

***Estructura y diferenciación genética en
subpoblaciones de ganado Blanco
Orejinegro en Colombia***



YASBLEYDY VALDERRAMA LLANOS

2021

**Estructura y diferenciación genética en subpoblaciones de ganado Blanco
Orejinegro en Colombia**

Yasbleydy Valderrama Llanos



Director

Zoot, Dr. Edison Julián Ramírez Toro
Investigador AGROSAVIA

Co-Director

Zoot, Dr. Mario Fernando Cerón-Muñoz
Profesor Universidad de Antioquia
Grupo de Investigación GAMMA Agrociencias, biodiversidad y territorio

Asesores

Zoot, PhD. Rodrigo Alfredo Martínez Sarmiento
Zoot., MSc., Dr. William Orlando Burgos Paz

Trabajo de profundización para optar al título de Maestría en Ciencias Animales

Facultad de Ciencias Agrarias
Universidad de Antioquia

2021

Agradecimientos

Son muchas las personas que han contribuido en la realización de este proyecto, inicialmente quiero agradecer al Profesor Mario Fernando Cerón, quien me apoyó durante todo este proceso en la formulación, ejecución y conclusión de este trabajo de investigación.

A mi tutor Edison Julián Ramírez Toro, quien contribuyó al avance de esta investigación compartiendo su conocimiento y brindando apoyo institucional con Agrosavia.

Al grupo GAMMA de la Universidad de Antioquía, a los Centros de Investigación de Agrosavia: El Nus (San Roque, Antioquia) y Tibaitatá (Mosquera, Cundinamarca), lugares donde me acogieron y brindaron espacios de estudio y de gran aporte en el desarrollo del trabajo.

Dedicatoria

A Dios por permitir el inicio y la conclusión de este gran logro en mi vida.

A mi hija querida Karen Xiomara, por ser mi fuente de motivación para poder superarme y así luchar por un futuro mejor.

A mis compañeros del programa de la maestría y a mi amiga Jeraldyn Arguello, con quienes tuve la oportunidad de intercambiar conocimientos, alegrías y tristezas, así como a todas las personas que a lo largo de estos años contribuyeron en la realización de este trabajo.

Gracias a todos.

Tabla de contenido

	Pág.
Lista de tablas.....	7
Lista de figuras.....	8
Resumen general.....	9
Abstract.....	10
1. Introducción general	11
2. Objetivos.....	14
2.1. Objetivo General	14
2.2. Objetivos específicos	14
3. Marco teórico	15
3.1 Ganado BON (Blanco Orejinegro)	15
3.1.1. Origen del Ganado BON (Blanco Orejinegro)	15
3.1.2. Estudios genéticos y manejo del ganado BON	15
3.1.3. Distribución y manejo de animales BON en Colombia	17
3.2. Genotipificación y marcadores moleculares tipo SNPs	19
3.3. Factores que influyen en las frecuencias alélicas.....	21
3.3.1. Deriva genética (flujo genético y cuellos de botella)	21
3.3.2. Efecto fundador	22
3.3.3. Las mutaciones	24
3.3.4. Tamaño efectivo	25
3.3.5. Procesos de selección.....	26
3.4. Estructura genética poblacional	28
3.4.1. Método de determinación de diferenciación genética F_{ST} (índice de fijación).....	29
3.4.2. Distancias de Nei (Neighbor joining).....	29
3.4.3. Análisis de componentes principales	31
3.5. Coeficiente de consanguinidad	32
3.6. La genealogía	34
4. Materiales y métodos	36
4.1. Muestra poblacional y genotipificación	36
4.2. Estructura genética	36
4.2.1. Diferenciación y variabilidad Genética	36

4.2.2.	Análisis de las Distancias genéticas (Neighbor joining)	37
4.2.3.	Análisis de Componentes Principales	37
4.3.	Información Genealógica	37
4.3.1.	Coeficiente de consanguinidad	38
4.3.2.	Tamaño efectivo	38
5.	Resultados y discusión	39
5.1.	Variabilidad genética	39
5.2.	Estadísticos F de (Wright), para los índices FIT, FIS, FST	40
5.2.1.	Índice FIT	40
5.2.2.	Índice FIS	40
5.2.3.	Índice de diferenciación y fijación (FST)	41
5.3.	Distancias genéticas	46
5.4.	Análisis de la genealogía	47
5.4.1.	Análisis de consanguinidad	49
5.4.2.	Análisis del tamaño efectivo poblacional.....	51
6.	Conclusiones	53
7.	Recomendaciones generales.....	54
8.	Referencias bibliográficas	55

Lista de tablas

Pág.

Tabla 1. Polimorfismos de nucleótido simple (SNP) que presentaron mayores valores de diferenciación alélica (FIS) en tres subpoblaciones de ganado BON. . 44

Lista de figuras

Pág.

Figura 1. Índices de fijación (FST) entre subpoblaciones pertenecientes al banco de germoplasma (rojo), mejoramiento genético (verde) y red de productores (azul) de ganado BON en Colombia, con base a información de polimorfismos de nucleótido simple (SNP).....	43
Figura 2. Distribución de individuos provenientes de las subpoblaciones pertenecientes al banco de germoplasma (rojo), mejoramiento genético (verde) y red de productores (azul) de ganado BON, a partir del estudio de polimorfismos de nucleótido simple con análisis de componentes principales y con distancias de Nei.	47
Figura 3. Análisis del número de individuos que aportaron en la matriz de parentesco en cada generación en la raza BON.	48
Figura 4. Coeficientes de consanguinidad en las subpoblaciones pertenecientes al banco de germoplasma (rojo), mejoramiento genético (verde) y red de productores (azul) de ganado BON.	50
Figura 5. Tendencias del tamaño efectivo en las subpoblaciones pertenecientes al banco de germoplasma (rojo), mejoramiento genético (verde) y la red de productores (azul) de ganado BON.....	52

Resumen general

Objetivo. Identificar la estructura genética en tres subpoblaciones de ganado bovinos Blanco Orejinegro (BON). **Materiales y Métodos.** Se evaluaron tres subpoblaciones de BON en Colombia: dos de ellas pertenecientes a la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria – Agrosavia (Banco de germoplasma - BG y el núcleo de mejoramiento genético -MG) y un grupo de individuos pertenecientes a 12 hatos de diversas regiones de Colombia (Prod). Se realizó la genotipificación de 1162 individuos con un chip 7K a través del uso de polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs) para analizar la diferenciación genética y estructura entre las subpoblaciones, mediante F_{ST} , F_{IS} , F_{IT} , distancias de Nei y un análisis de componentes principales. También se utilizó información genealógica de 12652 individuos para estimar el coeficiente de consanguinidad (F) y el tamaño efectivo de la población (N_e) en el tiempo. **Resultados.** La estructura genética poblacional general presentó baja diferenciación genética ($F_{IS}=0.0016$, $F_{ST}=0.0147$, $F_{IT}=0.0163$), bajos niveles de consanguinidad ($F=2.08\%$), y una tendencia a mantener el N_e relativamente constante a través del tiempo en las tres subpoblaciones. Se encontró diferenciación genética de Prod con respecto a BG o MG. **Conclusiones.** Existe variabilidad genética en la población BON de Colombia y no se evidencian huellas de selección neutral, deriva genética o por la existencia de programas de mejoramiento genético o apareamientos selectivos.

Palabras claves: endogamia, estructura poblacional, mejoramiento genético, núcleos de conservación, variabilidad genética.

Abstract

Objective. To identify the genetic structure in three subpopulations of Blanco Orejinegro (BON) cattle. **Materials and Methods.** Three subpopulations of BON were evaluated in Colombia: Two groups belonged to Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria – Agrosavia (germplasm bank -BG and the nucleus of genetic improvement -MG), and one group of individuals belonged to 12 herds from several Colombian regions (Prod). The genotyping of 1162 individuals was made with a chip 7K through Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs) to analyze the genetic differentiation and structure among the subpopulations through F_{ST} , F_{IS} , F_{IT} , Nei distances and analysis of principal components. Besides, genealogical information of 12652 individuals was used to estimate the inbreeding coefficient (F) and the population's effective size (N_e) over time. **Results.** The general population genetic structure presented low genetic differentiation ($F_{IS}=0.0016$, $F_{ST}=0.0147$, $F_{IT}=0.0163$), low levels of inbreeding ($F=2.08\%$), and a tendency to keep the N_e relatively constant over time in the three subpopulations. There was found genetic differentiation between Prod and BG or MG. **Conclusions.** There is genetic variability in the BON population of Colombia, and there are no evidence of selection signatures neutral, genetic drift, the existence of genetic improvement programs or selective matings.

Key words: inbreeding, population structure, genetic improvement, conservation herds, genetic variability.

1. Introducción general



El ganado BON es un recurso genético local importante por su potencial productivo, reproductivo, adaptabilidad a los diferentes climas del país, aprovechamiento de los forrajes en diferentes ambientes y la resistencia a enfermedades y ectoparásitos (López et al., 2001; Martínez et al., 2012; Ramírez et al., 2020), además de ser una raza criolla que cuenta con el apoyo del Estado para su conservación, fomento de la raza y mejoramiento genético (Martínez y Cañon, 2008; Martínez et al., 2012).

Muchos de los bovinos criollos ya han sido reconocidos como razas y existen asociaciones de criadores que llevan registros, sin embargo algunos factores biológicos como tamaño efectivo y consanguinidad, producen cambios profundos en la disminución de la diversidad genética, por lo cual la importancia de caracterizar la estructura genética de las poblaciones a partir de la genealogía o marcadores genéticos ya que son una herramienta importante para describir la evolución de la variabilidad genética en las generaciones (Martínez, 2021).

El conocimiento de la estructura y diversidad en las poblaciones juega un papel importante en la preservación de recursos genéticos y en programas de mejoramiento genético (Pizarro et al., 2009). La diversidad genética hace posible la adaptación o resistencia de los animales a enfermedades, parásitos, diversas condiciones climáticas y de alimentación, y de otros factores como las cambiantes exigencias del mercado.

Echeverri et al. (2015) afirmaron que la estructura genética de una población se puede caracterizar por el número de subpoblaciones dentro de ella, la comprensión de las variantes genéticas en la subpoblación ha mejorado con el uso de polimorfismos de un solo nucleótido (SNP) y el desarrollo de técnicas moleculares. Los marcadores moleculares SNPs son patrones de variantes únicos dejados en el ADN de los individuos a partir de los cuales se calculan las frecuencias de estas en diferentes poblaciones a lo largo de varias generaciones. Asimismo, han sido utilizados para la identificación de procesos biológicos que han intervenido para que se hayan dado cambios en el genoma de los animales, entre ellos, la deriva genética, cuellos de botella, flujo génico, selección natural y por programas de mejoramiento genético (Cañas-Álvarez et al., 2015).

La utilización de herramientas para facilitar la identificación de individuos dentro y entre poblaciones, como las planteadas por Saitou y Nei (1987) y Slatkin (1993), contribuyen en la determinación del grado de consanguinidad y diversidad genética existente entre las distintas poblaciones animales, así como también en la estimación de las distancias genéticas entre ellas.

El índice de fijación F_{ST} permite identificar regiones genómicas que exhiben alta variación en la frecuencia alélica y se basa en la comparación entre pares de grupos, los bajos niveles de variación son una característica de las regiones del genoma que han pasado por selección (Porto-Neto et al., 2013). Dentro de este método de evaluación genómica son utilizados marcadores moleculares como los polimorfismos de nucleótido simple (SNPs), a partir del cálculo de las frecuencias

alélicas en individuos de una misma raza para establecer variabilidad genética en poblaciones de ganado (Brito et al., 2017; Perfectti et al., 2009).

Para analizar la diferenciación y estructura genéticas entre subpoblaciones de ganado BON, que han estado en procesos de selección natural o artificial, se requiere la implementación de estudios que permitan evaluar las variaciones en las frecuencias alélicas, el análisis de la estructura genética y la consanguinidad como herramientas para establecer medidas que favorezcan la conservación de los recursos genéticos locales. El presente trabajo tuvo como objetivo identificar la estructura genética en tres subpoblaciones de ganado Blanco Orejinegro (BON) en Colombia.

2. Objetivos

2.1. Objetivo General

Identificar la estructura genética en tres subpoblaciones de ganado Blanco Orejinegro (BON) en Colombia.

2.2. Objetivos específicos

- Estimar la diferenciación genética mediante el método FST en subpoblaciones de ganado Blanco Orejinegro.
- Identificar cambios de variabilidad y estructura genética a través del tiempo en subpoblaciones de ganado BON.

3. Marco teórico

3.1 Ganado BON (Blanco Orejinegro)

El ganado BON es una raza criolla colombiana de la especie *Bos taurus*, descendiente de razas europeas. Tiene su hábitat natural en regiones de la cordillera central y occidental, se caracteriza por tener pelaje de color blanco sobre piel negra, orejas pigmentadas de color negro, adaptabilidad a diferentes terrenos, habilidad para aprovechar forrajes ricos en celulosa, y gran fertilidad de las vacas en comparación con otras razas; adicionalmente, estos animales presentan mayor facilidad al parto, por su capacidad pélvica y altas ganancias en la tasa de crecimiento al destete (López et al., 2001).

3.1.1. Origen del Ganado BON (Blanco Orejinegro)

La teoría del origen de las razas de ganado criollo colombiano aduce que estas provienen de animales de razas Ibéricas, ya que su formación se dio a partir de los primeros animales traídos en los viajes de Colón al continente americano, las cuales comenzaron su adaptación y cruce formando las ocho razas bovinas criollas: Romosinuano (Romo), Costeño con Cuernos (CCC), Blanco Orejinegro (BON), Chino Santandereano (Chino), Hartón del Valle (Hartón), Casanareño, Sanmartinero y Caqueteño (Martínez, 2010).

3.1.2. Estudios genéticos y manejo del ganado BON

Dada la importancia de conservar los recursos genéticos locales y considerando su potencial productivo, reproductivo y de adaptabilidad, la raza BON ha sido apoyada por programas estatales para su conservación, fomento y mejoramiento genético (Cañas et al., 2008; Martínez et al., 2012), así como de estudios dirigidos a evaluar, desde las características de crecimiento (Ramírez et al., 2017, Ramírez et al., 2019) hasta parámetros productivos, como peso al destete (Cañas et al., 2008) y la calidad composicional de la leche (Onofre et al., 2012).

De manera particular, en la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria AGROSAVIA se realizan diversas investigaciones con la utilización del ganado BON. En la actualidad la raza BON cuenta con tres poblaciones o grupos genéticos principales: la primera denominada banco de germoplasma (BG) la cual busca conservar la variabilidad genética de la población a través de estrategias de apareamiento circular cíclico entre ocho familias (Martínez et al., 2012), clasificadas de acuerdo con el grado de parentesco entre individuos. La población de mejoramiento genético (MG) derivada de individuos seleccionados por medio de valores genéticos para características de crecimiento y reproducción de la BG en el 2010; y la población de individuos pertenecientes a rebaños de productores de la raza (Prod). Las tres poblaciones cuentan con información genómica (Ramírez et al., 2020; Pedraza et al., 2012).

