

DISCUSIÓN

V. Discusión.

Actualmente la industria productora porcina, cuenta con líneas de animales seleccionadas para lograr una producción más rentable, procurando constantemente satisfacer las necesidades de los consumidores. Los animales destinados para el consumo generalmente son producto de diversos cruces de líneas selectas. Por tanto el porcino destinado para el consumo reúne una combinación de los caracteres productivos que han sido alcanzados en distinto grado en cada línea, debido al efecto de selección. Tradicionalmente, la selección de los individuos se ha efectuado mediante la selección de los individuos que poseen el mayor valor mejorante. La predicción del mayor valor mejorante de un individuo, se ha efectuado comúnmente a partir de los datos contenidos en los registros fenotípicos propios del animal y de individuos emparentados, utilizando el Índice de selección, y la metodología BLUP (*Best Linear Unbiased Prediction*). Sin embargo, en los últimos 10 años el desarrollo de nuevas técnicas en el ámbito de la genómica porcina, ha abierto la posibilidad de realizar una selección asistida por marcadores en un futuro a corto o mediano plazo. Mediante la utilización de la selección asistida por marcadores (*Marker Assisted Selection*), se correlaciona la información genotípica obtenida de los marcadores moleculares, con los caracteres fenotípicos medidos de las familias que conforman la población bajo estudio, obteniendo como resultado una asociación entre los polimorfismos de los marcadores posicionados en un QTL y la varianza aditiva de un carácter cuantitativo que afecta al individuo y sus parientes (Lande y col. 1990). La eficiencia de la selección asistida por marcadores será mayor en aquellos caracteres de heredabilidad baja, o en caracteres en los que el marcador esté asociado directamente a la fracción de la varianza aditiva, y en caracteres ligados al sexo. La selección asistida por marcadores ha tenido una aplicación restringida hasta la fecha, tal es el caso de la mutación del gen *RYR1*, que gracias a la optimización de protocolos de diagnóstico puede ser eliminada de las poblaciones porcinas evitándose con ello las pérdidas económicas asociadas a las carnes PSE y a la mortalidad asociada a este gen. El ejemplo del gen *RYR1* es muy particular ya que el locus determina en forma casi absoluta la variabilidad genética del fenotipo. No sucede lo mismo en el caso de loci que afectan a caracteres más complejos, como es el caso de los que determinan la velocidad de crecimiento, los caracteres de la grasa o de la calidad de la carne, dichos caracteres son controlados generalmente por un gran número

de genes con efecto acumulativo sobre el carácter, en donde la implementación de la selección asistida por marcadores es más compleja.

La búsqueda de QTL que afectan caracteres productivos en porcino presenta ciertos aspectos que dificultan la extrapolación de resultados a poblaciones comerciales. Uno de dichos factores es la realización de cruces entre razas divergentes. En principio se asume que los alelos de los QTLs detectados en cruces de razas altamente seleccionadas o divergentes están fijados para los distintos caracteres estudiados. No obstante, no resulta evidente que los QTLs descritos en estas razas existan en poblaciones comerciales. Además, al comparar los diferentes estudios deben tomarse en cuenta las diferencias en cuanto a la obtención de las medidas de los caracteres fenotípicos, condiciones de manejo, edad al sacrificio, además de las distintas condiciones ambientales en los cuales se desarrollan cada uno de dichos estudios. Por lo tanto, los resultados de los estudios de QTL no pueden ser rápidamente aplicados en poblaciones comerciales ya que primero debe verificarse la existencia real de segregación del QTL. En principio los resultados deben ser reproducibles en la misma población. Posteriormente, para validar su autenticidad debe confirmarse mediante otros estudios involucrando razas o líneas de animales diferentes. Incluso pueden valorarse los resultados de diversos estudios que hayan localizado un QTL que afecte al mismo carácter y analizar los datos de las distintas poblaciones bajo un mismo sistema estadístico con un poder alto de confirmación (Spelman y col., 1998). Además debe considerarse que los estudios realizados en la búsqueda o confirmación de QTL, deben efectuarse utilizando grandes poblaciones animales. Estos grupos de animales deben poseer un alto número de individuos emparentados que permitan valorar correctamente la información proporcionada por los marcadores moleculares mediante el estudio de su segregación.

Como se había mencionado anteriormente, el presente trabajo forma parte de un proyecto europeo, cuyo principal objetivo consiste en confirmar si en poblaciones comerciales de raza pura se encuentran segregando los QTLs descritos previamente en cruces entre líneas divergentes. Las dos poblaciones del presente estudio han sido incluidas en un estudio preliminar realizado por Evans y col. (2002), donde se analizan las 10 poblaciones del proyecto: Hampshire (Reino unido y Francia), Landrace (Reino Unido y España), Large White (Reino Unido, Suecia y España), Pietrain (Reino Unido y España) y Meishan (Reino Unido). Sin embargo los datos obtenidos de las poblaciones Pietrain y Large White en esta tesis, han sido analizados utilizando la

técnica de Factor de Bayes (Varona y col., 2001), mientras que en el estudio de Evans y col. (2002) se utilizó una aproximación de mínimos cuadrados (*Half-sib*). Posteriormente, De Koning y col. (Enviado) ha analizado los mismos datos de las 10 poblaciones utilizando componentes de varianza como método de análisis. El resultado de estos análisis permitirá valorar si las variantes de un QTL con efectos significativos sobre algún carácter productivo, se detectaran específicamente en una raza o población, y el alcance de su segregación en las poblaciones comerciales estudiadas. Esta información será de gran utilidad para poder diseñar la mejor estrategia para aumentar la frecuencia de alelos favorables en poblaciones comerciales, ya sea mediante selección o introgresión.

V.1. Identificación de QTLs.

Para confirmar la presencia los distintos QTLs hemos seleccionado marcadores que se encuentran localizados dentro o muy próximos a las regiones de QTLs descritos en otros trabajos. Adicionalmente se han analizado marcadores en los cromosomas 1 (42-68 cM), 6 (89-102 cM) y 9 (4-15 cM) considerándolas como regiones control, ya que en dichas regiones no han sido descritos QTLs con anterioridad. Cabe mencionar que no era un objetivo de este estudio detectar nuevos QTLs. El diseño estadístico utilizado en esta tesis nos permite valorar la probabilidad de existencia o ausencia de QTL segregando en cada región analizada. El análisis de la información de cada locus acotado por los marcadores genéticos, y de los valores fenotípicos de los caracteres productivos en la población, proporciona como resultado la probabilidad de existencia o ausencia de QTL entre los dos marcadores más distantes posicionados por región analizada.

V.2. Contenido de información polimórfica.

El contenido de información polimórfica (*PIC*) obtenido para los marcadores microsatélites en las poblaciones Pietrain y Large White fue aceptable. En la población Pietrain, 17 marcadores de un total de 30 se encuentran por encima del valor 0.5 con una media del contenido *PIC* en el grupo de microsatélites de 0.54. En la población Large White, 16 de los 23 marcadores se encuentran por encima del valor 0.5 (Tabla 4.3), proporcionando una media del contenido *PIC* del grupo de microsatélites de 0.57.

No obstante, la elección de los microsatélites fue realizada considerando principalmente la informatividad de los machos parentales, la posición de los marcadores en regiones circundantes donde previamente se habían detectado QTLs, la disponibilidad de los marcadores, facilidad de amplificación y el tipo de marcaje fluorescente. La *PIC* obtenida en el presente estudio, es congruente con los resultados obtenidos en la evaluación de la heterocigosidad de 18 microsatélites en 11 razas europeas efectuada por Laval y col. (2000) donde el promedio *PIC* por raza oscila entre 0.35 a 0.60. No obstante las razas Pietrain y Large White presentaron *PIC* promedio de 0.60 y 0.51 respectivamente.

V.3. Regiones cromosómicas analizadas.

V.3.1. Cromosoma 1 (Región control).

En la población Large White, la región comprendida entre los microsatélites CGA (42 cM) y S0313 (78.7 cM) mostró una significación $\geq 95\%$ para la existencia de QTL para varios caracteres de desarrollo (peso del jamón derecho e izquierdo, peso del costillar izquierdo y panceta izquierda). Además, esta misma región presentó evidencia de QTL al mismo nivel de significación para profundidad de grasa dorsal medida con Fat-O-Meater (GFOM) a 6 cm de la línea media entre la tercera y cuarta últimas costillas, por lo cual convendría realizar un mapeo fino de la región para determinar si se trata de un QTL con efecto pleiotrópico, o si son dos QTLs, ya que nuestro modelo solo nos permite discriminar si existe o no QTL en dicha región. En la población Pietrain en una región similar comprendida entre los marcadores CGA (42 cM) y SW1430 (58.5 cM), no se observó efecto significativo para ningún carácter, lo cual indica ausencia de QTLs segregando en esta región para esta población.

Aunque existían varios estudios que han localizado la existencia de QTLs en este cromosoma, ninguno se localizaba en la región estudiada (Tabla 5.1). Sin embargo puede observarse, sólo el estudio realizado por Evans y col. (2002), del que este trabajo forma parte, describe un QTL que afecta el carácter de desarrollo en la población Large White del Reino Unido. La significación de este QTL no fue detectada en las poblaciones Large White de los otros países (Suecia y España), ni en las poblaciones de las otras razas con el método de análisis utilizado, por lo cual podemos asumir que este QTL sólo está segregando en dicha población. Por sus características, podría tratarse del

mismo QTL detectado en nuestra población, ya que el QTL detectado en nuestro estudio afecta al peso de distintos cortes de la canal, y por tanto está relacionado con carácter de desarrollo. Además, Evans y col. (2002) describe un QTL sólo en la población Meishan que afecta al espesor de grasa dorsal. Este QTL también fue detectado en el presente estudio en la población Large White. El hecho de que en la población Large White analizada en esta tesis, se encuentre segregando un QTL con efectos pleiotrópicos o sean realmente dos QTLs que afectan a cada carácter por separado tendrá que ser confirmado en estudios posteriores, ya que en el estudio de Evans y col. (2002) los QTLs se encuentran segregando por separado en distintas poblaciones.

Tabla 5.1 Publicaciones que describen QTLs para crecimiento y engrasamiento productivos en el cromosoma 1 porcino.

Publicación	Raza utilizada	Posición cM	Carácter afectado
Rohrer y Keele (1998a, 1998b)	Meishan x Large White	130-150	Espesor de grasa dorsal
Paszek y col. (1999)	Meishan x Yorkshire	119-140	Promedio de ganancia de peso diaria (ADG) del destete a 56 kg., Sugestivo QTL para ADG del nacimiento a 56 kg y de 35 a 56 kg.
Rohrer, G. A. (2000)	Meishan x Large White	128-134 134-138	Peso 4, 8 y 26 semanas. Promedio de ganancia diaria (ADG) entre 8 y 18 semanas.
Bidanel y col. (2001)	Meishan x Large White	159-175	Peso a las 10 y 13 semanas. ADG de 3 a 17 semanas.
Evans y col. (2002)	Large White	42-67.6	Desarrollo del nacimiento al sacrificio.
	Meishan	42-67.6	Espesor de grasa dorsal
Tesis	Large White	42-78	Peso jamón derecho e izquierdo. Peso costillar izquierdo Peso panceta derecha Espesor de grasa subcutánea en tercera y cuarta últimas costillas medida con Fat-O-Meater.

En los estudios realizados por Rohrer y Keele (1998a, 1998b), Paszek y col. (1999), Rohrer (2000) y Bidanel y col. (2001), los cruces de líneas utilizadas para los distintos estudios son de tipo divergente y las distancias en las cuales detectan la presencia de los QTLs, se encuentran en una posición muy distante de los localizados en el presente estudio, asumiendo por lo tanto que se trata de distintos QTLs. No fue posible corroborar la existencia de dichos QTL en el presente estudio ya que se analizó una región cromosómica distinta. Debemos destacar la falta de coincidencia entre nuestros resultados y los obtenidos por Evans y col. (2002) en las que un mismo material animal (aunque en nuestro trabajo el número de caracteres es mayor) y marcadores han sido analizados mediante metodologías distintas (aproximación Bayesiana en nuestro caso y regresión múltiple en Evans y col.) Esta discrepancia que se repite en los QTLs detectados para este y otros cromosomas confirma la importancia del modelo estadístico utilizado en la detección de QTLs y pone de manifiesto la necesidad de mayor información para confirmar la presencia de los QTLs con resultados discrepantes.

