



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

**DEPARTAMENTO DE ENSEÑANZA, INVESTIGACIÓN Y SERVICIO EN
ZOOTECNIA**

POSGRADO EN PRODUCCIÓN ANIMAL

**ANÁLISIS GENÉTICO Y GENÓMICO PARA CARACTERÍSTICAS
RELACIONADAS CON LA ADAPTACIÓN DE BOVINOS A
AMBIENTES TROPICALES**

TESIS

Que como requisito parcial
para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN INNOVACIÓN GANADERA

Presenta:

JOSÉ GILBERTO REYES BELLO

Bajo la supervisión de: **Ricardo Emmanuel Martínez Rocha, Dr.**



Chapingo, Estado de México, mayo de 2026

**ANÁLISIS GENÉTICO Y GENÓMICO PARA CARACTERÍSTICAS
RELACIONADAS CON LA ADAPTACIÓN DE BOVINOS A AMBIENTES
TROPICALES**

Tesis realizada por **JOSÉ GILBERTO REYES BELLO**, bajo la supervisión del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN INNOVACIÓN GANADERA

DIRECTOR:



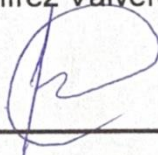
Dr. Ricardo Emmanuel Martínez Rocha

ASESOR:



Ph.D. Rodolfo Ramírez Valverde

ASESOR:



Ph.D. José Guadalupe García Muñiz

ASESOR:



Dr. Roberto González Garduño

ASESOR:



Dra. Rosa Isabel Higuera Piedrahita

CONTENIDO

Lista de cuadros.....	vi
Lista de figuras.....	vii
Lista de anexos.....	viii
Abreviaturas usadas	ix
Dedicatorias	x
Agradecimientos	xi
Datos biográficos	xiii
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
Literatura citada.....	3
2. REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
2.1 Ambientes tropicales y desafíos para la ganadería	4
2.1.1 Características climáticas	4
2.1.2 Efectos del clima en la fisiología y producción de los bovinos	6
2.1.3 Variabilidad y limitaciones nutricionales de los recursos forrajeros tropicales	7
2.1.4 Presión parasitaria.....	9
2.1.5 Estrés calórico	14
2.2 Adaptación de bovinos a ambientes tropicales.....	23
2.2.1 Bovinos criollos.....	25
2.2.2 Razas bovinas localmente adaptadas en México	26
2.3 Bases genómicas	29
2.3.1 Componentes del genoma	30

2.3.2	GWAS y polimorfismo genético	34
2.4	Estimaciones de parámetros genéticos	39
2.4.1	Fundamentos de la variación fenotípica	39
2.4.2	Limitaciones del pedigrí	42
2.4.3	Integración genómica mediante ssGBLUP	43
2.5	Literatura citada	44
3.	ANÁLISIS GENÉTICO Y GENÓMICO DE LA LONGITUD DE PELO DE BOVINOS EN AMBIENTES TROPICALES	59
3.1	Resumen	59
3.2	Abstract	60
3.3	Introducción	61
3.4	Materiales y métodos.....	63
3.4.1	Área de estudio y condiciones ambientales	63
3.4.2	Animales, muestreo y fenotipo	64
3.4.3	Genotipado y control de calidad	64
3.4.4	Estructura poblacional y componentes principales.....	65
3.4.5	Análisis estadístico	65
3.4.6	Identificación de genes y análisis funcionales	66
3.4.7	Análisis complementario en Charolais.....	67
3.5	Resultados.....	68
3.5.1	Fenotipo	68
3.5.2	Estratificación poblacional	69
3.5.3	Componentes de varianza y parámetros genéticos.....	70

3.5.4. Estudio de asociación del genoma completo de un solo paso (ssGWAS)	70
3.5.4 Consecuencias funcionales de las variantes (VEP)	71
3.5.5 Mapeo de QTL	71
3.5.6 Análisis funcional y red de interacciones genéticas	72
3.5.7 Análisis complementario: contraste con hato Charolais	73
3.6 Discusión	74
3.6.1 Fenotipo, estacionalidad y valor biológico de la característica	74
3.6.2 Componentes de varianza	75
3.6.3 Arquitectura genética de la característica	76
3.6.4 Regiones candidatas adicionales y convergencia con biología del tegumento	78
3.6.5 Inmunidad, señalización y estrés	79
3.6.6 Contraste complementario con la población Charolais	80
3.7 Conclusión	81
3.8 Limitaciones y consideraciones	81
3.9 Declaración ética	83
3.10 Literatura citada	83
3.11 Anexos	88

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Estadísticas descriptivas de la longitud de pelo (mm) en bovinos criollos Romosinuano y Criollo Lechero Tropical.	68
Cuadro 2. Estimaciones de varianzas, y parámetros genéticos y ambientales para longitud del pelo (mm) en Romosinuano y Criollo Lechero Tropical.	70
Cuadro 3. SNP con mayor significancia estadística en el ssGWAS para longitud del pelo de bovinos criollos.	72

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Dinámica estacional de la longitud del pelo en bovinos criollos. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$). 69
- Figura 2. Estructura poblacional y agrupamiento genético de los bovinos evaluados. Gráfico de dispersión del análisis de componentes principales (PCA) utilizado para corregir la estratificación racial en el modelo ssGBLUP. 69
- Figura 3. Gráfico de Manhattan del estudio de asociación del genoma completo de un solo paso para la longitud del pelo en bovinos criollos. La línea horizontal indica el umbral de significancia de Bonferroni ($-\log_{10}(P) > 6.92$). 71
- Figura 4. Contraste de la longitud del pelo entre los bovinos criollos, Criollo Lechero Tropical y Romosinuano, en comparación con bovinos Charolais en períodos comunes de muestreo. 74

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. SNP líderes obtenidos mediante <i>clumping</i> de las asociaciones significativas detectadas en el ssGWAS para longitud del pelo de bovinos criollos.....	88
Anexo 2. Distribución porcentual de las consecuencias funcionales predichas para los SNP líderes del ssGWAS mediante VEP.....	89
Anexo 3. Distribución por categorías, términos fenotípicos y enriquecimiento de QTL superpuestos a las regiones candidatas identificados mediante el paquete GALLO.....	89
Anexo 4. Red de interacción proteína–proteína y organización modular de los genes identificados en el estudio. Los colores representan clústeres de proteínas altamente interconectadas detectados mediante el algoritmo MCL.	89
Anexo 5. Estructura poblacional y agrupamiento genético de subgrupos criollos y Charolais. El gráfico de dispersión muestra la distribución de los individuos sobre los dos primeros componentes principales (PC1 y PC2), estimados a partir de información genómica, permitiendo visualizar la estructura poblacional y la diferenciación entre los subgrupos criollos (IM, ME, AT y AL) y la población Charolais (CH).	89

ABREVIATURAS USADAS

BTA: Autosoma de <i>Bos taurus</i>	LH: Hormona luteinizante
CLT: Criollo Lechero Tropical	LPS: Lipopolisacáridos
CMS: Consumo de materia seca	MAF: Frecuencia del alelo menor
eQTL: Loci de rasgos cuantitativos de expresión	NGI: Nematodos gastrointestinales
FDR: Tasa de falso descubrimiento	PCA: Análisis de componentes principales
GnRH: Hormona liberadora de gonadotropinas	QTL: Loci de rasgos cuantitativos
GWAS: Estudio de asociación de todo el genoma	ROS: Especies reactivas de oxígeno
HPA: Eje hipotálamo-hipófisis-adrenal	RPA: Proteína de replicación A
HSP: Proteínas de choque térmico	SNP: Polimorfismo de un solo nucleótido
HWE: Equilibrio de Hardy-Weinberg	ssGBLUP: Single-step genomic best linear unbiased prediction
IBD: Identidad por descendencia	ssGWAS: Single-step genome-wide association study
ITH: Índice de temperatura y humedad	STR: Repeticiones cortas en tándem
LD: Desequilibrio de ligamiento	TLR4: Receptor tipo Toll 4

DEDICATORIAS

A mi familia, el eco que me acompaña en la distancia y la promesa de un hogar que siempre aguarda.

A mi madre, el latido que sostiene el mío. La gravedad que mantiene la integridad de mi universo. Eres la luz que se filtra en el alma y el elemento vital que, aun en su naturaleza finita, desearía eterno. Gracias por ser esa fuerza silenciosa que me habita y me sostiene, incluso cuando mis ojos no alcanzan a agradecer su inmensidad.

AGRADECIMIENTOS

“Ninguna mano extendida puede devolverse, pues habita en un instante que ya no existe. No guardo deudas, sino el asombro de una trayectoria que, firme en su propósito, fue esculpida por voluntades ajenas”.

A la Universidad Autónoma Chapingo, por ser el escenario donde el tiempo se transformó en experiencia y las interacciones cotidianas en identidad.

Al Posgrado en Producción Animal, por convertirse en el entorno donde el estudio se compenetra con la convivencia. Al Departamento de Zootecnia y a la URUSSE, por los recursos y las facilidades que permitieron dar cauce a este proyecto de investigación.

A la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI), por el financiamiento que hizo posible el privilegio de la formación constante, por respaldar una etapa que trasciende lo académico.

Al Dr. Ricardo Emmanuel Martínez Rocha, por la confianza en este propósito y por la paciencia que permitió dar estructura a esta investigación. Mi gratitud por su seguimiento atento y por ser el respaldo necesario para que este proyecto llegara a término.

Al Dr. Rodolfo Ramírez Valverde, por el acompañamiento cercano en cada etapa y por esos consejos valiosos que aportaron claridad en los momentos de incertidumbre.

Al Dr. Roberto González Garduño, por una disposición que superó la labor docente. Mi gratitud por su apoyo logístico y personal durante los muestreos; por facilitar cada paso y estar presente incluso en medio de sus propias complejidades.

Al Dr. José Guadalupe García Muñiz, por tender los puentes necesarios con los productores y por sus valiosas observaciones que enriquecieron este trabajo.

A la Dra. Rosa Isabel Higuera Piedrahita, por su apoyo en la labor de campo y por la pertinencia de sus sugerencias.

Al Dr. Rafael Núñez Domínguez, por un seguimiento que superó cualquier formalidad. Gracias por su apoyo incondicional, comprensión y valía de sus palabras en momentos complejos.

A los propietarios de los ranchos: Ignacio Mercado, Antonio Tejeda, Arcadio León y Antonino Almazán. Mi gratitud por la confianza de permitirme trabajar con sus animales y por la apertura para compartirme su información y personal. Gracias por las atenciones y las facilidades brindadas, que permitieron que la labor de campo se desarrollara en un entorno de total colaboración.

A cada persona que sumó su voluntad en las jornadas de campo. Gracias por el apoyo en el manejo y por compartir el rigor del día a día; su ayuda fue el soporte que hizo posible la obtención de cada dato, recordándome que ningún avance en la investigación es un acto solitario.

A mis amigos y compañeros de camino, por ser la varianza positiva en los días de encierro y el alivio en los momentos de fatiga.

A mi familia, por el tiempo y la fe que han invertido en mí. Este logro es la suma de sus esfuerzos y de esa presencia constante que me permitió caminar con firmeza.

A Dios por el diseño de esta trayectoria y por permitirme que todos estos instantes, personas y lugares coincidieran en el tiempo exacto.

DATOS BIOGRÁFICOS



Datos personales

Nombre: José Gilberto Reyes Bello

Fecha de nacimiento: 31 de octubre de 1999

Lugar de nacimiento: Axoxuca, Tlapa de Comonfort, Guerrero

CURP: REBG991031HGRYLL00

Profesión: Ingeniero Agrónomo Especialista en Zootecnia

Cédula profesional: 13720183

Desarrollo académico

Preparatoria: Preparatoria Agrícola, Universidad Autónoma Chapingo

Licenciatura: Departamento de Zootecnia, Universidad Autónoma Chapingo

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Las regiones tropicales y subtropicales se caracterizan por presentar climas cálidos (húmedos, subhúmedos o secos), cuyas condiciones térmicas y de humedad generan estrés por calor que repercute negativamente en la fertilidad, la salud, el consumo voluntario y la producción de leche de bovinos (Habimana et al., 2023). De igual manera, estas regiones se caracterizan por favorecer la proliferación de parásitos y por contar con recursos forrajeros de baja calidad, lo que limita aún más el desarrollo y la producción de bovinos, así como la rentabilidad de las unidades de producción, particularmente si se utilizan bovinos *Bos taurus taurus* no adaptados (Núñez-Domínguez, Ramírez-Valverde, Saavedra-Jiménez, & García-Muñiz, 2016).

El incremento global de la temperatura ambiental ha intensificado los desafíos que enfrenta la ganadería en las regiones tropicales (Godde, Mason-D'Croz, Mayberry, Thornton, & Herrero, 2021; Nardone, Ronchi, Lacetera, Ranieri, & Bernabucci, 2010). Por lo tanto, la adaptación de los animales a las condiciones del trópico y al cambio climático es esencial para garantizar la seguridad alimentaria (Godde et al., 2021; Hoffmann, 2010).

En el trópico mexicano se emplean mayoritariamente razas cebuinas y criollas, por su capacidad para adaptarse a condiciones ambientales adversas. Sin embargo, el desempeño productivo de estas razas, en comparación con el de las taurinas de ambientes templados, suele ser inferior. Un recurso para aprovechar las cualidades de ambos grupos raciales en hatos comerciales es el cruce *Bos taurus indicus* × *Bos taurus taurus* (Cooke et al., 2020).

El desempeño productivo puede ser inversamente proporcional a la tolerancia al estrés por calor; el uso del índice de selección para varias características permite lograr un progreso genético equilibrado (Carabaño, Ramón, Menéndez-Buxadera, Molina, & Díaz, 2019). Ekine-Dzivenu et al. (2022) sugieren que incorporar criterios de selección para tolerancia térmica en los programas de

mejoramiento genético puede incrementar la producción de leche, incluso cuando existen correlaciones negativas entre ambas características.

A pesar de los avances en la investigación del componente genético de la adaptación, persiste el reto de identificar fenotipos que representen con precisión y a bajo costo la capacidad adaptativa de los animales. El desarrollo de sistemas pecuarios sostenibles requiere identificar animales adaptados a ciertas regiones agroecológicas y optimizar el uso de los recursos disponibles (Cooke et al., 2020). Lo anterior implica comprender los procesos fisiológicos de adaptación, conocer la diversidad genética e identificar genes relacionados con la tolerancia al calor y otras características adaptativas (Habimana et al., 2023). De acuerdo con Vieira, Louvandini, Barcellos, Martins y McManus (2022), es factible identificar y seleccionar genes asociados con la capacidad adaptativa de bovinos localmente adaptados. Por consiguiente, es importante establecer qué fenotipos son relevantes para el diseño de programas de mejoramiento genético, evaluar su variabilidad genética, así como identificar genes asociados a estos en las poblaciones, ya sea con el objetivo de su conservación o para su integración en sistemas de cruzamiento.

Por lo anterior, los objetivos en esta tesis fueron estimar componentes de varianza para características de adaptación de bovinos criollos en el trópico mexicano, e identificar asociaciones genómicas a partir del registro de fenotipos y la genotipificación con arreglos de media densidad de SNP, con el fin de establecer bases para la inclusión de estas características de adaptación en programas de mejoramiento genético.

La tesis se estructura en tres capítulos. El Capítulo 2 corresponde a la revisión de literatura, en la cual se abordan los fundamentos conceptuales y el estado actual del conocimiento relacionado con la adaptación de bovinos en ambientes tropicales, incluyendo los aspectos morfofisiológicos, endocrinos, inmunológicos y genómicos, así como la relevancia productiva y económica de estas características en sistemas ganaderos. El Capítulo 3 presenta el artículo científico derivado de la investigación realizada, en el que se describen los

materiales y métodos empleados, los análisis estadísticos y genómicos realizados, así como los principales resultados y aportaciones del estudio en torno a las características de adaptación evaluadas.

Literatura citada

- Cooke, R. F., Daigle, C. L., Moriel, P., Smith, S. B., Tedeschi, L. O., & Vendramini, J. M. B. (2020). Cattle adapted to tropical and subtropical environments: Social, nutritional, and carcass quality considerations. *Journal of Animal Science*, 98(2), 1–20. <https://doi.org/10.1093/jas/skaa014>
- Carabaño, M. J., Ramón, M., Menéndez-Buxadera, A., Molina, A., & Díaz, C. (2019). Selecting for heat tolerance. *Animal Frontiers*, 9(1), 62–68. <https://doi.org/10.1093/af/vfy033>
- Ekine-Dzivenu, C. C., Mrode, R., Oloo, R. D., Komwihangilo, D., Lyatuu, E., Msuta, G., Ojango, J. M., & Okeyo, A. M. (2022). Genomic analysis of milk yield and heat tolerance in small holder dairy system of sub-Saharan Africa. *Proceedings of 12th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, 1709–1712. https://doi.org/10.3920/978-90-8686-940-4_410
- Godde, C. M., Mason-D'Croz, D., Mayberry, D. E., Thornton, P. K., & Herrero, M. (2021). Impacts of climate change on the livestock food supply chain: A review of the evidence. *Global Food Security*, 28, 100488. <https://doi.org/10.1016/j.gfs.2020.100488>
- Habimana, V., Nguluma, A. S., Nziku, Z. C., Ekine-Dzivenu, C., Morota, G., Mrode, R., & Chenyambuga, S. W. (2023). Heat stress effects on milk yield traits and metabolites and mitigation strategies for dairy cattle breeds reared in tropical and sub-tropical countries. *Frontiers in Veterinary Science*, 10, 1121499. <https://doi.org/10.3389/fvets.2023.1121499>
- Hoffmann, I. (2010). Climate change and the characterization, breeding and conservation of animal genetic resources. *Animal Genetics*, 41, 32–46. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2010.02043.x>
- Nardone, A., Ronchi, B., Lacetera, N., Ranieri, M. S., & Bernabucci, U. (2010). Effects of climate changes on animal production and sustainability of livestock systems. *Livestock Science*, 130, 57–69. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2010.02.011>
- Núñez-Domínguez, R., Ramírez-Valverde, R., Saavedra-Jiménez, L. A., & García-Muñiz, J. G. (2016). Adaptability of criollo's genetic resources, as a base to meet animal production challenges. *Archivos de Zootecnia*, 65 (251): 461–468.
- Vieira, R., Louvandini, H., Barcellos, J., Martins, C. F., & McManus, C. (2022). Path and logistic analysis for heat tolerance in adapted breeds of cattle in Brazil. *Livestock Science*, 258, 104888. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2022.104888>

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Ambientes tropicales y desafíos para la ganadería

La ganadería tropical enfrenta una complejidad intrínseca derivada de un entorno ambiental adverso. Este entorno genera diversos desafíos, como el parasitismo, baja eficiencia energética de los animales y limitada gestión de recursos forrajeros (Cooke et al., 2020; Núñez-Domínguez et al., 2016). Estos problemas no solo se intensifican debido al cambio climático, sino que también convergen con nuevos desafíos derivados de factores ecológicos, geopolíticos y socioeconómicos.

En décadas recientes, la frecuencia e intensidad de eventos climáticos adversos han aumentado, generando pérdidas sustanciales en la producción ganadera, principalmente en las industrias avícola, cárnica y láctea (Bilotto et al., 2024). La FAO (2024) estimó pérdidas económicas globales de 3.8 billones de dólares en la agricultura y la ganadería debido a eventos climáticos extremos; específicamente, en la producción pecuaria se registró una pérdida promedio de 16 millones de toneladas anuales de carne, lácteos y huevo, causada principalmente por sequías, ciclones e inundaciones. Adicionalmente, un análisis global reveló que aproximadamente 23 % de las afectaciones en el sector pecuario se relacionan con condiciones climáticas adversas que reducen la disponibilidad de alimento (Cottrell et al., 2019). Se prevé que en los próximos años el cambio climático incrementará la frecuencia e intensidad de estos fenómenos, lo que comprometerá aún más la estabilidad de la producción ganadera y la seguridad alimentaria.

2.1.1 Características climáticas

Las regiones tropicales presentan una notable heterogeneidad agroecológica, determinada por la interacción entre la temperatura, la humedad relativa, la precipitación, la radiación solar y la variabilidad estacional. En términos generales, los climas tropicales presentan temperaturas medias diarias que oscilan entre 26 y 34 °C, con valores extremos que pueden superar los 38 °C

durante olas de calor (Hernández, Ordoñez, & Giménez, 2018; Oke et al., 2021). La humedad relativa, que fluctúa entre 65 y 90 %, es crítica para los bovinos, ya que limita su capacidad termorreguladora al reducir la eficacia de los mecanismos evaporativos. Asimismo, la radiación solar en estas regiones es un factor significativo que incrementa la carga térmica ambiental (FAO, 2021; Renaudeau et al., 2012).

De acuerdo con el sistema de clasificación bioclimática global propuesto por Rivas-Martínez, Rivas y Penas (2011), el macroclima tropical se distribuye entre 0° y 23° en ambos hemisferios y se presenta en todas las altitudes y grados de continentalidad. Estos autores caracterizan este macroclima por tres parámetros térmicos fundamentales: 1) temperatura media anual superior a 21 °C; 2) promedio de temperatura máxima del mes más frío superior a 18 °C; y 3) índice de termicidad superior a 470 unidades. La interacción entre estos umbrales térmicos y los distintos regímenes de precipitación permite identificar cuatro bioclimas tropicales: pluviales, pluviestacionales, xerófilos y desérticos.

En México, predomina el uso del sistema de clasificación de Köppen, modificado por García (1988), el cual se adapta con mayor precisión a las particularidades climáticas del país. Según esta clasificación, las regiones tropicales se ubican en el grupo climático A, caracterizado por temperaturas medias anuales superiores a 18 °C. Esta autora introdujo precisiones fundamentales al establecer subtipos climáticos basados en tres variables determinantes: el régimen de humedad, la estacionalidad pluviométrica, y el volumen total de las precipitaciones.

El clima tropical lluvioso (Af) se distingue por la ausencia de una estación seca definida, con precipitaciones superiores a 60 mm en todos los meses, lo que garantiza una disponibilidad hídrica constante. En contraste, el clima tropical monzónico (Am) presenta marcada estacionalidad, alternando periodos de lluvias intensas (200-300 mm mes⁻¹) con breves pero críticas etapas secas (García, 2004).

El clima tropical con lluvias en verano (Aw) concentra más de 90 % de sus precipitaciones anuales en verano, y se subdivide en Aw₀, Aw₁ y Aw₂, según la intensidad de la sequía (García, 2004). Este tipo de clima predomina en las zonas de mayor actividad agropecuaria del trópico mexicano. Dichas áreas se caracterizan por temperaturas medias anuales superiores a 22 °C, con oscilaciones térmicas inferiores a 7 °C en latitudes tropicales; la humedad relativa alcanza valores máximos en áreas costeras y en vertientes expuestas a vientos húmedos, como las del Golfo de México.

Hernández et al. (2018) realizaron un análisis comparativo entre los sistemas de clasificación climática de Rivas-Martínez et al. (2011) y de García (2004), utilizando información de 1,303 estaciones meteorológicas en México. Los resultados mostraron que, de acuerdo con el sistema de Rivas-Martínez et al. (2011), aproximadamente 97 % de las estaciones correspondió al macrobioclima tropical; dentro de este, 53 % correspondió al bioclima xérico y el 35 % al bioclima pluviestacional. En cuanto a los termotipos, los más predominantes fueron el termotropical (44.4 %) y el mesotropical (36.8 %). En los ombrotipos, los más frecuentes fueron el seco (40.3 %), el subhúmedo (26.9 %), el semiárido (14.0 %) y el húmedo (9.4 %). Por otro lado, con el sistema de García, 40 % de las estaciones se clasificaron como climas cálidos y 28 % como semicálidos.

2.1.2 Efectos del clima en la fisiología y producción de los bovinos

Las condiciones térmicas y de humedad en las regiones tropicales tienen efectos fisiológicos directos sobre el ganado. El estrés por calor altera la termorregulación y puede provocar desequilibrios metabólicos, inmunológicos y hormonales, que comprometen el desempeño productivo y reproductivo de los animales (Godde et al., 2021; Renaudeau et al., 2012). Además, la combinación de altas temperaturas y elevada humedad relativa limita la disipación del calor corporal, lo que exacerba los efectos del estrés térmico, especialmente en sistemas sin sombra o con manejo en pastoreo (Oke et al., 2021).

En estado de estrés térmico, los animales redirigen los recursos nutricionales destinados a la producción hacia mecanismos de supervivencia, lo que ocasiona reducción en el consumo de alimento, pérdida de peso y baja fertilidad (Oke et al., 2021). Estos efectos se agravan durante eventos extremos, como olas de calor y presencia de canículas y sequías prolongadas, cuya frecuencia está en aumento según los escenarios climáticos actuales (Bilotto et al., 2024; Cottrell et al., 2019).

En regiones tropicales, los bovinos enfrentan desafíos particulares para cubrir sus requerimientos nutricionales, debido a la variabilidad estacional de la oferta forrajera y de las condiciones ambientales. Lo anterior tiene mayor relevancia porque en estrés térmico la ingesta de materia seca disminuye; por tanto, es posible que no se cubran los requerimientos de producción, lo que obliga a implementar estrategias de suplementación o a mejorar el aprovechamiento de forrajes tropicales para mantener tasas adecuadas de crecimiento y producción (Boval, Edouard, & Sauvant, 2015).

En sistemas de pastoreo en zonas tropicales, el ganado bovino tiene un consumo de materia seca entre 2.0 y 2.5 % de su peso vivo; la digestibilidad promedio de la dieta se encuentra entre 50.0 y 60.0 %; sin embargo, en estas condiciones y con un manejo adecuado, los bovinos tienen ganancias diarias entre 0.5 y 1.2 kg día⁻¹ (Boval et al., 2015).

2.1.3 Variabilidad y limitaciones nutricionales de los recursos forrajeros tropicales

Los forrajes tropicales presentan variabilidad en su composición nutricional, en particular en proteína, fibra y contenido energético. Los pastos tropicales son principalmente *C₄*, adaptados a condiciones de altas temperaturas y elevada radiación solar. Entre las especies más utilizadas se encuentran *Brachiaria brizantha*, *Panicum maximum*, *Cynodon nlemfuensis* y *Andropogon gayanus* (Jayasinghe, Ramilan, Donaghy, Pembleton, & Barber., 2022). Su establecimiento se realiza por semilla o por material vegetativo, y aunque

presentan buena persistencia, pueden afectarse por suelos ácidos o con drenaje deficiente (Boval et al., 2015).

Estos pastos pueden generar entre 10 y 20 t MS ha⁻¹ año⁻¹; el contenido nutricional disminuye con la madurez, presentando bajos niveles de proteína cruda (6 – 12 %), elevados contenidos de fibra detergente neutro (60 – 76 %) y moderada digestibilidad (30 – 60 %) (Godde et al., 2021; Jayasinghe et al., 2022; Mlay et al., 2006; Muñoz-González, Huerta-Bravo, Lara, Rangel, & de la Rosa, 2016). Estos recursos forrajeros contienen una porción considerable de fracciones proteicas de lenta degradación ruminal, lo que puede comprometer la eficiencia de la síntesis microbiana en el rumen y, consecuentemente, limitar la disponibilidad de nutrientes para el animal (Archimède, Bastianelli, Boval, Tran, & Sauvant, 2011).

