



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DEPARTAMENTO DE ENSEÑANZA INVESTIGACIÓN Y SERVICIO EN ZOOTECNIA

POSGRADO EN PRODUCCIÓN ANIMAL

ANÁLISIS DE PEDIGRÍ EN LA DETERMINACIÓN DE ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD GENÉTICA DE POBLACIONES BOVINAS PARA CARNE MEXICANAS

TESIS

Que como requisito parcial
para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN INNOVACIÓN GANADERA

Presenta:

ANTONIO RAFAEL DELGADILLO ZAPATA



DIRECCION GENERAL ACADEMICA
DEPTO. DE SERVICIOS ESCOLARES
OFICINA DE EXAMENES PROFESIONALES

Bajo la supervisión de: RODOLFO RAMÍREZ VALVERDE, Ph.D.



Junio de 2014

Chapingo, Estado de México

ANÁLISIS DE PEDIGRÍ EN LA DETERMINACIÓN DE ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD GENÉTICA DE POBLACIONES BOVINAS PARA CARNE MEXICANAS

Tesis realizada por ANTONIO RAFAEL DELGADILLO ZAPATA 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:



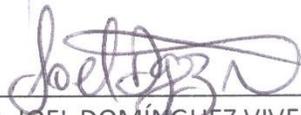
Ph. D. RODOLFO RAMÍREZ VALVERDE

ASESOR:



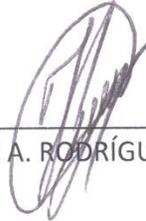
Ph. D. RAFAEL NÚÑEZ DOMÍNGUEZ

ASESOR:



Dr. JOEL DOMÍNGUEZ VIVEROS

ASESOR:



Ph. D. FELIPE A. RODRÍGUEZ ALMEIDA

CONTENIDO

LISTA DE CUADROS.....	iv
LISTA DE FIGURAS.....	vi
LISTA DE APÉNDICES.....	vii
DEDICATORIAS.....	viii
AGRADECIMIENTOS	ix
DATOS BIOGRÁFICOS.....	x
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
2. REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
2.1 Estructura genética de poblaciones	4
2.2 Distancias genéticas.....	35
2.3 Estadísticos de F	38
2.4 Literatura citada.....	42
3. ANÁLISIS DE PEDIGRÍ EN LA DETERMINACIÓN DE ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD GENÉTICA DE POBLACIONES BOVINAS PARA CARNE MEXICANAS.....	48
3.1 Resumen	48
3.2 Abstract.....	49
3.3 Introducción.....	50
3.4 Materiales y métodos.....	52
3.5 Resultados y discusión.....	60
3.6 Conclusiones.....	86
3.7 Literatura citada.....	87
3.8 Apéndices.....	93

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Intervalos generacionales (años) estimados a través de cuatro rutas gaméticas posibles en bovinos.	7
Cuadro 2. Nivel de integridad de pedigrí descrito por la tasa de genealogías conocidas en distintas razas de bovinos.....	10
Cuadro 3. Coeficientes de relación genética aditiva promedio (<i>CRP</i>) observados en poblaciones de bovinos.	14
Cuadro 4. Tamaño efectivo de población (N_e) estimado por diversas metodologías en poblaciones de bovinos.	19
Cuadro 5. Estimadores de los coeficientes de regresión lineal y sus errores estándar ($b \pm EE$) por cada 1% de incremento en el coeficiente de consanguinidad de animales de distintas razas bovinas.	24
Cuadro 6. Porcentajes de animales consanguíneos (<i>PIC</i>), y coeficiente de consanguinidad máximo individual (<i>F_m</i>) y promedio (<i>F_p</i>) en la población completa (<i>PC</i>) e individuos consanguíneos (<i>IC</i>).	25
Cuadro 7. Parámetros ² derivados de las probabilidades de origen del gen en poblaciones de bovinos con genealogías.	33
Cuadro 8. Descripción general del número de animales (<i>NA</i>) en los pedigríes de las cinco razas ² de bovinos mexicanas estudiadas.	53
Cuadro 9. Intervalos generacionales (años) estimados por las cuatro rutas gaméticas posibles para animales reproductores en cinco razas de bovinos para carne de México.....	61
Cuadro 10. Número de generaciones máximas trazadas (<i>MGT</i>), completas (<i>GC</i>) y completas equivalentes (<i>GE</i>) conocidas en el pedigrí de las cinco poblaciones de bovinos para carne de México.	63
Cuadro 11. Coeficiente de consanguinidad (<i>F</i>) promedio y porcentaje de animales consanguíneos para la población de referencia y todo el pedigrí de cinco razas de bovinos mexicanos.	67
Cuadro 12. Distribución de animales con base en su nivel de coeficiente de consanguinidad (<i>F</i>) individual en cinco razas ² de bovinos mexicanos.....	69
Cuadro 13. Distribución del número de animales con base en su nivel de coeficiente de relación promedio (<i>CRP</i>) en las cinco razas de bovinos mexicanas estudiadas.	75

Cuadro 14. Tamaño efectivo de población (N_e) estimado en la población de referencia (PR) y el periodo de intervalo entre generaciones (IG) para cinco poblaciones bovinas de México.	77
Cuadro 15. Parámetros descriptivos de la probabilidad de origen del gen estimados en el total del pedigrí y la población de referencia para cinco poblaciones bovinas de México.	79
Cuadro 16. Medidas de distribución de los estadísticos de F (Wright) entre los hatos de las cinco poblaciones bovinas para carne mexicanas.....	83

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Nivel de integridad de pedigrí en cinco razas de bovinos para carne de México.	65
Figura 2. Consanguinidad media anual de cinco razas de bovinos para carne de México.	69
Figura 3. Porcentaje de animales consanguíneos por año de nacimiento en cinco razas de bovinos para carne de México.	70
Figura 4. Coeficiente de relación promedio anual en cinco poblaciones bovinas mexicanas.....	72

LISTA DE APÉNDICES

Apéndice 1. Representación en un cladograma rectangular de la distancia mínima de Nei (Nei, 1987) entre pares de hatos que componen la raza Braford.	93
Apéndice 2. Representación en un cladograma rectangular de la distancia mínima de Nei (Nei, 1987) entre pares de hatos que componen la raza Brangus Negro.	94
Apéndice 3. Representación en un cladograma rectangular de la distancia mínima de Nei (Nei, 1987) entre pares de hatos que componen la raza Brangus Rojo.	95
Apéndice 4. Representación en un cladograma rectangular de la distancia mínima de Nei (Nei, 1987) entre pares de hatos que componen la raza Santa Gertrudis.	96
Apéndice 5. Representación en un cladograma rectangular de la distancia mínima de Nei (Nei, 1987) entre pares de hatos que componen la raza Salers.	97

DEDICATORIAS

A mis padres y hermanos

Muchos de nuestros sueños parecen al principio imposibles, luego pueden parecer improbables, y luego, cuando nos comprometemos firmemente, se vuelven inevitables - Christopher Reeve

AGRADECIMIENTOS

A mi Alma Mater, la Universidad Autónoma Chapingo y especialmente al Posgrado en Producción Animal por brindarme la oportunidad de desarrollarme profesionalmente en esta etapa de mi vida.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento otorgado para el desarrollo de mis estudios de posgrado.

Al Ph. D. Rodolfo Ramírez Valverde, por sus valiosas enseñanzas en la dirección de este proyecto, sus acertados consejos y sobre todo por su amistad y confianza brindada durante el proceso de investigación.

Al Dr. Joel Domínguez Viveros, por sus valiosos aportes a la presente investigación, amistad y hospitalidad brindadas durante mi estadía en el estado de Chihuahua.

Al Ph. D. Rafael Núñez Domínguez y Felipe A. Rodríguez Almeida, por la gran cantidad de conocimientos compartidos y por su activa participación en la elaboración de esta tesis.

A las Asociaciones Mexicanas de Criadores de Ganado Registro Braford, Brangus (Negro y Rojo), Santa Gertrudis y Salers, por facilitar sus bases de datos genealógicos para realizar esta tesis.

A mi pareja Reyna Vargas Abasolo por su apoyo incondicional y por estar presente en todos los momentos de mi vida 2525.

A mis compañeros y amigos de generación por formar parte de esta etapa en mi vida, con especial aprecio para Guillermo, Víctor, Maribel, Paulina, Aracely, Lizeth, Mizael, JC, y Fabian.



DATOS BIOGRÁFICOS

Datos personales

Nombre: Antonio Rafael Delgadillo Zapata
Fecha de nacimiento: 07 de septiembre de 1988
Lugar de nacimiento: Aguascalientes, Aguascalientes
Cartilla militar: 9252242
CURP: DEZA880907HASLPN06
Profesión: Ingeniero Agrónomo Especialista en Zootecnia
Cédula profesional: 7766641

Desarrollo académico

Preparatoria: 2003-2006 Preparatoria Agrícola
Universidad Autónoma Chapingo
Licenciatura: 2006-2010 Ingeniero Agrónomo Especialista en Zootecnia, Departamento de Zootecnia, Universidad Autónoma Chapingo
Maestría: 2012-2013 Maestro en Ciencias en Innovación Ganadera, Posgrado en Producción Animal, Departamento de Zootecnia, Universidad Autónoma Chapingo

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

La variabilidad genética puede ser definida en términos de la variación dentro de especies o razas. Ésta puede establecerse como la variedad de alelos y genotipos presentes en una población, que se ven reflejados en diferencias entre características morfológicas, fisiológicas y de comportamiento entre individuos y poblaciones. Según Jiménez y Collada (2000), desde un punto de vista funcional, la variabilidad genética se puede dividir en neutral y adaptativa. La primera no se ve afectada por la selección natural, ya que en los caracteres neutrales las frecuencias de las diferentes variantes son consecuencia de procesos aleatorios, como la migración entre poblaciones o deriva genética; mientras que en la segunda, los caracteres son de valor adaptativo, y el mantenimiento de nuevos fenotipos surgidos por mutación depende de su valor selectivo. De acuerdo con Toro y Caballero (2005), en general, la variación neutral es usada con fines de conservación, y la adaptativa es importante en el contexto de la supervivencia de poblaciones y características de importancia económica en plantas y animales domésticos.

Según Vu Tien Khang (1983), la variabilidad genética puede estudiarse a través de la estimación de la varianza genética de caracteres cuantitativos, el análisis de datos genealógicos (análisis de pedigrí), la descripción de genes visibles, y el uso de marcadores genéticos (como los microsatélites) en la población. De estos cuatro métodos, el más utilizado en la determinación de variabilidad genética es la obtención de la varianza genética; sin embargo, el análisis de pedigrí en poblaciones de animales es importante, ya que permite revisar las relaciones genealógicas de un ser vivo, así como la estructura y dinámica de las poblaciones (Falconer y Mackay, 1996; Gutiérrez *et al.*, 2003). Además, con un enfoque demográfico, ayuda a identificar los procesos que determinan la formación, conservación y desaparición de las poblaciones.

Hasta la fecha se han desarrollado muchos programas computacionales especializados en el análisis de pedigrí; algunos de los más utilizados son el Endog (Gutiérrez y Goyache, 2005), Pypedal (Cole, 2005), Pedig (Boichard, 2002) y Pedsys (Dyke, 1999). Estos programas permiten obtener estimaciones de parámetros genético-poblacionales que ayudan a explicar la variabilidad. Algunos parámetros importantes son: coeficiente de consanguinidad, tamaño efectivo de la población, intervalo generacional, relación genética aditiva promedio, heterocigocidad esperada, integridad del pedigrí, contribución de la subpoblación al total de la diversidad, y número efectivo de fundadores y ancestros.

Alrededor del mundo se han realizado muchos estudios sobre variabilidad genética en los que se discuten a detalle muchos de los parámetros genético-poblacionales de animales domésticos, principalmente en bovinos. Al respecto, se han analizado poblaciones de razas especializadas en producción de leche (Mc Parland *et al.*, 2007; Stachowickz *et al.*, 2011), carne (Bozzi *et al.*, 2006; Bouquet *et al.*, 2011) y autóctonas (Gutiérrez *et al.*, 2003; Martínez *et al.*, 2008). En estos estudios se discute el estatus genético de algunas poblaciones de bovinos. En México se han realizado pocos estudios sobre variabilidad genética en bovinos a través de análisis de pedigrí, entre los que destacan los publicados por Ruíz-Flores *et al.* (2006) y Domínguez *et al.* (2010).

El estudio de la diversidad de los recursos genéticos es importante para su aplicación en todos los sistemas de producción, ya que proporcionan la materia prima para la mejora de la raza y la adaptación a las circunstancias cambiantes. Según lo publicado en estudios moleculares recientes, la diversidad genética estimada en las poblaciones actuales de ganado autóctonas es superior a la estimada en sus contrapartes comerciales (FAO, 2007). Con la puesta en marcha de evaluaciones genéticas utilizando la metodología del modelo animal, se han logrado identificar a los animales con mérito genético superior, y con la implementación de técnicas reproductivas se puede diseminar ampliamente este material genético. Debido a lo anterior, es posible que con el paso del

tiempo, la variabilidad genética en algunas poblaciones bovinas de México esté en decremento, por lo que el objetivo de la presente tesis es determinar la estructura y variabilidad genética de algunas de las poblaciones bovinas de registro de México, mediante el análisis de pedigrí.

El presente documento contiene dos partes principales para abordar el tema; en la primera parte se presenta una revisión de literatura que apoya el entendimiento de los principales parámetros utilizados en la descripción de la diversidad genética presente en poblaciones de bovinos, mediante una descripción general de los parámetros obtenidos en investigaciones previas; y en la segunda parte se presenta un estudio que tuvo como objetivo evaluar la diversidad genética de cinco poblaciones de bovinos para carne en México, mediante la obtención de parámetros genético-poblacionales de un paquete especializado en el análisis del pedigrí (Endog).

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Estructura genética de poblaciones

El intenso deterioro reciente de la biodiversidad, la erosión genética de las especies utilizadas en la agricultura y la ganadería, la estrecha base genética de muchas de las especies utilizadas en los países desarrollados, la amenaza de plagas y enfermedades, y los efectos de factores climáticos adversos, se encuentran entre las causas de interés sobre la biodiversidad en general, y en particular en las especies útiles para la agricultura y la alimentación, es decir, en los recursos genéticos.

La domesticación de animales de granja inició hace aproximadamente 12,000 años, cuando las personas mantenían a los animales con propósitos de trabajo, obtención de alimento, fibras y otros usos en la agricultura (FAO, 1998). A nivel global, se han contabilizado 7,616 razas de animales domésticos, de las cuales 690 son reportadas como extintas, nueve de ellas son clasificadas como transfronterizas, es decir, que se encuentran distribuidas en al menos una de las siete regiones geográficas establecidas por la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO, 2007). Lo anterior sugiere que no sólo las razas autóctonas se encuentran en riesgo de extinción.

En el caso específico de los bovinos, se han contabilizado 1,311 razas, de las cuales 209 están declaradas como extintas, el número más alto dentro de las especies de animales domésticos (FAO, 2007). Por otro lado, en México existen 53 razas de bovinos (FAO, 2013), la mayoría clasificadas como transfronterizas.

El aporte al conocimiento sobre la diversidad genética mediante el estudio de la estructura poblacional es importante, ya que permite tener un panorama general sobre el estatus genético de las poblaciones y posibilita la toma de acciones en pro de la conservación, en caso de reducciones drásticas en el tamaño de las poblaciones.

A nivel molecular, la diversidad genética ha sido medida por las frecuencias de alelos y genotipos, proporción de loci polimórficos, heterocigocidad esperada y observada, y diversidad alélica. En análisis de pedigríes, lo usual es calcular $1-F$ y $1-f$, donde F y f son los coeficientes de endogamia y coancestría (Toro y Caballero, 2004). Además, mediante los análisis de pedigríes se obtienen otros parámetros poblacionales, como fundadores, ancestros, tasas de endogamia y tamaño efectivo, coeficiente de relación genética aditiva promedio, etc., tal como lo muestran los estudios publicados por Gutiérrez *et al.* (2003), Bozzi *et al.* (2006), Carolino y Gama (2008), Bouquet *et al.* (2011), y Danchin-Burge *et al.* (2012). Para el caso de relaciones genéticas entre poblaciones, se analizan principalmente los estadísticos de Wright (1965) y distancias genéticas. Estos parámetros permiten analizar la diversidad genética dentro y entre poblaciones.

Desde principios de la década de los 90, el desarrollo de la genética molecular ha propiciado que los marcadores moleculares (microsatélites, ADN-huellas dactilares, RAPD's, RFLP's, AFLP's, SNP's y secuenciación de ADN) tomen mayor relevancia en la descripción de la diversidad genética (Toro y Caballero, 2004).

Intervalo generacional (IG)

Bichard *et al.* (1973) definen el IG como la edad promedio de los padres cuando nacen sus hijos, y puede ser calculado a través de cuatro rutas: padre-hijo, padre-hija, madre-hijo y madre-hija. Este parámetro puede ser estimado tanto para animales que se conservan como reproductores como para los que no son usados como reproductores (James, 1977). Su valor considera el periodo de gestación, la edad a la pubertad y las diferentes prácticas de manejo aplicadas

en las unidades de producción (esquema de alimentación, edad al primer servicio, servicios por concepción, etc.). Los primeros dos componentes son poco variables en comparación con el tercero. La duración de la gestación en bovinos es de aproximadamente 284.7 ± 6.5 d (Galina y Valencia, 2009) y la edad a la pubertad varía de 8 a 27 meses en animales de diversas razas y pesos (PIR, 2013). En promedio, la contribución del tiempo de la gestación y de la edad a la pubertad en el *IG* de bovinos es de 809.7 d (valor estimado a partir de Galina y Valencia, 2009; PIR, 2013), indicando una fuerte influencia en el valor del parámetro.

El estudio del *IG* en el análisis de la estructura genética de poblaciones es *per se* importante, ya que está relacionado con las pérdidas de variabilidad genética. Por ejemplo, si el *IG* es corto, las pérdidas de variabilidad genética se producen a mayor velocidad por unidad de tiempo. Además, el *IG* es un parámetro que permite traducir incrementos de otros parámetros por unidad de tiempo en incrementos de los mismos por generación (Cervantes, 2008), y permite distinguir con cierta precisión entre los distintos sistemas de empadre, ya sea monta natural o inseminación artificial (Boichard *et al.*, 1996).

En el Cuadro 1 se presentan algunas estimaciones de *IG* obtenidas en diferentes razas de bovinos. Las estimaciones de *IG* en las poblaciones estudiadas han sido variables, con valores promedio por raza que van desde 3.2 hasta 10.4 años, y un promedio general de 6.0 años. Esta diversidad en valores era de esperarse, debido a la variabilidad entre razas y a las condiciones ambientales y de manejo específicas en cada estudio. Los *IG* para las rutas específicas padre-hijo, padre-hija, madre-hijo y madre-hija fueron en promedio 5.9, 5.7, 5.8 y 5.7 años, respectivamente. Lo anterior confirma que la ruta padre-hijo presenta mayores intervalos que las otras rutas; en promedio la ruta padre-hijo fue 3% mayor que las rutas padre-hija y madre-hija, y 1% superior a la ruta madre-hijo.

Cuadro 1. Intervalos generacionales (años) estimados a través de cuatro rutas gaméticas posibles en bovinos.

Raza ^z	País ^y	P/H ^x	P/HA ^w	M/H ^v	M/HA ^u	Media	Fuente
Marchigiana	BRA	7.9	8.2	5.9	5.9	7.0	Santana <i>et al.</i> (2012)
Bonsmara	BRA	3.0	2.8	2.7	3.4	3.2	
Guzerat	BRA	7.5	7.7	7.2	7.3	7.5	Peixoto <i>et al.</i> (2010)
Suizo Europeo	VAR	8.7	7.8	5.3	4.9	6.6	Gebremariam <i>et al.</i> (2010)
CC	COL	3.8	4.3	6.8	6.5	5.4	Martínez <i>et al.</i> (2008)
Sanmartinero	COL	7.3	6.4	7.2	6.9	6.8	
BON	COL	3.7	3.9	5.4	5.5	4.7	
Romosinuano	COL	4.9	5.4	5.9	6.2	5.7	
Alentejana	POR	6.1	6.0	7.0	6.8	6.5	Carolino y Gama (2008)
Charolais	IRL	6.7	6.7	5.8	5.6	6.7	Mc Parland <i>et al.</i> (2007)
Limousin	IRL	7.7	7.7	5.7	5.7	7.7	
Simmental	IRL	6.1	6.2	6.0	5.8	6.1	
Hereford	IRL	6.5	6.9	5.5	5.4	6.5	
Angus	IRL	7.2	7.3	6.0	5.7	7.2	
Holstein Friesian	IRL	8.3	8.1	4.0	4.0	8.3	
Chianina	ITA	4.4	4.8	6.0	5.9	5.4	Bozzi <i>et al.</i> (2006)
Marchigiana	ITA	4.4	4.6	5.3	5.5	4.9	
Romagnola	ITA	4.8	5.1	5.4	5.3	5.2	
Kumamoto	JAP	11.4	9.8	8.8	7.5	9.4	Honda <i>et al.</i> (2006)
Kouchi	JAP	14.2	10.7	9.9	7.0	10.4	
Alistana	ESP	3.1	3.1	5.7	5.5	4.1	Gutiérrez <i>et al.</i> (2003)
AM	ESP	3.5	3.7	4.8	5.6	4.6	
AV	ESP	3.2	3.3	4.9	5.0	4.3	
A-NI	ESP	3.6	3.6	3.8	3.9	3.7	
BP	ESP	5.2	4.5	6.5	5.9	5.5	
Morucha	ESP	4.4	4.0	4.5	4.6	4.8	
Pirenaica	ESP	5.0	4.5	7.3	7.1	6.1	
Sayaguesa	ESP	2.9	3.4	4.0	4.2	3.8	

^z CC = Costeño con Cuernos; BON = Blanco Orejinegro; AM = Asturiana de la montaña; AV = Asturiana de los valles; A-NI = Avileña-Negra Ibérica; BP = Bruna de los pirineos. ^y VAR = pedigrí que incluye la información genealógica de 22 países; BRA = Brasil; COL = Colombia; POR = Portugal; IRL = Irlanda; ITA = Italia; JAP = Japón; ESP = España. ^x P/H = ruta padre-hijo; ^w P/HA = ruta padre-hija; ^v M/H = ruta madre-hijo; ^u M/HA = ruta madre-hija.

Pirchner (1983) sugiere que los *IG* en las rutas padre-hijo = 6.5-9.0, padre-hija = 4.5-6.5, madre-hijo = 5.0-6.5 y madre-hija = 5.0-6.5, son valores que pueden ser considerados como estándar en bovinos de carne. De esta manera, la única ruta que no entra dentro del rango es padre-hijo, puesto que presenta valores inferiores al estándar. El valor medio de esa ruta es afectado en las razas

autóctonas y criollas, donde el reemplazo de sementales es rápido debido al reducido número de individuos en las poblaciones (Gutiérrez *et al.*, 2003; Martínez *et al.*, 2008).

Integridad del pedigrí

El nivel de integridad se puede inferir por medio de diferentes parámetros, uno mediante la evaluación del número de generaciones, ya sean completas, máximas trazadas (Gutiérrez y Goyache, 2005) y completas equivalentes (Boichard *et al.*, 1996), y otro, que se obtiene calculando la proporción de padres, abuelos y tatarabuelos conocidos (Gutiérrez *et al.*, 2003). Con el programa Endog se puede obtener el porcentaje de ancestros conocidos para las primeras cinco generaciones parentales (Gutiérrez y Goyache, 2005).

Una generación es completa cuando se conocen los 2^n antepasados de un individuo (n es el número de antepasados conocidos en ascendencia), mientras que las generaciones máximas trazadas, hacen alusión al número máximo de éstas que separan a un individuo de su ancestro más lejano (Gutiérrez y Goyache, 2005). Para un individuo dado, el número de generaciones completas equivalentes se obtiene mediante la suma de los coeficientes $(1/2)^n$ de todos los antepasados conocidos. Así, un padre proporciona un valor de 0.5 y un abuelo de 0.25. La tasa de genealogías conocidas refleja tanto la contribución de los animales inscritos en los libros genealógicos, como la calidad de la información reconocida en ellos (Boichard *et al.*, 1996).

Conocer la profundidad del pedigrí es importante no sólo por los valores que la representan, sino porque existen otros parámetros que son sensibles a la calidad del mismo. En muchos casos, la falta de información incluso para las generaciones más recientes de antepasados, puede dar lugar a sesgos al estimar la tasa de endogamia, los números de fundadores y ancestros (Boichard *et al.*, 1997), y el coeficiente de relación genética aditiva promedio, debido a que se pueden ver interrumpidas algunas relaciones entre parientes y pueden pasar desapercibidos sucesos importantes en el libro genealógico.

El número promedio de generaciones máximas trazadas (*MGT*), completas (*GC*) y equivalentes (*GE*) calculadas en distintos pedigríes de bovinos se presentan en el Cuadro 2. Tanto el *MGT* como el *GC* son parámetros que cada vez son menos considerados en la descripción de la integridad de pedigrí. Los valores reportados del *MGT* varían de 4.20 a 14.00, con un promedio de 8.54 generaciones, mientras que en *GC* sólo se reporta un valor de 1.67 generaciones. Por otro lado, el *GE* es ampliamente usado por su mérito propio y porque es de utilidad en la obtención de parámetros descriptivos de la diversidad genética, como el “tamaño efectivo de población realizado” (Cervantes *et al.*, 2008). Sus valores medios oscilan entre 0.81 y 9.30 generaciones, con un promedio general entre razas de 4.60. Al parecer, la tasa de genealogías conocidas se encuentra estrechamente relacionada con el tamaño del pedigrí en cuestión; así pues, entre mayor sea el número de individuos pertenecientes a un pedigrí, mayor es la cantidad de genealogías conocidas.

La proporción de padres, abuelos y tatarabuelos conocidos por sexo proporciona información complementaria a la tasa de genealogías conocidas. Gutiérrez *et al.* (2003), Márquez *et al.* (2010) y Santana *et al.* (2012) han reportado la proporción de ancestros conocidos hasta la tercera generación parental, con valores porcentuales de tatarabuelos conocidos que oscilan entre 97% en la raza Marchigiana de Brasil y 3% en Asturiana de los Valles y Bruna de los Pirineos de España (proporción máxima y mínima observada en tatarabuelos o tatarabuelas, según sea el caso). En general, la proporción de ancestros conocidos es muy similar entre sexos; sin embargo, Gutiérrez *et al.* (2003) y Santana *et al.* (2012) han encontrado proporciones de ancestros conocidos mayor en machos que en hembras, situación que puede explicarse por la buena calidad de pedigrí de los sementales de registro.

Cuadro 2. Nivel de integridad de pedigrí descrito por la tasa de genealogías conocidas en distintas razas de bovinos.

Raza ^z	País	MGT ^y	GC ^x	GE ^w	Fuente
Marchigiana	Brasil			4.52	Santana <i>et al.</i> (2012)
Bonsmara	Brasil			2.19	
Charolais	Dinamarca			8.50	Bouquet <i>et al.</i> (2011)
Charolais	Francia			9.30	
Charolais	Irlanda			9.10	
Charolais	Suecia			8.30	
Limousin	Dinamarca			7.30	
Limousin	Francia			6.90	
Limousin	Irlanda			6.50	
Limousin	Suecia			7.50	
Limousin	Reino Unido			7.50	
Guzerat	Brasil	6.88	1.67	2.80	
CC	Colombia	5.20		3.70	Martínez <i>et al.</i> (2008)
Sanmartinero	Colombia	6.10		3.80	
Blanco Orejinegro	Colombia	4.20		3.10	
Romosinuano	Colombia	6.90		4.80	
Chianina	Italia	14.00		5.66	Bozzi <i>et al.</i> (2006)
Marchigiana	Italia	12.00		4.54	
Romagnola	Italia	13.00		4.95	
Alistana	España			1.53	Gutiérrez <i>et al.</i> (2003)
AM	España			1.56	
AV	España			1.08	
A-NI	España			2.23	
BP	España			0.81	
Morucha	España			1.22	
Pirenaica	España			2.97	
Sayaguesa	España			1.73	

^z CC = Costeño con Cuernos; AM = Asturiana de las Montañas; AV = Asturiana de los Valles; A-NI = Avileña Negra Ibérica; BP = Bruna de los Pirineos. ^y MGT = número máximo de generaciones trazadas. ^x GC = número de generaciones completas. ^w GE = número de generaciones completas equivalentes.