V.3.2. Cromosoma 2.

Los resultados obtenidos en el cromosoma dos, en la región comprendida entre los microsatélites SW2443 (0 cM) y el S0313 (78.7 cM), muestran la presencia de un QTL en la población Large White que afecta a caracteres de desarrollo muscular, relacionados con el peso de distintos cortes de la canal (jamón derecho, paletilla derecha e izquierda, chuletero derecho e izquierdo y costillar izquierdo). Además, dicho QTL afecta el carácter graso, representado por la profundidad de grasa subcutánea medida con Fat-O-Meater y la profundidad de grasa subcutánea al nivel de la primera vértebra dorsal. Otro carácter afectado es el pH a las 24 horas post-mortem en el músculo *semimembranoso*. Nuestros resultados confirman la existencia de QTL en la misma región donde Nezer y col. (1999) y Jeon y col. (1999), en un cruce Pietrain X Large White, describen un efecto mayor sobre desarrollo muscular y deposición de grasa causado por el gen *IGF2*. En la tabla 5.2 se indican las distintas publicaciones que describen asociaciones significativas y sugestivas de QTLs en el cromosoma 2.

El QTL descrito por Malek y col. (2001) se encuentra ubicado en una región muy próxima al QTL detectado en el presente estudio, afectando el promedio de ganancia de peso diario. Dicho carácter fue valorado mediante las medidas de peso al nacimiento,

destete y sacrificio, por lo que existe la posibilidad que se trate del mismo QTL, ya que en nuestro estudio este QTL afecta al peso de distintos cortes en la canal y al espesor de la grasa subcutánea. Similares resultados afectando al carácter graso, fueron detectados por Evans y col. (2002) en la población Landrace de tipo comercial española. No obstante, este QTL no fue detectado en las poblaciones de las razas Hampshire, Large White y Pietrain del Reino Unido, ni en las poblaciones de tipo comercial Landrace, Hampshire y Large White de Suecia. Ello confirma que este QTL, que se encuentra segregando en los estudios realizados con poblaciones divergentes, segrega sólo en algunas poblaciones porcinas comerciales. La posición donde fue detectado el QTL en el presente estudio, coincide además con QTLs identificados en los estudios realizados por Bidanel y col. (2001), Rohrer, G. A. (2000), Knott y col. (1998), Andersson-Eklund y col. (1998) y de Koning y col. (1999). La búsqueda de genes candidatos dentro de esta región cromosómica y posteriores estudios de asociación con los polimorfismos que presenten los genes ubicados dentro de ella, proporcionarán información valiosa del porcentaje de la varianza fenotípica del carácter explicado por cada polimorfismo genético en particular. Tal es el caso del gen de la piruvato carboxilasa mapeado en el cromosoma 2 porcino en el presente estudio y del que actualmente se encuentra en desarrollo un estudio de asociación.

Tabla 5.2 Publicaciones que describen QTLs para crecimiento y engrasamiento en el cromosoma 2 porcino.

Publicación	Raza utilizada	Posición cM	Carácter afectado
Knott y col. (1998)	Jabalí x LW	0	QTL sugestivo para espesor de grasa dorsal.
Andersson-Eklund y col. (1998)	Jabalí x LW	10	QTL sugestivo para carne magra en jamón.
Nezer y col. (1999)	LW x Pietrain	6	Desarrollo muscular. Espesor de grasa dorsal.
Jeon y col. (1999)	Jabalí x LW	6	Desarrollo muscular. Espesor de grasa dorsal.
De Koning (1999)	Meishan x línea comercial holandesa	43-62	QTL sugestivo para espesor de grasa dorsal.
Malek y col. (2001)	Berkshire x Yorkshire	87	Promedio de ganancia diaria de peso.
Evans y col. (2002)	Landrace	0-78	Desarrollo.
Bidanel y col. (2001)	Meishan x LW	0-25	QTL sugestivo para espesor de grasa dorsal.
Rohrer y col. (2000)	Meishan x LW	74	QTL sugestivo para espesor de grasa dorsal.
Tesis	Large White	0-9.8	Peso jamón derecho, peso paletilla derecha e izquierda, peso chuletero derecho e izquierdo, peso costillar izquierdo. Profundidad de grasa subcutánea entre 3° y 4° costilla medida con Fat-O-Meater. Profundidad de grasa subcutánea en primera vértebra dorsal. pH 24 h Semimembranoso.

V.3.3. Cromosoma 3.

Los resultados obtenidos en el cromosoma 3 en la región comprendida entre los microsatélites SW72 (17.8 cM) y el SW2618 (50.8 cM) muestran la presencia de un QTL en la población Large White, que afecta al carácter de peso de la panceta derecha e izquierda y del costillar izquierdo. Además afecta el espesor de la grasa subcutánea y el pH medido a las 24 horas post-mortem en el músculo *longissimus dorsi* y *semimembranoso*. Sin embargo no se encontró significación alguna para esta región en la población Pietrain. En la tabla 5.3 se describen los QTLs que afectan a caracteres productivos publicados en esta región del cromosoma 3.

Tabla 5.3 Publicaciones que describen QTLs para crecimiento y engrasamiento en el cromosoma 3 porcino.

Publicación	Raza utilizada	Posición cM	Carácter afectado
Casas-Carrillo y col. (1997)	Líneas seleccionadas para ganancia diaria rápida y lenta.	17.3-42.3	Ganancia de peso diario post-destete
Evans y col. (2002)	Hampshire Landrace Pietrain	17-42 17-42 17-42	Desarrollo Grasa dorsal Grasa dorsal
Óvilo y col. (2002)	Ibérico x Landrace	16-51	pH 24 horas postmortem
Rohrer y Keele (1998b)	Meishan x Large White	0-10	QTL sugestivo para peso de la canal.
Tesis	Large White	17.8-50.8	Peso panceta derecha e izquierda, peso costillar izquierdo. Grasa subcutánea entre 3° y 4° últimas costillas con Fat-O-Meater. Profundidad en mm de grasa subcutánea al nivel de la 1° vértebra lumbar, y pH 24SM y LD.

Los microsatélites analizados en el presente estudio, mapean en la misma región en la cual Casas-Carrillo y col. (1997) describen un QTL que afecta al promedio de ganancia diaria post-destete. El estudio de Casas-Carrillo y col. (1997), se realizó en dos grandes poblaciones de medios hermanos generados a partir de dos machos seleccionados para crecimiento rápido y lento. Dicho QTL se halla flanqueado por los microsatélites SW2429 (17.3 cM) y el SW251 (42.3 cM), afectando al promedio de ganancia de peso diario, desde el destete hasta el sacrificio. En el presente estudio, no se valoró el mismo carácter ya que la única medida de peso vivo se efectuó previo al momento del sacrificio. Sin embargo el QTL que afecta a los caracteres de peso de la panceta derecha e izquierda y el costillar izquierdo, así como la grasa subcutánea en el presente estudio, puede contener uno o varios genes que expliquen una proporción del carácter de promedio de ganancia de peso diario, por lo que es necesario realizar posteriores estudios para confirmar esta hipótesis.

Evans y col. (2002), describen un QTL en poblaciones comerciales de las razas Hampshire, Landrace y Pietrain. La población comercial de la raza Hampshire del Reino Unido presenta evidencia de QTL que afecta a caracteres del desarrollo, explicando el 0.12 del porcentaje de la varianza fenotípica del carácter, dicho QTL podría ser el mismo que el de la población Large White del presente estudio ya que el QTL en el presente estudio afecta los pesos de distintos cortes y por consiguiente al desarrollo en general. Además, en la población Hampshire se pesaron los animales al nacimiento, destete y al sacrificio, permitiendo calcular la ganancia de peso diario. En cambio en las poblaciones españolas solo se valoró el peso antes del momento del sacrificio. En la población Landrace de Suecia y Pietrain Española, Evans y col. (2002), describe la presencia de QTL que influye sobre la grasa dorsal, mientras que en el presente estudio la población Large White muestra evidencia de QTL que influye sobre la profundidad de la grasa dorsal medida con Fat-O-Meater, lo cual confirma que realmente existe un QTL en esta posición con influencia sobre el espesor de grasa dorsal, pero dicho QTL no se encuentra segregando en todas las poblaciones. Rohrer y Keele (1998b) describen un ligamiento sugestivo para el carácter que afecta al peso de la canal (0 a 10 cM), pero la región cromosómica donde fue localizado este QTL sugestivo no coincide con la analizada en el presente estudio.

El QTL localizado en esta tesis en la población Large White, que influye sobre el pH a las 24 horas postmortem, coincide con el QTL descrito por Óvilo y col. (2002) en un cruce de Ibérico con Landrace. No obstante aunque la disminución del pH se encuentra

en relación con una mayor cantidad de extravasación de líquidos y sales de la masa muscular y por tanto con una mayor conductividad eléctrica, los resultados no muestran significación para conductividad eléctrica en ninguna de las dos poblaciones analizadas en el presente estudio.

V.3.4. Cromosoma 4.

Los resultados obtenidos en el cromosoma 4 en la región comprendida entre los microsatélites SW35 (55.9 cM) y el S0214 (79.3 cM) demuestran la presencia de un QTL en la población Large White, que afecta al carácter de peso del jamón derecho e izquierdo, peso de la panceta derecha e izquierda y del costillar izquierdo. Además afecta al espesor de la grasa subcutánea y el pH medido a las 24 horas post-mortem en el músculo *longissimus dorsi* y *semimembranoso*. No se encontró significación alguna para esta región en la población Pietrain en este estudio.

Los marcadores utilizados en nuestro trabajo, fueron posicionados en una región cromosómica similar a la descrita por Andersson y col. (1994) y Walling y col. (2000), la cual contiene un QTL mayor de engrasamiento. Esta región cromosómica es una de las más estudiadas en el genoma porcino, como puede observarse en la tabla 5.4.

El estudio realizado por Andersson y col. (1994), mediante el cruce de razas divergentes (Jabalí X LW) fue el primero en localizar la presencia de QTL en el cromosoma 4, explicando el 12 %, 18 % y 11 % de la varianza fenotípica para los caracteres que afectan la velocidad de desarrollo desde el nacimiento a los 70 kg (g/día), porcentaje de grasa dorsal y abdominal y longitud del intestino delgado respectivamente. Sin embargo, el resultado obtenido muestra la presencia de un doble pico en la representación gráfica del QTL, lo que hace pensar en la posibilidad de la existencia de dos QTLs con efectos independientes o la presencia de un QTL con efectos pleiotrópicos sobre dichos caracteres. A pesar de que las máximas significaciones fueron obtenidas a 3 y 29 cM para el espesor de la grasa dorsal, y 7 y 23 cM para el porcentaje de grasa abdominal, el umbral de significación al 5% a nivel genómico fue superado por ambos caracteres entre las posiciones 0 a 52 cM. Posteriormente el estudio realizado por Knott y col. (1998) en un cruce similar, confirmó la existencia de un QTL que afecta el carácter de depósito de grasa dorsal, presentando su mayor significación entre 66.1 y 75 cM. Marklund y col. (1999) reanalizaron los mismos caracteres utilizando un retro-cruzamiento doble de la F2 con Large White y Landrace, logrando

obtener un contenido genético en la F2 originario del jabalí del 12.5 %, sugiriendo la presencia de uno o más QTLs en este cromosoma en la posición comprendida entre los marcadores S0001 (41.8 cM) y el ATP1B1 (71 cM) que afectan el engrasamiento y desarrollo, confirmando además que los descendientes que reciben el segmento cromosómico del jabalí presentan una mayor deposición de grasa, desarrollo reducido y menor longitud de canal. Como se mencionó anteriormente, las posiciones de los microsatélites utilizadas en el presente estudio cubren la región comprendida entre 55 y 79.3 cM, localizándose en la misma región donde Marklund confirma la presencia de un QTL que afecta al carácter graso. Los métodos estadísticos utilizados por Andersson, Knott y Marklund, asumen que los alelos están fijados para cada una de las poblaciones divergentes, mientras que en el presente estudio el método estadístico diseñado para ser aplicado en una población comercial de raza pura sólo determina la probabilidad de presencia o ausencia de QTL.