En dichos grupos genéticos se han realizado investigaciones con el objetivo de preservar la variabilidad genética y evaluar el uso de herramientas de selección en programas de mejoramiento genético. Algunos de los temas estudiados en estos recursos genéticos incluyen: uso de información genómica (Ramírez et al., 2019); caracterización fenotípica y genética (Gallego et al., 2006); evaluación productiva y tendencias genéticas para características de crecimiento de la raza (Gallego et al., 2006; Ramírez et al., 2020); variabilidad genética, a partir de marcadores moleculares tipo microsatélites (Bejarano et al., 2012); mantenimiento de la variabilidad genética de la raza (Martínez et al., 2012); diversidad genética, evaluada por análisis de pedigrí en BG (Ocampo et al., 2020a); y en estudios de evaluación genómica de la raza BON (Ramírez et al., 2020).

Con la realización de estos estudios, se ha estado brindando un importante aporte científico que ha proporcionado información sobre la variabilidad genética, el desempeño reproductivo y el crecimiento del ganado criollo colombiano BON, lo que ha permitido monitorear los resultados de los programas de conservación y encaminar los procesos de selección, todo esto con el objetivo de incrementar los índices productivos y reproductivos en la raza, realizando una adecuada selección basada en los valores y parámetros genéticos (Londoño, 2020). No obstante, en

programas de selección para poblaciones con reducido número de ejemplares, puede ocurrir pérdida de variabilidad genética.

Por lo anterior, un programa de conservación o de mejoramiento genético puede aumentar la consanguinidad y evidenciar una reducción de la variabilidad genética, lo que sucede en menor tiempo cuando existe un limitado número de reproductores o cuando se reduce el tamaño efectivo de una población (Morais, 1997; Molina et al. 2007; Ramírez-Valverde et al., 2018).

La pérdida de variación en las frecuencias alélicas, en otros casos se debe a un efecto fundador, que se da cuando un reducido número de individuos nuevos entran en una población como fundadores o colonizadores (Molina et al., 2007). En este sentido, es esencial utilizar el mayor número posible de fundadores para el proceso de formación de la raza y asegurarse de que los elegidos son los que capturan la mayor cantidad de variabilidad genética total (Molina et al., 2007).

3.1.3. Distribución y manejo de animales BON en Colombia

En Colombia se tiene información de tres subpoblaciones de la raza bovina BON: 1) la denominada banco de germoplasma (BG), cuyo objetivo principal es el de conservar la variabilidad y con ello mantener un banco de genes para la preservación de la población; 2) la subpoblación de mejoramiento genético (MG), derivada de individuos de BG, y seleccionados por características de crecimiento y reproducción desde el año 2012; y 3) la subpoblación conformada por individuos pertenecientes a rebaños de productores de la raza (Prod) de varias regiones de Colombia.

En el programa BG se llevan a cabo estrategias de apareamiento para la preservación de la variabilidad genética, las cuales consisten en dividir los individuos de esta subpoblación en ocho familias, de acuerdo con el grado de parentesco entre estos grupos familiares. El apareamiento se realiza bajo una metodología conocida como apareamiento circular cíclico, que consiste en aparear

machos de la familia 1 con hembras de la familia 2, los machos de la familia 2 con las hembras de la familia 3 y así sucesivamente hasta terminar el ciclo. Además, se usa otro diseño de apareamiento cada tres años, entre mayor sea la cantidad de familias (grupos de apareamiento) mejor es el control de la consanguinidad (Martínez y Cañon, 2008).

El programa de MG se conformó con parte de hembras del rebaño de BG de la Corporación de Investigación Agropecuaria Agrosavia. Con esta disposición se busca seleccionar animales con el mejor mérito genético (valores genéticos) para características productivas, reproductivas, funcionales y de calidad, todo con la finalidad de obtener un mejor desempeño en su progenie y generar cambios genéticos positivos para las características en evaluación (Ramírez et al., 2020).

De igual manera, el programa de MG ha venido utilizando las nuevas tecnologías de genotipado a gran escala de marcadores genéticos de mediana y alta densidad, junto con el uso de nuevos métodos estadísticos para estimar el valor genético de un animal sin descuidar el principal valor agregado de la raza: las características de adaptación y rusticidad. Todo esto permite utilizar la selección genómica como una herramienta de apoyo en el programa de mejoramiento en las poblaciones de ganado criollo de Colombia (Ramírez et al., 2020).

La subpoblación Prod fue conformada por animales de rebaños BON de la red de productores comerciales y asociaciones de varias regiones del país, con el propósito de promover la valorización genómica y el mejoramiento genético de la raza (Martínez, 2019). Este programa ha tenido gran aceptación, vinculando criadores de diferentes regiones del país, en él se han utilizado dos estrategias de selección. La primera estrategia inició en el 2012, y se basa en la ejecución de pruebas anuales de crecimiento en pastoreo de toretes BON; los mejores toros de cada prueba ingresan al programa de producción de material seminal. La segunda estrategia consistió en conformar núcleos base para el mejoramiento de la raza, con la selección de animales de alto valor genético para características de interés productivo, ubicados en los centros de investigación de la Corporación

Agropecuaria Agrosavia y en las fincas de ganaderos particulares (Bejarano et al., 2012).

3.2. Genotipificación y marcadores moleculares tipo SNPs

La genotipificación es una técnica molecular aplicada que se ha implementado en el estudio de ganado, utilizando el ADN de las células nucleadas para su análisis. Con esta técnica se realiza la trazabilidad genética del animal, identificando su procedencia, consanguinidad y proporción del material genético heredado por un individuo de sus padres biológicos, lo que permite realizar un seguimiento al animal sobre sus bondades genéticas (Bravo y Bernal, 2011).

En cuanto a razas criollas colombianas, Barrera et al. (2006) realizaron genotipificación usando marcadores tipo microsatélites, con el fin de evaluar la variabilidad genética y las relaciones filogenéticas de seis razas criollas colombianas y la raza Brahman. Los microsatélites se han utilizado para el análisis de parámetros de diversidad genética, relaciones de parentesco, relaciones filogenéticas e identificaciones forenses, debido a su alto polimorfismo y reproducibilidad (Eding y Meuwissen, 2001, Ortega y García, 2010). Sin embargo, en los últimos años, el uso de los marcadores SNPs se ha vuelto más habitual en estudios de genotipificación en bovinos (López et al., 2017; Martínez, 2019), por ser considerados de alto desempeño y precisión para la caracterización de las poblaciones e identificación de los genotipos (Rodrigues, 2009).

Por tanto, los marcadores moleculares son cada vez más frecuentes en la exploración genética, esto debido a que son fragmentos de ADN y es posible seguir su transmisión de una generación a otra (Griffiths-Jones et al., 2008). Los marcadores moleculares como los SNPs son polimorfismos de un único nucleótido, con una variación en un solo par de bases y se pueden determinar por tener una ubicación cromosómica fija y presentar diferentes variantes o alelos. Los marcadores SNP se basan en los cambios más elementales en la molécula de ADN, es decir, mutaciones en bases únicas de la cadena de bases nitrogenadas (adenina,

citosa, timina y guanina). Las mutaciones que más se presentan son las transiciones, donde hay un intercambio de una purina por otra purina (Adenina/Guanina) o una pirimidina por otra pirimidina (citosa/timina). También puede darse, pero con menos frecuencia, eventos transversales, donde hay un intercambio de una purina por una pirimidina, o viceversa. Los marcadores SNP suelen ser dialélicos, es decir, que solo se encuentran dos variantes en una especie (por ejemplo, un alelo corresponde a un par de bases Adenina/Timina y el otro a Guanina/Citosa). Los SNP pueden ocurrir en regiones codificantes o con función reguladora; sin embargo, en la mayoría de los casos se encuentran en espacios intergénicos, sin función específica. Los marcadores SNP están altamente presentes en los genomas de especies no endogámicas, y además, sus bases moleculares permiten una distribución homogénea de SNP en el genoma (Rodríguez, 2009), por ello, son muy utilizados en el análisis de la variabilidad genética en regiones funcionales y estructurales de un gen donde pueden encontrarse SNP (Perfectti et al., 2009). Por esta razón, esta técnica se ha convertido en una herramienta muy utilizada en estudios filogenéticos y establecimiento de mapas genómicos (Klug et al., 2006, Cuetia, 2012; Amaya-Martínez et al., 2020).

En los bovinos, la identificación de SNPs permite que los genetistas hallen asociaciones entre ciertos genes y la manifestación fenotípica de diversos rasgos de interés zootécnico (Cuetia, 2012). Al respecto, Lopez et al. (2017) relacionaron variantes genéticas de SNPs en algunos genes con la producción de carne más tierna y jugosa para la raza Brahman en ganaderías del trópico bajo colombiano, donde se pueden encontrar animales portadores de alelos asociados con frecuencias muy bajas. Mientras que Cuetia (2012), evaluando también genes asociados a la calidad de la carne, pero en razas criollas colombianas como Blanco Orejinegro (BON), Casanareño (CAS), Costeño con Cuernos (CCC), Chino Santandereano (ChS), Caqueteño (CQT), Hartón del Valle (HV), Lucerna (LUC), Romosinuano (ROMO), San Martinero (SM) y Velásquez (VEL), halló que el uso de marcadores moleculares para genotipificar los genes CAPN1 (calpaína), CAST (calpastatina) y LEP (leptina), eran útiles y efectivos para determinar la relación

entre los genotipos y la variación funcional que afecta la terneza y marmoleo en la carne.

3.3. Factores que influyen en las frecuencias alélicas

Los factores que afectan las frecuencias alélicas o génicas de las poblaciones y que influyen en la evolución son la mutación, la migración, la selección natural, efecto fundador y la deriva genética (Barbadilla, 2012).

3.3.1. Deriva genética (flujo genético y cuellos de botella)

Se han desarrollado parámetros biológicos que permiten establecer y explicar cambios en las frecuencias alélicas, como son los cuellos de botella o flujo genético, los cuales describen el cambio que experimenta una población ante el descenso drástico en el número de individuos en algún momento del pasado evolutivo de las razas, lo que puede llevar en algunos casos a la extinción. Como consecuencia de los cuellos de botella, los individuos de las generaciones posteriores pueden presentar una escasa variabilidad genética y cambiar considerablemente la proporción de alelos en la población (Villalobos et al., 2011).

Los cuellos de botella hacen referencia a la reducción del tamaño poblacional, y son considerados como una de las principales causas de la pérdida de variabilidad genética e incremento de consanguinidad. En poblaciones naturales pueden deberse a causas ambientales, como la pérdida de hábitat u otros cambios en el ambiente; en poblaciones en cautividad puede darse por problemas logísticos o de gestión inadecuada (Brook et al., 2002). Cuando surgen estos cuellos de botella se genera una gran pérdida de alelos y de heterocigosidad (Luikart et al., 2003), ocasionando consecuencias sobre la variabilidad genética en cuanto a la diversidad alélica y disminuyendo las clases diferentes de alelos transmitidos.

El flujo génico es un componente importante en la estructura de las poblaciones y se refiere a los mecanismos que generan intercambio de genes en mayor o menor

grado entre poblaciones de una misma especie. Cuando el flujo génico es alto, todas estas poblaciones evolucionan de manera conjunta, pero si es muy bajo, empiezan a divergir, lo que puede contribuir al establecimiento de linajes evolutivamente independientes (Aguirre, 2007).

En un análisis realizado para estudiar la diversidad genética de ganado lechero del trópico bajo de Nariño se encontró que existe flujo genético entre las razas analizadas, el cual se podría deber a los cruzamientos dirigidos teniendo como base la raza Holstein, que se realizan para incrementar el volumen de leche por día. Estas prácticas promueven el flujo genético entre regiones, lo que resulta en una homogenización de las frecuencias alélicas, por lo que también se evidenciaron ausencia de sub-estructura genética en las razas Holstein, Jersey, Normando, Pardo Suizo y el ganado Criollo Colombiano (Mejía et al., 2015).

3.3.2. Efecto fundador

El efecto fundador es un fenómeno que se presenta cuando una población es constituida por un número muy reducido de individuos nuevos que entran como fundadores o colonizadores (Alcalá et al., 2007). Debido a esto, la nueva población conformada podría exhibir una mayor frecuencia de alelos raros o carecer de otros comúnmente encontrados en la población de origen (Piñeira et al., 2011). En algunos casos, la variación de las frecuencias alélicas no se genera por flujo genético ni por cuellos de botella, sino que se debe al efecto fundador. En este sentido, es esencial utilizar el mayor número posible de fundadores en este proceso y asegurarse de que los elegidos son los que capturan la mayor cantidad de variabilidad genética total (Alcalá et al., 2007). Por lo tanto, cuando se reduce una población en un periodo y se aumenta su consanguinidad, produce reducción de la variabilidad genética, la cual no se recupera con el aumento de número de reproductores, ya que esto no garantiza que los nuevos individuos sean genéticamente diferentes (porque generalmente provienen de ancestros comunes); por este motivo, se debe tener en cuenta el tamaño efectivo de la población (reproductores que realmente generan variabilidad en la población) y también tener

en cuenta esto en programas de conservación, para evitar oscilaciones demasiado grandes en el tamaño poblacional (Alcalá et al., 2007; Morais, 1997; Martínez et al., 2018).

En un estudio realizado por Hernández et al. (2015), el cual fue aplicado en diversas razas, entre ellas la criolla Hartón del Valle (HV), se detectó una alta variabilidad genética en el locus del gen BoLA-DRB3 de esta raza. El alelo más común que se encontró en varias razas es el DRB3 *1101, lo cual se atribuye a factores como el efecto fundador, el origen de la raza, selección artificial o natural, dichos factores han sido relacionados como responsables de las diferencias en las frecuencias y distribución de los alelos. De forma similar, se encontraron 10 alelos frecuentes del mismo gen en otras razas, estos alelos han sido asociados a resistencia o susceptibilidad a diversas patologías como mastitis, leucosis viral bovina, enfermedades transmitidas por garrapatas, así como con características como producción de leche y crecimiento. La alta variabilidad en el en el locus BoLA-DRB3, fue atribuida al origen múltiple de las poblaciones fundadoras de las razas, como el Hartón del Valle, donde de acuerdo con datos de ADN mitocondrial, tendría un 91,7% de razas europeas, 5,5% de razas africanas, y 2,7% de razas del medio oriente.

De forma similar, Martínez et al. (2006) evaluaron siete subpoblaciones de la raza Criolla Colombiana Casanareño (CAS), hallando una proximidad entre las poblaciones de CAS y cebú, por compartir una proporción baja de alelos producto del mestizaje. Sin embargo, los autores determinaron que había una baja variabilidad de las subpoblaciones en comparación con las demás poblaciones criollas (Romosinuano, Costeño con Cuernos, Blanco Orejinegro, Sanmartinero y Hartón del Valle), lo cual atribuyeron a un 'efecto fundador' o, en su defecto a una disminución dramática del tamaño efectivo de las subpoblaciones en el pasado, señalando, además, que estos fenómenos tienden a reducir los alelos presentes y con ello la variabilidad genética.

Las mutaciones

Las mutaciones se definen como cambios en el material genético que son heredables (Gardyn, 2008). Aquellas mutaciones que se dan en el individuo sin que provenga de alguno de sus progenitores se le conoce como mutación de *novo*, y las que se heredan de los progenitores se le denomina mutación heredada.