Coeficiente de Relación Genética Aditiva Promedio (CRP)

El *CRP* puede ser definido como dos veces la probabilidad de que dos alelos al azar, uno del animal y el otro de la población en el árbol genealógico (incluido el animal), sean idénticos por descendencia, y es interpretado como la representación del animal en todo el pedigrí, independientemente del

conocimiento de su propia genealogía (Dunner *et al.*, 1998). Gutiérrez y Goyache (2005) definen el *CRP* de cada individuo como la probabilidad de que un alelo escogido al azar de entre toda la población en el árbol genealógico pertenezca a un animal determinado, es por tanto, una medida del porcentaje que por término medio comparte cada individuo con el resto de los individuos del pedigrí (Gutiérrez *et al.*, 2003; Cervantes, 2008). Aunque las dos definiciones se refieran prácticamente a lo mismo, la última definición es más concreta y fácil de entender en la práctica.

Para el cálculo del *CRP* basta con obtener el promedio de los coeficientes en la fila correspondiente al individuo en la matriz de relaciones genéticas aditivas “A” (Dunner *et al.*, 1998; Gutiérrez *et al.*, 2003; Cervantes, 2008). Matricialmente, el *CRP* se puede obtener mediante un vector c' definido como (Gutiérrez y Goyache, 2005):

$$c' = \left(\frac{1}{n}\right) 1'A \dots \dots \dots [1]$$

donde, “A” es una matriz de tamaño $n \times n$; dicha matriz se puede obtener a partir de una segunda matriz “P”, donde p_{ij} es igual a 1 si j es padre de i y 0 en caso contrario (Quaas, 1976), y se denota como:

$$A = \left(I - \frac{1}{2}P\right)^{-1} D \left(I - \frac{1}{2}P'\right)^{-1} \dots \dots \dots [2]$$

donde, “D” es una matriz diagonal con valores diferentes de cero y se obtiene con $d_{ii} = 1 - \frac{1}{4}a_{jj} - \frac{1}{4}a_{kk} \dots \dots \dots [3]$, j y k son los padres del individuo i .

Despejando [2] y multiplicando por $\left(\frac{1}{n}\right) 1'$ queda:

$$\left(\frac{1}{n}\right) 1'A \left(I - \frac{1}{2}P'\right) = \left(\frac{1}{n}\right) 1' \left(I - \frac{1}{2}P\right)^{-1} D$$

Substituyendo con [1] queda:

$$c' \left(I - \frac{1}{2} P' \right) = \left(\frac{1}{n} \right) 1' \left(I - \frac{1}{2} P \right)^{-1} D$$

Multiplicando por c' los factores del paréntesis y agrupando por c' , queda:

$$c' = \left(\frac{1}{n} \right) 1' \left(I - \frac{1}{2} P \right)^{-1} D + \frac{1}{2} c' P' \dots \dots \dots [4]$$

Esta última expresión es equivalente a la ecuación **[1]**.

La endogamia es una consecuencia del apareamiento entre parientes; sin embargo, este parámetro no explica por qué se dan este tipo de apareamientos. El *CRP* entre los animales de una población tiende a ser más alto cuando todos los individuos están altamente relacionados y no hay posibilidades de apareamientos entre individuos que están nula o poco emparentados. Un *CRP* bajo junto con un alto promedio de consanguinidad sugiere un amplio uso de apareamientos dentro del hato (Gutiérrez *et al.*, 2003), con poco o nulo flujo de genes al exterior. Por el contrario, los apareamientos entre individuos de diferentes familias disminuye el coeficiente de consanguinidad, además del *CRP*.

Algunas ventajas de estimar el *CRP* son (Gutiérrez y Goyache, 2005; Cervantes, 2008):

- ❖ Su costo computacional es similar al de la construcción de “A”, ya que comparten el algoritmo de origen.
- ❖ El *CRP* de un fundador indica su porcentaje de contribución genética a la población, es decir el porcentaje de la población originado por él.
- ❖ Los *CRP* pueden utilizarse como medida de consanguinidad de la población globalmente, al tener en cuenta simultáneamente la consanguinidad y la coancestría.
- ❖ El *CRP* puede ser utilizado como un índice para mantener la diversidad inicial, mediante la utilización como padres preferente de individuos con el menor *CRP*.

- ❖ El *CRP* puede utilizarse para predecir la consanguinidad a largo plazo de una población, porque tiene en cuenta el porcentaje del pedigrí completo originado por cada fundador. Así, el *CRP* puede utilizarse para obtener el tamaño efectivo de la población fundadora mediante el inverso de la suma de los cuadrados de los valores en los animales fundadores.

Para entender mejor los puntos anteriores, cabe mencionar que los coeficientes de relación genética aditiva son el doble de los coeficientes de coancestría y que el coeficiente de coancestría entre dos individuos es igual a la consanguinidad de su descendencia.

En el Cuadro 3 se muestran los *CRP* reportados en distintas poblaciones de bovinos. Los valores de *CRP* son muy variables y van desde 6.65% hasta 0.10%, con un promedio de 1.79%. Este último permite suponer que el porcentaje de alelos que por término medio comparten todos individuos de la población definida es bajo. Por otro lado, el *CRP* en el total de la población (TP) es más bajo que el de su respectiva población de referencia (PR); esta última definida para distintos periodos los cuales incluyen, generalmente, grupos de animales nacidos durante los últimos periodos de registro en el pedigrí e indican que el grado de parentesco es cada vez mayor y por tanto la frecuencia de apareamientos entre parientes. De acuerdo con Gutiérrez *et al.* (2003), el *CRP* provee información complementaria a la del coeficiente de consanguinidad (F), porque ayuda a explicar el cómo se dan los apareamientos dentro de las poblaciones.

Tamaño efectivo de la población (N_e)

El N_e es un parámetro clave en genética evolutiva y cuantitativa, debido a que mide la tasa de deriva genética y consanguinidad (Caballero, 1994). El concepto de N_e propuesto por Wright, está asociado al tamaño poblacional que es relevante en términos evolutivos, es decir, el número de individuos reproductivos, ya que son estos los que contribuyen a la siguiente generación en términos demográficos y sobre todo genéticos (Wright, 1969). El N_e se define

como el número de individuos que darían lugar a la varianza de muestreo o la tasa calculada de endogamia, si fueran criados bajo el sistema de población idealizada (Wright, 1931; citado por Falconer y Mackay, 1996). Este término es una necesidad práctica para tratar con poblaciones naturales (Wright, 1969).

Cuadro 3. Coeficientes de relación genética aditiva promedio (*CRP*) observados en poblaciones de bovinos.

Raza	Población ^z	País ^y	<i>CRP</i>	Fuente
Blonde d'Aquitaine	AV 2011	Eslovaquia	2.58	Kadlecík and Pavlík (2012)
Blonde d'Aquitaine	TP	Eslovaquia	1.25	
Charolais	AV 2011	Eslovaquia	1.00	
Charolais	TP	Eslovaquia	0.55	
Limousin	AV 2011	Eslovaquia	1.14	
Limousin	TP	Eslovaquia	0.62	
Simmental	AV 2011	Eslovaquia	6.65	
Simmental	TP	Eslovaquia	3.53	
Manchado Eslovaco	AP 1987-2009	Eslovaquia	0.90	Hazuchová <i>et al.</i> (2012)
Manchado Eslovaco	TP	Eslovaquia	0.36	
Suizo Europeo	TP	VAR	1.10	Gebremariam <i>et al.</i> (2010)
Costeño con cuernos	AN 2000-2004	Colombia	3.80	Martínez <i>et al.</i> (2008)
Costeño con cuernos	TP	Colombia	2.90	
Sanmartinero	AN 2000-2004	Colombia	2.50	
Sanmartinero	TP	Colombia	2.00	
Blanco Orejinegro	AN 2000-2004	Colombia	2.00	
Blanco Orejinegro	TP	Colombia	1.50	
Romosinuano	AN 2000-2004	Colombia	3.90	
Romosinuano	TP	Colombia	2.20	
Nelore	AN 2000-2001	Brasil	2.60	Vozzi <i>et al.</i> (2006)
Nelore polled	AN 2000-2001	Brasil	3.00	
Alistana	TP	España	0.73	Gutiérrez <i>et al.</i> (2003)
Asturiana de la montaña	TP	España	0.68	
Asturiana de los valles	TP	España	0.26	
Avileña-Negra Ibérica	TP	España	0.10	
Bruna de los pirineos	TP	España	0.35	
Morucha	TP	España	0.30	
Pirenaica	TP	España	1.58	
Sayaguesa	TP	España	1.70	

^z TP = todo el pedigrí; AV = animales vivos (periodo); AP = animales puros (periodo); AN = animales nacidos (periodo). ^y VAR = pedigrí que incluye la información genealógica de 22 países.

La población ideal es de tamaño infinito en la cual los apareamientos son aleatorios, la población base está subdividida en un número infinito de subpoblaciones, cada una con un número N constante de reproductores por generación. En cada subpoblación, los progenitores producen un número infinito de gametos masculinos y femeninos, los cuales sólo $2N$ son muestreados y unidos para producir los N cigotos de la siguiente generación. Todos los individuos sobreviven desde su nacimiento hasta la edad adulta. Tanto el muestreo de gametos como la unión entre ellos son aleatorios, así que todos los progenitores tienen la misma probabilidad de producir descendencia. Los cambios sistemáticos en las frecuencias alélicas están excluidos, las generaciones no se superponen y solo loci autosómicos son considerados (Caballero, 1994).

En las poblaciones reales es muy poco probable que se satisfagan todas las condiciones de la población ideal; por tanto, el número de reproductores no describe adecuadamente los efectos de la endogamia y deriva genética en la mayoría de las situaciones prácticas (Caballero, 1994). Por lo anterior, según Falconer y Mackay (1996), la forma más apropiada de tratar cualquier desviación concreta de la estructura reproductiva ideal es expresar la situación en términos del N_e . A continuación se describen algunas metodologías usadas en el cálculo de N_e en poblaciones de animales domésticos con registros genealógicos.

N_e por diferente número de progenitores

En animales domésticos y de laboratorio, a menudo los sexos están representados desigualmente entre los individuos reproductores. Sin embargo, cualesquiera que sean sus números relativos, los dos sexos contribuyen por igual a la siguiente generación. Por tanto, la varianza de muestreo atribuible a los dos sexos debe calcularse separadamente. Puesto que la varianza de muestreo es proporcional al recíproco del número de individuos, el censo efectivo es el doble de la media armónica del número de individuos de los dos sexos. De manera que el censo efectivo de población se obtiene como:

$$N_e = \frac{4N_m N_h}{N_m + N_h}$$

donde, N_m es el número de padres, mientras que N_h es el número de madres. Esta fórmula da una buena aproximación del N_e , a menos que N_m y N_h sean muy pequeños (Falconer y Mackay, 1996). De acuerdo con Caballero (1994), el tamaño del sexo menos numeroso tiene alto impacto en el N_e .

N_e por tasa de consanguinidad (ΔF)

El N_e se puede obtener a partir del ΔF como $N_e = \frac{1}{2\Delta F}$. Cuando el coeficiente de consanguinidad se expresa en términos del ΔF , proporciona un medio para comparar los efectos de la consanguinidad en diferentes sistemas reproductivos (Falconer y Mackay, 1996), y por tanto su N_e . Sin embargo, no aplica para el caso de traslape generacional, debido a que se tiene que obtener el promedio de F para una generación discreta dada (Gutiérrez *et al.*, 2008).

La tasa de consanguinidad mide el incremento del coeficiente de consanguinidad en una generación, relativo al incremento total necesario para alcanzar la consanguinidad completa y se expresa como:

$$\Delta F = \frac{F_t - F_{t-1}}{1 - F_{t-1}}$$

donde, F_t y F_{t-1} se refieren al promedio de consanguinidad en la generación t (Falconer y Mackay, 1996). Al ser este método el más utilizado en el cálculo de N_e en poblaciones de bovinos, muchos autores se han preocupado por obtener un valor más preciso de ΔF , mediante la implementación de nuevas metodologías. Tal es el caso de Gutiérrez *et al.* (2003), donde obtienen el ΔF como el incremento entre dos generaciones ($F_t - F_{t-1}$), del coeficiente de regresión (b) del promedio de consanguinidad sobre el año de nacimiento, considerando el promedio del intervalo generacional (l) como: $(F_t - F_{t-1}) = lxb$, y F_{t-1} se obtiene a partir de $F_{t-1} = F_{ly} - lxb$, donde F_{ly} se refiere al promedio de consanguinidad del último año estudiado.

Otra forma similar es mediante la obtención del ΔF año⁻¹, mediante la regresión del F individual sobre el año de nacimiento con el modelo $F_{ij} = b_0 + b_1 \text{año}_i + e_{ij}$, donde F_{ij} representa el coeficiente de consanguinidad del animal i en el año j , b_0 es el intercepto, b_1 es el coeficiente de regresión lineal de la consanguinidad individual sobre el año de nacimiento, y e_{ij} es el error asociado con la observación ij (Carolino y Gama, 2010). A partir de ΔF año⁻¹ se puede extrapolar el valor al intervalo generacional (l) mediante ΔF año⁻¹ x l (Carolino y Gama, 2010).

Finalmente, Pérez-Enciso (1995) propuso un método para estimar el N_e con base en la regresión logarítmica de $(1 - F_t)$ sobre el número de generación, donde F_t es obtenido de $F_t = 1 - (1 - \Delta F)^t$ como $1 - F_t = \left(1 - \frac{1}{2N_e}\right)^t$ en el caso de generaciones discretas. Por el contrario, cuando no hay generaciones discretas, el N_e es estimado por la regresión logarítmica de $(1 - F_t)$ sobre el año de nacimiento y después se divide por el intervalo generacional promedio.

N_e “realizado”

El tamaño efectivo “realizado” (Cervantes *et al.*, 2008) se estima a partir de la fórmula tradicional de la inversa de dos veces el cambio en consanguinidad, pero con la particularidad de que la tasa de consanguinidad se estima para cada individuo en el libro genealógico, con base en el número de generaciones equivalentes (Gutiérrez *et al.*, 2008), a partir de la fórmula del F promedio para una generación dada (t), como (Falconer y Mackay, 1996):

$$F_t = 1 - (1 - \Delta F)^t$$

De la ecuación anterior y la del coeficiente de consanguinidad individual para una población hipotética donde todos los individuos tienen la misma estructura de pedigrí ($F_t = F_i$), un incremento individual en consanguinidad (ΔF_i) puede ser definido como:

$$\Delta F_i = 1 - \sqrt[t]{1 - F_i}$$

donde, t es el número de generaciones completas equivalentes (Boichard *et al.*, 1996), definidas en el capítulo de integridad de pedigrí. Los valores de ΔF_i calculados para una población de referencia dada pueden ser empleados para estimar el N_e , independientemente de la presencia de individuos que se asignarían a diferentes generaciones discretas de acuerdo con la profundidad de su pedigrí. Los ΔF_i de los individuos que pertenecen a una PR pueden ser promediados y obtener así el tamaño efectivo, como $\overline{N_e} = \frac{1}{2\Delta F}$ (Gutiérrez *et al.*, 2008). Los individuos con menos de dos generaciones discretas conocidas deben ser eliminados de la PR para evitar coeficientes de consanguinidad igual a cero (Gutiérrez *et al.*, 2009).

Es importante mencionar que el N_e estimado por este método no depende del diseño de apareamientos en toda la PR, pero sí en el tipo de apareamiento llevado a cabo en todo el pedigrí del individuo en cuestión. Además, corrige por la cantidad de información de pedigrí conocida y considera el traslape generacional (Gutiérrez *et al.*, 2008).

Tamaño efectivo de población observado en poblaciones de bovinos

El N_e estimado por diversas metodologías en distintas poblaciones de bovinos en el mundo se muestra en el Cuadro 4. El N_e estimado por distintas metodologías no debe ser comparado, porque los fundamentos de cada metodología son distintos. Sin embargo, los valores reportados de este parámetro en bovinos van desde 21 individuos hasta 2500, con un promedio de 285. Según la FAO (1998), para el mantenimiento y mejora de las poblaciones conservadas, es deseable contar con un N_e mínimo de 50, que es equivalente al 1% de ΔF . Al menos el 29% de las poblaciones consideradas en el Cuadro 4 se encuentran por debajo de ese estándar, de las cuales el 16% son especializadas en la producción de leche y el resto locales. Las primeras sometidas a altos índices de selección y uso intensivo de inseminación artificial, mientras que en las últimas el tamaño *per se* es pequeño, lo que se ve reflejado en el N_e .

Cuadro 4. Tamaño efectivo de población (N_e) estimado por diversas metodologías en poblaciones de bovinos.

Raza	País	Periodo ^z	ΔF^y	N_e	Fuente
Charolais	Dinamarca	IG		558.0	Bouquet <i>et al.</i> (2011)
Charolais	Francia	IG		493.0	
Charolais	Irlanda	IG		244.0	
Limousin	Dinamarca	IG		1667.0	
Limousin	Francia	IG		2459.0	
Limousin	Irlanda	IG		345.0	
Holstein	Canadá	IG	0.4	114.0	Stachowicz <i>et al.</i> (2011)
Jersey	Canadá	IG	0.9	54.0	
Hereford	Irlanda	IG		64.0	Mc Parland <i>et al.</i> (2007)
Simmental	Irlanda	IG		127.0	
Holstein-Friesian	Irlanda	IG		75.0	
Suizo Europeo	Suiza	UA		113.8	Hagger (2005)
Braunvieh original	Suiza	UA		73.0	
Suizo Americano	Suiza	UA		45.9	
Ayrshire	EE.UU.	ND		161.0	Caraviello (2004)
Suizo Americano	EE.UU.	ND		61.0	
Guernsey	EE.UU.	ND		65.0	
Holstein	EE.UU.	ND		39.0	
Jersey	EE.UU.	ND		36.0	
Holstein	Dinamarca	IG		70.0	Sorensen <i>et al.</i> (2005)
Jersey	Dinamarca	IG		98.0	
Red	Dinamarca	IG		274.0	
Alistana	España	IG	1.4	36.0	Gutiérrez <i>et al.</i> (2003)
Asturiana de la Montaña	España	IG	1.4	35.0	
Asturiana de los Valles	España	IG	0.6	89.0	
Avileña-Negra Ibérica	España	IG	1.2	40.0	
Bruna de los Pirineos	España	IG	0.5	95.0	
Morucha	España	IG	1.8	27.0	
Pirenaica	España	IG	0.4	123.0	
Sayaguesa	España	IG	2.2	21.0	
Abondance	Francia	IG	0.5	106.0	Maignel <i>et al.</i> (1996)
Pie Rouge des plaines	Francia	IG	0.0	2500.0	
Suizo Americano	Francia	IG	0.9	56.0	
Tarentaise	Francia	IG	1.8	27.0	
Simmental	Francia	IG	0.2	208.0	
Montbéliarde	Francia	IG	0.4	125.0	
Normando	Francia	IG	1.1	47.0	
Holstein	Francia	IG	1.1	46.0	

^z IG = intervalo generacional; ND = no definido; UA = estimado para el año 2002. ^y ΔF = incremento en la tasa de consanguinidad.

Henson (1992) señala que la heterocigosidad o diversidad genética presente en cada generación, decrece a una tasa acelerada en poblaciones con N_e menor que 100. Esta situación ocurre en el 58% de las poblaciones presentadas en el Cuadro 4, donde las razas que representan esa proporción son las lecheras especializadas y locales. El incremento en homocigosis como consecuencia de un N_e reducido resulta en la pérdida de habilidad adaptativa, depresión endogámica y por último la extinción (Henson, 1992). En general, las razas especializadas en producción de carne son las que presentan los mayores N_e .

Coefficiente de consanguinidad (F)

Según Malécot (1948; citado por Wright, 1969), el F puede ser interpretado como la probabilidad de que dos genes en un *locus* sean idénticos por descendencia. De acuerdo con Wright (1969), también puede ser interpretado como la correlación entre pares de genes homólogos; y según Falconer y Mackay (1996), como la probabilidad de que el par de alelos portados por los gametos que produjeron al individuo sean idénticos por descendencia. Si los progenitores de cualquier generación se han apareado al azar, el F de sus hijos es la probabilidad de que dos gametos tomados al azar de la generación parental lleven genes idénticos por descendencia en un *locus* y por tanto representa el F promedio de toda la población (Falconer y Mackay, 1996).

El F individual es obtenido, a través del diagrama de senderos, por la suma de los coeficientes de cada sendero por el cual los padres están conectados; cada sendero debe conectar al padre con un ancestro que tenga en común con la madre y no puede pasar por un individuo más de una vez. Un ancestro puede participar en más de un sendero (Wright, 1922). El F tiene valores entre 0 y 1 (Wright, 1969) o entre 0 y 100 como valor porcentual.

La consanguinidad es el resultado del apareamiento entre individuos que están emparentados entre sí por ascendencia. La consecuencia esencial de que dos individuos tengan un ancestro común, es que ambos pueden llevar copias de uno de los genes presentes en el ancestro, y si se aparean, estas copias

pueden pasar a sus hijos. De esta manera los individuos consanguíneos pueden llevar dos genes en un *locus* que son réplicas de un solo gen en una generación previa (Falconer y Mackay, 1996).

Dos genes idénticos que se han originado a partir de la replicación de un único gen en una generación previa, pueden llamarse idénticos por descendencia (autocigotos), mientras que dos genes que no son idénticos por descendencia son llamados idénticos en estado (alocigotos). La identidad en estado, proporciona la base para la medición del proceso dispersivo. Los fenómenos que se esperarían como resultado del proceso dispersivo (en ausencia de mutación, migración y selección), si las condiciones fueran apropiadas, son de diferenciación: entre los habitantes de localidades diferentes y entre generaciones sucesivas. Estos dos fenómenos son bien conocidos en poblaciones pequeñas aisladas o subdivididas, y es tentador concluir que puesto que éstas son las consecuencias esperadas de la deriva genética, ésta debe ser su causa (Falconer y Mackay, 1996).

Teóricamente, puede haber endogamia en ausencia de deriva genética; sin embargo, esta última no puede ser observada sin consanguinidad. Las consecuencias de deriva genética (cambio aleatorio de frecuencias alélicas) y de la endogamia (redistribución de genotipos) pueden ser cuantificados usando el F (Kristensen y Sorensen, 2005). El F es probablemente el parámetro más importante en el análisis de la estructura genética, ya que mide la probabilidad de homocigosis en una genealogía, y es precisamente la homocigosis la causante de la depresión consanguínea, manifestación de genes deletéreos (Cervantes, 2008), y la reducción de la varianza genética aditiva dentro de poblaciones (Kristensen y Sorensen, 2005).

Mutación, migración y selección son tres fuerzas que actúan sobre las poblaciones naturales, afectando primordialmente las frecuencias génicas y genotípicas, así como la estructura de la población. En correspondencia con ello, el nivel de endogamia también se ve afectado, ya sea que aumente en el caso de selección intensa o que disminuya por la introducción y la creación de

nuevos genes en la población por migración y mutación, respectivamente. La tasa de cambio en consanguinidad dependerá del grado y la combinación de los factores mencionados.

Varios son los factores que contribuyen a un aumento acelerado de la endogamia en poblaciones de ganado. La selección direccional provoca un aumento en la tasa de consanguinidad en relación con el apareamiento aleatorio, porque la selección para un rasgo heredable aumenta la probabilidad de co-selección de parientes. Las tecnologías reproductivas han ayudado al proceso de selección mediante el aumento de la capacidad reproductiva (Kristensen y Sorensen, 2005). Según Verrier *et al.* (1993), la selección de animales basada en el mejor predictor lineal insesgado (BLUP) favorece la selección de animales emparentados, y por tanto, da lugar a incrementos en F . El continuo desarrollo de herramientas de estadística, y tecnologías reproductivas y moleculares, constituyen la base para el progreso genético más rápido en la cría de animales y el aumento en consanguinidad (Kristensen y Sorensen, 2005).

Generalmente se supone que los fundadores de una población en particular no están relacionados entre sí (Falconer y Mackay, 1996), eso y la falta de relaciones entre individuos pueden llevar a sub estimaciones del F . De acuerdo con Boichard *et al.* (1997), el desconocimiento de una porción pequeña del pedigrí (10%) puede llevar a fuertes subestimaciones del F . Generalmente, en animales domésticos la información de pedigrí es limitada, incompleta y variable entre razas.

Depresión endogámica

De acuerdo con Falconer y Mackay (1996), la depresión endogámica se presenta como una reducción en el comportamiento fenotípico de características productivas y reproductivas. Algunos autores se han preocupado por cuantificar esa reducción en el comportamiento productivo como efecto de la consanguinidad, incluyendo el F en modelos mixtos como variable

clasificatoria o como una variable continua lineal y cuadrática. Como ejemplo de estimaciones de depresión endogámica, en el Cuadro 5 se muestran los efectos en algunas características productivas por el aumento en una unidad porcentual del F .

La mayoría de las características consideradas en el Cuadro 5 fueron afectadas ($p \leq 0.05$) por el incremento en el F de los animales. En el peso de la canal de bovinos Angus, Charolais y Hereford, Mc Parland *et al.* (2008) reportaron una reducción ($p \leq 0.05$) de -1.8, -0.87 y -1.9 kg, respectivamente, por cada unidad porcentual de aumento en F . Sin embargo, en características productivas como pesos al nacimiento y destete, Ruiz *et al.* (2006) y Corrales *et al.* (2011) estimaron una reducción no significativa en el comportamiento por cada 1% de aumento en el F . De acuerdo con Corrales *et al.* (2011), los efectos de consanguinidad estimados, pueden estar asociados con un error estándar elevado debido al tamaño reducido de la información utilizada en los análisis y a la presencia de pedigríes incompletos. Al respecto, García (2010) menciona que la significancia puede estar enmascarada debido a niveles de endogamia bajos.

Según Ávila (1993), las características que sufren la depresión endogámica con mayor intensidad son las reproductivas. En concordancia con este autor, Santana *et al.* (2010) obtuvieron una reducción ($p \leq 0.05$) de 1.64 cm y 0.83 (escala de 1 a 6) en circunferencia escrotal y precocidad en bovinos Nelore por cada 1% de aumento en el F del animal. Por el contrario, otras características como edad al primer parto, intervalo entre partos y probabilidad de preñez a los 14 meses de edad mostraron valores positivos, lo que se traduce en mayor tiempo para la producción de becerros. En ganado Holstein una de las características más importantes es producción de leche; al respecto, Mc Parland *et al.* (2007) no encontraron disminución alguna en dicha característica, pero sí en el caso de producción de grasa en leche ($p \leq 0.05$).

Cuadro 5. Estimadores de los coeficientes de regresión lineal y sus errores estándar ($b \pm EE$) por cada 1% de incremento en el coeficiente de consanguinidad de animales de distintas razas bovinas.

Raza	C ^z	b±EE	Probabilidad	Fuente
Criollo de Nicaragua	PN	-0.02±0.02	>0.05	Corrales <i>et al.</i> (2011)
Criollo de Nicaragua	EPP	0.56±1.56	>0.05	
Criollo de Nicaragua	IEP	0.10±0.57	>0.05	
Nelore	CE	-1.63±0.60	<0.01	Santana <i>et al.</i> (2010)
Nelore	PS	-0.83±0.11	<0.001	
Nelore	PP14	0.09±0.01	<0.001	
Charolais	PC	-0.87±0.44	<0.05	Mc Parland <i>et al.</i> (2008)
Limousine	PC	-0.85±0.46	0.07	
Simmental	PC	0.07±0.79	0.92	
Hereford	PC	-1.9±0.61	<0.01	
Angus	PC	-1.8±0.88	<0.05	
Holstein	PL	0.03±2.56	<0.01	
Holstein	PG	-0.04±0.06	<0.01	Mc Parland <i>et al.</i> (2007)
Tropicarne	PA	0.06±0.16	0.73	Ruíz-Flores <i>et al.</i> (2006)
Suizo Europeo	PA	-0.21±0.18	0.23	
Tropicarne	PD	-0.27±0.38	0.47	
Suizo Europeo	PD	-0.11±0.15	0.46	

^z C = característica; PN = peso al nacer (kg); EPP = edad al primer parto (días); IEP = intervalo entre partos (días); PL = producción de leche (kg); PG = producción de grasa en leche (kg); PC = peso de la canal (kg); PA = peso al año (kg); PD = peso al destete (kg); CE = circunferencia escrotal (cm); PS = precocidad (de 1 a 6); PP14 = probabilidad de preñez a los 14 meses de edad (0 ó 1).