Las leguminosas tropicales como *Arachis pinto*, *Leucaena leucocephala* y *Gliricidia sepium* son plantas C₃ capaces de fijar nitrógeno atmosférico, lo que mejora su perfil nutricional y contribuye al enriquecimiento de los suelos (Sosa-Montes et al., 2020). Estas especies suelen presentar hojas compuestas, sistemas radicales profundos y tolerancia a condiciones de baja fertilidad del suelo. No obstante, su establecimiento requiere mayor atención, ya que son menos competitivas frente a los pastos y más sensibles a los encharcamientos o a la acidez extrema (Cooke et al., 2020). La producción de biomasa es moderada (2 a 8 t MS ha⁻¹ año⁻¹), pero con ventajas significativas en calidad; contiene altos porcentajes de proteína cruda (15 – 25 %), menor contenido de FDN (30 – 45 %), y mayor digestibilidad, superior al 60 % (Castrejón et al., 2021; Sosa-Montes et al., 2020). Su principal limitación radica en la presencia de metabolitos secundarios, como la mimosina, por lo que requiere un manejo adecuado (Archimède et al., 2011).

Además de los pastos y las leguminosas, hay otras especies forrajeras de interés creciente, como *Tithonia diversifolia*, *Cratylia argentea* y *Guazuma ulmifolia*, e incluso herbáceas como *Indigofera tinctoria*. Estas plantas se destacan por su rápido crecimiento, alto contenido proteico y adaptabilidad a sequías o suelos

marginales (Hidosa & Guyo, 2017; Muñoz-González et al., 2016). La disponibilidad de estos recursos forrajeros está influenciada por la estacionalidad, condicionada por los patrones climáticos propios de estas zonas. Durante la época de lluvias, la producción de biomasa es elevada, aunque con un valor nutricional limitado, debido al rápido crecimiento vegetal y al incremento del contenido de fibra (Jayasinghe et al., 2022; Muñoz-González et al., 2016). En contraste, durante los períodos secos, la escasez de precipitaciones conduce a una drástica reducción, tanto de la cantidad de biomasa disponible como de su calidad nutricional, lo que genera déficit alimentario crítico para el ganado.

La variabilidad climática durante el año podría incrementarse en el futuro debido a los efectos del cambio climático, lo que alteraría los ciclos de crecimiento de las especies forrajeras y comprometería aún más su disponibilidad y composición nutricional (Godde et al., 2021). Estos autores señalan que el aumento de las temperaturas y la concentración de CO₂ atmosférico podría aumentar la biomasa forrajera, pero reducir su calidad nutricional al disminuir el contenido de proteína cruda, y aumentar la fibra y los compuestos tóxicos. Además, la producción forrajera será menos predecible interanualmente, dificultando la planificación alimenticia en los sistemas ganaderos tropicales.

2.1.4 Presión parasitaria

Prevalencia y ciclo de vida

En regiones tropicales con climas cálidos, las condiciones ambientales son óptimas para la proliferación de parásitos que afectan la salud y la productividad del ganado; las parasitosis y patologías causadas por ellos generalmente no se asocian con alta mortalidad ni con manifestaciones clínicas agudas, sino con cuadros subclínicos que afectan la productividad (FAO, 2004). Diversos estudios han documentado alta prevalencia de nematodos gastrointestinales (NGI) en bovinos en regiones tropicales; en México, se ha reportado una prevalencia general de 67.2 % de NGI, con mayor incidencia en zonas de clima cálido húmedo como Veracruz y Campeche (Villa-Mancera & Reynoso-Palomar, 2019).

Entre los principales géneros de helmintos están *Haemonchus*, *Ostertagia*, *Trichostrongylus*, *Cooperia* y *Oesophagostomum*, los cuales afectan el abomaso e intestino delgado de rumiantes (Fernández-Figueroa et al., 2015).

Los nematodos adultos residen en el tracto gastrointestinal de los rumiantes y liberan huevos que son excretados con las heces (Hansen & Perry, 1994). Estos autores indican que en condiciones ambientales favorables (temperatura cálida y alta humedad), los huevos se desarrollan entre 7 a 10 días, hasta alcanzar el estadio de larva infectiva (L₃), que se caracteriza por poseer una doble cutícula protectora; estas larvas penetran la mucosa intestinal o las glándulas gástricas, donde permanecen de 10 a 14 días, durante este periodo mudan al cuarto estadio (L₄), completan su desarrollo e inician la producción de huevos.

Los trematodos también causan pérdidas económicas en la ganadería tropical y las especies con mayor prevalencia en bovinos son *Fasciola hepatica*, *Fasciola gigantica* y *Paramphistomatidae spp* (Strydom, Lavan, Torres, & Heaney, 2023). El ciclo biológico de estas especies requiere caracoles del género *Lymnaea* como hospederos intermediarios, por lo que su distribución geográfica está vinculada a la de estos moluscos; estudios globales reportaron su presencia en más de setenta países con prevalencias variables: 1.2 a 91.0 % en África, 3.0 a 67.0 % en América, 1.0 a 69.0 % en Asia, 26.0 a 81.0 % en Oceanía, y 0.12 a 86.0 % en Europa (Mehmood et al., 2017; Strydom et al., 2023). En regiones de México con clima cálido húmedo se han registrado prevalencias de trematodos de 0.0 a 61.0 % (González-Garduño, Hernández-Hernández, Torres-Hernández, & Ortiz-Pérez, 2019) y específicamente de *Paramphistomum cervi* de 3.3 a 96.7 % (Rangel-Ruiz, Márquez-Izquierdo, & Bravo-Nogueira, 1999).

Las garrapatas son los ectoparásitos de mayor impacto económico, afectan aproximadamente 80 % del ganado en el mundo (Strydom et al., 2023). Los mismos autores indican que la distribución de garrapatas abarca principalmente regiones tropicales y subtropicales, con especies como *Rhipicephalus microplus*, *Amblyomma hebraeum* y *Rhipicephalus appendiculatus*. Las garrapatas actúan como vectores de un amplio espectro de agentes patógenos que transmiten

enfermedades como babesiosis bovina, anaplasmosis, theileriosis e hidropericarditis (Strydom et al., 2023; Pérez, Mitchell, & Watson, 2020).

La babesiosis es una hemoparasitosis caracterizada por causar alta morbilidad y mortalidad en el ganado (Strydom et al., 2023). Un metaanálisis de más de 81,000 muestras de 62 países reveló una prevalencia global de esta enfermedad del 29 %, con cifras regionales de 52 % en América del Norte, 64 % en América del Sur, 61 % en Australia, 22 % en Europa, 27 % en África, y 19 % en Asia (Jacob et al., 2020). La anaplasmosis es una enfermedad de relevancia sanitaria y económica que ocasiona abortos, pérdida de peso, reducción en la producción y mortalidad de bovinos adultos (Kivaria, 2006). Aunque se han identificado más de 20 vectores, su transmisión ocurre principalmente a través de garrapatas de los géneros *Rhipicephalus* y *Dermacentor* (Kocan et al., 2010).

Dinámica parasitaria

Estudios sobre parasitosis gastrointestinales en bovinos reportan variaciones estacionales y por edad en la prevalencia e intensidad de la infección. La edad es un factor determinante en la carga parasitaria, observando los niveles más altos entre los seis y nueve meses (Domínguez, Rodríguez, & Honhold, 1993). En México, se reportó una prevalencia significativamente mayor en terneros de cuatro a siete meses que en grupos de menor edad y en adultos (Encalada-Mena et al., 2009). Pinilla et al. (2018) reportaron diferencias significativas en la prevalencia según la edad en determinados parásitos.

Respecto a la estacionalidad, Encalada-Mena et al. (2009) observaron mayores concentraciones larvarias en pastizales durante la época de lluvias y “nortes” que en la seca; sin embargo, no se observaron variaciones estacionales en la prevalencia de nematodiasis.

La dinámica poblacional de las garrapatas está influida por las condiciones ambientales. Zapata et al. (2024) registraron mayor prevalencia en periodos de baja precipitación y altas temperaturas; mientras que las condiciones de alta humedad en época de alta pluviosidad son menos favorables para su

proliferación. Estos autores también identificaron un efecto racial: los bovinos *Bos taurus taurus* presentaron un aumento significativo en la infestación de garrapatas a partir de septiembre, con cargas máximas en enero. En contraste, los *Bos taurus indicus* tuvieron un aumento menos pronunciado durante el mismo período, lo que sugiere una mayor susceptibilidad a la infestación en las razas *Bos taurus taurus*.

Control parasitario

El control efectivo de NGI y garrapatas en sistemas ganaderos tropicales constituye un desafío crítico para la sostenibilidad productiva y económica. Las estrategias más empleadas se centran en el uso de antihelmínticos, en prácticas de manejo integrado y, en menor medida, en la implementación de sistemas agroecológicos, como los arreglos silvopastoriles (Sands, Giroux, Bruce, & Darby, 2024).

El uso de antihelmínticos es la herramienta más común y accesible para el control de NGI. Sin embargo, la resistencia de los NGI a los benzimidazoles, a las lactonas macrocíclicas y a otros compuestos se ha documentado ampliamente (Knox et al., 2012). Estudios en México reportan que, pese al bajo costo relativo de los antihelmínticos (entre 46 y 193 USD anuales por unidad productiva), la resistencia de los NGI limita la eficacia e incrementa los costos del tratamiento (Villa-Mancera & Reynoso-Palomar, 2019). De manera similar en Brasil, el uso sin criterios técnicos favoreció la resistencia de NGI, lo que provocó fallas terapéuticas y persistencia de la carga parasitaria (Lopes et al., 2022).

Debido a la resistencia a los antihelmínticos, se han promovido estrategias alternativas, como la desparasitación dirigida o selectiva, que reducen su uso sin afectar la salud del hato (Charlier, Williams, Ravinet, & Claerebout, 2023). Asimismo, la aplicación de esquemas combinados (benzimidazoles con lactonas macrocíclicas o levamisol con monepantel) ha mostrado mejorar la eficacia frente a cepas resistentes de NGI, además de ralentizar la generación de resistencia (Knox et al., 2012). Esta estrategia reduce la carga parasitaria y prolonga la

eficacia de los principios activos, ya que los parásitos deben adquirir simultáneamente múltiples mecanismos de defensa.

Ico-Gómez et al. (2021) evaluaron la eficacia de diferentes tratamientos (triclabendazol, ivermectina, closantel y nitroxynil) frente a *Fasciola hepatica* y encontraron que el más eficaz fue el nitroxynil; sin embargo, debe integrarse con medidas preventivas como la reducción de la carga animal, la gestión adecuada del agua y el drenaje de potreros para minimizar la exposición a hospederos intermediarios.

Control fitoterapéutico

También se han evaluado extractos vegetales como método de control parasitario. Saha y Lachance (2020) reportaron que aceites esenciales de *Cymbopogon citratus* y *Cymbopogon martinii* provocan reducción de la eclosión de huevos (<19 %), y de la mortalidad de larvas (56 a 63 %) en pruebas *in vitro*, lo que sugiere que estos aceites pueden ser opciones viables para tratamientos complementarios en bovinos, aunque su aplicación en campo aún debe evaluarse.

En estudios realizados tanto *in vitro* como *in vivo* en pequeños rumiantes, el uso de aceites de *Mentha x piperita* L. y *Satureja montana* L. redujo la eclosión de huevos de nematodos en 90 y 83 %, respectivamente, y disminuyeron los conteos fecales en 46 y 33 %, sin toxicidad aparente (Štrbac et al., 2023; Štrbac et al., 2025). Asimismo, se evaluó el potencial de componentes de aceites esenciales de plantas como Canela (*Cinnamomum verum*), Anís (*Tagetes filifolia* Lag.) y Ruda (*Ruta chalepensis*), y se observó que algunos compuestos de dichos aceites esenciales presentan propiedades antihelmínticas que pueden integrarse a los tratamientos de la parasitosis en rumiantes (Hernando, Turani, Rodríguez, Pulido, & Bouzat, 2025; Jasso-Díaz et al., 2017).

Selección genética

El avance en la selección genética de bovinos con mayor resistencia a parásitos abre una alternativa prometedora para reducir la dependencia de biocidas

químicos. En este contexto, se han identificado genotipos resistentes y resilientes frente a nematodos y garrapatas. Para el número de garrapatas, se han reportado heredabilidades desde 0.0 hasta más de 0.50 en distintas cruzas y razas puras, tanto cárnicas como lecheras; la variabilidad en las estimaciones puede deberse a diferencias en el tipo de infestación, los grupos raciales, los ambientes o los métodos estadísticos utilizados (Alencar, Fraga, & da Silva, 2005; Ortega, 2021).

La estimación de heredabilidad alta sugiere que el conteo de garrapatas presenta un componente genético importante que puede responder favorablemente a la selección. En un estudio comparativo realizado en Australia, Frisch y O'Neill (2010) evaluaron la resistencia a *Rhipicephalus microplus* y a nematodos gastrointestinales en bovinos de origen africano, europeo, indio y sus cruzas, y observaron un efecto de heterosis en la resistencia a las garrapatas, con una disminución sustancial del número de garrapatas en animales cruzados en comparación con sus razas puras, excepto en Brahman.

2.1.5 Estrés calórico

Los bovinos son animales homeotermos; disponen de mecanismos fisiológicos que les permiten regular la carga térmica corporal y mantener estable su temperatura interna, a pesar de las variaciones térmicas del entorno hasta cierto grado; sin embargo, esta capacidad puede verse limitada ante condiciones térmicas extremas (Khan et al., 2021).

El estrés calórico es una condición fisiológica inducida cuando el calor absorbido del ambiente, sumado al generado por el metabolismo, excede la capacidad del animal para disiparlo eficientemente, lo que compromete su homeostasis; esta condición es particularmente relevante en zonas cálidas, donde las elevadas temperaturas y la alta humedad relativa reducen la eficacia de los mecanismos de pérdida de calor (Ganaie et al., 2013).

La exposición sostenida a condiciones térmicas extremas afecta negativamente múltiples funciones biológicas, entre ellas la ingesta de alimento, la eficiencia reproductiva, la actividad inmunológica y la producción (Khan et al., 2021; West,

2003). Esta respuesta fisiológica es multifactorial e involucra procesos conductuales, neuroendocrinos, circulatorios y celulares que se activan en cascada para restaurar el equilibrio térmico, aunque conlleva consecuencias adversas para la productividad y la salud del animal (Lemal, May, König, Schroyen, & Gengler, 2023; Mishra, 2021).

Para evaluar el grado de estrés calórico en el ganado, se han desarrollado índices que varían según la raza, los métodos empleados, el tipo de clima y otros factores inherentes a cada índice. Por ello, aplicar un índice calórico sin considerar sus supuestos específicos puede conducir a imprecisiones notables; por lo tanto, una comprensión exhaustiva de cada uno de ellos es fundamental para evitar aplicaciones incorrectas (Wang, Bjerg, Choi, Zong, & Zhang, 2018).

Pese a las diferencias en los umbrales termoneutrales entre razas e incluso entre animales, el Índice de Temperatura y Humedad (ITH) continúa siendo una herramienta ampliamente utilizada para evaluar el estrés calórico en bovinos. En general, diversos estudios reportan que, para ciertos grupos raciales, valores de ITH superiores a 68 pueden provocar estrés leve; mientras que valores mayores que 72 indican estrés moderado a severo (Collier, Laun, Rungruang, & Zimbleman, 2012; Mishra, 2021; Rejeb, Sadraoui, Najar, & M'rad, 2016).

Los avances recientes en técnicas de aprendizaje automático tienen potencial para mejorar la identificación del estrés por calor en bovinos. Estos enfoques correlacionan variables ambientales y fisiológicas para predecir el estado de estrés, superando en precisión a los índices clásicos como el ITH y el índice de temperatura-humedad de globo negro (BGHI). Por ejemplo, modelos de redes neuronales alcanzan una precisión de 83 % para la frecuencia respiratoria y de 84 % para la temperatura rectal, en comparación con 68 y 55 % de los índices clásicos, respectivamente (Oliveira et al., 2025). La implementación de sistemas de generación de datos en tiempo real, así como el análisis de imágenes térmicas y de comportamiento, facilitan la recopilación de los grandes volúmenes de datos necesarios para entrenar estos modelos, lo que permite intervenciones tempranas que promueven el bienestar animal y optimizan la producción. La

combinación de métodos tradicionales con estos nuevos enfoques fortalece la identificación de la respuesta al estrés calórico (Oliveira et al., 2025).

Detección y activación neuroendocrina

La exposición a condiciones ambientales con ITH elevado activa los termorreceptores periféricos cutáneos, en los que los canales iónicos de la familia de receptores potenciales transitorios (TRP, por sus siglas en inglés) actúan como transductores moleculares de temperatura (Tansey & Johnson, 2015). Estas señales térmicas se transmiten a través de fibras aferentes hacia termorreceptores de regiones centrales, los cuales establecen sinapsis con las neuronas de la asta dorsal de la médula espinal, donde neuronas especializadas del núcleo parabraquial lateral responden al estímulo y se proyectan hacia el área preóptica del hipotálamo, identificada como el principal centro termorregulador (Morrison & Nakamura, 2019; Sarubbi et al., 2024).

Esta señalización hipotalámica desencadena una compleja respuesta neuroendocrina que implica la activación del eje hipotálamo-hipófisis-adrenal (HPA) y la modulación de diversas hormonas implicadas en procesos de homeorresis (Collier, Dahl, & VanBaale, 2006). La activación del eje HPA promueve la liberación de la hormona liberadora de corticotropina (CRH) y de la adrenocorticotropina (ACTH), lo que estimula una mayor producción de glucocorticoides (principalmente cortisol) y de mineralocorticoides en las glándulas adrenales (Binsiya et al., 2017; Mishra, 2021).

El cortisol se considera un biomarcador del estrés calórico, cuya concentración en sangre, leche o heces puede utilizarse para evaluar la carga fisiológica del animal (Sierra, 2019). Su secreción aumenta de forma aguda como respuesta al estrés por calor, pero tiende a estabilizarse o incluso disminuir en el estrés prolongado, posiblemente debido a mecanismos de retroalimentación negativa o al agotamiento del eje HPA (Mishra, 2021). El exceso de cortisol modula negativamente la función inmunológica, comprometiendo la capacidad de

defensa del organismo; afecta la función ovárica y la secreción de hormonas reproductivas (Bagath et al., 2019; Lemal et al., 2023; Mishra, 2021).

Paralelamente, la estimulación del eje simpaticoadrenal promueve la secreción de catecolaminas (noradrenalina y adrenalina); estas hormonas inducen efectos inmediatos como el aumento de la frecuencia cardíaca, la presión sanguínea y la vasodilatación periférica, facilitando la disipación de calor (Mishra, 2021). Las catecolaminas, en sinergia con el cortisol, constituyen mediadores endógenos clave de la respuesta al estrés; movilizan reservas energéticas, regulan la respiración, la respuesta inmune y la homeostasis hídrica (Binsiya et al., 2017). No obstante, su activación sostenida puede afectar la motilidad gastrointestinal, el consumo de alimento y la integridad inmunológica del animal (Binsiya et al., 2017; Lemal et al., 2023; Sierra, 2019).

Además de los glucocorticoides y las catecolaminas, otras hormonas reguladoras homeorréticas actúan en las respuestas al estrés térmico; entre ellas las hormonas tiroideas, cuya actividad termogénica se ve reducida; la prolactina (PRL), que muestra un ritmo estacional en su concentración, asociado con la aclimatación a cambios de temperatura; y la somatotropina (ST) (Collier et al., 2006). Es importante destacar que la CRH también estimula la liberación de somatostatina, la cual puede inhibir la secreción de ST y la hormona estimulante de la tiroides (TSH), contribuyendo a la regulación de los efectos termogénicos (Collier et al., 2006).

Mecanismos fisiológicos de disipación de calor

Una vez detectado el desequilibrio térmico, los bovinos activan una serie de respuestas fisiológicas y conductuales diseñadas para disipar el exceso de calor y mantener la homeostasis térmica. Entre los mecanismos más relevantes se encuentran el aumento de la frecuencia respiratoria (jadeo), la sudoración, la vasodilatación periférica y el incremento de la frecuencia cardíaca (Ganaie et al., 2013). Estas respuestas son cuantificables y ampliamente utilizadas como indicadores primarios del estrés calórico.

La evaporación es el mecanismo más eficiente para la disipación de calor en bovinos, cuando la temperatura ambiente se aproxima o supera su temperatura corporal (Mishra, 2021). Esto se logra principalmente a través del jadeo (aumento de la frecuencia respiratoria) y la sudoración (Hillman, 2009; Oliveira et al., 2025). La sudoración representa cerca del 65 % de la disipación de calor por medio del mecanismo evaporativo, mientras el jadeo contribuye con el 35 % (Maia, Da Silva, & Loureiro, 2008). El jadeo, también conocido como polipnea térmica, implica un aumento significativo de la frecuencia respiratoria que facilita la disipación de calor mediante la evaporación de agua de las superficies húmedas del tracto respiratorio superior (Hillman, 2009).

La tasa de sudoración se incrementa para facilitar la pérdida de calor, aunque su eficiencia depende de factores como el grosor del pelaje, la densidad de las glándulas sudoríparas y la capacidad de vasodilatación periférica (Bernabucci et al., 2010). Cabe destacar que la sudoración puede controlarse independientemente del jadeo; se activa cuando la temperatura de la piel se eleva por la radiación solar directa (Hillman, 2009).

Además de la evaporación, los bovinos también utilizan mecanismos de transferencia de calor sensible (no evaporativa), aunque su efectividad disminuye considerablemente a medida que la temperatura ambiente se acerca o supera la temperatura corporal, volviéndose menos relevantes o incluso revertiéndose en condiciones muy cálidas (Hillman, 2009). La vasodilatación cutánea facilita la transferencia de calor desde los tejidos internos hacia la superficie corporal, favoreciendo su disipación por convección y radiación; esta respuesta es particularmente efectiva en regiones corporales con piel glabra y densas anastomosis vasculares, conocidas como “ventanas térmicas” (Sarubbi et al., 2024).

La vasodilatación periférica puede incrementar significativamente el flujo sanguíneo cutáneo, incluso pasar de 300 a más de 8000 ml min⁻¹; esta es modulada por la liberación de acetilcolina y otros cotransmisores de los nervios

colinérgicos simpáticos (Tansey & Johnson, 2015). Otra vía de pérdida de calor es la conducción de calor hacia una superficie fría, como algunos cuerpos de agua o humedales.

La eficacia de estos mecanismos de disipación de calor varía de forma individual y racial. Características morfológicas como longitud, densidad y grosor del pelaje; color y grosor de la piel; tamaño y distribución de las glándulas sudoríparas, y otros atributos fenotípicos influyen en el equilibrio térmico y la capacidad termorreguladora de los bovinos (Vieira et al., 2022). Las razas adaptadas a climas cálidos suelen exhibir mayor eficacia en la evaporación (mediante la sudoración) y otras respuestas termorreguladoras (Mishra, 2021; Vieira et al., 2022). La temperatura rectal, por su parte, es un indicador de respuesta tardía al estrés calórico y también varía según la raza (Vieira et al., 2022).

Respuestas conductuales

Para mitigar el impacto del estrés calórico, los bovinos activan una serie de estrategias conductuales, como reducir su actividad física, buscar y permanecer en zonas sombreadas, incrementar el consumo de agua y modificar los patrones de alimentación, con la finalidad de disminuir la producción endógena de calor y la carga térmica (Mishra, 2021; Sejjan, Bhatta, Gaughan, Dunshea, & Lacetera, 2018). Además, pueden ajustar su orientación corporal para minimizar la exposición directa al sol, así como aumentar el tiempo de pie para maximizar la superficie de intercambio de calor o buscar la orientación al viento (Hillman, 2009; Mishra, 2021; Sejjan et al., 2018). Si bien estos ajustes conductuales contribuyen a la termorregulación, la reducción de la ingesta de alimento y la rumia pueden repercutir negativamente en la productividad (Sejjan et al., 2018).

Efecto del estrés por calor en la célula

El estrés calórico desencadena una respuesta celular compleja que afecta todos los niveles de organización celular. A nivel estructural, las membranas celulares presentan fluidificación, lo cual altera su integridad y activa canales iónicos sensibles al calor, lo que desencadena señales de calcio y reclutamiento de

proteínas de choque térmico (HSP) para restaurar la rigidez (Velichko, Markova, Petrova, Razin, & Kantidze, 2013).

En el citoesqueleto se producen variaciones en su organización; las fibras de actina colapsan, los microtúbulos se retraen y la vimentina se agrega perinuclearmente; provocando deformación celular y, en casos graves, catástrofe mitótica por ampliación anormal de centrosomas (Velichko et al., 2013). Los organelos también son afectados, las mitocondrias se hinchan, el retículo endoplásmico y el aparato de Golgi se fragmentan; y el núcleo forma “cuerpos de estrés” y ARN no codificante (satélite III), que modulan el procesamiento de ARNm (Velichko et al., 2013).

El estrés térmico sostenido genera un desequilibrio entre la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) y la capacidad antioxidante del organismo, lo que induce estrés oxidativo a nivel celular y sistémico (Ganaie et al., 2013). Esto se evidencia a nivel molecular mediante la desregulación de genes que codifican proteínas antioxidantes clave, como se ha observado en bovinos expuestos a altas temperaturas (Khan et al., 2021). Esta condición no solo compromete la integridad estructural de las membranas y macromoléculas, sino que también afecta la capacidad inmune de los animales, lo que perjudica la salud y el rendimiento productivo (Mishra, 2021).

A nivel funcional, el estrés por calor induce la muerte celular por necrosis o apoptosis (según el tipo celular); además, detiene el ciclo celular mediante arrestos en G1/S o G2/M, siendo especialmente vulnerables las células en fase S (Velichko et al., 2013). Molecularmente, las HSP actúan como chaperonas que previenen la desnaturalización proteica, inhiben la apoptosis y confieren termotolerancia (Sejian et al., 2018). Su expresión está regulada por el factor de transcripción HSF1, que forma trímeros que activan genes diana al unirse a elementos de choque térmico (HSE) (Sejian et al., 2018; Velichko et al., 2013).

La respuesta transcripcional al calor es dual: se activan genes que codifican HSP, pero también predominan mecanismos de represión génica modulados por ARN

no codificantes; el ADN se daña y los mecanismos de reparación se inhiben; en la replicación se inhiben la iniciación y la elongación mediante interacciones nucleolina-RPA, generando ADN monocatenario que causa aberraciones cromosómicas letales en fase S (Velichko et al., 2013).

Finalmente, el estrés calórico presenta una ambivalencia inmunológica: puede inducir una supresión antiinflamatoria, modulada por el cortisol, y una activación proinflamatoria asociada al daño celular. Por un lado, el incremento de la concentración de cortisol induce inmunosupresión al reducir la actividad de neutrófilos y macrófagos, así como al inhibir la producción de citocinas proinflamatorias, como el factor de necrosis tumoral alfa (TNF- α ; Lemal et al., 2023).

Por otro lado, la estimulación de la producción de citocinas proinflamatorias se atribuye, en parte, a la liberación de proteínas de choque térmico (HSP), las cuales activan TLR4 en células dendríticas, así como a la alteración de la barrera intestinal, que permite el paso de lipopolisacáridos (LPS) bacterianos al torrente sanguíneo; esta ambivalencia depende de factores como la duración e intensidad de la hipertermia, la raza de los bovinos y la respuesta individual del eje hipotalámico-pituitario-adrenal (HPA) (Lemal et al., 2023).

Impacto del estrés calórico en el desempeño productivo y reproductivo

El estrés calórico provoca efectos negativos tanto inmediatos como a largo plazo en la salud de los animales y en la rentabilidad de las unidades de producción bovina. Estas consecuencias están asociadas no solo con las respuestas conductuales, sino también con los efectos colaterales derivados de los ajustes fisiológicos termorreguladores.