Una mutación puede darse en tres niveles, en un primer orden están las genéticas, las cuales son mutaciones a nivel molecular que afectan la conformación de los genes, la alteración de la secuencia de nucleótidos y en ellas existen diferentes tipos de deleciones, sustituciones, inserciones y traslocaciones. En segundo lugar, están las cromosómicas, que consisten en un cambio que afecta a un segmento de cromosoma, por tanto a su estructura y en tercer lugar, se encuentran las genómicas que afectan al conjunto del genoma, aumentando el número de cromosomas (poliploidía) o reduciéndolo (haploidía). (Gardyn, 2008).

Las mutaciones silenciosas, en este tipo de mutación hay un cambio en una de las bases del ADN de forma que el triplete de nucleótidos se modifica; sin embargo, sigue codificando para el mismo aminoácido (Gardyn, 2008). Las mutaciones que alteran la función, que pueden ser de varios tipos: mutaciones no conservadoras, mutaciones sin sentido y las que se producen por cambios de un número de bases (Martinez-Friasa, 2009). La mutación puntual es un cambio en un solo nucleótido o en un número reducido de nucleótidos. Se podría comparar con el hecho de cambiar una única letra en una frase completa (Gardyn, 2008).

Los polimorfismos de un único nucleótido (SNP), provienen de un tipo de mutaciones dadas por cambios en una de las bases que conforman la estructura del ADN, de manera que existen cambios en el triplete de nucleótidos, alterando la formación de los aminoácidos y por ende las proteínas. El uso de mutaciones funcionales podría explicar una proporción significativa de la varianza fenotípica, lo cual permite considerarlas como una opción para la selección asistida por marcadores si la estimación de los efectos está apropiadamente validada (Sica et

al., 2014). Estos marcadores moleculares (SNPs) representan los más abundantes y se ubican a través de los tres billones de pares de bases dentro del genoma bovino. Algunas sustituciones de un único nucleótido se encuentran en regiones codificantes de un gen, afectando la estructura y función de una proteína, lo cual puede implicar diferencias fenotípicas en los individuos y en las poblaciones (Martínez, 2015).

El uso de los marcadores SNPs, ha sido considerado en los programas de mejoramiento genético para identificar relaciones entre el genotipo y fenotipo de los individuos, evaluando el efecto de estos tipos de mutaciones sobre características como la textura de la carne (terneza y dureza), estudiando genes que posiblemente actúan en los diferentes procesos de conversión de músculo a carne y genes que posteriormente tengan influencia en la terneza final de la carne (Pinilla, 2014). En esta misma línea, Leal y Jiménez (2013) evaluaron siete mutaciones (SNPs) en el gen de la desmina en bovinos, dado su potencial como gen candidato asociado a parámetros de calidad cárnica, por guardar relación con alteraciones fenotípicas en parámetros cárnicos asociados, como la terneza y la capacidad de retención de agua.

3.3.3. Tamaño efectivo

El tamaño efectivo (N_e) se considera como el factor determinante de la tasa de decaimiento de la heterocigosis en las poblaciones, donde el número de heterocigotos en una población disminuirá a una tasa de $(\frac{1}{2}N)$, siendo N el tamaño poblacional. El N_e se relaciona con el tamaño poblacional y corresponde con el número de individuos reproductivos relevante en términos evolutivos, siendo éstos los que contribuyen en la generación siguiente en términos genéticos (Letelier, 2007).

Existen diversas formulaciones para calcular el N_e en subpoblaciones subdivididas, Bongiorno (2004) elaboró una revisión bibliográfica sobre dichos métodos, en los cuales surgen expresiones que se obtienen teniendo en cuenta diferentes

estructuras poblacionales y conllevan supuestos sobre el tamaño de las subpoblaciones, la proporción de machos y hembras, y la contribución de cada sexo y la progenie. Entre estas formulaciones se encuentran los modelos de isla y vecindario planteados por Wright (1943, 1946), modelo “pasarela” propuesto por autores como Kimura (1953) y Maruyama (1970), entre otros.

Según Martínez et al. (2020), el tamaño efectivo alto favorece la conservación de niveles bajos de consanguinidad en las poblaciones y de igual forma será menor la pérdida de variabilidad genética. El conservar un N_e apropiado en cada población permite mantener una alta variación genética y evitar incremento de consanguinidad (ΔF) por generación, contribuyendo en la conservación de las razas. Por tanto, el conocimiento de la estructura poblacional, variabilidad genética y la introgresión de razas foráneas es necesario para enfocar esfuerzos de conservación de los recursos genéticos que posee el país en materia de razas bovinas criollas (Ocampo et al., 2020b).

3.3.4. Procesos de selección

Los procesos de selección dirigida se realizan con el propósito de aumentar la capacidad productiva, reproductiva y sanitaria de los animales, favorecen el cambio en las frecuencias de los genes en las poblaciones, tal y como ha sucedido en la raza criolla colombiana Blanco Orejinegro (Martínez et al., 2018).

Según Martínez y Malagón (2005), en la planificación y ejecución de programas de selección es esencial la estimación fiable de parámetros fenotípicos y genéticos, independientemente de la estrategia de mejoramiento que sea aplicada. Asimismo, es necesario disponer de valores de heredabilidad y de correlaciones genéticas de las características que se van a seleccionar para construir índices de selección.

3.3.4.1. Selección fenotípica

En la selección fenotípica son evaluadas las características externas del bovino de acuerdo con su raza, siguiendo un orden de observación estricto anatómico del animal, principalmente los rasgos descriptivos generales, perfiles de la cabeza, ojos redondos o elípticos y posición centrales o laterales, presencia o ausencia de (papada, pliegue umbilical, giba), nivelación y forma de la grupa, forma de la cola, tamaño y forma de las (patas, pezuñas), longitud y tamaño del pelo (la coloración del pelo o pelaje); la pigmentación de las mucosas son las estimaciones más utilizadas para identificar el componente animal (Villasmil y Aranguren, 2005).

3.3.4.2. Selección genómica

La selección genómica combina información genealógica y fenotípica con información de un gran número de marcadores genéticos (SNP), los cuales son puntos de referencia en el análisis de un genotipo, y representan una variación en la expresión de un gen o en su defecto en un segmento particular de ADN, que pueden o no ser de una región expresada del genoma. Según las leyes mendelianas, si se halla que los marcadores segregan bien sea para características monogénicas y poligénicas, el marcador molecular se define de igual forma como marcador genético (Cuetia, 2012). Estos marcadores se encuentran distribuidos a lo largo del genoma en los animales, brindando una estimación más precisa de la relación genética que existe entre individuos y su valor genético (Bejarano, 2016).

Los procesos de selección dejan huellas en el ADN de los individuos y pueden evidenciarse a través de los cambios que se dan en las frecuencias alélicas, lo cual se logra a partir de cálculos estadísticos en individuos de una misma raza para establecer variabilidad genética (Perfectti et al., 2009). Mc Hugh et al. (2011) afirmaron que la selección genómica es importante porque posee el potencial de incrementar la precisión de la selección y la ganancia genética; adicionalmente, permite reducir la tasa de endogamia. Mrode et al. (2018) realizaron un estudio en el cual demostraron que la selección genómica ha permitido tasas rápidas de

ganancias genéticas, haciendo énfasis en el ganado lechero dentro de los países desarrollados. Los resultados obtenidos reflejan una mayor proporción de toros jóvenes genómicamente probados que se emplean en el mejoramiento genético.

Otros métodos son la utilización de esquemas de selección basados en la estimación de las diferencias esperadas de la progenie (DEPs), tiene como ventaja que incrementan la probabilidad de efectuar una selección más exacta que cuando se realiza solamente con datos fenotípicos. La DEP es un método que le permite al criador de raza pura o comercial determinar si un animal tiene las características para producir terneros con las cualidades deseadas (Parra-Bracamonte et al., 2007). Las DEP miden rasgos de producción, tales como el peso al nacer, el peso al destete, el peso al año, la leche materna, la facilidad de parto, el peso de la canal, docilidad, grasa, grado de marmoleo y circunferencia escrotal, entre otros.

Las tendencias genéticas ayudan a entender el efecto que tiene la selección (en caso de que haya existido), a través del tiempo, en sistemas de producción; esto es importante, principalmente en ganado de carne, donde la evaluación de las tendencias anuales puede brindar una base para justificar la toma de decisiones en los programas de selección.

3.4. Estructura genética poblacional

La estructura genética de una población es la distribución de la variación genética (frecuencias alélicas) dentro y entre poblaciones, determinada por la historia evolutiva de esa población y se da como consecuencia de la mutación, flujo génico, deriva genética, selección y sistema de reproducción (Pizarro et al., 2009). La estructura genética poblacional se utiliza para generar de manera segura la mejora que más convenga teniendo en cuenta la intensidad de selección, precisión de la selección e intervalo generacional componentes que contribuyen a la tasa de cambio genético (FAO, 2010).

3.4.1. Método de determinación de diferenciación genética FST (índice de fijación)

Los estadísticos F de Wright, FIT, FIS y en especial el FST, proporcionan información importante sobre la evolución y procesos que influyen en la estructura de la variación genética dentro y entre poblaciones; estos métodos se encuentran entre las estadísticas descriptivas más utilizadas en genética poblacional y evolutiva. Al estimar el FST se pueden identificar regiones del genoma que hayan sido objeto de la selección, así como realizar comparaciones de los valores de FST de diferentes partes del genoma, todo esto pueden brindar información sobre la historia de las poblaciones.

El método FST es una medida de diferenciación genética de las poblaciones, cuando los valores de FST son bajos, estos indican que las frecuencias alélicas dentro de cada población son similares, por otro lado, cuando los valores son altos, significa que las frecuencias alélicas son diferentes (Holsinger y Weir, 2015). El FST ha mostrado ser útil y sencillo para estimar el flujo genético (Nm) en las poblaciones. Es un método indirecto en la identificación del Nm y tiene la ventaja de poder incorporar los efectos de todos los componentes históricos de la dispersión y generar un promedio en la variación de ésta a través del tiempo. Los niveles de flujo génico estimados con el estadístico FST reflejan flujo histórico en la estructura poblacional, más no el flujo génico que está ocurriendo en el presente (Aguirre, 2007). Recientemente se ha utilizado el análisis FST en pares dentro de las razas *Bos Taurus* y dentro de cruces e híbridos *Bos taurus* × *Bos indicus*, esto con el propósito de analizar la estructura de la población e identificar huellas de selección (Zhang et al., 2020).

3.4.2. Distancias de Nei (Neighbor joining)

Las distancias genéticas determinadas a partir del algoritmo Nei son usadas para estimar la filogenia en las poblaciones mediante la generación de un “árbol filogenético”. En este procedimiento se unen de a dos secuencias que tengan la

menor distancia genética y luego se buscan las siguientes parejas de secuencias que tengan la menor distancia genética, el procedimiento continúa hasta unir todos los terminales al “árbol filogenético”. Para el caso de secuencias de ADN, la distancia genética entre dos pares se calcula con base en el número total de sustituciones de bases nitrogenadas, y se construye el “árbol filogenético” al agregar terminales tomando como información los valores de la matriz de distancias (Saitou y Nei, 1987).

La distancia genética es el grado en que dos poblaciones difieren en sus frecuencias alélicas, donde poblaciones con un mismo origen y diferente desarrollo histórico, se pueden ir diferenciando y entre más tiempo dure la divergencia, la diferencia entre sus frecuencias génicas será mayor (Nei, 1987). A partir de las distancias genéticas, se puede obtener información para caracterizar razas y entender las relaciones evolutivas entre poblaciones a partir de las distancias genéticas. Los valores pequeños de distancias entre poblaciones pueden indicar la existencia de subestructura y flujo genético entre poblaciones o indicar aislamiento entre ellas (Cortés, 2008).

En el cálculo de las distancias genéticas se ha utilizado el algoritmo Neighbor joining (Nei), dicho cálculo se realiza partiendo de frecuencias alélicas, las cuales han demostrado su utilidad para establecer relaciones filogenéticas. Barrera et al. (2006) estudiaron las distancias genéticas, entre las razas criollas colombianas Casanareño, Romosinuano, Costeño con Cuernos, Blanco Orejinegro, San Martinero, Hartón del Valle y la española Pirenaica con relación a la Brahman, encontrando grandes distancias genéticas de las razas criollas y la Pirenaica con respecto a la raza de origen *Bos indicus* (Brahman). Lo anterior sugiere poca relación de las razas criollas con la española, con valores entre 0.71 para la raza Hartón del Valle y 1.75 para la raza española Pirenaica. Dentro de las razas criollas colombianas, las razas BON y Costeño con Cuernos presentaron los menores valores de distancia genética entre ellas (0.34).

En otros estudios se ha relacionado la raza bovina Criolla Casanareño de Colombia con otras razas. Analizando un total de 79 individuos (54 Casanareño; 14 Cebú, 8

cruzados de criollo con cebú y 3 de Pardo Alpino), la matriz de distancias genéticas mostró cercanía entre la raza Casanareño y los animales cruzados, indicando influencia de la raza cebú sobre la Casanareño (Sastre et al., 2007). De forma similar, García-Valencia et al. (2017) realizaron el análisis de la estructura genética de 1054 animales de la raza Holstein, provenientes de 14 hatos lecheros de los municipios de Bello, Belmira, la Unión, Medellín, el Retiro y San Pedro de los Milagros en el departamento de Antioquia, encontrando baja diferenciación entre todas las subpoblaciones estudiadas, utilizando los estadísticos FST y las distancias de Nei.

En un estudio del cálculo de la distancia genética estándar de Nei entre 10 poblaciones comerciales de ganado BON mostraron que las poblaciones más distantes en este estudio fueron los rebaños El Palmar (EP) y Bohemia (BH) con un valor de (0.91). De forma parecida, Pacora (JP) y BON-Banco de Germoplasma (BON-BG) mostraron un alto valor de distancia genética de (0.84), al igual que los rebaños Hatoviejo (HV) y El Palmar (EP), con un valor de (0.63). Lo anterior indica que la frecuencia de los alelos compartidos por estas poblaciones es muy diferente, sugiriendo que son poblaciones distantes genéticamente. Por el contrario, los valores más bajos entre poblaciones fueron entre HV y Azufral (AZ), con un valor de (0.15), y entre las poblaciones BH y AZ (0.193); estas poblaciones estaban geográficamente próximas y habían compartido toros recientemente. Una baja distancia genética (0.17) se encontró entre las poblaciones BH y Universidad Nacional UNAL (Martínez et al., 2013).

3.4.3. Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales (PCA) es una técnica que permite la reducción de dimensionalidad de los datos y es utilizada en la identificación de la estructura genética en las poblaciones, mostrando patrones de variación genética entre y dentro de las poblaciones (Giolo et al., 2012). El PCA descompone la varianza genética total en ejes de variación genética llamados componentes principales, los cuales pueden corresponder a procesos evolutivos. El PCA es

utilizado para detectar regiones genómicas modificadas por selección natural (Duforet-Frebourg et al., 2016).

El PCA ha sido utilizado para medir la estructura genética en subpoblaciones de las razas BON y cebú (Bejarano et al., 2012), así como en la construcción de un índice de selección (IS) en ganado criollo Romosinuano (Ruales-España y Manrique, 2007). En el estudio de la variabilidad genética entre poblaciones, se ha utilizado para estimar la relación genética existente entre poblaciones de ganado bovino venezolano, partiendo de la frecuencia genotípica (Morillo et al., 2014), de manera similar, se han empleado para determinar la distancia genética y la relación poblacional de bovinos criollos de la región de Pasorapa con otras poblaciones de bovinos criollos y con otras razas taurinas europeas y cebuinas (Ferrufino et al., 2016).