En general, el efecto de la consanguinidad trae consigo un detrimento en el comportamiento, no sólo del individuo en cuestión, sino que también puede afectar a su progenie. Con el propósito de cuantificar dicho efecto, se han realizado diversos estudios en los que se estima la relación entre la consanguinidad de la madre y el comportamiento de su progenie (Ruíz-Flores *et al.*, 2006; Santana *et al.*, 2010; Corrales *et al.*, 2011).

Consanguinidad en poblaciones de bovinos

En el Cuadro 6 se muestran indicadores de endogamia en poblaciones de bovinos. Los valores porcentuales promedio del F considerando todos los individuos de la población y los de los individuos consanguíneos, variaron de 8.4 a 0.1% y de 14.2 a 0.9%, con promedios de 1.5 y 5.5%, respectivamente.

Cuadro 6. Porcentajes de animales consanguíneos (PIC), y coeficiente de consanguinidad máximo individual (F_m) y promedio (F_p) en la población completa (PC) e individuos consanguíneos (IC).

Raza	País	Población ^y	F_p , %		PIC	F_m , %	Fuente
			PC	IC			
Marchiguiana	Brasil	TP	1.33	2.19	60.43	28.91	Santana <i>et al.</i> (2012)
Bonsmara	Brasil	TP	0.26	2.84	8.97	26.56	
Brangus	Sudáfrica	N 2008	1.39				Steyn <i>et al.</i> (2012)
Blonde d'Aquitaine	Eslovaquia	AV 2011	0.33	1.49	22.40	7.03	Kadlecík and Pavlík (2012)
Blonde d'Aquitaine	Eslovaquia	TP	0.14	2.31	6.03	12.50	
Charolais	Eslovaquia	AV 2011	1.05	4.33	24.32	25.10	
Charolais	Eslovaquia	TP	0.47	4.31	10.99	25.10	
Limousin	Eslovaquia	AV 2011	0.35	2.53	13.87	25.00	
Limousin	Eslovaquia	TP	0.14	2.55	5.67	25.00	
Simmental	Eslovaquia	AV 2011	3.87	6.13	63.17	29.37	
Simmental	Eslovaquia	TP	1.90	6.28	30.24	29.37	
Manchado Eslovaco	Eslovaquia	N 1987-2009	0.57	0.86	66.76	26.17	Hazuchová <i>et al.</i> (2012)
Manchado Eslovaco	Eslovaquia	TP	0.14	0.88	15.95		
Charolais	Dinamarca	N 2008	1.04				Bouquet <i>et al.</i> (2011)
Charolais	Francia	N 2008	0.67				
Charolais	Irlanda	N 2008	0.99				
Charolais	Suecia	N 2008	0.92				
Limousin	Dinamarca	N 2008	1.02				
Limousin	Francia	N 2008	0.71				
Limousin	Irlanda	N 2008	0.79				
Limousin	Suecia	N 2008	1.08				
Limousin	Reino Unido	N 2008	1.13				
Nelore	Brasil	TP	0.14	1.42	9.43	31.40	Santana <i>et al.</i> (2010)
Suizo Europeo	VAR ^z	N 2000-2004	2.89				Gebremariam <i>et al.</i> (2010)

Cuadro 6. Continuación...

Raza	País	Población ^y	Fp, %			Fm, %	Fuente
			PC	IC	PIC		
Costeño con cuernos	Colombia	N 2000-2004	1.30				Martínez <i>et al.</i> (2008)
Costeño con cuernos	Colombia	TP	0.79	3.20	24.60		
Sanmartinero	Colombia	N 2000-2004	1.40				
Sanmartinero	Colombia	TP	0.87	3.00	29.20		
Blanco Orejinegro	Colombia	N 2000-2004	0.50				
Blanco Orejinegro	Colombia	TP	0.18	3.00	5.80		
Romosinuano	Colombia	N 2000-2004	3.10				
Romosinuano	Colombia	TP	1.22	4.00	30.80		
Alentejana	Portugal	N 2000-2003	8.35		79.20		Carolino y Gama (2008)
Alentejana	Portugal	TP	5.74		53.70		
Holstein	Luxemburgo	N 1990-2000	2.12				Hammami <i>et al.</i> (2007)
Holstein	Túnez	N 1990-2000	3.10				
Holstein	Dinamarca	N 2003	3.40				Sorensen <i>et al.</i> (2005)
Jersey	Dinamarca	N 2003	3.10				
Rojo	Dinamarca	N 2003	1.30				
Alistana	España	TP	1.09	9.98	10.97		Gutiérrez <i>et al.</i> (2003)
Asturiana de la montaña	España	TP	1.55	9.86	15.70		
Asturiana de los valles	España	TP	0.48	13.27	3.70		
Avileña-Negra Ibérica	España	TP	2.50	7.80	32.00		
Bruna de los pirineos	España	TP	0.25	14.22	1.73		
Morucha	España	TP	2.20	13.36	16.50		
Pirenaica	España	TP	1.60	3.33	48.30		
Sayaguesa	España	TP	3.13	13.56	25.00		

^z VAR = pedigrí que incluye la información genealógica de 22 países. ^y TP = todo el pedigrí; N = animales nacidos; AV = animales vivos; HN = hembras nacidas, con ambos progenitores conocidos.

El F es superior en animales consanguíneos porque sólo se consideran los individuos con algún grado de endogamia. Por otro lado, el porcentaje de individuos consanguíneos en estas poblaciones de bovinos variaron de 79.2 a 1.7, con un promedio de 26.5, donde el F máximo observado fue 31.4%. El porcentaje de poblaciones de bovinos que superaron el valor medio del F en la población completa e individuos consanguíneos fue 32 y 36%, y la proporción de individuos consanguíneos fue 37%.

La información del Cuadro 6 es muy variable, por lo que no se percibe alguna relación clara entre los valores medios del F y la proporción de individuos consanguíneos. Algunos casos extremos como el del ganado Manchado Eslovaco (animales nacidos entre 1987 y 2009) o Marchigiana de Brasil, presentan valores promedio pequeños del F en individuos consanguíneos, pero la proporción de individuos consanguíneos en esas poblaciones supera el 60%. Por otro lado, en todo el pedigrí de las razas Asturiana de los Valles y Bruna de los Pirineos, la situación es opuesta a lo anterior, donde el F es alto y los individuos consanguíneos son pocos.

Probabilidad de origen del gen

En poblaciones con pedigrí es posible estimar, mediante el análisis de las genealogías, la proporción de genes que son derivados de un ancestro específico. La proporción de genes en una población, la cual ha sido derivada de un ancestro en particular, puede ser calculada por el trazado de las genealogías de todos los individuos, y el cálculo de la proporción de la contribución genética individual de cada ancestro como la fracción de líneas de pedigrí que se remontan a ese antepasado. Para cada ancestro, esas proporciones pueden ser promediadas para dar parte de los genes de los ancestros en toda la población (James, 1972). Según Cervantes (2008), la representación de cada fundador en los individuos tomados como referencia es muy variable, dependiendo del uso preferente que se haga o no de cada uno de los reproductores; así, la probabilidad de origen de los genes proporciona

información de gran valor en el conocimiento del flujo de los genes, y en consecuencia de la estructura genética de la población.

De acuerdo con Korrida *et al.* (2012), el pedigrí de un individuo puede ser rastreado para calcular la contribución a su genoma de su eventual fundador o ancestro. Un fundador es definido como un ancestro con padres desconocidos, pero cuando sólo se conoce un progenitor de un individuo, el desconocido es considerado como fundador. La preservación de la diversidad genética de los fundadores hacia la población de estudio puede ser medida por sus contribuciones, que en total deben sumar la unidad (Boichard *et al.*, 1997). Un ancestro es aquel individuo que ha influido más que sus ascendientes en la variabilidad genética presente en la población (Cervantes, 2008). Al respecto, Korrida *et al.* (2012) se refieren a un ancestro como los dos primeros progenitores, no relacionados entre sí, en la generación cero, por lo que un ancestro también puede ser fundador.

El análisis de fundadores generalmente sobreestima la diversidad genética contenida en una población, debido a que se asume que animales con progenitores desconocidos no están emparentados. Al igual que la consanguinidad, los parámetros derivados de la probabilidad de origen del gen se ven afectados por la calidad del pedigrí, pero en menor medida (Boichard *et al.*, 1997).

Para maximizar la retención de variabilidad genética en una población cerrada, los fundadores deberían tener el mismo número de descendientes y en gran cantidad. Una similar representación de fundadores en generaciones de descendientes asegura preservación de variantes genéticas y copias de alelos fundadores, mientras que una población descendiente con representación desigual de fundadores perderá heterocigosidad y variantes alélicas por *locus* (Lacy, 1989). Considerando que en la gran mayoría de las poblaciones “reales”, la contribución de fundadores es desigual, Lacy (1989) propuso el número efectivo de fundadores con el propósito de contabilizar la representación de fundadores y la pérdida de variabilidad genética en las poblaciones.

Número efectivo de fundadores (f_e)

El f_e es el número de fundadores que producirían la variabilidad genética observada, si contribuyeran por igual en la población bajo estudio (Lacy, 1989) y se expresa como:

$$f_e = \frac{1}{\sum_{k=1}^f (p_i^2)}$$

donde, p_i es la proporción de genes de la población descendiente contribuidos por el fundador i (contribución esperada). Si todos los fundadores contribuyen por igual a la población descendiente, f_e es igual al número de fundadores; por el contrario, si la contribución es desigual, f_e es menor (Lacy, 1989; Boichard *et al.*, 1997).

Partiendo del mismo principio que el f_e , se genera otro parámetro que toma como unidad los hatos presentes en una población. El número efectivo de hatos (f_h) es calculado como la inversa de la suma de cuadrados de la adición de las contribuciones de los fundadores en cada hato (Gutiérrez y Goyache, 2005; Goyache *et al.*, 2002). Con la información resultante se pueden hacer inferencias a nivel hato sobre el origen y flujo de genes en las poblaciones. Al respecto, Hall (1986) señala que el flujo de genes entre granjas es la estadística de mayor valor para el monitoreo de las razas.

Número efectivo de ancestros (f_a)

Una limitación importante del f_e es que ignora la restricción resultante de potenciales cuellos de botella en el pedigrí. Además de eso, su valor es sobreestimado particularmente cuando se llevan a cabo sistemas intensos de selección, cuando el germoplasma de un limitado número de animales está muy extendido en la población (Boichard *et al.*, 1997). Esto último se ve favorecido por el uso extendido de inseminación artificial y transferencia de embriones en las unidades de producción ganaderas.

Con el propósito de minimizar esa sobreestimación, Boichard *et al.* (1997) propuso estimar el número mínimo de ancestros (f_a) (fundadores o no) necesarios para explicar la diversidad genética observada en una población. Los ancestros son elegidos con base en su contribución genética. Sin embargo, como los ancestros pueden no ser fundadores, podrían estar relacionados y su contribución esperada sería redundante y sumar más de uno, por ello, sólo la contribución marginal (contribución no explicada por otros ancestros) debería ser considerada. Las redundancias de la contribución esperada deben ser eliminadas para considerar sólo la marginal. Por tanto, la fórmula de f_e puede emplearse para la obtención de un número efectivo de ancestros utilizando la contribución marginal (p_k) (Boichard *et al.*, 1997):

$$f_a = \frac{1}{\sum_{k=1}^f (p_k^2)}$$

Un cálculo exacto de f_a requiere la determinación de la contribución de cada ancestro con un valor diferente de cero, lo cual puede ser demandante en cómputo para poblaciones grandes. Debido a que f_a considera la contribución marginal y no la esperada, f_a siempre es menor o igual que f_e (Boichard *et al.*, 1997).

Número efectivo de genomas fundadores (f_g)

Si todos los fundadores contribuyen por igual a la población, la variabilidad genética se perderá por efecto de deriva genética. Cuando los genes de un fundador son canalizados a través de pocos descendientes vivos (un cuello de botella genético) existe una probabilidad mayor de cero de que alguno de los alelos de ese fundador pueda no ser pasado a alguno de sus descendientes (Lacy, 1989). Para equiparar la diversidad de alelos fundadores en una población a la diversidad genética que pudiera estar presente si todos los fundadores contribuyeran por igual y sin pérdidas de alelos por efecto de deriva genética durante los cuellos de botella, Lacy (1989) propuso el número efectivo de genomas fundadores, que se obtiene como:

$$f_g = \frac{1}{\sum_{k=1}^f \left(\frac{p_i^2}{r_i}\right)}$$

donde, r_i es la proporción esperada de alelos del i -ésimo fundador que han sido retenidos en la población descendiente y p_i es la proporción de genes en los descendientes contribuidos por el fundador i . El f_g corrige no sólo por las contribuciones desiguales de los fundadores, sino también por la fracción de genomas fundadores perdidos en el pedigrí durante los cuellos de botella (Lacy, 1989). Por tanto, el f_g contempla todas las causas de pérdida de genes durante las segregaciones, y en consecuencia, su valor es más pequeño que f_e y f_a (Boichard *et al.*, 1997).

El f_g y N_e comparten algunas similitudes como métodos que cuantifican la pérdida de diversidad genética de una población (Lacy, 1995; Boichard *et al.*, 1997). El f_g representa la pérdida acumulada de diversidad genética y la varianza de N_e representa la tasa de pérdida de diversidad por generación (Lacy, 1995). Boichard *et al.* (1997) mostraron una derivación para estimar el N_e a partir de la evolución del f_g a través del tiempo; de forma similar, la derivación permite la obtención de la tasa de cambio de heterocigotos de una generación a otra. Por otro lado, Korrida *et al.* (2012) estimaron la pérdida de diversidad genética por generación, es decir, la heterocigosidad esperada originada por un limitado número de fundadores y su contribución balanceada, a partir de los f_e y f_g , este último está directamente relacionado con la coancestría.

Parámetros de probabilidad de origen del gen observada en poblaciones de bovinos

En el Cuadro 7 se muestran los parámetros derivados de la probabilidad de origen del gen en poblaciones de bovinos. El f y el f_e presentan variación entre poblaciones; por un lado, el número de fundadores tiene un rango de 662,093 a 180 individuos, con un promedio de 29,535, y el f_e exhibe valores que van desde 547 hasta 30 individuos, con un promedio de 188.6. Con base en lo observado por Gutiérrez *et al.* (2003) y Mc Parland *et al.* (2007), el f es

proporcional al número de individuos que conforman las poblaciones y si los fundadores contribuyeran por igual a la población de estudio, el f_e sería igual al f (Lacy, 1989; Boichard *et al.*, 1997). La contribución desigual de los fundadores es evidente en las poblaciones consideradas en el Cuadro 7, donde proporcionalmente, el f_e representa entre el 71.2 y 0.01% del f (f_e/f), y el 64.4% de las poblaciones se sitúan por debajo del valor medio de esta relación.

El f_a estimado en poblaciones de bovinos osciló entre 212 y 13 individuos, con un promedio de 57.9 (Cuadro 7). El f_a estimado en esas razas siempre fue inferior al f_e , lo que revela la presencia de cuellos de botella genéticos en esas poblaciones definidas a partir de su fundación. El impacto de los cuellos de botella genéticos presentes en las poblaciones de bovinos puede ser evaluado mediante la relación del f_a/f_e (Boichard *et al.*, 1997). En consecuencia, el efecto de los cuellos de botella observado en las poblaciones de bovinos del Cuadro 7 varió de 68.6 a 5.5%, con un promedio de 35.7%. Las proporciones cercanas al 100% indican que no existen cuellos de botella genéticos en las poblaciones y a medida que esa proporción disminuye el impacto es mayor.

Una de las causas de la presencia de los cuellos de botella genéticos en poblaciones es por el uso de un reducido número de animales como reproductores en ciertas generaciones. Considerando las contribuciones marginales de ancestros es posible identificar el número de individuos que explican la diversidad presente en la población en cuestión (Boichard *et al.*, 1997). Con base en ello, el número de ancestros que explican el 50% de la diversidad genética presente en estas poblaciones de bovinos variaron de 101 a 4 ancestros, con un valor medio de 25 (Cuadro 7). En general, el número de ancestros que explican la mitad de la diversidad genética presente en las poblaciones de bovinos definidas es bajo. En las poblaciones en las que el número de ancestros que explican el 50% de la diversidad genética fue menor que 10, el 77% de las razas son lecheras, lo que muestra que dichas poblaciones son sometidas a sistemas reproductivos altamente intensos, donde unos pocos animales son seleccionados como reproductores.

Cuadro 7. Parámetros^z derivados de las probabilidades de origen del gen en poblaciones de bovinos con genealogías.

Raza	País	Población ^y	f	f_e	f_a	f_a/f_e	f_{50}	Fuente
Holstein	Francia	HN 2004-2007	662,093	82.0	21.0	25.6	8	Danchin-Burge <i>et al.</i> (2012)
Montbeliarde	Francia	HN 2004-2007	132,874	65.0	19.0	29.2	7	
Normando	Francia	HN 2004-2007	106,206	81.0	23.0	28.4	8	
Abondance	Francia	HN 2004-2007	9,208	41.0	15.0	36.6	5	
Suizo Europeo	Francia	HN 2004-2007	7,292	79.0	28.0	35.4	11	
Simental	Francia	HN 2004-2007	7,623	117.0	39.0	33.3	14	
Red pied	Francia	HN 2004-2007	5,210	209.0	51.0	24.4	18	
Tarentaise	Francia	HN 2004-2007	3,246	41.0	15.0	36.6	5	
Blonde d'Aquitaine	Eslovaquia	AV 2011	191	83.0	20.0	24.1	8	
Blonde d'Aquitaine	Eslovaquia	TP	191	136.0	68.0	50.0	30	
Charolais	Eslovaquia	AV 2011	1,225	233.0	72.0	30.9	27	
Charolais	Eslovaquia	TP	1,219	381.0	139.0	36.5	66	
Limousin	Eslovaquia	AV 2011	786	229.0	55.0	24.0	24	
Limousin	Eslovaquia	TP	763	324.0	123.0	38.0	61	
Simmental	Eslovaquia	AV 2011	429	30.0	13.0	43.3	4	
Simmental	Eslovaquia	TP	674	58.0	28.0	48.3	12	
Manchado	Eslovaquia	N 1987-2009	20,260	265.0	69.0	26.0	27	Hazuchová <i>et al.</i> (2012)
Holstein	Canadá	HN 2000-2007		293.0	16.0	5.5	6	Stachowicz <i>et al.</i> (2011)
Jersey	Canadá	HN 2000-2006		67.8	18.9	27.9	7	
Charolais	Dinamarca	N 2004-2008	4,401	512.0	107.0	20.9	39	Bouquet <i>et al.</i> (2011)
Charolais	Francia	N 2004-2008	85,200	547.0	212.0	38.8	101	
Charolais	Irlanda	N 2004-2008	6,357	475.0	75.0	15.8	30	
Charolais	Suecia	N 2004-2008	4,663	371.0	99.0	26.7	35	
Limousin	Dinamarca	N 2004-2008	2,495	310.0	92.0	29.7	37	
Limousin	Francia	N 2004-2008	43,064	468.0	156.0	33.3	81	
Limousin	Irlanda	N 2004-2008	3,261	395.0	110.0	27.8	41	

Cuadro 7. Continuación...

Raza	País	Población ^y	f	f_e	f_a	f_a/f_e	f_{50}	Fuente
Limousin	Suecia	N 2004-2008	1,520	274.0	77.0	28.1	28	Bouquet <i>et al.</i> (2011)
Limousin	Reino Unido	N 2004-2008	4,098	232.0	86.0	37.1	45	
Suizo Europeo	22 países	TP	41,011	141.0	88.0	62.4		Gebremariam <i>et al.</i> (2010)
Costeño con Cuernos	Colombia	N 2000-2004	220	50.0	33.0	66.0	12	Martínez <i>et al.</i> (2008)
Sanmartinero	Colombia	N 2000-2004	435	91.9	49.0	53.3	22	
Blanco Orejinegro	Colombia	N 2000-2004	180	89.4	58.0	64.9	22	
Romosinuano	Colombia	N 2000-2004	583	67.1	23.0	34.3	8	
Alentejana	Portugal	N 2000-2003	6,842	121.6	55.0	45.2	33	Carolino y Gama (2008)
Holstein	Luxemburgo	HN 2000	9,328	295.0	44.0	14.9	24	Hammami <i>et al.</i> (2007)
Holstein	Túnez	HN 2000	10,794	112.0	22.0	19.6	9	
Charolais	Irlanda	AP	4,194	357.0	58.0	16.2		Mc Parland <i>et al.</i> (2007)
Limousin	Irlanda	AP	2,293	316.0	82.0	25.9		
Simmental	Irlanda	AP	1,248	55.0	35.0	63.6		
Hereford	Irlanda	AP	1,680	150.0	35.0	23.3		
Angus	Irlanda	AP	1,081	160.0	40.0	25.0		
Holstein x Friesian	Irlanda	AP	60,474	112.0	40.0	35.7		
Nelore	Brasil	N 2000-2001	37,481	87.2	59.8	68.6		Vozzi <i>et al.</i> (2006)
Nelore polled	Brasil	N 2000-2001	13,705	107.9	61.5	57.0		
Chianina	Italia	HN 1996-2000	7,092	152.1	73.6	48.4	37	Bozzi <i>et al.</i> (2006)
Marchigiana	Italia	HN 1996-2000	11,947	70.9	48.0	67.7	21	
Romagnola	Italia	HN 1996-2000	3,928	89.8	59.6	66.3	25	
Holstein	Dinamarca	N 1999-2003		73.2	21.6	29.5	8	Sorensen <i>et al.</i> (2005)
Jersey	Dinamarca	N 1999-2003		119.0	24.3	20.4	9	
Rojo Danés	Dinamarca	N 1999-2003		214.2	35.6	16.6	13	

^z f = número de fundadores; f_e = número efectivo de fundadores; f_a = número efectivo de ancestros; f_{50} = número de ancestros que explican el 50% de los genes. ^y HN = hembras nacidas; AV = animales vivos; N = nacidos; TP = todo el pedigrí; AP = animales puros.

2.2 Distancias genéticas

La forma más inmediata y extendida de medir la diversidad genética existente entre dos o más poblaciones es a través de las distancias genéticas (García, 2008); este término se refiere al grado en que dos poblaciones difieren en sus frecuencias alélicas (Martínez, 2008). Cuando una población se separa en dos o más, éstas evolucionan en forma independiente (tanto más independiente cuanto menor transferencia genética haya entre ambas en el transcurso de las generaciones). Las fuerzas que actúan sobre cada población, mutación, migración, selección y deriva genética, irán conformando la composición genética de cada una de ellas, y a medida que aumente el tiempo de escisión entre ellas, más se diferenciarán unas de otras (García, 2008).

Lo que se busca con la estimación de las distancias genéticas es medir el grado de diferenciación existente entre las distintas poblaciones, razas o especies que se tienen en un momento dado. Como no se conoce el proceso de escisiones sucesivas o filogenia que ha dado lugar a la composición que se tiene en un momento, se pueden hacer inferencias filogenéticas, tanto para conocer la topología en forma de árbol que forman esas escisiones como para estimar el número de generaciones transcurridas hasta encontrar el origen común de dos ramas. Por ello, se puede definir una distancia genética entre pares de poblaciones, de forma que cuanto mayor sea la distancia entre ellas, más separadas estarán en términos evolutivos, más distintas serán genética y fenotípicamente, y mayor será la diversidad entre las poblaciones de las que se disponga (García, 2008). Por otro lado, distancias pequeñas pueden indicar subestructura y existencia de flujo genético entre poblaciones, o también pueden indicar un completo aislamiento de las mismas, pero con un tiempo de escisión muy corto (Martínez, 2008).

Los modelos para estudiar la divergencia entre dos poblaciones que descienden de una población ancestral común se diseñaron originalmente para especies y asumen una evolución independiente de cada población. Después de la especiación, por definición, no existe migración entre poblaciones, por lo que la

migración se ignora en los modelos utilizados. Cuando se utilizan microsatélites, que son neutros, se supone que la selección tampoco afecta a los cambios en las frecuencias alélicas de estos marcadores. Por tanto, la diversidad genética observada está determinada por deriva genética y mutación para periodos largos. El modelo clásico de deriva genética y mutación se diseñó en principio para el estudio de relaciones entre especies, por lo que el periodo que se estudia es largo por definición (miles de años), en cambio, cuando se estudian razas los periodos son más cortos (cientos de años), por lo que el efecto de mutación se puede ignorar (Martínez, 2008).

El modelo clásico de mutación-deriva genética supone que la población está en equilibrio con respecto a estas fuerzas, y después de muchas generaciones el F alcanza un estado de equilibrio dado por la expresión $F_{\infty} = \frac{1}{1+4N\mu}$, donde N es el tamaño de la población y μ la tasa de mutación expresada como el número de mutaciones por individuo, por *locus* y por generación. Esto significa que la divergencia entre poblaciones depende de las mutaciones ocurridas en muchas generaciones y del tamaño de población (Martínez, 2008).

Cuando los tiempos de divergencia son cortos, la cantidad de mutaciones aparecidas es insignificante. De acuerdo con Laval *et al.* (2002), en condiciones de tamaño efectivo inferior a 50 y con tasas de mutación del orden de 10^{-3} , las mutaciones se pueden ignorar en los modelos que consideren menos 200 de generaciones. Por ello, cuando se quieren comparar poblaciones relacionadas, el principal factor para describir la variabilidad genética es mediante el modelo de deriva puro (Martínez, 2008). En este modelo, el coeficiente de consanguinidad no alcanza un estado de equilibrio y su dinámica viene dada por la expresión $F_t = 1 - \left(1 - \frac{1}{2N}\right)^t$, donde t es el número de generaciones. Bajo este modelo, las distancias genéticas habituales, como la distancia estándar de Nei (D_s), son una función del coeficiente de consanguinidad de dos poblaciones en cuestión (Martínez, 2008). Este tipo de distancias miden consanguinidad, un ejemplo es la distancia mínima de Nei (D_m) (Nei, 1987).

Con modelos basados exclusivamente en deriva genética, las distancias calculadas con frecuencias alélicas dependen del número de generaciones transcurridas desde la divergencia y de los tamaños efectivos de las dos poblaciones, además de parámetros habitualmente desconocidos como las frecuencias en la población fundadora. Para este caso en particular, Laval *et al.* (2002) recomiendan el uso de las distancias de Latter y Reynolds.

En el caso específico de razas domésticas, es posible el intercambio de material genético entre ellas. Por tanto, las distancias genéticas tienen utilidad como herramienta para estudiar la diversidad genética presente en el conjunto de razas y determinar cuáles de ellas están genéticamente más alejadas o cercanas entre sí; pero dejan de ser útiles para hacer inferencias filogenéticas, porque no hay filogenia que inferir, al estar las distintas escisiones de hipotéticos ancestros comunes cruzándose continuamente y no mantenerse el aislamiento reproductivo (García, 2008).

La aparente diversidad en medidas de distancias genéticas puede estructurarse en dos o tres grandes grupos (Laval *et al.*, 2002):

- a) Basadas en la distribución de frecuencias de alelos (distancias euclidianas y angulares): distancia de Gregorius, Roger, Mínima de Nei, Morton, Latter, Reynolds, Edwards and Cavalli-Sforza.
- b) Basadas en el tamaño de la distribución de los alelos: distancia de Goldstein, Shriver.

En la medición de distancias genéticas entre poblaciones estrechamente relacionadas, como las razas, es deseable utilizar marcadores altamente polimórficos, tales como microsatélites (Chiampolini *et al.*, 1995). Por otro lado, en poblaciones con genealogías (pedigrí) hay muy pocas opciones para el cálculo de estos parámetros de relación. El escaso conocimiento de las genealogías a partir de la población fundadora, el tiempo de escisión entre dos razas o hatos, la generación de registros para cada raza por separado, etc., afectan la precisión en la estimación de distancias genéticas. Sin embargo, su

utilidad como estimadores de diversidad genética no deja de ser valiosa. Gutiérrez y Goyache (2005) con su programa Endog v4.8 ofrecen una opción para el cálculo de la distancia mínima de Nei (Nei, 1987), a distintos niveles y estructuras de población.