En los bovinos, uno de los principales impactos del estrés calórico es la reducción del consumo de materia seca (CMS). Se ha documentado que el CMS puede disminuir entre 5 y 40 % en vacas Holstein, 15 % en Angus, y 19 % en cruza de razas europeas con cebuinas (Ominski, Kennedy, Wittenberg, & Moshtaghi,

2002; Rhoads, Baumgard, Suagee, & Sanders, 2013; Valente et al., 2015; Yadav, Singh, & Wankar, 2015). En vacas Holstein y Boran, se han reportado decrementos en el consumo de 0.24 y 0.06 kg h⁻¹ por cada aumento de 1 °C en la temperatura ambiental (Ahmed & El-Amin, 1997). Esta respuesta conductual y fisiológica, asociada con la inhibición de núcleos hipotalámicos como el arcuato y el paraventricular que regulan el apetito, afecta directamente la disponibilidad de energía para la producción (Mishra, 2021).

Como consecuencia de la menor ingesta, la producción de leche también se ve mermada. Por ejemplo, Wheelock, Rhoads, VanBaale, Sanders, y Baumgard (2010) reportaron reducciones de 30 % en CMS y 27.6 % en producción de leche, atribuyendo 50 % de la pérdida láctea al consumo. De manera similar, Rejeb et al. (2016) observaron reducciones de 10 % en CMS y 19 % en rendimiento de leche. Los animales de mayor producción son más susceptibles a la hipertermia debido a su actividad metabólica (Oliveira et al., 2025).

El estrés calórico también representa uno de los mayores desafíos reproductivos en bovinos, afectando tanto a machos como a hembras, lo que se traduce en una reducción significativa de la fertilidad y un aumento de las pérdidas económicas (Rhoads, 2023). La exposición prolongada a altas temperaturas puede provocar una reducción de la frecuencia y la amplitud de la producción de la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH), debido a un efecto inhibitorio de la elevada concentración de cortisol (Mishra, 2021). Consecuentemente, también disminuyen los niveles de la hormona luteinizante (LH), lo cual afecta la síntesis de 17-β-estradiol. Esta reducción, en sinergia con una menor producción de androstenediona y la generación de ROS, provoca una disminución de la síntesis de estradiol, crucial para la viabilidad folicular y la expresión del estro. El estrés térmico también reduce la sensibilidad ovárica a las gonadotropinas y compromete la esteroidogénesis (Mishra, 2021). Adicionalmente, este autor reportó un efecto sobre el folículo dominante y un aumento de la población de folículos subordinados, posiblemente debido a una producción insuficiente de inhibina.

El impacto de la hipertemia no se limita al ciclo estral, también afecta la actividad lútea. Esto compromete la función endometrial, la implantación y el desarrollo embrionario, lo que puede derivar en una alta incidencia de muerte embrionaria temprana (Mishra, 2021). Amundson, Mader, Rasby, y Hu (2006) demostraron que el estrés por calor afecta negativamente la concepción en bovinos carne, con una reducción de 2.06 puntos porcentuales en la tasa de preñez por cada unidad de aumento en el THI, posiblemente debido a la mayor producción de prostaglandina $F_{2\alpha}$, que induce la luteólisis (Mishra, 2021). La disminución de LH también tiene implicaciones en los machos, ya que afecta la producción de testosterona en las células de Leydig, lo que causa daños en la calidad seminal, como la disminución del volumen, la concentración, la motilidad masiva y progresiva, y el porcentaje de espermatozoides vivos (Mishra, 2021).

2.2 Adaptación de bovinos a ambientes tropicales

Para comprender la relación entre los bovinos y su ambiente, es fundamental definir conceptos similares, pero con implicaciones distintas, como adaptación, resistencia, resiliencia y susceptibilidad. Durrant y Ward (2011) definen la adaptación como “una característica heredada de una especie que ha sido seleccionada debido a su papel causal en la mejora de la supervivencia y el éxito reproductivo de los individuos que las poseen en entornos ancestrales”. El Cambridge Dictionary la define como “el proceso en el que un ser vivo cambia ligeramente con el tiempo para poder seguir existiendo en un entorno particular, o un cambio como este”. En el contexto pecuario, un animal considerado adaptado no solo sobrevive, sino que también se desarrolla adecuadamente y mantiene niveles de producción y reproducción aceptables. Este proceso, que puede ser filogenético u ontogenético, se manifiesta a través de rasgos adaptativos, definidos como características morfológicas, fisiológicas o conductuales que mejoran la capacidad del organismo para prosperar en un ambiente específico (Hoffmann & Sgrò, 2011).

Las definiciones de resistencia varían según el área y el contexto en los que se apliquen. Shirley, Thomson, Chlingaryan y Clark (2024) distinguen dos ideas

centrales: una sugiere que la resistencia es la capacidad de un animal para permanecer sin cambios ante estímulos o fuerzas con potencial de provocar una reacción generalmente negativa; mientras que la otra prioriza la supervivencia más que la falta de cambio, por tanto, se considera resistente aquello que logra persistir a pesar de los estímulos aun cuando ocasionó una reacción, pero que no comprometió la supervivencia. De acuerdo con Shirley et al. (2024), la resistencia asociada al clima es la capacidad innata de un animal para mantener un estado a pesar de las variaciones del entorno.

La tolerancia térmica es el grado en que los animales pueden mantenerse en homeotermia al exponerse a fluctuaciones térmicas, por lo que presentan cambios fisiológicos y conductuales de un nivel suficiente que les permita permanecer en su zona termoneutral (Shirley et al., 2024). Estos autores señalan que la tolerancia no es una cuestión absoluta, sino una cuestión continua en la que la pendiente de la norma de reacción define el grado de tolerancia de un organismo.

La resiliencia en el ámbito pecuario puede definirse como la capacidad de un animal para recuperarse o restablecer su funcionamiento rápidamente tras disminuir la intensidad de una perturbación (Shirley et al., 2024). Aunque no hay claridad ni consenso sobre la forma de medir y determinar el grado de resiliencia, sí es posible identificar qué animales son más resilientes al compararlos entre sí. Los mismos autores indican que un animal con menor tolerancia puede ser resiliente, mientras que un animal con alta tolerancia puede no serlo, aunque en este último caso la resiliencia no tendría un impacto significativo.

La susceptibilidad, más que un resultado, es el riesgo de que un animal sea afectado por algo, en función del conjunto de características genotípicas y fenotípicas que posea (Shirley et al., 2024). La susceptibilidad, al igual que las capacidades mencionadas anteriormente, no es absoluta ni estática, y tampoco hay una medida cuantificable estandarizada; además, es relativa tanto al animal como a su entorno.

2.2.1 Bovinos criollos

En la literatura sobre recursos zoogenéticos, no siempre se emplean de manera consistente los términos criollo, localmente adaptado y autóctono, por lo que es necesario precisarlos. Se denomina ganado criollo al conjunto de poblaciones que derivan principalmente de bovinos ibéricos introducidos en América a partir del siglo XVI y que, con el paso del tiempo, quedaron sometidas a procesos de aislamiento relativo, selección natural y selección empírica de criadores, bajo condiciones agroecológicas particulares (De Alba, 1987). Son poblaciones formadas en el continente americano a partir de un acervo genético europeo inicial, pero ya diferenciadas de sus razas de origen y con poca influencia posterior de otros grupos genéticos importados.

El término de población localmente adaptada enfatiza más el resultado adaptativo que el origen histórico o la ascendencia genética. Se trata de poblaciones que han permanecido en regiones específicas el tiempo suficiente para desarrollar aptitudes funcionales de sobrevivencia, producción y reproducción en los sistemas productivos locales (Galal & Boyazoglu, 2001). No todas las poblaciones localmente adaptadas son estrictamente criollas, pero comparten la característica de desempeño superior en su ambiente respecto a razas exóticas. Por otra parte, el término autóctono o nativo suele emplearse para referirse a poblaciones que pertenecen a una región específica, donde han evolucionado sin influencia genética externa (Galal & Boyazoglu, 2001). En América, el uso de “autéctono” es más bien metafórico, ya que *Bos taurus taurus* y *Bos taurus indicus* no son nativos del continente.

El arribo de bovinos al continente americano ocurrió poco después del inicio de la colonización europea; los primeros lotes procedían de la península ibérica, principalmente de Andalucía, pero partían de las Islas Canarias (De Alba, 2011). Salazar y Cardozo (1981) mencionan que, en la época de la conquista, la ganadería española presentaba heterogeneidad debido a la importación parcial de ganado procedente de África y del Cercano Oriente. Sin embargo, Rodero, Delgado y Rodero (1992) abordan la conformación de razas andaluzas y

sostienen que gran parte del ganado que llegó a América era de estos grupos raciales y, posteriormente, de origen asturiano y gallego; no obstante, no descartan la influencia de animales que no se definieron como de algún grupo racial.

Desde el Caribe, los bovinos se dispersaron por todo el continente mediante diversas rutas establecidas durante el proceso de colonización (De Alba, 2011). En el territorio que actualmente es México, la ganadería bovina se asentó primero en llanuras costeras del Golfo, valles intertropicales del Pacífico y algunas áreas del altiplano templado; desde ese núcleo se dispersó hacia diversas regiones de la Nueva España, encontrando a su paso condiciones ambientales adversas a las que se adaptó durante siglos (De Alba, 1987; De Alba, 2011). Posteriormente, entre los siglos XVII y XVIII se introdujeron bovinos de origen británico y de otras partes de Europa occidental, y a principios del siglo XX se importaron razas cebuinas, especialmente en zonas tropicales, que se cruzaron con poblaciones locales (Ginja et al., 2019; Quiroz, 2007).

La diferenciación de los actuales bovinos criollos mexicanos no se debió a un programa de mejoramiento planificado, sino al aislamiento geográfico, a la baja presión de sustitución por razas mejoradas y a la selección funcional de los criadores locales (Ulloa-Arvizu et al., 2008). En regiones serranas o de difícil acceso (Sierra Madre Occidental, Mixteca, zonas marginadas del trópico húmedo), los hatos permanecieron relativamente cerrados, con escasa introducción de sementales foráneos, lo que favoreció la formación de biotipos locales (Quiroz, 2007).

2.2.2 Razas bovinas localmente adaptadas en México

Existen varias definiciones del concepto de raza y no existe un consenso que determine cuándo considerar a una población como raza. Rodero y Herrera (2000) definen el concepto de raza como “poblaciones que se distinguen por un conjunto de caracteres visibles exteriormente, que están determinados genéticamente y que se han diferenciado de otras de la misma especie a lo largo

de un proceso histórico, teniendo en cuenta que se han originado y localizado en un área determinada con un ambiente común”. Esta definición resalta el papel de la diferencia genética, de la historia evolutiva y de la relación con el ambiente. No obstante, en el contexto de la conservación y el uso de los recursos zoogenéticos, en particular en poblaciones criollas y localmente adaptadas, el énfasis exclusivo en la definición clásica de la raza puede resultar limitado. Quiroz (2007) señala que, más allá de la clasificación racial estricta, resulta prioritario conservar la singularidad biológica y funcional de las poblaciones, considerando su adaptación al ambiente, su valor productivo en condiciones locales y su importancia cultural y socioeconómica. Bajo este enfoque, el concepto de raza se amplía para incluir poblaciones que, aun sin un reconocimiento formal, presentan una identidad genética y funcional bien definida como resultado de procesos de selección natural y de manejo tradicional.

En este sentido, las razas bovinas localmente adaptadas en México son el resultado de siglos de interacción entre genotipos introducidos, condiciones ambientales tropicales y sistemas productivos extensivos, lo que ha favorecido la expresión de características adaptativas clave frente al estrés térmico, la presión parasitaria y las limitaciones nutricionales.

Las poblaciones bovinas criollas y localmente adaptadas de México se caracterizan por una elevada diversidad genética, producto de su origen múltiple, de la ausencia histórica de esquemas intensivos de selección y de su adaptación a ambientes heterogéneos (Quiroz & Martínez, 2015). Diversos estudios basados en marcadores moleculares y análisis genómicos han evidenciado niveles moderados a altos de heterocigosis y una estructura genética diferenciada entre poblaciones regionales (Martínez-Rocha, Parra-Bracamonte, Ramírez-Valverde, Núñez-Domínguez, & García-Muñiz, 2024; Quiroz, 2007).

Esta diversidad constituye un recurso estratégico frente a los escenarios de cambio climático, ya que incrementa la posibilidad de contar con variantes genéticas asociadas a tolerancia al calor, resistencia a enfermedades y eficiencia reproductiva en condiciones adversas (Núñez-Domínguez et al., 2016).

Asimismo, la variabilidad genética observada en estas razas constituye una base fundamental para programas de conservación, mejoramiento genético y uso sostenible, tanto en esquemas de selección intrapoblacional como en cruzamientos dirigidos (FAO, 2015; Meuwissen, 2009).

En México, se reconocen diversas poblaciones bovinas criollas, entre las que destacan el Criollo Lechero Tropical, Romosinuano, Criollo de Chihuahua, Criollo de Chiapas, Criollo de la Mixteca y Criollo de Baja California, entre otros (Núñez, Ramírez, & García, 2015; Perezgrovas & de la Torre, 2015). Estas poblaciones presentan diferencias genéticas, morfológicas y productivas asociadas a la región de origen y al sistema de producción en el que se desarrollaron (Quiroz, 2007).

En particular, el Criollo Lechero Tropical y el Romosinuano han sido ampliamente estudiados debido a su importancia productiva y adaptativa en sistemas tropicales, y han mostrado ventajas en términos de eficiencia reproductiva, rusticidad y tolerancia a condiciones ambientales extremas en comparación con razas especializadas.

Criollo Lechero Tropical

El Criollo Lechero Tropical (CLT) es una raza bovina criolla, desarrollada en Nicaragua por el ganadero Joaquín Reyna en la primera mitad del siglo XX, adaptada al trópico húmedo de México, en particular a regiones del Golfo de México (De Alba, 2011). A diferencia de las razas especializadas, el CLT se ha desarrollado en sistemas extensivos de bajos insumos, lo que ha favorecido la conservación de características funcionales asociadas a la rusticidad, la eficiencia reproductiva y la tolerancia a condiciones ambientales adversas (De Alba, 2011; Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Romosinuano y Lechero Tropical, s.f.).

Evidencia disponible indica que el CLT presenta una diversidad genética suficiente como para considerarlo un recurso zoogenético singular y estratégico para sistemas tropicales (Martínez-Rocha et al., 2024; Quiroz & Martínez, 2015).

El CLT se caracteriza por una producción lechera moderada, pero sostenida incluso alimentándose en potreros con limitada calidad forrajera (Becerril & Rosendo, 2015; de Alba, 2011; Santellano–Estrada et al., 2011). Comparando a vacas CLT con razas lecheras especializadas, su producción individual es inferior, sin embargo, su desempeño reproductivo, longevidad y la eficiencia global del sistema resultan competitivos en ambientes tropicales (Becerril & Rosendo, 2015).

Respecto a las características adaptativas, el CLT presenta rasgos morfofisiológicos distintivos, como el pelo corto, pigmentación variable, mayor superficie corporal relativa y respuestas fisiológicas eficientes frente al calor, lo que se refleja en menores incrementos de temperatura corporal y de frecuencia respiratoria durante períodos críticos (De Alba, 2011). Asimismo, se ha documentado una menor carga parasitaria gastrointestinal y una mayor resistencia frente a ectoparásitos en comparación con razas europeas, lo que sugiere la presencia de mecanismos genéticos y fisiológicos asociados a dicha resistencia o tolerancia.

2.3 Bases genómicas

La adaptación de los bovinos a ambientes tropicales es el resultado de la interacción entre factores ambientales y una arquitectura genética compleja, caracterizada por la participación de múltiples loci con efectos individuales pequeños, así como por mecanismos regulatorios que modulan la expresión génica en respuesta a estímulos ambientales (Colombi et al., 2024; Porto-Neto et al., 2014). En este contexto, el estudio de las bases genómicas de la adaptación ha cobrado relevancia mediante el uso de herramientas genómicas que permiten identificar regiones del genoma, variantes génicas y genes implicados (Wadood, Bordbar, & Zhang, 2025) en la respuesta adaptativa frente a desafíos como el estrés térmico, la presión parasitaria y la disponibilidad variable de recursos.

La evidencia genómica asociada a la adaptación en bovinos proviene principalmente de tres enfoques complementarios: estudios de asociación genómica (GWAS), que identifican polimorfismos genéticos asociados a características fenotípicas de interés; análisis de expresión génica diferencial, que permite evaluar la respuesta transcripcional frente a condiciones ambientales contrastantes; y la identificación de genes candidatos y regiones genómicas recurrentemente asociadas a rasgos adaptativos a partir de la integración de múltiples fuentes de información (Carabaño et al., 2019; Wadood et al., 2025). En conjunto, estos enfoques contribuyen a una comprensión más integral de la arquitectura subyacente a la adaptación en los sistemas de producción bovina.

2.3.1 Componentes del genoma

El genoma constituye la totalidad de la información genética de un ser vivo; contiene las instrucciones necesarias para su funcionamiento y desarrollo e incorpora mecanismos de autorregulación, reparación y expresión (National Human Genome Research Institute (NHGRI), 2019; Quesada, 2025). En el núcleo celular, el genoma se organiza formando la cromatina, la cual está constituida por cadenas dobles de nucleótidos unidas a proteínas que, en conjunto, forman los nucleosomas (Nussbaum, McInnes, & Willard, 2008). A estas moléculas continuas de ADN se les denomina cromosomas, estructuras que alcanzan su máximo grado de compactación durante los procesos de mitosis o meiosis (Strachan, Goodship, & Chinnery, 2015).

La información contenida en el ADN se codifica para la síntesis de proteínas mediante los procesos de transcripción y traducción, en los que participan los tres tipos de ARN (Strachan et al., 2015). De esta manera, se transita del genoma al proteoma, siendo las proteínas las encargadas de ejecutar los diversos procesos biológicos celulares; no obstante, estas no actúan de forma aislada, sino que funcionan coordinadamente formando redes funcionales que interactúan con señales genéticas, de desarrollo y ambientales (Nussbaum et al., 2008).

Si bien la información fluye del código genético al código proteico a través del ARN, este proceso no es estrictamente unidireccional ni lineal. Existen mecanismos complejos, como la transcripción inversa (de ARN a ADN), y una regulación estricta dependiente de proteínas implicadas en el metabolismo de los ácidos nucleicos (Nussbaum et al., 2008). Estos autores señalan que a este flujo de información y de codependencia entre sus componentes se le conoce como el “dogma central de la biología molecular”; así, se evidencia la estrecha relación entre el genoma, el proteoma, las funciones celulares y el fenotipo resultante de la interacción del organismo con su ambiente.

Estructuralmente, el genoma se compone de ADN de copia única y de diversas clases de ADN repetitivo, que puede encontrarse disperso u organizado en tándem (Strachan et al., 2015). Aunque los genes pueden localizarse en ambos tipos, la mayor densidad se encuentra en el ADN de copia única (Nussbaum et al., 2008). Los genes se definen como secuencias de ADN cromosómico que codifican para un producto funcional (ARN o proteína) (Nussbaum et al., 2008; Strachan et al., 2015). Estos se componen de secuencias de nucleótidos codificantes y de secuencias adyacentes necesarias para asegurar la expresión génica en la cantidad, lugar y momento adecuados del ciclo celular (Nussbaum et al., 2008).

Las regiones codificantes de un gen se denominan exones, mientras que las no codificantes se llaman intrones (Blanco, 2013). Los intrones, interpuestos entre los exones, se transcriben inicialmente en ARN, pero son removidos mediante procesos de corte y empalme (*splicing*) (Nussbaum et al., 2008). Al no estar presentes en el ARNm maduro que sale al citoplasma, su información no se traduce en el producto final (Blanco, 2013). Además, los genes poseen secuencias flanqueantes que cumplen funciones promotoras, potenciadoras y reguladoras, esenciales para el control de la transcripción (Blanco, 2013; Nussbaum et al., 2008).

El genoma de *Bos taurus* consta de 30 pares de cromosomas ($2n = 60$), 29 pares autosómicos y un par sexual (X e Y), además del mitocondrial. De acuerdo con

los ensamblajes de referencia más recientes depositados en bases de datos públicas como NCBI y Ensembl, el tamaño total del genoma se estima en aproximadamente 2.8 Gb, albergando 32,345 genes, de los cuales 21,667 son codificantes de proteínas, 10,678 no son codificantes y 13,126 tienen variantes; también contiene 61 pseudogenes transcritos y 4,484 no transcritos (NCBI, 2023). El tamaño de los cromosomas está entre 51 y 159 Mb; el ADN mitocondrial tiene 16,340 pb; el porcentaje de guanina-citocina se encuentra entre 39.5 y 47.0 % (NCBI, 2023).

Desde los primeros esfuerzos de secuenciación y ensamblaje, como el proyecto UMD2 descrito por Zimin et al. (2009), se ha evidenciado que el genoma bovino presenta una notable conservación de sintenia con el genoma humano, incluso mayor que la observada entre humanos y roedores, lo que proporciona un marco comparativo para entender la función génica.

Partiendo de esta arquitectura genómica, la base molecular de la adaptación radica en la variabilidad de dichas secuencias (Porto-Neto, 2013). La forma más prevalente de variación es el polimorfismo de nucleótido único (SNP), cuyo impacto biológico depende estrictamente de su ubicación dentro de la estructura del gen descrita anteriormente (Strachan et al., 2015). En bovinos se encontraron más de 28 millones de variaciones genéticas, de las cuales poco más de 26 millones corresponden a SNP (Daetwyler et al., 2014).

Cuando un SNP se localiza en una región exónica (variante codificante), puede alterar la secuencia de aminoácidos de las proteínas resultantes (mutación sin sentido) (NHGRI, 2019). Por el contrario, si la variación ocurre en regiones no codificantes, como los promotores, los intrones o las regiones 5'-UTR y 3'-UTR (variantes reguladoras), se puede modificar la cantidad, el momento o el tejido en el que se expresa el gen (NHGRI, 2019). En el contexto de la adaptación bovina, estos tipos de cambios pueden modificar la eficiencia enzimática o la estabilidad estructural de proteínas clave para la supervivencia, como las proteínas de choque térmico (HSP) en el ganado expuesto a altas temperaturas (Archana et al., 2017).

La estructura del genoma bovino consiste en un mosaico complejo de elementos codificantes y no codificantes, donde cada tipo de variante cumple un papel diferente en la adaptación y la producción. Aunque los ARN largos no codificantes (lncRNAs) se han visto como “ruido” transcripcional, estudios recientes, como el de Jilo et al. (2024), indican que los lncRNAs son reguladores epigenéticos esenciales. En el ganado, estos elementos actúan en procesos biológicos complejos, como la diferenciación de adipocitos y el metabolismo de lípidos, mediante la remodelación de la cromatina y la interacción con factores de transcripción (Jilo et al., 2024).

Aunque los SNP son los marcadores más utilizados en estudios de asociación del genoma completo (GWAS, por sus siglas en inglés), no capturan toda la variabilidad. Bhati, Mapel, Lloret-Villas, y Pausch (2023) demostraron en tejidos bovinos que las variantes estructurales (inserciones, duplicaciones, deleciones, inversiones) y las repeticiones cortas en tándem (STR) tienen un impacto importante en la regulación génica. Los mismos autores caracterizaron 19,408 variantes estructurales (SV) y 374,821 STR, los cuales están localizados principalmente en regiones no codificantes, pero con efectos de aumentar o reducir la expresión de genes, asociados a QTL de expresión (eQTL) o QTL de empalme (sQTL).

Esta distinción estructural fundamenta la necesidad de integrar metodologías complementarias: mientras que los estudios de asociación genómica (GWAS) permiten identificar la ubicación de estas variantes a lo largo de los cromosomas, el análisis de expresión (transcriptómica) es indispensable para comprender cómo las variantes regulatorias en intrones y promotores alteran el fenotipo adaptativo (Albert & Kruglyak, 2015; Suravajhala, Kogelman, & Kadarmideen, 2016).

Sin embargo, la identificación de estas variantes causales (ya sean exónicas o intrónicas) enfrenta un desafío técnico: la mayoría de los laboratorios de genotipado comercial no analizan la totalidad de la secuencia de ADN, sino solo una selección de marcadores distribuidos (Goddard & Hayes, 2009). La

capacidad de estos marcadores para detectar regiones adaptativas depende de una propiedad fundamental de la estructura genómica poblacional: el desequilibrio de ligamiento (LD) (Blasco, 2021).

El LD se define como la asociación no aleatoria de alelos en dos o más loci; es decir, la tendencia de ciertas variantes genéticas a heredarse juntas con una frecuencia diferente a la esperada por el azar (Blasco, 2021). Esto implica que un SNP incluido en un chip comercial puede actuar como marcador de una mutación funcional (gen causal o QTL) con la que está estadísticamente asociado; esto es más común cuando están físicamente ligados en el cromosoma; no obstante, puede existir LD independientemente de la distancia física (Goddard & Hayes, 2009).

2.3.2 GWAS y polimorfismo genético

Los GWAS son una metodología diseñada para detectar variantes genéticas asociadas estadísticamente con la variación fenotípica de características complejas (Ros-Freixedes, 2024). Para ello, se registra el fenotipo de interés en un grupo de animales y se analiza un panel de SNP a nivel del genoma para detectar asociaciones. Los GWAS utilizan paneles de SNP de diferentes densidades, distribuidos en todo el genoma, para identificar mutaciones subyacentes o regiones genómicas relacionadas con la característica de interés, comprender su arquitectura genética y la biología de estos (Goddard & Hayes, 2009; Sahana, Cai, Sánchez, Bouwman, & Boichard, 2023).

Su relevancia radica en su capacidad para dilucidar la arquitectura genética de características complejas importantes para la agricultura, la ganadería, la medicina y la evolución, como la susceptibilidad a enfermedades, la producción de leche o la adaptación (Goddard & Hayes, 2009). Además, los GWAS permiten identificar regiones con variantes reguladoras (eQTL) que, aunque no codifican proteínas directamente, influyen en los niveles de expresión génica y explican una parte de la variación fenotípica (Albert & Kruglyak, 2015).

En el ámbito ganadero, el uso principal es doble: descubrir genes y vías biológicas que expliquen la fisiología de las características, y predecir el mérito genético de los animales mediante la selección genómica para acelerar la mejora genética, especialmente en características difíciles o costosas de medir (Goddard & Hayes, 2009). Incluso si no se identifica la mutación causal exacta, los marcadores asociados pueden emplearse en la selección si están en LD con el gen o con los genes causales.

A pesar de su potencial, los GWAS presentan fuentes de sesgo y limitaciones importantes. El uso intensivo de la inseminación artificial, el tamaño efectivo reducido de la población y la presencia de grandes familias de medios hermanos generan una marcada estructura poblacional y un LD de largo alcance (Goddard & Hayes, 2009; Khatkar et al., 2008). Estas condiciones incrementan el riesgo de falsas asociaciones, por lo que se deben considerar modelos estadísticos que incluyan términos poligénicos o correcciones por estructura racial (Goddard & Hayes, 2009). Por ello, el empleo de modelos lineales mixtos se considera un estándar metodológico en este tipo de estudios (Sahana et al., 2023). Debido al alto LD en animales domésticos, a menudo resulta difícil distinguir la variante causal real de otros marcadores vecinos que también presentan asociación estadística. Por ello, los resultados de GWAS en bovinos suelen interpretarse como regiones genómicas o loci candidatos, más que como evidencia directa de causalidad genética.

