between outbred wild boar and large white pigs. *Genetics* 149:1069-1080
- Lamberson, W. R. 1990. Genetic parameters for reproductive traits. In: L. D. Young (ed.) *Genetics of Swine*. Publ. NC-103. University of Nebraska. Lincoln. p:70-76.
- Legault, C. 1985. Selection of breeds, strains and individual pigs for prolificacy. *Journal of Reproduction and Fertility* 33 (Supl): 151-166.
- Linville R. C., Pomp D., Johnson R. K., Rothschild M. F. 2001. Candidate gene analysis for loci affecting litter size and ovulation rate in swine. *Journal of Animal Science* 79: 60-67
- Meuwissen, T. H., B. J. Hayes and Goddard M. E. 2001 Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics* 157: 1819 – 1829.
- Noguera J. L., Varona L., Babot D., Estany J. 2002. Multivariate analysis of litter size for multiple parities with production traits in pigs: II. Response to selection for litter size and correlated response to production traits. *Journal of Animal Science* 80:2548-2555
- Noguera, J.L., Varona, L., Gómez-Raya, L., Sánchez, A., Babot, D., Estany, J., Mecer, L. A., Rothschild, M., Pérez-Enciso, M. 2003. Estrogen Receptor Polymorphism in Landrace pigs and its association with litter size performance. *Livestock Production Science* 82/1: 53-59
- Noguera J.L., Rodríguez M.C., Varona L., Tomás A., Muñoz G., Ramírez O., Barragan C., Arqué M., Bidanel J. P., Amills M., Óvilo C., Sánchez A. 2009. A bi-dimensional genome scan for prolificacy traits in pigs shows the existence of multiple epistatic QTL. *BMC Genomics* 10: 636-647
- Paszek A., Wilkie P.J., Flickinger G. H., Rohrer G. A., Alexander L.J., Beattie C. W., Schook L. B. I. 1999. Interval mapping of growth in divergent swine cross. *Mammalian Genome* 10:117-122.
- Rathje T. A., Rohrer G. A., Johnson R. K. 1997. Evidence for quantitative trait loci affecting ovulation rate in pigs *Journal of Animal Science* 75:1486-1494.
- Ramírez O., Tomás A., Barragan C., Noguera J.L., Amills M., Varona L. 2009. Pig melatonin receptor 1a (MTNR1A) genotype is associated with seasonal variation of sow litter size. *Animal Reproduction Science* 115: 317-322
- Rodríguez M. C., Tomás A., Alves E., Ramírez O., Arqué M., Barragan C., Varona L., Silió L., Amills M., Noguera J. L. 2005. QTL mapping for teat number in an Iberian by Meishan intercross. *Animal Genetics* 36: 490-496
- Rohrer G. A., Ford J. J., Wise T. H., Vallet J. L., Christensen R. K. 1999. Identification of quantitative trait loci affecting female reproductive traits in a multigeneration Meishan-White composite swine population *Journal of Animal Science* 77:1385-1391.
- Rothschild M.F., Larson R. G., Jacobson C. 1991. PVUII polymorphisms at the porcine estrogen-receptor locus (ESR). *Animal Genetics* 22 (5): 448-448
- Rothschild, M., y J. P. Bidanel, 1998 In: *The Genetics of The Pig*, Edited By M. F. Rothschild And A. Ruvisnky. Cab International, Wallingford, Oxon, UK.
- Rothschild M. F., Messer L., Day A., Wales R., Short T., Southwood O., Plastow G. 2000. Investigation of the retinol-binding protein 4 (RBP4) gene as a candidate gene for increased litter size in pigs. *Mammalian Genome* 11, 75–77 (2000)
- Rydmer L, Johansson K., Stern S., Eliasson L. 1992. A genetic study of pubertal age, litter traits, weight-loss during lactation and relations to growth and leanness in gilts. *Acta Agriculturae Scandinavica. Section A-Animal Science*. 42 (4): 211-219
- Silió L, Rodríguez C, Rodríguez J, Toro MA: La selección de cerdos ibéricos. In *Porcino Ibérico: Aspectos claves*. Edited by Buxadé C. and Daza A. Madrid: Mundiprensa; 2001:125-149 Smital et al. 2005. *Animal Reproduction Science* 86: 119-130
- Smith C. Selection differences in pigs grown by 2 simulation-models. 1983. *Animal Production*. 36: 505-505
- Smith, T. P. L., Showalter, A. D., Sloop K. W., Rohrer, G. A., Fahrenkrug, S. C., Meier, B. C., Rhodes S. J. 2001. Identification of porcine Lhx3 and SF1 as candidate genes for QTL affecting growth and reproduction traits in swine. *Animal Genetics* 32:344-350.
- Tomás A., Frigo E., Casellas J., Ramírez O., Óvilo C., Noguera J.L., Sánchez A. 2006a. An association study between polymorphisms of the porcine bone morphogenetic protein receptor type 1 (BMPRI1B) and reproductive performance of Iberian × Meishan F2 sows. *Animal Genetics* 37: 297- 298
- Tomás A., Casellas J., Ramírez O., Pérez-Enciso M., Rodríguez C., Noguera J.L., Sánchez A. 2006b. Polymorphism of the porcine dopamine -hydroxylase (DBH) gene and its relation with reproduction and piglet survivability in an Iberian × Meishan F2 intercross. *Animal Genetics* 37 (3): 279- 282
- Tomás A., Casellas J., Ramírez O., Muñoz G., Noguera J.L., Sánchez A. 2006c. High amino acid variation in the intracellular domain of the pig Prolactin Receptor (PRLR) and its relation to ovulation rate and piglet survival traits. *Journal of Animal Science* 84: 1991- 1998.
- Varona, L., Noguera, J.L. 2001. Variance Components of Fertility in Spanish Landrace Pigs. *Livestock Production Science*. 67:217-221
- Varona L., Casellas, J., Piedrafita, J., Sánchez, A., Arqué, M., Noguera, J. L. 2005. Bayes factor analysis for the genetic background of Physiological and vitality variables of F2 Iberian x Meishan newborn piglets. *Journal of Animal Science*. 83: 334-339
- Vincent V, Goffin V, RozakisAdcock M, Mornon JP, Kelly PA. 1997. Identification of cytoplasmatic motifs required for short prolactin receptor internalization. *Journal of Biological Chemistry* 272 (11): 7062-7068
- Wang, C. S., J. J. Rutledge, and D. Gianola. 1994. Bayesian analysis of mixed linear models via Gibbs sampling with an application to litter size in Iberian pigs. *Genetic Selection. Evolution*. 26:91-115.
- Wilkie P.J., Paszek A.A., Beattie C.W., Alexander L.J., Wheeler M.B., Schook L.B. 1999. A genomic scan of porcine reproductive traits reveals possible quantitative trait loci (QTLs) for number of corpora lutea. *Mammalian Genome* 10:573-578.