La estimación de la distancia mínima de Nei se basa en la metodología desarrollada por Caballero y Toro (2000; 2002), que parte del coeficiente de coancestría promedio (f_{ij}) entre individuos de dos subpoblaciones, i y j , de una metapoblación determinada con todos sus $N_i \times N_j$ pares. La distancia promedio entre individuos de las subpoblaciones i y j es $D_{ij} = \left[\frac{s_i + s_j}{2} \right] - f_{ij}$, donde f_{ii} es la coancestría promedio y s_i la auto-coancestría promedio de los N_i individuos de una subpoblación i . A partir de la fórmula es posible estimar la distancia mínima entre dos subpoblaciones i y j , como (Caballero y Toro, 2002):

$$D_{ij} = D_{ij} - \left[\frac{D_{ii} + D_{jj}}{2} \right] = \left[\frac{f_{ii} + f_{jj}}{2} \right] - f_{ij}$$

Para toda la metapoblación, como:

$$\bar{D} = \frac{\sum_{i,j=1}^n D_{ij} N_i N_j}{N_T^2}$$

2.3 Estadísticos de F

Después de haber calculado un F con referencia a cierto grupo de individuos considerado como población base, se puede conocer el valor de ese coeficiente referido a una población base diferente. Esto implica una población estructurada con una subdivisión jerárquica en líneas y sublíneas (Falconer y Mackay, 1996). El grado de subdivisión es variable en poblaciones naturales.

Los estadísticos F de Wright se utilizan para describir las poblaciones estructuradas (Falconer y Mackay, 1996). Surgen como un sistema para describir las propiedades de las poblaciones naturales divididas jerárquicamente, y están en términos de la población total, subdivisiones y del individuo en cuestión. El F_{IT} es la correlación entre los gametos que se unen

para formar los individuos en relación con los gametos de la población total (Wright, 1965), o dicho de otro modo, el coeficiente de consanguinidad medio del individuo con respecto al de la metapoblación (Cervantes, 2008).

El F_{IS} es la media de todas las subdivisiones de la correlación entre los gametos que se unen en relación con los de su propia subdivisión (Wright, 1965), o el coeficiente de consanguinidad medio de un individuo con respecto a su subpoblación. El estadístico F_{IS} expresa la presencia de apareamiento no aleatorio dentro de la subpoblación; cuando $F_{IS} > 0$, se están produciendo apareamientos entre individuos emparentados. Por otro lado, cuando $F_{IS} < 0$, la frecuencia de apareamientos entre individuos no emparentados es mayor (se produce un exceso de heterocigotos) (Cervantes, 2008).

El F_{ST} es la correlación entre gametos aleatorios dentro de subdivisiones, relativos a los gametos de la población total (Wright, 1965). Se refiere al coeficiente de consanguinidad medio de las subpoblaciones respecto de la metapoblación. El valor de F_{ST} se utiliza como distancia entre las distintas subpoblaciones, su valor está entre 0 y 1, y cuanto más alto es, más diferenciación genética hay entre subpoblaciones (Cervantes, 2008).

En poblaciones con pedigrí, la estimación de los estadísticos F requiere de ciertas derivaciones; por ello, Caballero y Toro (2000; 2002) han establecido los procedimientos necesarios para el análisis de diferenciación genética entre poblaciones subdivididas, a partir del coeficiente de coancestría propuesto por Malécot (Malécot, 1948; citado por Gutiérrez y Goyache, 2005). El coeficiente de coancestría entre dos individuos x y y , se refiere a la identidad por descendencia de dos genes tomados al azar de cada individuo en un *locus* dado (Malécot, 1948; citado por Gutiérrez y Goyache, 2005). Con el uso de coancestría promedio en la metapoblación (\bar{f}), en la subpoblación (\tilde{f}) y el coeficiente de consanguinidad promedio en la metapoblación (\bar{F}) es posible obtener los estadísticos de F como (Caballero y Toro, 2002):

$$F_{IS} = \frac{\bar{F} - \tilde{f}}{1 - \tilde{f}}, \quad F_{ST} = \frac{\tilde{f} - \bar{f}}{1 - \bar{f}} = \frac{\bar{D}}{1 - \bar{f}} \quad y \quad F_{IT} = \frac{\bar{F} - \bar{f}}{1 - \bar{f}}$$

Además existe una relación entre ellos como:

$$(1 - F_{IT}) = (1 - F_{IS})(1 - F_{ST})$$

Con fines prácticos sólo se muestran las fórmulas generales para la obtención de los estadísticos; las derivaciones y procedimientos para la estimación de los subparámetros que comprenden las fórmulas se pueden revisar en Caballero y Toro (2002).

F_{ST} como distancia genética

El estadístico F_{ST} (Wright, 1969) es una medida de diversidad genética muy utilizada en producción animal. Si subpoblaciones finitas están aisladas unas de otras, cada una de ellas puede sufrir consanguinidad, con fijación de alelos. Los alelos fijados pueden ser diferentes en cada población. Si la consanguinidad continúa, aumenta la diversidad entre cada subpoblación (Martínez, 2008).

Las distancias genéticas clásicas no tienen en cuenta la migración, pero el F_{ST} se puede usar para el cálculo de tasa de migración entre poblaciones. Si se supone que existe equilibrio entre deriva genética y migración, el coeficiente de consanguinidad en el estado de equilibrio toma una forma similar al coeficiente de consanguinidad en el caso de equilibrio entre deriva y mutación. Un aumento en la tasa de migración produce un descenso en el coeficiente de consanguinidad. La migración y la mutación mantienen la diversidad genética dentro de las poblaciones naturales. Entre poblaciones, la migración permite un intercambio de genes (flujo genético), que tiende a homogenizar la constitución genética de un grupo de poblaciones. La migración produce un descenso en la diversidad genética entre poblaciones (Martínez, 2008).

Estimación de flujo genético a partir de F_{ST}

Uno de los problemas en el análisis de la estructura de poblaciones es determinar la cantidad de flujo genético. El flujo genético es un componente principal de la estructura poblacional, porque determina hasta qué punto cada población local de una especie es una unidad evolutiva independiente. Si existe una gran cantidad de flujo genético entre poblaciones locales, entonces todas las poblaciones evolucionan juntas; pero si hay poco flujo genético, cada población evoluciona en forma casi independiente (Slatkin, 1994).

Cuánto flujo genético se requiere para impedir la evolución independiente en poblaciones locales diferentes, depende de qué otras fuerzas se encuentren actuando. El resultado de Wright para el modelo isla describe el equilibrio alcanzado entre el flujo genético y la deriva genética. Si Nm es mucho mayor que 1, el flujo genético sobrepasa los efectos de deriva genética e impide la diferenciación local, por otro lado, si Nm es mucho menor que 1, la deriva actúa en forma casi independiente en cada población (Slatkin, 1994).

La estimación del flujo genético a partir del F_{ST} es el método indirecto más comúnmente utilizado. Wright mostró que en un modelo isla en equilibrio $F_{ST} = \frac{1}{1+4Nm}$; de este resultado puede obtenerse una estimación indirecta de Nm , calculando F_{ST} a partir de los datos de las frecuencias alélicas y luego estimando Nm a partir de $Nm = \frac{1}{4} \left(\frac{1}{F_{ST}} - 1 \right)$. Las estimaciones indirectas del flujo genético tienen la ventaja de que incorporan los efectos de todos los tipos de dispersión y promedian en forma efectiva las variaciones en la dispersión a través del tiempo. Los métodos indirectos poseen la desventaja de que dependen de supuestos acerca de los procesos que afectan a las frecuencias alélicas, y estos supuestos no pueden ser probados en forma independiente (Slatkin, 1994).

Para que un estimador de Nm sea apropiado, debe poseer tres cualidades deseables. Primero, debería ser relativamente insensible a otras fuerzas que no

sean flujo génico o deriva genética, en particular, debería ser insensible a la tasa de mutación y a la intensidad de selección. Segundo, un estimador indirecto del nivel promedio de flujo génico no debería ser sensible al patrón actual de flujo génico de una población, a pesar de que es posible desarrollar estimadores indirectos que sí indiquen los patrones de flujo génico. Tercero, un estimador indirecto debería aproximarse relativamente rápido a su valor de equilibrio, para asegurar que las estimaciones reflejen lo más posible el flujo actuante (Slatkin, 1994). El estadístico F_{ST} es el parámetro sobre variabilidad genética que cumple con la mayor parte de las condiciones para la estimación de flujo génico; asimismo, por la facilidad con que se estima en poblaciones con genealogía, es una herramienta útil en la descripción de la estructura poblacional.

2.4 Literatura citada

- Ávila M., G. A. 1993. Niveles y efectos de consanguinidad sobre características de crecimiento y reproductivas en ganado Indubrasil y Pardo Suizo bajo un ambiente tropical. Tesis Profesional. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México. 80 p.
- Bichard, M., A. H. R. Pease, P. H. Swales, and K. Ozkutuk. 1973. Selection in a population with overlapping generations. *Animal Production* 17: 215-227.
- Boichard, D. 2002. Pedig: a fortran package for pedigree analysis suited to large populations. Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Montpellier, France. 19-23 août, paper 28-13.
- Boichard, D., L. Maignel, and E. Verrier. 1997. The value of using probabilities of gene origin to measure genetic variability in a population. *Genetic Selection Evolution* 29: 5-23.
- Boichard, D., L. Maignel, e E. Verrier. 1996. Analyse généalogique des races bovines laitières françaises. *INRA Productions Animals* 9: 323-335.
- Bouquet, A., E. Venot, D. Laloë, F. Forabosco, A. Fogh, T. Pabiou, K. Moore, J.-A. Eriksson, G. Renand, and F. Phocas. 2011. Genetic structure of the European Charolais and Limousin cattle metapopulations using pedigree analyses. *Journal of Animal Science* 89: 1719-1730.
- Bozzi, R., O. Franci, F. Forabosco, C. Pugliese, A. Crovetto, and F. Filippini. 2006. Genetic variability in three Italian beef cattle breeds derived from pedigree information. *Italian Journal of Animal Science* 5: 129-137.
- Caballero, A. 1994. Developments in the prediction of effective population size. *Heredity* 73: 557-679.

- Caballero, A., and M. Toro. 2000. Interrelations between effective population size and other pedigree tools for the management of conserved populations. *Genetics Research* 75: 331-343.
- Caballero, A., and M. Toro. 2002. Analysis of genetic diversity for the management of conserved subdivided populations. *Conservation Genetics* 3: 289-299.
- Caraviello, D. Z. 2004. Consanguinidad en Ganado lechero. Instituto Babcock, Universidad de Wisconsin, Novedades Lácteas, Reproducción y Genética No. 615.
- Carolino, N., and L. T. Gama. 2008. Indicators of genetic erosion in an endangered population: the Alentejana cattle breed in Portugal. *Journal of Animal Science* 86: 47-56.
- Carolino, N., e L. T. Gama. 2010. Caracterização genética por análise demográfica da vacada Mertolenga da Herdade da Contenda. Instituto Nacional dos Recursos Biológicos, I. P. http://www.mertolenga.com/2010_an_demografica.pdf. Consultado el 08 de enero de 2014.
- Cervantes, I., F. Goyache, A. Molina, M. Valera, and J. P. Gutiérrez. 2008. Application of individual increase in inbreeding to estimate realized effective sizes from real pedigrees. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 125: 301-310.
- Cervantes, N. 2008. Estructura genética del caballo de pura raza Árabe Español y su influencia en razas derivadas: aplicación de nuevas metodologías en el cálculo del tamaño efectivo. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, España. 159 p.
- Chiampolini, R., K. Moazami-Goudarzi, D. Vaiman, C. Dillman, E. Mazzanti, J. L. Foulley, H. Leveziel, and D. Cianci. 1995. Individual multilocus genotypes using microsatellites polymorphisms to permit the analysis of the genetic variability within and between Italian beef cattle breeds. *Journal of Animal Science* 73: 3259-3268.
- Cole, J. B. 2005. A Manual for use of PyPedal: a software package for pedigree analysis. Department of Agriculture, USA. 113 p.
- Corrales, R., A. Näsholm, B. Malmfors, and J. Philipsson. 2011. Birth weight, reproduction traits and effects of inbreeding in Nicaraguan Reyna Creole cattle. *Tropical Animal Health and Production* 43: 1137-1143.
- Danchin-Burge, C., G. Leroy, M. Brochard, S. Moureaux, and E. Verrier. 2012. Evolution of the genetic variability of eight French dairy cattle breeds assessed by pedigree analysis. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 129: 206-217.
- Domínguez, V., J., F. A. Rodríguez A., R. Núñez D., R. Ramírez V., J. A. Ortega G., y A. Ruíz F. 2010. Análisis del pedigrí y efectos de la consanguinidad en el comportamiento del ganado de Lidia Mexicano. *Archivos de Zootecnia* 59: 63-72.

- Dunner, S., L. C. Maria, J. P. Gutierrez, P. M. Juan, and J. Cañon. 1998. Genetic analysis and management in small populations: the Asturcon pony as an example. *Genetic Selection Evolution* 30: 397-405.
- Dyke, B. 1999. User's Manual: A Pedigree Data Management System. Department of Genetics. Southwest Foundation for Biomedical Research, San Antonio Texas, USA. 368 p.
- Falconer, D. S., y T. F. C. Mackay. 1996. Introducción a la Genética Cuantitativa. Ed. Acribia, S. A. Zaragoza, España. 469 p.
- FAO. 1998. Secondary guidelines for development of national farm animal genetic resources management plans: management of small populations at risk. FAO, Rome, Italy. 219 p.
- FAO. 2007. The State of the World's Animal Genetic Resources for Food and Agriculture. FAO. Rome. 511 p.
- FAO. 2013. DAD-IS: Domestic Animal Diversity Information System. <http://dad.fao.org/>. Consultado el 17 de Octubre de 2013.
- Galina, C., y J. Valencia. 2009. Reproducción de Animales Domésticos. Limusa 3a. ed. México. 584 p.
- García M., L. A. 2010. Inclusión del coeficiente de consanguinidad en los modelos de evaluación genética de bovinos. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México. 67 p.
- García, D. 2008. Diversidad genética y establecimiento de prioridades en esquemas de conservación. Ejemplo de aplicación en la raza de Lidia. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, España. 233 p.
- Gebremariam, W., F. Forabosco., B. Zumbach, V. Palucci, and H. Jorjani. 2010. Characterization of the global Brown Swiss cattle population structure. *Interbull Bulletin* 42: 16-20.
- Goyache, F., J. P. Gutiérrez, I. Fernández, E. Gomez, I. Alvarez, J. Díez, and L. J. Royo. 2002. Using Pedigree information to monitor genetic variability of endangered populations: the Xalda sheep breed of Asturias as an example. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 120: 95–105.
- Gutiérrez, J. P., and F. Goyache. 2005. A note on Endog: a computer program for analysing pedigree information. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 122: 172-176.
- Gutiérrez, J. P., I. Cervantes, A. Molina, M. Valera, and F. Goyache. 2008. Individual increase in inbreeding allows estimating realized effective sizes from pedigrees. *Genetics Selection Evolution* 40: 359-378.
- Gutiérrez, J. P., I. Cervantes, and F. Goyache. 2009. Improving the estimation of realized effective population sizes in farm animals. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 126: 327-332.

- Gutiérrez, J., P., J. Altarrabia., C. Díaz., R. Quintanilla., J. Cañón., and J. Piedrafita. 2003. Pedigree analysis of eight Spanish beef cattle breeds. *Genetics Selection Evolution* 35: 43-63.
- Hagger, C. 2005. Estimates of genetic diversity in the brown cattle population of Switzerland obtained from pedigree information. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 122: 405-413.
- Hall, S. J. G. 1986. Genetic conservation of rare British sheep: the Portland, Manx Loghtan and Hebridean breeds. *Journal of Agricultural Science* 75: 13-39
- Hammami, H., C. Croquet, J. Stoll, B. Rekik, and N. Gengler. 2007. Genetic diversity and joint-pedigree analysis of two importing Holstein populations. *Journal of Dairy Science* 90: 3530-3541.
- Hazuchová, E., O. Kadlecík, I. Pavlík, R. Kasarda, and J. Zitný. 2012. The assessment of genetic diversity and analysis of pedigree completeness in purebred Slovak Spotted cattle. *Acta Agriculturae Slovenica* 3: 131-135.
- Henson, E. L. 1992. *In-situ* conservation of livestock and poultry. FAO Animal Production and Health Paper 99.
- Honda, T., T. Fujii, T. Nomura, and F. Mukay. 2006. Evaluation of genetic diversity in Japanese Brown cattle population by pedigree analysis. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 123: 172-179.
- James, J. W. 1972. Computation of genetic contributions from pedigrees. *Theoretical and Applied Genetics* 42: 272-273.
- James, J. W. 1977. A note on selection differentials and generation length when generations overlap. *Animal Production* 24: 109-112.
- Jiménez, P., y C. Collada. 2000. Técnicas para la evaluación de la diversidad genética y su uso en los programas de conservación. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales. Fuera de Serie nº 2-2000.*
- Kadlecík, O., and I. Pavlík. 2012. Genealogical analysis in small populations: the case of four Slovak beef cattle breeds. *Slovak Journal of Animal Science* 45: 111-117.
- Korrida, A., J. P. Gutiérrez, E. A. Samuel, and A. A. Amal. 2012. Genetic variability characterization of the Moroccan Houbara Bustard (*Chlamydotis undulata undulata*) inferred from pedigree analysis. *Zoo Biology* 00: 1-14.
- Kristensen, T. N., and A. C. Sorensen. 2005. Inbreeding – lessons from animal breeding, evolutionary biology and conservation genetics. *Animal Science* 80: 121-133.
- Lacy, R. 1989. Analysis of founder representation in pedigrees: founder equivalents and founder genome equivalents. *Zoo Biology* 8: 111-123.
- Lacy, R. 1995. Clarification of genetic terms and their use in the management of captive populations. *Zoo Biology* 14: 565-578.

- Laval, G., M. SanCristobal, and C. Chevalet. 2002. Measuring genetic distances between breeds: use of some distances in various short term evolution models. *Genetics Selection Evolution* 34: 481-507.
- Maignel, L., D. Boichard, and E. Verrier. 1996. Genetic variability of French dairy breeds estimated from pedigree information. *Interbull Bulletin* 14: 49-54.
- Márquez, G. C., S. E. Speidel, R. M. Enns, and D. J. Garrick. 2010. Genetic diversity and population structure of American Red Angus cattle. *Journal of Animal Science* 88: 59-68.
- Martínez R., A., D. García, J. L. Gallego, G. Onofre, J. Pérez, and J. Cañón. 2008. Genetic variability in Colombian Creole cattle populations estimated by pedigree information. *Journal of Animal Science* 86: 545–552.
- Martínez, R. D. 2008. Caracterización genética y morfológica del bovino Criollo Argentino de origen Patagónico. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Valencia, España. 244 p.
- Mc Parland, S., J. F. Kearney, D. E. MacHugh, and D. P. Berry. 2008. Inbreeding effects on postweaning production traits, conformation, and calving performance in Irish beef cattle. *Journal of Animal Science* 86: 3338-3347.
- Mc Parland, S., J. F. Kearney, M. Rath, and D. P. Berry. 2007. Inbreeding trends and pedigree analysis of Irish dairy and beef cattle populations. *Journal of Animal Science* 85: 322-331.
- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York, USA. 512 p.
- Peixoto, M. G. C. D., C. F. Poggian, R. S. Verneque, A. A. Egito, M. R. S. Carvalho, V. M. Penna, J. A. G. Bergmann, L. F. Viccini, and M. A. Machado. 2010. Genetic basis and inbreeding in the Brazilian Guzarat (*Bos indicus*) subpopulation selected for milk production. *Livestock Science* 131: 168-174.
- Pérez-Enciso, M. 1995. Use of the uncertain relationship matrix to compute effective population size. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 112: 333-340.
- PIR (Partners in Reproduction). 2013. Puberty in Heifers. <http://www.partners-in-reproduction.com/reproduction-cattle/puberty-heifers.asp#top>. Consultado el 09 de agosto de 2013.
- Pirchner F. 1983. *Population genetics in animal breeding*. Plenum press, New York, USA. 414 p.
- Quaas, R. L. 1976. Computing the diagonal elements of a large numerator relationship matrix. *Biometrics* 32: 949-953.
- Ruíz-Flores, A., R. Núñez-Domínguez, R. Ramírez-Valverde, J. Domínguez-Viveros, M. Mendoza-Domínguez, y E. Martínez-Cuevas. 2006. Niveles y

efectos de la consanguinidad en variables de crecimiento y reproductivas en bovinos Tropicarne y Suizo Europeo. *Agrociencia* 40: 289-301.

- Santana Jr., M. L., P. S. Oliveira, J. P. Eler, J. P. Gutiérrez, and J. B. S. Ferraz. 2012. Pedigree analysis and inbreeding depression on growth traits in Brazilian Marchigiana and Bonsmara breeds. *Journal of Animal Science* 90: 99-108.
- Santana Jr., M., L., P. S. Oliveira, V. B. Pedrosa, J. P. Eler, E. Groeneveld, and J. B. S. Ferraz. 2010. Effect of inbreeding on growth and reproductive traits of Nelore cattle in Brazil. *Livestock Science* 131: 212-217.
- Slatkin, M. 1994. Gene flow and population structure. En: *Ecological Genetics*. Princeton University Press. pp: 3-18.
- Sorensen, A. C., M. K. Sorensen, and P. Berg. 2005. Inbreeding in Danish dairy cattle breed. *Journal of Dairy Science* 88: 1865-1872.
- Stachowicz, K., M. Sargolzaei, F. Miglior, and F. S. Schenkel. 2011. Rates of inbreeding and genetic diversity in Canadian Holstein and Jersey cattle. *Journal of Dairy Science* 94: 5160-5175.
- Steyn, J. W., F. W. C. Naser, C. Hunlun, and P. C. Lubout. 2012. Preliminary report: pedigree analysis of the Brangus cattle in South Africa. *South African Journal of Animal Science* 42: 511-514.
- Toro, M., and A. Caballero. 2004. Characterization and conservation of genetic diversity between breeds. 55th EAAP Annual meeting, Bled, Slovenia.
- Toro, M., and A. Caballero. 2005. Characterization and conservation of genetic diversity in subdivided populations. *Philosophical Transactions de la Royal Society B* 360: 1367-1378.
- Verrier, E., J. J. Colleau, and J. L. Foulley. 1993. Long-term effects of selection based on the animal model BLUP in a finite population. *Theoretical and Applied Genetics* 87: 446-454.
- Vozzi, P. A., C. R. Marcondes, C. U. Magnabosco, L. A. F. Bezerra, and R. B. Lobo. 2006. Structure and genetic variability in Nelore (*Bos indicus*) cattle by pedigree analysis. *Genetic and Molecular Biology* 29: 482-485.
- Vu Thien Khang, J. 1983. Méthodes d'analyse des données démographiques et généalogiques dans les populations d'animaux domestiques. *Genetics Selection Evolution* 15(2): 263-298.
- Wright, S. 1922. Coefficients of inbreeding and relationship. *The American Naturalist* 56: 330-338.
- Wright, S. 1931. Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.
- Wright, S. 1965. The interpretation structure by F-statistics with special regard to system of mating. *Evolution* 19: 395-420.
- Wright, S. 1969. *Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 2: The Theory of Gene Frequencies*. University of Chicago Press. Chicago, USA. 511 p.

3. ANÁLISIS DE PEDIGRÍ EN LA DETERMINACIÓN DE ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD GENÉTICA DE POBLACIONES BOVINAS PARA CARNE MEXICANAS

3.1 Resumen

Se realizaron análisis de pedigrí para determinar la estructura y diversidad genética de cinco poblaciones bovinas para carne mexicanas. Las poblaciones estudiadas fueron Braford (BF), Brangus Negro (BN), Brangus Rojo (BR), Santa Gertrudis (SG) y Salers (SL). Los análisis se realizaron con el programa Endog para el total del pedigrí (TP), el cual incluyó a todos los animales inscritos en el libro genealógico de cada raza, y en una población de referencia (PR), que contiene todos los animales nacidos entre el año 2002 y la fecha del último registro, la cual se supone son los animales potencialmente vivos. Los pedigríes incluyeron BF = 7,471; BN = 55,142; BR = 6,144; SG = 24,953; y SL = 14,065 animales en el TP, y BF = 3,854; BN = 28,586; BR = 2,756; SG = 3,714; y SL = 5,674 animales en la PR. Los parámetros de diversidad genética evaluados fueron variables en las razas. Los intervalos generacionales oscilaron entre 4.97 y 8.20 años en los TP, y entre 5.46 y 6.62 años en las PR. De igual manera, el número de generaciones completas equivalentes variaron desde 1.34 hasta 5.51. A pesar de que el coeficiente de consanguinidad promedio (F) fue bajo (0.92 a 3.82% en el TP y 1.44 a 4.60% en la PR), el tamaño efectivo de población “realizado” (N_e) fue bajo en todas las poblaciones (16.6 a 148.2). La relación entre el número efectivo de fundadores y ancestros (f_a/f_e) indicó la presencia de cuellos de botella genéticos (30.48 a 90.12% en el TP y 25.86 a 93.41% en la PR), por el uso reducido en ciertas generaciones de reproductores altamente seleccionados con contribuciones individuales máximas de 4.39 a 14.77% a la población estudiada. Las poblaciones con menor diversidad genética observada fueron BN y BR; sin embargo, BF y SG presentaron un bajo conocimiento de pedigrí, por lo que se espera que la diversidad genética real sea aún menor que la del resto de las poblaciones estudiadas.

Palabras clave: tamaño efectivo de población, consanguinidad, programa Endog.

PEDIGREE ANALYSIS FOR DETERMINATION OF GENETIC STRUCTURE AND DIVERSITY IN MEXICAN BEEF CATTLE POPULATIONS

3.2 Abstract

Pedigree analyses were performed to determine the structure and genetic diversity of five Mexican beef cattle populations. The populations studied were Braford (BF), Brangus Negro (BN), Brangus Rojo (BR), Santa Gertrudis (SG) and Salers (SL). Analyses were carried out using the Endog program for the total of pedigree (TP), which included all animals registered in the herd book of each breed, and for a reference population (RP), which contained all animals born between the year 2002 and the date of the last record, which are assumed to include potentially living animals. Pedigrees included BF = 7,471; BN = 55,142; BR = 6,144; SG = 24,953; and SL = 14,065 animals in the TP, and BF = 3,854; BN = 28,586; BR = 2,756; SG = 3,714; and SL = 5,674 animals in the RP. Parameters of genetic diversity evaluated were highly variable among breeds. The generation intervals oscillated between 4.97 and 8.20 years in the TP, and between 5.46 and 6.62 years in the RP. Similarly, the number of complete equivalent generations ranged from 1.34 to 5.51. Although the average of inbreeding coefficient (F) was low (0.92 to 3.82% in the TP, and 1.44 to 4.60% in the RP), the effective population size “realized” (N_e) was low in all populations (16.6 to 148.2). The relationship between the effective number of founders and ancestors (f_a/f_e) indicated the presence of genetic bottlenecks (30.48 to 90.12% in the TP, and 25.86 to 93.41% in the RP) by the reduced use in some generations of highly selected breeding animals with maximum individual contributions of 4.39 to 14.77% to the studied population. Populations with less genetic diversity observed were BN and BR; however, BF and SG had low knowledge of the pedigrees, so it is expected that real genetic diversity may be even lower than the rest of the studied populations.

Keywords: effective population size, inbreeding, Endog program.

3.3 Introducción

El intenso deterioro reciente de la biodiversidad, la erosión genética de las especies utilizadas en la agricultura, la estrecha base genética de la mayoría de los cultivos utilizados en los países desarrollados, la amenaza de plagas y enfermedades, y los efectos de factores climáticos adversos en la agricultura, son factores que inciden en la biodiversidad en general y en particular en las especies útiles en la alimentación y agricultura, es decir, en los recursos genéticos agropecuarios (Alfaro, 2006). En el caso de las especies de animales domésticos (recursos genéticos animales), diversos organismos internacionales (por ejemplo, FAO y EAAP) se han preocupado por establecer distintos estados de riesgo de extinción o uso, con base en parámetros utilizados para la descripción de la diversidad genética.