Para identificar variantes con efectos pequeños, comunes en características complejas, es necesario contar con tamaños de muestra muy grandes (> 1000) para tener suficiente poder estadístico (Goddard & Hayes, 2009). Esto es crucial porque se ha planteado que los QTL siguen una distribución exponencial, lo que indica que las características complejas están influenciadas por muchas variantes genéticas de efectos pequeños y algunas de gran efecto, con frecuencias bajas, las cuales no se detectan en GWAS con muestras pequeñas ni con chips de SNP de baja densidad y cobertura (Goddard & Hayes, 2009). Además, los chips comerciales de SNP presentan sesgo de selección, lo que

dificulta la detección de variantes raras potencialmente causales (Qanbari et al., 2014).

Una parte del éxito de los GWAS radica en el LD, para el cual existen al menos dos medidas comunes; ambas cuantifican el LD entre 0 (en equilibrio) y 1 (en total desequilibrio). D' es útil para representar patrones históricos de recombinación; con su valor útil puede extenderse hasta 8.2 Mb, y para la estimación confiable de D' se requieren al menos 400 animales; mientras que r^2 (coeficiente de correlación al cuadrado) es la métrica clave para el mapeo de asociación. Su valor útil implica asociaciones a 40 kb; a esta distancia, para estudios básicos se necesitarían al menos 75,000 SNP, y para la estimación de r^2 se requerirían muestras con al menos 75 animales (Khatkar et al., 2008).

El LD extenso permite detectar asociaciones con una densidad de marcadores menor que la de humanos dentro de una raza (Goddard & Hayes, 2009). Sin embargo, el LD decae rápidamente entre razas diferentes o incluso entre familias de una misma raza, lo que implica que los marcadores asociados en una raza pueden no estarlo en otra, o entre familias, a menos que estén físicamente próximos a la mutación (<10 kb) (The Bovine HapMap Consortium, 2009; Goddard & Hayes, 2009).

La calidad y la definición del fenotipo constituyen uno de los factores más determinantes del poder estadístico en los GWAS. De acuerdo con Sahana et al. (2023), en bovinos es común el uso de fenotipos ajustados por efectos ambientales o de pseudo-fenotipos, como las desviaciones de rendimiento o los valores genéticos desregresados. Estos autores señalan que estos enfoques permiten incrementar la heredabilidad efectiva de la característica analizada y reducir el ruido ambiental, particularmente en características de baja heredabilidad o con registros repetidos; sin embargo, no recomiendan el uso directo de valores genéticos estimados (EBV) debido a su naturaleza regresada y a la heterogeneidad en su confiabilidad, lo cual puede inducir sesgos en las asociaciones detectadas.

El análisis de polimorfismos genéticos mediante GWAS depende críticamente de un control de calidad, tanto a nivel de individuo como de marcador, para asegurar la confiabilidad de los resultados y evitar falsos positivos o negativos derivados de errores de genotipado o de registro (Anderson et al., 2010; Sahana et al., 2023).

La tasa de llamado (*call rate*) es la proporción de genotipos presentes en un marcador o en un individuo (Anderson et al., 2010). Se deben excluir los individuos con tasas de llamado bajas (típicamente <95-98 %), ya que esto indica una mala calidad del ADN (Sahana et al., 2023). Del mismo modo, se eliminan los marcadores con tasas de llamado <95 % para evitar sesgos en el análisis, aunque en algunos estudios se prefieren umbrales de hasta el 99 % para marcadores con frecuencia del alelo menor (MAF) menores al 5 % (Anderson et al., 2010).

Las variantes con MAF muy baja (< 1 % o < 5 %) tienen poco poder estadístico y son propensas a errores de genotipado, debido al tamaño reducido de los grupos homocigotos raros; por ello, se recomienda eliminar los SNP con MAF bajas según el tamaño de la muestra para reducir los falsos positivos y garantizar que la variante sea informativa en la población (Sahana et al., 2023).

Las desviaciones significativas del HWE pueden indicar errores de genotipado; por ello, se excluyen marcadores que presenten desviaciones del HWE con un valor P extremo (Sahana et al., 2023). Es crucial realizar esta prueba solo en los controles (o en la población general si no se trata de un estudio caso-control), para no eliminar variantes que realmente estén asociadas a la enfermedad o a un rasgo bajo selección (Anderson et al., 2010).

También es importante filtrar por marcadores monomórficos, que no muestran variación alélica en la población analizada, ya que no aportan información útil para el análisis de asociación y podrían formar parte del diseño del chip en poblaciones específicas (Sahana et al., 2023). Además, en los datos familiares (padres e hijos), se pueden detectar errores de genotipado al identificar alelos en

la descendencia que no pudieron heredarse de los padres (conflictos mendelianos).

El desarrollo de herramientas computacionales como PLINK o BLUPF90 ha permitido estandarizar gran parte de estos procedimientos, facilitando el manejo de grandes volúmenes de datos genómicos y la implementación de pruebas de asociación, análisis de estratificación poblacional y estimación de parentesco (Aguilar et al., 2018; Misztal et al., 2014; Purcell et al., 2007). Además, estos enfoques han evidenciado las limitaciones de los GWAS basados exclusivamente en variantes comunes, particularmente en el contexto de la hipótesis de múltiples variantes raras, según la cual la contribución genética a una característica puede estar explicada por un gran número de mutaciones de baja frecuencia y de efecto moderado (Purcell et al., 2007; Wu et al., 2011). Wainschtein et al. (2025) estimaron que hasta un 22 % de la heredabilidad de las características complejas puede atribuirse a variantes raras ($MAF < 1\%$) en humanos. En este escenario, los GWAS tradicionales tienden a perder poder, lo que refuerza la necesidad de interpretar los resultados con cautela y complementarlos con otras aproximaciones genómicas y con estudios ómicos adicionales.

El uso de GWAS y de secuenciación ha arrojado hallazgos significativos en la genómica animal. Se han identificado genes causales de efecto mayor para características como las enfermedades y la pigmentación, respectivamente. Por ejemplo, variantes en los genes *KIT*, *MITF* y *MC1R* han sido fuertemente asociadas con patrones de coloración y manchas en el ganado, lo que valida la selección artificial ocurrida durante la domesticación (Qanbari et al., 2014).

Se han detectado “barridos selectivos” (*selective sweeps*) en regiones asociadas a la adaptación, el comportamiento y la producción; por ejemplo, en genes de la percepción sensorial (*OR*, *TAS2R16*) y del sistema inmune (Qanbari et al., 2014).

Para rasgos como la producción de leche o el tamaño corporal, los GWAS han revelado que la arquitectura es altamente poligénica, controlada por muchas variantes de efecto pequeño, a menudo ubicadas en regiones no codificantes

(intrones, regiones intergénicas) que probablemente actúan regulando la expresión génica (Ros-Freixedes, 2024).

Se ha observado que muchas variantes significativas descubiertas mediante GWAS se confirman y refinan al utilizar datos de secuenciación completa, lo que permite identificar variantes causales putativas que antes no se detectaban debido a su baja frecuencia (Jiang, Song, Gao, Zhang, & Ding, 2022; Ros-Freixedes, 2024).

En años recientes, la imputación a secuencia completa del genoma ha incrementado la densidad de variantes evaluadas en GWAS bovinos, mejorando la resolución para identificar regiones candidatas (Jiang et al., 2022; Zhang et al., 2023). No obstante, esta estrategia exige criterios estrictos de calidad de la imputación y un análisis cuidadoso de LD (Sahana et al., 2023). En este contexto, los análisis post-GWAS, incluyendo la anotación funcional de SNP, la identificación de genes candidatos, el uso de bases de datos de QTL y la integración con información transcriptómica, resultan indispensables para avanzar de la asociación estadística a la interpretación biológica de los polimorfismos detectados (Ros-Freixedes, 2024; Sahana et al., 2023).

En conjunto, los estudios de GWAS en bovinos constituyen instrumentos fundamentales para investigar la base genética de características complejas. No obstante, la adecuada implementación e interpretación de estos requieren un diseño experimental sólido, fenotipos de elevada calidad, un control estricto de los datos genotípicos y una integración meticulosa con análisis funcionales posteriores.

2.4 Estimaciones de parámetros genéticos

2.4.1 Fundamentos de la variación fenotípica

El mejoramiento genético animal se fundamenta en la existencia de variabilidad entre individuos en un carácter de interés. Dicha variabilidad se cuantifica mediante la varianza, definida como el promedio de las desviaciones cuadráticas

de los valores individuales respecto de la media poblacional o muestral (Falconer & Mackay, 1996). La varianza observable de una característica se conoce como varianza fenotípica (V_P) y refleja el resultado conjunto del genotipo del individuo y de las condiciones ambientales bajo las cuales se expresa el fenotipo.

Desde el punto de vista cuantitativo, la varianza fenotípica puede descomponerse en componentes genéticos y ambientales. La varianza genética (V_G) incluye los efectos aditivos de los alelos, así como los no aditivos derivados de la dominancia y la epistasis. En términos de varianza, estos componentes se expresan como varianzas genéticas: aditiva (V_A), dominancia (V_D), aditiva x aditiva (V_{AA}), aditiva x dominancia (V_{AD}) y dominancia x dominancia (V_{DD}), entre otras (Van Vleck, 1993). La magnitud de los componentes epistáticos suele ser reducida, por lo que frecuentemente no se consideran explícitamente en los modelos de mejoramiento genético (Hill, Goddard, & Visscher, 2008).

Por su parte, la varianza ambiental (V_E) se puede dividir en componentes asociados a efectos ambientales permanentes (V_{PE}), que influyen de manera consistente en el desempeño del individuo a lo largo de su vida, y efectos ambientales temporales (V_{TE}), responsables de la variación observada entre mediciones repetidas de un mismo carácter. De este modo, la varianza fenotípica total resulta de la suma de las diferentes varianzas genéticas y ambientales, así como de las posibles interacciones entre el genotipo y el ambiente. Para fines de mejora genética, el objetivo primordial es desglosar esta varianza para identificar la proporción heredable y, por tanto, predecible (Falconer & Mackey 1996):

$$\text{Fenotipo} = \text{Genética} + \text{Ambiente} + \text{Interacción GxA}$$

$$V_P = V_G + V_E$$

$$V_P = V_A + V_D + V_{AA} + V_{AD} + V_{DD} + \dots + V_{PE} + V_{TE} + \text{interacción GxA}$$

El objetivo del mejoramiento genético es modificar el promedio poblacional de una característica a través de las generaciones mediante la selección y reproducción de individuos superiores. Sin embargo, no todos los componentes

que contribuyen al fenotipo son heredables de forma predecible. Los efectos ambientales no se transmiten entre generaciones y los efectos genéticos no aditivos, como la dominancia y la epistasis, dependen de combinaciones específicas de alelos, las cuales se ven afectadas por procesos estocásticos durante la meiosis, como la segregación independiente, la recombinación y el entrecruzamiento (Falconer & Mackay, 1996; Hill & Weir, 2011).

En contraste, los efectos genéticos aditivos representan la contribución promedio de los alelos y constituyen el principal componente heredable de interés en el mejoramiento genético. En este contexto, la heredabilidad, en sentido estricto, se define como la proporción de la varianza fenotípica atribuible a la varianza genética aditiva ($\frac{V_A}{V_P}$), y permite inferir el grado en que el desempeño fenotípico de un individuo refleja su valor genético aditivo (Falconer & Mackey, 1996).

Adicionalmente, en características medidas repetidamente a lo largo del tiempo, como la producción de leche o ciertas características fisiológicas, se estima la repetibilidad, la cual representa la proporción de la varianza fenotípica debida a efectos genéticos y ambientales permanentes ($\frac{V_G + V_{PE}}{V_P}$). La variación restante entre las mediciones se atribuye principalmente a efectos ambientales temporales. En situaciones donde la varianza de ambiente permanente es reducida, la repetibilidad tiende a aproximarse al valor máximo que puede alcanzar la heredabilidad en el sentido amplio ($\frac{V_G}{V_P}$).

Entre todos los componentes, la varianza genética aditiva es la más relevante en la selección como herramienta del mejoramiento genético. Como señalan Falconer y Mackay (1996), la varianza aditiva es la principal determinante de las propiedades genéticas de la población y de la respuesta de esta a la selección. Esto se debe a que los efectos aditivos de los genes son los únicos que se transmiten de padres a hijos de manera predecible, a diferencia de la dominancia o la epistasis, que pueden perderse durante la meiosis.

En la práctica, los análisis de componentes de varianza se realizan estimando únicamente aquellos componentes que pueden identificarse a partir de la información disponible, mientras que los efectos no modelados se agrupan dentro de la varianza residual (V_R).

2.4.2 Limitaciones del pedigrí

Las estimaciones de componentes de varianza y parámetros genéticos en el mejoramiento animal se han basado en la matriz de relaciones genéticas aditivas (A), que utiliza información de pedigrí para calcular la probabilidad de que dos parientes compartan alelos idénticos por descendencia (IBD) (Visscher et al., 2006).

Si bien el uso del pedigrí ha permitido avances sustanciales en la evaluación genética, este enfoque presenta limitaciones inherentes que afectan la precisión de las estimaciones, especialmente en características complejas y considerablemente influidas por el ambiente, como las de adaptación (Mawass & Milot, 2025; Visscher et al., 2006). Una de las principales limitaciones de los enfoques en pedigrí es que la matriz A describe relaciones esperadas, pero no refleja la variabilidad real en la proporción de genoma compartido entre individuos debido al muestreo mendeliano (Hill & Weir, 2011; Visscher et al., 2006). En consecuencia, individuos con el mismo grado de parentesco pueden diferir considerablemente en su similitud genética real, la cual no puede estimarse únicamente mediante información genealógica. Ignorar esta variación real limita la precisión de las evaluaciones genéticas y la partición de la varianza. Además, la calidad del pedigrí influye directamente en la exactitud de las evaluaciones genéticas (Pardo et al., 2024).

Otra restricción relevante del enfoque basado en pedigrí es su limitación para capturar información genómica a nivel de locus. La matriz A asume que todos los loci contribuyen de manera homogénea a la relación genética entre individuos, sin considerar diferencias en frecuencia alélica, desequilibrio de ligamiento, ni regiones genómicas con efectos diferenciales sobre la característica de interés

(Druet & Legarra, 2020; Forneris et al., 2016; Wang, Misztal, & Legarra, 2014). Esto resulta particularmente limitante en características con arquitectura genética altamente poligénica, en las que múltiples regiones del genoma contribuyen de manera acumulativa a la variación fenotípica (Goddard & Hayes, 2009).

En el contexto de las características de adaptación, estas limitaciones se acentúan debido a la baja heredabilidad y a la posible interacción genotipo x ambiente que se asocia con estas (Rauw & Gomez-Raya, 2015). Bajo estas condiciones, el uso exclusivo de información de pedigrí puede conducir a una subestimación de la varianza genética aditiva y a una reducción de la precisión en la predicción de valores genéticos, lo que afecta la eficiencia de los programas de selección (Pardo et al., 2024).

2.4.3 Integración genómica mediante ssGBLUP

La implementación de información genómica ha permitido transitar de estimaciones basadas en el promedio de parentesco esperado hacia el uso de medidas directas de la proporción del genoma compartido, mediante la construcción de matrices de relación genómica (G) a partir de marcadores moleculares, como los SNP (Meuwissen, Hayes, & Goddard, 2001; VanRaden, 2008).

No obstante, en poblaciones reales de ganado, solo una fracción de los animales suele estar genotipada, mientras que la mayor parte de la información fenotípica y genealógica corresponde a individuos no genotipados (Christensen & Lund, 2010). Para mitigar problemas de sesgo e información incompleta, se desarrollaron métodos de un solo paso (*single-step*), como el ssGBLUP, que integra simultáneamente el pedigrí, los fenotipos y los genotipos en una matriz de parentesco aumentada (H) (Legarra, Aguilar, & Misztal, 2009; Legarra, Christensen, Aguilar, & Misztal, 2014; Misztal, Legarra, & Aguilar, 2009).

La matriz H combina la información genómica y genealógica de manera consistente, garantizando la compatibilidad entre ambas fuentes y permitiendo estimar simultáneamente los componentes de varianza. La extensión del modelo

a escenarios con animales no genotipados ha sido formalmente demostrada, mostrando que la integración genómica mejora la precisión de las predicciones, sin introducir sesgos adicionales cuando las suposiciones del modelo se cumplen (Aguilar et al., 2010; Legarra et al., 2014).

2.5 Literatura citada

- Aguilar, I., Misztal, I., Johnson, D. L., Legarra, A., Tsuruta, S., & Lawlor, T. J. (2010). A unified approach to utilize phenotypic, full pedigree, and genomic information for genetic evaluation of Holstein final score. *Journal of Dairy Science*, 93(2), 743–752. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2730>
- Aguilar, I., Tsuruta, S., Masuda, Y., Lourenco, D. A. L., Legarra, A., & Misztal, I. (2018). BLUPF90 suite of programs for animal breeding with focus on genomics. Proceedings of the 11th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production (p. 751). Auckland, New Zealand, February 11–16.
- Ahmed M., M. M., & El-Amin, A. I. (1997). Effect of hot dry summer tropical climate on forage intake and milk yield in Holstein-Friesian and indigenous Zebu cows in Sudan. *Journal of Arid Environments*, 35(4), 737-746. <https://doi.org/10.1006/jare.1996.0181>
- Albert, F. W., & Kruglyak, L. (2015). The role of regulatory variation in complex traits and disease. *Nature Reviews Genetics*, 16, 197–212. <https://doi.org/10.1038/nrg3891>
- Alencar, M. M, Fraga, A. B., & da Silva, A. M. (2005). Adaptação de genótipos a ambientes tropicais: resistência à mosca-dos-chifres (*Haematobia irritans*, Linnaeus) e ao carrapato (*Boophilus microplus*, Canestrini) em diferentes genótipos bovinos. *Agrociencia*, 1(2), 579–585.
- Amundson, J. L., Mader, T. L., Rasby, R. J., & Hu, Q. S. (2006). Environmental effects on pregnancy rate in beef cattle. *Journal of Animal Science*, 84(12), 3415–3420. <https://doi.org/10.2527/jas.2005-611>
- Anderson, C. A., Pettersson, F. H., Clarke, G. M., Cardon, L. R., Morris, A. P., & Zondervan, K. T. (2010). Data quality control in genetic case–control association studies. *Nature Protocols*, 5(9), 1564–1573. <https://doi.org/10.1038/nprot.2010.116>
- Archana, P. R., Aleena, J., Pragna, P., Vidya, M. K., Niyas A., P. A., Bagath, M., ..., & Bhatta, R. (2017). Role of heat shock proteins in livestock adaptation to heat stress. *Journal of Dairy, Veterinary & Animal Research*, 5(1), 13–19. <https://doi.org/10.15406/jdvar.2017.05.00127>
- Archimède, H., Bastianelli, D., Boval, M., Tran, G., & Sauvant, D. (2011). Ressources tropicales: Disponibilité et valeur alimentaire. *INRA Productions Animales*, 24(1), 23–40.

- Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Romosinuano y Lechero Tropical. (s.f.). *Criollo Lechero Tropical*. Disponible en: <https://www.amcrolet.com/criollo-lechero-tropical-mexicano/>. Consultada en diciembre de 2025.
- Bagath, M., Krishnan, G., Devaraj, C., Rashamol, V. P., Pragna, P., Lees, A. M., & Sejian, V. (2019). The impact of heat stress on the immune system in dairy cattle: A review. *Research in Veterinary Science*, 126, 94–102. <https://doi.org/10.1016/j.rvsc.2019.08.011>
- Bhati, M., Mapel, X. M., Lloret-Villas, A., & Pausch, H. (2023). Structural variants and short tandem repeats impact gene expression and splicing in bovine testis tissue. *Genetics*, 225(3), iyad161, <https://doi.org/10.1093/genetics/iyad161>
- Becerril P., C. M., & Rosendo P., A. (2015). La raza Criolla Lechero Tropical de México. In Perezgrovas G. R. A., & de la Torre S. F. (Eds.), *Los bovinos Criollos de México, historia, caracterización y perspectivas* (pp. 309–349). Chiapas, México: Universidad Autónoma de Chiapas.
- Bernabucci, U., Lacetera, N., Baumgard, L. H., Rhoads, R. P., Ronchi, B., & Nardone, A. (2010). Metabolic and hormonal acclimation to heat stress in domesticated ruminants. *Animal*, 4 (7), 1167–1183. <https://doi.org/10.1017/S175173111000090X>
- Bilotto, F., Harrison, M. T., Vibart, R., Mackay, A., Christie-Whitehead, K. M., Ferreira, C. S. S., ..., & Chang, J. (2024). Towards resilient, inclusive, sustainable livestock farming systems. *Trends in Food Science & Technology*, 152, 104668. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2024.104668>
- Binsiya, T. K., Sejian, V., Bagath, M., Krishnan, G., Hyder, I., Manimaran, A., ..., & Bhatta, R. (2017). Significance of hypothalamic-pituitary-adrenal axis to adapt to climate change in livestock. *International Research Journal of Agricultural and Food Sciences*, 2(1), 1–20.
- Blanco G., E. (2013). *Genómica computacional*. Barcelona: Editorial UOC.
- Blasco M., A. (2021). *Mejora genética animal*. Madrid: Editorial Síntesis.
- Boval, M., Edouard, N., & Sauvant, D. (2015). A meta-analysis of nutrient intake, feed efficiency and performance in cattle grazing on tropical grasslands. *Animal*, 9 (6), 973–982. <https://doi.org/10.1017/S1751731114003279>
- Cambridge Dictionary. (s.f.). Adaptation. In Cambridge University. Consultada en: <https://dictionary.cambridge.org/es/diccionario/inglesespanol/adaptation?q=Adaptation>
- Carabaño, M. J., Ramón, M., Menéndez-Buxadera, Molina, A., & Díaz, C. (2019). Selecting for heat tolerance. *Animal Frontiers*, 9(1), 62–68. <https://doi.org/10.1093/af/vfy033>
- Castrejón P., F. A., Corona G., L., Rosiles M., R., Martínez P., P., Lorenzana M., A. V., Arzate V., L. G., ...& Carrillo P., S. (2021). *Características*

nutrimentales de gramíneas, leguminosas y algunas arbóreas forrajeras del trópico mexicano: fracciones de proteína (A, B1, B2, B3 y C), carbohidratos, digestibilidad in vitro, elementos minerales y aporte de energía. México: Universidad Nacional Autónoma de México.

- Charlier, J., Williams, D. J., Ravinet, N., & Claerebout, E. (2023). To treat or not to treat: Diagnostic thresholds in subclinical helminth infections of cattle. *Trends in Parasitology*, 39(2), 139–151. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2022.11.014>
- Christensen, O. F., & Lund, M. S. (2010). Genomic prediction when some animals are not genotyped. *Genetics Selection Evolution*, 42(2). <https://doi.org/10.1186/1297-9686-42-2>
- Collier, R. J., Dahl, G. E., & VanBaale, M. J. (2006). Major advances associated with environmental effects on dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 89(4), 1244–1253. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(06\)72193-2](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(06)72193-2)
- Collier, R. J., Laun, W. H., Rungruang, S., & Zimbleman, R. B. (2012). *Quantifying heat stress and its impact on metabolism and performance*. Proceedings of the Florida Ruminant Nutrition Symposium. University of Florida, Gainesville, Florida, USA, pp. 74–83. 31 de enero-01 de febrero de 2012.
- Colombi, D., Perini, F., Bettini, S., Mastrangelo, S., Abeni, F., Conte, G., Marletta, D., Cassandro, M., Bernabucci, U., Ciampolini, R., & Lasagna, E. (2024). Genomic responses to climatic challenges in beef cattle: A review. *Animal Genetics*, 55(6), 854–870. <https://doi.org/10.1111/age.13474>
- Cooke, R. F., Daigle, C. L., Moriel, P., Smith, S. B., Tedeschi, L. O., & Vendramini, J. M. B. (2020). Cattle adapted to tropical and subtropical environments: social, nutritional, and carcass quality considerations. *Journal of Animal Science*, 98(2), 1–20. <https://doi.org/10.1093/jas/skaa014>
- Cottrell, R. S., Nash, K. L., Halpern, B. S., Remenyi, T. A., Corney, S. P., Fleming, A., ..., & Blanchard, J. L. (2019). Food production shocks across land and sea. *Nature Sustainability*, 2, 130–137. <https://doi.org/10.1038/s41893-018-0210-1>
- De Alba M., J. (1987). Criollo cattle of Latin America. In Hodges J. (Ed.), *Animal genetics resources, strategies for improved use and conservation* (pp. 17–39). Rome: FAO.
- De Alba M., J. (2011). *El libro de los bovinos criollos de América*. México: BBA.
- Daetwyler, H. D., Capitan, A., Pausch, H., Stothard, P., van Binsbergen, R., Brøndum, R. F., ..., & Hayes, B. J. (2014). Whole-genome sequencing of 234 bulls facilitates mapping of monogenic and complex traits in cattle. *Nature Genetics*, 46, 858–865. <https://doi.org/10.1038/ng.3034>
- Domínguez A., J. L., Rodríguez V., R. I., & Honhold, N. (1993). Epizootiología de los parásitos gastrointestinales en bovinos del estado de Yucatán. *Veterinaria México*, 24(3), 189–193.