3.5. Coeficiente de consanguinidad

La consanguinidad, también conocida como endogamia, resulta de apareamientos entre individuos emparentados, es decir, que comparten uno o más ancestros comunes. Entre más cercano sea el parentesco entre dos animales, mayor es el porcentaje de endogamia de su cría (Arzola, 2018; Ralls et al., 2013).

La endogamia puede surgir mediante diferentes situaciones, una de ellas es el apareamiento dirigido, en el cual se escogen los individuos con mejores características genéticas para que sus descendientes adquieran las mismas características, no obstante, esta forma de selección solo se puede implementar durante un periodo limitado, ya que puede darse el caso en el que los individuos empiecen un proceso de apareamiento con sus mismos parientes, lo cual generaría altos niveles de consanguinidad que podrían llevar a la manifestación fenotípica de depresión endogámica.

Otra manera mediante la cual puede surgir la endogamia es cuando las poblaciones son pequeñas, ya que, aunque el apareamiento sea al azar, se puede aumentar el

riesgo de apareamientos entre parientes cercanos, generando así niveles de consanguinidad elevados y la expresión fenotípica de alelos recesivos perjudiciales. Lo anterior sugiere que, en general, el porcentaje de parentesco o endogamia entre los individuos depende del tamaño de la población, o del número de ancestros en común; a menor tamaño, menor es el número posible de antepasados independientes. Por lo tanto, los individuos emparentados pueden llevar copias exactas de los genes de un antepasado en común y pasar a la progenie, siendo de esta forma homocigoto para algunos genes (Arzola, 2018) o aumentando la probabilidad de tener genotipos homocigóticos idénticos por descendencia.

El coeficiente de consanguinidad es una medida que permite conocer indirectamente el grado de parentesco entre dos individuos (sus progenitores), su valor varía entre 0 y 1. Según Wright (1949), representa la proporción de loci en el individuo en los que ambos genes son copias idénticas de un gen ancestral. Los parámetros FIS y FIT, propuestos por Wright (1949), permiten calcular los coeficientes de consanguinidad en una subpoblación o en la población total, también la endogamia de una población a partir de subpoblaciones (Ma et al., 2015).

El estadístico FIS, se define como la probabilidad de que dos alelos en un individuo sean idénticos por descendencia respecto a la subpoblación. El valor de este índice varía entre -1 y 1. Respecto al equilibrio Hardy Weinberg, los valores negativos indican exceso de heterocigotos, mientras que los positivos sugieren deficiencia de ellos (Mejía et al., 2015). El FIT (coeficiente de consanguinidad total) calcula el déficit global de heterocigotos e indica la endogamia total en la población, donde se combinan los efectos intrapoblacional e interpoblacionales con respecto a la endogamia. El rango de valores se encuentra entre -1 y 1, donde los valores cercanos a 1 indican déficit de heterocigotos con tendencia a la endogamia, y valores cercanos a -1 indican que no existe una tendencia a la endogamia (Cañas-Álvarez et al., 2015).

El análisis de los índices de consanguinidad, en este caso el FIS y FIT en las subpoblaciones, son un parámetro importante para la conservación de la

variabilidad genética en las diferentes razas, debido a que al aumentar la endogamia se puede ocasionar la depresión consanguínea, lo que puede generar la pérdida de características de adaptación, producción y reproducción en las razas.

Por lo tanto, los estudios de los niveles de consanguinidad son importantes como forma de diferenciar antepasados comunes en la genealogía de las poblaciones; todo esto permite evitar cruces entre ejemplares emparentados, los cuales traen efectos negativos como reducción en el rendimiento fenotípico y disminución de la variación genética (Montoya, 2018). Otros efectos negativos de la consanguinidad, como la aparición de defectos letales con mayor frecuencia, por anomalías genéticas debidas a la homocigosis de genes recesivos, y la declinación de caracteres como fertilidad, tasa de crecimiento y producción de leche (Sifuentes, 2017).

Sin embargo, la consanguinidad no es del todo negativa, puede ser utilizada, con el apareamiento dirigido para aportar de forma positiva la fijación de alguna característica propia de cada raza y el desarrollo de líneas puras a través de las generaciones. Por esta razón se puede considerar en la selección de los animales que van a actuar como reproductores (Sifuentes, 2017).

3.6. La genealogía

La construcción e indagación de la genealogía a partir de datos obtenidos en las poblaciones bovinas ha permitido poner en práctica diferentes esquemas de apareamiento donde se eligen parejas de animales teniendo en cuenta su grado de parentesco, de manera que no estén emparentadas y pueda minimizarse el incremento de la consanguinidad, puesto que si esta es alta sugiere reducción de la variabilidad genética en la población, de igual manera puede ser asociada con disminución del rendimiento en algunos caracteres productivos y reproductivos. Asimismo, la genealogía permite saber cuál es el promedio de animales fundadores de donde provienen todos los genes que forman el núcleo genético de su

genealogía, es decir, aquellos individuos con los cuales se inició la nueva población. (Martínez et al., 2012).

La información genealógica junto con los registros fenotípicos es utilizada en evaluaciones genéticas basadas en modelo animal en la predicción de valores genéticos en los animales (Londoño, 2020). En estudios de intervalo entre partos (IEP) se ha encontrado de gran utilidad los registros genealógicos en hembras de ganado *Bos indicus*, siendo importante para el análisis de este parámetro (Loaiza y coto, 2021).

4. Materiales y métodos

4.1. Muestra poblacional y genotipificación

Se evaluaron los registros genealógicos y la información molecular existente de tres subpoblaciones de ganado BON en Colombia: dos grupos pertenecientes a la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria – Agrosavia (Banco de germoplasma - BG y el núcleo de mejoramiento genético - MG), presentes en el centro de investigación el Nus, San Roque, Antioquia, y un grupo de individuos pertenecientes a 12 hatos de diversas regiones de Colombia (Prod).

La base de datos de genotipos contenía información de 6509 SNPs en 1162 individuos, los cuales se derivaron de la selección de SNPs presentes en el chip Bovine (7k) LD v 1.1 BeadChip (Illumina), los cuales fueron inicialmente depurados considerando un *call rate* de los SNPs y de los individuos superior al 95%, y un MAF superior a 0.015.

4.2. Estructura genética

Existe un gran interés en la comprensión de la estructura genética que controla diferentes tipos de rasgos en los bovinos y puede ser utilizada esta información en la valoración genética de los animales, es posible mejorar la precisión en los procesos de selección y conservación de cada una de las razas (Bejarano, 2016).

4.2.1. Diferenciación y variabilidad Genética

Para cada SNP se obtuvo el promedio de heterocigosidad en el total de la población (HT), el promedio de heterocigosidad observada de las subpoblaciones (HI) y el promedio de heterocigosidad esperada en las subpoblaciones (He). También se calculó el índice de fijación de las frecuencias alélicas entre subpoblaciones (FST), teniendo como referencia el alelo de menor frecuencia (MAF) en cada subpoblación, con la siguiente ecuación:

$$FST = \frac{HT - He}{HT}$$

Estos cálculos se realizaron con la librería “*pedantics*” de Morrissey (2018) del programa R Core Team (2020).

4.2.2. Análisis de las Distancias genéticas (Neighbor joining)

Para el análisis de las distancias genéticas entre poblaciones se utilizó el algoritmo de Neighbor joining (Saitou y Nei, 1987), implementados en la librería “*ape*” (Paradis et al., 2004) del software R-project (R Core Team 2020) y se calculó la distancia de Nei. Las distancias de Nei permitió determinar la cercanía entre individuos de las subpoblaciones y compararlas con la genealogía de cada uno de los animales y de esta manera se identificó la estructura y diferenciación genética, según lo recomendado por Qanbari y Simianer (2014).

4.2.3. Análisis de Componentes Principales

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para comparar la estructura genética de las subpoblaciones, para los cálculos se depuro la base donde se incluyeron aquellos individuos que tuvieran más del 93% de los SNPs y SNPs que estuvieran en el 90% de los individuos. Se imputaron algunos datos y donde se presentaba el caso de SNPs faltantes fue ubicado el promedio de cada SNPs en cada subpoblación.

4.3. Información Genealógica

Con la información genealógica de 12649 individuos nacidos en el periodo comprendido entre 1980 a 2018 se establecieron las relaciones de parentesco y se estimó el número máximo de generaciones completas (GC) entre el individuo y su ancestro más lejano (una GC considera que tiene los dos padres conocidos) y el número máximo de generaciones equivalentes (GE), definidos por MacCluer et al.

(1983) y desarrollados en la librería “optiSel” de Wellmann et al. (2012) del software R-project (R Core Team 2020).

4.3.1. Coeficiente de consanguinidad

A partir de la base de datos que contenía la información de la genealogía (padre, madre e hijos), se calculó el coeficiente de consanguinidad individual (F) para cada subpoblación con el estadístico propuesto por Wright (1943). Se calculó el FIS (coeficiente de consanguinidad individual en cada subpoblación) siendo la probabilidad de que dos alelos en un individuo puedan ser idénticos por ascendencia intrapoblacional y de la población total con el FIT (coeficiente de consanguinidad total), mediante las siguientes ecuaciones:

$$FIS = \frac{He - HI}{He}$$

$$FIT = \frac{HT - HI}{HT}$$

Se utilizó la librería *pedantics*, y las funciones *fixPedigree* y *calcinbreeding*, identificando los valores más altos y bajos en cada subpoblación, teniendo en cuenta el año de nacimiento de cada individuo y calculando a partir de la estadística descriptiva (media, mínimo, máximo, mediana) la diferenciación de cada subpoblación.

4.3.2. Tamaño efectivo

Se calculó el tamaño efectivo de la población (N_e), teniendo en cuenta en cada año la cantidad de individuos que se reprodujeron (N) y que aportaron a la variabilidad genética, sobre el promedio de F, así:

$$N_e = \frac{N}{1 + \hat{F}}$$

Donde,

N = tamaño poblacional

\hat{F} =promedio del coeficiente de endogamia

5. Resultados y discusión

5.1. Variabilidad genética

Los valores promedio de H_I y H_e fueron respectivamente 0.40 ± 0.11 y 0.41 ± 0.11 para BG, 0.40 ± 0.12 y 0.40 ± 0.11 para MG, y 0.41 ± 0.11 y 0.42 ± 0.10 para Prod. En la H_I se encontraron diferencias estadísticas entre la subpoblación Prod y las otras dos subpoblaciones ($p < 0.01$). El valor de diversidad genética H_e en las tres subpoblaciones de ganado BON fue más bajo al reportado por Pedraza et al. (2012), donde el valor fue 0.78, en una población de BG y otras razas criollas de Colombia como Hartón del Valle y Romosinuano se observaron valores de H_e de 0.7 (Bejarano, 2016) y 0.67 (Ruiz, 2010), respectivamente. No obstante, los estudios anteriores fueron realizados con marcadores moleculares microsatélites, los cuales presentan un mayor grado de variabilidad por marcador respecto a los SNPs. Sin embargo, la H_e estimada en este estudio se basó en marcadores SNPs que pueden ser una mejor fuente de descripción de la variabilidad por estar distribuidos de forma espaciada a lo largo del genoma.

Los valores aproximados a 0.40 en las tres subpoblaciones mostraron que la variabilidad genética se conserva en la población general, por lo que se puede continuar con los procesos de conservación, incluso a partir de las tres subpoblaciones, lo que sugiere que el apareamiento circular de familias y el uso de un adecuado número de toros seleccionados ha contribuido a mantener la variabilidad genética en el caso de la subpoblación de conservación, aunque los intereses específicos de cada subpoblación pueden generar en el futuro alta diferenciación en regiones específicas del genoma, como fue el caso de algunos marcadores utilizados en el presente estudio que mostraron diferencias en las frecuencias alélicas y que pudieron cambiar posiblemente por la selección ejercida llevados a cabo en las subpoblaciones de MG y Prod a partir de los intereses específicos en cada una.

5.2. Estadísticos F de (Wright), para los índices FIT, FIS, FST

Teniendo en cuenta los tres parámetros F de (Wright), se encontró una baja diferenciación genética, dado que los valores de FIS, FST y FIT fueron menores a 0.02. Estos valores concuerdan con los valores obtenidos en el análisis de la variabilidad observada en las subpoblaciones de ganado BON.

5.2.1. Índice FIT

El valor promedio de FIT fue 0.02, indicando bajo nivel de consanguinidad para la población total evaluada; por lo tanto, indica mayor variabilidad genética del BON en comparación con otras razas de ganado criollas colombianas como el Romosinuano, donde el valor FIT promedio para las subpoblaciones fue de 0.37, indicando un déficit de heterocigotos para esta población (Ruiz, 2010).

5.2.2. Índice FIS

Los valores de FIS fueron 0.01 ± 0.13 , 0.01 ± 0.13 y 0.02 ± 0.17 para BG, MG y Prod, respectivamente. Estos valores sugieren bajos niveles de consanguinidad de los individuos en las subpoblaciones, de acuerdo con los parámetros descritos por Hartl (2020). Con respecto a reportes de otros estudios hechos en bovinos de la raza BON, Delgado et al. (2012) obtuvieron un valor de FIS menor (-0.059) del presente estudio, lo cual indica un exceso de heterocigotos y puede dar a entender que los ganados criollos representan importantes reservorios de diversidad. Diferente a lo encontrado por Pedraza et al. (2012), quienes hallaron un valor de FIS de magnitud intermedia (0.09) al utilizar 12 microsatélites, lo que muestra que animales de la raza BON presentan moderada endogamia, esto indica valores significativos en cuanto a la proporción de alelos en heterocigosis. Mejía et al. (2015) estimaron valores de FIS moderados en las razas Criollo, Holstein, Jersey y Pardo Suizo, aunque pudo existir una sobreestimación del parámetro porque el tamaño de la muestra y el número marcadores moleculares (microsatélites) fue pequeño.

Con respecto a otras razas criollas como el Romosinuano en Colombia, Bejarano et al. (2012) reportaron valores de índices de fijación FIS (-0.20), FIT (0.37) y FST (0.14), indicando un déficit de heterocigotos, utilizando 12 marcadores tipo microsatélites para determinar la diversidad genética y estructura poblacional. Estos datos resultan contrarios a lo obtenido en el presente estudio en la raza BON.

Ocampo et al. (2020b) evaluaron la estructura poblacional de bovinos colombianos Casanareño a través de marcadores moleculares microsatélites, estimando un déficit de individuos heterocigotos en la población general (FIS=0.059), que fue atribuido a la alta consanguinidad producto del aislamiento geográfico y prácticas reproductivas. De modo similar, hallaron que cuatro de seis subpoblaciones, tuvieron tamaños efectivos poblacionales por debajo del nivel definido por la FAO de 50 individuos, por lo que recomendaron, conformar un núcleo de conservación con un esquema de apareamiento establecido que minimice la consanguinidad y el uso intensivo de pocos machos, con el fin de mantener la diversidad genética y prevenir la desaparición de la raza.