Nuestros resultados confirman la existencia de un QTL que afecta a los caracteres de desarrollo y espesor de grasa dorsal en la población Large White. Además los resultados descritos por Evans y col. (2002) en las poblaciones Hampshire de Suecia, Large White del Reino Unido y Pietrain Española, también describen un QTL relacionado con el carácter de espesor de grasa dorsal. En el mismo estudio se describe un QTL en la población Meishan que afectaba al carácter de desarrollo.

Un QTL sugestivo con influencia sobre el contenido de ácido heptadecanoico y espesor de grasa dorsal fue localizado en una región cromosómica colindante (79.3-105.8 cM), en un cruce de las razas Duroc / Landrace / Yorkshire (Grindflek y col. 2001). De Koning y col. (1999) mediante un cruce de líneas Meishan, Large White y Landrace describen un QTL sugestivo que afecta al contenido de grasa intramuscular, pero no presenta influencia sobre el espesor de grasa dorsal. Aunque estos resultados son sugestivos, si se valoran los resultados presentados previamente, se deduce una elevada probabilidad de localizar genes candidato dentro de esta región. Clop y col. (2002) mediante un mapa de ligamiento realizado en un cruce de Ibérico x Landrace mapea el gen *DECR* (*2,4-dienoyl-CoA reductase*) en la posición 68.3 cM. Este gen codifica una enzima que participa en la β -oxidación de ácidos grasos, catalizando la reducción de *trans-2-cis-4-dienoyl a 3-enoyl-CoA*. El QTL que afecta al desarrollo de 30 a los 70 kg detectado por Andersson y col (1994), no pudo ser corroborado en el presente estudio, ya que nuestros datos para peso solo consideran la medida de peso obtenida antes del sacrificio. Sin embargo, en la población Meishan analizada por Evans y col.(2002) fue

posible detectar un QTL que afecta al desarrollo, ya que en dicha población se contaba con los registros de pesos en todas las etapas del desarrollo. Wang y col. (1998) en un estudio realizado mediante el cruce de cerdos Chinos y Americanos, detectan un QTL sugestivo que afecta al promedio de ganancia de peso diario en una región similar a la nuestra (55.9-79.3 cM). Dicho resultado coincide con los datos obtenidos para peso de los distintos cortes en la población Large White.

La posición del QTL detectado en esta tesis coincide además con la posición del QTL localizado en el estudio efectuado por Andersson-Eklund y col. (1998). Dicho QTL influye sobre el porcentaje de carne magra más hueso en espalda y presenta máxima significación a 49 cM. Además presenta una significación sugestiva para pH del músculo *longissimus dorsi* en una posición similar a la detectada en la población Large White en el presente estudio. Bidanel y col. (2001) en un cruce de Meishan con Large White describen la presencia de un QTL en una región similar (54-98 cM) que afecta a varios caracteres grasos y de desarrollo (Peso entre 10 a 22 semanas, promedio de ganancia de peso de 3 a 10 semanas, promedio de ganancia de peso diario de 10 a 22 semanas, espesor de grasa dorsal a 40 y a 60 kg de peso). Rohrer y Keele (1998b), describen un sugestivo QTL en un cruce de Jabalí con Large White que afecta a la longitud de canal en una región similar a la del presente estudio, pero este dato no fue valorado en nuestra población. Pérez-Enciso y col. (2000) describen la presencia de QTL en un cruce de cerdo Ibérico con Landrace que influye sobre el espesor de grasa dorsal, área del músculo *longissimus* y porcentaje del ácido linoleico en tejido adiposo subcutáneo, en una posición comprendida entre 71 a 93 cM, dicha posición coincide con parte de la posición analizada en esta tesis (55.9-79.3 cM). Debido a que la posición cromosómica del QTL detectado en la población Large White en esta tesis y la obtenida en los estudios mencionados anteriormente es similar, podría tratarse del mismo QTL, a pesar de que los caracteres afectados difieren parcialmente, todos están relacionados con el carácter graso y de desarrollo. El hecho de que en el presente estudio solo se vean afectados algunas de las medidas para los distintos caracteres, tal vez se deba a que las poblaciones del presente estudio han sido sometidas a una fuerte selección para la producción de carne magra. El QTL localizado por Andersson-Eklund y col., (1998) localizado a 88 cM que influye sobre el porcentaje de hueso y carne magra en jamón, no pudo ser confirmado, ya que las posiciones cromosómicas analizadas fueron diferentes. En el estudio realizado por Walling y col. (2000), se reanalizaron 2932 animales F2 pertenecientes a diferentes grupos de investigación, estudiando los distintos cruces por

separado y luego los datos en conjunto. Para ello se empleó el programa de mapeo de intervalo de regresión de mínimos cuadrados para líneas cruzadas desarrollado por Haley y col. (1994), y se confirmó la presencia de QTL que influye sobre los caracteres de desarrollo y grasa en regiones estrechamente cercanas al QTL detectado por nosotros (Tabla 5.4), sin embargo los datos de grupo para ambos caracteres posicionan la mayor significación en una posición cercana a la del presente estudio (81-86 cM). Los distintos QTLs que afectan a caracteres de desarrollo y espesor de grasa dorsal detectados en el cruce de las razas Berkshire con Yorkshire por Malek y col. (2001), se localizan en una posición cromosómica distinta a la analizada en esta tesis, por lo cual no se pudo corroborar su existencia en estas poblaciones de tipo comercial.

Pérez-Enciso y col. (2000) describen en una región muy próxima (81-88 cM) la presencia de QTL que influye sobre el porcentaje de ácido oleico y linoleico en tejido adiposo subcutáneo, espesor y peso de grasa dorsal y área del músculo *longissimus*.

El QTL del cromosoma 4 que afecta al pH en el músculo *longissimus dorsi* localizado por De Koning y col. (2001), no fue posible confirmarlo en la población Pietrain, no obstante la población Large White presentó significación para pH a las 24 horas en el músculo *longissimus dorsi* y *semimembranoso*, sin embargo las posiciones de los QTLs de ambos estudios se encuentran a una distancia de 20 cM, por lo que resulta posible que se trate de distintos QTLs.

Tabla 5.4 Publicaciones que describen QTLs para crecimiento y engrasamiento en el cromosoma 4 porcino.

Publicación	Raza utilizada	Posición cM	Carácter afectado
Andersson y col. (1994)	Jabalí x LW	58 27 7 3	Desarrollo nac.-70 kg. Longitud intestinal. % Grasa abdominal. Promedio de grasa dorsal.
Malek y col. (2001)	Berkshire x Yorkshire	97 123 101 107	Promedio de ganancia diaria. Peso de la canal. QTL sugestivo para grasa dorsal a la última costilla. QTL sugestivo para grasa dorsal en la última vértebra lumbar.
Andersson-Eklund y col. (1998)	Jabalí x LW	88 49	% Carne magra en jamón. % Carne magra más hueso en espalda.
Rohrer y Keele (1998b)	Meish. x LW	55-70	QTL sugestivo para longitud de canal.
Knott y col. (1998)	Jabalí x LW	62-64 64-68 86-94	Grasa abdominal. Grasa dorsal. Desarrollo nac.-70kg
Wang y col. (1998)	Meishan x Duroc Meishan x Ham. Meishan x LD Minzhu x Ham. Minzhu x LD	55.9-79.3	QTL sugestivo para promedio de ganancia de peso diario.

Continuación tabla 5.4 Publicaciones que describen QTLs de para crecimiento y engrasamiento en el cromosoma 4 porcino.

Publicación	Raza utilizada	Posición cM	Carácter afectado
Marklund y col. (1999)	Jabalí x LW	50-80	Longitud de canal. Espesor de grasa dorsal. % Grasa abdominal.
De Koning y col. (1999)	Meis x LW o LD	6-31	QTL sugestivo para grasa intramuscular.
Pérez-Enciso y col. (2000)	Ibérico x Landrace	81	Porcentaje de ácido oleico y linoleico en tejido adiposo subcutáneo.
		80	Peso de grasa dorsal.
		83	Espesor de grasa dorsal y área del músculo <i>longissimus</i> .
Walling y col. (2000) (Análisis combinado de datos)	LW x Meish. (UK)	78	Gan. de peso nacim.-sacrificio.
		90	Espesor de grasa subcutánea.
	LW x Meish. (Fr)	74	Espesor de grasa subcutánea.
		89	Gan. de peso nacim.-sacrificio.
	Piet. x Meish. (Ale)	75	Gan. de peso nacim.-sacrificio.
	Piet. x Jabalí (Ale)	75	Gan. de peso nacim.-sacrificio.
	Jabalí x LW (Suecia)	60	Gan. de peso nacim.-sacrificio.
	Análisis de Grupo	83	Espesor de grasa subcutánea.
81		Gan. de peso nacim.-sacrificio.	
86	Espesor de grasa subcutánea.		
De Koning y col. (2001)	Meis x LW o LD	33	pH <i>longissimus dorsi</i>
Grindflek (2001)	Duroc LD x LD Yk	79.3-106	QTL sugestivo para espesor de grasa dorsal, C17:0 (ácido graso heptadecanoico)
Malek y col. (2001)	Berkshire x Yorkshire	97	Prom. Gan. Diaria.
		123	Peso de la canal.

Continuación tabla 5.4 Publicaciones que describen QTLs de para crecimiento y engrasamiento en el cromosoma 4 porcino.

Publicación	Raza utilizada	Posición cM	Carácter afectado
Bidanel y col (2001)	Meishan x LW	54-99	Peso 10 a 22 semanas.
		57-98	Prom. Gan. Diaria 3-10 sem.
		58-86	Prom. Gan. Diaria 10-22 sem.
		49-84	Grasa dorsal a 40 kg.
		59-84	Grasa dorsal a 60 kg.
Evans y col. (2002)	Hampshire	55-63	Espesor de grasa dorsal.
	Large White	55-63	Espesor de grasa dorsal.
	Pietrain	55-63	Espesor de grasa dorsal.
	Meishan	55-63	Gan. de peso nacim.-sacrificio.
Tesis	Large White	55.9-79.3	Peso de jamón derecho e izquierdo, peso de la panceta derecha e izquierda, peso del costillar izquierdo. Grasa subcutánea entre 3° y 4° últimas costillas con Fat-O-Meater. Profundidad mm grasa subcutánea 1° vértebra lumbar. pH 24 h <i>longissimus dorsi</i> y <i>semimembranosus</i> .

V.3.5. Cromosoma 6 (Región control).

La región comprendida entre los microsatélites SW316 (89.3 cM) y el S0003 (102 cM) en el cromosoma 6, fue considerada región control ya que al inicio del presente estudio no había QTLs detectados en esta región. Además el diseño estadístico utilizado en este trabajo incluyó el gen del halotano como un efecto fijo para evitar la detección de un falso QTL, no encontrando evidencia significativa de QTL para ninguno de los

caracteres medidos en las poblaciones Pietrain y Large White. Geldermann y col., (1996), realizaron un estudio de asociación posicionando 8 marcadores entre 0 y 180 cM en tres diferentes cruces de razas divergentes. Sus resultados muestran la presencia de un QTL que presenta su mayor significación entre 20 y 40 cM y una segunda F de menor magnitud entre 40 y 80 cM. Dicho QTL influye sobre los caracteres de ganancia de peso diario, contenido de carne vs grasa, porcentaje de carne magra, conductividad eléctrica a las 24 horas postmortem, y el pH valorado a los 45 minutos postmortem. Su localización corresponde a la zona donde mapea el gen del halotano (70 cM).