- Druet, T., & Legarra, A. (2020). Theoretical and empirical comparisons of expected and realized relationships for the X-chromosome. *Genetics Selection Evolution*, 52(50). <https://doi.org/10.1186/s12711-020-00570-6>
- Durrant, R., & Ward, T. (2011). Evolutionary explanations in the social and behavioral sciences: Introduction and overview. *Aggression and Violent Behavior*, 16, 361–370. <https://doi.org/10.1016/j.avb.2011.02.010>
- Encalada-Mena, L. A., Corbala-Bermejo, J. A., Vargas-Magaña, J. J., García-Ramírez, M. J., Uicab-Brito, L., & del Río-Rodríguez, J. (2009). Prevalencia de nematodos gastroentéricos de becerros en sistemas de doble propósito del municipio de Escárcega, Campeche, México. *Agrociencia*, 43, 569–576.
- Falconer, D. S., & Mackay, T. F. C. (1996). Introduction to quantitative genetics (4th ed.). Harlow: Pearson.
- FAO: Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2004). *Guidelines resistance management and integrated parasite control in ruminants*. Animal Production and Health Division, Agriculture Department, Rome. Disponible en: <https://openknowledge.fao.org/server/api/core/bitstreams/8efa816b-a7d5-4667-8c33-777fd35bc13b/content>. Consultada en mayo de 2025.
- FAO. (2015). The Second Report on the State of the World's Animal Genetic Resources for Food and Agriculture, edited by B.D. Scherf & D. Pilling. FAO Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture Assessments. Rome. Disponible en: <https://openknowledge.fao.org/server/api/core/bitstreams/464ecee6-d55c-407d-93bb-e9890ee88058/content>. Consultada en diciembre de 2025.
- FAO. (2021). *Climate-smart livestock production. A practical guide for Asia and the Pacific region*. Bangkok. <https://doi.org/10.4060/cb3170en>. Consultada en febrero de 2025.
- FAO. (2024). *Repercusiones de los desastres en la agricultura y la seguridad alimentaria 2023: evitar y reducir las pérdidas mediante la inversión en la resiliencia*. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, Roma. <https://doi.org/10.4060/cc7900es>. Consultada en enero de 2025.
- Fernández-Figueroa, A., Arieta-Román, R., Graillet-Juárez, E., Romero-Salas, D., Romero-Figueroa, M., & Felipe-Ángel, I. (2015). Prevalence nematode gastroenteric of double purpose cattle ranch of Hidalgotitlan Veracruz, Mexico. *Abanico Veterinario*, 5(2), 13–18.
- Forneris, N. S., Steibel, J. P., Legarra, A., Vitezica, Z. G., Bates, R. O., Ernst, C. W., Basso, A. L., & Cantet, R. J. (2016). A comparison of methods to estimate genomic relationships using pedigree and markers in livestock populations. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 133(6), 452–462. <https://doi.org/10.1111/jbg.12217>

- Frisch, J. E., & O'Neill, C. J. (2010). Evaluación comparativa de razas de ganado vacuno de origen africano, europeo e indio. 2. Resistencia a garrapatas y nematodos gastrointestinales del ganado. *Animal Science*, 67(1), 39–48. <https://doi.org/10.1017/S1357729800009772>
- Galal, S., & Boyazoglu, J. (2001). *Animal genetic resources information*. Rome: FAO.
- Ganaie, A. H., Shanker, G., Bumla, N. A., Ghasura, R. S., Mir, N. A., Wani, S. A., & Dudhatra, G. B. (2013). Biochemical and physiological changes during thermal stress in bovines. *Journal of Veterinary Science & Technology*, 4: 126. <https://doi/10.4172/2157-7579.1000126>
- García, E. (1988). *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen para Adaptarlo a las Condiciones de la República Mexicana*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 246 p.
- García A., E. (2004). *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen* (5ª ed.). México: Serie Libros.
- Ginja, C., Gama, L.T., Cortés, O., Martin B., I., Vega-Pla, J. L., Penedo, C., ..., & Martinez A. (2019). The genetic ancestry of American Creole cattle inferred from uniparental and autosomal genetic markers. *Scientific Reports*, 9, 11486. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47636-0>
- Goddard, M. E., & Hayes, B. J. (2009). Mapping genes for complex traits in domestic animals and their use in breeding programmes. *Nature Reviews Genetics*, 10, 381–391. <https://doi.org/10.1038/nrg2575>
- Godde, C. M., Mason-D'Croz, D., Mayberry, D. E., Thornton, P. K., & Herrero, M. (2021). Impacts of climate change on the livestock food supply chain: A review of the evidence. *Global Food Security*, 28, 100488. <https://doi.org/10.1016/j.gfs.2020.100488>
- González-Garduño, R., Hernández-Hernández, J. C., Torres-Hernández, G., & Ortiz-Pérez, D. O. (2019). Comportamiento hematológico de bovinos infectados por trematodos en un clima cálido húmedo de México. *Pastos y Forrajes*, 42(3), 0864–0394.
- Hansen, J., & Perry, B. (1994). *Helminth parasites of ruminants*. FAO. Disponible en: <https://openknowledge.fao.org/server/api/core/bitstreams/9a997998-4309-48c6-b250-cd652d8a92d0/content/x5492e00.htm#Contents>. Consultada en mayo de 2025.
- Hernández C., M. E., Ordoñez D., M. J., & Giménez de A., J. (2018). Análisis comparativo de dos sistemas de clasificación bioclimática aplicados en México. *Investigaciones Geográficas*, (95), 2448-7279. <https://doi.org/10.14350/riq.57451>
- Hernando, G., Turani, O., Rodriguez A., N., Pulido C., A., & Bouzat, C. (2025). Unraveling anthelmintic targets and mechanisms of action of transcinnamaldehyde from cinnamon essential oil. *Scientific Reports*, 15, 5422. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-89883-4>

- Hidosa, D., & Guyo, M. (2017). Climate change effects on livestock feed resources: A review. *Journal of Fisheries & Livestock Production*, 5(4), 259. <https://doi.org/10.4172/23322608.1000259>
- Hill, W. G., Goddard, M. E., & Visscher, P. M. (2008). Data and theory point to mainly additive genetic variance for complex traits. *Plos Genetics*, 4(2), e1000008. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000008>
- Hill, W. G., & Weir, B. S. (2011). Variation in actual relationship as a consequence of Mendelian sampling and linkage. *Genetics Research*, 93(1), 47–64. <https://doi.org/10.1017/S0016672310000480>
- Hillman, P. E. (2009). Chapter 2: Thermoregulatory Physiology. In DeShazer J. A. (Ed.), *Livestock Energetics and Thermal Environmental Management*, (pp. 23–48). St. Joseph, Mich.: ASABE.
- Hoffmann, A., & Sgrò, C. (2011). Cambio climático y adaptación evolutiva. *Nature*, 470, 479–485. <https://doi.org/10.1038/nature09670>
- Ico-Gómez, R., González-Garduño, R., Ortiz-Pérez, D., Mosqueda-Gualito, J. J., Flores-Santiago, E. J., Sosa-Pérez, G., & Salazar-Tapia, A. A. (2021). Assessment of anthelmintic effectiveness to control *Fasciola hepatica* and paramphistome mixed infection in cattle in the humid tropics of Mexico. *Parasitology*, 1–9. <https://doi.org/10.1017/S0031182021001153>
- Jacob, S. S., Sengupta, P. P., Paramanandham, K., Suresh, K. P., Chamuah, J. K., Rudramurthy, G. R., & Roy, P. (2020). Bovine babesiosis: An insight into the global perspective on the disease distribution by systematic review and meta-analysis. *Veterinary Parasitology*, 283, 109136. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2020.109136>
- Jasso-Díaz, G., Torres-Hernández, G., Zamilpa, A., Becerril P., C. M., Ramírez-Bribiesca, J. E., Hernández-Mendo, O., Sánchez-Arroyo, H., González-Cortazar, M., & Mendoza G., P. (2017). *In vitro* assessment of *Argemone Mexicana*, *Taraxacum officinale*, *Ruta chalepensis* and *Tagetes filifolia* against *Haemonchus contortus* nematode eggs and infective (L3) larvae. *Microbial Pathogenesis*, 109, 162-168.
- Jayasinghe, P., Ramilan, T., Donaghy, D. J., Pembleton, K. G., & Barber, D. G. (2022). Comparison of nutritive values of tropical pasture species grown in different environments, and implications for livestock methane production: A meta-analysis. *Animals*, 12, 1806. <https://doi.org/10.3390/ani12141806>
- Jilo, D. D., Abebe, B. K., Wang, J., Guo, J., Li, A., & Zan, L. (2024). Long non-coding RNA (LncRNA) and epigenetic factors: Their role in regulating the adipocytes in bovine. *Frontiers in Genetics*, 15, 1405588. <https://doi.org/10.3389/fgene.2024.1405588>
- Jiang, Y., Song, H., Gao, H., Zhang, Q., & Ding, X. (2022). Exploring the optimal strategy of imputation from SNP array to whole-genome sequencing data in farm animals. *Frontiers in Genetics*, 13, 963654. <http://doi.org/10.3389/fgene.2022.963654>

- Khan, R. I. N., Sahu, A. R., Malla, W. A., Praharaj, M. R., Hosamani, N., Kumar, S., ..., & Tiwari, A. K. (2021). Systems biology under heat stress in Indian cattle. *Gene*, 805,145908. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2021.145908>
- Khatkar, M. S., Nicholas, F. W., Collins, A. R., Zenger, K. R., Cavanagh, J. A. L., Barris, W., ..., & Raadsma, H. W. (2008). Extent of genome-wide linkage disequilibrium in Australian Holstein-Friesian cattle based on a high-density SNP panel. *BMC Genomics*, 9(1), 187. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-9-187>
- Kivaria, F. M. (2006). Estimated direct economic costs associated with tick-borne diseases on cattle in Tanzania. *Tropical Animal Health and Production*, 38, 291–299. <https://doi.org/10.1007/s11250-006-4181-2>
- Knox, M. R., Besier, R. B., Le Jambre, L. F., Kaplan, R. M., Torres-Acostad, J. F. J., Miller, J., & Sutherland, I. (2012). Novel approaches for the control of helminth parasites of livestock VI: Summary of discussions and conclusions. *Veterinary Parasitology*, 186, 143-149. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2011.11.054>
- Kocan, K. M., de la Fuente, J., Blouin, E. F., Coetzee, J. F., & Ewing, S. A. (2010). The natural history of *Anaplasma marginale*. *Veterinary Parasitology*, 167(2-4), 95–107. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2009.09.012>
- Legarra, A., Aguilar, I., & Misztal, I. (2009). A relationship matrix including full pedigree and genomic information. *Journal of Dairy Science*, 92(9), 4656–4663. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2061>
- Legarra, A., Christensen, O. F., Aguilar, I., & Misztal, I. (2014). Single Step, a general approach for genomic selection. *Livestock Science*, 166, 54–65. <http://dx.doi.org/10.1016/j.livsci.2014.04.029>
- Lemal, P., May, K., König, S., Schroyen, M., & Gengler, N. (2023). From heat stress to disease—immune response and candidate genes involved in cattle thermotolerance. *Journal of Dairy Science*, 106(7), 4471–4488. <https://doi.org/10.3168/jds.2022-22727>
- Lopes, L. B., Kamchen, S. G., Gomes, F. J., Natividade, U., Magalhães, L. M. D., de Paula Pimenta, A., & Araujo, R. N. (2022). Influence of silvopastoral systems on gastrointestinal nematode infection and immune response of Nellore heifers under tropical conditions. *Veterinary Parasitology*, 309, 109765. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2022.109765>
- Martínez-Rocha, R. E., Parra-Bracamonte, G. M., Ramírez-Valverde, R., Núñez-Domínguez, R., & García-Muñiz, J. G. (2024). Diversity and population structure of Criollo Lechero Tropical and Romosinuano cattle breeds in Mexico. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 37(3), 123–134. <https://doi.org/10.17533/udea.rccp.v37n3a2>
- Maia, A. S. C., Da Silva, R. G., & Loureiro, C. M. B. (2008). Latent heat loss of Holstein cows in a tropical environment: A prediction model. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 37(10), 1837-1843.

- Mawass, W., & Milot, E. (2025). Assessing the impact of pedigree attributes on the validity of quantitative genetic parameter estimates. *Journal of Evolutionary Biology*, 38(4), 439–456. <https://doi.org/10.1093/jeb/voaf010>
- Mehmood, K., Zhang, H., Sabir, A. J., Abbas, R. Z., Ijaz, M., Durrani, A. Z., ..., & Li, J. (2017). A review on epidemiology, global prevalence and economical losses of fasciolosis in ruminants. *Microbial Pathogenesis*, 109, 253–262. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2017.06.006>
- Meuwissen, T. H. E., Hayes, B. J., & Goddard, M. E. (2001). Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, 157(4), 1819–1829. <https://doi.org/10.1093/genetics/157.4.1819>
- Meuwissen, T. (2009). Genetic management of small populations: A review. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section A — Animal Science*, 59(2), 71–79. <https://doi.org/10.1080/09064700903118148>
- Mishra, S. R. (2021). Behavioural, physiological, neuro-endocrine and molecular responses of cattle against heat stress: An updated review. *Tropical Animal Health and Production*, 53, 400. <https://doi.org/10.1007/s11250-021-02790-4>
- Misztal, I., Legarra, A., & Aguilar, I. (2009). Computing procedures for genetic evaluation including phenotypic, full pedigree, and genomic information. *Journal of Dairy Science*, 92(9), 4648–4655. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2064>
- Misztal, I., Wang, H., Aguilar, I., Legarra, A., Tsuruta, S., Lourenco, D. A. L., ..., & Fernando, R. (2014). GWAS using ssGBLUP. Proceedings of the 10th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Vancouver, Canada, August 17-22.
- Mlay, P. S., Pereka, A., PHIRI, E. C., Balthazary, S., Igusti, J., Hvelplund, T., Weisbjerg, M. R., & Madsen, J. (2006). Feed value of selected tropical grasses, legumes and concentrates. *Veterinarski Archiv*, 76(1), 53–63.
- Morrison, S. F., & Nakamura, K. (2019). Central mechanisms for thermoregulation. *Annual Review of Physiology*, 81, 285–308. <https://doi.org/10.1146/annurev-physiol-020518-114546>
- Muñoz-González, J. C., Huerta-Bravo, M., Lara B., A., Rangel S., R., & de la Rosa A., J. L. (2016). Producción y calidad nutrimental de forrajes en condiciones del trópico húmedo de México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 16, 3315–3327.
- NCBI Datasets. (2023). Bos taurus (cattle), assembly ARS-UCD2.0 (GCF_002263795.3) [Genomic database]. National Center for Biotechnology Information (NCBI). Disponible en: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_002263795.3/. Consultada en diciembre de 2025.
- Nussbaum, R. L., McInnes, R. R., & Willard, H. F. (2008). *Genética en medicina* (7ª ed.). España: Elsevier.

- Núñez-Domínguez, R., Ramírez-Valverde, R., Saavedra-Jiménez, L. A., & García-Muñiz, J. G. (2016). Adaptability of criollo's genetic resources, as a base to meet animal production challenges. *Archivos de Zootecnia*, 65 (251), 461–468.
- Núñez D., R.; Ramírez V., R., & García M., J. G. (2015). *Situación y perspectivas de los bovinos criollos en México*. En: Perezgrovas G., R. A., & de la Torre S., F. (Ed.), *Los bovinos Criollos de México, historia, caracterización y perspectivas*. (pp. 87-121). México: Universidad Autónoma de Chiapas.
- NHGRI: National Human Genome Research Institute. (2019). *Genome*. Genome.gov. Disponible en: <https://www.genome.gov/es/genetics-glossary/Genoma>. Consultada en diciembre de 2025.
- NRC: National Research Council. (1981). *Effect of Environment on Nutrient Requirements of Domestic Animals*. Washington, DC: The National Academies Press. <https://doi.org/10.17226/4963>
- Oke, O. E., Uyanga, V. A., Iyasere, O. S., Oke, F. O., Majekodunmi, B. C., Logunleko, M. O., ..., & Onagbesan, O. M. (2021). Environmental stress and livestock productivity in hot-humid tropics: Alleviation and future perspectives. *Journal of Thermal Biology*, 100, 103077. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2021.103077>
- Oliveira, C. P., Sousa, F. C., Silva, A. L. D., Schultz, É. B., Valderrama L., R. I., & Souza, P. A. R. (2025). Heat stress in dairy cows: Impacts, identification, and mitigation strategies - A review. *Animals*, 15(2), 249. <https://doi.org/10.3390/ani15020249>
- Ominski, K. H., Kennedy, A. D., Wittenberg, K. M., & Moshtaghi Nia, S. A. (2002). Physiological and production responses to feeding schedule in lactating dairy cows exposed to short-term, moderate heat stress. *Journal of Dairy Science*, 85(4), 730–737. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(02\)74130-1](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(02)74130-1)
- Ortega M., M. F. (2021). *Resistencia genética a Rhipicephalus (boophilus) microplus en bovinos de raza Criollo Argentino*. (Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de La Plata, Tucumán, Argentina). Consultada en <https://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/130633>. Consultada en mayo de 2025.
- Pardo, A. M., Legarra, A., Vitezica, Z. G., Forneris, N. S., Maizon, D. O., & Munilla, S. (2024). On the ability of the LR method to detect bias when there is pedigree misspecification and lack of connectedness. *Genetics Selection Evolution*, 56(74). <https://doi.org/10.1186/s12711-024-00943-1>
- Pérez L., A. A., Mitchell, R. D., & Watson, D. W. (2020). Ectoparasites of cattle. *Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice*, 36(1), 173–185. <https://doi.org/10.1016/j.cvfa.2019.12.004>

- Perezgrovas G., R. A., & de la Torre S., F. (2015). *Los bovinos Criollos de México, historia, caracterización y perspectivas*. Chiapas, México: Universidad Autónoma de Chiapas.
- Pinilla, J. C., Flórez, P., Sierra, M., Morales, E., Sierra, R., Vásquez, M. C., ..., & Ortiz, D. (2018). Prevalencia del parasitismo gastrointestinal en bovinos del Departamento Cesar, Colombia. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 29(1), 278–287. <http://dx.doi.org/10.15381/rivep.v29i1.14202>
- Porto-Neto, L. R., Reverter, A., Prayaga, K. C., F. Chan, E. K., Johnston, D. J., Hawken, R. J., Fordyce, G., Garcia, J. F., Sonstegard, T. S., Bolormaa, S., Goddard, M. E., Burrow, H. M., Henshall, J. M., Lehnert, S. A., & Barendse, W. (2014). The genetic architecture of climatic adaptation of tropical cattle. *Plos One*, 9(11), e113284. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113284>
- Porto-Neto, L. R., Sonstegard, T. S., Liu, G. E., Bickhart, D. M., Da Silva, M. V., Machado, M. A., ..., & Van Tassell, C. P. (2013). Genomic divergence of zebu and taurine cattle identified through high-density SNP genotyping. *BMC Genomics*, 14(1), 876. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-876>
- Purcell, S., Neale, B., Todd-Brown, K., Thomas, L., Ferreira, M. A., Bender, D., Maller, J., ..., & Sham, P. C. (2007). PLINK: A tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *The American Journal of Human Genetics*, 81(3), 559–575. <https://doi.org/10.1086/519795>
- Quesada P., V. M. (2025). *Fundamentos de Genómica*. España: Universitat Miguel Hernández.
- Qanbari, S., Pausch, H., Jansen, S., Somel, M., Strom, T. M., Fries, R., Nielsen, R., & Simianer, H. (2014). Classic selective sweeps revealed by massive sequencing in cattle. *Plos Genetics*, 10(2), e1004148. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004148>
- Quiroz V., J. (2007). *Caracterización genética de los bovinos criollos mexicanos y su relación con otras poblaciones bovinas*. (Tesis Doctoral, Universidad de Córdoba, Córdoba, España). Disponible en: <https://share.google/BWjKD1mBBZPuQ32cn>. Consultada en octubre de 2025.
- Quiroz V., J., & Martínez M., A. (2015). Caracterización genética de los bovinos Criollos mexicanos y su relación con otras poblaciones bovinas. In Perezgrovas G. R. A., & de la Torre S. F. (Eds.), *Los bovinos Criollos de México, historia, caracterización y perspectivas* (pp. 309–349). Chiapas, México: Universidad Autónoma de Chiapas.
- Rangel-Ruiz, L. J., Márquez-Izquierdo, R., & Bravo-Nogueira, G. (1999). Bovine fasciolosis in Tabasco, Mexico. *Veterinary Parasitology*, 81(2), 119–127. [https://doi.org/10.1016/S0304-4017\(98\)00152-6](https://doi.org/10.1016/S0304-4017(98)00152-6)

- Rauw, W. M., & Gomez-Raya, L. (2015). Genotype by environment interaction and breeding for robustness in livestock. *Frontiers in Genetics*, 6, 310. <https://doi.org/10.3389/fgene.2015.00310>
- Rejeb, M., Sadraoui, R., Najar, T., & M'rad, M. (2016). A complex interrelationship between rectal temperature and dairy cows' performance under heat stress conditions. *Open Journal of Animal Sciences*, 6(1), 24–30. <https://doi.org/10.4236/ojas.2016.61004>
- Renaudeau, D., Collin, A., Yahav, S., de Basilio, V., Gourdine, J. L., & Collier, R. J. (2012). Adaptation to hot climate and strategies to alleviate heat stress in livestock production. *Animal*, 6(5), 707–728. <https://doi.org/10.1017/S1751731111002448>
- Rhoads, M. L. (2023). Review: Reproductive consequences of whole-body adaptations of dairy cattle to heat stress. *Animal*, 17, 100847. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2023.100847>
- Rhoads, R. P., Baumgard L. H., Suagee, J. K., & Sanders, S. R. (2013). Nutritional interventions to alleviate the negative consequences of heat stress. *Advances in Nutrition*, 4(3), 267–276. <https://doi.org/10.3945/an.112.003376>
- Rivas-Martínez, S., Rivas S., S., & Penas, A. (2011). Worldwide bioclimatic classification system. *Global Geobotany*, 1, 1-634.
- Rodero, A., Delgado, J. V., & Rodero, E. (1992). Primitive Andalusian livestock and their implications in the discovery of America. *Archivos de Zootecnia*, 41(154) 383–400.
- Rodero, E., & Herrera, M. (2000). El concepto de raza. Un enfoque epistemológico. *Archivos de Zootecnia*, 49(186), 5–16.
- Ros-Freixedes, R. (2024). The contribution of whole-genome sequence data to genome-wide association studies in livestock: Outcomes and perspectives. *Livestock Science*, 281, 105430. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2024.105430>
- Salazar, J. J., & Cardozo, A. (1981). Desarrollo del ganado Criollo en América Latina: resumen histórico y distribución actual. In Müller-Haye B., & Gelman J. (Eds.), *Recursos genéticos animales en América Latina*. Roma: FAO.
- Saha, S., & Lachance, S. (2020). Effect of essential oils on cattle gastrointestinal nematodes assessed by egg hatch, larval migration and mortality testing. *Journal of Helminthology*, 94, e111, 1–7. <https://doi.org/10.1017/S0022149X19001081>
- Sahana, G., Cai, Z., Sánchez, M. P., Bouwman, A. C., & Boichard, D. (2023). Good practices in genome-wide association studies to identify candidate sequence variants in dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 106(8), 5218–5241. <https://doi.org/10.3168/jds.2022-22694>

- Sands, B., Giroux, L., Bruce, J., & Darby, H. (2024). Integrated parasite management (IPM) and the pasture ecosystem: Optimizing outcomes for cattle, insect biodiversity, and soil health. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 368, 109022. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2024.109022>
- Santellano-Estrada, E., Becerril-Pérez, C. M., Mei-Chang, Y., Gianola, D., Torres-Hernández, G., Ramírez-Valverde, R., Domínguez-Viveros, J., & Rosendo-Ponce, A. (2011). Caracterización de la lactancia y evaluación genética del ganado criollo lechero tropical utilizando un modelo de regresión aleatoria. *Agrociencia*, 45(2), 165–175.
- Sarubbi, J., Martínez-Burnes, J., Ghezzi, M. D., Olmos-Hernández, A., Lendez, P. A., Ceriani, M. C., & Hernández-Avalos, I. (2024). Neuromodulación hipotalámica y control de la temperatura superficial dérmica del ganado durante la hipertermia. *Animals*, 14 (12), 1745. <https://doi.org/10.3390/ani14121745>
- Sejian, V., Bhatta, R., Gaughan, J. B., Dunshea, F. R., & Lacetera, N. (2018). Review: Adaptation of animals to heat stress. *Animal*, 12(52), s431-s444. <https://doi.org/10.1017/S1751731118001945>
- Shirley, A. K., Thomson, P. C., Chlingaryan, A., & Clark, C. E. F. (2024). Review: Ruminant heat-stress terminology. *Animal*, 18, 101267. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2024.101267>
- Sierra, C. A. (2019). Indicadores de bienestar en bovinos del trópico: una visión desde el estrés y el eje hipotalámico-pituitario-adrenal. *Revista Veterinaria*, 30(2), 101–114. <https://doi.org/10.30972/vet.3024143>
- Sosa-Montes, E., Alejos-de la Fuente, J. I., Pro-Martínez, A., González-Cerón, F., Enríque-Quiroz, J. F., & Torres-Cardona, M. G. (2020). Composición química y digestibilidad de cuatro leguminosas tropicales mexicanas. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 24, 211–220.
- Strachan, T., Goodship, J., & Chinnery, P. (2015). Genetics and genomics in medicine. New York: Garland Science.
- Štrbac, F., Krnjajić, S., Ratajac, R., Rinaldi, L., Musella, V., Castagna, F., ..., & Bosco, A. (2025). Anthelmintic activity of winter savory (*Satureja montana* L.) essential oil against gastrointestinal nematodes of sheep. *BMC Veterinary Research*, 21, 405. <https://doi.org/10.1186/s12917-025-04771-3>
- Štrbac, F., Krnjajić, S., Stojanović, D., Ratajac, R., Simin, N., Orčić, D., ..., & Bosco, A. (2023). *In vitro* and *in vivo* anthelmintic efficacy of peppermint (*Mentha x piperita* L.) essential oil against gastrointestinal nematodes of sheep. *Frontiers in Veterinary Science*, 10, 1232570. <https://doi.org/10.3389/fvets.2023.1232570>
- Strydom, T., Lavan, R. P., Torres, S., & Heaney, K. (2023). The economic impact of parasitism from nematodes, trematodes and ticks on beef cattle production. *Animals*, 13, 1599. <https://doi.org/10.3390/ani13101599>

- Suravajhala, P., Kogelman, A. L. J., & Kadarmideen, H. N. (2016). Multi-omic data integration and analysis using systems genomics approaches: Methods and applications in animal production, health and welfare. *Genetics Selection Evolution*, 48(38), 1–14. <https://doi.org/10.1186/s12711-016-0217-x>
- Tansey, E. A., & Johnson, C. D. (2015). Recent advances in thermoregulation. *Advances in Physiology Education*, 39(3), 139–148. <https://doi.org/10.1152/advan.00126.2014>
- The Bovine HapMap Consortium. (2009). Genome-wide survey of SNP variation uncovers the genetic structure of cattle breeds. *Science*, 324, 528–532. <https://doi.org/10.1126/science.1167936>
- Ulloa-Arvizu, R., Gayosso-Vázquez, A., Ramos-Kuri, M., Estrada, F. J., Montaña, M., & Alonso, R. A. (2008). Genetic analysis of Mexican Criollo cattle populations. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 125, 351–359. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.2008.00735.x>
- Valente L., E. E., Chizzotti, M. L., de Oliveira, C. V., Galvão, M. C., Domingues, S. S., de Castro R., A., & Ladeira, M. M. (2015). Intake, physiological parameters and behavior of Angus and Nellore bulls subjected to heat stress. *Semina: Ciências Agrárias*, 36(6), 4565–4574. <https://doi.org/10.5433/1679-0359.2015v36n6Supl2p4565>
- VanRaden, P. M. (2008). Efficient methods to compute genomic predictions. *Journal of Dairy Science*, 91(11), 4414–23. <https://doi.org/10.3168/jds.2007-0980>
- Van Vleck, L.D. (1993). Variance of prediction error with mixed model equations when relationships are ignored. *Theoretical and Applied Genetics*, **85**, 545–549. <https://doi.org/10.1007/BF00220912>.
- Velichko, A. K., Markova, E. N., Petrova, N. V., Razin, S. V., & Kantidze. (2013). Mechanisms of heat shock response in mammals. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 70, 4229–4241. <https://doi.org/10.1007/s00018-013-1348-7>
- Vieira, R., Louvandini, H., Barcellos, J., Martins, C. F., & McManus, C. (2022). Path and logistic analysis for heat tolerance in adapted breeds of cattle in Brazil. *Livestock Science*, 258, 104888. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2022.104888>
- Villa-Mancera, A., & Reynoso-Palomar, A. (2019). Prevalence, economic assessment, and risk factors of gastrointestinal nematodes infecting herds in tropical, dry and temperate climate regions in Mexico. *Microbial Pathogenesis*, 129, 50–55. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2019.01.043>
- Visscher, P. M., Medland, S. E., Ferreira, M. A. R., Morley, K. I., Zhu, G., Cornes, B. K., ..., & Martin, N. G. (2006) Assumption-free estimation of heritability from genome-wide identity-by-descent sharing between full siblings. *Plos Genetics*, 2(3), e41. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0020041>