Muy posiblemente los resultados obtenidos en el presente trabajo en cuanto a valores de endogamia difieran de los mencionados en los anteriores párrafos. En esta investigación fueron utilizados marcadores tipo SNPs, una muestra de animales mucho más grande y se utilizó una mayor cantidad de SNPs (6509) que por su amplia cobertura en el genoma representan un mayor potencial para detectar la variabilidad genética en los individuos.

5.2.3. Índice de diferenciación y fijación (FST)

Los valores de FST obtenidos para el conjunto de marcadores en las tres subpoblaciones fueron 0.07 ± 0.08 , 0.07 ± 0.09 y 0.08 ± 0.10 entre BG-MG, entre BG-Prod y MG-Prod, respectivamente. Estos valores sugieren una baja diferenciación genética entre poblaciones, pese a que en los tres grupos existen diferentes estrategias de apareamiento. Por ejemplo, en la subpoblación BG, donde el objetivo es conservar la variabilidad, se tienen en cuenta estrategias que maximicen la

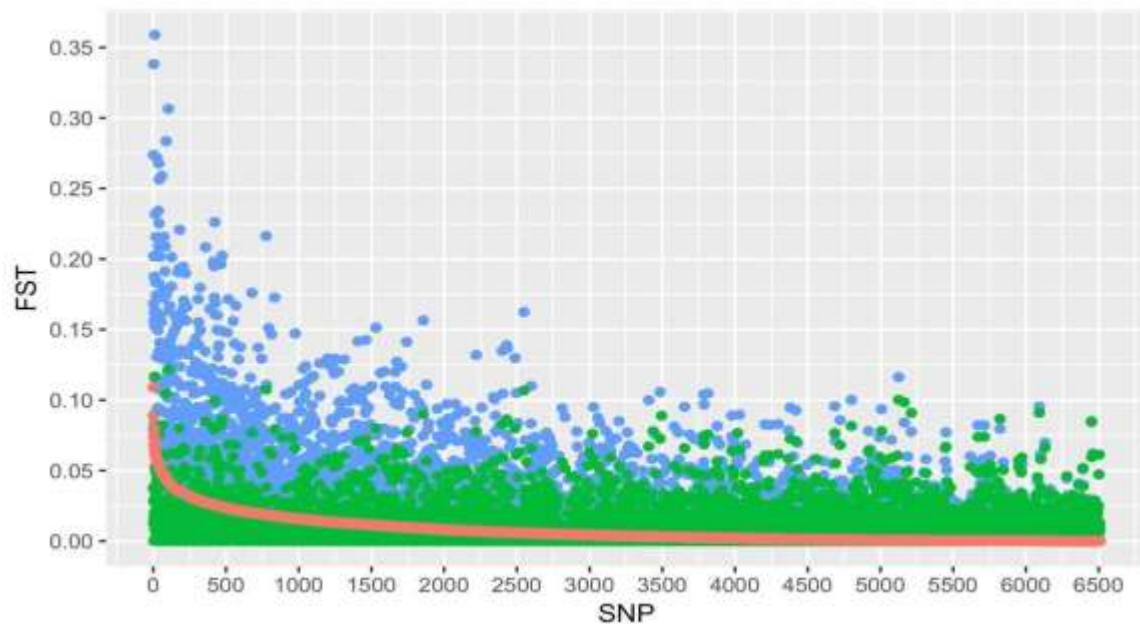
variabilidad y reduzcan la consanguinidad, y donde se tienen en cuenta las siguientes estrategias: mayor cantidad de reproductores machos posibles, apareamiento circular cíclico, mantenimiento del tamaño de las familias y control de la consanguinidad (Martínez et al., 2012a). En el grupo MG los apareamientos son dirigidos un mayor peso al destete o menores intervalos entre partos (Ramírez et al 2020). Por su parte, el grupo Prod se caracteriza por tener introgresión de individuos de los grupos MG y BG con intercambio de material genético entre sus rebaños, la selección es independiente en cada hato, con selección hacia características de interés productivo como un mayor peso al destete o menores intervalos entre partos.

En el análisis del FST en cada subpoblación se encontraron valores bajos en la mayoría de SNPs, en especial en la población BG, estos resultados indican que no existe una fijación de alelos, además sugieren que no existieron huellas de selección que indiquen diferenciación entre subpoblaciones (Figura 1). Los valores en el caso de la subpoblación BG estuvieron en un rango ≈ 0 y 0.11; sin embargo, el 99.5% de los FST de esta subpoblación se encontraron con valores por debajo de 0.05, demostrando baja diferenciación. Se puede inferir que las estrategias y acciones que se han hecho en el programa de conservación genética de Agrosavia han permitido mantener la variabilidad genética y una baja consanguinidad

Los valores de FST fueron mayores en comparación con lo reportado por Hernández et al. (2013), donde se reportaron valores en un rango similar de diferenciación genética ($F_{ST}=0.044$) entre razas criollas colombianas y dos foráneas (Brahman y Holstein). En la subpoblación MG que se formó a partir de un grupo de animales provenientes del BG, los apareamientos han sido direccionados por características de importancia económica, seleccionando hacia características de interés productivo como mayor peso al destete o menores intervalos entre partos (Ramírez et al., 2020). Sin embargo, estos procesos de selección en esta subpoblación son aún muy recientes. El análisis de FST para cada SNP, no mostraron alelos fijados ($F_{ST}>0.9$) entre las subpoblaciones, aunque sí se observaron marcadores cuyas frecuencias podrían estar bajo procesos de selección

y cuya diferenciación se puede ir incrementando en las próximas generaciones, especialmente para la población Prod.

Figura 1. Índices de fijación (*F_{ST}*) entre subpoblaciones pertenecientes al banco de germoplasma (rojo), mejoramiento genético (verde) y red de productores (azul) de ganado BON en Colombia, con base a información de polimorfismos de nucleótido simple (SNP).



En MG se encontraron valores de *F_{ST}* en un rango entre ≈ 0 y 0.12, lo cual sugiere baja diferenciación, aunque algunos valores cercanos a 0.12 indican que se empieza a evidenciar una mayor frecuencia de algunos alelos con tendencia a la fijación, producto de los procesos de mejoramiento que se vienen realizando en la subpoblación, los cuales se pueden ir evidenciando con el aumento en la frecuencia de alelos producto de la presión de selección que se lleva a cabo, principalmente para características de interés económico y por el aumento de endogamia. Aunque el *F_{ST}* no tiene poder suficiente para detectar huellas de selección recientes (Akey et al., 2002), un valor alto en una subpoblación puede ser indicador de cambios en las frecuencias alélicas por efectos recientes

Los resultados obtenidos en MG pudieron deberse a que el cambio de las frecuencias es gradual, y posiblemente dado que el programa de selección se inició

recientemente (2012) en comparación con núcleo de conservación (1980), aún no pueden evidenciarse claramente fijación de alelos que indiquen huellas de selección. En la subpoblación MG los resultados también sugieren una tendencia a la diferenciación genética, que puede deberse al proceso de selección genética, orientado a la predominancia de ciertas características productivas, lo cual puede estar ocasionando ese incremento de la frecuencia alélica de los SNP señalados en la Tabla 1.

Tabla 1. Polimorfismos de nucleótido simple (SNP) que presentaron mayores valores de diferenciación alélica (FIS) en tres subpoblaciones de ganado BON.

SNP	Banco de Germoplasma de Agrosavia	Mejoramiento Genético Agrosavia	Red de Productores
S6193	0.07	0.12 ²	0.36 ¹
S2165	0.08 ³	0.09	0.34 ²
S775	0.04	0.12 ¹	0.31 ³
S4112	0.11 ¹	0.04	0.27
S1075	0.02	0.11 ³	0.22
S4148	0.09 ²	0.01	0.17

^{1,2 y 3} Los tres SNPs con mayores valores de FIS en cada subpoblación.

En la subpoblación Prod se observaron valores de FST que estuvieron entre ≈ 0 y 0.36, los cuales son más altos en comparación con las otras dos subpoblaciones. Esto indicaría una diferenciación en cuanto al promedio en la frecuencia de algunos alelos de los SNPs, asociada con cambios recientes en las frecuencias alélicas por selección, siendo evidencia de pequeños eventos de selección y a que la población Prod puede contar con hatos que históricamente no estaban vinculados a las subpoblaciones BG y MG, que acrecientan las diferencias en las frecuencias alélicas, como las observadas para dos SNPs (Tabla 1) entre MG y Prod. En cuanto a los valores más bajos de FST, coincidieron los mismos SNPs en las tres subpoblaciones con valores menores de 0.01.

Es importante resaltar que en la subpoblación Prod no se aplicaron ciclos de apareamiento que puedan favorecer la conservación y mantener los coeficientes de endogamia bajos. Los procesos de selección en esta subpoblación consistían principalmente en observar el fenotipo de los animales y seleccionar sin un proceso técnico adecuado para el manejo reproductivo y el control de la endogamia, y no se tenían en cuenta aspectos como la genealogía, las evaluaciones genómicas, ni estudios genéticos.

Los SNPs 775 y 6193, presentaron los valores más altos de F_{ST} en MG y Prod, lo que puede indicar que se debe a la presión de selección que se lleva a cabo en estas subpoblaciones frente a características de producción (Tabla 1). En cuanto a los valores más bajos de F_{ST} coinciden los mismos SNPs en las tres subpoblaciones en un rango entre 0.0002 y 0.0037.

En un estudio sobre la variabilidad genética y estructura poblacional se determinó la distribución del coeficiente de pertenencia de cada individuo (Q), procedimiento donde se realizó la asignación de individuos a poblaciones o grupos (clusters) en función de su similitud genética, incluyendo un total de 144 individuos, 102 animales de la raza BON y 42 animales cebú, se agruparon en 3 poblaciones, la población 1 definió claramente a los individuos de las razas cebú, mientras que las otras dos poblaciones identificadas eran de los individuos BON muestreados. Los valores obtenidos de F_{ST} fueron los siguientes, el valor más alto se encontró en el grupo $K=1$ con un valor de 0.1468, correspondiente al grupo en el que los individuos eran principalmente poblaciones de la raza cebú. El grupo $K=2$ mostró un valor menor de F_{ST} (0.0636), que representó principalmente a individuos con perfil genético predominante, y el grupo $K=3$ tuvo un valor similar ($F_{ST}= 0.0578$), indicando que estos dos últimos grupos podrían ser del mismo agrupamiento (Martínez et al., 2013). Los anteriores resultados muestran valores cercanos a los reportados en el presente estudio.

De León et al. (2019) evaluaron los niveles de variación y diferencias genéticas de las razas BON y Sanmartinero, genotipados con chips de mediana densidad,

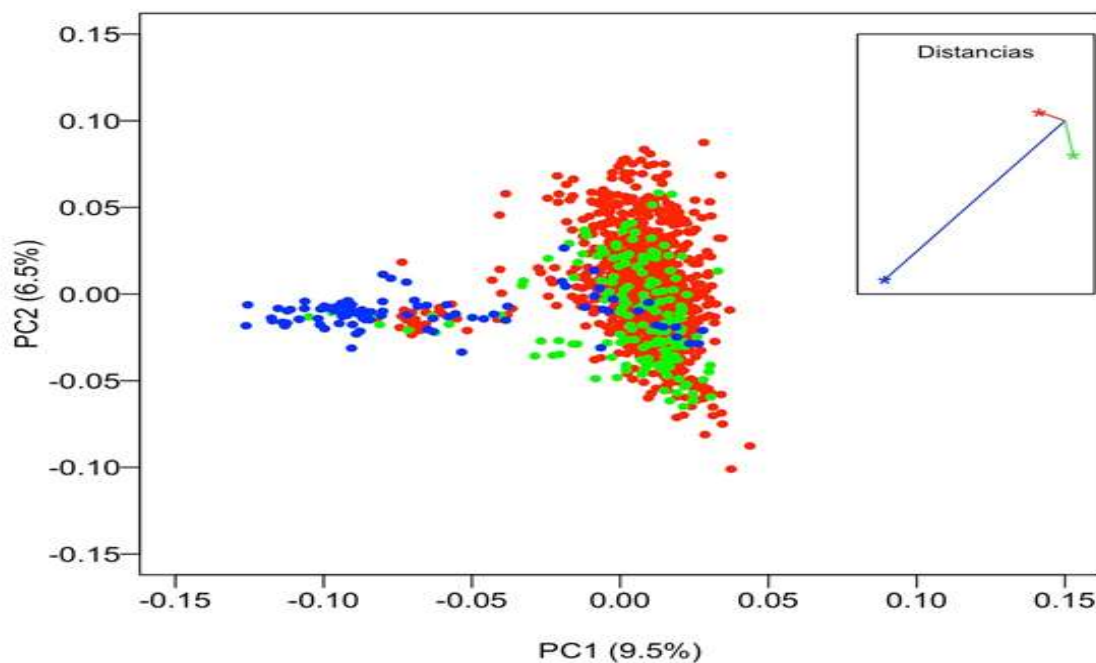
identificando 11 huellas de selección y genes importantes implicados en mecanismos productivos, reproductivos y de adaptación. En la presente investigación se utilizó una muestra similar y un chip de menor densidad en tres subpoblaciones BG, MG, Prod de la raza BON, encontrándose variabilidad genética.

Gurgul et al. (2019) en estudios sobre huellas de selección (HS) en bovinos de la raza Roja Polaca, detectaron HS entre poblaciones de conservación y mejoramiento genético e indicaron la importancia de algunos genes para los rasgos de producción de leche, utilizando el FST como método para establecer la diversidad genética entre los individuos de las dos subpoblaciones. El FST resultó ser apropiado para estudios de HS, y las regiones del genoma que mostraron estas huellas fueron analizados complementariamente con otros métodos para identificar genes y sus procesos biológicos.

5.3. Distancias genéticas

Los valores de distancia de Nei fueron 1.11, 4.18 y 4.89 entre BG y MG, BG y Prod, y MG y Prod, respectivamente. La menor distancia de Nei entre BG y MG se debe a que gran parte del rebaño MG se originó del rebaño BG. Esto se confirma con el análisis de componentes principales donde existió mayor acercamiento de los individuos de estas dos poblaciones (Figura 2), contrario a la mayor dispersión de individuos de Prod. Las distancias de Nei fueron bajas comparadas con lo reportado por Bejarano et al. (2012) en subpoblaciones de las razas criollas colombianas Hartón del Valle y Romosinuano. Sin embargo, los programas de mejora en BON son recientes, por lo que, se requiere más tiempo para la observación de una estructuración. El análisis de componentes principales mostró una relación similar respecto a los valores de las frecuencias alélicas observadas. El primer componente principal (PC1), se asoció con la diferenciación entre la subpoblación Prod con los grupos BG y MG (Figura 2). El componente PC2 relaciona la variabilidad observada entre BG y MG, aunque el solapamiento de los individuos está relacionado con la relación genética histórica de las dos poblaciones.