El tipo y la precisión de los parámetros utilizados en la descripción de la diversidad genética presente en una población se encuentran estrechamente ligados con la información a partir de la cual se estimaron. La información puede provenir de dos fuentes principales, una a partir de marcadores moleculares y otra por análisis de libros genealógicos. El análisis de pedigrí ha sido ampliamente usado en poblaciones de animales domésticos, como ovinos (Huby *et al.*, 2003; Mokhtari *et al.*, 2013), bovinos (Gutiérrez *et al.*, 2003; Bouquet *et al.*, 2011; Danchin-Burge *et al.*, 2012), equinos (Bartolomé *et al.*, 2010; Domínguez-Viveros *et al.*, 2012) y porcinos (Welsh *et al.*, 2010). A pesar de que la información obtenida a partir de marcadores moleculares es más precisa que el análisis de pedigrí, esta última es más sencilla y económica de obtener, y los parámetros estimados a partir de ella aportan conocimiento detallado del estatus de las poblaciones a través del tiempo.

Existen varios parámetros que pueden ser derivados del análisis de pedigrí. Algunos de ellos son los descriptivos de la probabilidad de identidad por descendencia, donde destacan el coeficiente de relación genética aditiva promedio, el coeficiente de consanguinidad, y el tamaño efectivo de la población. El coeficiente de consanguinidad es probablemente el parámetro

más importante en el análisis de la estructura y diversidad genética, ya que mide la probabilidad de homocigosis en una genealogía, y es precisamente la homocigosis la causante de la depresión consanguínea, el aumento en la manifestación de genes deletéreos (Cervantes, 2008) y la reducción de la varianza genética aditiva dentro de las poblaciones (Kristensen and Sorensen, 2005). El grado de consanguinidad y homocigosis en generaciones futuras puede ser predicho por el tamaño efectivo de la población (FAO, 2007).

Otros parámetros importantes en la descripción de la diversidad genética son el número de fundadores, y número efectivo de fundadores, ancestros y genomas fundadores (Lacy, 1989; Boichard *et al.*, 1997). Los parámetros derivados de la probabilidad de origen del gen son útiles en la medición de la variabilidad genética dentro de razas después de un pequeño número de generaciones (Boichard *et al.*, 1997), mientras que el coeficiente de consanguinidad y el tamaño efectivo de población son útiles para monitorear la variabilidad genética sobre un largo periodo (Mc Parland *et al.*, 2007). De acuerdo con Hammami *et al.* (2007), la variabilidad genética presente en una población es influenciada por el número de fundadores, intensidad de selección, consanguinidad y deriva genética.

Los parámetros previamente mencionados y otros más han sido evaluados en poblaciones con pedigrí. Entre los animales domésticos, la especie más estudiada ha sido la bovina, en la que de acuerdo con la FAO (2007) se reporta el mayor número de razas extintas. Alrededor del mundo, en los países se preocupan por generar información al respecto, tanto para razas locales como transfronterizas. En México, los estudios publicados utilizando el análisis de pedigrí en sus poblaciones han sido escasos. Domínguez-Viveros *et al.* (2012) analizaron la información genealógica de bovinos de Lidia y equinos de pura raza española, mientras que Ruíz-Flores *et al.* (2006) lo hicieron con bovinos Tropicarne y Suizo Europeo.

El estudio de la diversidad de los recursos genéticos pecuarios es importante para su aplicación en los sistemas de producción, ya que esta diversidad es la

materia prima para la mejora de las razas y su adaptación a las circunstancias cambiantes. Según la FAO (2007), los recientes estudios moleculares han mostrado que la diversidad genética estimada en las poblaciones actuales de ganado autóctonas y razas es muy superior a la estimada en sus contrapartes comerciales (FAO, 2007). Con la puesta en marcha de evaluaciones genéticas utilizando la metodología del modelo animal, se ha logrado identificar a los animales con mérito genético superior y con la implementación de técnicas reproductivas se puede diseminar ampliamente ese material genético. Debido a lo anterior, es posible que con el paso del tiempo la diversidad genética presente en algunas poblaciones bovinas de México esté en decremento. Por lo anterior, el objetivo de este estudio fue evaluar la estructura y diversidad genética de cinco poblaciones de bovinos para carne en México, mediante la obtención de parámetros genético-poblacionales usando un paquete especializado en el análisis del pedigrí.

3.4 Materiales y métodos

Origen de la información

La estructura y diversidad genética en las poblaciones de bovinos Braford (BF), Brangus Negro (BN), Brangus Rojo (BR), Santa Gertrudis (SG) y Salers (SL) de México fueron determinadas por análisis de pedigrí. La información analizada provino de las bases de datos genealógicos de las Asociaciones Mexicanas de Criadores de Ganado de Registro: Braford, Brangus, Santa Gertrudis y Salers; esta información es usada en las evaluaciones genéticas nacionales. El libro genealógico de cada raza incluyó animales nacidos en los periodos 1966-2010, 1964-2012, 1973-2012, 1967-2011 y 1976-2011 para BF, BN, BR, SG y SL, respectivamente.

La descripción general del número de animales en las poblaciones estudiadas se muestra en el Cuadro 8. En las poblaciones de referencia (PR) se consideraron animales nacidos desde 2002 hasta la fecha del último registro, los cuales se supone son la población de individuos potencialmente vivos. En

general, el número de animales utilizados por raza en el total del pedigrí (TP) fue bajo (entre 6,000 y 55,000, aproximadamente). El mayor número de animales disponibles en el TP fue encontrado en BN y SL, aunque en esta última el número de animales en la PR fue bajo (15% de la población total en el pedigrí).

Cuadro 8. Descripción general del número de animales (NA) en los pedigríes de las cinco razas^z de bovinos mexicanas estudiadas.

Concepto	Raza				
	BF	BN	BR	SG	SL
NA de todo el pedigrí	7,471	55,142	6,144	24,953	14,065
NA en la población de referencia ^y	3,854	28,586	2,756	3,714	5,674
Número de sementales (NS)	444	3,676	1,156	2,430	1,382
Número de madres (NM)	2,325	20,858	2,850	10,611	5,377
NA con padre desconocido	1,635	5,391	1,332	3,051	1,768
NA con madre desconocida	2,910	4,216	1,312	8,086	1,765
Número de hijos por semental (NHS)	2.18	2.06	2.16	4.06	1.96
Máximo NHS	169	559	249	1126	358
Número de hijos por vaca (NHV)	0.95	1.64	1.23	0.86	1.58
Máximo NHV	15	28	14	26	14

^z BF = Braford; BN = Brangus Negro; BR = Brangus Rojo; SG = Santa Gertrudis; SL = Salers.

^y La población de referencia son animales nacidos desde 2002 hasta la fecha del último registro.

Los promedios de hijos por semental en cada población fueron alrededor de dos, con la excepción de SG donde fue alrededor de cuatro; mientras que los promedios de hijos por vaca oscilaron entre 0.86 y 1.64. El número de animales con padre o madre desconocidos, proporcionalmente respecto al TP fue menor en BN (8 y 10%, respectivamente) y mayor en BF (31 y 39%, respectivamente), mientras que en las otras razas fueron valores intermedios.

Análisis de pedigrí

El análisis de pedigrí se llevó a cabo, para el TP y la PR en cada raza, mediante el programa Endog v4.8 (Gutiérrez and Goyache, 2005).

Intervalo generacional (IG)

El *IG* fue definido como la edad promedio de los padres cuando nace su descendencia (Bichard *et al.*, 1973) y que son conservados como reproductores (James, 1977). Este parámetro fue calculado a través de cuatro rutas de selección: padre-hijo, padre-hija, madre-hijo y madre-hija. Con el fin de comparar este parámetro en la población actual y total, el *IG* fue estimado tanto para el TP como para la PR.

Descripción de la integridad del pedigrí

La descripción de la integridad del pedigrí proporciona información sobre qué tan completo es el pedigrí para la estimación de diversos parámetros genético-poblacionales, ya sea mediante el número de generaciones completas, máximas trazadas y equivalentes, o como valores porcentuales del número de padres, abuelos y tatarabuelos conocidos. Se considera una generación completa cuando se conocen los 2^n antepasados de un individuo, mientras que las generaciones máximas trazadas, hacen alusión al número máximo de éstas que separan a un individuo de su ancestro más lejano (Gutiérrez y Goyache, 2005). Para un individuo dado, el número de generaciones completas equivalentes se obtiene mediante la suma de los coeficientes $(1/2)^n$ de todos los antepasados conocidos, dado que n es el número de antepasados en ascendencia (Boichard *et al.*, 1996). En este estudio se obtuvieron valores porcentuales de ancestros conocidos hasta la tercera generación parental y de las generaciones completas, máximas trazadas y equivalentes para el TP.

Coefficiente de consanguinidad (F)

El coeficiente de consanguinidad puede ser interpretado como la probabilidad de que dos genes sean idénticos por descendencia (Malécot, 1948; citado por Wright, 1969). En este estudio, el parámetro se calculó usando el algoritmo establecido por Meuwissen and Luo (1992), en el cual se parte del principio de que los fundadores no están emparentados entre sí y por tanto su F es igual a

cero. Los promedios del F por año en la PR y en el TP se obtuvieron promediando los valores de los F individuales. Los animales dentro de raza fueron clasificados por la magnitud del F individual en seis grupos; individuos con $F = 0$, $0 < F \leq 0.1$, $0.1 < F \leq 0.2$, $0.2 < F \leq 0.3$, $0.3 < F \leq 0.4$, y $F > 0.4$. Adicionalmente, se estimó el porcentaje de animales consanguíneos para el TP por año de nacimiento.

Coeficiente de relación genética aditiva promedio (CRP)

El *CRP* fue definido como la probabilidad de que un alelo escogido al azar de entre toda la población en el árbol genealógico pertenezca a un animal determinado (Gutiérrez y Goyache, 2005); es por tanto, una medida del porcentaje que en promedio comparte cada individuo con el resto de los individuos del pedigrí (Gutiérrez *et al.*, 2003; Cervantes, 2008). Para el cálculo del *CRP* basta con obtener el promedio de los coeficientes en la fila correspondiente al individuo en la matriz de relaciones genéticas aditivas “A” (Dunner *et al.*, 1998; Gutiérrez *et al.*, 2003; Cervantes, 2008). El *CRP* promedio por año y categoría (11 en total, con una diferencia entre cada una de 0.01) fue considerado en el presente estudio.

Tamaño efectivo de la población “realizado” (N_e) e incremento en consanguinidad (ΔF)

Wright (1931) definió al N_e como el número de individuos que darían lugar a la tasa calculada de endogamia, si fueran criados bajo el sistema de la población idealizada. Este término es una necesidad práctica para tratar con poblaciones naturales (Wright, 1969). Bajo las condiciones de la población idealizada la consanguinidad promedio en una generación dada (t) puede ser obtenida mediante (Falconer y Mackay, 1996):

$$F_t = 1 - (1 - \Delta F)^t$$

Igualando el F individual con el de una población hipotética donde todos los individuos tienen la misma estructura de población ($F_t = F_i$), un incremento en consanguinidad puede ser definido como:

$$\Delta F_i = 1 - \sqrt[t]{1 - F_i}$$

donde, t es el número de generaciones equivalentes (Boichard *et al.*, 1996). El conjunto de valores ΔF_i 's calculado para un número de individuos que pertenecen a una PR, se puede utilizar para estimar el N_e , independientemente de la presencia de individuos que se asignan a diferentes generaciones discretas en función de su profundidad de pedigrí. El N_e se calcula promediando los ΔF_i 's de los n individuos incluidos en una PR como $\overline{N_e} = \frac{1}{2\overline{\Delta F}}$ (Gutiérrez *et al.*, 2008; Gutiérrez *et al.*, 2009). En este estudio, el N_e "realizado" (Cervantes *et al.*, 2008b) fue calculado para la PR de cada raza. Dado que se suponen incrementos en F diferentes entre los individuos de la PR, es factible estimar el error estándar para el N_e , con la ecuación siguiente:

$$\sigma_{N_e} = \frac{2}{\sqrt{N}} \overline{N_e}^2 \sigma_{\Delta F}$$

donde, N es el número de individuos en la PR, $\sigma_{\Delta F}$ la desviación estándar de ΔF y $\sigma_{\overline{N_e}}$ el error estándar de $\overline{N_e}$ (Gutiérrez *et al.*, 2008).

Probabilidad de origen del gen

El pedigrí de un individuo puede ser rastreado para calcular la contribución a su genoma de su eventual fundador o ancestro (Korrida *et al.*, 2012). Un fundador es definido como un ancestro con progenitores desconocidos, pero cuando sólo se conoce un progenitor de un individuo, el desconocido es considerado como fundador. La preservación de la diversidad genética de los fundadores hacia la población de estudio puede ser medida por sus contribuciones, que en total deben sumar la unidad (Boichard *et al.*, 1997). Según Cervantes (2008), un

ancestro es aquel individuo que ha influido más que sus ascendientes en la variabilidad genética presente en la población.

El número efectivo de fundadores (f_e), es el número de fundadores que contribuirían por igual para producir la diversidad genética observada en la población bajo estudio (Lacy, 1989) y se expresa como:

$$f_e = \frac{1}{\sum_{k=1}^f (p_i^2)}$$

donde, p_i es la proporción de genes de la población descendiente contribuidos por el fundador i (contribución esperada). Si todos los fundadores contribuyen por igual a la población descendiente, f_e es igual al número de fundadores; por el contrario, si la contribución es desigual, f_e es de menor valor (Lacy, 1989; Boichard *et al.*, 1997). Por otro lado, el número efectivo de ancestros (f_a) se refiere al número mínimo de ancestros (fundadores o no) necesarios para explicar la diversidad genética completa de una población (Boichard *et al.*, 1997) y se obtiene como:

$$f_a = \frac{1}{\sum_{k=1}^f (p_k^2)}$$

donde, k es la probabilidad de que los genes provengan del ancestro i ; este parámetro toma en cuenta la posible existencia de cuellos de botella en el pedigrí, por el uso extensivo de algunos individuos en ciertas generaciones.

En este estudio, los f_a , f_e y f_a/f_e se obtuvieron para el TP y la PR. Cabe mencionar que para estos parámetros, el programa utilizado considera por *default* los animales con ambos progenitores conocidos. Por otro lado, considerando las contribuciones marginales (Boichard *et al.*, 1997) se obtuvo el número de ancestros que explican el 50% de los genes, contribución máxima, así como los 10 ancestros con mayor contribución a la PR.

Relaciones y flujo genético entre hatos

Los estadísticos F de Wright se utilizan para describir las poblaciones estructuradas (Falconer y Mackay, 1996). Surgen como un sistema para describir las propiedades de las poblaciones naturales divididas jerárquicamente, y están representadas en términos de la población total, subdivisiones y del individuo en cuestión. El F_{IT} es la correlación entre los gametos que se unen para formar los individuos en relación a los gametos de la población total (Wright, 1965), o dicho de otra forma, el coeficiente de consanguinidad medio del individuo con respecto al de la metapoblación (Cervantes, 2008).

El F_{IS} es la media de todas las subdivisiones de la correlación entre los gametos que se unen en relación con los de su propia subdivisión (Wright, 1965), o el coeficiente de consanguinidad medio de un individuo con respecto a su subpoblación. El estadístico F_{IS} expresa la presencia de apareamiento no aleatorio dentro de la subpoblación, cuando $F_{IS} > 0$ se están produciendo apareamientos entre individuos emparentados. Por otro lado, cuando $F_{IS} < 0$, la frecuencia de apareamientos entre individuos no emparentados es mayor (Cervantes, 2008).

El F_{ST} es la correlación entre gametos aleatorios dentro de subdivisiones, relativos a los gametos de la población total (Wright, 1965). Se refiere al coeficiente de consanguinidad medio de las subpoblaciones respecto de la metapoblación. El valor del F_{ST} se utiliza como distancia genética entre las distintas subpoblaciones; su valor está entre 0 y 1 y cuanto más alto es, más diferenciación genética hay entre subpoblaciones (Cervantes, 2008).

En poblaciones con pedigrí, la estimación de los estadísticos de F (Wright) requiere de ciertas derivaciones; por ello, Caballero y Toro (2000; 2002) han establecido los procedimientos necesarios para el análisis de la diferenciación genética entre subpoblaciones divididas. Con el uso de coancestría promedio en la metapoblación (\bar{f}), en la subpoblación (\tilde{f}) y el coeficiente de

consanguinidad promedio en la metapoblación (\bar{F}) es posible obtener los estadísticos de F , en poblaciones con pedigrí, como (Caballero y Toro, 2002):

$$F_{IS} = \frac{\bar{F} - \tilde{f}}{1 - \tilde{f}}, \quad F_{ST} = \frac{\tilde{f} - \bar{f}}{1 - \bar{f}} \quad y \quad F_{IT} = \frac{\bar{F} - \bar{f}}{1 - \bar{f}}$$

Con el uso del estadístico F_{ST} es posible estimar el flujo génico entre pares de poblaciones. Wright mostró que en un modelo isla en equilibrio, $F_{ST} = \frac{1}{1+4Nm}$ puede obtenerse de una estimación indirecta de Nm , calculando F_{ST} y luego estimando Nm a partir de $Nm = \frac{1}{4} \left(\frac{1}{F_{ST}} - 1 \right)$. Si Nm es mayor que 1, el flujo genético sobrepasa los efectos de deriva genética e impide diferenciación local; por otro lado, si Nm es menor que uno, la deriva genética actúa en forma casi independiente en cada población (Slatkin, 1994).

La forma más inmediata y extendida de medir la diversidad genética existente entre dos o más unidades es a través de las distancias genéticas (García, 2008); este término se refiere al grado en que dos poblaciones difieren en sus frecuencias alélicas (Martínez, 2008). En razas domésticas, las distancias genéticas tienen utilidad como herramienta para estudiar la diversidad presente en el conjunto de razas y determinar cuáles de ellas están genéticamente más alejadas o cercanas entre sí; éstas dejan de ser útiles para hacer inferencias filogenéticas, porque no hay filogenia que inferir, al estar las distintas escisiones de hipotéticos ancestros comunes cruzándose continuamente (García, 2008). La estimación de la distancia mínima de Nei (Nei, 1987) se basa en la metodología desarrollada por Caballero y Toro (2000; 2002), que parte del coeficiente de coancestría promedio (f_{ij}) entre individuos de dos subpoblaciones, i y j , de una metapoblación determinada con todos sus $N_i \times N_j$ pares. La distancia promedio entre individuos de las subpoblaciones i y j es $D_{ij} = \left[\frac{s_i + s_j}{2} \right] - f_{ij}$, donde f_{ij} es la coancestría promedio y s_i la auto-coancestría promedio de los N_i individuos de una subpoblación i . A partir de la fórmula es posible estimar la distancia mínima entre dos subpoblaciones i y j , como (Caballero y Toro, 2002):

$$D_{ij} = D_{ij} - \left[\frac{D_{ii} + D_{jj}}{2} \right] = \left[\frac{f_{ii} + f_{jj}}{2} \right] - f_{ij}$$

Para toda la metapoblación, como:

$$\bar{D} = \frac{\sum_{i,j=1}^n D_{ij} N_i N_j}{N_T^2}$$

Las medidas de distribución de los estadísticos de F (Wright), al igual que las de distancia mínima de Nei (Nei, 1987) fueron estimadas para todos los hatos y pares de ellos, según el caso, considerados en el análisis de cada población. El número de hatos se determinó mediante histogramas de distribución del número de individuos por hato, donde los hatos seleccionados para realizar el análisis contienen el mayor número de individuos. Los hatos considerados en las razas BF, BN, BR, SG y SL fueron 15, 58, 14, 48 y 17; compuestos por una cantidad de individuos superior a 60, 100, 60, 100 y 50, respectivamente. Sólo se consideraron estos hatos debido a que el resto de ellos, al estar compuestos por pocos individuos, aportan poca información. Adicionalmente, se estimó el flujo genético medio en cada población y se obtuvo a partir del valor medio del F_{ST} .

Finalmente, con la matriz de distancias genéticas (Nei) entre hatos se construyeron los árboles Neighbor-Joining (NJ), utilizando el programa Phylip (Felsenstein, 1989) y con el programa TreeView (Page, 1996) se visualizaron los patrones de flujo genético entre hatos.

3.5 Resultados y discusión

Intervalo generacional

La edad promedio de bovinos BF, BN, BR, SG y SL a la que nacieron sus hijos conservados como reproductores (IG) para TP, PR y las cuatro rutas gaméticas posibles se muestran en el Cuadro 9. En general, para BN, BR, SG y SL, los IG promedios y de las cuatro rutas gaméticas en el TP fueron similares que los de las respectivas en la PR, lo que podría indicar manejo similar en la elección de

los apareamientos a través del tiempo; sin embargo, para BF los *IG* en el TP generalmente fueron mayores que en la PR, lo que podría sugerir cambios en el manejo de los apareamientos hacia mayor uso de animales jóvenes como reproductores en los años más recientes.

Cuadro 9. Intervalos generacionales (años) estimados por las cuatro rutas gaméticas posibles para animales reproductores en cinco razas de bovinos para carne de México.

Raza	Padre/hijo	Padre/hija	Madre/hijo	Madre/hija	Promedio
<i>En el total del pedigrí</i>					
Braford	9.94	9.23	5.65	5.90	8.20
Brangus Negro	4.96	5.35	5.24	5.68	5.48
Brangus Rojo	5.00	5.11	4.90	4.86	4.97
Santa Gertrudis	6.03	5.96	6.44	5.80	5.90
Salers	5.09	4.98	5.04	5.19	5.08
<i>En la población de referencia</i>					
Braford	7.50	6.78	7.50	5.96	6.62
Brangus Negro	5.36	5.38	5.51	5.65	5.51
Brangus Rojo	5.82	5.24	6.16	5.41	5.46
Santa Gertrudis	5.38	5.68	6.41	6.22	5.95
Salers	6.56	5.69	5.95	6.26	6.00

Pirchner (1983) menciona que los *IG* en las rutas padre-hijo = 6.5 a 9.0, padre-hija = 4.5 a 6.5, madre-hijo = 5.0 a 6.5 y madre-hija = 5.0 a 6.5 años, son valores que pueden ser considerados como estándar en bovinos para carne. De acuerdo con la clasificación de este autor, las rutas padre/hija, madre/hijo y madre/hija del presente estudio para BN, BR, SG y SL fueron estándar, mientras que la ruta padre/hijo presentó valores inferiores al estándar. Lo anterior sugiere que los sementales se utilizan por menor tiempo en estas poblaciones. Por el contrario, en BF se tuvo un régimen reproductivo distinto al del resto de las razas, debido a que las rutas padre/hijo (TP) y padre/hija (TP y PR) presentaron valores de *IG* superiores al estándar, esto posiblemente por el uso de sementales por periodos prolongados a través de los años. Lo anterior sugiere mayor intensidad de selección en los sementales (Domínguez-Viveros *et al.*, 2010) y en consecuencia el uso extensivo de inseminación artificial (Mc Parland *et al.*, 2007), utilizando pocos reproductores. El patrón de

comportamiento del *IG* en BF para las cuatro rutas gaméticas fue similar al reportado por Mc Parland *et al.* (2007) para Angus, y por Gebremariam *et al.* (2010) para Suizo Europeo.

De acuerdo con Cervantes (2008), las pérdidas de diversidad genética se producen a mayor velocidad cuando el *IG* es corto. Por otro lado, los *IG* menores provocan mayor progreso genético por unidad de tiempo. En general, los *IG* promedios de las poblaciones consideradas en este estudio fueron inferiores a los de otros estudios con bovinos *Bos taurus* (Mc Parland *et al.*, 2007; Gebremariam *et al.*, 2010) y *Bos indicus* (Faria *et al.*, 2002; Peixoto *et al.*, 2010) para carne en razas transfronterizas.

Los *IG* promedio de las poblaciones BF, BN, BR, SG y SL de México fueron inferiores en su mayoría a los reportados en poblaciones bovinas locales por Honda *et al.* (2006), Mc Parland *et al.* (2007), Carolino y Gama (2008), Gebremariam *et al.* (2010), y Peixoto *et al.* (2010). Por otro lado, las rutas gaméticas paternas presentaron los mayores *IG* por el uso de inseminación artificial. Por el contrario, en las investigaciones reportadas por Gutiérrez *et al.* (2003) y Martínez *et al.* (2008) se presentaron *IG* similares e inclusive algunos más bajos que los del presente estudio. En los estudios previamente mencionados se analizaron poblaciones locales en las que los *IG* en las rutas paternas fueron menores al de las maternas, debido al reemplazo temprano de sementales.

Descripción de la integridad en el pedigrí

Según Boichard *et al.* (1996), la tasa de genealogías conocidas refleja la cantidad y calidad de información de los animales inscritos en los libros genealógicos. Los valores promedios del número de generaciones completas (*GC*), máximas trazadas (*MGT*) y completas equivalentes (*GE*) para las cinco poblaciones de bovinos estudiadas se muestran en el Cuadro 10. En los tres indicadores, las razas BN y BF representaron los valores máximos y mínimos, respectivamente. Entre los tres indicadores generacionales, el mejor criterio

para caracterizar la información de pedigrí es el *GE* (Maignel *et al.*, 1996), y en consecuencia las razas con mejor conocimiento de las genealogías en este estudio fueron BN y SL, mientras que BR y SG presentaron un comportamiento similar, y BF fue la peor. La calidad del pedigrí en BN se podría considerar como buena, debido a que presentó valores superiores a los encontrados (entre 4.8 y 0.8) en razas bovinas para carne nativas o importadas (Gutiérrez *et al.*, 2003; Martínez *et al.*, 2008; Santana *et al.*, 2012); sin embargo, los pedigríes de razas transfronterizas para carne en otros estudios, por ejemplo, Charolais y Limousin de Dinamarca, Francia, Irlanda y Suecia (Bouquet *et al.*, 2011), y en Chianina italianos (Bozzi *et al.*, 2006) presentaron mejor calidad de pedigrí (entre 9.3 y 4.5) que todas las razas analizadas en el presente estudio. Lo anterior sugiere que, en general, en las poblaciones estudiadas se requiere continuar capturando datos para mejorar la calidad y cantidad de la información genealógica.

Cuadro 10. Número de generaciones máximas trazadas (*MGT*), completas (*GC*) y completas equivalentes (*GE*) conocidas en el pedigrí de las cinco poblaciones de bovinos para carne de México.

Población	<i>MGT</i>	<i>GC</i>	<i>GE</i>
Brangus Negro	9.53	2.82	5.51
Brangus Rojo	4.47	1.71	2.64
Salers	6.83	2.58	3.84
Santa Gertrudis	4.90	1.28	2.31
Braford	2.37	0.74	1.34

Las *MGT* y *GC* al dar parte del grado de profundidad de pedigrí se utilizan como indicadores complementarios; su comportamiento entre las cinco razas fue muy similar, sólo que entre un parámetro y el otro se invirtieron las posiciones de BR y SG (Cuadro 10). Con respecto al *MGT*, los valores estimados para BN fueron superiores a los estimados (entre 6.9 y 4.2) por Martínez *et al.* (2008) y Peixoto *et al.* (2010) en razas bovinas criollas y transfronterizas, respectivamente; pero inferiores a los reportados (entre 14 y 12) por Bozzi *et al.* (2006) en tres razas bovinas transfronterizas. Por otro lado, los valores estimados en BR, SG y SL fueron similares a los reportados (entre 6.9 y 4.2) para cuatro razas criollas

colombianas (Martínez *et al.*, 2008) y Guzerat de Brasil (Peixoto *et al.*, 2010). Con respecto al GC estimado en este estudio, las poblaciones de BN, BR y SL tuvieron valores mayores que los obtenidos en bovinos Guzerat (1.67) reportados por Peixoto *et al.* (2010), mientras que las razas BF y SG estuvieron por debajo del valor publicado por estos autores.