- Wadood, A. A., Bordbar, F., & Zhang, X. (2025). Integrating omics approaches in livestock biotechnology: Innovations in production and reproductive efficiency. *Frontiers in Animal Science*, 6, 1551244. <https://doi.org/10.3389/fanim.2025.1551244>
- Wainschtein, P., Zhang, Y., Schwartzentruber, J., Kassam, I., Sidorenko, J., Petko, P. F., ..., & Yengo, L. (2025). Estimation and mapping of the missing heritability of human phenotypes. *Nature* 649, 1219–1227. <https://doi.org/10.1038/s41586-025-09720-6>
- Wang, H., Misztal, I., & Legarra, A. (2014). Differences between genomic-based and pedigree-based relationships in a chicken population, as a function of quality control and pedigree links among individuals. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 131(6), 445–451. <https://doi.org/10.1111/jbg.12109>
- Wang, X., Bjerg, B. S., Choi, C. Y., Zong, C., & Zhang, G. (2018). A review and quantitative assessment of cattle-related thermal indices. *Journal of Thermal Biology*, 77, 24–37. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.08.005>
- West, J. W. (2003). Effects of heat-stress on production in dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 86(6), 2131–2144. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(03\)73803-X](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(03)73803-X)
- Wheelock, J. B., Rhoads, R. P., VanBaale, M. J., Sanders, S. R., & Baumgard, L. H. (2010). Effects of heat stress on energetic metabolism in lactating Holstein cows. *Journal of Dairy Science*, 93(2), 644–655. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2295>
- Wu, M. C., Lee, S., Cai, T., Li, T., Boehnke, M., & Lin, X. (2011). Rare-variant association testing for sequencing data with the sequence kernel association test. *The American Journal of Human Genetics*, 89(1), 82–93. <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2011.05.029>
- Yadav, B., Singh, G., & Wankar, A. (2015). Adaptive capability as indicated by redox status and endocrine responses in crossbred cattle exposed to thermal stress. *Journal of Animal Research*, 5(1), 67–73. <https://doi.org/10.5958/2277-940X.2015.00011.X>
- Zhang, Z., Wang, A., Hu, H., Wang, L., Gong, M., Yang, Q., ..., & Jiang, Y. (2023). The efficient phasing and imputation pipeline of low-coverage whole genome sequencing data using a high-quality and publicly available reference panel in cattle. *Animal Research and One Health*, 1(1), 4–16. <https://doi.org/10.1002/aro2.8>
- Zapata, C. A., Morea, E. G. O., Mora-Motta, D. A., Ojeda, D. M. M., Quiceno-Mayo, E. J., Toro, D. A., & Ortiz-Morea, F. A. (2024). Characterization and seasonal dynamics of tick populations in dairy cattle production systems of Northwestern Colombian Amazon. *Veterinary Sciences*, 11, 244.
- Zimin, A. V., Delcher, A. L., Florea, L., Kelley, D. R., Schatz, M. C., Puiu, ..., & Salzberg, S. L. (2009). A whole-genome assembly of the domestic cow,

Bos taurus. *Genome Biology*, 10(4), R42. <https://doi.org/10.1186/gb-2009-10-4-r42>

3. ANÁLISIS GENÉTICO Y GENÓMICO DE LA LONGITUD DE PELO DE BOVINOS EN AMBIENTES TROPICALES¹

3.1 Resumen

El estrés por calor afecta la productividad y el bienestar de los bovinos en el trópico, y su impacto está aumentando con el cambio climático. La longitud del pelo influye en el intercambio de calor y puede ser un indicador de la capacidad de termorregulación. El fenotipo de pelo slick se ha reportado en algunas poblaciones criollas bovinas. Aunque se han descrito variantes relacionadas con el fenotipo slick, la arquitectura genética de la longitud del pelo en poblaciones criollas adaptadas aún no se comprende por completo. El objetivo de este estudio fue la evaluación genética y genómica de la longitud del pelo en bovinos Romosinuano y Criollo Lechero Tropical. Se genotipificaron 201 bovinos criollos de hatos en climas cálidos del sureste mexicano, utilizando el arreglo GGP Bovine 100k (Neogen®). Un control de calidad para los SNP fue implementado. Muestras de pelo de la región del hombro fueron digitalizadas y medidas a través del tiempo. Los componentes de varianza fueron estimados mediante un modelo animal univariado con efectos permanentes, utilizando el método Single-Step Genomic Best Linear Unbiased Prediction en el programa BLUPF90+. Los dos componentes principales de la estructura genética y la edad del animal fueron considerados como covariables. Para la detección de asociaciones genómicas, se realizó un ssGWAS en BLUPF90 y se aplicó una corrección de Bonferroni con un umbral de significancia de $-\log_{10}(\text{p-value}) > 6.93$ ($\alpha = 0.01$). La heredabilidad (0.39 ± 0.10) y la repetibilidad (0.63 ± 0.03) estimadas confirmaron una base genética factible de selección. El ssGWAS identificó 60 SNP significativos distribuidos en 17 autosomas. Las señales genómicas más relevantes se encontraron en BTA2, BTA5, BTA6, BTA15, BTA19 y BTA20. Las variantes detectadas en el BTA20 ratificaron la relevancia de la región, pero con efecto menor. El control genético de la característica resultó poligénico. La longitud de pelo en bovinos criollos Romosinuano y Criollo Lechero Tropical posee valor adaptativo, y su arquitectura genómica respalda su consideración en programas de conservación y selección para la resiliencia de animales en clima tropical.

Palabras clave: adaptación, bovinos criollos, estudio de asociación del genoma completo, heredabilidad.

¹ Tesis de Maestría en Ciencias en Innovación Ganadera, Posgrado en Producción Animal, Universidad Autónoma Chapingo
Autor: José Gilberto Reyes Bello
Director de Tesis: Ricardo Emmanuel Martínez Rocha

GENETIC AND GENOMIC ANALYSIS OF HAIR LENGTH IN CATTLE IN TROPICAL ENVIRONMENTS²

3.2 Abstract

Heat stress affects cattle productivity and welfare in tropical environments, and its effects are expected to intensify with climate change. Hair length influences heat exchange and can be an indicator of thermoregulatory capacity. The slick hair phenotype has been reported in some Creole cattle populations. Although the slick-hair phenotype has been reported in some Creole cattle populations and several associated variants have been described, the genetic architecture of hair length in locally adapted Creole cattle remains largely uncharacterized. The objective of this study was the genetic and genomic evaluation of hair length in Romosinuano and Tropical Dairy Criollo cattle. A total of 201 animals from herds in southeastern Mexico were genotyped using the GGP Bovine 100k array (Neogen®). Quality control for SNPs was implemented. Hair samples collected from the shoulder region were digitized and measured longitudinally. Variance components were estimated using a univariate animal model with permanent effects, using the single -step genomic best linear unbiased prediction (ssGBLUP) approach in the BLUPF90+ program. The first two principal components of the genetic structure and animal age were included as covariates. Genomic associations were assessed using ssGWAS, with significance established at a Bonferroni-adjusted threshold of $-\log_{10}(P) > 6.93$ ($\alpha=0.01$). Heritability (0.39 ± 0.10) and repeatability (0.63 ± 0.03) estimates indicated that hair length has a moderate genetic basis and could respond effectively to selection. The ssGWAS identified 60 significant SNPs across 17 autosomes, with major signals on BTA2, BTA5, BTA6, BTA15, BTA19, and BTA20. The variants detected on BTA20 ratified the relevance of the region, but with a minor effect. The genetic control of the trait proved to be polygenic. Hair length in Romosinuano and Tropical Dairy Criollo cattle possesses adaptive value, and its genomic architecture supports its consideration in conservation and selection programs for animal resilience in tropical environments.

Keywords: adaptation, creole cattle, genome-wide association studies, heritability.

² Master Thesis in Livestock Innovation, Graduate Program in Animal Production, Universidad Autónoma Chapingo

Author: José Gilberto Reyes Bello

Advisor: Ricardo Emmanuel Martínez Rocha

3.3 Introducción

Los cambios extremos de la temperatura ambiental y la mayor frecuencia de eventos de calor intensifican el estrés térmico en bovinos, con efectos directos sobre la productividad, la salud y el bienestar animal (FAO, 2024; Jongbo et al., 2026; Thornton et al., 2021). Esta problemática es aún más crítica en regiones tropicales y subtropicales, donde las altas temperaturas ambientales son una condición inherente, lo que desafía de manera continua la capacidad del ganado para disipar el calor y mantener la homeotermia (Jongbo et al., 2026). En este contexto, la identificación de individuos con mayor capacidad termorreguladora es prioritaria; no obstante, los indicadores fisiológicos directos de tolerancia al calor son complejos y costosos de medir a gran escala, lo que limita su incorporación sistemática en esquemas de selección (Carabaño, Ramón, Menéndez-Buxadera, Molina, & Díaz, 2019; Cheruiyot, Haile-Mariam, Cocks, & Pryce, 2022). Por ello, resulta necesario evaluar criterios indirectos que sean más fáciles de medir y relacionados genéticamente con su capacidad termoreguladora.

La longitud del pelo es una característica de particular interés porque influye en la impedancia al flujo térmico entre la superficie corporal y el ambiente (Gebremedhin, Fonseca, & Maia, 2023; Olson, Lucena, Chase, & Hammond, 2003). Además, su registro accesible, lo convierte en un fenotipo potencialmente útil para mejorar la resiliencia climática mediante la selección. La longitud del pelo no es una característica estática, su expresión es estacional y sensible al fotoperiodo (Durbin et al., 2024). Por ello, su evaluación mediante mediciones repetidas permite distinguir con mayor precisión entre la variación ambiental temporal y las diferencias consistentes entre individuos, lo que puede mejorar la estimación de parámetros genéticos.

La longitud del pelo y otras características morfológicas del pelaje muestran variación genética aprovechable para la selección (Durbin et al., 2024; Sarlo et al., 2019; Zayas et al., 2025). Estudios previos han reportado heredabilidades

moderadas para estas características y asociaciones directas con indicadores fisiológicos de termotolerancia en bovinos (Prayaga et al., 2009; Porto-Neto et al., 2014; Sarlo et al., 2019; Turner & Schleger, 1960). Sin embargo, las estimaciones de parámetros genéticos a partir de mediciones longitudinales son escasas. Este enfoque analítico es necesario para cuantificar la estabilidad temporal de la característica, proyectar su respuesta a la selección y validar el fenotipo como criterio indirecto de adaptación ambiental.

A nivel genómico, la termotolerancia asociada al pelaje se ha relacionado con mutaciones de efecto mayor en el gen del receptor de la prolactina (*PRLR*), causales del fenotipo *slick* (Huson et al., 2014; Littlejohn et al., 2014; Porto-Neto et al., 2018). Sin embargo, parte de esta evidencia proviene de cruza o poblaciones con fenotipos extremos, un diseño que favorece la detección de variantes mayores, pero que puede subestimar la contribución de regiones adicionales y de la arquitectura poligénica de la característica. En bovinos criollos adaptados al trópico, el pelo corto predomina, las variantes de gran efecto podrían encontrarse fijadas o casi fijadas y, aun así, persistir la variabilidad fenotípica y genética, lo que sugiere la participación de mecanismos regulatorios y loci adicionales aún no caracterizados (Huson et al., 2014). A ello se suma la evidencia de heterogeneidad alélica y de posible convergencia evolutiva del fenotipo *slick*, con variantes funcionales descritas en distintas poblaciones, lo que implica que los marcadores identificados en una raza o familia no necesariamente son transferibles a otras poblaciones, incluso dentro de un mismo tipo racial (Flórez et al., 2021; Huson et al., 2014; Porto-Neto et al., 2018). En consecuencia, estudiar estas variables en nuevas poblaciones adaptadas es indispensable tanto para identificar loci adicionales como para evaluar la replicabilidad y la transferibilidad de marcadores genómicos, ante diferencias en las frecuencias alélicas y en los patrones de desequilibrio de ligamiento.

Las razas bovinas criollas latinoamericanas son un recurso estratégico para avanzar en este campo, ya que representan reservorios de variantes genéticas adaptativas cuya conservación se ve amenazada por esquemas de cruzamiento

indiscriminado con razas especializadas (Núñez, Ramírez, & García, 2015; Núñez-Domínguez, Ramírez-Valverde, Saavedra-Jiménez, & García-Muñiz, 2016;). Documentar la base genómica de rasgos funcionales asociados con la adaptación, como la longitud del pelo, aporta información útil tanto para el mejoramiento genético como para la conservación de estos recursos zoogenéticos.

Por lo anterior, el objetivo de este estudio fue caracterizar la arquitectura genética de la longitud del pelo en poblaciones Romosinuano y Criollo Lechero Tropical (CLT) mediante (i) la estimación de componentes de varianza, heredabilidad y repetibilidad, y (ii) la identificación de regiones genómicas asociadas con la variación de la característica.

3.4 Materiales y métodos

3.4.1 Área de estudio y condiciones ambientales

El estudio se realizó en cuatro ranchos ubicados en el sureste de México, todos en zonas de clima cálido subhúmedo, de acuerdo con la clasificación de García (1988). Los animales procedieron de hatos ubicados en Tihuatlán y Rinconada, Veracruz; Centla, Tabasco; y Candelaria, Campeche. En conjunto, estos sitios se caracterizaron por temperaturas elevadas, estacionalidad de las lluvias y condiciones ambientales asociadas al estrés térmico recurrente.

Según García (1988), Tihuatlán, Veracruz, posee un clima $AW_{1w}(x')eg$, con precipitación anual de 1105.7 mm (67.8 % entre junio y octubre) y temperatura media anual de 25.4 °C. Rinconada, Veracruz, presenta un clima $AW_0(w)i'g$, con 892 mm de precipitación anual (84.3 % en temporada de lluvias) y temperatura media de 26 °C. Centla, Tabasco, presenta un clima $AW_{2w}(x')i'g$, con temperatura media anual de 27 °C y una marcada concentración de lluvias entre junio y octubre. Finalmente, Candelaria, Campeche, se encuentra en un clima $AW_{2wi'}g$, con 1551.6 mm de precipitación anual (73.8 % en la temporada de lluvias) y temperatura media anual de 26.2 °C.

3.4.2 Animales, muestreo y fenotipo

Para la evaluación fenotípica de la longitud de pelo, las muestras se recolectaron de la región media del hombro en cada bovino y en cada uno de los periodos de muestreo, entre los años 2023 y 2025. Para ello, se seleccionaron cinco fibras pilosas aleatoriamente, las cuales se colocaron sobre una superficie blanca junto a una regla graduada, se digitalizaron y se midieron individualmente con el software ImageJ (Schindelin et al., 2012). Cada fibra constituyó una observación fenotípica de la longitud de pelo, de modo que se obtuvieron cinco registros por animal en cada evento de muestreo. Esta estrategia permitió modelar las variaciones de la característica, mediante un diseño con medidas repetidas dentro de animal a través del tiempo.

Las muestras para genotipado se obtuvieron a partir de folículos pilosos de la cola de cada bovino, recolectados y almacenados en tarjetas comerciales de muestreo para pelo de Neogen®. La población de estudio incluyó 201 bovinos criollos, integrados por 103 CLT, 83 Romosinuano y 15 cruza Romosinuano x CLT, además de 36 bovinos Charolais de ambos sexos. Los bovinos CLT y Romosinuano incluidos en este estudio pertenecen a hatos afiliados a la Asociación Mexicana de Criadores de Ganado Romosinuano y Lechero Tropical (AMCROLET).

3.4.3 Genotipado y control de calidad

El genotipado se realizó con un panel de 100,000 SNP (GGP Bovine 100K) mapeado sobre el ensamblaje de referencia bovino ARS-UCD1.2.

El control de calidad de animales y marcadores se realizó mediante programas de la familia BLUPF90 (Aguilar et al., 2018). Se conservaron SNP de acuerdo con los siguientes criterios: una tasa mínima de llamado de 0.90 y una frecuencia de alelo menor (MAF) igual o superior a 0.05; en consecuencia, se excluyeron marcadores de baja frecuencia alélica, incluidos los monomórficos. Para los animales se exigió una tasa mínima de llamado de 0.90. Después del filtrado de calidad, se conservaron 84,485 SNP y 199 animales genotipados.

3.4.4 Estructura poblacional y componentes principales

Con el fin de evaluar y controlar la estratificación poblacional, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) utilizando los genotipos como variables de entrada. Previamente, se aplicó un procedimiento de *pruning* por desequilibrio de ligamiento (LD) para reducir la redundancia entre marcadores. Ambos procedimientos se realizaron con el software PLINK v1.9 (Purcell et al., 2007). Los componentes principales obtenidos se incorporaron posteriormente a los modelos estadísticos como covariables para controlar la estructura genética de la población.

3.4.5 Análisis estadístico

Estimación de parámetros genéticos

Los componentes de varianza se estimaron mediante un modelo animal univariado con efecto de ambiente permanente, a partir del método *single-step Genomic Best Linear Unbiased Prediction* (ssGBLUP), utilizando el programa BLUPF90+ (Aguilar et al., 2018). El modelo utilizado fue:

$$y = X\beta + Za + Wpe + e$$

Donde y es el vector de observaciones de longitud de pelo, β es el vector de efectos fijos y covariables, a es el vector de efectos genéticos aditivos, pe es el vector de efectos de ambiente permanente asociados a las medidas repetidas, y e es el vector de residuos. X , Z y W son matrices de incidencia para los respectivos efectos. Se asumió:

$$a \sim N(0, H\sigma_a^2), \quad pe \sim N(0, I\sigma_{pe}^2), \quad e \sim N(0, I\sigma_e^2)$$

En el modelo se incluyeron como covariables la edad del animal y los dos primeros componentes principales derivados de los genotipos, para controlar la estructura poblacional. El periodo de muestreo se incluyó como efecto fijo.

La inversa de la matriz de relaciones combinada H se construyó como:

$$H^{-1} = A^{-1} + \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & G^{-1} - A_{22}^{-1} \end{bmatrix}$$

Donde A es la matriz de relaciones basada en pedigrí, A_{22} es la submatriz correspondiente a animales genotipados, y G es la matriz de relaciones genómicas. La matriz G se construyó a partir de la matriz de genotipos centrada, considerando las frecuencias alélicas por marcador.

Estudio de asociación genómica (GWAS)

La detección de asociaciones genómicas se realizó mediante un análisis *single-step* de asociación del genoma completo (ssGWAS), con el modelo descrito anteriormente. Para este procedimiento se emplearon los módulos PREGSF90 y POSTGSF90 de la familia BLUPF90 (Aguilar et al., 2018). Los resultados por marcador se expresaron como p-values y $-\log_{10}(p)$. Se aplicó una corrección de Bonferroni, considerando un α de 0.01 y 84,485 SNP, estableciendo un umbral de significancia de $-\log_{10}(p) > 6.92$.

Con el fin de resumir señales y evitar la redundancia entre marcadores cercanos en LD, se aplicó en PLINK un procedimiento de *clumping* al conjunto posterior al control de calidad. El *clumping* se realizó con una ventana de 250 kb y un umbral de r^2 de 0.6. Se definieron SNP líderes como aquellos que superaron el umbral primario de significancia ($p < 1.1836^{-7}$) y representaron señales independientes; los SNP adicionales se asignaron al mismo grupo cuando se localizaron dentro de la ventana establecida y cumplieron simultáneamente los criterios secundarios de asociación ($p < 0.05$) y LD con el SNP líder.

3.4.6 Identificación de genes y análisis funcionales

Las regiones candidatas se exploraron en intervalos de ± 250 kb alrededor de los SNP líderes, con el fin de identificar genes potencialmente asociados con la longitud de pelo. Los QTL superpuestos a estas regiones se identificaron mediante el paquete GALLO en R (Fonseca, Suárez-Vega, Marras, & Cánovas, 2020). Para estos análisis, se utilizó como referencia el ensamblaje bovino ARS-

UCD2.0 y la base de datos Ensembl. Adicionalmente, para caracterizar el impacto genómico de los SNP líderes identificados, se realizó un análisis de predicción de efectos de variantes con la herramienta *Variant Effect Predictor* (VEP) de Ensembl.

Para evaluar la relevancia biológica de los genes identificados, se construyó una red de interacciones proteína-proteína (PPI) en la plataforma STRING v12.0; para ello, se utilizó como organismo de referencia a *Bos taurus*. Se consideró una puntuación mínima de interacción de confianza moderada (> 0.4) e información proveniente de experimentos, bases de datos, coexpresión, minería de texto, vecindad genómica, fusión genética y coocurrencia. Para identificar módulos de proteínas altamente interconectadas, la red global se sometió al algoritmo de agrupamiento de Markov (MCL).

Posteriormente, se realizó un análisis de enriquecimiento funcional para clasificar los nodos de la red con base en Ontología Génica, incluyendo procesos biológicos, funciones moleculares y componentes celulares. Asimismo, se consultó la base de datos KEGG para identificar rutas metabólicas y de señalización asociadas a los genes candidatos. Se consideraron significativos los términos con una tasa de falso descubrimiento (FDR) inferior a 0.05.

3.4.7 Análisis complementario en Charolais

La población Charolais se analizó de forma independiente con el mismo modelo estadístico, pero con enfoque GBLUP. Para evaluar la persistencia de la variación genética en los loci detectados en la población criolla, se calculó la MAF de los SNP líderes en ambas poblaciones. Adicionalmente, se realizó un análisis de búsqueda regional (SNP líder ± 250 kb) para verificar la señal de asociación en el genoma Charolais y caracterizar la estructura local del LD. Debido a su carácter comparativo y a diferencias en la disponibilidad de información entre poblaciones, estos análisis se consideraron complementarios y no formaron parte del objetivo principal del estudio.

3.5 Resultados

3.5.1 Fenotipo

En el Cuadro 1 se presentan las estadísticas descriptivas de la longitud de pelo en bovinos criollos registrada en este estudio. La característica exhibió una amplia variación fenotípica, lo que proporcionó suficiente variabilidad para el análisis genético y genómico.

Cuadro 1. Estadísticas descriptivas de la longitud de pelo (mm) en bovinos criollos Romosinuano y Criollo Lechero Tropical.

Número de registros	N ^z	Media	D.E. ^y	CV ^x (%)	Mínimo	Máximo
3565	235	4.17	2.56	61.35	1.26	23.78

^zN= número de animales.

^yD.E.= Desviación estándar

^xCV= Coeficiente de variación

Las medias ajustadas a partir del modelo mixto permitieron evaluar la dinámica temporal del fenotipo (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). Se presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre la longitud de pelo por época de muestreo. La longitud de pelo disminuyó durante los periodos cálidos y aumentó notablemente en la temporada invernal. En 2023 y 2024, las medias se mantuvieron bajas, entre 3.09 y 3.58 mm.

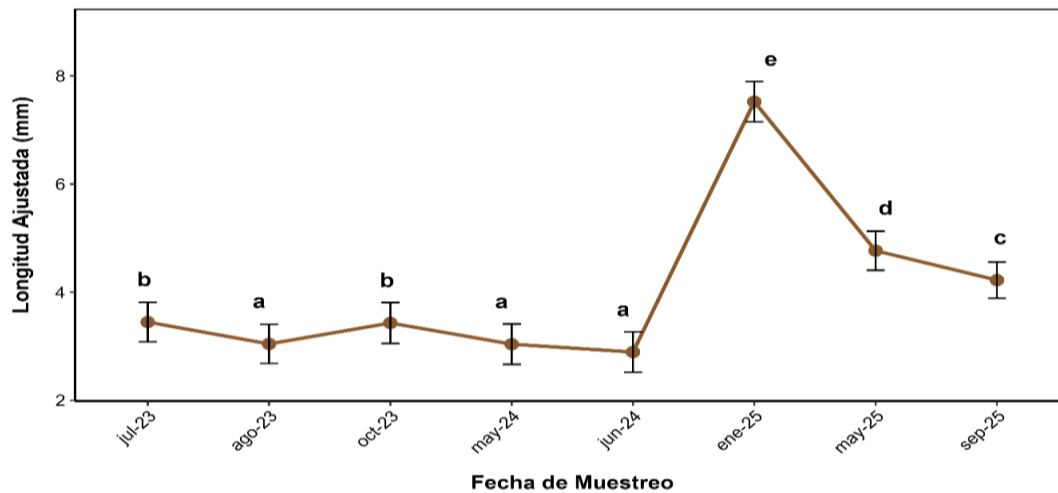


Figura 1. Dinámica estacional de la longitud del pelo en bovinos criollos. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

3.5.2 Estratificación poblacional

El análisis de componentes principales (PCA) explicó el 37.6 % de la varianza genómica total en las dos primeras dimensiones (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). El PC1 explicó el 23.4 % de la variación total, lo que principalmente puede ser asociado con diferencias raciales, separando a los animales CLT, Romosinuano y sus cruza. El PC2 explicó el 14.2 % de la variación total y se relacionó con el hato de origen.

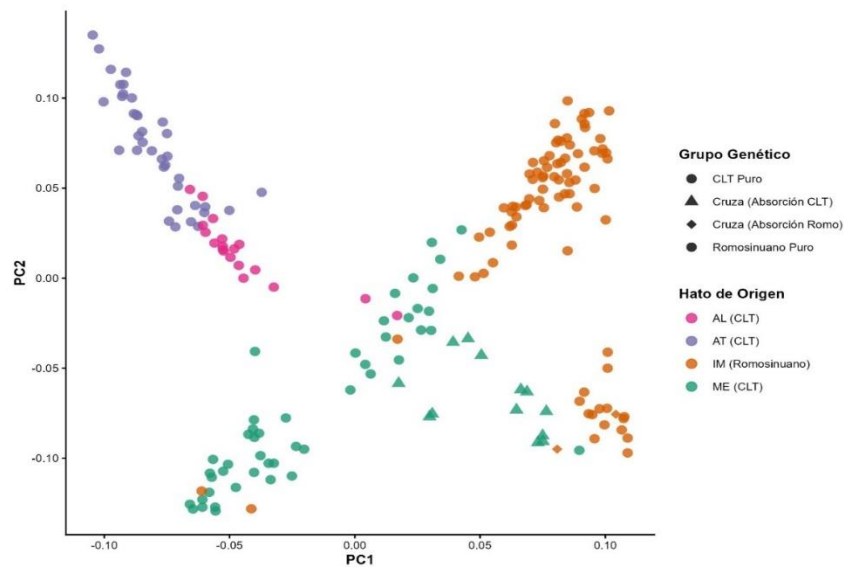


Figura 2. Estructura poblacional y agrupamiento genético de los bovinos evaluados. Gráfico de dispersión del análisis de componentes principales (PCA) utilizado para corregir la estratificación racial en el modelo ssGBLUP.

3.5.3 Componentes de varianza y parámetros genéticos

Las estimaciones de los componentes de varianza y los parámetros genéticos para la variable de longitud de pelo en bovinos CLT y Romosinuano de este estudio se presentan en el Cuadro 2. Estos resultados confirman la variación genética aditiva de la característica, así como la contribución de ambiente permanente entre mediciones repetidas.

Cuadro 2. Estimaciones de varianzas, y parámetros genéticos y ambientales para longitud del pelo (mm) en Romosinuano y Criollo Lechero Tropical.

Estimador	Valor estimado $\pm$ E.E. ²
Varianza genética aditiva directa (σ_a^2)	1.63 $\pm$ 0.50
Varianza ambiental permanente (σ_{pe}^2)	0.97 $\pm$ 0.34
Varianza residual (σ_e^2)	1.55 $\pm$ 0.38
Heredabilidad directa (h^2)	0.39 $\pm$ 0.10
Repetibilidad (r_e)	0.63 $\pm$ 0.03

²E.E.= error estándar.

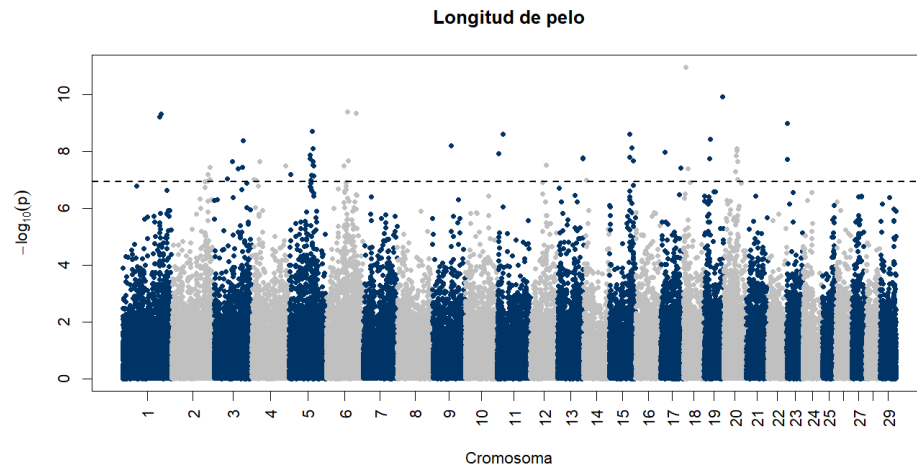
3.5.4 Estudio de asociación del genoma completo de un solo paso (ssGWAS)

A partir del ssGWAS se detectaron 60 SNP significativamente asociados a la longitud de pelo ($P < 1.18 \times 10^{-7}$), distribuidos en 17 cromosomas autosómicos (**Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). Estos SNP se presentaron con mayor frecuencia en los cromosomas BTA5 (12 SNP); BTA2 y BTA20 (6 SNP cada uno); BTA3 (5 SNP); BTA4, BTA6 y BTA15 (4 SNP cada uno).