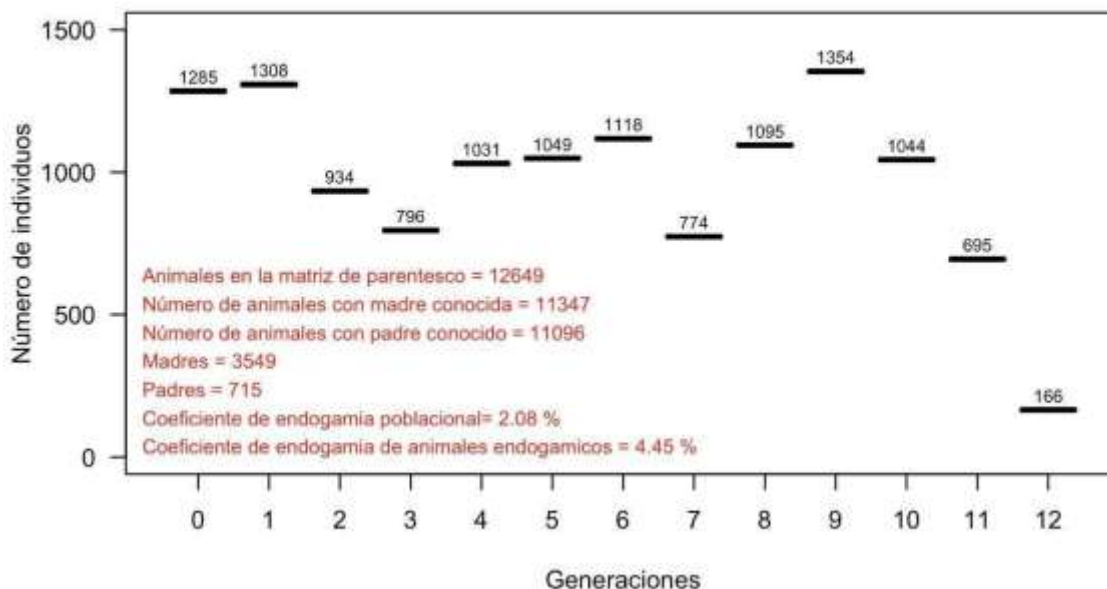
Figura 2. Distribución de individuos provenientes de las subpoblaciones pertenecientes al banco de germoplasma (rojo), mejoramiento genético (verde) y red de productores (azul) de ganado BON, a partir del estudio de polimorfismos de nucleótido simple con análisis de componentes principales y con distancias de Nei.



5.4. Análisis de la genealogía

En el análisis de la matriz de parentesco construida con información de registros genealógicos, se observó un coeficiente de endogamia bajo en la población total de 2.08%. Se observaron, además, un máximo de 12 generaciones, siendo las generaciones 11 y la 12 las que presentaron un menor número de individuos que aportaron información ancestral, con 695 y 166 individuos, respectivamente (Figura 3).

Figura 3. Análisis del número de individuos que aportaron en la matriz de parentesco en cada generación en la raza BON.



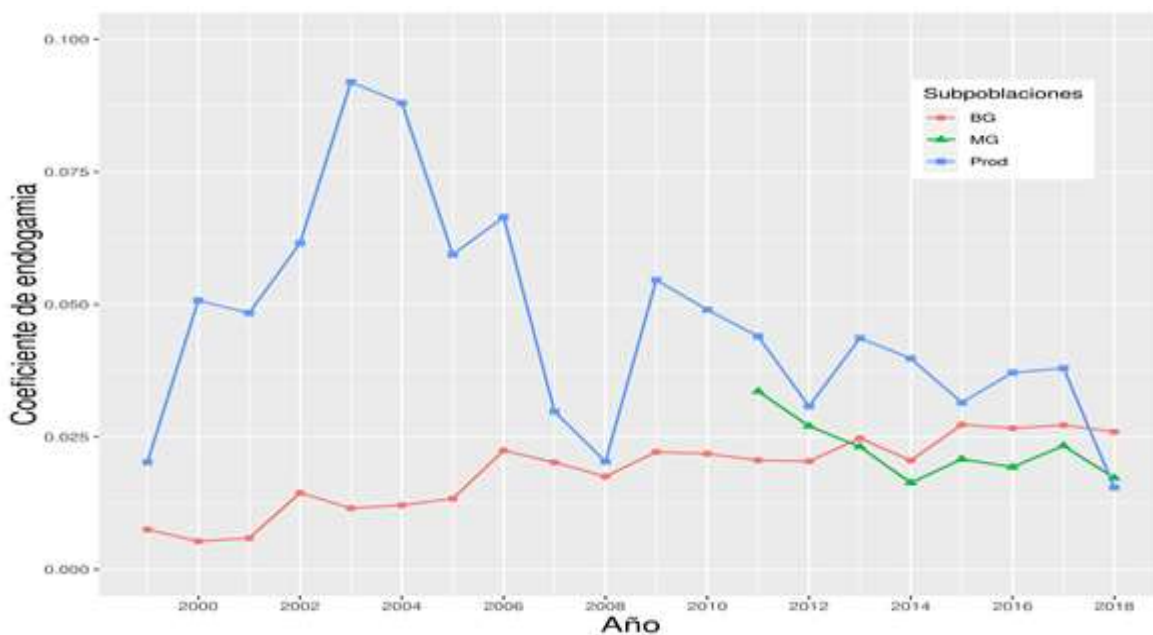
Se encontró un promedio de GC de 6 y GE mayor a 4, lo que permitió verificar la integridad de la información ancestral, según lo descrito por Ocampo et al. (2020a). Un estudio previo de Martínez et al (2012b) en razas criollas colombianas mostró un valor de GE= 1.8 para la raza BON, Costeño con Cuernos GE=2.3, Sanmartinero GE=2.2 y Romosinuano GE= 2.2, en rebaños de conservación durante 1980 a 2004. En el caso del BON, donde se pasó de 1.8 a 4 en 14 años, demuestra la efectividad del trabajo institucional, gremial y de los productores para el control y custodia de registros genealógicos, para de esta forma complementar el análisis genealógico de la raza. Los valores estimados en este estudio se encuentran en un rango similar al reportado por Martínez et al. (2018), que evaluaron la diversidad genética de siete poblaciones de bovinos en México, hallando valores de GC entre 4.9 y 7.5. Los valores de este estudio se encontraron en concordancia con otros estudios genealógicos en razas bovinas publicados por Ramírez-Valverde et al. (2018), donde se destaca la importancia de la información genealógica para el cálculo de esta consanguinidad por generación y tamaño efectivo.

5.4.1. Análisis de consanguinidad

En las tres subpoblaciones se encontraron bajos índices de consanguinidad, de acuerdo con la escala propuesta por Hartl (2020), y según Gallego et al. (2006), se encuentran dentro de los límites aceptables (máximo 5%). En un estudio sobre consanguinidad, Gallego et al. (2006) encontraron en una muestra de la raza bovina criolla BON en el período comprendido entre 1982 y 2004, los índices de consanguinidad individual y general bajos ($0,01 \pm 0,02$ y $0,06$, respectivamente).

En la Figura 4 se presentan los valores de endogamia en las tres subpoblaciones, observándose en la subpoblación BG el mayor grado de consanguinidad en el 2015, con un valor de 0.03, y el menor grado de consanguinidad con un valor de 0.002 para los años 2000 a 2001. Los valores se estabilizaron desde 2015 hasta el año 2018, con un valor de 0.03. Es importante tener en cuenta que BG es una subpoblación cerrada, lo que podría conllevar a un mayor índice de consanguinidad, pero debido al manejo adecuado de los apareamientos se puede mantener la variabilidad genética.

Figura 4. Coeficientes de consanguinidad en las subpoblaciones pertenecientes al banco de germoplasma (rojo), mejoramiento genético (verde) y red de productores (azul) de ganado BON.



Respecto a la subpoblación MG, entre los años 2014 y 2018, hubo una disminución de la consanguinidad con valores entre 0.01 y 0.02, indicando una baja endogamia, contrario a lo que se esperaría en un programa de mejoramiento donde se favorecen características de producción y reproducción. Sin embargo, estos valores son importantes para evitar la pérdida de características de adaptabilidad de ganado criollo sin dejar el progreso genético que se desea en la raza. El control de los niveles de endogamia se debe al manejo técnico por parte del programa de MG, donde se hace presión de selección en los individuos manteniendo valores bajos de consanguinidad.

En la subpoblación Prod, entre los años 1999 y 2007 se presentaron los valores más altos y fluctuantes de consanguinidad entre (0.01 y 0.10), por causa de un limitado control genealógico en la mayoría de los hatos. A partir del año 2009, los coeficientes empezaron a estabilizarse (0.04 a 0.05), posiblemente por el impacto de los programas de tecnificación de la red de productores en el manejo de la raza. Observando estos resultados se puede inferir que la tendencia de consanguinidad

en la población total de ganado BON es baja, lo cual sugiere una buena conservación de la variabilidad genética.

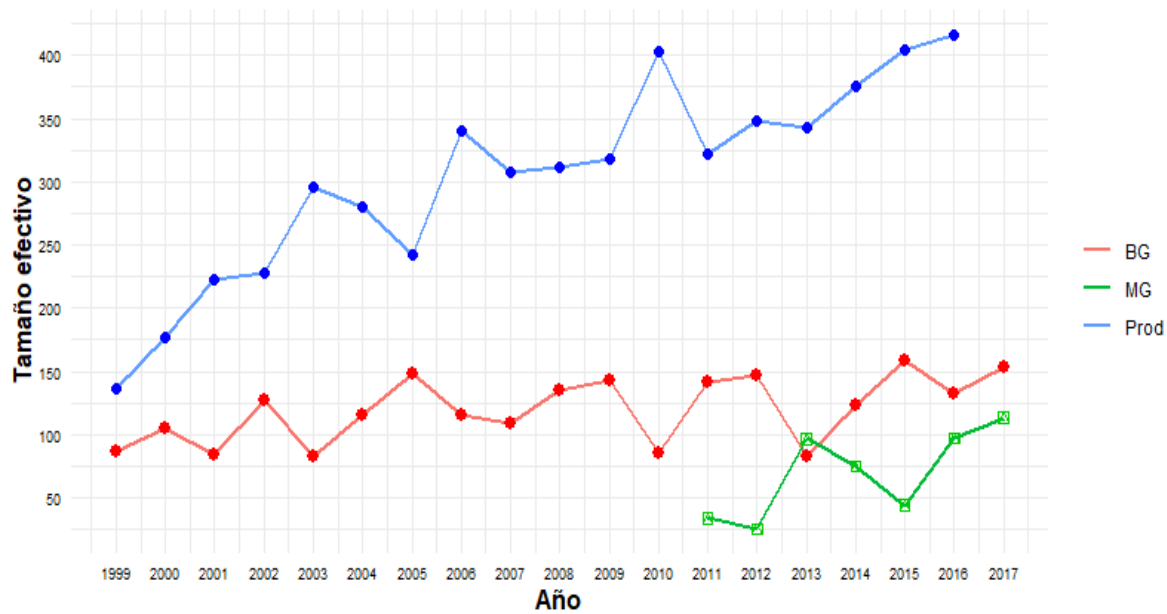
La importancia de medir la consanguinidad en una población bovina estriba en que, los coeficientes de consanguinidad altos tienen consecuencias en los índices reproductivos, generando una disminución en el porcentaje de partos por año, además, conlleva a la pérdida de adaptabilidad, productividad, y a la expresión de genes deletéreos (Porto-Neto et al., 2013).

Por lo anterior, altos niveles de consanguinidad pueden reducir la fertilidad, salud y productividad animal, siendo necesario establecer estrategias para controlar el incremento de la consanguinidad, especialmente en núcleos pequeños, y de esta forma mantener la variabilidad genética (Andere et al., 2017), como las que se manejan en las subpoblaciones BG y MG.

5.4.2. Análisis del tamaño efectivo poblacional

Con relación al N_e , la subpoblación Prod en los años 2010 y 2016 presentó los mayores valores (416 y 402, respectivamente). Cabe resaltar que, para estos años los coeficientes de endogamia fueron bajos, lo cual contribuyó a un mayor tamaño efectivo. En la subpoblación BG, el valor más alto fue en los años 2015 con un N_e de 150 y para MG, uno de los valores más altos estuvo en el año 2017 con un N_e de 110 (Figura 5).

Figura 5. Tendencias del tamaño efectivo en las subpoblaciones pertenecientes al banco de germoplasma (rojo), mejoramiento genético (verde) y la red de productores (azul) de ganado BON.



6. Conclusiones

Se concluye que existe variabilidad genética en la población BON de Colombia y aún no se evidencian contundentes diferencias genéticas o señales de selección causadas por procesos naturales, deriva genética, programas de mejoramiento genético o apareamientos selectivos.

Se encontró un bajo porcentaje de consanguinidad en los rebaños y un aceptable tamaño efectivo de la población. Sin embargo, es necesario continuar con programas de conservación que garanticen la variabilidad genética de la subpoblación BG como fuente principal de reservorio genético de la raza BON.

Se observó una tendencia de las subpoblaciones MG y Prod al incremento de la frecuencia en algunos alelos; por el contrario, en BG se presentaron bajos valores de FST, indicando la conservación de alelos, que son un factor determinante para la conservación de la raza.

Como resultados del anterior proyecto fue publicado un documento el 1 de abril del año en curso en la revista del Centro para la Investigación en Sistemas Sostenibles de Producción Agropecuaria – CIPAV: Livestock Research for Rural Development 33 (4) 2021.

Link: <http://www.lrrd.org/public-lrrd/proofs/lrrd3304/3353ceron.html>

7. Recomendaciones generales

Se recomienda continuar con el análisis de estas subpoblaciones que contribuyan en la preservación y conservación de la variabilidad genética en la raza criolla BON. Los resultados hallados en las subpoblaciones MG y Prod indicaron incremento en algunos alelos que pueden ser un gran potencial para análisis, e indagación en cuanto a su relación con características de interés productivo y reproductivo para los programas de mejoramiento genético.

Es conveniente utilizar otras técnicas y estadísticas complementarias que permitan identificar y asociar las regiones genómicas de los alelos que presentaron mayores frecuencias en estas subpoblaciones con genes relacionados con características productivas.

Los programas de conservación genética identificados en razas de ganado criollas colombianas se constituyen en una exitosa estrategia, no solo para conservar el material genético de razas como BON, sino que, también son una estrategia para promover la incorporación de genes característicos de bovinos criollos en los sistemas ganaderos, y con ello aprovechar el gran potencial productivo que tienen estas razas.