La mayoría de los trabajos publicados, localizan QTLs en una posición distante a la utilizada como control en el presente estudio. No obstante, los resultados obtenidos por Evans y col. (2002) muestran la presencia de QTL en dos poblaciones porcinas, una Large White sueca y la otra es la misma población Large White analizada en esta tesis. En la población sueca el carácter afectado fue el de desarrollo mientras que nuestra población afectó el carácter de espesor de grasa dorsal. La única diferencia existente entre ambos estudios fue el método estadístico utilizado. No es sorprendente que la utilización de distintos métodos estadísticos sobre los mismos datos proporcione resultados diferentes, ya que durante la realización del análisis de los datos de esta tesis se ensayaron varios métodos los cuales produjeron variaciones en la detección de QTLs. En la Tabla 5.5 se pueden apreciar los QTL detectados en el cromosoma 6, así como las regiones donde fueron ubicados los QTL y el carácter afectado.

Los estudios realizados por Óvilo y col. (2000) utilizando un cruce Landrace con cerdo Guadyerbas Ibérico, libre del gen del halotano, demuestran claramente la existencia de un QTL dentro de la región comprendida entre 97 y 118 cM, que afecta a los caracteres de grasa dorsal e intramuscular además de afectar el área del ojo del lomo. Dicha región se localiza en una zona estrechamente ligada a la región donde se encuentra el gen del halotano y a la región analizada en el presente estudio. En un reciente estudio con las mismas razas, Óvilo y col. (2002) describe la presencia de un QTL que afecta significativamente el contenido de grasa intramuscular a 99 cM explicando el 17% de la varianza fenotípica del carácter. La posición del QTL, así como el carácter afectado es similar al detectado por Grindflek y col. (2001) en un cruce Duroc X Landrace halotano negativo, lo cual indica que la existencia del QTL no está siendo afectada por el ruido de fondo que pudiera causar la presencia de la mutación del gen del halotano. El primer estudio donde fue observada la presencia de QTL con influencia sobre los caracteres de composición de canal, calidad de carne y grasa en este cromosoma fue desarrollado por

Geldermann y col. (1996), pero en dicho estudio, el gen del halotano se encontraba segregando en la población. El QTL descrito por Knott y col. (1998) en un cruce Jabalí con Large White, presenta significación para porcentaje de grasa abdominal en una posición cercana (46 cM en los machos y 78 cM en las hembras), por lo que no se puede afirmar si se trata del un mismo QTL que afecta al carácter graso en los estudios mencionados anteriormente, sin embargo Rohrer y col. (2000) describe una sugestiva significación de QTL dentro de la región analizada que afecta al porcentaje de grasa dorsal al nivel de la ultima lumbar a las 14 semanas de edad en un cruce Meishan con Large White, pero debido a que en su población no alcanza el grado esperado de significación, no se puede afirmar si realmente este QTL se encuentra segregando en la población. Las localizaciones de los QTLs descritos en los estudios realizados por de Koning y col. (1999), Bidanel y col. (2001), Malek y col. (2001^a), se encuentran en posiciones anteriores o posteriores a la región analizada en el presente estudio, por lo que los QTL descritos en ellas no pudieron ser confirmadas en el presente estudio. De Koning y col. (2000) destaca la importancia de imprinting de QTL maternal y paternal que afecta el contenido de grasa intramuscular. Dicho QTL fue detectado en un cruce de Meishan con cerdos de líneas holandesas en la misma región cromosómica que en el presente estudio. Sin embargo esta característica no se ha presentado en otros estudios. Malek y col. (2001b) detectan un QTL sugestivo para pH a las 24 horas en el jamón en la posición 53 cM. Este QTL se encontró en una posición cercana al gen del halotano, sin embargo la población se encontraba libre de la mutación. El pH actualmente es utilizado para valorar la calidad de la carne, y aunque no es una valoración directa de calidad, está correlacionado con ciertos caracteres de gran importancia, como el color, pérdida de agua por goteo, capacidad de retención de agua, influyendo además en la suavidad y jugosidad de la carne. En el presente estudio no se presentó significación para el pH en ninguna de las dos poblaciones en este cromosoma, pero si hubo significancia para los cromosomas 2, 3, 4, 8 y 9 en la población Large White y para el cromosoma 7 en la población Pietrain.

Tabla 5.5 Publicaciones que describen QTLs para crecimiento y engrasamiento en el cromosoma 6 porcino.

Publicación	Raza utilizada	Posición cM	Carácter afectado
Geldermann y col. (1996)	Jabalí x Pietrain Meishan x Pietrain Jabalí x Meishan	0-80	Promedio de ganancia diaria. % de carne magra, pH, % de grasa, conductividad eléctrica.
Evans y col. (2002)	Large White (UK) Large White (Esp)	89-102 89-102	Desarrollo. Espesor de grasa dorsal
Knott y col. (1998)	Jabalí x LW	46-78	QTL sugestivo para grasa abdominal.
De Koning y col (1999)	Meishan x LW/LD	161	QTL sugestivo para Esp. Grasa dorsal y grasa intramuscular.
Óvilo y col. (2000)	Ibérico x Landrace	117-118 97-98 97-98	Área del ojo del lomo. Grasa dorsal. Grasa intramuscular.
Óvilo y col. (2002)	Ibérico x Landrace	99	Grasa intramuscular
Rohrer (2000)	Meishan x LW	53 83	Gan. peso diario 18-26 sem. QTL sugestivo para Grasa dorsal última lumbar a 14 semanas
De Koning y col (2000)	Meishan x comercial holandés	0-52 90-150	% grasa intramuscular (Expresión maternal) % grasa intramuscular (Expresión paternal)
Malek y col. (2001a)	Berkshire x Yorkshire	128 141	QTL sugestivo para grasa dorsal a la 10° costilla. QTL sugestivo para longitud de canal.
Malek y col (2001b)	Berkshire x Yorkshire	53	QTL sugestivo para pH del jamón.

Continuación Tabla 5.5 Publicaciones que describen QTLs para crecimiento y engrasamiento en el cromosoma 6 porcino.

Publicación	Raza utilizada	Posición cM	Carácter afectado
Bidanel y col (2001)	Meishan x LW	37-81	Grasa dorsal a 17 sem.
		119-158	QTL sugestivo peso a 13 sem.
		32-39	QTL sugestivo peso a 17 sem.
		25-105	QTL sugestivo peso a 22 sem.
		36-75	QTL sugestivo prom. Gan. diaria del nacimiento a las 3 semanas.
		119-150	QTL sugestivo ADG de 3 a 10 semanas.
		55.115	QTL sugestivo ADG de 10 a 22 semanas.
		35-75	QTL sugestivo grasa dorsal a 60 kg.
Grindflek y col. (2001)	Duroc x Landrace	90-102	Grasa intramuscular.

V.3.6. Cromosoma 7.

Los resultados de detección de QTLs en la región comprendida entre los microsatélites TNFB y SWR2036 (58.1 - 78.2 cM) del cromosoma 7, presenta QTL significativos en la población Large White para la profundidad en mm de grasa subcutánea al nivel de la primera vértebra dorsal, mientras que la población Pietrain muestra significación para el pH a las 24 h en el músculo *longissimus dorsi* entre el microsatélite TNFB y S0066 (58.1 - 82.8 cM). Los resultados para Large White del presente estudio coinciden con los descritos por Wang y col. (1998) en el análisis en conjunto realizado para todos los cruces efectuados en razas chinas con razas europeas, donde describe un QTL sugestivo que afecta al carácter de grasa dorsal en las posiciones comprendidas entre 57.7 a 73.4 cM. No obstante los demás caracteres analizados en su estudio como son la firmeza y

color de la carne, tamaño de la chuleta y peso al nacimiento y a los 21 días, no fueron valorados en el presente estudio. Además, los QTL localizados en los distintos estudios realizados por De Koning y col. (1999), Rohrer (2000), Malek y col. (2001) y Bidanel y col. (2001), muestran una clara significación para los caracteres de espesor de grasa dorsal en la misma región donde fue localizado el QTL en la población Large White. De Koning y col. (2000) localizan un efecto similar en la misma posición cromosómica, para este carácter graso, no obstante en esta misma posición se presenta *imprinting* maternal para desarrollo muscular, el cual no fue analizado en el presente estudio. Rohrer (2000) y Bidanel y col. (2001) detectan en esta misma región, mediante un cruce de líneas divergentes, un QTL que afecta a caracteres del desarrollo representado por el peso a distintas edades, mientras Rohrer y Keele (1998b) describen un QTL que afecta la longitud y peso de la canal en esta misma región. En regiones próximas a las analizadas en el presente estudio (30-57 cM), Wang y col. (1998) describen un QTL que afecta el tamaño de la chuleta, y en una posición más distante (86-141 cM) describen QTLs que afectan caracteres de calidad de la carne como firmeza y color. Las regiones donde Rothschild y col. (1995) localizan QTLs que afectan a la grasa dorsal, peso al nacimiento y varios caracteres de la calidad de la carne mapean en posiciones distintas a las analizadas en nuestro estudio (Tabla 5.6). Como fue mencionado anteriormente, el diseño de los diferentes estudios varía en cuanto al tipo de cruces utilizado, sistemas de manejo, condiciones climáticas y valores fenotípicos medidos, dependiendo del objetivo de los mismos. Por lo tanto es lógico encontrar resultados que varían en cuanto a los parámetros medidos. Las diferencias existentes encontrados por los distintos autores pueden ser causadas por una gran variedad de factores. Evans y col. (2002) identifica la presencia de QTL que influye sobre el desarrollo en las poblaciones Hampshire y Meishan, explicando el 0.20 y 0.08 de la varianza fenotípica del carácter respectivamente, pero no detecta ningún QTL para esta región en las otras poblaciones analizadas, incluyendo las poblaciones Large White y Pietrain españolas. Los resultados obtenidos por Evans y col. (2002) muestran claramente que los QTLs no segregan por igual en todas las poblaciones ni dentro de las mismas razas de los distintos países. En el presente estudio los QTLs que se encuentran segregando en ambas poblaciones afectan a caracteres distintos.

Tabla 5.6 Publicaciones que describen QTLs para crecimiento y engrasamiento en el cromosoma 7 porcino.

Publicación	Raza utilizada	Posición cM	Carácter afectado
Rothschild y col. (1995)	Meishan x Duroc, Hampshire, LD y Minzhu x Ham., LD	0 13 28 42	Grasa dorsal. Peso al nacimiento y Firmeza de la Carne. Veteado graso de la carne. Tamaño de la chuleta, color de la carne.
Rohrer y Keele (1998b)	Meishan x Large White	20-70 20-80 30-79	Longitud de canal. Peso de la canal. QTL sugestivo para longitud de la canal.
Wang y col. (1998)	Meishan x Duroc. Meishan x LD. Minzhu x Ham.	57.7-73.4 141.2 88.6-109 30.2-57.7 141.2	QTL sugestivo para grasa dorsal en todos los cruces. QTL sugestivo para firmeza de carne. QTL sugestivo para color. QTL suges. tamaño de chuleta QTL suges. peso al nacimiento y a 21 días de edad.
De Koning y col. (1999)	Meishan x LW, LD	70.1	Espesor de grasa dorsal.
Rohrer (2000)	Meishan x LW	60 121 57 55	Gana. Peso de 18 a 26 sem. Grasa última costilla a 14 sem. Grasa última lumbar 26 sem. Grasa 1°, últ. Cost y últ. lum.
De Koning y col. (2000)	Meishan x comercial holandés	57 56	Espesor de grasa dorsal. Desarrollo muscular (<i>Imprinting</i> maternal).

Continuación Tabla 5.6 Publicaciones que describen QTLs para crecimiento y engrasamiento en el cromosoma 7 porcino.