Tras el procedimiento de *clumping*, se conservaron 55 SNP líderes independientes, significativamente asociados con el largo de pelo en la población criolla (Anexo 1). En conjunto, estos marcadores explicaron 0.86 % de la varianza

genética aditiva. Individualmente, el marcador BovineHD0100033993 (BTA1) explicó 0.036 % de la varianza genética, la mayor contribución aislada. En BTA18 el

SNP



BovineHD1800002691 fue el más significativo ($-\log_{10}(P) > 10.96$). Otras señales relevantes se distribuyeron en los cromosomas BTA19, BTA6 y BTA23 (Cuadro 3).

Figura 3. Gráfico de Manhattan del estudio de asociación del genoma completo de un solo paso para la longitud del pelo en bovinos criollos. La línea horizontal indica el umbral de significancia de Bonferroni ($-\log_{10}(P) > 6.92$).

3.5.5 Consecuencias funcionales de las variantes (VEP)

La predicción de efectos de variantes (VEP) determinó que la mayor proporción de los SNP se encontraron en regiones no codificantes (Anexo 2). La distribución

anotó un 46 % de variantes intrónicas, 22 % intergénicas, 10 % en regiones *upstream*, 7 % *downstream* y 1 % en regiones 3'UTR.

3.5.6 Mapeo de QTL

El traslape entre las regiones asociadas con la longitud de pelo y la base de datos Animal QTLdb reveló coincidencias con 849 QTL previamente reportados para distintos grupos de caracteres (Anexo 3). Funcionalmente, 52 % de estos QTL regulan características de producción lechera (con enriquecimiento para proteína y fracciones de caseína), 15.5 % se asocian con características de reproducción (actividad lútea) y 12.2 % a producción general (ganancia de peso). Se identificaron traslapes con QTL adicionales vinculados a la conformación de la ubre, el rendimiento de carne magra y la resistencia a mastitis clínica.

Cuadro 3. SNP con mayor significancia estadística en el ssGWAS para longitud del pelo de bovinos criollos.

BTA	Posición	SNP	Varianza %	$-\log_{10}(P)$	Genes asociados
18	7696602	BovineHD1 800002691	0.036	10.96	<i>CDYL2, CMC2, CENPN, ATMIN, C18H16orf46, RF00026, GCSH, BCO1</i>
6	67464517	BovineHD0 600019080	0.024	9.38	<i>GABRA4, GABRB1, RF000026</i>
6	95339487	BovineHD0 600026962	0.012	9.34	<i>ANXA3, PAQR3</i>

1	119142867	BovineHD0 100033993	0.036	9.21	<i>PFN2, RNF13, ANKUB1, COMMD2</i>
---	-----------	------------------------	-------	------	--

3.5.7 Análisis funcional y red de interacciones genéticas

La red de interacciones proteína-proteína (PPI) generada a partir de los 250 genes estuvo integrada por 237 nodos (proteínas) y 184 aristas (interacciones), con un grado promedio de 1.55 interacciones por nodo y un coeficiente de agrupamiento local promedio de 0.377 (Anexo 4). La red presentó enriquecimiento significativo ($P = 2.35 \times 10^{-6}$) y se identificaron 63 clústeres de interacción funcional.

Procesos biológicos (BP)

El análisis de procesos biológicos identificó términos relacionados con morfogénesis anatómica (GO:00009653), desarrollo epitelial (GO:0060429), respuesta a estímulos (GO:0050896; 80 genes) y regulación de la respuesta al estrés (GO:1903034). También se detectaron términos asociados con regulación del proceso apoptótico (GO:0042981), respuesta celular al estrés (GO:0033554), diferenciación celular (GO:0030154), regulación de la angiogénesis (GO:0045765), regulación de la presión arterial (GO:0008217) y respuesta inflamatoria (GO:0006954).

Funciones moleculares (MF)

En funciones moleculares se identificaron términos relacionados con la regulación transcripcional (GO:0001067), la unión a receptores de señalización (GO:0005102), la actividad catalítica dirigida a proteínas (GO:0140096; 32 genes), y la actividad antioxidante (GO:0016209).

Rutas metabólicas y de señalización (KEGG)

En el análisis de rutas KEGG identificó vías de señalización Wnt, Notch, prolactina y PPAR. Asimismo, se detectaron rutas relacionadas con

melanogénesis, termogénesis, procesamiento de proteínas en el retículo endoplásmico, procesos inflamatorios y mecanismos de muerte celular (apoptosis y ferroptosis).

3.5.8 Análisis complementario: contraste con hato Charolais

El análisis temporal comparativo confirmó diferencias fenotípicas consistentes entre las poblaciones durante 2025. El ganado Charolais presentó longitudes de pelo significativamente mayores que los bovinos criollos en los periodos evaluados ($P < 0.0001$; Figura 4). El análisis de componentes principales conjunto ($PC1 = 15.37\%$; $PC2 = 8.78\%$) mostró una separación estructural entre Charolais y los subgrupos criollos (Anexo 5).

En Charolais, 52 de los 55 SNP se mantuvieron polimórficos ($MAF \geq 0.05$), mientras que dos presentaron baja frecuencia alélica ($MAF < 0.05$) y uno estuvo fijado ($MAF = 0$). La evaluación regional en ventanas de $\pm 250\text{ kb}$ identificó la presencia de marcadores en las 55 regiones genómicas dentro del genoma Charolais, en la mayoría de los casos, el SNP líder detectado en criollos estuvo presente en la región correspondiente. El análisis local de desequilibrio de ligamiento mostró que, alrededor de estos loci, la señal en Charolais se acompañó de un número reducido de marcadores en LD.

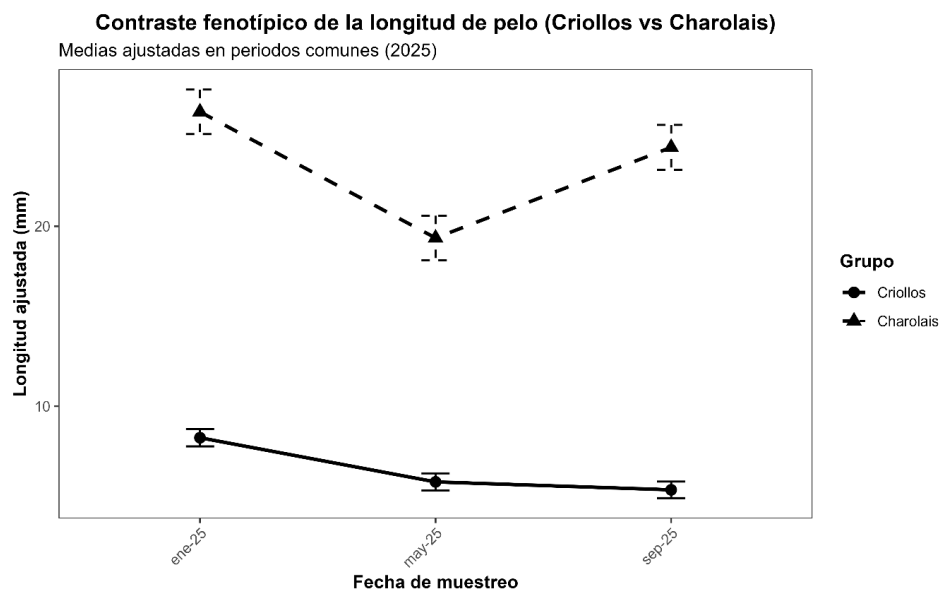


Figura 4. Contraste de la longitud del pelo entre los bovinos criollos, Criollo Lechero Tropical y Romosinuano, en comparación con bovinos Charolais en períodos comunes de muestreo.

3.6 Discusión

3.6.1 Fenotipo, estacionalidad y valor biológico de la característica

La media de la longitud de pelo en la población criolla evaluada fue menor que la reportada para razas taurinas de origen templado y para cruzas Angus × Brahman, evaluadas por Sarlo et al. (2019) y Zayas et al. (2025), lo cual es consistente con un pelaje más corto en animales adaptados al calor. No obstante, la comparación entre estudios debe realizarse con cautela, ya que la definición del fenotipo no fue equivalente; mientras que en los trabajos de los autores antes mencionados la cobertura pilosa se subdividió por capas o por categorías de pelo corto y largo, en este estudio la longitud de pelo se evaluó como un fenotipo integrado y longitudinal, incorporando variación intraindividual y estacional.

La longitud de pelo en los bovinos CLT y Romosinuano fueron menores que los reportados para Criollo Limonero, Brahman y cruzas Holstein × Gyr (Cruz, Monteiro, Guimarães, Antunes, & Nascimento, 2016; Landaeta-Hernández et al., 2021; Sarlo et al., 2019), pero superiores a los descritos en algunos genotipos índicos y compuestos tropicales, como Nellore, Senepol y Canchim (Barreto et al., 2024; Mastelaro et al., 2021; Shiota et al., 2013). Las razas bovinas criollas evaluadas se pueden considerar con una longitud de pelo acorde a ambientes cálidos, aunque inferior a algunos genotipos *Bos taurus indicus*.

Las diferencias entre los períodos más cálidos de 2023 y 2024, y los registros de 2025 coinciden con condiciones más calurosas en los dos primeros años (PINCC, 2026), lo que respalda la influencia del ambiente en la expresión de la característica. Investigaciones describen que la estacionalidad del pelaje suele ser más acentuada en razas taurinas de origen templado, con incrementos invernales sustanciales respecto al verano, mientras que en *Bos taurus indicus* la variación estacional es menor y el pelo corto se mantiene con mayor constancia (Barreto et al., 2024; Shiota et al., 2013). En la población evaluada persistieron

diferencias entre estaciones, lo que indica que aún en una región tropical los bovinos expresan su capacidad de ajuste de la longitud de pelo.

3.6.2 Componentes de varianza

Las estimaciones de los componentes de varianza indican que el largo de pelo presenta una base genética aditiva moderada y una alta repetibilidad. Esto coincide con un fenotipo morfológico influido por el ambiente, pero con diferencias persistentes entre animales. La heredabilidad estimada confirma la factibilidad de la característica para selección en bovinos criollos. Las estimaciones de los parámetros genéticos obtenidas en este estudio se encuentran en un rango similar al reportado para *coat score* en bovinos Brahman ($h^2 = 0.41$) y para *topcoat* en un hato multirracial Angus-Brahman ($h^2 = 0.42 \pm 0.16$), pero fueron inferiores a las reportadas para *coat score* en bovinos Tropical Composite ($h^2 = 0.53$) y para *undercoat* en el mismo tipo de hato multirracial ($h^2 = 0.67 \pm 0.18$) (Porto-Neto et al., 2014; Sarlo et al., 2019). En general, las características de pelaje presentan estimaciones de heredabilidad de magnitud moderada a alta. No obstante, la magnitud del parámetro depende de la definición del fenotipo, de la metodología de medición y análisis, y de la población en la que se estima.

El efecto de ambiente permanente explicó el 23.3 % de la varianza fenotípica, lo cual difiere de lo reportado por Durbin et al. (2024). Estos autores estimaron la contribución de este efecto en la muda del pelaje, evaluada mediante puntuaciones ordinales, y obtuvieron una contribución menor (5-7 %). Esta diferencia resulta razonable, ya que se trata de enfoques distintos; las puntuaciones de “caída de pelo” (muda) describen un evento transicional específico, mientras que la longitud de pelo medida a través de estaciones y años puede reflejar una propiedad más persistente del individuo, vinculada con la forma en que regula el pelaje bajo condiciones cambiantes.

En poblaciones adaptadas al trópico (donde el pelaje tiende a unificar las capas para maximizar la disipación de calor), una medición integral podría resultar más

útil. En programas de mejoramiento genético de bovinos con pelo corto, resulta operativamente ventajoso disponer de un fenotipo único, estandarizado y medible a escala, evitando redundancias entre características relacionadas.

3.6.3 Arquitectura genética de la característica

Los resultados del ssGWAS realizado en esta población indican que la longitud de pelo responde a una arquitectura genética predominantemente poligénica. La distribución de señales en varios cromosomas, junto con la baja proporción de varianza explicada por cada locus individual, es coherente con la naturaleza de un fenotipo complejo vinculado con termotolerancia. Este patrón coincide con estudios previos sobre adaptación climática en bovinos, en los que la presencia de loci mayores no excluye una contribución simultánea de un fondo genético distribuido (Porto-Neto et al., 2014; Zayas et al., 2025).

En este contexto, se detectaron SNP significativos en BTA20 (~38.83 – 44.78), uno de ellos asociado a *PRLR* y próximo a *SPEF2*, en la región de mayor convergencia con la literatura, cromosoma reconocido como el principal eje asociado al fenotipo *slick*, evaluado con frecuencia en poblaciones contrastantes o en cruas segregantes.

Asimismo, la región genómica detectada incluyó la asociación con otros genes de interés biológico. Entre ellos destaca *RAI14*, previamente reportado dentro de firmas de selección en ganado Senepol termoadaptado (Flori et al., 2012), y *SLC45A2*, un gen que codifica un transportador fundamental para la síntesis de melanina, cuyas variantes han sido asociadas directamente con la dilución del color de la capa y fenotipos de fotoprotección reducida en bovinos (Fuller, Davidson, & Petersen, 2025; Rothammer et al., 2017), lo que respalda la importancia biológica de esa región en bovinos criollos, aun cuando las posiciones detectadas no coincidan exactamente con las mutaciones causales en *PRLR*.

Aunque estudios previos han identificado consistentemente al gen receptor de prolactina (*PRLR*) como el principal determinante del fenotipo de pelo *slick*, en poblaciones como la utilizada en nuestro estudio se debe principalmente a las bajas frecuencias alélicas de los SNP en esta región (incluso algunos eliminados por el control de calidad como el caso del SNP reportado como *Slick2*). En estudios de GWAS, la detección de asociaciones depende de la segregación de los SNP en la población, variantes con frecuencias alélicas bajas o fijadas carecen de variabilidad suficiente (Lin, Xing, Ku, Elston, & Xing, 2014). Esto sugiere que parte de la variación funcional clásica de BTA20 podría estar fijada, casi fijada o imperfectamente representada por el panel de SNP utilizado en el estudio.

Estudios previos donde reportan asociaciones entre el gen *PRLR* y el fenotipo de pelo *slick* han sido dirigidos en poblaciones con fenotipos altamente contrastantes, en donde incluso utilizaron un sistema de clasificación binaria de presencia y ausencia del pelo *slick* (Huson et al., 2014; Littlejohn et al., 2014; Mariasegaram et al., 2007; Porto-Neto et al., 2018). En contraste con este estudio, la longitud promedio de pelo observada sugiere que la mayoría de los individuos podrían estar clasificados con un fenotipo de pelo *slick*. La limitada variación fenotípica también reduce la habilidad de detectar asociaciones en la región del gen *PRLR*.

En consecuencia, aunque la variación remanente del rasgo dentro de esta población no parece explicarse exclusivamente por las variantes en regiones de consenso de BTA20, estas mantienen una relevancia biológica clara.

3.6.4 Regiones candidatas adicionales y convergencia con biología del tegumento

El cromosoma BTA15 (~65.26 – 65.40 Mb) destacó por concentrar SNP próximos a los genes *NAT10*, *PDHX*, *CD44*. El clúster funcional incluyó al gen *EHF*. Estos genes están vinculados con la regulación del ARN, el metabolismo energético, la adhesión celular y la diferenciación epitelial. El receptor CD44 mantiene la

integridad de los folículos pilosos y de los anexos cutáneos. Sawaya, Bakshandeh, Hordinsky y Penneys (1994) reportaron la expresión de *CD44* en las glándulas sudoríparas ecrinas normales y su ausencia en patologías capilares como la alopecia areata. Por otra parte, Guan, Chen, Tseng y Lin (2025) destacan la función central de *CD44* en los procesos de inflamación y regeneración tisular de la piel. La presencia de este gen en un clúster, junto a *EHF*, sugiere que esta región podría estar modulando la estructura de la piel y el folículo, aportando una base morfológica para la adaptación.

En BTA2, la asociación con el gen *STK36* conecta esta región con la vía *Hedgehog*, ampliamente implicada en el ciclo del folículo piloso (St-Jacques et al., 1998). A ello se suma un componente inmune asociado a *CXCR1* y *CXCR2*, lo que indica que algunas regiones vinculadas con la longitud del pelo podrían reflejar también propiedades del microambiente cutáneo y de la barrera epitelial.

En BTA5, la presencia de genes como *TXNRD1*, *HSP90B1*, *POLR3B* y *CRY1* sugiere una interacción entre el estrés oxidativo, la proteostasis, la regulación transcripcional y los ritmos biológicos. En BTA19, la cercanía de SNP significativos a genes como *LGALS9*, a genes codificantes de ARN y de mediadores de respuesta celular refuerza la idea de una conexión entre pelaje, inmunidad e integración funcional del tegumento. En conjunto, estas regiones no parecen responder a una única vía causal simple, sino a una red de procesos complementarios que modulan la forma en que el animal expresa su pelaje en condiciones tropicales.

El predominio de variantes no codificantes y la proximidad de SNP a genes asociados con distintos tipos de ARN sugieren que una fracción importante de la variación de la característica es atribuible a la expresión génica, más que a cambios directos en proteínas estructurales del pelo.

3.6.5 Inmunidad, señalización y estrés

La red de interacción y sus clústeres funcionales refuerzan la idea de que la longitud de pelo no es un rasgo aislado de la fisiología adaptativa. El clúster que

agrupa *CD44*, *KIT*, *LGALS9*, *CXCR1*, *CXCR2*, *CCL20*, *IL2RB*, *CD59* y *ANXA3* representa un módulo particularmente informativo, porque integra genes vinculados con quimiocinas, adhesión celular, señalización inmune y homeostasis tisular. Lo anterior relaciona el pelaje con el estado inmunológico local de la piel y con la capacidad de mantener una barrera cutánea funcional ante desafíos ambientales. Esto es compatible con correlaciones entre características del pelo y ectoparásitos, así como con otros indicadores de adaptación (Prayaga et al., 2009).

Al mismo tiempo, los genes y rutas relacionados con estrés oxidativo, chaperonas y metabolismo energético, como *TXNRD1*, *HSP90B1*, *PDHX* y otros componentes mitocondriales o de homeostasis proteica, sugieren que la expresión del pelaje está conectada con la capacidad celular para responder a estrés térmico. El enriquecimiento de rutas como ferroptosis, termogénesis, procesamiento de proteínas en retículo endoplásmico, HIF-1, AMPK, PPAR, prolactina, Wnt y Notch fortalece esta interpretación. En conjunto, estos resultados indican que la longitud de pelo podría operar como una característica visible que resume, al menos parcialmente, el estado funcional de una red biológica más amplia donde confluyen morfogénesis epitelial, balance energético, señalización hormonal y respuesta al estrés.

El solapamiento de las regiones detectadas con QTL de leche, reproducción, crecimiento, morfología y salud podría deberse a que la longitud de pelo está inserta en un espacio genómico compartido con otras características productivas y adaptativas. Este patrón puede reflejar pleiotropía o colocalización por desequilibrio de ligamiento, y en ambos casos tiene una implicación importante. La longitud de pelo no debería considerarse únicamente como una característica estética o aislada, sino como parte de un eje funcional más amplio de adaptación tropical.

3.6.6 Contraste complementario con la población Charolais

Las señales principales identificadas en la población criolla no corresponden, en términos generales, a variantes ausentes en la población Charolais, sino a regiones que también segregan fuera del contexto de descubrimiento.

Los SNP significativos en BTA20, cercanos a *PRLR* y *SPEF2*, mostraron MAF más altas en Charolais que en criollos, lo que permite inferir que la región de BTA20 mantiene relevancia biológica en ambas poblaciones y que, en bovinos criollos, la variación actual de la característica no depende exclusivamente de ese locus, sino de una arquitectura poligénica.

La evaluación regional mostró que todas las regiones principales detectadas en criollos estuvieron cubiertas por SNP en Charolais. Esto descarta que la falta de coincidencia exacta de algunos SNP líderes se deba a la ausencia de marcadores en los intervalos candidatos. A ello se suma que el análisis de disequilibrio de ligamiento evidenció la presencia de bloques locales de extensión variable alrededor de los loci de interés. Aunque el SNP líder exacto no siempre coincidió, la existencia de marcadores alternativos en las mismas regiones, acompañados de pequeños grupos de SNP en LD moderado o alto, respalda la interpretación de que varias de las señales detectadas en criollos conservan una base regional relevante en Charolais.

3.7 Conclusión

La longitud de pelo, en las poblaciones Romosinuano y Criollo Lechero Tropical evaluadas, es una característica cuantitativa con variación temporal y una varianza genética aditiva suficiente para su consideración en evaluaciones genéticas. Su base genómica demostró que la variabilidad observada no depende de una única región de efecto mayor, sino de múltiples loci distribuidos en el genoma que involucran procesos de regulación, organización epitelial, señalización inmunológica, metabolismo y respuesta al estrés. En conjunto, los hallazgos indican que la longitud del pelo trasciende su función estructural y constituye un fenotipo adaptativo complejo, intrínsecamente vinculado a la

resiliencia al ambiente tropical. Por consiguiente, los resultados respaldan su potencial como característica relevante para considerarla en futuras estrategias de conservación y de mejoramiento genético con enfoques genómicos multicarácter.

3.8 Limitaciones y consideraciones

Los resultados del presente estudio deben interpretarse considerando varias limitaciones inherentes al diseño del mismo, a la definición del fenotipo y a la resolución del análisis genómico. Aunque el tamaño de la muestra permitió detectar SNP relevantes y estimar parámetros genéticos con precisión razonable, la potencia estadística para identificar variantes raras o de mayor efecto sigue siendo limitada.

La resolución propia del panel de marcadores utilizado y usar un panel de SNP comercial limita detecciones de asociaciones en regiones ya conocidas, pero no bien representadas en el panel utilizado. En consecuencia, la ausencia de coincidencia exacta con mutaciones causales conocidas es esperable. De manera similar, la proximidad de un SNP a un gen candidato no implica causalidad directa, por lo que la interpretación funcional de las regiones debe considerarse una priorización biológica y no una validación definitiva.

En relación con los análisis funcionales, la integración entre la anotación de variantes, la red de interacciones y el enriquecimiento permitió proponer interpretaciones e hipótesis biológicas razonables, pero estas siguen siendo inferenciales. La presencia de genes cercanos a SNP significativos, la identificación de *hubs* o la asignación de rutas enriquecidas no demuestran por sí mismas que esos genes sean causales, ni que las vías detectadas expliquen directamente la variación de la característica. En particular, la lectura de clústeres funcionales debe entenderse como una estrategia útil para reducir la complejidad y detectar módulos coherentes, pero no sustituye la validación mediante estudios de expresión, mapeo fino, secuenciación dirigida o aproximaciones funcionales adicionales.

El análisis complementario en Charolais también debe valorarse por su alcance real. Si bien aportó evidencia útil sobre segregación alélica, portabilidad regional y estructura local de desequilibrio de ligamiento, no constituye una validación formal del ssGWAS realizado en criollos. Las diferencias en el tamaño de la muestra, el contexto ambiental, la historia genética y la definición poblacional entre ambos grupos limitan la equivalencia analítica. Por ello, el contraste con Charolais es una aproximación comparativa que refuerza la relevancia regional de algunos SNP, pero no constituye una prueba concluyente de replicación.

Finalmente, desde una perspectiva aplicada, la utilidad de la longitud de pelo como criterio de selección o como indicador adaptativo debe evaluarse con cautela. Aunque el estudio aporta evidencia de base genética y de conexiones funcionales con la termorregulación, la inmunidad, el metabolismo y otros aspectos, aún es necesario profundizar en la magnitud y el sentido de sus relaciones con variables productivas, reproductivas y sanitarias. En consecuencia, cualquier propuesta de incorporar el fenotipo a programas de mejoramiento debería plantearse en el marco de enfoques multicaracter.

A pesar de estas limitaciones, el estudio aporta evidencia consistente de que la longitud de pelo en bovinos criollos tropicales es un rasgo genéticamente informativo, biológicamente complejo y potencialmente útil para comprender y aprovechar la adaptación al calor en sistemas ganaderos de ambientes cálidos.

3.9 Declaración ética

Los procedimientos de muestreo y manejo de los animales se realizaron durante prácticas rutinarias de manejo en ranchos particulares y de acuerdo con las disposiciones nacionales aplicables al cuidado y uso de animales en investigación. El muestreo consistió en la recolección no invasiva de fibras pilosas y folículos de la cola, por lo que no implicó intervenciones experimentales adicionales en los animales. Los propietarios de los ranchos otorgaron su consentimiento informado para incluir sus animales en el estudio.