El porcentaje de ancestros conocidos hasta la tercera generación parental de las razas bovinas estudiadas se presenta en la Figura 1. De forma similar a lo ocurrido con los indicadores *MGT*, *GC* y *GE*, las poblaciones de este estudio con mejor conocimiento del pedigrí fueron la BN y SL, con valores superiores al 70% de ancestros conocidos en la tercera generación. Por otro lado, la población BF tuvo la menor proporción de ancestros conocidos (alrededor de 20%), mientras que en orden ascendente, le siguieron SG, con una proporción conocida de alrededor del 40%, y BR con 50%. A partir de la tercera generación, los valores porcentuales de animales conocidos en la segunda y primera generación aumentaron considerablemente. Por otro lado, las poblaciones BN, BR y SL mostraron un patrón similar entre las rutas paterna y materna, lo que sugiere que la captura de registros fue equitativa entre sexos. Por el contrario, en BF y SG la colecta de información favoreció a los machos, lo que fue similar a lo obtenido por Gutiérrez *et al.* (2003) con poblaciones bovinas Pirenaica y Avileña Negra Ibérica en la segunda y tercera generación parental. Valores superiores al 90% de ancestros conocidos en la tercera generación parental han sido reportados para la población Marchigiana (Santana *et al.*, 2012), mientras que en las poblaciones españolas Bruna de los Pirineos y Asturiana de los Valles se han estimado valores cercanos al tres por ciento (Gutiérrez *et al.*, 2003), lo que es menor a los obtenidos en el presente estudio.

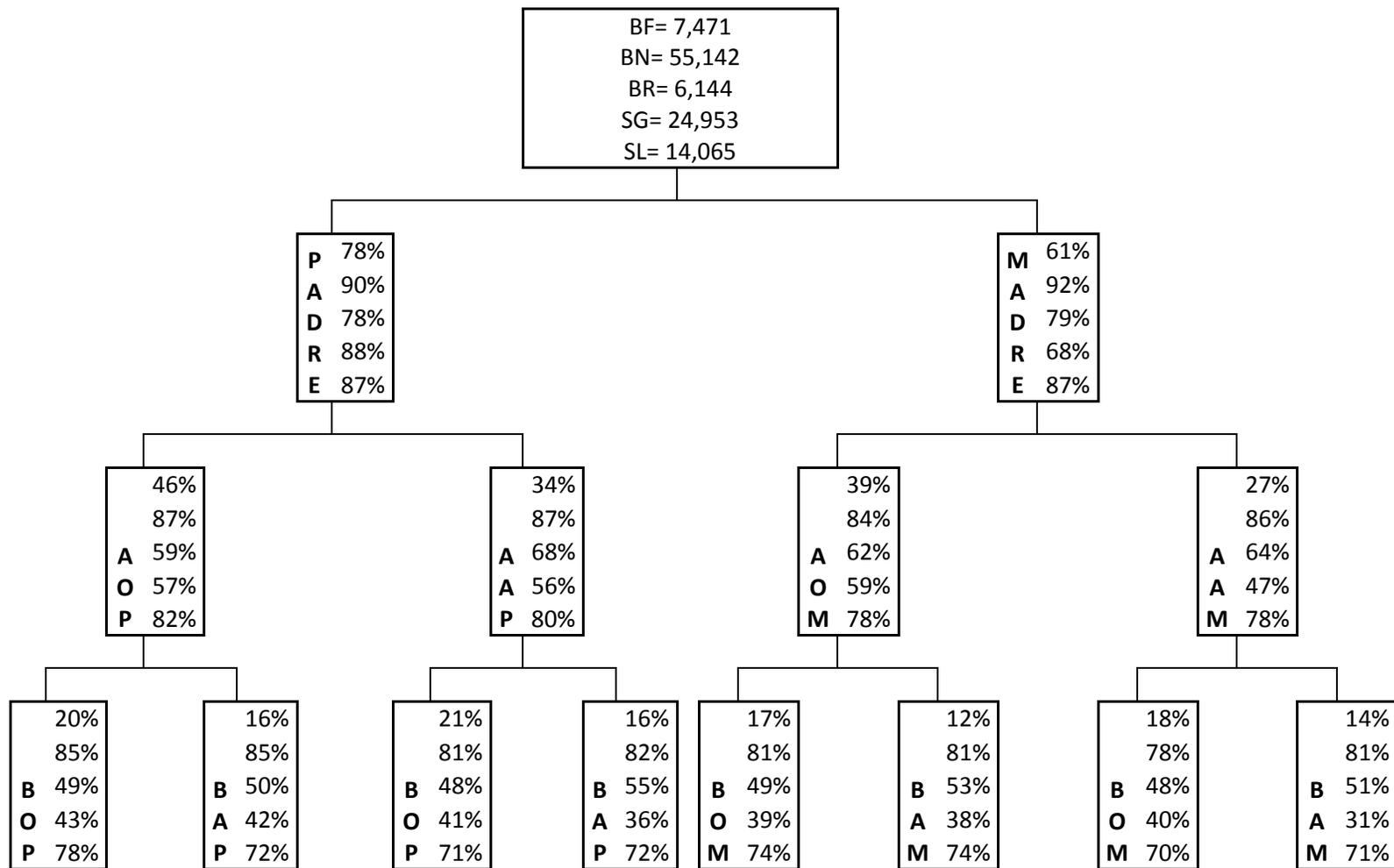


Figura 1. Nivel de integridad de pedigrí en cinco razas de bovinos para carne de México (BF = Braford; BN = Brangus Negro; BR = Brangus Rojo; SG = Santa Gertrudis; SL = Salers; P = paterno; M = materno; AO = abuelo; AA = abuela; BO = bisabuelo; BA = bisabuela).

Conocer la calidad del pedigrí es importante no sólo por su propiedad informativa sobre la cantidad de ancestros y generaciones conocidas, sino también porque influyen en la estimación de otros parámetros que son sensibles a la calidad de la información genealógica disponible. En muchos casos, la falta de información, incluso para las generaciones de antepasados más recientes, puede dar lugar a sesgos al estimar la tasa de endogamia, el número de animales fundadores y ancestros (Boichard *et al.*, 1997), y el *CRP*, debido a que se pueden ver interrumpidas algunas relaciones entre parientes, y por ello, pueden pasar desapercibidos sucesos importantes en el libro genealógico. Es por ello, que para las poblaciones BF y SG se esperan sesgos en algunos de los parámetros analizados, principalmente el *F*.

Coeficiente de consanguinidad

El porcentaje de animales consanguíneos y los promedios del *F* para el TP y la PR en las poblaciones bovinas estudiadas se muestran en el Cuadro 11. En general, para las poblaciones estudiadas el porcentaje de animales consanguíneos fue mayor en la PR que en el TP. Sin embargo, los promedios de consanguinidad en la PR fueron mayores marginalmente que en el TP, lo que sugiere que aunque ha habido incrementos en los porcentajes de animales consanguíneos de las últimas generaciones, los *F* individuales han disminuido. En BF y SG los porcentajes de animales siguieron el patrón antes descrito; sin embargo, los *F* promedio en la PR fueron menores que en el TP, tanto para los animales consanguíneos como para la población total. Estos últimos resultados podrían ser consecuencia de la falta de acciones por los criadores para reducir la consanguinidad de los animales o de la limitada integridad en el pedigrí en las generaciones más recientes, dado que la no consideración de relaciones de parentesco entre los animales puede llevar a subestimaciones del *F* individual.

Cuadro 11. Coeficiente de consanguinidad (F) promedio y porcentaje de animales consanguíneos para la población de referencia y todo el pedigrí de cinco razas de bovinos mexicanos.

Raza	Animales consanguíneos (%)	F promedio (%)	
		Toda la población	Animales consanguíneos
<i>En el total del pedigrí</i>			
Braford	16.30	2.03	12.43
Brangus Negro	74.67	3.28	4.39
Brangus Rojo	25.86	1.82	7.02
Santa Gertrudis	32.23	3.82	11.85
Salers	39.16	0.92	2.34
<i>En la población de referencia</i>			
Braford	26.34	2.59	9.82
Brangus Negro	95.11	4.50	4.73
Brangus Rojo	50.87	3.59	7.05
Santa Gertrudis	58.75	3.78	6.43
Salers	63.18	1.44	2.28

La raza BF presentó un nivel considerablemente bajo del F promedio en el TP, pero en los individuos consanguíneos aumentó considerablemente, lo cual indica que pocos individuos (16.3 y 26.3% en toda la población e individuos consanguíneos) tuvieron valores de F excesivamente altos. Por otro lado, en BN se observaron los valores máximos de individuos consanguíneos y consecuentemente con el nivel del F más alto en la PR considerando todos los individuos; en este caso, gran parte de los individuos presentaron cierto grado de endogamia y de acuerdo con los valores medios se puede deducir que en la mayoría de los animales los valores fueron relativamente bajos. Al respecto, Gutiérrez *et al.* (2003) encontraron valores (entre 13.3 y 14.2%) superiores del F en las razas Asturiana de los Valles, Bruna de los Pirineos, Morucha y Sayaguesa, que el estimado en BF de animales consanguíneos en este estudio. Por otro lado, los valores del F en BN de la PR considerando todos los individuos, sólo fueron superados por los estimados por Carolino y Gama (2008) en la raza Alentejana, con valores de 8.4 y 5.7% en el TP y la PR definidas en su estudio. El porcentaje de individuos consanguíneos estimado en

BN fue mayor que el reportado por Carolino y Gama (2008), con un valor máximo de 79.2% de individuos consanguíneos en su PR.

Los valores promedio del F estimados en SL fueron bajos en relación con el resto de las poblaciones estudiadas. Resultados similares a los de la PR de SL se obtuvieron en poblaciones de bovinos Tropicarne y Suizo Europeo de México con promedios de F de 1.8 y 1.5%, considerando todos los individuos, y de 3.6 y 3.1% en animales consanguíneos, con proporciones de individuos con un F diferente de cero de 51.0 y 49.3 (Ruíz-Flores *et al.*, 2006).

Los valores promedio del F en las poblaciones y los porcentajes de animales consanguíneos dan una idea de la situación general en las razas estudiadas. Una idea más precisa se puede obtener al considerar la distribución de los animales con base en los valores de sus F individuales (Cuadro 12). En general, la mayoría de los animales fueron no consanguíneos (60.8 a 83.7%, exceptuando BN con 25.3%) o con $F \leq 10\%$ (85.4 y 97.9%). En Santa Gertrudis la proporción de animales con $F > 10\%$ fueron altas (14.6%), pero en las demás poblaciones fueron bajas (2.1 a 9.8%), lo que indica que en SG se requiere cuidar del aumento en la consanguinidad de sus animales. Por otro lado, los F individuales máximos encontrados en cada raza fueron muy similares entre el TP (34.1 a 48.4%) y la PR (31.3 a 48.4%), encontrándose en BF y SG los individuos con los F más altos (48.4% en ambas). Estos valores del presente estudio fueron mayores a los reportados (29.4 y 7.0%) en otras poblaciones bovinas del mundo (Hazuchová *et al.*, 2012; Kadlecík and Pavlík, 2012; Santana *et al.*, 2012).

El F promedio por año de las poblaciones de bovinos de mexicanas estudiadas se muestra en la Figura 2. Debido al comportamiento del F a través de los años, se pueden definir dos grupos de poblaciones; por un lado están BN, BR y SL con una tendencia creciente del F anual, y por otro BF y SG, donde se observan altibajos en ambas razas a través del tiempo. En el primer grupo, los mayores valores del F se observaron en los años más recientes (5 a 6%) para las razas

BN y BR, mientras que en el segundo grupo los valores del F más altos se observaron en SG, con valores cercanos al 8% en el año 1986.

Cuadro 12. Distribución de animales con base en su nivel de coeficiente de consanguinidad (F) individual en cinco razas² de bovinos mexicanos.

Niveles de F (%)	BF	BN	BR	SG	SL
$F = 0$	6,253	13,970	4,555	16,910	8,557
$0 < F \leq 10$	483	38,764	1,144	4,405	5,208
$10 < F \leq 20$	552	1,821	344	1,393	186
$20 < F \leq 30$	77	518	92	1,516	111
$30 < F \leq 40$	97	57	9	563	3
$F > 40$	9	12		166	

² BF = Braford; BN = Brangus Negro; BR = Brangus Rojo; SG = Santa Gertrudis; SL = Salers.

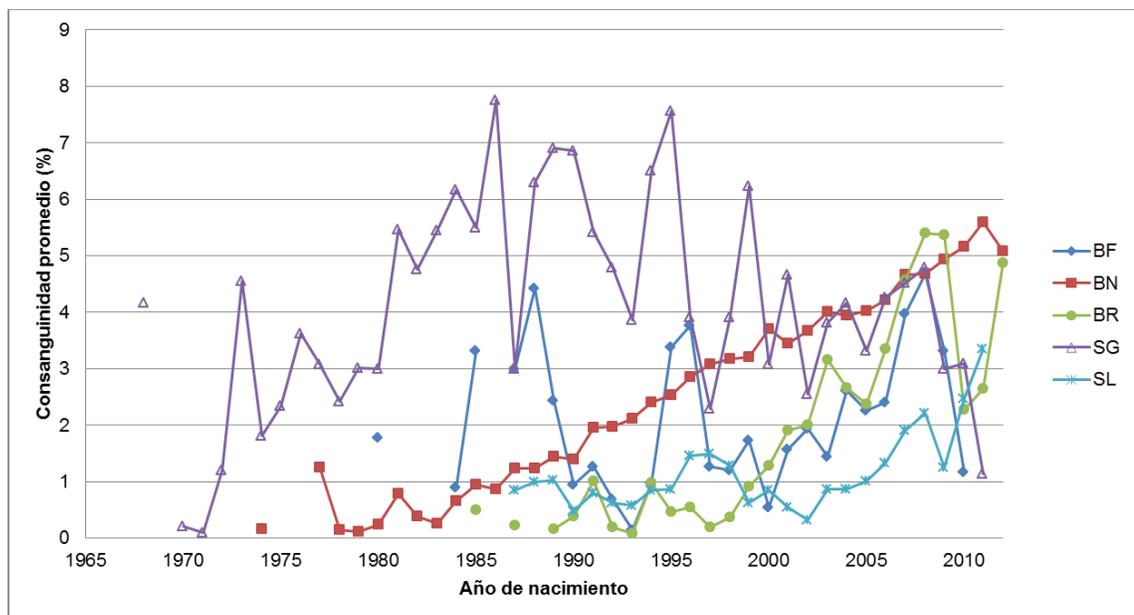


Figura 2. Consanguinidad media anual de cinco razas de bovinos para carne de México (BF = Braford; BN = Brangus Negro; BR = Brangus Rojo; SG = Santa Gertrudis; SL = Salers).

El porcentaje de animales consanguíneos por año de nacimiento en las cinco poblaciones de bovinos mexicanas estudiadas se muestra en la Figura 3. En general, en todas las poblaciones estudiadas se observó un patrón de crecimiento gradual del porcentaje de animales consanguíneos a través del tiempo, con incrementos importantes posterior al año 1990, especialmente para

BN. En los años recientes (después de 2008 hasta 2012), todas las poblaciones presentaron una reducción considerable, posiblemente debido a que en los libros genealógicos utilizados no se contó con la relación completa de individuos nacidos en años recientes o a que el número de animales registrados en ese periodo haya sido menor. A pesar de que disminuyó el porcentaje de individuos consanguíneos, no ocurrió así con el F en las poblaciones BN, BR y SL (Figura 2), lo que significa que un reducido número de animales mantienen o inclusive aumentan el promedio del F observado en años recientes, debido a que presentan niveles individuales de F elevados.

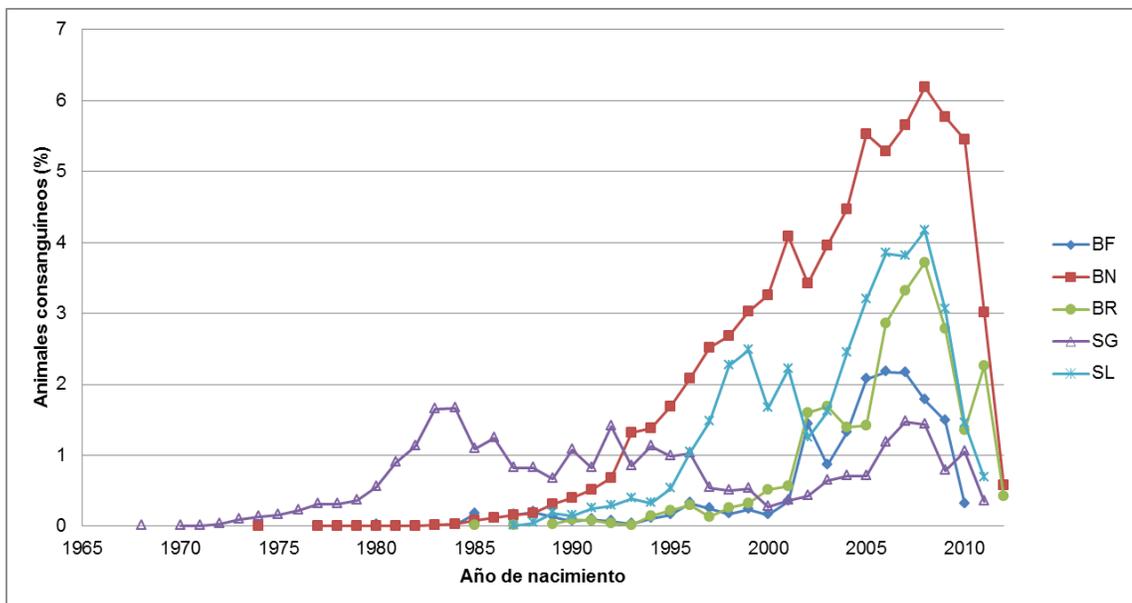


Figura 3. Porcentaje de animales consanguíneos por año de nacimiento en cinco razas de bovinos para carne de México (BF = Braford; BN = Brangus Negro; BR = Brangus Rojo; SG = Santa Gertrudis; SL = Salers).

De acuerdo con Falconer y Mackay (1996), dos genes que se han originado a partir de la replicación de un único gen en una generación previa, pueden llamarse idénticos por descendencia, y pueden ser cuantificados por el F . Este parámetro es probablemente el más importante en el análisis de la estructura genética, ya que mide la probabilidad de homocigosis en una genealogía, y es precisamente la homocigosis la causante de la depresión consanguínea, manifestación de genes deletéreos (Cervantes, 2008) y la reducción de la varianza genética aditiva dentro de poblaciones (Kristensen and Sorensen,

2005). La depresión consanguínea se presenta como una reducción en el comportamiento fenotípico de características productivas y reproductivas (Falconer y Mackay, 1996). Al respecto, los efectos de la depresión endogámica están ampliamente documentados (Ruíz-Flores *et al.*, 2006; Santana *et al.*, 2010; Corrales *et al.*, 2011).

Los animales consanguíneos son los directamente afectados por los efectos de depresión endogámica y todas las consecuencias que trae consigo el aumento en el F , pero generalizando, el valor medio en las poblaciones definidas indica a grandes rasgos el impacto del F en cada una de las cinco razas de bovinos de México. Con base en ello, se puede concluir que las poblaciones BN y SG son las que pudieran estar más afectadas, y aún más en las PR definidas como la población de animales vivos. Considerando los valores medios del F obtenidos en bovinos por diversos autores (Gutiérrez *et al.*, 2003; Sorensen *et al.*, 2005; Bozzi *et al.*, 2006; Hammami *et al.*, 2007; Carolino y Gamma, 2008; Martínez *et al.*, 2008; Santana *et al.*, 2010; Hazuchová *et al.*, 2012; Kadlecík y Pavlík, 2012; Santana *et al.*, 2012), y promediándolos se obtuvo un valor de 1.57 ± 1.52 que comparado con los valores del presente estudio, sólo la raza SL se encuentra por debajo de la media de los estudios contemplados. El resto de las razas se encuentran por encima del valor medio, lo que sugiere pérdidas tanto en la producción como en la diversidad genética.

Generalmente se supone que los fundadores de una población en particular no están relacionados genéticamente entre sí (Falconer y Mackay, 1996), por lo que la falta de relaciones entre individuos puede llevar a fuertes subestimaciones del F . De acuerdo con Boichard *et al.* (1997), el desconocimiento de una porción pequeña del pedigrí (alrededor del 10%) puede llevar a fuertes subestimaciones del F . Debido al algoritmo empleado en la obtención del F (Meuwissen and Luo, 1992) y la pobre calidad del pedigrí encontrada en BF y SG, se espera que el F sea mayor que el obtenido durante el presente análisis. Por ello, aunque las razas no sobresalgan por sus niveles altos en el F en comparación con el resto de las poblaciones estudiadas, es

posible que en realidad tengan valores mayores de endogamia; por tanto, sus valores estimados deben considerarse con cautela.

Coefficiente de relación genética aditiva promedio

La probabilidad media anual de que un alelo escogido al azar de entre toda la población en el árbol genealógico pertenezca a un animal determinado (Gutiérrez and Goyache, 2005), en cinco razas de bovinos de México se muestra en la Figura 4. El *CRP* en SG se mantuvo relativamente constante a través del tiempo; sin embargo, en las demás poblaciones fue aumentando paulatinamente a través del tiempo. En BN, el incremento del *CRP* fue alto e importante a partir de 1980 (desde 0.7 hasta 6.5% en el año 2011), y en BF, BR y SL los aumentos fueron pequeños pero sostenidos a partir de 1990. En BR se estimó un aumento considerable a partir del año 1997, partiendo desde 0.4% hasta 3.5% en tan solo una década. Ese incremento en el *CRP* puede deberse al alto número de hijos por semental (Cuadro 8), posiblemente causado por el uso más intensivo de la inseminación artificial.

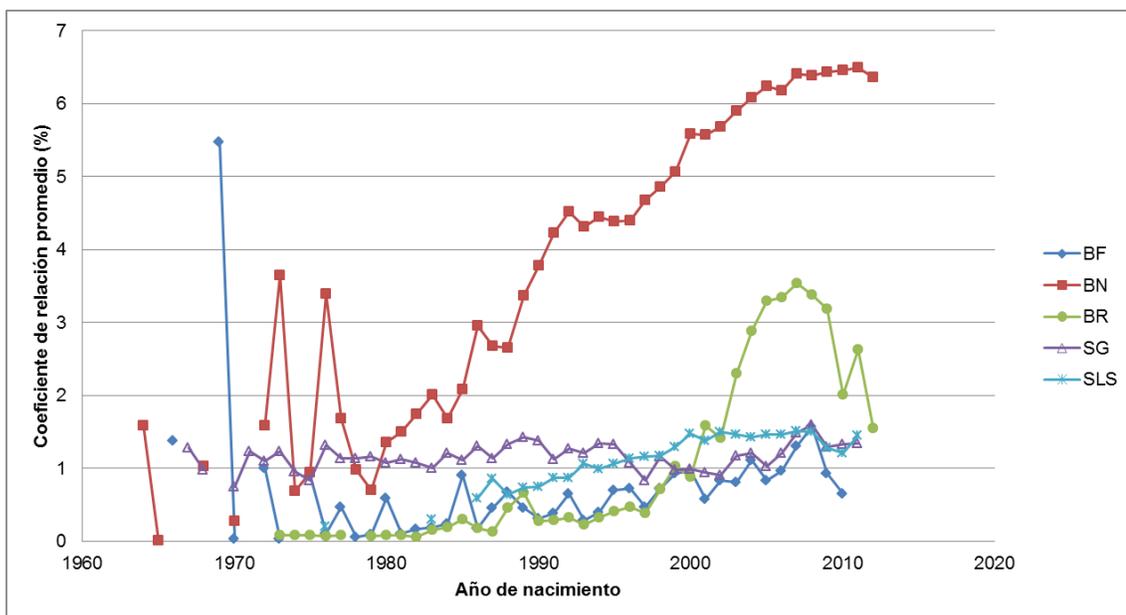


Figura 4. Coeficiente de relación promedio anual en cinco poblaciones bovinas mexicanas (BF = Braford; BN = Brangus Negro; BR = Brangus Rojo; SG = Santa Gertrudis; SL = Salers).

De acuerdo con Kristensen and Sorensen (2005), las tecnologías reproductivas han ayudado al proceso de selección, mediante el aumento de la capacidad reproductiva. Según Verrier *et al.* (1993), la selección de animales basada en el mejor predictor lineal insesgado (BLUP) también favorece la selección de animales emparentados y, por tanto, da lugar a valores altos de F y CRP .

Los CRP en el TP de las razas BF, BN, BR, SG y SL fueron 0.8, 4.9, 1.5, 1.0 y 1.0%, mientras que en la PR de las mismas razas los valores de los CRP fueron mayores (1.0, 6.3, 2.9, 1.3 y 1.4%, respectivamente). Lo anterior implica que la proporción de genes que comparten los individuos en las poblaciones ha estado en aumento en los años más recientes. Por otro lado, los valores máximos de CRP individual se obtuvieron en BN, tanto en el TP como en la PR (16.04 y 12.91%, respectivamente), mientras que los valores máximos encontrados en SL (TP = 3.82% y PR = 3.04%) fueron los menores de las poblaciones estudiadas. Debido a que en BN se concentraron los valores máximos individuales y promedio, se espera que la cantidad de apareamientos entre parientes aumente y en consecuencia el F .

La endogamia es una consecuencia del apareamiento entre parientes, pero este parámetro no explica por qué se dan este tipo de apareamientos. Al respecto, Gutiérrez *et al.* (2003) mencionan que un CRP bajo junto con un F alto en poblaciones, indica que la proporción de apareamientos dentro de los hatos es alta. Sin embargo, en BN no ocurrió esa situación; por el contrario, el CRP y el F obtenidos fueron los mayores entre las cinco poblaciones estudiadas, lo que sugiere que la proporción de apareamientos entre y dentro de hatos fue muy similar o que los hijos de unos pocos sementales (Cuadro 8) se encuentran ampliamente distribuidos en la población en general.

El valor de CRP de la raza BN en la PR de este estudio fue inferior al reportado por Kadlecík and Pavlík (2012) en animales vivos Simmental al año 2011, pero superior al del resto de las razas estudiadas por los mismos autores (entre 3.53 y 0.55%). Por otro lado, los valores de CRP obtenidos para las poblaciones BF,

BR, SG y SL en este estudio fueron ligeramente inferiores a lo reportado por Martínez *et al.* (2008) (1.5 a 3.9%), y muy similar a lo estimado por Gutiérrez *et al.* (2003) (0.1 a 1.6%) y Gebremariam *et al.* (2010) en ganado Suizo Europeo de 22 países (1.1%).

La distribución de animales con base en su nivel de *CRP* en las cinco poblaciones de bovinos mexicanos estudiados se muestra en el Cuadro 13. Los porcentajes de animales con valores superiores al 1% de *CRP* para las poblaciones BF, BN, BR, SG y SL fueron 25, 85, 34, 34 y 52%. En BN y SL, la proporción de individuos con valores de *CRP* superiores al 1% fue muy alta, por lo que se recomienda una programación de apareamientos con base en sus *CRP*, para disminuir la presencia de endogamia. De acuerdo con Gutiérrez *et al.* (2003), el *CRP* de los animales de una población tiende a ser más alto cuando todos los individuos están altamente emparentados y no hay posibilidades de apareamientos entre individuos sin parentesco o ligeramente emparentados. En BN se tuvieron muchos individuos con niveles de *CRP* altos (con valores de entre 5 y 8% de *CRP* y cerca del 48% de individuos en esos niveles) y con cerca del 1% de individuos con valores superiores al 10% de *CRP*. Por el contrario, en SL los niveles máximos oscilaron entre 3 y 4% de *CRP* en sólo el 0.06% de los individuos del pedigrí.

De acuerdo con el año de nacimiento de los primeros animales registrados en los pedigríes de cada una de las razas analizadas en el presente estudio (BF = 1966; BN = 1964, BR = 1973, SG = 1967 y SL = 1976), se puede deducir que estas poblaciones de bovinos fueron introducidas en fechas relativamente recientes a México. Por lo anterior, se concluye que dichas razas se originaron a partir de una reducida base de animales fundadores, lo cual explica en parte la alta proporción de animales con *CRP* superior al 1% (Cuadro 13).

Cuadro 13. Distribución del número de animales con base en su nivel de coeficiente de relación promedio (*CRP*) en las cinco razas de bovinos mexicanas estudiadas.