Publicación	Raza utilizada	Posición cM	Carácter afectado
Malek y col. (2001a)	Berkshire x Yorkshire	58 72	Promedio de grasa dorsal. Grasa dorsal lumbar.
Bidanel y col. (2001)	Meishan x LW	53-70 61-73 60-71 60-70 62-77 58-70 57-72 51-68 57-71 55-68	Peso a 10 semanas. Peso a 13 semanas. Peso a 17 semanas. Peso a 22 semanas. Prom. gan. diaria 3 a 10 sem. Prom. gan. diaria 10 a 22 sem. Grasa dorsal 13 sem. Grasa dorsal 17 sem. Grasa dorsal a 40 kg. Grasa dorsal a 60 kg.
Grindflek y col. (2001)	Duroc x Landrace	58-70	QTL sugestivo para intensidad del olor de la grasa
Evans y col. (2002)	Hampshire (UK) Meishan (UK)	58-82 58-82	Desarrollo Desarrollo
Tesis	Large White Pietrain	58-78 58-82	Grasa subcutánea 1° vértebra dorsal. pH a 24 horas en <i>Longissimus Dorsi</i> .

V.3.7. Cromosoma 8.

Los resultados obtenidos para la región comprendida entre el microsatélite SW905 (20.8 cM) y el SWR1101 (38.3 cM) en el cromosoma 8, muestran un QTL significativo que afecta al pH a las 24 horas en el músculo *semimembranoso* en la población Large White, mientras que la población Pietrain presenta significación para un QTL relacionado con peso de la panceta derecha en esta región. Como puede observarse en la tabla 5.7, la mayoría de los estudios realizados en la identificación de QTLs que afectan a caracteres productivos y de calidad de la carne, se han efectuado mediante el cruce de razas divergentes. No obstante las posiciones de estos QTLs, así como sus significaciones varían entre los distintos estudios. Los resultados del presente trabajo y los de Andersson-Eklund y col. (1998), muestran notables diferencias. En el presente estudio no fue posible detectar los efectos localizados por Andersson-Eklund (1998) en el cromosoma 8, debido a que existen diferencias en cuanto a los caracteres medidos en ambos casos. La longitud de la canal, así como la distancia vertebral fue analizada por Andersson-Eklund en un cruce de razas divergentes cuyo fenotipo es muy diferenciado en ambas poblaciones, mientras que en nuestro caso las poblaciones analizadas han sido altamente seleccionadas para la producción de carne magra. Además en el presente estudio tampoco fue posible detectar la diferencia existente entre el porcentaje de carne magra y hueso en el jamón ya que solo se valoró el peso del jamón y los resultados obtenidos no muestran significación para este carácter.

Puede parecer extraño que el único QTL significativo detectado en la población Pietrain para el cromosoma 8 sólo afecte al peso de la panceta derecha, sin embargo es conocido que los cortes derechos e izquierdos de la canal, al igual que los depósitos de grasa subcutánea no necesariamente presentan los mismos valores en ambos lados de la canal. Además la segregación de QTLs que afectan a caracteres productivos no se presenta por igual en las mismas razas de distintos países, ni en las distintas poblaciones dentro de una misma raza. Prueba de ello son los resultados obtenidos por Evans y col. (2002) donde en la región del cromosoma 8 analizada en diferentes poblaciones de distintos países, solo la población Landrace del Reino Unido presenta un QTL significativo que afecta al carácter de grasa dorsal, y que explica el 0.06 de la varianza fenotípica del carácter si se asume una heredabilidad del 0.40. En esta misma región Rohrer y Keele (1998^a) describe la presencia de un QTL sugestivo que influye sobre el porcentaje de grasa subcutánea que no pudo ser confirmado en el presente estudio. Bidanel y col.

(2001) describe en la misma posición cromosómica que la de nuestro estudio, la presencia de un QTL que afecta al promedio de ganancia de peso diario y a la grasa dorsal a las 13 semanas y 40 kg de peso, lo cual coincide con el QTL detectado en la población Landrace por Evans y col (2002). Similares resultados para caracteres del desarrollo fueron descritos en una posición cromosómica muy cercana a la analizada en esta tesis por Malek y col (2001^a). Las posiciones donde son descritos QTLs por Rohrer y Keele (1998b), Knott y col. (1998) y Rohrer (2000) se encuentran muy distantes a la posición analizada por nosotros, por lo que sus resultados no pudieron ser confirmados.

Tabla 5.7 Publicaciones que describen QTLs para crecimiento y engrasamiento en el cromosoma 8 porcino.

Publicación	Raza utilizada	Posición cM	Carácter afectado
Andersson-Eklund y col. (1998)	Jabalí x LW	0-25 0-30 18-15	Distancia vertebral, cm. Longitud de canal. % Carne magra en jamón / hueso.
Rohrer y Keele (1998a)	Meishan x LW	30-45 69	QTL sugestivo para grasa subcutánea. QTL sugestivo para grasa dorsal última costilla.
Rohrer y Keele (1998b)	Meishan x LW	110-115	Tamaño de la chuleta. Peso de la canal.
Knott y col. (1998)	Jabalí x LW	8 53	Grasa abdominal. Longitud intestinal.
Rohrer (2000)	Meishan x LW	93	QTL sugestivo para grasa dorsal última vértebra Lumbar
Malek y col. (2001 ^a)	Berkshire x Yorkshire	48 48	Prom. Ganancia peso diario. Peso de la canal.
Bidanel y col. (2001)	Meishan x LW	20-46 24-63 21-57	Promedio de ganancia de peso diario de 10 a 22 semanas. Grasa dorsal a 13 semanas. Grasa dorsal a 40 kg.
Evans y col. (2002)	Landrace (Suecia)	21-38	Desarrollo.
Tesis	Large White Pietrain	20-38 20-38	pH a las 24 horas post-mortem en <i>semimembranoso</i> . Peso panceta derecha.

V.3.8. Cromosoma 9 (Región control).

La región analizada en el cromosoma 9 fue considerada como región control, debido a que en el momento del inicio del estudio no había ningún QTL descrito que afectara a caracteres productivos. No obstante, la región comprendida entre los microsatélites SW983 (8 cM) y SW21 (15 cM) en la población Large White presentó significación de QTL para el pH a las 24 horas en el músculo *semimembranoso*. En la población Pietrain, no fue detectado ningún QTL significativo en la región comprendida entre los microsatélites SW983 (8 cM) y SWR1101 (49.3 cM). En la tabla 5.8 se muestran los QTLs sugestivos y significativos localizados hasta el momento en este cromosoma. Los resultados del presente estudio no confirman los QTL sugestivos descritos en los estudios realizados por Rohrer y Keele (1998), Rohrer (2000), y Malek y col. (2001^a). La sugestiva significación detectada para el pH a las 24 horas en el músculo *longissimus dorsi* por Óvilo y col. (2000b) se localiza en una posición cercana a la detectada en la población Large White. En el presente estudio se analizó el pH en los músculos *longissimus dorsi* y *semimembranoso*, y en el estudio realizado por Óvilo sólo se valoró el pH para el músculo *longissimus dorsi*, por lo que existe la posibilidad de que se trate de distintos QTLs segregando en forma independiente en cada población. En el presente análisis, así como en el efectuado por Evans y col. (2002) se analizaron las mismas posiciones cromosómicas en todas las poblaciones, consideradas regiones control, no obstante los QTLs descritos por Evans en las poblaciones Landrace, así como el detectado en el presente estudio son nuevos. El carácter de grasa dorsal afectado en la población Landrace sueca en el estudio de Evans y col. (2002) explica el 0.21 de la proporción de la varianza fenotípica del carácter, mientras que en la población Landrace española el QTL explica el 0.07 de la varianza fenotípica del carácter de grasa dorsal, asumiendo que dichos caracteres tienen un 0.40 de heredabilidad.

Tabla 5.8 Publicaciones que describen QTLs para crecimiento y engrasamiento en el cromosoma 9 porcino.

Publicación	Raza utilizada	Posición cM	Carácter afectado
Rohrer y Keele (1998)	Meishan x LW	30-45	QTL sugestivo para prom. de grasa dorsal última lumbar
Óvilo y col. (2000b)	Ibérico x Landrace	49	QTL sugestivo para pH a las 24 h en <i>longissimus dorsi</i> .
Rohrer (2000)	Meishan x LW	50	QTL sugestivo para espesor de grasa dorsal 1° costilla a 14 semanas.
Malek y col. (2001 ^a)	Berkshire x Yorkshire	37	QTL Sugestivo para promedio de ganancia diaria al destete.
		116	QTL sugestivo para promedio de ganancia diaria.
Evans y col. (2002)	Landrace (Suecia)	4-15	Grasa dorsal.
	Landrace (Español)	4-15	Desarrollo.
Tesis	Large White	4-15	pH 24 horas post-mortem en músculo <i>semimembranoso</i> .

V.3.9. Cromosoma 10.

Las regiones analizadas en esta tesis en el cromosoma 10, comprendidas entre las regiones 62.3 a 67.5 cM, y 50.5 a 62.3 cM, para las poblaciones Large White y Pietrain respectivamente, no presentaron QTL significativos. Los QTLs detectados con anterioridad al presente estudio en cromosoma 10 están descritos en la tabla 5.9.

Knott y col. (1998) mediante un cruce de razas divergentes realizaron un estudio de asociación con caracteres productivos mediante la utilización de 240 marcadores espaciados en los 18 autosomas y el cromosoma sexual. Para ello se utilizó el método descrito por Haley y col. (1994). Los resultados obtenidos en dicho estudio muestran diferencias en la posición del QTL que afecta al carácter de desarrollo entre 30 y 70 kg para machos y hembras. Aunque las posiciones analizadas en el presente estudio se encuentran estrechamente relacionadas, nuestros resultados no mostraron ninguna significación para este carácter. El QTL localizado por Rohrer y Keele (1998a) que afecta al espesor de la grasa dorsal al nivel de la primera costilla se localiza en una posición muy distante a la analizada por nosotros, por lo que no fue posible confirmar su existencia.

Tabla 5.9 Publicaciones que describen QTLs para crecimiento y engrasamiento en el cromosoma 10 porcino.

Publicación	Raza utilizada	Distancia cM	Carácter afectado
Knott y col. (1998)	Jabalí x LW	22-55 32-95	Des. 30-70 kg en machos. Des. 30-70 kg en hembras.
Rohrer y Keele (1998a)	Meishan x LW	95-100	Grasa dorsal 1° costilla.

V.3.10. Cromosoma 13.

Las regiones analizadas en el presente estudio para el cromosoma 13 en los intervalos 62.2 a 79.3 cM, y 62.2 a 96.1 cM, para las poblaciones Large White y Pietrain respectivamente, no presentaron QTL significativos. Sin embargo, Evans y col. (2002) describe la presencia de QTL afectando el carácter de espesor de grasa dorsal en las poblaciones Hampshire del Reino Unido y en la población Pietrain Española. A pesar de que la población española es la misma que la de esta tesis, ambos análisis presentan de nuevo resultados no coincidentes debido a las metodologías utilizadas. Los QTLs detectados en cromosoma 13 con anterioridad al presente estudio están descritos en la tabla 5.10.

Como puede observarse Andersson y col. (1994) localizan en el cromosoma 13 un QTL que afecta el desarrollo del nacimiento a los 30 kg de peso, cuya F más alta se presentó a 53 cM con un 5% del nivel de significación. Dicho QTL explica el 7.5 % de la varianza fenotípica del carácter. Similares resultados para este carácter fueron detectados en los estudios realizados por Knott y col. (1998), que describen dos QTLs, uno relacionado con el desarrollo del nacimiento a los 30 kg. entre 0 y 145 cM y el otro con el desarrollo del nacimiento a los 70 kg. entre 90 y 122 cM. Yu y col. (1999), mediante un cruce de razas chinas con líneas de tipo comercial detectaron varios QTLs cuyas F más altas fueron localizadas entre 0 y 49 cM. Entre la posición 0 y 21 cM se detectó un QTL para el carácter graso cuya posición coincide con el QTL detectado por Malek y col. (2001) confirmando la presencia del QTL detectado inicialmente por Andersson y col. (1994). No obstante el QTL detectado por Bidanel y col. (2001) que también afecta al desarrollo durante las primeras semanas, se encuentra localizado en una posición similar a la analizada por nosotros, aunque ligeramente posterior a la región donde fue detectado el QTL por Andersson.