3.10 Literatura citada

- Aguilar, I., Tsuruta, S., Masuda, Y., Lourenco, D. A. L., Legarra, A., & Misztal, I. (2018). BLUPF90 suite of programs for animal breeding with focus on genomics. Proceedings of the 11th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production (p. 751). Auckland, New Zealand, February 11–16.
- Barreto N., A., Jacintho C., M. A., Junior B., W., Pereira F., A. M., Costa N., L., Brandão Z., F., ..., & Garcia R., A. (2024). Adaptive integumentary features of beef cattle raised on afforested or non-shaded tropical pastures. *Scientific Reports*. 14, 16951. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-66675-w>
- Carabaño, M. J., Ramón, M., Menéndez-Buxadera, A., Molina, A., & Díaz, C. (2019). Selecting for heat tolerance. *Animal Frontiers*, 9(1), 62–68. <https://doi.org/10.1093/af/vfy033>
- Cheruiyot, E. K., Haile-Mariam, M., Cocks, B. G., & Pryce, J. E. (2022) Improving Genomic selection for heat tolerance in dairy cattle: Current opportunities and future directions. *Frontiers in genetics*, 13:894067. <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.894067>
- Cruz, P. F. F., Monteiro, C. P., Guimarães, E. C., Antunes, R. C., & Nascimento, M. R. B. M. (2016). Physiological parameters, hair coat morphological characteristics and temperature gradients in Holstein-Gyr crossbred cows. *Bioscience Journal*, 32(2), 471–477. <https://doi.org/10.14393/BJ-v32n2a2016-29827>
- Durbin, H. J., Yampara-Iquise, H., Rowan, T. N., Schnabel, R. D., Koltes, J. E., Powell, J. G., & Decker, J. E. (2024). Genomic loci involved in sensing environmental cues and metabolism affect seasonal coat shedding in *Bos taurus* and *Bos indicus* cattle. *G3 Genes|Genomas|Genética*, 14(2), jkad279. <https://doi.org/10.1093/g3journal/jkad279>
- FAO. (2024). *Repercusiones de los desastres en la agricultura y la seguridad alimentaria 2023: evitar y reducir las pérdidas mediante la inversión en la resiliencia*. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO), Roma. <https://doi.org/10.4060/cc7900es>. Consultada en enero de 2026.
- Flórez M., J. M., Landaeta-Hernández, A. J., Kim, E. S., Bostrom, J. R., Larson, S. A., Pérez O'Brien, A. M., Montero-Urdaneta, M. A., García, J. F., & Sonstegard, T. S. (2021). Three novel nonsense mutations of prolactin receptor found in heat-tolerant *Bos taurus* breeds of the Caribbean basin. *Animal genetics*, 52(1), 132–134. <https://doi.org/10.1111/age.13027>
- Flori, L., Gonzatti, M. I., Thevenon, S., Chantal, I., Pinto, J., Berthier, D., & Aso, P. M. (2012). A quasi-exclusive European ancestry in the Senepol tropical cattle breed highlights the importance of the slick locus in tropical adaptation. *Plos one*, 7(5): e36133. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036133>

- Fonseca, P. A. S., Suárez-Vega, A., Marras, G., & Cánovas, Á. (2020). GALLO: An R package for genomic annotation and integration of multiple data sources in livestock for positional candidate loci. *GigaScience*, 9(12), giaa149. <https://doi.org/10.1093/gigascience/giaa149>
- Fuller, A. M., Davidson, C., & Petersen, J. L. (2025). A recessive coat color dilution in Dexter cattle attributed to a missense mutation in SLC45A2. *Animal Genetics*, 56(5), e70054. <https://doi.org/10.1111/age.70054>
- García, E. (1988). Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen para Adaptarlo a las Condiciones de la República Mexicana. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 246 p.
- Gebremedhin, K. G., Fonseca, V. D. F. C., & Maia, A. S. C. (2023). Methods, thermodynamic applications, and habitat implications of physical and spectral properties of hair and haircoats in cattle. *Animals*, 13(19), 3087. <https://doi.org/10.3390/ani13193087>
- Guan, A. Y., Chen, Y., Tseng, S. C., & Lin, Q. (2025). CD44 signaling in skin wound healing and regeneration. *Journal of Translational Medicine*, 23, 880. <https://doi.org/10.1186/s12967-025-06913-5>
- Huson, H. J., Kim, E. S., Godfrey, R. W., Olson, T. A., McClure, M. C., Chase, C. C., ..., & Sonstegard, T. S. (2014). Genome-wide association study and ancestral origins of the slick-hair coat in tropically adapted cattle. *Frontiers in genetics*, 5, 101. <https://doi.org/10.3389/fgene.2014.00101>
- Jongbo, A. O., de Borba, L. P., Pereira, R. M. M., Bello, Q. O., Gregoratto, L. L., de Souza, D. P., Adeyeye, O. A., & Vieira, F. M. C. (2026). Heat stress in livestock under tropical climates: Impacts and mitigation strategies. *Tropical Animal Health and Production*, 58(2), 65. <https://doi.org/10.1007/s11250-026-04848-7>
- Landaeta-Hernández, A. J., Zambrano-Nava, S., Verde, O., Pinto-Santini, L., Montero-Urdaneta, M., Hernández-Fonseca, J. P., Fuenmayor-Morales, C., Sonstegard, T. S., Huson, H. J., & Olson, T. A. (2021). Heat stress response in slick vs normal-haired Criollo Limonero heifers in a tropical environment. *Tropical Animal Health and Production*, 53(4), 445. <https://doi.org/10.1007/s11250-021-02856-3>
- Lin, C. Y., Xing, G., Ku, H. C., Elston, R. C., & Xing, C. (2014). Enhancing the power to detect low-frequency variants in genome-wide screens. *Genetics*, 196(4), 1293–1302. <https://doi.org/10.1534/genetics.113.160739>
- Littlejohn, M. D., Henty, K. M., Tiplady, K., Johnson, T., Harland, C., Lopdell, T., ..., & Davis, S. R. (2014). Functionally reciprocal mutations of the prolactin signalling pathway define hairy and slick cattle. *Nature Communications*, 5, 5861. <https://doi.org/10.1038/ncomms6861>
- Mariasegaram, M., Chase, C. C., Jr, Chaparro, J. X., Olson, T. A., Brenneman, R. A., & Niedz, R. P. (2007). The slick hair coat locus maps to chromosome

- 20 in Senepol-derived cattle. *Animal Genetics*, 38(1), 54–59. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2007.01560.x>
- Mastelaro P., A., Miyagi S., E., Junior K., N., Menezes O., G. R., Martins A., P. G. M., & Alves V., F. (2021). Morpho-physiological responses of *Bos indicus*, *Bos taurus* and crossbred weaned heifers to seasonal variations. *Scientia Agraria Paranaensis*, 20(2), 186–192. <https://doi.org/10.18188/sap.v20i2.27040>
- Núñez-Domínguez, R., Ramírez-Valverde, R., Saavedra-Jiménez, L. A., & García-Muñiz, J. G. (2016). Adaptability of criollo's genetic resources, as a base to meet animal production challenges. *Archivos de Zootecnia*, 65(251): 461–468.
- Núñez D., R.; Ramírez V., R., & García M., J. G. (2015). *Situación y perspectivas de los bovinos criollos en México*. En: Perezgrovas G., R. A., & de la Torre S., F. (Ed.), *Los bovinos Criollos de México, historia, caracterización y perspectivas*. (pp. 87-121). México: Universidad Autónoma de Chiapas.
- Olson, T. A., Lucena, C., Chase, C. C., & Hammond, A. C. (2003). Evidence of a major gene influencing hair length and heat tolerance in *Bos taurus* cattle. *Journal of Animal Science*, 81(1), 80–90. <https://doi.org/10.2527/2003.81180x>
- Porto-Neto, L. R., Bickhart, D. M., Landaeta-Hernandez, A. J., Utsunomiya, Y. T., Pagan, M., Jimenez, E., ..., & Sonstegard, T. S. (2018). Convergent evolution of slick coat in cattle through truncation mutations in the prolactin receptor. *Frontiers in Genetics*, 9, 57. <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00057>
- Porto-Neto, L. R., Reverter, A., Prayaga, K. C., Chan, E. K. F., Johnston, D. J., Hawken, R. J., ..., & Barendse, W. (2014). The genetic architecture of climatic adaptation of tropical cattle. *Plos One*, 9(11), e113284. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113284>
- Prayaga, K. C., Corbet, N. J., Johnston, D. J., Wolcott, M. L., Fordyce, G., & Burrow, H. M. (2009). Genetics of adaptive traits in heifers and their relationship to growth, pubertal and carcass traits in two tropical beef cattle genotypes. *Animal Production Science*, 49, 413-425.
- Programa de Investigación en Cambio Climático. (2026). La temperatura global registrada en 2025 evidencia que ya se ha rebasado el umbral de 1.5 °C y sugiere que los 2 °C se alcanzarían en el 2040 (Boletín de prensa). Universidad Nacional Autónoma de México. <https://www.pincc.unam.mx/la-temperatura-global-registrada-en-2025-evidencia-que-ya-se-ha-rebasado-el-umbral-de-1-5oc-y-sugiere-que-los-2oc-se-alcanzarian-en-el-2040/>
- Purcell, S., Neale, B., Todd-Brown, K., Thomas, L., Ferreira, M. A., Bender, D., Maller, J., ..., & Sham, P. C. (2007). PLINK: A tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *The American Journal of Human Genetics*, 81(3), 559–575. <https://doi.org/10.1086/519795>

- Rothhammer, S., Kunz, E., Seichter, D., Krebs, S., Wassertheurer, M., Fries, R., Brem, G., & Medugorac, I. (2017). Detection of two non-synonymous SNPs in SLC45A2 on BTA20 as candidate causal mutations for oculocutaneous albinism in Braunvieh cattle. *Genetics, Selection, Evolution: GSE*, 49(1), 73. <https://doi.org/10.1186/s12711-017-0349-7>
- Sarlo D., K. M., Hamblen, H., Hansen, P. J., Dikmen, S., Oltenacu, P. A., & Mateescu, R. G. (2019). Genetic parameters for hair characteristics and core body temperature in a multibreed Brahman-Angus herd. *Journal of Animal Science*, 97(8), 3246–3252. <https://doi.org/10.1093/jas/skz188>
- Sawaya, M. E., Bakshandeh, H., Hordinsky, M. K., & Penneys, N. S. (1994). CD44 expression in alopecia areata and androgenetic alopecia. *Journal of Cutaneous Pathology*, 21, 229–232.
- Shiota, A. M., Santos, S. F., Nascimento, M. R. B. M., Moura, A. R. F., Oliveira, M. V., & Ferreira, I. C. (2013). Parâmetros fisiológicos, características de pelame e gradientes térmicos em novilhas Nelore no verão e inverno em ambiente tropical. *Bioscience Journal*, 29(1), 1687–1695.
- Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., Frise, E., Kaynig, V., Longair, M., Pietzsch, T., ..., & Cardona, A. (2012). Fiji: An open-source platform for biological-image analysis. *Nature methods*, 9(7), 676–682. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2019>
- St-Jacques, B., Dassule, H. R., Karavanova, I., Botchkarev, V. A., Li, J., Danielian, P. S., McMahon, J. A., Lewis, P. M., Paus, R., & McMahon, A. P. (1998). Sonic hedgehog signaling is essential for hair development. *Current biology: CB*, 8(19), 1058–1068. [https://doi.org/10.1016/s0960-9822\(98\)70443-9](https://doi.org/10.1016/s0960-9822(98)70443-9)
- Thornton, P., Nelson, G., Mayberry, D., & Herrero, M. (2021). Increases in extreme heat stress in domesticated livestock species during the twenty-first century. *Global Change Biology*, 27(22), 5762–5772. <https://doi.org/10.1111/gcb.15825>
- Turner, H., & Schleger, A. (1960). The significance of coat type in cattle. *Australian Journal of Agricultural Research*, 11(4), 645–663. <https://doi.org/10.1071/AR9600645>
- Zayas, G. A., Santos, R. C., Rodriguez, E. E., Hernandez, A. S., Beard, A. M., Rafiq, F., Sarlo Davila, K. M., & Mateescu, R. G. (2025). Genetic architecture of thermotolerance traits in beef cattle: A novel integration of SNP and breed-of-origin effects. *Frontiers in Genetics*, 16, 1576966. <https://doi.org/10.3389/fgene.2025.1576966>

3.11 Anexos

Anexo 1. SNP líderes obtenidos mediante *clumping* de las asociaciones significativas detectadas en el ssGWAS para longitud del pelo de bovinos criollos.

BTA	Posición	SNP	Varianza (%)	$-\log_{10}(P)$	Genes asociados
18	7696602	BovineHD1800002691	0.036	10.965	<i>CDYL2, CMC2, CENPN, ATMIN, C18H16orf46, RF00026, GCSH, BCO1</i>
19	60604779	BovineHD1900017569	0.005	9.918	<i>RF00019, KCNJ2</i>
6	67464517	BovineHD0600019080	0.024	9.382	<i>GABRA4, GABRB1, RF000026</i>
6	95339487	BovineHD0600026962	0.012	9.338	<i>ANXA3, PAQR3, CFAP299</i>
1	124324829	BovineHD0100047214	0.003	9.325	
1	119142867	BovineHD0100033993	0.037	9.211	<i>PFN2, RNF13, ANKUB1, COMMD2</i>
23	2477856	BovineHD2300000441	0.025	8.994	<i>PRIM2, RF00026</i>
5	73762135	BovineHD0500021114	0.010	8.720	<i>ISX, HMGXB4, TOM1, HMOX1, MCM5, RASD2</i>

15	65260124	BovineHD1500018943	0.020	8.607	<i>KIAA1549L, C15H11orf91, CD59, FBXO3, LMO2, CAPRIN1, NAT10</i>
11	18664265	BovineHD1100005707	0.024	8.601	<i>CRIM1</i>
19	19945005	BovineHD1900005868	0.005	8.435	<i>LGALS9, NOS2, ULBP11, LYRM9, NLK, SLC13A2</i>
3	92698875	BovineHD0300026862	0.023	8.376	<i>SSBP3, MRPL37, CYB5RL, CDCP2, TCEANC2, RF00406, TMEM59, LDLRAD1, LRRC42, HSPB11, GLIS1</i>
9	60411198	BTB-00396747	0.008	8.190	<i>MAP3K7, MDN1</i>
15	71688173	BovineHD1500020895	0.022	8.126	
5	76419938	Hapmap50896-BTA-122135	0.007	8.111	<i>RF00026, USP18, ALG10, SYT10</i>
20	42470766	BovineHD2000012211	0.001	8.098	<i>CDH6</i>
20	43287639	BovineHD2000012365	0.025	8.015	
17	13200186	BovineHD1700003841	0.027	7.980	<i>ANAPC10</i>

11	5548781	BovineHD1100002002	0.022	7.914	<i>LONRF2, CHST10, NMS, PDCL13, PTPN13, RF00026</i>
5	68093199	ARS-BFGL-NGS- 61694	0.002	7.869	<i>NT5DC3, HSP90B1, C5H12orf73, TDG, GLT8D2, HCFC2, NFYB, TXNRD1, CHST11</i>
20	39592755	BovineHD2000011300	0.003	7.845	<i>TTC23L, RAI14, C1QTNF3, RF00026, AMACR, SLC45A2</i>
15	65404099	Hapmap44538-BTA- 37377	0.013	7.791	<i>ABTB2, APIP</i>
13	80914403	BovineHD1300023667	0.020	7.762	<i>TSHZ2</i>
5	68204052	BovineHD0500019208	0.006	7.755	<i>CHST11</i>
19	16902726	BovineHD1900004810	0.018	7.735	<i>ASIC2</i>
15	77244369	BovineHD1500022804	0.022	7.667	<i>CREB3L1, DGKZ, MDK, CHRM4, AMBRA1, HARBI1, ATG13, SLC39A13</i>
6	70460998	BovineHD0600020041	0.023	7.664	<i>FIP1L1, LNX1</i>
20	44527519	BTA-50669-no-rs	0.006	7.646	

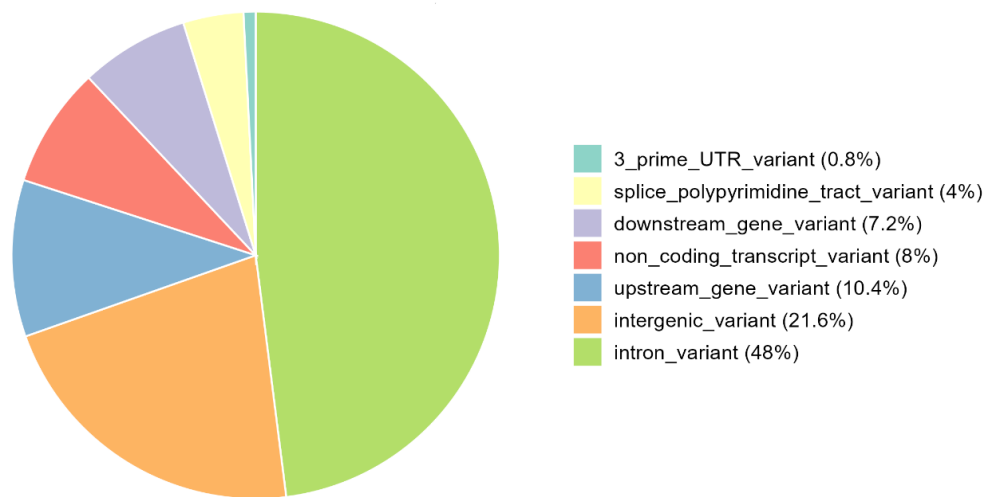
3	57667740	Hapmap30633-BTA-67965	0.023	7.646	<i>SH3GLB1, CLCA3, CLCA4, CLCA1, CLCA2, ODF2L</i>
4	25647682	BovineHD0400007493	0.019	7.635	<i>AHR, RF00089</i>
12	50244825	BTA-19373-no-rs	0.025	7.527	
5	76089128	BTB-01830189	0.008	7.507	<i>KCTD17, TMPRSS6, IL2RB, C1QTNF6, SSTR3, RAC2, bta-mir.1835, CYTH4, ELFN2, MFNG, CARD10, RF00026</i>
6	55514144	ARS-BFGL-NGS-114099	0.008	7.498	<i>ARAP2</i>
5	78581214	BTA-74084-no-rs	0.003	7.496	<i>AMN1, ETFBKMT, RF00026, DENND5B</i>
4	108530434	BovineHD0400031305	0.014	7.495	<i>ARHGEF5, NOBOX, TPK1</i>
3	90762372	BovineHD0300026281	0.019	7.449	
2	121787910	BovineHD0200035480	0.022	7.441	<i>RNF19B, TMEM54, HPCA, FNDC5, S100PBP, YARS, KIAA1522, SYNC, RBBP4, ZBTB8A, BSDC1, TSSK3, FAM229A, PTP4A2</i>

17	63734585	BTB-00683408	0.025	7.412	<i>MYO1H</i>
3	77956449	BovineHD0300022543	0.011	7.401	<i>GNG12, RF00026, GADD45A, IL12RB2</i>
18	13410193	BovineHD1800004446	0.021	7.379	<i>JPH3, KLHDC4, SLC7A5, CA5A, BANP</i>
20	38834677	BovineHD4100014684	0.001	7.294	<i>SPEF2, PRLR</i>
5	4828805	BovineHD0500001263	0.016	7.193	<i>CAPS2, GLIPR1L1, GLIPR1L2, GLIPR1, KRR1</i>
2	115284544	UA-IFASA-8833	0.014	7.184	<i>COL4A4</i>
5	72453812	BovineHD0500020600	0.018	7.155	<i>LARGE1, RF00598</i>
5	79685484	BovineHD0500022685	0.020	7.138	
3	41351876	BovineHD0300012629	0.020	7.029	<i>OLFM3</i>
20	44786003	BovineHD2000012730	0.021	7.021	
2	122785569	BovineHD0200035757	0.012	7.006	<i>COL16A1, PEF1, RF00156, HCRTR1, TINAGL1, FABP3, ZCCHC17, SERINC2, SNRNP40, NKAIN1</i>

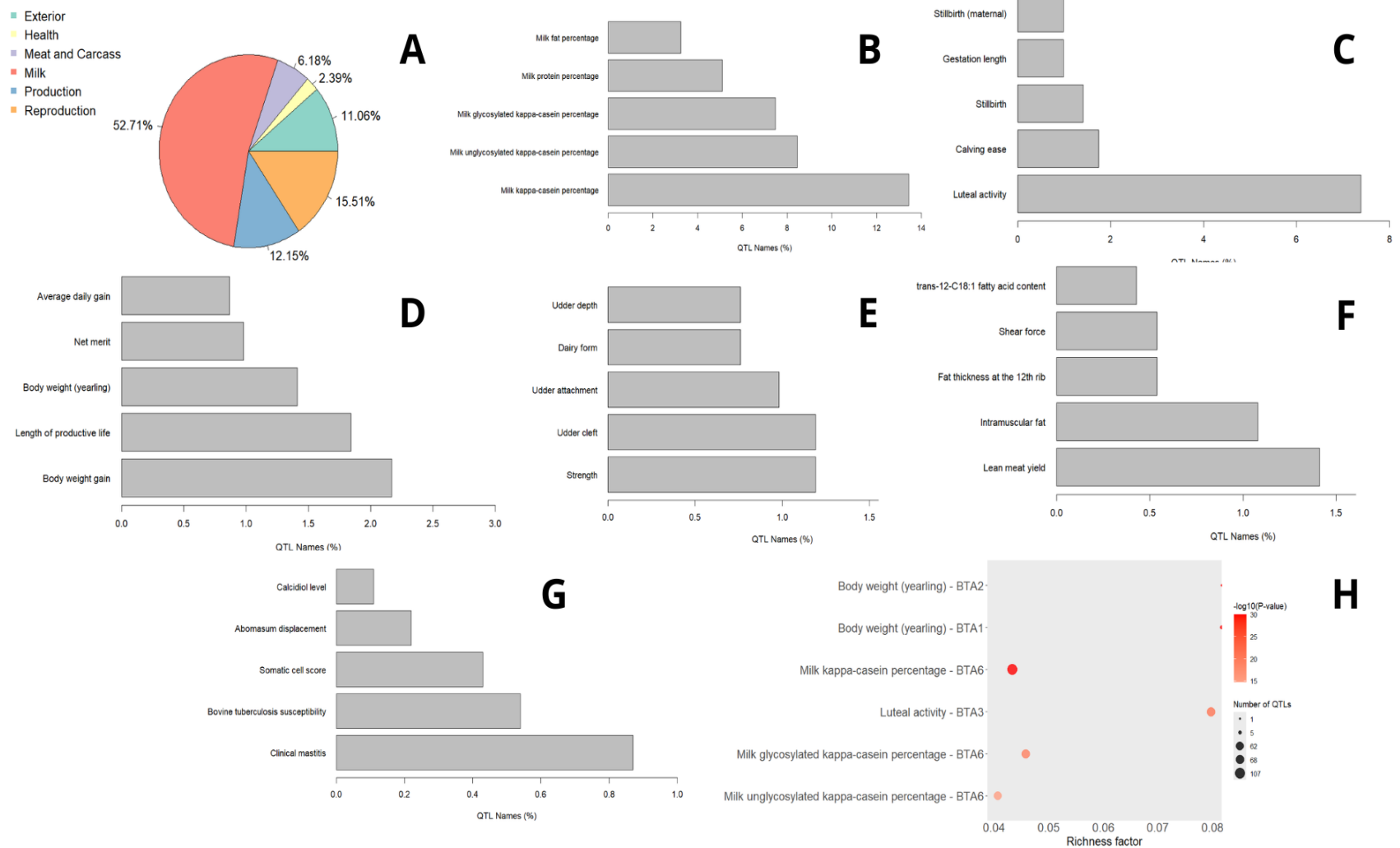
4	7611810	BovineHD0400002296	0.006	7.005	<i>ABCA13, UPP1, C4H7orf57, SUN3, RF00026, CLDN12, RF00026</i>
4	14963733	BovineHD0400004391	0.017	6.995	<i>TAC1, ASNS, RF00322, C1GALT1</i>
5	70416853	Hapmap23032-BTA-73828	0.018	6.984	<i>POLR3B, RFX4, RIC8B, TMEM263, MTERF2, CRY1</i>
14	9485443	Hapmap26061-BTC-063438	0.013	6.974	
2	116726510	BovineHD0200033880	0.008	6.972	<i>AGFG1, SLC19A3, CCL20, DAW1, SPHKAP</i>
2	116828572	BovineHD0200033909	0.010	6.955	
2	107114876	BovineHD0200031029	0.017	6.938	<i>RUFY4, CXCR2, CXCR1, ARPC2, RF00406, GPBAR1, AAMP, PNKD, TMBIM1, CATIP, SLC11A1, CTDSP1, bta-mir-26b, VIL1, USP37, CNOT9, PLCD4, ZNF142, BCS1L, RNF25, STK36, NHEJ1, SLC23A3</i>

BTA: cromosoma bovino; posición: coordenada genómica en bp; varianza (%): proporción de varianza explicada por el SNP; genes asociados: genes dentro de ± 250 kb del SNP.

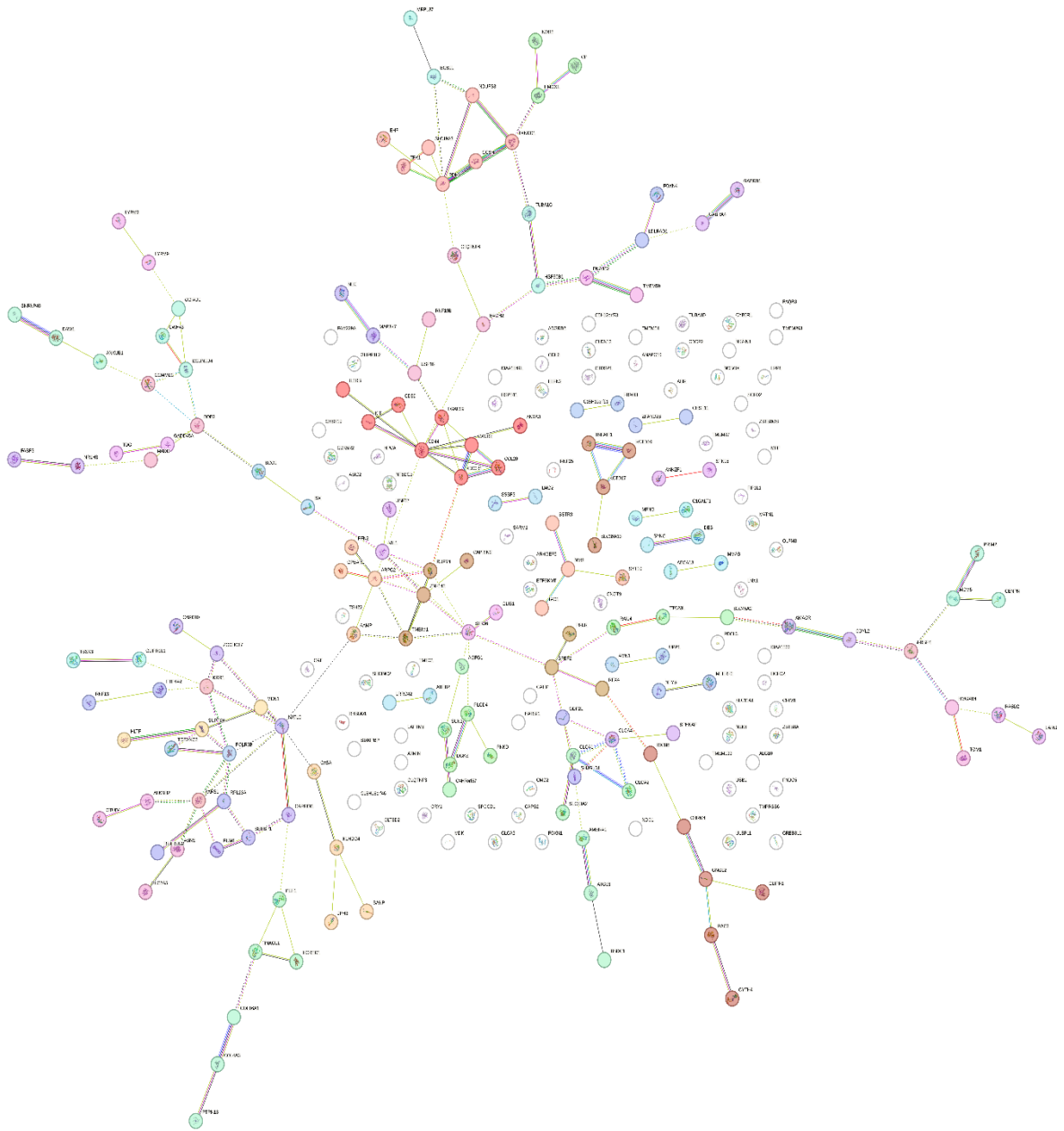
Anexo 2. Distribución porcentual de las consecuencias funcionales predichas para los SNP líderes del ssGWAS mediante VEP.



Anexo 3. Distribución por categorías, términos fenotípicos y enriquecimiento de QTL superpuestos a las regiones candidatas identificados mediante el paquete GALLO.



Anexo 4. Red de interacción proteína–proteína y organización modular de los genes identificados en el estudio. Los colores representan clústeres de proteínas altamente interconectadas detectados mediante el algoritmo MCL.



Anexo 5. Estructura poblacional y agrupamiento genético de subgrupos criollos y Charolais. El gráfico de dispersión muestra la distribución de los individuos sobre los dos primeros componentes principales (PC1 y PC2), estimados a partir de información genómica, permitiendo visualizar la estructura poblacional y la diferenciación entre los subgrupos criollos (IM, ME, AT y AL) y la población Charolais (CH).