Niveles de <i>CRP</i> (%)	BF	BN	BR	SG	SL
$CRP \leq 1$	5,609	8,202	4,065	16,366	6,737
$1 < CRP \leq 2$	760	1,860	270	4,802	5,814
$2 < CRP \leq 3$	807	3,085	282	1,986	1,505
$3 < CRP \leq 4$	294	4,135	456	899	9
$4 < CRP \leq 5$	0	6,218	552	545	
$5 < CRP \leq 6$	1	8,477	308	329	
$6 < CRP \leq 7$		9,487	181	26	
$7 < CRP \leq 8$		8,389	29		
$8 < CRP \leq 9$		4,098	1		
$9 < CRP \leq 10$		903			
$CRP > 10$		288			

Tasa de consanguinidad y tamaño efectivo de la población “realizado”

Con el uso de la metodología del tamaño efectivo de la población “realizado” (N_e) es posible estimar este indicador para distintos periodos definidos por el investigador (Cervantes *et al.*, 2008b). La tasa de incremento en endogamia (ΔF) y el N_e estimados para la PR y para un periodo similar al IG de las cinco razas de bovinos mexicanos se muestran en el Cuadro14. En general, la ΔF obtenida en un periodo similar de IG fue mayor que la obtenida para la PR, y por tanto el N_e fue inferior. Por otro lado, el N_e osciló entre 148.2 y 16.6 para la PR, y entre 118.5 a 15.2 para el IG, en las razas SL y BF, respectivamente. La ΔF se comportó de forma análoga al N_e , debido a que dichos parámetros describen conceptos similares (FAO, 1998).

Según la FAO (1998), para la conservación y mejora de las poblaciones es deseable contar con un N_e mínimo de 50, que es equivalente al 1% en la ΔF . De las poblaciones del presente estudio, sólo dos poblaciones (BN y SL) se encontraron sobre el nivel recomendado por la FAO, mientras que las

poblaciones BF, BR y SG estuvieron por debajo de ese nivel. Henson (1992) señaló que la heterocigosidad o diversidad genética presente en cada generación decrece a una tasa acelerada en poblaciones con N_e menor que 100 y que el incremento en homocigosis como consecuencia de un N_e reducido resulta en la pérdida de habilidad adaptativa, depresión endogámica y por último la extinción. Esta situación sería preocupante en al menos cuatro de las razas analizadas en este estudio; sin embargo, dado el carácter transfronterizo de las razas estudiadas, es posible la migración y flujo de germoplasma entre distintos países. Bajo ese escenario, la entrada de genes nuevos a las poblaciones de bovinos de México, por un lado aporta beneficios a la diversidad genética nacional, pero por otro podría afectar negativamente en el caso de la diseminación masiva de material genético por diversas técnicas reproductivas en animales altamente seleccionados.

El N_e estimado a partir del incremento en consanguinidad individual ha sido evaluado en pedigríes simulados (Gutiérrez *et al.*, 2008), en pedigríes reales de distintas especies (Cervantes *et al.*, 2008b), y en pedigríes de bovinos (Danchin-Burge *et al.*, 2012; Santana *et al.*, 2014) y ovinos (Pedrosa *et al.*, 2010; Gowane *et al.*, 2013). Danchin-Burge *et al.* (2012) realizaron una comparación entre tres distintas metodologías utilizadas en la obtención del N_e para ocho razas de ganado lechero francés, una mediante la obtención de la ΔF a partir de la regresión lineal del F sobre el tiempo, otra mediante el cálculo del incremento individual en el F , y la otra basada en el incremento en la coancestría. En general, el segundo método presentó valores mayores con respecto a los otros dos, donde la menor diferencia encontrada fue en las poblaciones más grandes y con mejor calidad de pedigrí. Por supuesto, la ΔF individual es dependiente de la calidad de pedigrí y necesita al menos cinco generaciones completas equivalentes para hacerse constante (Cervantes *et al.*, 2008b). Al respecto, Boichard *et al.* (1997) comentan que cuando la información de pedigrí es incompleta, es complicado el uso de consanguinidad para cuantificar la deriva genética en poblaciones. De igual manera, la falta información, incluso en las generaciones más recientes de antepasados, puede

dar lugar a sesgos al estimar ΔF (Boichard *et al.*, 1997) y en consecuencia del N_e .

Cuadro 14. Tamaño efectivo de población (N_e) estimado en la población de referencia (PR) y el periodo de intervalo entre generaciones (IG) para cinco poblaciones bovinas de México.

Población	IG	$\Delta F-PR^z$	$\Delta F-IG^z$	$N_e \pm EE^y$	$N_e \pm EE^y$
Braford	7	3.01	3.28	16.60 \pm 0.61	15.24 \pm 0.61
Brangus Negro	6	0.73	0.76	68.14 \pm 0.38	65.36 \pm 0.48
Brangus Rojo	5	1.08	1.19	46.16 \pm 1.64	42.00 \pm 2.03
Santa Gertrudis	6	1.29	1.31	38.64 \pm 1.60	38.30 \pm 2.04
Salers	6	0.34	0.42	148.19 \pm 5.31	118.53 \pm 4.89

^z ΔF = tasa de incremento en consanguinidad. ^y EE = error estándar.

Son pocos los estudios en los que se ha evaluado el N_e a partir de la ΔF individual en bovinos. Por un lado, Danchin-Burge *et al.* (2012) obtuvieron valores de N_e entre 67 a 243 individuos en ocho razas lecheras francesas, mientras que Santana *et al.* (2014) obtuvieron un estimado de 94 individuos en la raza Gir de Brasil, en sus respectivas PR definidas. Por otro lado, valores reportados de N_e por otros métodos han oscilado entre 21 y 2500 individuos (con un promedio de 285 individuos) en un total de 38 razas, donde las locales y lecheras especializadas son las que presentan los valores más bajos (Maignel *et al.*, 1996; Gutiérrez *et al.*, 2003; Caraviello, 2004; Sorensen *et al.*, 2005; Hagger, 2005; Mc Parland *et al.*, 2007; Bouquet *et al.*, 2011; Stachowicz *et al.*, 2011). En general, las poblaciones analizadas en el presente estudio se encontraron dentro del rango mencionado, salvo la raza BF que tuvo un N_e inferior.

Probabilidad de origen del gen

Los parámetros descriptivos de la probabilidad de origen del gen de las cinco razas de bovinos estudiadas se muestran en el Cuadro 15. La preservación de la diversidad genética de los fundadores hacia la población de estudio puede ser medida por sus contribuciones; así pues, si todos los fundadores contribuyen por igual a la población descendiente, el número efectivo de

fundadores (f_e) es igual al número de fundadores (f) (Lacy, 1989; Boichard *et al.*, 1997). El f estimado en las poblaciones analizadas en el presente estudio fue proporcional al número de individuos que las conformaron. Un patrón similar fue observado por Mc Parland *et al.* (2007) y Gutiérrez *et al.* (2003) en seis poblaciones de bovinos irlandesas y ocho españolas. Sin embargo, gran parte de los individuos en el TP de este estudio se presentaron en calidad de fundadores con valores porcentuales que oscilaron entre 23.21% en BF y 8.82% en BN. Esta situación pudo dar lugar a sesgos en la estimación de los F y otros parámetros derivados del análisis de pedigrí, debido a que en el análisis de fundadores se parte del principio de que éstos no están relacionados genéticamente entre sí (Lacy, 1989).

El f_e en las cinco razas de bovinos de México osciló entre 81 y 331 individuos en el TP, y entre 53 y 232 en la PR (Cuadro 15). Los valores de los f fueron mayores al de los f_e , y por ello, indican que su contribución a las poblaciones descendientes ha sido desbalanceada. Proporcionalmente, la contribución desigual de los fundadores (f_e/f) fue más importante en SG, BN y BF (1.8 a 4.7% en TP y 2.4 a 4.2% en PR), y similar para el TP y la PR. La contribución desigual de los fundadores presagia incrementos en consanguinidad en generaciones futuras, lo que reflejaría la pérdida de diversidad genética (reducción de heterocigosidad y pocas variantes alélicas por locus) presente en los fundadores (Lacy, 1989). De acuerdo con Hammami *et al.* (2007), una baja relación del f_e con el f , implica un uso desbalanceado de los fundadores, baja calidad de pedigrí, o ambos. La contribución desbalanceada de los fundadores implica que un reducido número de individuos seleccionados se están utilizando como reproductores en BN, mientras que la poca integridad de pedigrí podría ser la causa en las razas BF y SG. Al respecto, Boichard *et al.* (1997) señalan que en poblaciones con baja calidad de pedigrí puede existir una gran cantidad de fundadores fantasmas, lo que provoca sobreestimaciones del f y f_e .

Cuadro 15. Parámetros descriptivos de la probabilidad de origen del gen estimados en el total del pedigrí y la población de referencia para cinco poblaciones bovinas de México.

Población	\bar{f}^z	f_e^y	f_a^x	f_a/f_e (%)	C_{max}^w	N_{50}^v
<i>En el total del pedigrí</i>						
Braford	1734	81	73	90.12	7.45	39
Brangus Negro	4863	114	33	28.95	12.86	16
Brangus Rojo	1328	187	57	30.48	9.35	47
Santa Gertrudis	4605	82	77	93.9	8.27	61
Salers	1728	331	105	31.72	4.39	44
<i>En la población de referencia</i>						
Braford	2192	91	85	93.41	8.16	58
Brangus Negro	4050	95	26	27.37	14.77	12
Brangus Rojo	1198	88	23	26.14	14.8	10
Santa Gertrudis	1646	53	43	81.13	11.92	25
Salers	1233	232	60	25.86	7.03	26

^z f = número total de fundadores. ^y f_e = número efectivo de fundadores. ^x f_a = número efectivo de ancestros. ^w C_{max} = contribución máxima de ancestro. ^v N_{50} = número de ancestros que contribuyen con el 50% de los genes a la población de referencia.

Una limitación importante del f_e es que ignora el potencial de los cuellos de botella genéticos en el pedigrí. Además, su valor es sobreestimado particularmente cuando se llevan a cabo sistemas intensos de selección, es decir, cuando el germoplasma de un limitado número de animales está muy extendido en la población (Boichard *et al.*, 1997). Por lo anterior, Boichard *et al.* (1997) propuso estimar el número mínimo de ancestros (f_a , fundadores o no), el cual sólo considera la contribución marginal de cada ancestro, con la finalidad de evitar redundancias en el estimador. El f_a estimado en las cinco poblaciones bovinas analizadas en el presente estudio fue menor que el f_e , lo que indica la presencia de cuellos de botella en las poblaciones definidas a partir de su fundación. Los efectos del cuello de botella genético (Cuadro 15) fueron más importantes en SL, BR y BN, en orden descendente de importancia, donde la relación f_a/f_e en esas poblaciones osciló entre 25.9 y 31.7%. Tanto la raza BF como la SG presentaron valores superiores al 80% en la relación f_a/f_e , lo que sugiere un efecto pequeño de los cuellos de botella en estas poblaciones; sin embargo, la información debe considerarse con cautela dado que estas dos

poblaciones son las que tienen peor integridad de pedigrí. De acuerdo con Boichard *et al.* (1997), los parámetros derivados de la probabilidad de origen del gen son sensibles a la calidad del pedigrí, siendo el f_a el más afectado.

A partir de las contribuciones marginales consideradas en la estimación del f_a , es posible identificar a los ancestros más sobresalientes por su contribución marginal relativa a la diversidad genética de la población en cuestión (Boichard *et al.*, 1997). Con base en ello, el número de ancestros que explicaron el 50% de la diversidad genética presente en la PR definida en cada una de las cinco razas estudiadas fue muy reducido, variando desde 10 individuos en BR hasta 58 en SG (Cuadro 15). La contribución máxima del ancestro más importante en cada PR fue 14.8% para las razas BN y BR, y alrededor del 7% en SL, mientras que en las restantes estuvo dentro de ese rango. Esta situación es preocupante para todas las razas analizadas en el presente estudio, debido a que la elevada presencia de genes de unos pocos reproductores en las PR de cada raza podría llevar a un incremento de apareamientos entre individuos emparentados.

Los parámetros derivados de la probabilidad de origen del gen y la relación entre ellos son de utilidad en la medición de la variabilidad genética dentro de razas después de un reducido número de generaciones, permitiendo tanto la identificación de posibles cuellos de botella genéticos como el grado de deriva genética presente en las poblaciones bajo estudio (Boichard *et al.*, 1997). Con base en lo observado en las investigaciones de Mc Parland *et al.* (2007) y Gutiérrez *et al.* (2003), se puede deducir que el f y f_e están relacionados proporcionalmente con el número de animales que conforman el pedigrí. Hammami *et al.* (2007) indicaron que dichos parámetros sólo pueden ser comparados con poblaciones de tamaño similar. La relación entre el f y f_e calculada a partir de los resultados reportados por Danchin-Burge *et al.* (2012) en hembras nacidas entre el 2004 y 2007 de ocho razas de bovinos lecheros, tiende a ser considerablemente más baja que la de las poblaciones mexicanas analizadas (con valores que oscilaron entre 4.01% y 0.01%). Esta baja relación también ha sido observada en los estudios de Hammami *et al.* (2007) y Mc

Parland *et al.* (2007) en tres PR de ganado Holstein (con un rango que varió desde 0.19 hasta 3.16%), lo que fue atribuido principalmente al uso intensivo de inseminación artificial en ganado lechero. De forma similar, algunas PR de razas de bovinos para carne transfronterizas han mostrado una baja relación (0.23 a 1.09%) entre los parámetros mencionados (Bozzi *et al.*, 2006; Vozzi *et al.*, 2006; Bouquet *et al.*, 2011). No obstante, valores similares a los del presente estudio han sido reportados por Mc Parland *et al.* (2007) y Bouquet *et al.* (2011).

El uso desbalanceado de individuos sobresalientes por su mérito genético es la principal causa de la presencia de cuellos de botella genéticos en poblaciones de ganado doméstico. En poblaciones con pedigrí, la valoración de éstos se realiza mediante la relación f_d/f_e obtenida a partir de la teoría de la probabilidad de origen del gen (Lacy, 1989; Boichard *et al.*, 1997). A partir de los valores del f_a y el f_e reportados en ganado bovino se han estimado relaciones muy variables entre ellos, que van desde 5.5% en la raza Holstein de Canadá (Stachowicz *et al.*, 2011) hasta 68.6% en una subpoblación de ganado Nellore de Brasil (Vozzi *et al.*, 2006). En general, las razas de ganado lechero presentan una relación más baja que las especializadas en producción de carne (Sorensen *et al.*, 2005; Hammami *et al.*, 2007; Stachowicz *et al.*, 2011). De forma similar, las contribuciones marginales máximas se han observado en ganado lechero, donde el semental Elevation presentó contribuciones de 7.9% en ganado Holstein de Luxemburgo, 10.4% en Holstein de Túnez (Hammami *et al.*, 2007) y 13.8% en Holstein de Dinamarca (Sorensen *et al.*, 2005).

Las altas contribuciones marginales de algunos ancestros provocan que el número de individuos que explican el 50% de la diversidad genética presente en la población bajo estudio sea reducido. Al respecto, Sorensen *et al.* (2005), Ruíz-Flores *et al.* (2006), Stachowicz *et al.* (2011), Danchin-Burge *et al.* (2012) y Kadlecík y Pavlik (2012) han reportado cantidades inferiores a 10 individuos, cifras menores que en las poblaciones estudiadas en la presente investigación.

Las contribuciones desbalanceadas de fundadores, así como cuellos de botella genéticos detectados en las PR de las cinco razas de bovinos estudiadas fueron muy similares a los reportadas en otros estudios; en el caso de BN y BR equiparables o inclusive más severas que las algunas poblaciones de ganado lechero, mientras que en BF y SG fueron más someras que las reportadas previamente.

Relaciones y flujo genético entre hatos

En el Cuadro 16 se muestran las medidas de distribución de los estadísticos F de Wright entre los hatos de las cinco razas bovinas mexicanas. Los niveles de endogamia evaluados por F_{IT} fueron bajos (0.302 a 3.763%), pero tanto en magnitud como en comportamiento son distintos en comparación con lo observado en la sección de endogamia. Esta situación se debe a que en el análisis de los estadísticos de F (Wright), sólo se consideró un reducido número de hatos con una cantidad considerable de animales. Por otro lado, el comportamiento medio del estadístico F_{IS} en las cinco razas bovinas evaluadas presentó valores negativos, lo que revela que la frecuencia de apareamientos entre individuos no emparentados fue mayor y por tanto existe una mayor proporción de genotipos heterocigóticos. Sin embargo, algunos de los hatos presentaron valores positivos e indican que los niveles de endogamia en las subpoblaciones de BF, BN, BR y SG, son considerablemente bajos. Valores superiores del F_{IS} promedio han sido reportados (entre 0.15 y 0.04) en subpoblaciones de bovino Criollo Casanareño (0.08) (Martínez *et al.*, 2006) y Criollo Guaymí (0.036) (Villalobos *et al.*, 2011), y similar al del presente estudio en ganaderías de la raza bovina Casta Navarra (-0.0052) (Sanz *et al.*, 2011), todos obtenidos por medio de marcadores moleculares. En el último caso, las unidades evaluadas fueron muy similares a las del presente estudio, es por ello que posiblemente el comportamiento del F_{IS} fue análogo.

Cuadro 16. Medidas de distribución de los estadísticos de F (Wright) entre los hatos de las cinco poblaciones bovinas para carne mexicanas.

Raza ^z	F_{IT}^y	F_{IS}^y			F_{ST}^y		
		Mín.	Máx.	Promedio	Mín.	Máx.	Promedio
BF	0.0166	-0.0911	0.0038	-0.0096	0.0004	0.0339	0.0260
BN	0.0082	-0.1489	0.0024	-0.0125	0.0002	0.0674	0.0204
BR	0.0106	-0.1364	0.0012	-0.0147	0.0006	0.0581	0.0250
SG	0.0376	-0.1503	0.0194	-0.0231	0.0015	0.0771	0.0594
SL	0.0030	-0.1083	-0.0101	-0.0226	0.0008	0.0475	0.0250

^z BF = Braford; BN = Brangus Negro; BR = Brangus Rojo; SG = Santa Gertrudis; SL = Salers. ^y F_{IT} = índice de fijación conjunto; F_{IS} = coeficiente de consanguinidad; F_{ST} = índice de fijación .

El índice de fijación F_{ST} que evalúa el efecto de la subdivisión en la pérdida de variabilidad genética fue bajo en todas las razas, con valores medios estimados desde 0.0594 hasta 0.0204 en SG y BN, respectivamente (Cuadro 16). Esto indica que la variabilidad atribuida al efecto de subdivisión en las poblaciones fluctuó entre 5.94 y 2.04%, mientras que su complemento a la unidad (94.06 y 97.96%) corresponde a las diferencias entre individuos (Aranguren-Méndez *et al.*, 2002). Los valores medios del F_{ST} indican que existe un alto flujo génico entre los hatos considerados en los análisis, con valores del número de migrantes (Nm) de 9.37, 11.98, 9.77, 3.96 y 9.74 en las razas BF, BN, BR, SG y SL, respectivamente. De acuerdo con Slatkin (1994), si el Nm es mayor que uno, el flujo génico sobrepasa los efectos de deriva genética e impide la diferenciación local; por el contrario, si el Nm es menor que uno, la deriva genética actúa de forma casi independiente en cada población.

Aranguren-Méndez *et al.* (2002) reportaron un índice de fijación, obtenido por información molecular, de 0.003 entre dos subpoblaciones de la raza Mallorquina, lo cual indica que existe un alto flujo génico entre las subpoblaciones, habiendo jugado la migración génica un importante papel para uniformar genéticamente las dos subpoblaciones. Por otro lado, Sanz *et al.* (2011) obtuvo un F_{ST} de 0.09 (9%) y concluyeron, con base en el comportamiento de los estadísticos F (Wright) y el estado de equilibrio de las ganaderías de la raza Casta Navarra, que la población se encuentra dividida en

subpoblaciones diferenciadas y aisladas reproductivamente. Adicionalmente, Cervantes *et al.* (2008a) obtuvieron sólo el 1% de diferenciación genética entre las líneas de sementales en caballos mediante el uso de información genealógica. En al menos cuatro de las poblaciones analizadas en el presente estudio, el comportamiento del F_{ST} fue similar al obtenido por Cervantes *et al.* (2008a), y sólo en la raza SG se observó mayor diferenciación.

La distancia mínima de Nei (D_m) (Nei, 1987) promedio estimada fue 0.0259, 0.0199, 0.0247, 0.0590, 0.0248 en las razas BF, BN, BR, SG y SL, respectivamente. Como era de esperarse, esos valores de distancia demuestran la poca diferenciación existente entre los distintos hatos de las razas estudiadas, debido al intercambio constante de reproductores entre ellos. De acuerdo con Martínez (2008), distancias pequeñas pueden indicar subestructura y existencia de flujo genético entre poblaciones.

Regularmente, las distancias genéticas entre razas son superiores a las encontradas a nivel de subpoblaciones dentro de razas (Martínez *et al.*, 2006). Sin embargo, en casos especiales dentro de razas pueden existir distancias genéticas equiparables a las obtenidas en el presente estudio. Por ejemplo, las variedades Castaña Clara y Castaña Oscura de la raza Mallorquina, que presentaron una distancia de 0.048 entre ellas (Aranguren-Méndez *et al.*, 2002). El aparente carácter distintivo de las razas podría ser, de una manera importante, debido a deriva genética, la cual puede afectar las distancias genéticas entre las poblaciones. Cuando una población es sometida a cuellos de botella genéticos, las distancias genéticas aumentan rápidamente (Jordana *et al.*, 2003). Esta situación es la que probablemente incide en la raza SG, que es la que presentó la mayor distancia genética.

Generalmente las distancias genéticas se utilizan para conocer el proceso de escisiones sucesivas que forman parte de la historia de las poblaciones, y con base en ello hacer inferencias filogenéticas a nivel de especie, mediante la conformación de árboles filogenéticos (García, 2008). En el caso específico de

subpoblaciones que componen una raza, comúnmente llamadas hatos, éstas pueden ser útiles para la identificación de patrones de flujo genético y conformación en general de la raza. De este modo, los cladogramas rectangulares obtenidos a partir de la distancia mínima de Nei (Nei, 1987) para las razas BF, BN, BR, SG y SL se muestran en los Apéndices 1, 2, 3, 4 y 5, respectivamente. En las poblaciones BF, BR, SG y SL se perciben, en general, tres grandes grupos; el primero, conformado por los hatos que evolucionan de forma independiente debido a que la migración de reproductores entre estas subpoblaciones es prácticamente nula; y el segundo y tercero, conformados cada uno por grupos de hatos que evolucionaron en conjunto debido a la migración constante de reproductores. Es importante mencionar que el segundo y tercer grupo presentaron ancestros en común, por lo que en las contribuciones a las distintas unidades, la presencia de parientes es usual y por tanto el apareamiento entre ellos.

En BN se detectaron hatos que han evolucionado de manera independiente (Apéndice 2). Sin embargo, existen varios grupos conformados por un reducido y altamente relacionado número de hatos. Esta situación causa un aumento en la frecuencia de apareamientos entre parientes. De acuerdo con García (2008), las fuerzas que actúan sobre cada población como mutación, migración, selección y deriva genética, conforman la composición genética de cada una de ellas. En el caso particular de distancias genéticas entre razas, la deriva genética es la base de la estimación de las mismas (Laval *et al.*, 2002), debido a que es posible el intercambio de material genético entre las unidades consideradas (García, 2008). Por ello, el análisis de distancias genéticas es de gran utilidad en la descripción de procesos genéticos en niveles poblacionales bajos como hatos o razas. Sin embargo, los estadísticos de F (Wright) y la distancia mínima de Nei (Nei, 1987) son susceptibles a la calidad de pedigrí, por lo que las estimaciones obtenidas en el presente estudio podrían estar sub estimadas. Por tal motivo, su aplicación en poblaciones con pedigrí ha sido reducida (Honda *et al.*, 2006; Cervantes *et al.*, 2008a; Cervantes *et al.*, 2008c; Faria *et al.*, 2009).

3.6 Conclusiones

La diversidad genética presente en las cinco razas de bovinos mexicanas evaluadas mediante la obtención de parámetros derivados del análisis de pedigrí fue divergente entre las poblaciones. Las poblaciones BN y BR son las que presentaron la mayor pérdida de diversidad genética, dado sus valores medios del coeficiente de endogamia, relación genética aditiva promedio, tamaño efectivo de la población y los parámetros derivados de la probabilidad de origen del gen, estimados para las poblaciones de referencia. En las razas SG y BF no se detectaron tendencias en el comportamiento de los parámetros del pedigrí estimados, debido a que mientras algunos muestran que la diversidad genética presente en esas poblaciones es buena, otros revelan lo contrario. Esta disparidad en los parámetros se debe principalmente a la baja integridad de pedigrí detectada, lo que afectó la estimación de algunos de los parámetros y consecuentemente su interpretación. La población que mostró mejor diversidad genética fue SL, tanto en su integridad de pedigrí como en el resto de los parámetros genético-poblacionales evaluados.

De acuerdo con las estimaciones de los parámetros derivados de la probabilidad de origen del gen, los cuellos de botella genéticos están presentes en todas las poblaciones de bovinos de México analizadas, aunque en algunas de ellas el problema es menor. La principal causa de la presencia de cuellos de botella genéticos en las poblaciones, es el uso de pocos animales como reproductores en ciertas generaciones y el flujo de los mismos entre los distintos hatos. Lo anterior provoca que la probabilidad de que se realicen apareamientos entre animales cercanamente emparentados sea cada vez mayor, lo que puede provocar incrementos importantes de los coeficientes de consanguinidad de los animales en el mediano y largo plazo.

3.7 Literatura citada

- Alfaro R., G. 2006. Diversidad genética en poblaciones de seis agaves pulqueros del nororiente del Estado de México. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México. 135 p.
- Aranguren-Méndez, J., J. Jordana, R. Avellanet, y M. Torrens. 2002. Estudio de la variabilidad genética en la raza bovina Mallorquina para propósitos de conservación. *Revista Científica FCV-LUZ* 12: 358-366.
- Bartolomé, E., F. Goyache, A. Molina, I. Cervantes, M. Valera, and J. P. Gutiérrez. 2010. Pedigree estimation of the (sub) population contribution to the total gene diversity: the horse coat colour case. *Animal* 4: 867-875.
- Bichard, M., A. H. R. Pease, P. H. Swales, and K. Ozkutuk. 1973. Selection in a population with overlapping generations. *Animal Production* 17: 215-227.
- Boichard, D., L. Maignel, and E. Verrier. 1997. The value of using probabilities of gene origin to measure genetic variability in a population. *Genetic Selection Evolution* 29: 5-23.
- Boichard, D., L. Maignel, e E. Verrier. 1996. Analyse généalogique des races bovines laitières françaises. *INRA Productions Animals* 9: 323-335.
- Bouquet, A., E. Venot, D. Laloë, F. Forabosco, A. Fogh, T. Pabiou, K. Moore, J.-A. Eriksson, G. Renand, and F. Phocas. 2011. Genetic structure of the European Charolais and Limousin cattle metapopulations using pedigree analyses. *Journal of Animal Science* 89: 1719-1730.
- Bozzi, R., O. Franci, F. Forabosco, C. Pugliese, A. Croveti, and F. Filippini. 2006. Genetic variability in three Italian beef cattle breeds derived from pedigree information. *Italian Journal of Animal Science* 5: 129-137.
- Caballero, A., and M. Toro. 2000. Interrelations between effective population size and other pedigree tools for the management of conserved populations. *Genetics Research* 75: 331-343.
- Caballero, A., and M. Toro. 2002. Analysis of genetic diversity for the management of conserved subdivided populations. *Conservation Genetics* 3: 289-299.
- Caraviello, D. Z. 2004. Consanguinidad en Ganado lechero. Instituto Babcock, Universidad de Wisconsin, Novedades Lácteas, Reproducción y Genética No. 615.
- Carolino, N., and L. T. Gama. 2008. Indicators of genetic erosion in an endangered population: the Alentejana cattle breed in Portugal. *Journal of Animal Science* 86: 47-56.
- Cervantes, I., A. Molina, F. Goyache, J. P. Gutiérrez, and M. Valera. 2008a. Population history and genetic variability in the Spanish Arab horse assessed via pedigree analysis. *Livestock Science* 113: 24-33.