Tabla 5.10 Publicaciones que describen QTLs para crecimiento y engrasamiento en el cromosoma 13 porcino.

Publicación	Raza utilizada	Distancia cM	Carácter afectado
Andersson y col. (1994)	Jabalí x LW	53 cM	Desarrollo del nacimiento a 30 kg.
Knott y col. (1998)	Jabalí x LW	80-104 0-145 90-122	Peso al nacimiento. Desarrollo nacimiento – 30 kg. Desarrollo nacimiento – 70 kg.
Yu y col. (1999)	Meishan x Duroc, Meish x Hampshire Meish x Landrace Minzhu x Hamp. Minzhu x LD	0 10 21 32	Desarrollo del nac. a 21 días. Des. de 21 d. a destete 42 días. Desarrollo nacimiento-destete. Promedio grasa dorsal. Grasa dorsal a primera costilla. Firmeza de la carne. Peso al nacimiento. Peso al destete de 42 días. Des. de 21 d. a destete 42 días. Desarrollo nacimiento- destete. Grasa dorsal última costilla. Peso al nacimiento. Peso al destete de 42 días. Desarrollo del nac. a 21 días. Des. de 21 d. a destete 42 días. Desarrollo nacimiento-destete. Promedio grasa dorsal. Espesor grasa dorsal. Espesor grasa dorsal 1° costilla Peso al nacimiento. Peso del destete de 42 días. Des. de 21 d. a destete 42 días. Desarrollo del nac. al destete.

Continuación Tabla 5.10 Publicaciones que describen QTLs para crecimiento y engrasamiento en el cromosoma 13 porcino.

Publicación	Raza utilizada	Distancia cM	Carácter afectado
Yu y col. (1999)	Meishan x Duroc, Meish x Hampshire Meish x Landrace Minzhu x Hamp. Minzhu x LD	49	Peso al nacimiento. Peso al destete de 42 días. Desarrollo destete al matadero.
Bidanel y col. (2001)	Meishan x LW	69-82	Peso a 10 y 13 semanas. Promedio de ganancia de peso diario de 3 a 10 semanas.
Malek y col. (2001 ^a)	Berkshire x Yorkshire	23 36 54	Promedio de grasa dorsal. Grasa dorsal 10° costilla. Grasa dorsal última costilla. Peso de la canal.
Evans y col. (2002)	Hampshire (Sueco) Pietrain (Español)	62-80 62-80	Grasa dorsal. Grasa dorsal.

Los resultados de esta tesis muestran QTLs significativos en regiones de los cromosomas 1 y 9 que se consideraban control. En total se analizaron 26 caracteres por región cromosómica en dos diferentes poblaciones de tipo comercial Pietrain y Large White seleccionadas para producción de carne magra. Las regiones analizadas se corresponden a intervalos donde previamente habían sido publicados QTLs para caracteres productivos en los cromosomas 2, 3, 4, 7, 8, 10 y 13, a excepción de las regiones analizadas en los cromosomas 1, 6 y 9 consideradas regiones control. El hecho de que en el presente estudio, así como en el de Evans y col. (2002) y De Koning y col. (enviado) se encuentren segregando QTLs en las regiones consideradas como control, requerirá de futuros estudios para confirmar la autenticidad de dichos QTLs. Como puede observarse en nuestros resultados, la segregación de los QTLs no se presenta por igual en cada una de las poblaciones. Evans y col. (2002) describe también que esta

segregación difiere entre las poblaciones de distinta raza y entre poblaciones de la misma raza de distintos países, por lo que se deduce que aún no se ha logrado la fijación de QTLs para estos caracteres mediante el proceso de selección. No obstante, el presente estudio confirma la segregación de QTLs que influyen sobre caracteres productivos en las poblaciones analizadas de raza pura Pietrain y Large White de tipo comercial. De Koning y col. (enviado) utilizando un método de análisis de componentes de varianza, reanaliza los datos fenotípicos y genotípicos de las 10 poblaciones porcinas analizadas por Evans y col. (2002), detectando en su análisis 61 QTL en las distintas poblaciones, 42 de los cuales habían sido previamente descritos por Evans y col. (2002). Sin embargo analizando los resultados obtenidos para las poblaciones Pietrain y Large White españolas por De Koning y col. (enviado), se observa que la detección de QTLs coincide para algunos caracteres con los resultados obtenidos por Evans y col. (2002) y para otros caracteres con los resultados obtenidos en el presente estudio.

El total de QTLs detectados en las poblaciones Pietrain y Large White con los distintos métodos utilizados muestra que con el método empleado por Evans y col. (2002) fueron detectados 29 QTLs. Con el método utilizado por De Koning se detectaron 24 QTLs y con el método empleado en esta tesis fueron detectados 16 QTLs. Solo un QTL que influye sobre un menor pH a las 24 horas postmortem en el músculo *semimembranoso* localizado en el cromosoma 9 en la población Large White obtiene significación con los tres métodos. 14 de los QTLs detectados presentan significación para dos de los tres métodos utilizados en el análisis, de estos 14 solo 3 QTLs detectados en la presente tesis coinciden con los QTLs detectados por De Koning, dos de estos tres QTLs se localizan en el cromosoma 2 afectando el pH a las 24 horas postmortem en el músculo *semimembranoso*, y a la profundidad de la grasa dorsal (medida con Fat-O-Meater GFOM) y el tercer QTL se localiza en el cromosoma 4 afectando la profundidad en mm de la grasa subcutánea al nivel de la primera vértebra lumbar (G2), los otros 11 QTLs coinciden entre los métodos utilizados por Evans y col. (2002) y De Koning y col. (enviado).

En la tabla 5.11 se muestran los resultados obtenidos para las poblaciones Pietrain y Large White con los distintos métodos estadísticos utilizados para su análisis. Evans y col. (2002), en azul (aproximación de mínimos cuadrados), De Koning y col. (enviado) en verde (componentes de varianza) y nuestros resultados en negro (Factor Bayes). No se incluyen en la tabla los resultados de los pesos de los distintos cortes de la canal, ya que solo fueron analizados en nuestro trabajo.

Tabla 5.11 Resultados obtenidos de las poblaciones Pietrain y Large White con los distintos métodos estadísticos utilizados para su análisis. Evans y col. (2002), en azul (aproximación de mínimos cuadrados). De Koning y col. (enviado) en verde (componentes de varianza). Nuestros resultados en negro (Factor Bayes). No se incluyen los resultados de los pesos de los distintos cortes de la canal, ya que solo fueron evaluados para el desarrollo de nuestro trabajo. *95%, **99%, ***99.9%, entre paréntesis en el análisis de Evans y De Koning muestra el porcentaje de la varianza fenotípica explicada para el carácter, en nuestro trabajo solo explica la probabilidad de existencia de QTL por región analizada.

Chr.	pH45LD	pH45SM	pH24LD	pH24SM	CE45LD	CE45SM	CE24LD	CE24SM	LONG	Peso Canal	GFOM	G1	G2
1	LW(.07)*									LW(.07)*	LW (99)		LW(.26)*
2			LW(.11)** LW(.11)**	LW (100) LW(.09)*	P(.13)*			LW(.06)* LW(.09)*			LW (98) LW(.10)*	LW(98)	LW(.14)***
3	P(.05)*		LW (100)	LW (99)		P(.06)*			P(.06)*		LW (97)		LW (100)
4		P(.11)**	LW (100)	LW (99)						LW(.10)** P(.10)** LW(.08)*	LW (100)		LW (100) LW(.22)**
6	LW(.07)* LW(.13)* P(.30)**	LW(.11)** LW(.06)* P(.13)*			LW(.10)* LW(.12)*		LW(.11)** LW(.08)*		LW(.15)** LW(.06)*	LW(.09)*			LW(.05)*
7		P(.10)**	P (97)		P(.07)* LW(.07)* P(.06)*	LW(.07)* P(.09)**						LW(98)	
8				LW (96)					LW(.07)*				P(.10)*
9			LW(.14)*** LW(.11)**	LW (100) LW(.11)** LW(.06)*		LW(.10)*		LW(.08)* LW(.06)*					
10	LW(.18)*				P(.08)*					P(.07)*			
13	LW(.05)*			LW(.06)*									

V.4. Genes candidato.

Además de la búsqueda de QTLs en las regiones cromosómicas estudiadas en el presente trabajo se ha estudiado el efecto del gen receptor de rianodina (*RYR1*), y los genes candidatos *Heart Fatty Acid Binding Protein (HFABP)*, receptor de leptina (*LEPR*) y piruvato carboxilasa (*PC*).

V.4.1. Gen receptor de la rianodina (*RYR1*).

Los cerdos halotano positivos (nn) presentan mayor peso al sacrificio y sus canales son más cortas y magras que las de los cerdos con genotipo normal (NN). Las características relacionadas con el gen *RYR1*, han sido ampliamente estudiadas, tal como se indica en la Tabla 5.11. Los resultados de asociación detectados en el presente estudio confirman que los genotipos nn vs Nn en la población Pietrain y Nn vs NN en la población Large White afectan claramente a caracteres del desarrollo, deposición de grasa y de calidad de la carne en ambas poblaciones Pietrain y Large White (Tablas 5.12 y 5.13).

V.4.1.1. Caracteres del desarrollo influenciados por el gen *RYR1*.

Como puede observarse en los resultados obtenidos, el peso vivo y la longitud de la canal, fueron significativamente distintos entre el genotipo nn comparado con el Nn en la población Pietrain, mientras que en la población Large White el genotipo Nn comparado con el NN no presentó diferencias significativas para estas características. Aunque ambas poblaciones han sido seleccionadas para producción de magro, en general la raza Pietrain se ha caracterizado por ser más magra y de longitud de canal más corta que el Large White. En la población Pietrain predomina el genotipo nn, mientras que en la población Large White predomina el genotipo NN (Tabla 4.16 y 4.17). Los resultados obtenidos en la población Pietrain coinciden con los obtenidos por De Smet y col. (1996), confirmando que el alelo n está estrechamente relacionado con un mayor peso vivo, además el hecho de no encontrar una diferencia significativa entre el genotipo Nn vs NN en la población Large White coincide con los obtenidos por Leach y col. (1996), Pommier y col. (1992) y Monin y col. (1999).

En el presente estudio el peso de la canal no se valoró en conjunto. En cambio se pesaron los distintos cortes de tipo comercial para analizar la asociación de dicho

carácter con los genotipos nn y Nn (Tabla 4.12 y 4.13). Las piezas de la canal de ambas poblaciones se encuentran claramente afectadas por la presencia del alelo recesivo (n), presentando un mayor nivel de significación el genotipo nn vs Nn en la población Pietrain, que el genotipo Nn vs NN en la población Large White. En el presente estudio no fue posible confirmar los resultados obtenidos por Rempel y col. (1995) y De Smet y col. (1996), en relación con el mayor contenido de magro para los genotipos nn vs Nn y NN, ni los obtenidos por Leach y col. (1996) quien describe un mayor contenido de magro en el genotipo Nn vs NN, ello se debe a que las valoraciones efectuadas en dichos estudios estiman el porcentaje de magro de la canal a partir de las valoraciones de grasa dorsal y distintas medidas en el jamón, y en el presente estudio solo se valoró el peso de los distintos cortes comerciales. El presente estudio es el primero en describir la influencia del alelo n sobre un mayor peso del costillar y de la panceta.

V.4.1.2. Caracteres de deposición grasa influenciados por el gen *RYS1*.

Los resultados muestran una clara influencia del gen *RYS1* sobre el carácter graso, presentando un menor contenido graso, el genotipo nn que el genotipo Nn, así como el genotipo Nn con respecto al NN. Los resultados del presente estudio para la población Pietrain coinciden con los obtenidos por Stalder y col. (1998) quien describe que el genotipo nn posee una menor cantidad de grasa que el genotipo NN. Leach y col. (1996) describen una menor cantidad de grasa en el genotipo Nn que el genotipo NN. Similar resultado presentó la población Large White del presente estudio.