8. Referencias bibliográficas

- Aguirre, P. E. (2007). Flujo génico: métodos para estimarlo y marcadores moleculares. In E. L. Eguiarte, V. Souza, y X. Aguirre (Eds.), *Ecología Molecular* (pp. 49–62). <http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones/libros/530/cap2.pdf>
- Akey, J. M., Zhang, G., Zhang, K., Jin, L., y Shriver, M. D. (2002). Interrogating a high-density SNP map for signatures of natural selection. *Genome Research*, 12(12), 1805–1814. <https://doi.org/10.1101/gr.631202>
- Alcalá, M. A., Córdoba, V. M., y Martín, F. J. (2007). Principios básicos sobre dinámica y gestión genética de pequeñas poblaciones. In Junta de Andalucía (Ed.), *La conservación de la diversidad de razas autóctonas de Andalucía* (volumen II, pp. 99–130). https://www.juntadeandalucia.es/export/drupaljda/1337161240Patrimonio_Ganadero_Tomo_III.pdf
- Amaya-Martínez, A., Martínez-Sarmiento, R., y Cerón-Muñoz, M. (2020). Genetic evaluations in cattle using the single-step genomic best linear unbiased predictor. *Revista Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 21(65). https://doi.org/https://doi.org/10.21930/rcta.vol21_num1_art:1548
- Andere, C. I., Rubio, N., Rodríguez, E., Aguilar, I., y Casanova, D. (2017). Análisis de la consanguinidad de la población de bovinos Holando inscriptos en el sistema de Control Lechero Oficial de la República Argentina. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 43(1), 92–97. <https://www.redalyc.org/pdf/864/86451165013.pdf>
- Arzola G., R. L. (2018). Evaluación de los niveles y tendencias de endogamia en ganado beefmaster (Doctoral dissertation, UANL). Escritos en los registros genealógicos zootécnicos del Perú (1982-2018). <http://eprints.uanl.mx/15840/1/1080290911.pdf>
- Barbadilla, A. (2012). Genética de Poblaciones. Universidad Autónoma de Barcelona. <http://bioinformatica.uab.es/divulgacio/la%20genetica%20de%20poblaciones.pdf>
- Barrera, G. P., Martínez, R., Pérez, J. E., Polanco, N., y Ariza, F. (2006). Evaluación de la variabilidad genética en ganado Criollo Colombiano mediante 12

- marcadores microsatélites. In S. Galal y J. Boyazoglu (Eds.), *Boletín de información sobre recursos genéticos animales* (pp. 35–45). <http://library1.nida.ac.th/termpaper6/sd/2554/19755.pdf>
- Bejarano, G. D., Pedraza, L. A., M.-Rocha, J. F., y Martínez, S. R. (2012). Variabilidad genética en subpoblaciones comerciales de la raza criolla colombiana Romosinuano. *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 13(1), 97–107. https://doi.org/10.21930/rcta.vol13_num1_art:246
- Bejarano, G. D. (2016). *Estudio de asociación genómica para características de crecimiento en las razas bovinas criollas Blanco Orejinegro y Romosinuano* Universidad Nacional de Colombia. <http://www.bdigital.unal.edu.co/54717/>
- Bongiorno, F. (2014). Tamaño efectivo por subdivisión en los rodeos del núcleo selectivo de una raza. https://www.lareferencia.info/vufind/Record/AR_fb6ab224ee5ce09daa6dc78673ccb132
- Bravo, M., y Bernal, E. (2011). Genotipificación bovina, la huella de ADN de sus animales. In *Sitio Argentino de Producción Animal*. http://www.produccion-animal.com.ar/genetica_seleccion_cruzamientos/bovinos_en_general/16-Genotipificacion.pdf
- Brito, L. F., Kijas, J. W., Ventura, R. V., Sargolzaei, M., Porto-Neto, L. R., Cánovas, A., Feng, Z., Jafarikia, M., y Schenkel, F. S. (2017). Genetic diversity and signatures of selection in various goat breeds revealed by genome-wide SNP markers. *BMC Genomics*, 18(1), 1–20. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-3610-0>
- Brook, B. W., Tonkyn, D. W., O'Grady, J. J., y Frankham, R. (2002). Contribution of inbreeding to extinction risk in threatened species. *Conservation Ecology*, 6(1), 1–16. <http://www.consecol.org/vol6/iss1/art16>
- Cañas, J. J., Ramírez, J., Arboleda, O., Ochoa, J., Vergara, O., y Cerón-Muñoz, M. (2008). Estimación de parámetros genéticos para peso al destete en ganado Blanco Orejinegro (BON) en el noroccidente colombiano. *Revista MVZ Córdoba*, 13(1). <https://revistas.unicordoba.edu.co/index.php/revistamvz/article/view/405>
- Cañas-Álvarez, J. J., González-Rodríguez, A., Munilla, S., Varona, L., Díaz, C.,

- Baro, J. A., Altarriba, J., Molina, A., y Piedrafita, J. (2015). Genetic diversity and divergence among Spanish beef cattle breeds assessed by a bovine high-density SNP chip. *Journal of Animal Science*, 93(11), 5164–5174. <https://doi.org/10.2527/jas.2015-9271>
- Cortés, G. O. (2008). Análisis de la variabilidad genética de la raza bovina de lidia utilizando información molecular. Universidad Complutense de Madrid. In *Ucm.Es*. http://www.ucm.es/data/cont/docs/345-2013-11-11-Variabilidad_genetica_toro_Lidia_Tesis_O_Cortes.pdf
- Cuetia, J. (2012). Polimorfismo de los genes de calpaína, calpastatina y leptina en diez razas bovinas criollas mediante siete marcadores de polimorfismos de nucleótido simple (SNPs). Universidad Nacional. <https://repositorio.unal.edu.co/bitstream/handle/unal/20014/7409502.2012.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Delgado J. V., Martínez, A. M., Acosta, A., Alvarez, L. A., Armstrong, E., Camacho, E., y Ginja, C. (2012) Genetic characterization of latin-american creole cattle using microsatellite markers. *Animal Genetics*, 43(1), 2-10. doi: 10.1111/j.1365-2052.2011.02207.x.
- De León, C., Martínez, S. R., Manrique, A., y Perdomo, M. C. (2019). Identificación de regiones genómicas asociadas a características reproductivas y de tolerancia a estrés ambiental en las razas criollas colombianas Blanco Orejinegro y Sanmartinero para su uso en selección. Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/76714>
- Duforet-Frebourg, N., Luu, K., Laval, G., Bazin, E., y Blum, M. (2016). Detecting genomic signatures of natural selection with principal component analysis: Application to the 1000 genomes data. *Molecular Biology and Evolution*, 33(4), 1082–1093. <https://doi.org/10.1093/molbev/msv334>
- Echeverri, L. J., Saldamando, C., y López-Herrera, A. (2015). Genetic structure analysis of a Holstein cow population in Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 28(1), 54–63. <http://www.scielo.org.co/pdf/rccpv/v28n1/v28n1a06.pdf>
- Eding, H., y Meuwissen, H. (2001). Marker-based estimates of between and within population kinships for the conservation of genetic diversity. *Journal of Animal*

Breeding and Genetics, 118, 141–159.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1439-0388.2001.00290.x>

- FAO. 2010. La situación de los recursos zoogenéticos mundiales para la alimentación y la agricultura, editado por Barbara Rischkowsky y Dafydd Pilling. Roma Sección, D. Métodos de mejora genética en apoyo de una utilización sostenible 417-467. <http://www.fao.org/docrep/011/a1250s/a1250s00.htm>.
- Ferrufino, F. L., Gomez, M. A. B., Pereira, J. A., y Vera, A. L. (2016). Caracterización Fenotípica y Genotípica del ganado bovino criollo Pasorapeño Cochabamba, Bolivia. *Revista Científica de Investigación Info-Iniaf*, 1(7), 80-87. https://www.researchgate.net/profile/Ariel-Loza/publication/327728013_Caracterizacion_Fenotipica_y_Genotipica_del_ganado_bovino_criollo_Pasorapeno_Cochabamba_Bolivia/links/5ba0fe95a6fdc3cb601c02/Caracterizacion-Fenotipica-y-Genotipica-del-ganado-bovino-criollo-Pasorapeno-Cochabamba-Bolivia.pdf
- Gallego, G. J., Martínez, S. R., y Moreno, F. L. (2006). Índice de consanguinidad y caracterización fenotípica y genética de la raza bovina criolla Blanco Orejinegro. *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 7(1), 16–24. https://doi.org/10.21930/rcta.vol7_num1_art:55
- García-Valencia, M., López-Herrera, A., y Echeverri-Zuluaga, J. (2017). Estructura genética de una población de bovinos Holstein en el departamento de Antioquia, usando polimorfismos del gen del factor de crecimiento insulínico tipo 2 (IGF2a). *Veterinaria y Zootecnia*, 11(1), 13–23. <https://doi.org/10.17151/vetzo.2017.11.1.2>
- Gardyn, O. C. (2008). Análisis de la variabilidad genética en la raza bovina de lidia utilizando información molecular. Universidad Complutense de Madrid. https://www.ucm.es/data/cont/docs/345-2013-11-11-Variabilidad_genetica_toro_Lidia_Tesis_O_Cortes.pdf
- Giolo, S. R., Soler, J. M. P., Greenway, S. C., Almeida, M. A. A., De Andrade, M., Seidman, J. G., Seidman, C. E., Krieger, J. E., y Pereira, A. C. (2012). Brazilian urban population genetic structure reveals a high degree of admixture. *European Journal of Human Genetics*, 20(1), 111–116. <https://www.nature.com/articles/ejhg2011144.pdf>

- Griffiths-Jones, S., Saini, H. K., Van, D. S., y Enright, A. J. (2008). miRBase: Tools for microRNA genomics. *Nucleic Acids Research*, 36(SUPPL. 1), 154–158. <https://doi.org/10.1093/nar/gkm952>
- Gurgul, A., Jasielczuk, I., Semik-Gurgul, E., Szmatoła, T., Majewska, A., Sosin-Bzducha, E., y Bugno-Poniewierska, M. (2019). Diversifying selection signatures among divergently selected subpopulations of Polish Red cattle. *Journal of Applied Genetics*, 60(1), 87–95. <https://doi.org/10.1007/s13353-019-00484-0>
- Hartl, D. L. (2020). Inbreeding and population structure. In *population genetics and genomics* (Fourth Edi, pp. 1–291). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198862291.001.0001>
- Hernández, D., Posso, A., Muñoz, J., Giovambattista, G., y Álvarez, L. (2013). Polimorfismos del gen BoLA-DRB3.2* en ganado criollo colombiano. *Revista MVZ Cordoba*, 18(SUPPL.), 3665–3671. <https://www.redalyc.org/pdf/693/69329148010.pdf>
- Hernández, D., Muñoz, J., y Álvarez, L. (2015). Diversidad genética del gen BoLA-DRB3 en el ganado criollo colombiano. *Revista CES Medicina Veterinaria y Zootecnia*, 10(1), 18–30. <https://www.redalyc.org/pdf/3214/321440737004.pdf>
- Holsinger, K. E., y Weir, B. S. (2015). Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting FST GenAIEx (integrated software for analysis of genetic data with an interface to Excel). *Nature Reviews Genetics*, 10(9), 639–650. <https://doi.org/10.1038/nrg2611>.Genetics
- Kimura, M. (1953). Modelo de población 'Stepping Stone'. *Informe anual del Instituto Nacional de Genética de Japón*, 3, 62-63. <https://ci.nii.ac.jp/author?q=KIMURA+M>.
- Klug, W. S., Cummings, M. R., y Spencer, C. A. (2006). Genetics of organisms and populations. In *Concepts of genetics* (eight edit, pp. 575–663). Prentice Hall. <https://doi.org/10.1136/mp.48.4.m220-b>
- Leal, J., y Jiménez, L. (2013). Aproximación a la estructura tridimensional de la desmina bovina y determinación del efecto de mutaciones puntuales in-silico. *Revista de Medicina Veterinaria y Zootecnia*, 60(3), 157–168. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/remezvez/article/view/42123/43823>

- Letelier, A. M. (2007). Tamaño efectivo de la población. In *Ecología molecular* (pp. 63–83).
[https://books.google.com.co/books?id=KT7YILvV6YMC&pg=PP3&dq=Alejandra+Moreno+Letelier+Tamaño&hl=es&sa=X&ved=2ahUKEwjZlv3Gje3uAhWKjFkKHVn1A84Q6AEwAHoECAEQAg#v=onepage&q=Alejandra Moreno Letelier Tamaño&f=false](https://books.google.com.co/books?id=KT7YILvV6YMC&pg=PP3&dq=Alejandra+Moreno+Letelier+Tamaño&hl=es&sa=X&ved=2ahUKEwjZlv3Gje3uAhWKjFkKHVn1A84Q6AEwAHoECAEQAg#v=onepage&q=Alejandra%20Moreno%20Letelier%20Tamaño&f=false)
- Loaiza, M. V., y Coto, R. M. (2021). Métodos de reproducción y parámetros reproductivos de cebuínos con registro genealógico en Costa Rica. *Agronomía Mesoamericana*, 19-33.
<https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/agromeso/article/view/40130/45204>
- Londoño, G. M. (2020). *Evaluación genética, evaluación genómica y búsqueda de regiones del genoma en ganado Blanco Orejinegro asociadas a características productivas* [Universidad Nacional de Colombia].
<https://repositorio.unal.edu.co/bitstream/handle/unal/78201/1035831972.2020.pdf?sequence=3&isAllowed=y>
- López, A., Saldarriaga, O., Arango, A., Rugeles, M., Zuluaga, F., Olivera, M., Bermúdez, N., Bedoya, G., y Ossa, J. (2001). Ganado Blanco Orejinegro (BON): una alternativa para la producción en Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 14(2), 121–128.
<https://revistas.udea.edu.co/index.php/rccp/article/view/323758/20780945>
- Luikart, G., England, P. R., Tallmon, D., Jordan, S., y Taberlet, P. (2003). The power and promise of population genomics: From genotyping to genome typing. *Nature Reviews Genetics*, 4(12), 981–994. <https://doi.org/10.1038/nrg1226>
- Ma, L., Ji, Y. J., y Zhang, D. X. (2015). Statistical measures of genetic differentiation of populations: Rationales, history and current states. *Current Zoology*, 61(5), 886–896. <https://doi.org/10.1093/czoolo/61.5.886>
- MacCluer, J. W., Boyce, A. J., Dyke, B., Weitkamp, L. R., Pfenning, D. W., y Parsons, C. J. (1983). Inbreeding and pedigree structure in standardbred horses. *Journal of Heredity*, 74(6), 394–399. <https://academic.oup.com/jhered/article-abstract/74/6/394/868877>
- Martínez, R., y Malagón, S. (2005). Caracterización fenotípica y genética del ovino criollo colombiano. *Archivos de zootecnia*, 54(206-207), 341-348.