- Cervantes, I., F. Goyache, A. Molina, M. Valera, and J. P. Gutiérrez. 2008b. Application of individual increase in inbreeding to estimate effective sizes from real pedigrees. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 125: 301-310.
- Cervantes, J. P. Gutiérrez, A. Molina, F. Goyache, and M. Valera. 2008c. Genealogical analyses in open populations: the case of three Arab-derived Spanish horse breeds. *In: Estructura genética del caballo de pura raza Árabe Español y su influencia en razas derivadas: aplicación de nuevas metodologías en el cálculo del tamaño efectivo*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, España. 159 p.
- Cervantes, N. 2008. Estructura genética del caballo de pura raza árabe español y su influencia en razas derivadas: Aplicación de nuevas metodologías en el cálculo del tamaño efectivo. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, España. 159 p.
- Corrales, R., A. Näsholm, B. Malmfors, and J. Philipsson. 2011. Birth weight, reproduction traits and effects of inbreeding in Nicaraguan Reyna creole cattle. *Tropical Animal Health and Production* 43: 1137-1143.
- Danchin-Burge, C., G. Leroy, M. Brochard, S. Moureaux, and E. Verrier. 2012. Evolution of the genetic variability of eight French dairy cattle breeds assessed by pedigree analysis. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 129: 206-217.
- Domínguez, V., J., F. A. Rodríguez A., R. Núñez D., R. Ramírez V., J. A. Ortega G., y A. Ruíz F. 2010. Análisis del pedigrí y efectos de la consanguinidad en el comportamiento del ganado de Lidia Mexicano. *Archivos de Zootecnia* 59: 63-72.
- Domínguez-Viveros, J., F. A. Rodríguez-Almeida, J. A. Ortega-Gutiérrez y E. Santellano-Estrada. 2012. Análisis de la información genealógica y estimación de parámetros de poblaciones en bovinos de Lidia y equinos de pura raza española de México. *Revista Científica FCV-LUZ* 22: 443-450.
- Dunner, S., L. C. Maria, J. P. Gutiérrez, P. M. Juan, and J. Cañon. 1998. Genetic analysis and management in small populations: the Asturcon pony as an example. *Genetics Selection Evolution* 30: 397-405.
- Falconer, D. S., y T. F. C. Mackay. 1996. *Introducción a la Genética Cuantitativa*. Ed. Acribia, S. A. Zaragoza, España. 469 p.
- FAO. 1998. Secondary guidelines for development of national farm animal genetic resources management plans: management of small populations at risk. FAO, Rome, Italy. 219 p.
- FAO. 2007. *The State of the World's Animal Genetic Resources for Food and Agriculture*. FAO. Rome. 511 p.
- Faria, F. J. C., A. E. F. Vercesi, F. E. Madalena, and L. A. Josahkian. 2002. Pedigree analysis in the Brazilian Zebu breeds. *Proceedings of the 7th*

- World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 19-23 August, CDD 26-29, Montpellier, France.
- Faria, F. J. C., A. E. V. Filho, F. E. Madalena, and L. A. Josahkian. 2009. Pedigree analysis in the Brazilian Zebu breeds. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 126: 148-153.
- Felsenstein, J. 1989. Phylogeny Inference Package (Version 3.2). *Cladistics* 5: 164-166.
- García, D. 2008. Diversidad genética y establecimiento de prioridades en esquemas de conservación. Ejemplo de aplicación en la raza de Lidia. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, España. 233 p.
- Gebremariam, W., F. Forabosco., B. Zumbach, V. Palucci, and H. Jorjani. 2010. Characterization of the global Brown Swiss cattle population structure. *Interbull bulletin* 42: 16-20.
- Gowane, G. R., Ved Prakash, Ashish Chopra, and L. L. L. Prince. 2013. Population structure and effect of inbreeding on lamb growth in Bharat Merino sheep. *Small Ruminant Research* 114: 72-79.
- Gutiérrez, J. P., and F. Goyache. 2005. A note on Endog: a computer program for analyzing pedigree information. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 122: 172-176.
- Gutiérrez, J. P., I. Cervantes, A. Molina, M. Valera, and F. Goyache. 2008. Individual increase in inbreeding allows estimating realized effective sizes from pedigrees. *Genetics Selection Evolution* 40: 359-378.
- Gutiérrez, J. P., I. Cervantes, and F. Goyache. 2009. Improving the estimation of realized effective population sizes in farm animals. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 126: 327-332
- Gutiérrez, J., P., J. Altarrabia., C. Díaz., R. Quintanilla., J. Cañón., and J. Piedrafita. 2003. Pedigree analysis of eight Spanish beef cattle breeds. *Genetics Selection Evolution* 35: 43-63.
- Hagger, C. 2005. Estimates of genetic diversity in the brown cattle population of Switzerland obtained from pedigree information. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 122: 405-413.
- Hammami, H., C. Croquet, J. Stoll, B. Rekik, and N. Gengler. 2007. Genetic diversity and joint-pedigree analysis of two importing Holstein populations. *Journal of Dairy Science* 90: 3530-3541.
- Hazučová, E., O. Kadlecík, I. Pavlík, R. Kasarda, and J. Zitný. 2012. The assessment of genetic diversity and analysis of pedigree completeness in purebred Slovak spotted cattle. *Acta Agriculturae Slovenica* 3: 131-135.
- Henson, E. L. 1992. In-situ conservation of livestock and poultry. *FAO Animal Production and Health Paper* 99.

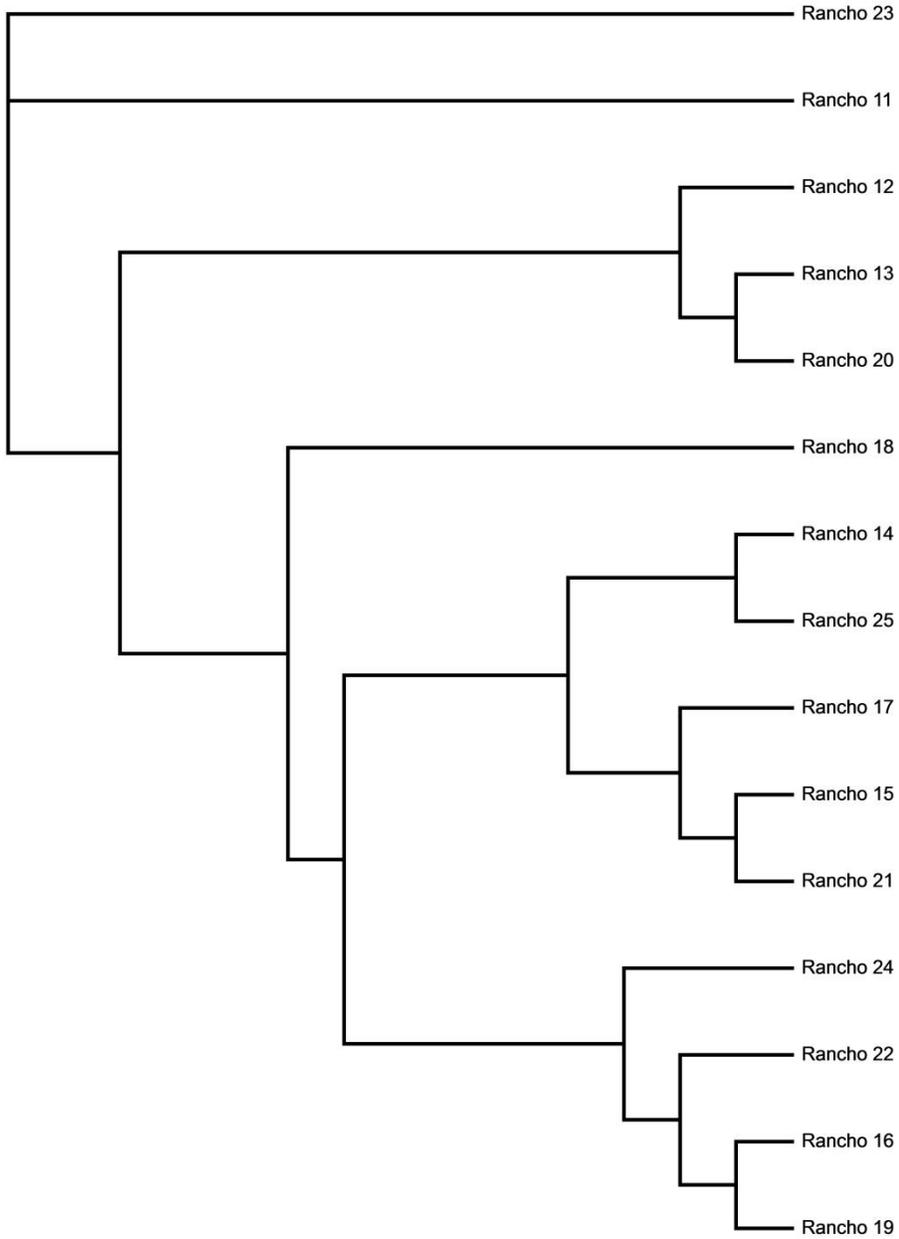
- Honda, T., T. Fujii, T. Nomura, and F. Mukay. 2006. Evaluation of genetic diversity in Japanese Brown cattle population by pedigree analysis. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 123: 172-179.
- Huby, M., L. Griffon, S. Moureaux, H. De Rochambeau, C. Danchin-Burge, and E. Verrier. 2003. Genetic variability of six French meat sheep breeds in relation to their genetic management. *Genetic Selection Evolution* 35: 637-655.
- James, J. W. 1977. A note on selection differentials and generation length when generations overlap. *Animal Production* 24: 109-112.
- Jordana, J., P. Alexandrino, A. Beja-Pereira, I. Bessa, J. Cañon, Y. Carretero, S. Dunner, D. Laloë, K. Moazami-Goudarzi, A. Sanchez, and N. Ferrand. 2003. Genetic structure of eighteen local south European beef cattle breeds by comparative F-statistics analysis. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 120: 73-87.
- Kadlecík, O., and I. Pavlík. 2012. Genealogical analysis in small populations: the case of four Slovak beef cattle breeds. *Slovak Journal of Animal Science* 45: 111-117.
- Korrída, A., J. P. Gutiérrez, E. A. Samuel, and A. A. Amal. 2012. Genetic variability characterization of the Moroccan Houbara Bustard (*Chlamydotis undulata undulata*) inferred from pedigree analysis. *Zoo Biology* 00: 1-14.
- Kristensen, T. N., and A. C. Sorensen. 2005. Inbreeding – lessons from animal breeding, evolutionary biology and conservation genetics. *Animal Science* 80: 121-133.
- Lacy, R. 1989. Analysis of founder representation in pedigrees: founder equivalents and founder genome equivalents. *Zoo Biology* 14: 565-578.
- Laval, G., M. SanCristobal, and C. Chevalet. 2002. Measuring genetic distances between breeds: use of some distances in various short term evolution models. *Genetics Selection Evolution* 34: 481-507.
- Maignel, L., D. Boichard, and E. Verrier. 1996. Genetic variability of French dairy breeds estimated from pedigree information. *Interbull Bulletin* 14: 49-54.
- Martínez R., A., D. García, J. L. Gallego, G. Onofre, J. Pérez, and J. Cañón. 2008. Genetic variability in Colombian Creole cattle populations estimated by pedigree information. *Journal of Animal Science* 86: 545–552.
- Martínez, R. D. 2008. Caracterización genética y morfológica del bovino Criollo Argentino de origen Patagónico. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Valencia, España. 244 p.
- Martínez, R. A., G. P. Barrera, y H. J. Sastre. 2006. Variabilidad y estado genético de siete subpoblaciones de la raza criolla colombiana Casanareño. *Ciencia y Tecnología Agropecuaria* 7: 5-11.

- Mc Parland, S., J. F. Kearney, M. Rath, and D. P. Berry. 2007. Inbreeding trends and pedigree analysis of Irish dairy and beef cattle populations. *Journal of Animal Science* 85: 322-331.
- Meuwissen, T. H. E., and Z. Luo. 1992. Computing inbreeding coefficients in large populations. *Genetics Selection Evolution* 24: 305-3013.
- Mokhtari, M. S., M. Moradi Shahrababak, A. K. Esmailizadeh, R. Abdollahi-Arpanahi, and J. P. Gutiérrez. 2013. Genetic diversity in Kermani sheep assessed from pedigree analysis. *Small Ruminant Research* 114: 202-205.
- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York, USA. 512 p.
- Page, R., D. 1996. TreeView: an application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer Applications in the Biosciences* 12: 357-358.
- Pedrosa, V. B., M. L. Santana Jr., P. S. Oliveira, J. P. Eler, and J. B. S. Ferraz. 2010. Population structure and inbreeding effects on growth traits of Santa Inês sheep in Brazil. *Small Ruminant Research* 93: 135-139.
- Peixoto, M. G. C. D., C. F. Poggian, R. S. Verneque, A. A. Egito, M. R. S. Carvalho, V. M. Penna, J. A. G. Bergmann, L. F. Viccini, and M. A. Machado. 2010. Genetic basis and inbreeding in the Brazilian Guzarat (*Bos indicus*) subpopulation selected for milk production. *Livestock Science* 131: 168-174.
- Pirchner F. 1983. *Population genetics in animal breeding*. Plenum press, New York, USA. 414 p.
- Ruíz-Flores, A., R. Núñez-Domínguez, R. Ramírez-Valverde, J. Domínguez-Viveros, M. Mendoza-Domínguez, y E. Martínez-Cuevas. 2006. Niveles y efectos de la consanguinidad en variables de crecimiento y reproductivas en bovinos Tropicarne y Suizo Europeo. *Agrociencia* 40: 289-301.
- Santana Jr., M. L., P. S. Oliveira, J. P. Eler, J. P. Gutiérrez, and J. B. S. Ferraz. 2012. Pedigree analysis and inbreeding depression on growth traits in Brazilian Marchigiana and Bonsmara breeds. *Journal of Animal Science* 90: 99-108.
- Santana Jr., M. L., R. J. Pereira, A. B. Bignardi, L. El Faro, H. Tonhati, and L. G. Albuquerque. 2014. History, structure, and genetic diversity of Brazilian Gir cattle. *Livestock Science* 163: 26-33.
- Santana Jr., M., L., P. S. Oliveira, V. B. Pedrosa, J. P. Eler, E. Groeneveld, and J. B. S. Ferraz. 2010. Effect of inbreeding on growth and reproductive traits of Nellore cattle in Brazil. *Livestock Science* 131: 212-217.
- Sanz, A., C. Cons, C. Rodellar, M. Reta, I. Martín-Burriel, y P. Zaragoza. 2011. Estructura y variabilidad genética de la raza bovina Casta Navarra. *Actas Iberoamericanas de Conservación Animal* 1: 102-105.

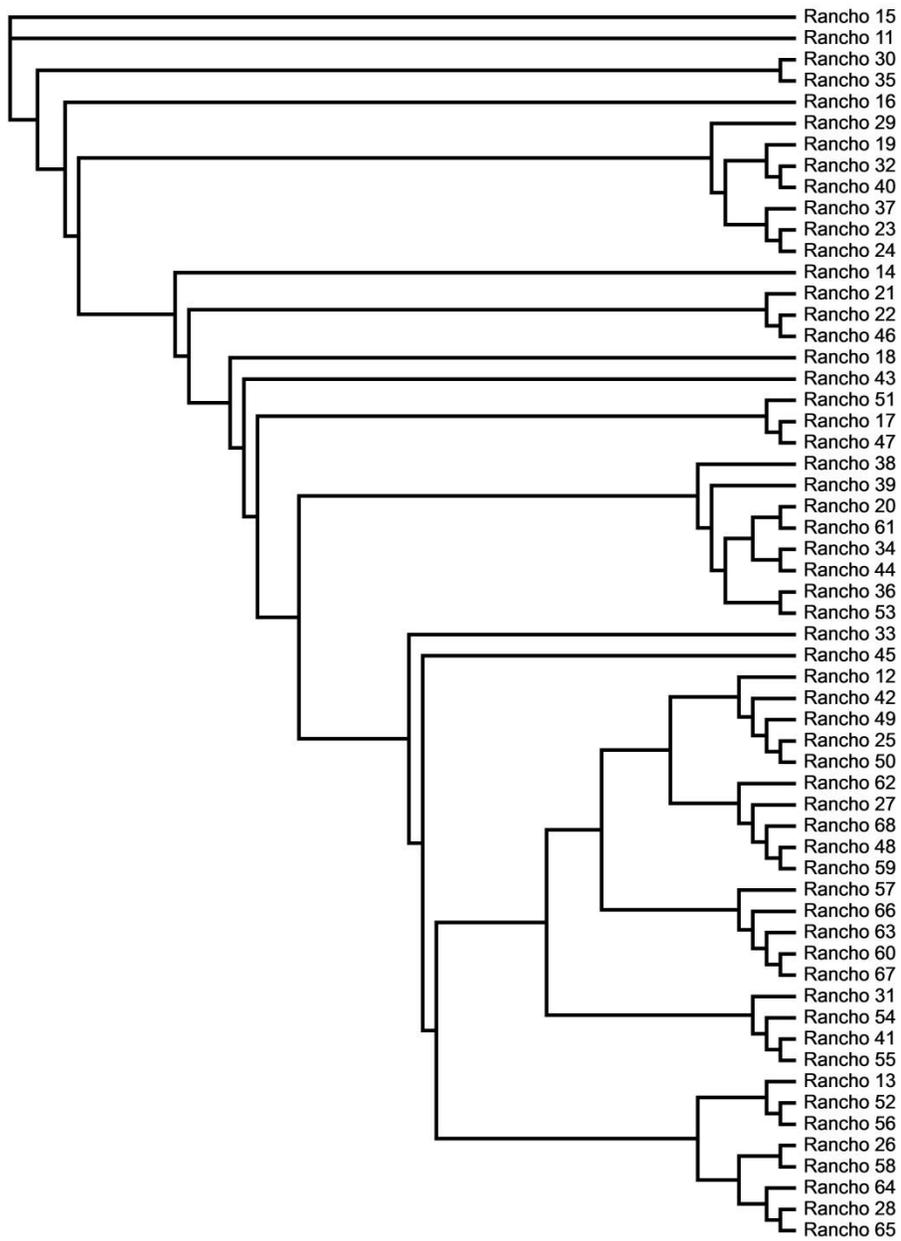
- Slatkin, M. 1994. Gene flow and population structure. In: Ecological Genetics. Princeton University Press. pp: 3-18.
- Sorensen, A. C., M. K. Sorensen, and P. Berg. 2005. Inbreeding in Danish dairy cattle breed. Journal of Dairy Science 88: 1865-1872.
- Stachowicz, K., M. Sargolzaei, F. Miglior, and F. S. Schenkel. 2011. Rates of inbreeding and genetic diversity in Canadian Holstein and Jersey cattle. Journal of Dairy Science 94: 5160-5175.
- Verrier, E., J. J. Colleau, and J. L. Foulley. 1993. Long-term effects of selection based on the animal model BLUP in a finite population. Theoretical and Applied Genetics 87: 446-454.
- Villalobos C., A. I., A. M. Martínez, J. L. Vega-Pla, y J. V. Delgado. 2011. Estructura genética y cuello de botella de la población bovina Guaymí mediante microsatélites. Archivos de Zootecnia 60: 767-775.
- Vozzi, P. A., C. R. Marcondes, C. U. Magnabosco, L. A. F. Bezerra, and R. B. Lobo. 2006. Structure and genetic variability in Nelore (*Bos indicus*) cattle by pedigree analysis. Genetic and Molecular Biology 29: 482-485.
- Welsh, C. S., T. S. Stewart, C. Schwab, and H. D. Blackburn. 2010. Pedigree analysis of 5 swine breeds in the United States and the implications for genetic conservation. Journal of Animal Science 88: 1610-1618.
- Wright, S. 1931. Evolution in mendelian populations. Genetics 16: 97-159.
- Wright, S. 1965. The interpretation structure by F-statistics with special regard to system of mating. Evolution 19: 395-420.
- Wright, S. 1969. Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 2: The Theory of Gene Frequencies. University of Chicago Press. Chicago, USA. 511 p.

3.8 Apéndices

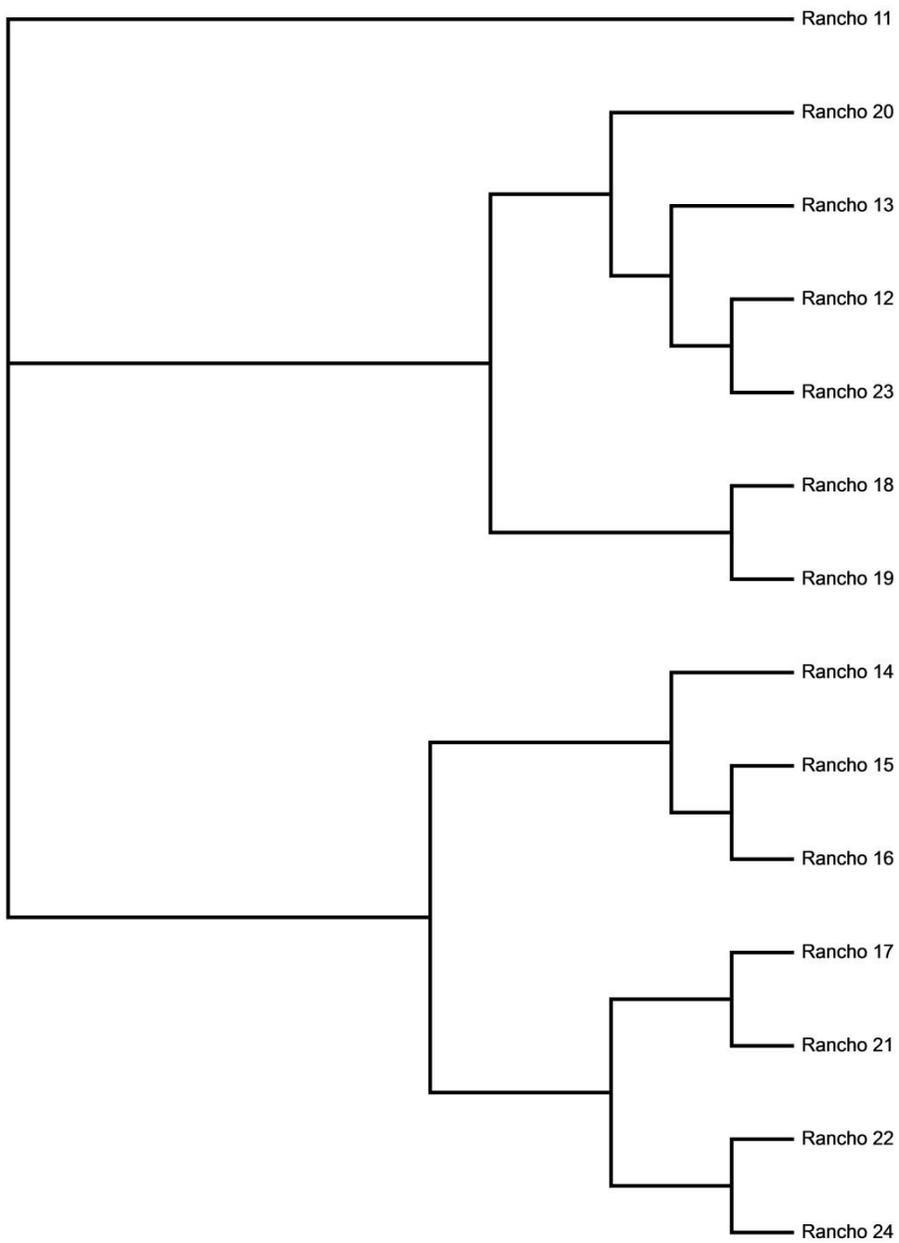
Apéndice 1. Representación en un cladograma rectangular de la distancia mínima de Nei (Nei, 1987) entre pares de hatos que componen la raza Braford.



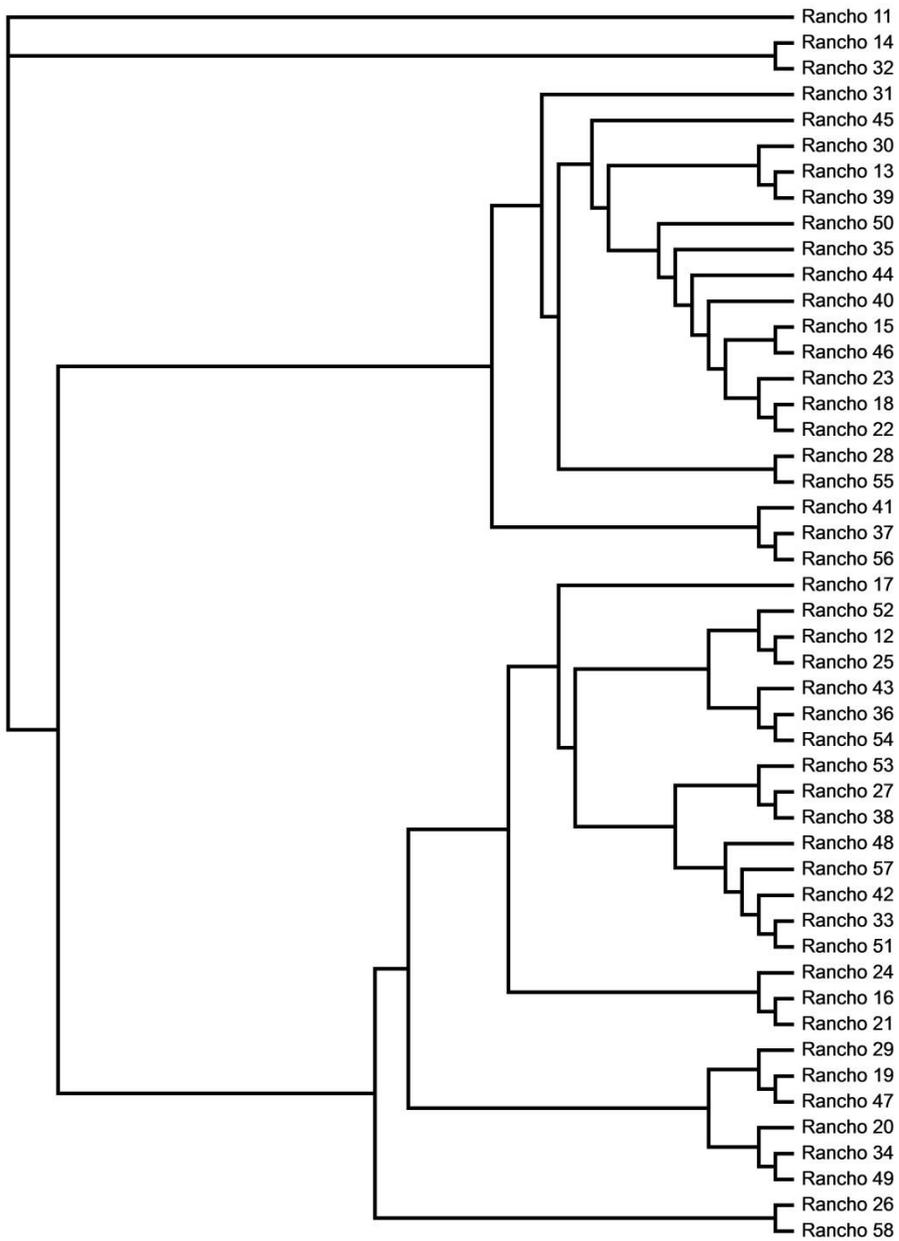
Apéndice 2. Representación en un cladograma rectangular de la distancia mínima de Nei (Nei, 1987) entre pares de hatos que componen la raza Brangus Negro.



Apéndice 3. Representación en un cladograma rectangular de la distancia mínima de Nei (Nei, 1987) entre pares de hatos que componen la raza Brangus Rojo.



Apéndice 4. Representación en un cladograma rectangular de la distancia mínima de Nei (Nei, 1987) entre pares de hatos que componen la raza Santa Gertrudis.



Apéndice 5. Representación en un cladograma rectangular de la distancia mínima de Nei (Nei, 1987) entre pares de hatos que componen la raza Salers.