V.4.1.3. Caracteres de calidad de la carne influenciados por el gen *RYS1*.

El estudio de asociación con caracteres de calidad de la carne en las poblaciones Pietrain y Large White mostró una disminución del pH a los 45 minutos con una significación similar en ambas poblaciones, dichos resultados coinciden con los obtenidos por De Smet y col. (1996), Leach y col. (1996), Stalder y col. (1998), Hamilton y col. (2000) y Tor y col. (2001). Numerosos trabajos avalan la idea de que el genotipo nn presenta una rápida caída de pH entre 45 y 60 minutos postmortem, incrementando con ello la presencia de carnes PSE (De Smet y col. 1996, Leach y col. 1996, Stalder y col. 1998, Monin y col. 1999). Sin embargo, la presencia de carnes PSE, así como las asociaciones de los distintos genotipos vs la calidad de la carne varía de un

estudio a otro (p.e. Garcia-Macías y col. 1996, Leach y col. 1996, Stalder y col. 1998). No obstante, la diferencia en frecuencia de carnes PSE entre el genotipo nn vs NN de la misma población, puede estar estrechamente influenciada por el manejo, tiempo de ayuno antes del sacrificio y condiciones de transporte de la granja al matadero (De Smet y col. 1996). La disminución del pH a los 45 minutos postmortem en el músculo *semimembranoso* en la población Pietrain, presentó una asociación con el aumento de la conductividad eléctrica, la cual se presentó tanto a los 45 minutos como a las 24 horas postmortem. Sin embargo la disminución de pH a 45 minutos postmortem en el músculo *longissimus dorsi* no influyó sobre la conductividad eléctrica a los 45 minutos, no obstante la conductividad eléctrica a las 24 horas se vio incrementada. En la población Large White la disminución del pH en el músculo *longissimus dorsi* presentó una asociación con el aumento de la conductividad eléctrica a 45 minutos y 24 horas postmortem, sin embargo el músculo *semimembranoso* presentó una disminución de pH a los 45 minutos y la conductividad eléctrica no presentó significación, no obstante, a las 24 horas postmortem se vio incrementada. Normalmente esperamos encontrar una relación directa de la disminución de pH con un incremento de la conductividad eléctrica debido a que la capacidad de retención de agua se encuentra disminuida permitiendo una salida mayor de líquido. Por tanto la capacidad de retención de agua está en función del pH de la carne, sin embargo cada músculo tiene una capacidad distinta de retención de agua, por lo que el valor tanto de pH así como de conductividad eléctrica se consideran predictivos (Carballo y López de la Torre 1991).

En el presente estudio el genotipo nn comparado con el Nn en la población Pietrain, mostró significancia para un mayor peso vivo, mientras que en la población Large White el genotipo Nn comparado con el NN no mostró significación para este carácter. Los resultados de la población Large White coinciden con Leach y col. (1996) quien describe similares ganancias de peso descrito entre los genotipos Nn vs NN. La mayoría de los estudios describen mayores ganancias de peso de la canal en los portadores del genotipo Nn comparados con el NN (Pommier y col., 1992, Rempel y col., 1995, De Smet y col., 1996), no obstante Hamilton y col., 2000, describen similares rendimientos de canal entre ambos genotipos.

En el presente estudio se valoró el peso de cada pieza de tipo comercial. En el análisis comparativo de los genotipos nn vs Nn, los animales con genotipo nn mostraron un mayor peso del costillar y panceta derecha e izquierda, mientras que en el análisis Nn vs NN los animales con genotipo Nn presentaron un mayor peso del costillar derecho y

mayor peso de la panceta derecha e izquierda. No obstante, los resultados publicados con relación a peso de las piezas de la canal incluyen solamente los cortes de mayor valor como el jamón y el lomo. Pommier y col., 1992 y García-Macías y col., 1996, describen un mayor tamaño del lomo en los genotipos Nn > NN. Rempel y col., 1995 describe un mayor peso del jamón y lomo en los genotipos nn > NN. Sin embargo los pesos de los cortes del jamón y del lomo no fueron valorados en el presente estudio.

En el análisis comparativo para los caracteres grasos en nuestro trabajo, los animales con genotipo nn presentaron una menor profundidad de grasa subcutánea medida con Fat-O-Meater (GFOM), menor profundidad en mm de la grasa subcutánea al nivel de la primera vértebra dorsal (G1) y primera vértebra lumbar (G2) que los animales con genotipo Nn, mientras que el genotipo Nn presentó menor GFOM y menor G1 que el genotipo NN. Nuestros resultados coinciden con los descritos por Rempel y col., (1995), De Smet y col., (1996), García-Macías y col. (1996), Stalder y col., (1998), Hamilton y col. (2000), Tor y col., (2001).

Los resultados obtenidos confirman que los genotipos nn presentan una asociación con un menor pH a los 45 minutos postmortem que los genotipos Nn, y estos a su vez presentan un menor pH que los genotipos NN. Así mismo, los animales con genotipos nn presentan un menor contenido graso que los animales con genotipos Nn, los cuales a su vez presentan un menor contenido graso que los animales con genotipos NN. Sin embargo, en nuestro caso no fue valorado el contenido de magro de la canal.

Tabla 5.12 Estudios de asociación entre genotipos *RYR1* y los caracteres de desarrollo, calidad de la canal y de la carne en porcinos.

Publicación.	Resultados.
Pommier y col.(1992)	<p>El genotipo Nn > NN presenta mayor peso de la canal.</p> <p>El genotipo Nn > NN presenta mayor tamaño de lomo.</p> <p>La proporción de jamón es mayor en hembras que en machos, pero las hembras presentan menor espesor de grasa dorsal.</p>
Zhang y col. (1993)	<p>El genotipo nn < NN presenta menor infiltración grasa intramuscular, color y firmeza muscular.</p>
Rempel y col. (1995)	<p>El genotipo nn presenta un moderado efecto positivo en producción de magro y reducción de grasa, además reduce la calidad de carne.</p> <p>El genotipo nn > NN presenta mayor peso del lomo y jamón, mayor tamaño de chuleta y menor espesor de grasa dorsal en 10° costilla, menor color, firmeza y veteado graso de la carne.</p> <p>El genotipo Nn presenta un rango intermedio para todos los caracteres.</p>
De Smet y col. (1996)	<p>El genotipo nn presenta mayor peso de la canal vs Nn y NN.</p> <p>El genotipo nn presenta mayor contenido magro de la canal vs Nn y NN, mientras que Nn vs NN no presenta diferencia significativa para magro.</p> <p>El genotipo nn disminuye pH a 40 minutos en el lomo y jamón, además disminuye el color, e incrementa la reflectancia y la desnaturalización de proteínas sarcoplásmicas, e incrementa la pérdida de agua por goteo.</p> <p>El genotipo Nn > NN presenta pequeñas diferencias para pH a 40 minutos en lomo y jamón y pérdida de agua por goteo.</p>

Continuación Tabla 5.12 Estudios de asociación entre genotipos *RYR1* y los caracteres de desarrollo, calidad de la canal y de la carne en porcinos.

Publicación.	Resultados.
Garcia-Macías y col. (1996)	<p>El genotipo Nn > NN presenta mayor tamaño del lomo, pero presenta mayor cantidad de carnes PSE.</p> <p>El genotipo nn > Nn > NN presenta mayor contenido magro.</p> <p>En los genotipos nn Nn y NN se observa un incremento en la grasa de la canal de 9.6 g/kg de grasa y disminución de 6.1 g/kg de magro por cada 10 kg de incremento de peso vivo al sacrificio entre 85 y 112 kg.</p>
Leach y col. (1996)	<p>El genotipo Nn vs NN presenta similar ganancia de peso diario, no difieren en longitud de canal, espesor de grasa dorsal y tamaño de la chuleta.</p> <p>El genotipo Nn presenta mayor contenido magro y menor pH a 45 minutos vs NN.</p> <p>El genotipo Nn presentan mayor eficiencia alimenticia vs NN, pero tienen mayor incidencia de carnes PSE.</p>
Stalder y col. (1998)	<p>El genotipo nn < NN presenta menor cantidad de grasa a la 10° costilla y última vértebra lumbar y presenta mayor área muscular del <i>longissimus dorsi</i>. El genotipo Nn presenta valores intermedios entre nn y NN.</p> <p>El genotipo nn presenta menor pH a 45 min. y 24 h., menor color, firmeza y veteado de la carne y mayor pérdida de agua por goteo vs el genotipo NN.</p>

Continuación Tabla 5.12 Estudios de asociación entre genotipos *RYR1* y los caracteres de desarrollo, calidad de la canal y de la carne en porcinos.

Publicación.	Resultados.
Monin y col. (1999)	<p>El genotipo nn < Nn presenta menor pH a 45 minutos en <i>longissimus lumborum</i>, y el genotipo Nn presenta menor pH a 45 minutos vs NN.</p> <p>El genotipo nn < Nn presenta menor contenido de lípidos.</p> <p>El genotipo Nn > NN presenta mayor longitud del sarcómero.</p> <p>El genotipo nn causa un detrimento en caracteres de calidad de la carne (carne más cohesiva, dura, más fibrosa, menos granular, más elástica y menos fácil de deglutir), mientras el genotipo Nn se encuentra intermedio entre el nn y el Nn, estando más cercano al NN</p>
Puigvert y col. 1999	<p>Los genotipos Nn > NN mostraron mayor crecimiento y consumo acumulado de pienso en una población Large White, mientras que en la población Landrace no muestra significación.</p>
Hamilton y col. (2000).	<p>Los genotipos Nn vs NN presentan igual rendimiento en canal.</p> <p>El genotipo Nn presenta canales más cortas, menor pH, mayor reflectancia y mayor pérdida de agua por goteo que el NN.</p> <p>El genotipo Nn vs NN no difiere en espesor grasa dorsal y grasa intramuscular.</p> <p>Las hembras presentan menor grasa dorsal a la 10° costilla y menor veteado intramuscular que los machos.</p>
Tor y col. 2001	<p>El genotipo NN presenta valores más altos para grasa dorsal.</p> <p>El genotipo Nn > NN presenta mayor contenido magro y una alta proporción de jamón en la canal, pero muestra disminución de pH a los 45 min y 24 h postmortem.</p> <p>NN y Nn no presentaron significación para desarrollo, ingesta de alimento, eficiencia alimenticia, infiltración de grasa intramuscular, ni para el tipo de ácidos grasos en grasa intramuscular ni subcutánea.</p>

V.4.2. *Heart fatty acid binding protein (H-FABP)*.

Hasta el momento son pocos los estudios realizados para analizar las variantes genéticas del gen *H-FABP* localizado en el cromosoma 6 y su asociación con caracteres que afectan la calidad de la carne y de la canal. Estos estudios han descrito asociaciones para los polimorfismos *Msp* I y *Hae* III localizados en el intron 2 y para el polimorfismo *Hinf* I ubicado en la región 5'UTR del gen (Tabla 5.12). En el presente estudio se analizaron los polimorfismos *Hae* III y *Hinf* I en la población Pietrain, y solo el polimorfismo *Hae* III en la población Large White. El hecho de que no se analizaran las asociaciones de los polimorfismos *Msp* I en la población Pietrain y los polimorfismos *Msp* I y *Hinf* I en la población Large White, fue debido a la poca informatividad que presentaron los parentales de ambas poblaciones para dichos marcadores. Los análisis de asociación de los polimorfismos del gen *H-FABP* analizados en esta tesis muestran que los genotipos *Hae*III DD vs Dd, DD vs dd y Dd vs dd, muestran diferencias para caracteres del desarrollo, deposición de grasa dorsal y de calidad de la carne en ambas poblaciones Pietrain y Large White, mientras que los genotipos *Hinf* I HH vs Hh y Hh vs hh analizados en la población Pietrain muestran diferencia sobre el carácter de deposición de grasa dorsal (Tablas 4.12 y 4.13).