<https://www.redalyc.org/pdf/495/49520736.pdf>

- Martínez, C. G. (2010). Plan nacional de acción para la conservación, mejoramiento y utilización sostenible de los recursos genéticos animales de Colombia. In *Ministro de Agricultura y Desarrollo Rural*. <https://coin.fao.org/coin-static/cms/media/12/13346079520090/pna02-arreglado.pdf>
- Martínez Rocha, R. E. (2021). Innovaciones genéticas y genómicas para la caracterización de bovinos Romosinuano en México. https://repositorio.chapingo.edu.mx/bitstream/handle/20.500.12098/843/dcig_mrre_21.pdf?sequence=1
- Martínez, R. C. (2015). *Estimación de la diversidad genética mediante marcadores SNP en bovino Criollo Coreño (Bos taurus)*. Universidad de Guadalajara. http://repositorio.cucba.udg.mx:8080/xmlui/bitstream/handle/123456789/5982/Martinez_Ruiz_Claudia_Patricia.pdf?sequence=1
- Martínez, R. D., Carpinetti, B., Ruiz, M. L., y Solis, R. (2020). El ganado bovino criollo patagónico de Argentina. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*, 28, 53–68. https://ojs.alpa.uy/index.php/ojs_files/article/view/2799/1314
- Martínez, R. D., Fernández, E. N., Abbiati, N. N., y Rovegno, M. (2012). Genealogía del núcleo de conservación de bovinos criollos argentinos de origen paragónico. *Actas Iberoamericanas de Conservación Animal-AICA*. https://www.produccion-animal.com.ar/informacion_tecnica/raza_criolla/73-genealogia_criollo_patagonico.pdf
- Martínez R., R., Ramírez V., R., Núñez D., R., y García M., J. G. (2018). Parámetros y tendencias genéticas de variables de crecimiento para bovinos Romosinuano en México. *Nova Scientia*, 10(21), 310–325. <https://doi.org/10.21640/ns.v10i21.1595>
- Martínez, R., Barrera, G., y Sastre, H. (2006). Variabilidad y estado genético de siete subpoblaciones de la raza criolla colombiana Casanareño. *Revista Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 7(2), 5–11. <https://www.redalyc.org/pdf/4499/449945021001.pdf>
- Martínez, S. R., y Cañon, J. (2012). Variabilidad genética en la raza BON estimada por análisis de pedigrí. In *Eficiencia productiva de la raza BON en el trópico colombiano* (pp. 141–150).

https://repository.agrosavia.co/bitstream/handle/20.500.12324/19541/45451_62129.pdf?sequence=1&isAllowed=y

Martínez, S. R., Gallego, G. J., y Vásquez, R. R. (2012a). Estrategias de conservación y mantenimiento de la variabilidad genética de la raza BON. En *Eficiencia productiva de la raza BON en el trópico colombiano* (pp. 132–140). https://repository.agrosavia.co/bitstream/handle/20.500.12324/19540/45450_62128.pdf?sequence=1&isAllowed=y

Martínez, S. R., García, D., Gallego, G. J., Onofre, R., Pérez, G., y Cañón, F. J. (2012b). Variabilidad genética en la raza BON estimada por análisis de pedigrí. En *Martínez, S.R., Vásquez, R. R., y Gallego, G.J. Eficiencia reproductiva de la raza BON en el trópico colombiano* (pp. 141-150). Bogotá, Colombia: Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Corpoica. <https://repository.agrosavia.co/handle/20.500.12324/19541?locale-attribute=es>

Martínez, S. R., Llinás, A. P., y M.-Rocha, J. F. (2013). Genetic variability in Blanco Orejinegro breed cattle populations in Colombia. *Genetics and Molecular Research*, 12(2), 1083–1094. <https://doi.org/10.4238/2013.April.10.4>

Martínez, S. R. (2019). Contribution of animal genetic improvement to livestock systems resilience. *Cuban Journal of Agricultural Science*, 53(2), 103–108. <http://www.cjascience.com/index.php/CJAS/article/viewFile/894/899>

Maruyama, T. (1970). Sobre la probabilidad de fijación de genes mutantes en una población subdividida. *Investigación genética*, 15 (2), 221-225. https://www.cambridge.org/core/services/aop-cambridge-core/content/view/BE75C9C0E5DDD5A99725BAA4854EC4AD/S001667230001543a.pdf/on_the_fixation_probability_of_mutant_genes_in_a_subdivided_population.pdf

Mc Hugh, N., Meuwissen, T. H. E., Cromie, A. R., y Sonesson, A. K. (2011). Use of female information in dairy cattle genomic breeding programs. *Journal of dairy science*, 94(8), 4109-4118. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022030211004140>

Mejía, L. G., Hernández, R. A., Rosero, C. Y., y Solarte, C. E. (2015). Análisis de la

- diversidad genética de ganado bovino lechero del trópico alto de Nariño mediante marcadores moleculares heterólogos de tipo microsatélite. *Revista Medicina Veterinaria y Zootecnia*, 62(3), 18–33. <https://doi.org/10.15446/rfmvz.v62n3.54938>
- Mrode, R., Ojango, J. M., Okeyo, A. M., y Mwacharo, J. M. (2019). Genomic selection and use of molecular tools in breeding programs for indigenous and crossbred cattle in developing countries: Current status and future prospects. *Frontiers in genetics*, 9, 694. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fgene.2018.00694/full>
- Molina A., A., Valera C., M. M., y Fernández M., J. (2007). Principios básicos sobre dinámica y gestión genética de pequeñas poblaciones. *La conservación de la diversidad de razas autóctonas de Andalucía. Patrimonio ganadero andaluz. Vol III.*
- Montoya B., B. M. M. (2018). Parentesco y consanguinidad de bovinos Simmental y Fleckvieh inscritos en los registros genealógicos zootécnicos del Perú (1982-2018). <http://repositorio.lamolina.edu.pe/bitstream/handle/UNALM/3777/montoya-barrera-belen-maria-mercedes.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Morais, O. P. (1997). Tamaño Efectivo de la Población. En *selección recurrente en el arroz* (pp. 25–45). <https://cgspace.cgiar.org/bitstream/handle/10568/81795/tamaño-3149b480.pdf?sequence=1>
- Morillo, M., Acosta, A., y Uffo, O. (2014). Determinación de las frecuencias alélicas de tres lactoproteínas en bovinos Criollo Limonero y Carora de Venezuela. *Revista de Salud Animal*, 36(3), 178–188. <http://scielo.sld.cu/pdf/rsa/v36n3/rsa07314.pdf>
- Morrissey, M. B. (2018). pedantics: an r package for pedigree-based genetic simulation and pedigree manipulation, characterization and viewing. *Mol Ecol Resour*, 10(4). <https://doi.org/doi:10.1111/j.1755-0998.2009.02817.x>
- Nei, M. (1987). Molecular Evolutionary Genetics. In *Molecular Evolutionary Genetics*. 512-512 <https://doi.org/10.7312/nei-92038>
- Ocampo, G. R., Ramírez, T. E. J., Lopera, P. J., Restrepo, C. G., y Gallego, G. J.

- (2020a). Genetic diversity assessed by pedigree analysis in the Blanco Orejinegro (BON) cattle breed population from the Colombian Germplasm Bank. *Chilean Journal of Agricultural and Animal Sciences*, 36(1), 69–77. <https://doi.org/10.29393/CHJAAS36-4D30004>
- Ocampo, G. R., Martínez, J., y Martínez, R. (2020b). Diversidad genética y estructura poblacional en bovinos colombianos casanareño a través de marcadores moleculares microsatélites. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 7(3), 1–11. <https://doi.org/10.19136/era.a7n3.2396>
- Onofre, G., M-Rocha, J. F., y Martínez, R. (2012). Estudio composicional de la leche en ganado Bon de los Llanos Orientales de Colombia (No. Doc. 26004) CO-BAC, Bogotá. https://www.researchgate.net/profile/Juan-Rocha-13/publication/332869028_Estudio_composicional_de_la_leche_en_ganado_BON_de_los_Llanos_Orientales_de_Colombia/links/5cd5721c92851c4eab9222ba/Estudio-composicional-de-la-leche-en-ganado-BON-de-los-Llanos-Orientales-de-Colombia.pdf
- Ortega, J., y García, L. (2010). Polimorfismos de microsatélites en individuos de razas de bovino criollo colombiano. *Acta Biológica Colombiana*, 15, 223–235. <https://core.ac.uk/reader/26908060>
- Paradis, E., Claude, J., y Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2), 289–290. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>
- Parra-Bracamonte, G. M., Martínez-González, J. C., García-Esquivel, F. J., González-Reyna, A., Briones-Encinia, F., y Cienfuegos-Rivas, E. G. (2007). Tendencias Genéticas y Fenotípicas de Características de Crecimiento en el Ganado Brahman de Registro de México. *Revista Científica*, 17(3), 262-267. http://ve.scielo.org/scielo.php?pid=S0798-225920070003000008&script=sci_arttext
- Pedraza L. A., M-Rocha J. F., y Martínez R. (2012). Variabilidad genética en la raza Bon evaluada con marcadores moleculares tipo microsatélites. En: *Martínez S R, Vásquez R R and Gallego G J. Eficiencia reproductiva de la raza BON en el trópico colombiano* (pp. 119-131). Bogotá, Colombia: Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Corpoica.

- <https://repository.agrosavia.co/handle/20.500.12324/19539>
- Perfectti, F., Picó, F., y Gómez, J. (2009). La huella genética de la selección natural. *Ecosistemas*, 18(1), 10–16. <https://doi.org/10.7818/re.2014.18-1.00>
- Pinilla, Y. (2014). *Efecto de SNPs de genes candidatos asociados a textura de la carne en bovinos Bos indicus y sus cruces*. Universidad Nacional. <https://repositorio.unal.edu.co/bitstream/handle/unal/52166/780260.2014.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Piñeira, J., Mujica, F., Felmer, R., Ortiz, M., Pizarro, G., y Aracena, M. (2011). Caracterización genética de un rebaño de bovino criollo patagónico chileno. *Agro Sur*, 39(1), 46-56. <http://revistas.uach.cl/pdf/agrosur/v39n1/art05.pdf>
- Pizarro, M. G., Mujica, F., y Felmer, R. (2009). Estructura poblacional y diversidad genética de rebaños bovinos de carne del sur de Chile. *Agro Sur*, 37(1), 60–83. <https://doi.org/https://doi.org/10.4206/agrosur.2009.v37n1-07>
- Porto-Neto, L. R., Lee, H. S., Lee, K. H., y Gondro, C. (2013). Detection of signatures of selection using FST. En *Genome-Wide Association Studies and Genomic Prediction* (pp. 423–436). *Methods in Molecular Biology*. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-1-62703-447-0>
- Qanbari, S., y Simianer, H. (2014). Mapping signatures of positive selection in the genome of livestock. *Livestock Science*, 166(1), 133–143. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2014.05.003>
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing Computing, Vienna, Austria. Recuperado de: <https://www.R-project.org/>
- Ralls, K., Frankham, R., y Ballou, J. D. (2013). Inbreeding and outbreeding. En 'Encyclopedia of biodiversity'. 2nd edn.(Ed. SA Levin) pp. 245–252.
- Ramírez, J., Martínez, R., y Gallego, J. (2017). Estimación de componentes de varianza para características de crecimiento en ganado Blanco Orejinegro en Colombia. *Revista Colombiana de Zootecnia*, 3(6), 45–49. <http://anzoo.org/publicaciones/index.php/anzoo/article/view/36/27>
- Ramírez, T. E. J., Ocampo, G. R. J., y Upegui, G. S. I. (2019). Las razas bovinas criollas y su aporte genético para mejorar la producción ganadera. En

- Agrosavia*. <https://doi.org/10.21930/agrosavia.folded85>
- Ramírez T. E. J., Burgos P. W. O., Elzo, M. A., Martínez S. R. A., y Cerón-Muñoz, M. F. (2020). Genetic parameters and trends for growth traits in Blanco Orejinegro cattle. *Translational Animal Science*, 4(3), 1–9. <https://doi.org/10.1093/tas/txaa174>
- Ramírez-Valverde R., Delgadillo-Zapata A. R., Domínguez-Viveros J., Hidalgo-Moreno J. A., Núñez-Domínguez R., Rodríguez-Almeida F. A., Reyes-Quiroz C., y García-Muñiz J. G. (2018). Análisis de pedigrí en la determinación de la diversidad genética de poblaciones bovinas para carne mexicanas. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, 9(4), 615-635. doi:10.22319/rmcp.v9i4.4654 <http://www.scielo.org.mx/pdf/rmcp/v9n4/2448-6698-rmcp-9-04-615.pdf>
- Rodrigues, A. (2009). Marcadores SNP: Conceitos básicos , aplicações no manejo e no melhoramento animal e perspectivas para o futuro. *Revista Brasileira de Zootecnia Marcadores SNP*, 38, 64–71. <http://www.scielo.br/pdf/rbz/v38nspe/v38nspea08.pdf>
- Ruales-España, F., y Manrique, P. C. (2007). Uso del análisis de componentes principales para construir un índice tipo producción en ganado Romosinuano (*Bos taurus*). *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 20(2), 124–128. <https://www.redalyc.org/pdf/2950/295023034004.pdf>
- Ruiz, L. (2010). *Determinación de la variabilidad genética en subpoblaciones comerciales de ganado criollo colombiano de raza Romosinuano mediante marcadores moleculares tipo microsatélite*, Universidad Pontificia Javeriana. <https://repository.javeriana.edu.co/bitstream/handle/10554/657/cien17%282%29.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Saitou, N., y Nei, M. (1987). The Neighbor-joining Method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular biology and evolution* 4(4), 406–425. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/3447015/>
- Sastre, H., Rodero, E., Rodero, A., Azor, P., Sepúlveda, N., Herrera, M., y Molina, A. (2007). Estudio genético de la raza bovina criolla Casanare de Colombia y su relación con otras razas. *Revista Científica de La Facultad de Ciencias Veterinarias de La Universidad Del Zulia*, 17(5), 490–498. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=95917509%0A>

- Sica, B., Ravagnolo, O., Brito, G., Baldi, F., LaManna, A., Banchemo, G., Navajas, E., Rincón, G., y Medrano, J. (2014). Evaluación de panel SNP en genes candidatos de vías metabólicas para carne en Hereford. *Archivos de Zootecnia*, 63(241), 73–84. <https://scielo.isciii.es/pdf/azoo/v63n241/articulo8.pdf>
- Sifuentes, M. E. (2017). Evaluación de los niveles de consanguinidad de toros de lidia en la ganadería “Corazón de Oro” – Chuquizongo – Usquil – Otuzco. Tesis Ingeniero Zootecnista. Trujillo, Perú. Universidad Nacional de Trujillo. 53p. <https://dspace.unitru.edu.pe/bitstream/handle/UNITRU/9663/SIFUENTES%20MORENO%20MANUEL%20EDUARDO.pdf?sequence=1>
- Slatkin, M. (1993). Isolation by distance en equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*, 47(1), 264–279. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/j.1558-5646.1993.tb01215.x>
- Villalobos Cortés, A. I., Martínez, A. M., Vega-Pla, J. L., y Delgado, J. V. (2011). Estructura genética y cuello de botella de la población bovina guaymí mediante microsatélites. *Archivos de zootecnia*, 60(231), 767-775. <https://scielo.isciii.es/pdf/azoo/v60n231/art64.pdf>
- Villasmil, W. I., y Aranguren-Méndez, J. A. (2005). Clasificación fenotípica en vacas mestizas. Manual de Ganadería de Doble Propósito. *Ediciones Astro Data, SA*. Maracaibo, Venezuela, 75-81. https://www.researchgate.net/profile/Judith-Petit-Aldana/publication/329197437_Manual_de_ganaderia_doble_proposito_-_Capitulo_11/links/5bfc6ad5a6fdcc76e722aafd/Manual-de-ganaderia-doble-proposito-Capitulo-11.pdf
- Wellmann, R., Hartwig, S., y Bennewitz, J. (2012). Optimum contribution selection for conserved populations with historic migration. *Genetics Selection Evolution*, 44(1), 34. <http://www.gsejournal.org/content/44/1/34>
- Wright, S. (1943). Isolation by distance. *Genetics*, 28(2), 114–138. <https://www.genetics.org/content/28/2/114>
- Wright, S. (1946). Aislamiento por distancia bajo diversos sistemas de apareamiento. *Genética*, 31 (1), 39. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1209315/pdf/39.pdf>
- Wright, S. (1949). *The genetical structure of populations. The Annals of Human Genetics*, 15(1). <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1949.tb02451.x>

Zhang, Y., Hu, Y., Wang, X., Jiang, Q., Zhao, H., Wang, J., Ju, Z., Yang, L., Gao, Y., Wei, X., Bai, J., Zhou, Y., y Huang, J. (2020). Population structure, and selection signatures underlying high-altitude adaptation inferred from genome-wide copy number variations in Chinese indigenous cattle. *Frontiers in Genetics*, 10, 1–12. <https://doi.org/10.3389/fgene.2019.01404>