V.4.2.1. Caracteres de desarrollo influenciados por el gen *H-FABP*.

En el estudio de asociación el genotipo DD comparado con el Dd (*Hae* III) en la población Pietrain, presentó significación para una mayor longitud de canal, mayor peso de la paletilla izquierda y menor peso del costillar derecho. En la población Large White se detectó significación para mayor peso del chuletero izquierdo. Sin embargo Nechtelberger y col. (2001) describen una menor ganancia de peso diario en la raza Large White Austriaca para la comparación de estos genotipos. El hecho de que en nuestra población se encuentre una asociación con estos caracteres de desarrollo puede deberse a la intensidad de selección a que han sido sometidas ambas poblaciones, siendo más intensa la selección para magro en la población Pietrain que en la Large White, de forma que el genotipo DD ubicado en la región no codificante del intrón 2 muestra un desequilibrio de ligamiento con la mutación del gen o genes responsables del carácter de mayor desarrollo.

En el presente estudio, el genotipo DD al ser comparado con el dd en la población Pietrain presentó significación para mayor peso vivo, mayor longitud de canal y mayor peso de la paletilla izquierda. Confirmando que el genotipo DD presenta un desequilibrio de ligamiento con el gen o genes responsables de un mayor desarrollo. La población Large White no presentó significación para estos caracteres en este análisis. No obstante en los estudios realizados por Gerbens y col. (1999), el genotipo DD comparado con el dd fue asociado con un menor espesor de grasa dorsal, mientras que en los estudios realizados por Nechtelberger y col. (2001) fue asociado con un menor pH del lomo.

En la población Pietrain el genotipo Dd comparado con el dd presentó significación para mayor peso de la panceta derecha y menor peso de la panceta izquierda. En la población Large White no se detectó significación para este carácter. Gerbens y col. (2001) describe la asociación del genotipo Dd con grasa intramuscular de machos pero no de hembras, pero ese carácter no fue valorado en este caso. Sin embargo los estudios realizados por Gerbens y col. (1999, 2000 y 2001), Nechtelberger y col. (2001) y los realizados por Óvilo y col (2002), no describen asociación de caracteres productivos para esta comparación de genotipos. Las diferencias encontradas en estos estudios con relación al análisis comparativo de genotipos pueden ser debidas a un distinto desequilibrio de ligamiento del marcador con la mutación causal del gen o genes responsables de tales efectos, debido a las características fenotípicas diferentes entre razas o líneas utilizadas en los estudios. Gerbens y col. (1999) realizaron el estudio de asociación en una población Duroc. Gerbens y col. (2001) analizaron una población LW x LW / LD. Nechtelberger y col. (2001), analizaron poblaciones Austriacas Large White, Landrace y Pietrain y Óvilo y col. (2002) utilizaron una población Ibérico x Landrace.

V.4.2.2. Caracteres de deposición grasa influenciados por el gen *H-FABP*.

El estudio de asociación del genotipo DD < Dd > dd (*Hae III*) en la población Pietrain indica que el genotipo DD presenta una asociación con un menor espesor de grasa subcutánea al nivel de la primera vértebra dorsal (G1) que el genotipo Dd, pero este a su vez presenta un mayor espesor de grasa subcutánea que el genotipo dd. Sin embargo el análisis comparativo de los genotipos DD vs dd no presentó significación para este

carácter. Nuestros resultados difieren con los obtenidos por Gerbens y col. (1999), quienes describen una asociación del genotipo DD con un menor contenido de grasa subcutánea que el genotipo dd. Gerbens y col. (2001) describe asociación del genotipo DD con una mayor cantidad de infiltración de grasa intramuscular, pero este carácter no fue analizado en nuestro caso.

De forma análoga, los genotipos HH < Hh > hh del polimorfismo *Hinf*I (Intrón 2) en la población Pietrain indican que el genotipo HH presenta una asociación con un menor espesor de grasa dorsal en primera vértebra dorsal que el genotipo Hh, pero este a su vez presenta un mayor espesor de grasa dorsal que el genotipo hh. Sin embargo el análisis comparativo de los genotipos HH vs hh no mostraron significación para este carácter. Estos resultados difieren de los obtenidos por Gerbens y col. (1999), quienes describen una asociación del genotipo HH con un mayor contenido de grasa dorsal. Nechtelberger y col. (2001) asocian el genotipo HH con una mayor conversión alimenticia, sin embargo ese carácter no fue valorado en esta tesis. Además asocian el genotipo hh con una mayor pérdida de agua por goteo, no obstante en el presente estudio no se presentó dicha asociación.

V.4.2.3. Caracteres de calidad de la carne influenciados por el gen *H-FABP*.

En el estudio de asociación del genotipo DD vs Dd (*Hae* III) se observó significación en la población Pietrain del genotipo DD para menor pH a los 45 minutos postmortem en el músculo *longissimus dorsi*, sin embargo las comparaciones de los genotipos DD vs dd y Dd vs dd no mostraron significación. En la población Large White, los genotipos DD vs Dd y DD vs dd presentaron significación en el genotipo DD para un menor pH en el músculo *semimembranoso*. Resultados similares son descritos para la población Large White analizada por Nechteleberger y col. (2001). Por lo que se asume que el genotipo DD se encuentra en desequilibrio de ligamiento con el gen o genes responsables de la disminución del pH.

Óvilo y col. (2002) describen una asociación del genotipo DD (*Hae* III) con una mayor infiltración grasa intramuscular y área del músculo *longissimus dorsi*, no obstante ese carácter no fue valorado en la presente tesis.

Tabla 5.13 Estudios de asociación entre genotipos *H-FABP* y los caracteres de desarrollo, calidad de la canal y de la carne en porcino.

Autor	Raza	Caracteres influenciados.
Gerbens y col. (1999)	Duroc	<p>Los genotipos aa, dd, HH mostraron mayor contenido de grasa intramuscular y grasa dorsal, pero no mostraron dominancia.</p> <p>El genotipo DD tuvo 0,6 mm menos grasa dorsal a 110 kg. El genotipo dd presentó mayor ganancia de 2.3 kg de peso a los 180 días de edad, pero no mostró dominancia.</p>
Gerbens y col. (2000)	Meishan x LW o LD	<p>Mapea el gen <i>H-FABP</i> a 106 cM en SSC 6.</p> <p>Detecta QTL a 149 cM con influencia sobre infiltración grasa intramuscular.</p>
Gerbens y col. (2001)	LW x LW/LD	<p>Los genotipos DD, Dd y dd (<i>Hae</i> III) y los genotipos AA, Aa y aa (<i>Msp</i>I) presentaron significación para grasa intramuscular en machos pero no en hembras, donde los genotipos aa y dd presentaron los valores más altos. No se detectó asociación entre la cantidad de mRNA y la expresión proteica del gen <i>H-FABP</i> que explicara dicha asociación.</p>
Nechtelberger y col. (2001)	LW, LD, Pietrain	<p>En LW el genotipo DD presentó menor ganancia de peso diario que el genotipo Dd.</p> <p>En LW el genotipo Dd presentó mayor significación para un menor pH a 45 minutos en jamón que el DD.</p> <p>En Pietrain el genotipo DD presentó significación para menor pH a 45 minutos en <i>longissimus dorsi</i> que el dd.</p> <p>En LW el genotipo HH (<i>Hinf</i> I) presentó significación para ADG y color de la carne.</p> <p>En Pietrain el genotipo hh (<i>Hinf</i> I) presentó significación para pérdida de agua por goteo.</p> <p>Análisis combinado de los genotipos.</p> <p>dd/HH/Aa vs DD/Hh/AA mayor conversión alimenticia.</p> <p>DD/hh/AA vs dd/HH/AA mayor <i>Drip loss</i>.</p> <p>Dd/Hh/AA vs dd/HH/AA mayor conversión alimenticia.</p>

Continuación Tabla 5.13 Estudios de asociación entre genotipos *H-FABP* y los caracteres de desarrollo, calidad de la canal y de la carne en porcino.

Autor	Raza	Caracteres influenciados.
Óvilo y col. (2002)	Ibérico x LD	El polimorfismo DD <i>Hae</i> III presentó significación para un mayor contenido de grasa intramuscular y área muscular del <i>longissimus dorsi</i> que el genotipo dd, pero no para grasa dorsal.

V.4.3. Gen receptor de leptina.

Existen numerosos estudios sobre búsqueda de QTL en el cromosoma 6 que describen asociaciones con la deposición de grasa (Tabla 5.5) Dentro de esta región se localiza el gen del receptor de la leptina, cuyas variantes génicas han sido asociadas con fenotipos obesos de humanos y ratones. Hardge y col. (2000) mediante un cruce de *Berlin miniature pig* con Duroc demuestran la asociación de determinados polimorfismos del gen receptor de la leptina descritos por Stratil y col. (1998) con un incremento de grasa dorsal. Posteriormente Óvilo y col. (2002) realizan un estudio mediante microsatélites y polimorfismos del gen *LEPR* en un cruce de cerdos Ibéricos con Landrace, utilizando dos modelos para el análisis y detectando la presencia de un QTL que influye sobre la infiltración grasa intramuscular y la grasa dorsal. En dicho estudio el gen *LEPR* se mapeó en el cromosoma 6 (107 cM), sólo a 3 cM del QTL para infiltración grasa intramuscular y a 2 cM del QTL para grasa dorsal. Los resultados de asociación de los polimorfismos BB vs AB del gen *LEPR* muestran para uno de los modelos, una estrecha relación con grasa dorsal e infiltración grasa intramuscular. Sin embargo en la población Pietrain del presente estudio los polimorfismos del gen *LEPR* no mostraron efectos significativos para ningún carácter. En cambio, en la población Large White de nuestro trabajo, el genotipo AA muestran un menor pH a las 24 horas en el músculo *longissimus dorsi* comparado con el genotipo AB y BB, además el genotipo AA comparado con el BB muestra un menor pH a las 24 horas en el músculo *semimembranoso*. El hecho de que las asociaciones con los caracteres grasos descritos en por Hardge y col. (2000) y Óvilo y col (2002) no se presenten en las poblaciones del

presente estudio, puede ser causado al distinto desequilibrio de ligamiento de la mutación existente en el intron 4 con la mutación del gen o genes responsables para dichos caracteres en las distintas poblaciones. No obstante, el hecho de haber detectado una asociación de estos polimorfismos con una disminución del pH a las 24 h postmortem deberá ser confirmado en otras poblaciones, ya que este estudio es el primero en detectar dichas asociaciones.

V.4.4. Gen de la piruvato carboxilasa.

Según los resultados obtenidos mediante el panel de células somáticas híbridas irradiadas cerdo-hamster, el gen de la piruvato carboxilasa porcino mapea en el cromosoma 2 entre los microsatélites SW2623 (9.8 cM) y el SW256 (19.2 cM), confirmando la sintenia existente entre el cromosoma 11 humano y cromosoma 2 porcino (<http://www.toulouse.inra.fr/lgc/pig/compare/SSCHTML/SSC2S.HTM>). El gen mantiene una alta conservación nucleotídica entre diversas especies de mamíferos. La secuencia nucleotídica del cDNA porcino posee 3534 nucleótidos y tiene una similitud del 91 % con el humano, 87 % con la rata y 88 % con el ratón. La unidad de transcripción de la piruvato carboxilasa porcina posee 19 exones y tiene una similitud aminoacídica del 98 % con el humano.

En el presente estudio fue detectada una mutación silenciosa en el exón 6, la cual fue confirmada mediante la técnica *Primer extension analysis*, esta mutación tal vez pueda presentar asociación con alguna mutación causal que influya sobre el carácter graso en porcino. De ser así, podría utilizarse para introducirlo como un nuevo marcador en la selección asistida por marcadores en esta región del cromosoma 2. La mutación fue genotipada en la población parental de ambas poblaciones Pietrain y Large White, presentando un elevado polimorfismo (Tabla 4.15), motivo por el cual actualmente se encuentra en fase de desarrollo un estudio de asociación en ambas poblaciones.